

**Галина Михайлівна  
Паламар-Мордвинцева**

**ЗБІРНИК ВИБРАНИХ ПУБЛІКАЦІЙ**

**(до 90-річчя від дня народження та  
65-річчя наукової діяльності)**

**Galyna M. Palamar-Mordvintseva**

**COLLECTION OF THE SELECTED PUBLICATIONS**

**(in honor of 90<sup>th</sup> birthday and  
65<sup>th</sup> scientific activity)**



**Галина Михайлівна  
Паламар-Мордвинцева**

**ЗБІРНИК ВИБРАНИХ ПУБЛІКАЦІЙ**

**(до 90-річчя від дня народження та  
65-річчя наукової діяльності)**

**Galyna M. Palamar-Mordvintseva**

**COLLECTION OF THE SELECTED PUBLICATIONS**

**(in honor of 90<sup>th</sup> birthday and  
65<sup>th</sup> scientific activity)**



Київ – 2017

Kyiv – 2017



НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М.Г. ХОЛОДНОГО

---

БІБЛІОГРАФІЯ ВЧЕНИХ УКРАЇНИ

**Галина Михайлівна Паламар-Мордвинцева**

**(до 90-річчя від дня народження та**

**65-річчя наукової діяльності)**

**ЗБІРНИК ВИБРАНИХ ПУБЛІКАЦІЙ**

**Том 2**

NATIONAL ACADEMY OF SCIENCES OF UKRAINE  
M.G. KHOLODNY INSTITUTE OF BOTANY

---

**Galyna Mykhaylivna Palamar-Mordvintseva**

**(in honor of her 90<sup>th</sup> birthday and  
65<sup>th</sup> scientific activity)**

COLLECTION OF THE SELECTED PUBLICATIONS

**Volume 2**

ISBN 978-966-02-8324-4 (загальний)

ISBN 978-966-02-8326-8 (т. 2)

© Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, 2017

**Том 2 – Volume 2**

**ЗМІСТ – CONTENTS**

<b>Експериментальні дослідження</b> <b>Experimental investigation.....</b>	<b>613</b>
<b>Теоретичні питання та історія науки</b> <b>Theoretical questions and history of science.....</b>	<b>769</b>

**Експериментальні дослідження**  
**Experimental investigation**





**Мордвинцева Г.М. Первые опыты культивирования *Chlorella pyrenoidosa* Chick. // Тез. докл. Всес. совещ. по культив. однокл. водорослей (6-11 марта 1961 г.). – Л., 1961. – С. 15-16.**

1. Летом 1960 года в Институте ботаники АН УССР были начаты лабораторные опыты по культивированию водорослей.

2. Культуры выращивались в 20-литровых сосудах, содержащих по 14 литров культуральной среды, при искусственном освещении люминесцентными лампами ДС-40 в нестерильных условиях. Для культивирования брали среду Тамия с разными источниками азота. Раствор солей приготавливали на водопроводной воде. Снабжение CO<sub>2</sub> производилось путем пробулькивания чистой углекислотой один или два раза в день (в зависимости от плотности культуры) по 20 минут, продувание воздухом производилось с 9 часов утра до 5 часов вечера со скоростью 9—14 л/мин. Освещение круглосуточное. Средняя освещенность составляла 3700—4000 люкс. Первоначальное значение рН — 5,7—5,5. Температура при выращивании колебалась от 22 до 35° С. Плотность клеток при засеве составляла от 166 до 2500 клеток в 1 мл. Измерение роста культур производилось путем подсчета клеток и определения оптической плотности с помощью нефелометра. Продолжительность опытов от 15 дней до одного месяца.

3. В культуре испытывались два штамма *Chlorella pyrenoidosa* Chick.: полученный от Пратта и штамм № 1, выделенный в нашей лаборатории из проб, собранных в естественных водоемах окрестностей г. Киева. В опытах изучали влияние на рост хлореллы двух источников азота и различной концентрации микроэлементов.

4. Результаты опытов показали, что скорость роста в присутствии мочевины (при повышении рН до 7,2 и температуры до 35° С) неизменно выше скорости роста, получаемой с KNO<sub>3</sub>. Наши результаты сходны с результатами опытов Моиза и отличаются от результатов, полученных Эддином Эзз Таха с соавторами, где рост был наилучшим при культивировании водорослей с KNO<sub>3</sub>.

5. Опыты с микроэлементами показали, что концентрация их пропорционально увеличивает длительность линейной фазы роста хлореллы независимо от источника азота.

6. В лабораторных условиях без обновления среды и исправления рН можно выращивать водоросли при температуре 25—29° С, поддерживая рост в линейной фазе в течение одного месяца.

7. При культивировании в нестерильных условиях наблюдалось заражение культуры простейшими и бактериями, но процент этих организмов был очень незначительный и не оказывал в оптимальных условиях заметного влияния на развитие и рост культуры.

8. Испытанный в культуре штамм хлореллы, выделенный в нашей лаборатории, ведет

себя по отношению к источнику азота так же, как и штамм, полученный от Пратта. Этот штамм хорошо развивается при температуре 29—30°, температура 40° угнетает развитие, но не убивает водоросли.

9. Кроме упоминаемого выше штамма, в нашей лаборатории выделено еще несколько штаммов хлореллы и других протококковых.

**Паламар-Мордвинцева Г.М., Костлан Н.В. Про явища, які супроводжують культуру хлорели при вирощуванні її на сечовині // Укр. ботан. журн. – 1964. – 21, №3. – С. 36-42.**

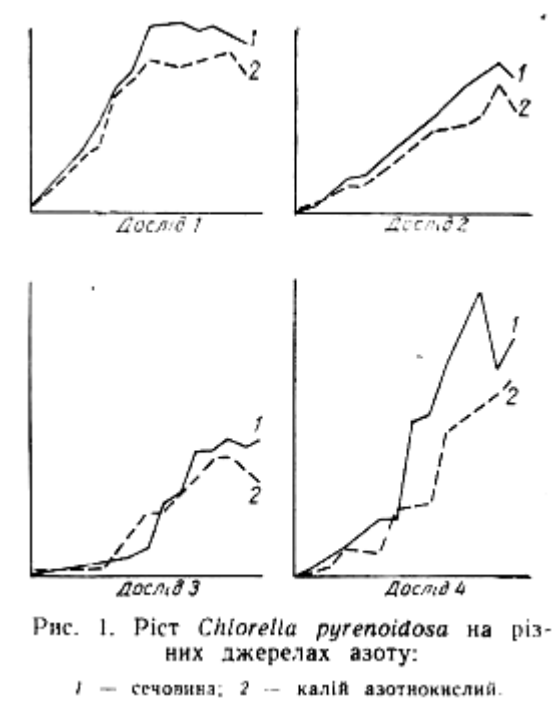
При дослідженні азотного живлення зелених водоростей була встановлена їх здатність використовувати різні форми азотистих сполук. Досліди з культурами водоростей показали неоднаковий вплив різних форм азоту на їх ріст. У ряді робіт (Fogg, 1959; Moise, 1956) було показано, що при використанні  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  як джерела азоту в поживному середовищі в першу чергу засвоюється амонійний азот, а нітратний використовується після того, як перший поглинається майже повністю. Таке відношення водоростей до азоту при використанні  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  веде до підкислення середовища. Девіс і Дедрік (Davis a. Dedrick, 1953) у своїх дослідках з масовими культурами водоростей встановили, що при культивуванні хлорели рН середовища дуже широко змінюється незалежно від того, яка форма азоту використовується — амонійна чи нітратна.

У зв'язку з цим були розпочаті пошуки органічної сполуки, яка могла б бути за джерело азоту для хлорели і не викликала б значного коливання рН середовища. Практично важливим було б також, щоб ця органічна сполука не сприяла розвитку бактерій. Девіс і Дедрік зупинились на двох органічних сполуках азоту — гліцині і сечовині. Автори прийшли до висновку, що сечовина має перевагу в порівнянні з гліцином. Вони встановили, що сечовина, як джерело азоту, має деякі переваги і над  $\text{KNO}_3$ , а саме — вона дає збільшення врожаю і невеликі коливання рН протягом періоду росту культури. Це знайшло підтвердження в роботах Моїза (Moise, 1956) і Шампінї (Champigny, 1958), які встановили, що використання азоту сечовини збільшує швидкість росту культури, підвищує вміст розчинного та білкового азоту і збагачує водорості основними амінокислотами. Піневич та інші (1961), що вирощували хлорелу на різних джерелах азоту, теж прийшли до висновку, що сечовина дає найбільш високе нагромадження біомаси. Таким чином, перевага сечовини як джерела азоту для хлорели була встановлена в багатьох експериментах. Японський дослідник Тамія (цит. за Піневич и др., 1961) запропонував варіант рецепта поживного середовища, де за джерело азоту також береться сечовина у досить високій концентрації (3 г/л).

Однак вирощування хлорели в Єгипті (Ezz. Eddin M. Таһа та ін., 1959) показало перевагу азотнокислого калію порівняно з сечовиною. Крім того, в роботах Моїза (Moise, 1956) і Піневича із співавторами (1961) є вказівки на те, що культура хлорели, де джерелом азоту є сечовина, дуже чутлива до високої температури і рН середовища. На думку цих дослідників, при високих температурах настає розпад сечовини з виділенням аміаку, внаслідок чого культура водоростей гине. Тому автори приходять до висновку,

що в масових культурах краще використовувати нітратну форму азоту. Все це примусило нас додатково зайнятися з'ясуванням питання про перевагу і можливість вирощування хлорели на сечовині. У 1960 р. були проведені дослід з масовою культурою хлорели в лабораторних умовах. Для вирощування брали *Chlorella pyrenoidosa* — штам 82, одержаний з лабораторії Прата, і штам № 1, виділений з водойм околиць Києва. Культуру хлорели вирощували в посудинах, що містили по 14 л культурального середовища, на штучному світлі. Для культивування готували середовище Тамія в двох варіантах.

У першому випадку джерелом азоту була сечовина — 3 г/л, в другому — азотнокислий калій — 5 г/л. Мікроелементи вносили у вигляді розчину Гутнера з додаванням етилен-діамін-тетраоцтової кислоти.



Вимірювання росту культур провадили шляхом підрахунку клітин у гематокамері Горяєва і вимірюванням оптичної густини за допомогою нефелометра. Наслідки чотирьох дослідів, ц яких порівнювалися культури, вирощені на сечовині і азотнокислому калії, представлені на рисунку 1, де подані криві росту обох штамів хлорели. В усіх чотирьох експериментах культура на сечовині давала кращий результат, ніж на  $KNO_3$ . Порівняння сухої ваги водоростей наприкінці експерименту підтверджує цей висновок (табл. 1). Отже, і в наших дослідах було доведено, що сечовина є кращим джерелом азоту для вирощування хлорели. На підставі цього в 1961 і 1962 рр. Були поставлені досліді по вирощуванню, культура хлорели просто неба на середовищі Тамія з сечовиною. Хлорелу вирощували в дерев'яному жолобі розміром 10 м X 1 м, вистеленому поліетиленовою плівкою. Загальний об'єм культури становив 1000 л. Циркуляція культури здійснювалася за допомогою електронасоса 1,5 К-16 із швидкістю

до  $14 \text{ м}^3$  за годину. Забезпечення культури вуглекислим газом провадили шляхом продування його з балона через гумову трубку.

Таблиця 1

Досліди	На сечовині	На $\text{KNO}_3$
Дослід 1	0,770 г/л	0,546 г/л
3	0,290	0,235
4	1,016	0,660

При культивуванні хлорели просто неба спостерігалися не тільки позитивні наслідки, але й деякі негативні явища. В двох дослідах мало місце розкладання сечовини з виділенням  $\text{NH}_3$  і підвищенням рН. У першому випадку культура на дев'ятий день загинула; в другому — культура росла далі. На рисунках 2 і 3 відображено ріст культур хлорели у двох згаданих нами дослідах. Рисунок 2 показує ріст культури хлорели піреноїдної, штам № 1, за період від 26.VI до 5.VII 1961 р. Кількість клітин за цей період зростає від 50 млн./мл до 105 млн./мл. Значення рН за цей період поступово збільшувались від 6,2 до 7,2, а на восьмий день рН у культурі раптово піднялося до 8, з'явився характерний запах аміаку і на наступний день культура загинула.

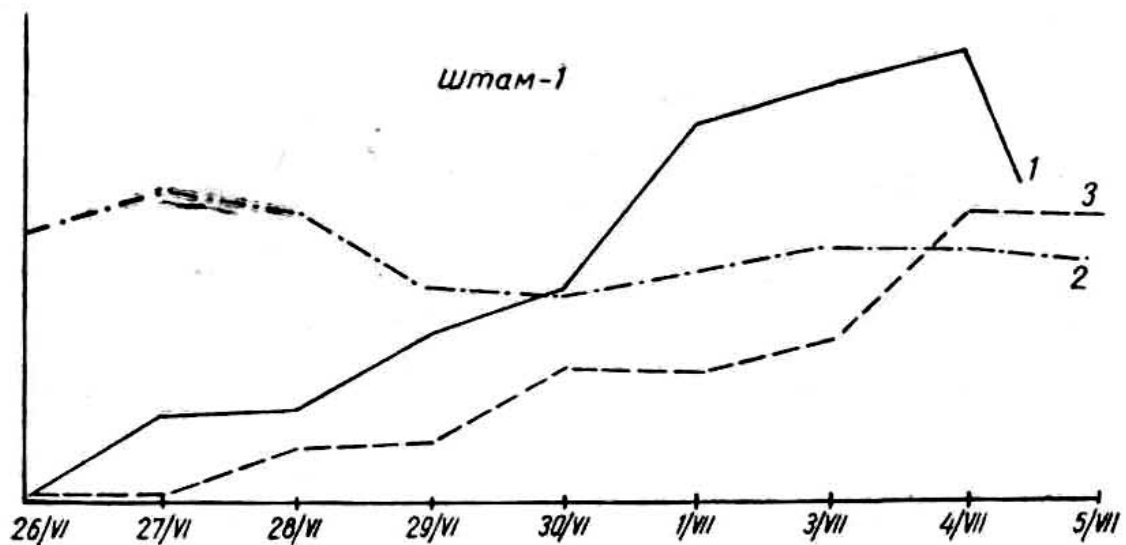


Рис. 2. Ріст *Chlorella pyrenoidosa* (штам 1) в масовій культурі при зміні температури і рН середовища:

1 — число клітин; 2 — температура середовища; 3 — рН середовища.

Клітини хлорели пожовтіли, хроматофор їх зруйнувався, кількість бактерій в культурі сильно зростає. Максимальна денна температура коливалась в межах від 25 до 38°. Найбільш висока температура (38°) спостерігалася на другий день культивування, в

наступні дні вона була значно нижчою. Як видно з графіка (рис. 2), температурні коливання не мали особливого впливу на ріст культури."

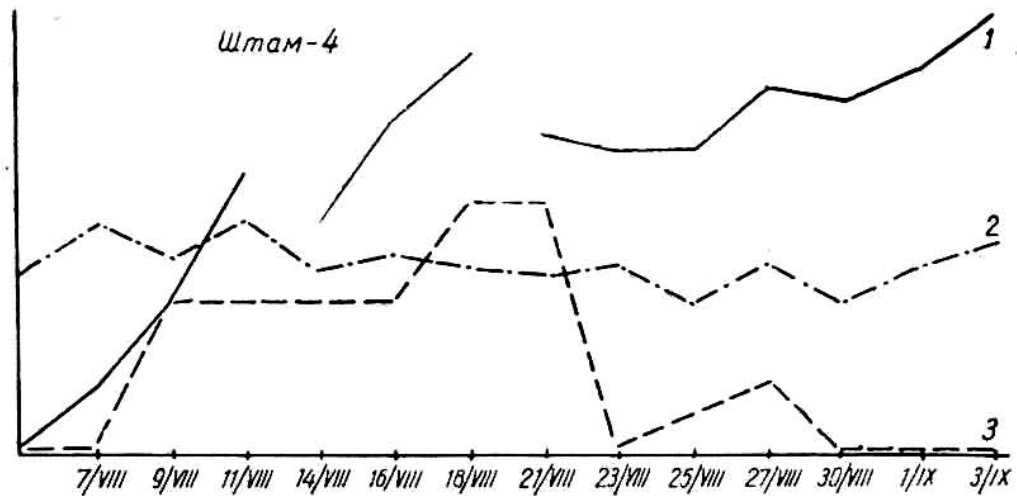


Рис. 3. Ріст *Chlorella pyrenoidosa* (штам 4) в масовій культурі при зміні температури і рН середовища:

1 — число клітин; 2 — температура середовища; 3 — рН середовища.

На рисунку 3 відображений ріст культури хлорели піреноїдної, штам 4, за період від 5. VII до 3. VIII 1961 р

На четвертий день значення рН у Цій культурі підвищилося до 8, з'явився запах аміаку, настала загроза загибелі культури, як і в першому випадку. З метою врятування культури було вирішено посилити забезпечення її вуглекислий газом. Вуглекислоту продували протягом доби. Ми вважали, що в такий спосіб припиниться ріст бактерій і нижчих тварин, які починають посилено розвиватися в ослабленій культурі, а також припиниться даїльше підвищення рН. Через день значення рН не змінилося, але запах аміаку значно послабшав і за кілька днів зник зовсім. Високе значення рН (рН = 8) трималося вісім днів; в наступні три дні рН піднялось до 9,4, а після цього знизилось до 6. Незважаючи на такі різкі коливання значень рН, кількість клітин у культурі неухильно зростала. Коли випадав дощ, рівень води з культурою в жолобі підвищувався, відбувалося певне розбавлення культури водою. Цим пояснюється тимчасове зменшення кількості клітин у культурі. В даному випадку підвищення рН і розпад сечовини не викликали загибелі культури, що можна пояснити більшою витривалістю вирощуваного штаму хлорели, (штам 4)

Таким чином, в обох випадках спостерігалось раптове підвищення рН у культурі, що супроводжувалося гострим аміачним запахом. Поява запаху аміаку, без сумніву, викликала розпадом сечовини, що спричиняло зміну рН в лужний бік. У згаданих роботах Моїзе і Піневича з співавторами мова йде про те, що сечовина розкладається під

впливом високих температур. В наших дослідах найвища температура (38°) спостерігалася один раз на другий день культивування, але розпад сечовини розпочався тільки на 8-й день, коли температури були значно нижчими. В другому досліді максимальні денні температури були ще нижчими (22—23°), однак розпад сечовини спостерігався і тут. Тому в наших дослідах розпад сечовини важко пояснити лише температурним фактором. Для пояснення негативних явищ, що супроводжували культуру в згаданих дослідах, необхідно було з'ясувати: 1) що викликало розкладання сечовини в культурі; 2) чому загинула культура водоростей.

Для вивчення впливу температури на розклад сечовини було проведено декілька дослідів. Вивчали розклад сечовини в розчинах з концентрацією 0,1, 0,2, 1,0, 3,0 г на 1 л при температурах 15°, 25° і 35°, тобто таких, які мали місце в дослідах з масовою культурою хлорели. Дослід тривав два тижні.

З даних, наведених у таблиці 2, можна зробити висновок, що при низьких концентраціях сечовини (0,1—1,0 г/л) температури в межах 15—35° практично не викликають її розпаду. При більш високих концентраціях (2—3 г/л), запропонованих у рецепті Тамія, температура -35° сприяє певному розпаду сечовини. Але і в цьому випадку кількість аміаку, що утворювалася, незрівнянно менша, ніж у досліді з масовою культурою, де вміст його віл середовища досягає 316 мг. Отже, немає підстав вважати, що розпад сечовини у культурі хлорели мав термічний, характер. Можливою причиною розпаду сечовини може бути зараження «культури бактеріями, що не виключено в умовах масового культивування водоростей просто неба. На користь цього свідчить той факт, що в умовах лабораторних дослідів при додержанні основних правил антисептики не доводилося спостерігати спонтанного розпаду сечовини.

Таблиця 2

Вплив температури на розпад сечовини

Концентрація (у г/л)	Аміак ( у мг/л)		
	15°	25°	35°
0,1	0	2,0	1,5
0,2	0	3,5	2,3
1,0	2,8	9,0	6,7
2,0	10,8	11,3	17,2
3,0	11,1	11,5	18,9



Загибель культура хлорели, спостережувану в одному з описаних дослідів, можна пов'язати з двома явищами: порушенням фізіологічних і біохімічних процесів, викликаних підвищенням рН середовища (з 6 до 9), або з отруєнням культури аміаком.

Для з'ясування впливу різних значень рН на розвиток хлорели було проведено ряд дослідів. Водорості вирощували при рН, рівному 5,7 та 9 в трилітрових колбах, в які вміщували по 2 л культурального середовища. Протягом всього досліді необхідне рН підтримували додаванням  $H_2SO_4$  або  $NaOH$ . Випадання солей в осад при додаванні луку попереджали за допомогою етилен-діамін-тетраоцтової кислоти.

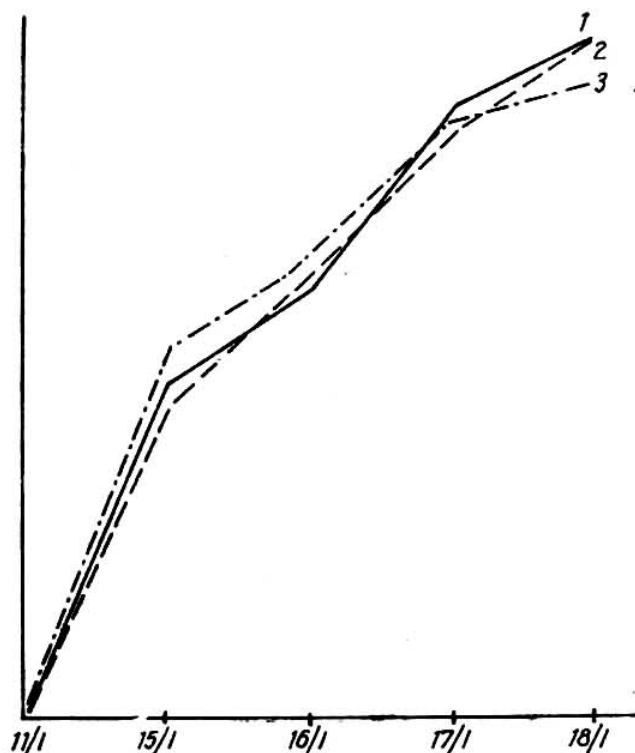


Рис. 4. Ріст *Chlorella pyrenoidosa* при різному рН середовища:

1 — рН-5; 2 — рН-7; 3 — рН-9.

Нефелометричне визначення густоти суспензії не виявило істотних змін у розвитку водоростей при рН 5,7 або 9 (рис. 4). Синтез білкових речовин також відбувався дуже інтенсивно і майже не змінювався при різних рН (табл. 3).'

Таким чином, спостереження за станом культури хлорели за такими важливими фізіологічними і біохімічними характеристиками, як процеси росту і синтезу, не виявили істотних змін у культурі при підвищенні рН до 9. Отже, високе значення рН само по собі не має згубного впливу на хлорелу і не є лімітуючим фактором в її розвитку і нагромадженні біомаси та білка.

Індиферентне відношення хлорели в культурі до значних коливань рН, очевидно, пояснюється характерною особливістю одноклітинних водоростей, яка, на думку

дослідників (Myers a. Johnston, 1949; Минеева, 1962), полягає в певній локалізації всіх процесів обміну в клітині, на відміну від інших мікроорганізмів.

Гетерогенність клітинного вмісту й існування певних бар'єрів у клітині захищають і від зрушень рН при зміні *i* концентрації водневих йонів у зовнішньому середовищі. Це знаходить підтвердження в роботі Минеевої, яка на основі своїх досліджень прийшла до висновку, що зміни окислювально-відновних умов зовнішнього середовища не спричиняють порушень цих умов в середині клітини і тому мало впливають на ріст водоростей. Дійсно, визначення внутрішньоклітинного рН<sub>2</sub> у ряду водоростей (Rarkine a. Wurmser, Успенская, цит. за Минеевою, 1962) показало, що він значно вищий від спостережуваного в середовищі при їх розвитку.

Таблиця 3

Вплив рН на вміст азоту і білка у хлорели ( у % до абсолютно сухої ваги)

Показники	Дослід 17.XII- 19.1			Дослід 11- 19.1			Дослід 22-29.1		
	рН-5	рН-7	рН-9	рН-5	рН-7	рН-9	рН-5	рН-7	рН-9
Загальний азот	9,51	9,52	8,95	9,72	9,11	9,23	8,79	8,63	8,94
Білковий азот	9,15	9,28	8,83	9,12	8,57	8,74	8,46	8,23	8,32
% білкового азоту по відношенню до загального	96,2	97,2	98,7	93,8	94,1	94,6	95,1	96,5	93,1
% білка	57,2	57,8	55,2	57,0	53,6	54,6	52,9	51,4	52,0

Все сказане вище дає підставу вважати, що загибель хлорели в масовій культурі відбувається внаслідок отруєння аміаком. Умовами які особливо сприяють цьому, є підвищена густина суспензії, недостатність перемішування і постачання CO<sub>2</sub> та незадовільна аерація культури. В цих умовах фотосинтез водоростей послаблений і відсутність вуглеводів, які становлять матеріал для утворення щавлеваоцтової та α-кетоглутарової кислот, робить неможливим зв'язування аміаку в амід-ній формі. Внаслідок цього аміак нагромаджується в клітинах і призводить до їх отруєння.

Токсичність аміаку для рослин, як вважають Уїнес та Веддінг (Vines a. Wedding, 1960) проявляється в інгібуванні системи переносу електронів, особливо в реакції ДПН  $\rightarrow$  Н  $\rightarrow$  ДПН.

В умовах надмірного надходження аміаку в клітини водоростей нестача вуглеводів є лімітуючим фактором для синтезу білка через відсутність амінокислот, які утворюються при реакції кетокислот з аміаком. Підтвердженням цього може бути лабораторний дослід, для по-становки якого був використаний матеріал масової культури хлорели в період розпаду сечовини. Додавання в таку суспензію хлорели вуглеводів (сахарози та глюкози по 0,5 г/л) протягом чотирьох днів знизило рН середовища з 9 до 6 і значно збільшило вміст білка з клітинах, водоростей.

### Висновки

Проведені дослідження підтвердили перевагу сечовини перед  $\text{KNO}_3$  в масовій культурі в лабораторних умовах і просто неба. Однак при культивуванні водоростей просто неба спостерігалися небажані явища, а саме — розпад сечовини з виділенням  $\text{NH}_3$ , підвищенням рН в решті решт загибель культури.

Аналіз даних, одержаних в масовій культурі і в додатково проведених дослідах, дає можливість вважати, що температури, які мали місце в наших дослідах, не могли спричинити розпад сечовини. Найбільш можливою причиною її розпаду можна вважати діяльність бактерій.

Підвищення рН не обмежує розвиток культури певних штамів хлорели. Загибель культури, що спостерігалася в одному з дослідів, була викликана отруєнням аміаком.

Для забезпечення культури від загибелі внаслідок можливого розпаду сечовини, на нашу думку, необхідно підбирати штами водоростей, здатні пригнічувати ріст бактерій і підтримувати в культурі умови, що приють інтенсивному процесу фотосинтезу.

### Література

- Минеева Л. А., Развитие одноклеточных зеленых водоростей в зависимости от окислительно-восстановительных условий среды, Микробиол., т. XXXI, в. 1, 1962, гор. 43—48. — Пиневиц В. В., Верзи ли н Н. Н., Маслов Ю. И., Влияние различных источников азота на рост и накопление массы у *Chlorella pyrenoidosa*, естн. Ленингр. ун-та, № 9, 1961. — Charripigny M. L., Les Amino-acides des hlorelles cultivees en presence de  $\text{NO}_3\text{K}$  on d'uree, Qualitas Plantarum et Meterae egetabiles, v. III—IV, 1958, стор. 99—1100. — Davis E. A., Dedrick J. et'al., aboratory experiments on Chlorella culture 'at the Carnegie institution of Washington, epartament of plant biology, у кн. «Algal culture from laboratory to pilot plant», ід, J. S. Burlew, Carnegie Inst. Washington Publ., v. 600, 1913, стор. 105. — E z z ddin M. Taha, Abdelaziz M. A 1 1 a m, Physiological and'biochemical studies i Egyptian fresh

water algae. V. Growth and cell proteins of *Chlorella ellipsoidea* i influenced by culture, conditions, Arch. Microbiol., v. 34, N 4, 1959, стор. 393—0. — Fogg G. E, Азотное питание и процессы обмена у водорослей, Sympos. )с. Exptl. Biol., N 13, 1959, стор. 106—125. — Myers J. a. Johnston J. A., irbon and Nitrogen balance of *Chlorella* during growth, Plant Physiol., v. 24, 1949, op. 111. — Moyses A., Influence des diverses facteurs sur la croissance des cultures ceierees de *Chlorelles*, Rev. Gen. Bot., t. 63, 1956, стор. L67—174. — Moyses A. Etude de la croissance d'algues monocellulaires (*Chlorelles* et especes voisines) en cultures accelferfees., J. Rech. du CNRS, N 35, 1956. — Vines H. M. a. Wed-ding R. T., Some effects of ammonia on plant metabolism and a possible mechanism lor ammonia toxicity. Plant physiol., v. 35, N 6, 1960, стор. 820—825.

Інститут ботаніки АН УРСР,  
відділ нижчих рослин

Надійшло 16LIV 1963 р.

### **О ЯВЛЕНИЯХ, СОПРОВОЖДАЮЩИХ КУЛЬТУРУ ХЛОРЕЛЛЫ . ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ ЕЕ НА МОЧЕВИНЕ**

**Г. М.. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА и Н. В. КОСТЛАН**

Резюме

Проведены опыты, подтверждающие преимущество мочевины как источника азота в сравнении с азотнокислым калием для хлореллы. Разложение мочевины, наблюдаемое иногда при культивировании водорослей под открытым небом, авторы объясняют активным развитием бактериальной флоры в ослабленной культуре. В этих условиях возможна гибель водорослей вследствие отравления аммиаком.

**ON PHENOMENA ACCOMPANYING CHLORELLA CULTURE**

**WHEN GROWN ON UREA**

**G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA and N. V. KOSTLAN**

Summary

Experiments were conducted corroborating the advantage of urea as a source of nitrogen for *Chlorella* comparison with potassium nitrate. The decomposition of urea, sometimes observed on cultivating the algae in, the open air is explained by the authors as active development of bacterial flora in a weakened culture. Under these conditions the algae may die because of poisoning with ammonia.

**Паламар-Мордвінцева Г.М., Костлан Н.В.** Вплив різних джерел азоту на розвиток і утворення білка у *Ankistrodesmus braunii* Brunth. // Укр. ботан. журн. – 1965. – 22, №4. – С. 91-96.

Значення азоту в живленні рослин, в тому числі й водоростей, полягає перш за все у використанні його сполук як матеріалу для побудови найважливіших речовин організму – білків. Поживна цінність різних джерел азоту визначається, з одного боку, здатністю рослин поглинати дану речовину в потрібних кількостях, а з другого – легкістю утворення за рахунок засвоєних сполук азоту – амінокислот, які є ланками макромолекул білка.

В дослідах із стерильними культурами принципово встановлена здатність рослин використовувати поряд з неорганічними також і органічні сполуки азоту.

Ми поставили собі завдання вивчити відношення *Ankistrodesmus braunii* Brunth. до різних форм азотного живлення. Маючи на увазі, що одержані дані будуть використані в масовій культурі водоростей, ми працювали з альгологічно чистими культурами *Ankistrodesmusbraunii*, не додержуючи їх повної стерильності.

#### Методика

В дослідах використовували *Ankistrodesmus braunii* Brunth., штам 1, одержаний і вилучений нами з водойм в околицях м. Києва у 1960 р. Досліджувалася дія на нього таких сполук азоту:  $\text{NaNO}_2$ ,  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ,  $\text{KNO}_3$ ,  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ,  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ,  $\text{NH}_4\text{HPO}_4$ , сечовини, глікоколу і пептону в концентраціях, що відповідали 200 мг азоту на 1 л поживного середовища.

Поживну суміш готували на дистильованій воді, до якої, крім азотової сполуки, додавали  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  – 1,25 г/л;  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  – 0,6 г/л;  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  – 0,003 г/л; мікроелементи за Хутнером і ЕДТА — по 0,037 г/л. Усі застосовані в дослідах солі були перекристалізовані. За контрольні нами взяті варіанти культур, куди азот не вносили. Посівний матеріал попередньо вирощували на середовищі без азоту. Перед посівом його центрифугували і двічі промивали дистильованою водою.

Водорості вирощували в колбах, що містили по 0,5 л культурального середовища при цілодобовому штучному освітленні люмінесцентними лампами ДС-40 і періодичному продуванні повітря і вуглекислого газу протягом дня.

Всього було проведено шість дослідів при двократній повторності. Тривалість дослідів становила 12 – 14 днів.

Про перевагу тієї чи іншої форми азоту для нашого штаму *Ankistrodesmus braunii* робили висновок, беручи до уваги інтенсивність розвитку водоростей (число клітин, загальна кількість утвореної органічної речовини) та вміст основних форм азоту в біомасі – загального і білкового. Органічну речовину (вмг/л) визначали за методом спалювання в

хромовій суміші; азот – за методом Кельдаля. Обліковували ріст водоростей, підраховуючи кількість клітин в  $1 \text{ мл}^3$  в гематокамері Горяєва. Спостереження за станом клітин провадили під мікроскопом з імерсійним об'єктом.

### Результати дослідів і їх обговорення

Усі дослідів дали схожі наслідки і показали, що відношення *Ankistrodesmus braunii* до різних сполук азоту неоднакове. Результати спостережень за ростом культури *Ankistrodesmus braunii* в різних дослідів узагальнені у табл. 1, де показана середня кількість клітин у заключному етапі досліджень. Результати дослідів показали, що культури, де джерелом азоту був азотистокислий натрій ( $\text{NaNO}_2$ ), гинули наступного дня після посіву (через 19 – 20 годин). Загибель культури супроводжувалася повним її знебарвленням. Під мікроскопом клітини мали нормальну форму з цілковито безбарвним, а потім зруйнованим хроматофором.

Таблиця 1

**Кількість клітин *Ankistrodesmus braunii* Brunth., вирощеного на різних формах азоту наприкінці дослідів (середнє з чотирьох дослідів)**

Варіант	Форма азоту	Кінцева кількість клітин (у тис.)	pH середовища в кінці дослід-ження
1	– контроль N = 0	3196	5,0
2	$\text{NaNO}_2$	–	5,0
3	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	7870	5,5
4	$\text{KNO}_3$	6077	5,5 – 6
5	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	1614	4,5
6	$\text{NH}_4\text{NO}_3$	3691	4,5
7	$(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$	10380	6
8	Сечовина	8091	5,5 – 6
9	Глікокол	13131	7
10	Пептон	14402	7

Найкращий ріст культури спостерігали на середовищах, в яких джерелом азоту були пептон, глікокол, фосфорнокислий амоній і сечовина. Деяко гірші наслідки були одержані при вирощуванні *Ankistrodesmus braunii* використанням  $\text{KNO}_2$  і  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ . Дуже слабкий ріст у порівнянні з попередніми культурами, а також з контролем спостерігали на фоні  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ ; в останніх дослідів культури цього варіанта були дуже ослаблені і мали жовтий відтінок.

Таблиця 2

**Вміст загального і білкового азоту *Ankistrodesmus braunii* Brunth. залежно від форми азотного живлення (середнє з чотирьох дослідів) (у % на абсолютну суху речовину)**

Варіант	Форма азоту	Загальний азот	Білковий азот	Відношення білкового азоту до загального	% білка
1	– контроль N = 0	4,58	4,47	0,97	27,9
2	NaNO <sub>2</sub>	4,78	–	–	–
3	Ca(NO <sub>3</sub> ) <sub>2</sub>	5,55	5,37	0,96	33,6
4	KNO <sub>3</sub>	7,87	7,15	0,91	44,7
5	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>	5,98	5,19	0,87	32,4
6	NH <sub>4</sub> NO <sub>3</sub>	6,21	5,53	0,89	34,6
7	(NH <sub>4</sub> ) <sub>2</sub> HPO <sub>4</sub>	8,91	7,83	0,88	49,0
8	Сечовина	8,73	7,90	0,90	49,4
9	Глікокол	8,23	7,74	0,94	48,4
10	Пептон	8,36	7,71	0,92	48,2

На фоні сірчанокислового амонію з культурами відбувалося таке. На початку дослідів кількість клітин у культурі трохи збільшувалась. Однак приблизно на 6 – 7-й день кількість їх починала зменшуватися, культура – забарвлюватися у жовтий колір і наприкінці досліду зовсім гинула. Загибель культури виявлялася в знебарвлюванні клітин і набутті ними зернистого вмісту, що надавало їм ненормального вигляду.

В культурах, де джерелами азоту були глікокол та пептон, в перші два-три дні після інокуляції ріст водоростей супроводжувався значним розвитком бактерій, внаслідок чого культура набувала мутно-зеленого кольору. Але в наступні дні (на 4 – 5-й день) кількість бактерій дуже зменшувалася і наприкінці дослідів вони майже не спостерігалися під мікроскопом. Зважаючи на це, при вирощуванні *Ankistrodesmus braunii* на пептоні та глікоколі доцільно провадити інокуляцію такою кількістю клітин, яка могла б відразу ж пригнічувати ріст бактерій.

У контрольних культурах, які вирощувалися без азоту, кількість клітин протягом усіх дослідів продовжувала досить помітно збільшуватись і тільки наприкінці досліду (на 12 – 14-й день) спостерігалось певне пожовтіння культур, що супроводжувалося спорутворенням.

Збільшення кількості клітин у згаданих культурах, найімовірніше, відбувалося за рахунок тих запасів поживних речовин, які були в клітинах. За цих умов клітини зберігали здатність до розмноження і певного нагромадження біомаси за рахунок фотосинтезу, але не мали можливості нагромаджувати білок. Це підтверджується даними аналізів,

відповідно до яких у контрольних культурах вміст білка був найнижчим порівняно до інших варіантів досліду (табл. 2).

Спостереження за культурами, вирощеними без азоту, застерігає від передчасних висновків про добрий стан культури при дослідженні нових джерел азотного живлення в культурах водоростей. При випробуванні нових джерел поживних речовин для водоростей необхідно враховувати їх здатність досить тривалий час розмножуватись і збільшувати біомасу при відсутності азоту в поживному середовищі.

Цікаво відмітити ще одне явище, яке спостерігалось в наших дослідах, а саме – морфологічної мінливості клітин *Ankistrodesmus braunii* під впливом різних сполук азоту. Про характер клітин у культурах на фоні  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$ ,  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  вже згадувалося раніше.

Найбільша різноманітність морфологічно видозмінених клітин спостерігалася на фоні органічних сполук азоту – пептону і глікоколу. При цьому клітини *Ankistrodesmus braunii* дуже вкорочувалися і потовщувалися; спостерігалася велика кількість округлих клітин типу «хлорели». На фоні фосфорнокислого амонію, азотнокислого калію і в контролі клітини зберігали свою типову веретеноподібну форму.

Спостереження за нагромадженням органічних речовин в суспензії у *Ankistrodesmus braunii* також дозволяють нам зробити висновок, що найбільш інтенсивним ростом характеризуються ті культури, де за джерело азоту були органічні сполуки – сечовина, глікокол і пептон (табл. 3).

Таблиця 3

**Нагромадження органічної речовини в суспензії *Ankistrodesmus brauni* і *Brunnth.*, залежно від форми азотного живлення (в мг/мл)**

Варіант	Форма азоту	pH середовища в кінці досліду	Кількість органічної речовини	Органічна речовина в % від контролю
1	– контроль N = 0	5,0	70,4	100
2	$\text{NaNO}_2$	5,0	44,8	63,6
3	$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	5,5	352,0	500,0
4	$\text{KNO}_3$	6,0	403,2	572,7
5	$(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$	4,5	204,8	299,9
6	$\text{NH}_4\text{NO}_3$	4,5	211,2	300,0
7	$(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$	6,5	518,4	736,3
8	Сечовина	6,0	480,0	681,8
9	Глікокол	7,0	486,4	699,9
10	Пептон	6,5	448,0	636,3



З неорганічних сполук особливо сприятливий вплив на нагромадження органічних речовин у *Ankistrodesmus braunii* виявив фосфорнокислий амоній  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ . На його фоні кількість органічної речовини в суспензії водоростей була найвищою і становила 518,4 мг/л, а на сечовині, глікоколі і пептоні відповідно – 480 мг/л, 486,4 мг/л і 448,0 мг/л.

Нітрати —  $\text{KNO}_3$  і  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  *Ankistrodesmus braunii* використовує дещо гірше, про що свідчить і менш інтенсивне утворення органічної речовини (403,2 мг/л і 352,0 мг/л відповідно).

Нітрити в умовах досліду виявилися зовсім не придатною формою азоту для даного штаму *Ankistrodesmus braunii*: на фоні азотистокислого натрію водорості не розвивалися й гинули. Токсичність нітритів може бути пов'язана з нагромадженням цих сполук у клітинах внаслідок їх легкого проникнення і неможливості дальшої успішної асиміляції через недостачу вуглеводів. Слід окремо зупинитися на відношенні *Ankistrodesmus braunii* до сірчаноокислого і азотноокислого амонію. Як уже згадувалося, в перші дні після інокуляції в культурах, де джерелом азоту були ці солі, водорості добре розвивалися, але незабаром почалося пригнічення їх росту, яке швидко наростало і призводило до повної загибелі культури. Описане явище різко виявилось на фоні сірчаноокислого амонію. Ми схильні це пов'язувати з поступовим підкисленням середовища внаслідок інтенсивного використання йонів амонію і нагромадження йонів  $\text{SO}_4^-$  і  $\text{NO}_2^-$ . Сірчаноокислий амоній, як більш фізіологічно кисла сіль, проявляє більш різку токсичну дію. До аналогічних висновків прийшов Б. С. Алєєв (1932), який в дослідях з *Ankistrodesmus falcatus* Ralfs пояснював згадане явище дисоціацією сірчаної і азотної кислоти, солі яких використовувалися як джерело азоту. Дійсно, в тих культурах наших дослідів, де водорості розвивалися добре, реакція середовища залишилася незмінною (слабкокислою) або ставала дещо лужною – на рівні  $(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$ , сечовини, глікоколу та пептону. Наявність у поживному середовищі азотноокислого або сірчаноокислого амонію призводили до зниження рН в процесі розвитку культури до 4,5 (табл. 3).

Додаткові досліді, в яких при вирощуванні *Ankistrodesmus braunii* на фоні сірчаноокислого і азотноокислого амонію підтримувалася вихідна реакція середовища (рН близько 6) шляхом зв'язування йона  $\text{SO}_4^-$  баритом або підлугуванням середовища у випадку з йоном  $\text{NO}_2^-$  водорості добре розвивалися і культура мала темно-зелений колір.

Слід відзначити, що відношення досліджуваного штаму *Ankistrodesmus braunii* до сірчаноокислого амонію досить специфічне і не характерне для інших протококових. Зокрема токсичної дії на хлорелувін не проявляє і використовується нею так само успішно, як сечовина (Пиневиц, Верзилин и Маслов, 1961).

З числа мінеральних амонійних солей фосфорнокислий амоній є для *Ankistrodesmus braunii* найкращим джерелом азоту, що м;зиипов'язати із слабкою дисоціацією фосфорної кислоти, а також з використанням йона фосфору.

Наведені дані свідчать про те, що *Ankistrodesmus braunii*, як і інші протококові, дуже чутливий до зміни рН у поживному середовищі в кислий бік. Відповідно до досліджень Алєєва (1932) для *Ankistrodesmus falcatus* Ralfs оптимальним рН є 6,9 – 7,3.

Зміна рН у поживному середовищі, що спостерігалася напроцесі розвитку *Ankistrodesmus braunii* при різних джерелах азотупояснюється швидким використанням одного із йонів. Напрям, в якому змінюється рН, дає змогу дізнатися про те, в якій мірі асимілюється кожен із двох йонів. На основі проведених нами дослідів можна зробити висновок, що *Ankistrodesmus braunii* краще використовує амонійну форму азоту. Про це свідчить той факт, що азотнокислий амоній, обидва йони якого можуть бути джерелом азоту для *Ankistrodesmus braunii*, є яскраво вираженою фізіологічно кислою сіллю, що стає для нього токсичною через однобічно посилене використання йона  $\text{NH}_4^+$  підкислення середовища, звільненими йонами  $\text{NO}_3^-$ . Цей факт підтверджується також у дослідженнях Сиретта і Морріса (Syrettі Morris, 1963), які встановили, що при культивуванні *Chlorella vulgaris* на поживному середовищі з  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  спочатку використовується йон  $\text{NH}_4^+$ . Інгібування асиміляції йонів  $\text{NO}_3^-$  клітинами хлорели за наявності в середовищі йона амонію, як вважають згадані автори, відбувається внаслідок утворення азотистої речовини, що зворотно пригнічує нітратредуктазу. Краще засвоєння амонійного азоту може бути пов'язано з тим, що використання нітратів вимагає додаткової затрати енергії відновлення азоту.

Крім того, дослідженнями Штрос (Stross, 1963) встановлено, що інтенсивність використання йонів  $\text{NH}_4^+$  і  $\text{NO}_3^-$  із азотнокислого амонію залежить від віку культури і активності реакції. Молоді культури незалежно від рН середовища краще використовують йон амонію. Більш старі культури в лужному і нейтральному середовищі краще засвоюють нітрати, а в кислому середовищі – амоній. Отже, і для водоростей підтверджується встановлена Д. М. Прянішніковим загальна для вищих рослин закономірність про переважне використання йона амонію.

Як уже згадувалося вище, пептон виявився добрим джерелом азоту для *Ankistrodesmus braunii*, що забезпечує добрий розвиток культури. Але в даному випадку твердження про те, що водорості засвоювали безпосередньо гідролізат білка, вимагає деякої обережності, оскільки досліди провадилися не стерильно, а внесення пептону в поживне середовище сприяє розвитку мікрофлори, життєдіяльність якої могла перетворити азот пептону в доступну для водоростей форму.

Аналіз біомаси водоростей показав, що нагромадження загального азоту і білка в клітинах *Ankistrodesmus braunii* перебуває в такій залежності від азотного живлення, як і його розвиток. Форми азоту, що обумовлюють більш інтенсивний ріст біомаси водоростей, сприяли і найбільш інтенсивному утворенню білка в їх клітинах (табл. 2).

Так, на фоні фосфорнокислого амонію і органічних форм азоту (сечовина, глікокол, пептон) вміст білка у *Ankistrodesmus braunii* становив близько 49% до сухої речовини. Трохи нижчим він був на фоні азотнокислого калію (44,7%) і значно зменшувався при вирощуванні водорості на фоні  $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ ,  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  і  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , становлячи відповідно 33,6, 32,4 і 34,6%. У контрольному варіанті вміст білка досягав лише 27,9%.

Відношення білкового азоту до загального у *Ankistrodesmus braunii* в більшості варіантів було близьким до 0,9, що збігається з коефіцієнтом, установленим для інших протококових, зокрема для хлорели. Трохи нижчим це відношення було в *Ankistrodesmus braunii*, вирощеного на фоні неорганічних солей амонію, очевидно, внаслідок їх легкої доступності для засвоєння водоростями і переважання швидкості асиміляції йонів амонію над темпами синтезу білка.

### Висновки

З проведених нами дослідів видно, що *Ankistrodesmus braunii* Brunth., штам 1, найкраще росте і нагромаджує найбільшу кількість білка при використанні як джерело азоту фосфорнокислого амонію, сечовини, глікоколу і пептону. Але в зв'язку з тим, що на глікоколі і, особливо, на пептоні в перші дні після інокуляції розвивається багата бактеріальна флора, яка дещо пригнічує розмноження водоростей, при вирощуванні *Ankistrodesmus braunii* в культурі за джерело азоту рекомендуємо брати фосфорнокислий амоній або сечовину.

Нітритні форми азоту для *Ankistrodesmus braunii* в умовах нашого дослідження виявилися токсичними. Амонійні солі азотної і сірчаної кислоти проявляють на досліджувану водорість різку пригнічуючу дію внаслідок підкислення середовища при поглинанні йона  $\text{NH}_4^+$ .

*Ankistrodesmus braunii* добре росте в нейтральному і слабкокислому середовищі. Зниження рН нижче 5 призводить до загибелі культури.

### Література

Алеев Б. С. К физиологии и экологии сапробных водорослей (К физиологии питания *Ankistrodesmus falcatus* Ralfs). Госстройиздат, 1932. – Пиневиц В. В., Верзилин Н. Н. и Маслов Ю. И. Влияние разных источников азота на рост и накопление массы у *Chlorella pyrenoidosa*, Вестн. Ленингр. ун-та, 1961, № 9. – Stross R. G. Nitrate preference in *Haematococcus* controlled by strain, age of inoculum and pH of the medium. Canad. J. Microbiol.

1963, 9, 1, 33–40. – Syre 11 P. a. Morris I. The inhibition of nitrate assimilation by ammonium in *Chlorella*, Biochim. et biophys. acta, 1963, 67, 4, 561 – 575.

## ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ИСТОЧНИКОВ АЗОТА НА РАЗВИТИЕ И ОБРАЗОВАНИЕ БЕЛКА У *ANKISTRODESMUS BRAUNII* BRUNNTH.

Г. М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА и Н. В. КОСТЛАН

### Резюме

Изучалось влияние различных источников азота на рост, развитие и образование белка у *Ankistrodesmus sбраunii* Brunnth. (штамм 1). Установлено, что он лучше всего растет и накапливает наибольшее количество белка при использовании в качестве источника азота фосфорнокислого аммония, мочевины, гликокола и пептона. Однако в связи с тем, что на гликоколе и в особенности на пептоне в первые дни после инокуляции развивается обильная бактериальная флора, которая несколько угнетает размножение водорослей, при выращивании *Ankistrodesmus braunii* в культуре в качестве источника азота автор рекомендует брать фосфорнокислый аммоний или мочевины.

Нитритные формы азота для *Ankistrodesmus braunii* в условиях проведенного опыта оказались токсичными. Аммонийные соли азотной и серной кислот проявляют на исследуемую водоросль резкое угнетающее действие в результате подкисления среды при поглощении иона  $\text{NH}_4^+$ .

*Ankistrodesmus braunii* хорошо растет в нейтральной и слабокислой среде. Падение рН ниже 5 приводит к гибели культуры.

Следовательно, лучшей формой азота для *Ankistrodesmus braunii* Brunnth. является фосфорнокислый аммоний и мочевины.

## EFFECT OF VARIOUS SOURCES OF NITROGEN ON DEVELOPMENT AND PROTEIN FORMATION IN *ANKISTRODESMUS BRAUNII* BRUNNTH.

G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA and N. V. KOSTLAN

### Summary

The authors studied the effect of various nitrogen sources on growth, and development and protein formation in *Ankistrodesmus braunii* Brunnth. (strain I). It was established that it grows best and accumulates the greatest quantity of protein when the sources of nitrogen used are ammonium phosphate, urea, glycol and peptone. However since profuse bacterial flora develops on glycol and, especially, on peptone during the first few days after inoculation, and this somewhat depresses the multiplication of alga the authors recommend ammonium phosphate or urea as a source of nitrogen when growing *Ankistrodesmus* in culture. The nitrate forms of nitrogen proved toxic for *Ankistrodesmus* under conditions of the experiment. Ammonium nitrate and sulfate salts produce a sharp depressive effect on the investigated alga owing to acidification of the medium as the  $\text{HN}_4$  ion is absorbed. *Ankistrodesmus braunii* grows well in neutral and weakly acid media. A decrease in pH to below 5 leads to the dying of the culture. Hence, the in form of nitrogen for *Ankistrodesmus braunii* Brunnth. is ammonium phosphate and urea.

**Паламар-Мордвинцева Г.М. Поліформізм у Анкістродесма Брауна (*Ankistrodesmus braunii* Brunth.) I. Нормальний розвиток клітин // Укр. ботан. журн. – 1966. – 23, №1. – С. 63-68.**

Рід *Ankistrodesmus* так само, як і багато інших родів протококових водоростей, характеризується надзвичайною різноманітністю форм або так званим поліморфізмом клітин у межах одного виду. Явище поліморфізму ми спостерігали в анкістродесма Брауна (*Ankistrodesmus braunii* Brunth.), який був знайдений в одному із ставків Феофанії в околицях Києва. У 1960 р. він виділений у культуру альгологічно та бактеріологічно очищену за загальноприйнятою методикою. Культивуючи водорість і виявляючи всі можливі умови живлення цього організму в культурі, ми зіткнулися з явищем його морфологічної мінливості, причому зміна форми клітини в деяких випадках була дуже значною. Для з'ясування причин цієї морфологічної мінливості, а також для кращого розуміння поведінки організму в культурі ми прослідкували нормальний процес розвитку *Ankistrodesmus braunii* Brunth. в різних умовах культури.

Нормальний процес розвитку клітин в анкістродесма Брауна ми спостерігали в культурі і на агарі, в мікрокультурі, а також в умовах інтенсивного культивування в масовій культурі.

#### Методика досліджень

**Агарові культури.** Способом поступового розведення одержували культуру анкістродесма Брауна з дуже малою кількістю клітин. Краплину такої культури пастерівською піпеткою наносили на край агарової пластинки в чашці Петрі, відступивши на 1 см від нього. Накривши чашку і поставивши її на ребро, повільно повертали чашку навколо осі так, щоб краплина текла по колу, утворюючи світлу доріжку. В міру розтікання краплини окремі клітини анкістродесма Брауна фіксувалися на агарі. Після цього під мікроскопом відзначалися місця на агарі, де лежали поодинокі клітини. їх ми й спостерігали. Чашки виставлялися на штучне світло, створене люмінесцентними лампами. Культура анкістродесма в даному випадку вирощувалася на агаризованому середовищі Прата. Ми спостерігали ріст і розвиток окремих клітин та мікроколоній. При роботі з імерсійним об'єктивом імерсійне масло наносили прямо на агар.

**Мікрокультури.** Для з'ясування деяких деталей розмноження і розвитку, а також морфологічних змін залежно від умов живлення клітин ми культивували мікрокультури. Для цієї мети ми використовували камеру Горяєва, яка вживається для підрахунку клітин крові. Стерильну культуру анкістродесма Брауна з дуже малою кількістю клітин вводили пастерівською піпеткою в стерильну гематокамеру, покриту стерильним покривним склом. Краї камери і покривного скла закривали стерильним вазеліном, за винятком

вузького проміжку, який відкривався в жолобок камери. Він залишався відкритим для газообміну. Окремі клітини анкістродесма, розкидані по сітці камери, легко спостерігалися під мікроскопом. Інокульовані камери інкубувалися в чашках Петрі, в яких в одному місці краї половинок чашки були витягнуті у вигляді носика. Дно чашки вистелялося фільтрувальним папером і зволожувалося стерильною дистильованою водою. Чашку з камерою поміщали в кристалізатор і виставляли на штучне світло. Через носик в чашці вставляли смужку фільтрувального паперу і опускали на дно кристалізатора. У кристалізатор час від часу доливали дистильовану воду, постійно підтримуючи вологу в чашці Петрі. Мікрокультури дали змогу провести спостереження над розвитком окремих індивідів та їх потомства.

Інтенсивна культура анкістродесма Брауна в умовах різного мінерального живлення. Культуру анкістродесма Брауна вирощували на різних мінеральних середовищах, які відрізнялися за складом або концентрацією при штучному освітленні люмінесцентними лампами ДС-40 або НБС-40. Аерація і перемішування культури здійснювалися компресором, вуглекислий газ подавався з балона через гумову трубку. Культури вирощувалися у півлітрових круглих плоскодонних колбах із скла пірекс. Колби попередньо оброблялися хромовою сумішшю, промивалися дистильованою водою, висушувалися і стерилізувалися. Закривали їх ватними пробками із вставленими в них скляними трубками для газообміну і перемішування. Культури освітлювалися протягом цілої доби, перемішування та аерація здійснювалися на протязі цілого дня. Спостереження за ростом культур провадилися шляхом підрахунку клітин в гематокамері і визначенням оптичної густини за допомогою нефелометра. Під час мікроскопічних спостережень ми робили малюнки і вимірювали розміри клітин.

### **Нормальний розвиток клітин анкістродесма Брауна**

Форма клітин у протококових водоростей змінюється в процесі розвитку водорості. На різних стадіях свого розвитку навіть у звичайних нормальних умовах клітини того ж самого організму змінюють свій зовнішній вигляд настільки, що їх можна прийняти за інші види або навіть роди. Ще Л. С. Ценковський (1876) і А. Фамінцин (Phamintzin, 1871), які провадили дослідження з нитчастими водоростями (*Stigeoctonium* і *Ulothrix*), встановили, що на певних стадіях свого розвитку ці водорості набувають вигляду, що дуже нагадує роди *Palmella* або *Protococcus*. Артарі (1892), який вивчав деякі види протококових у культурі, звернув також увагу на певні особливості в процесі розвитку в анкістродесма Брауна (*Raphidium braunii* Naeg.). Він відмітив у цьому виді стадію спочивальних спор. За Артарі, зелені клітини анкістродесма в кінці березня висихають і перетворюються на червоні. При цьому вони наповнюються олією. В червні клітини

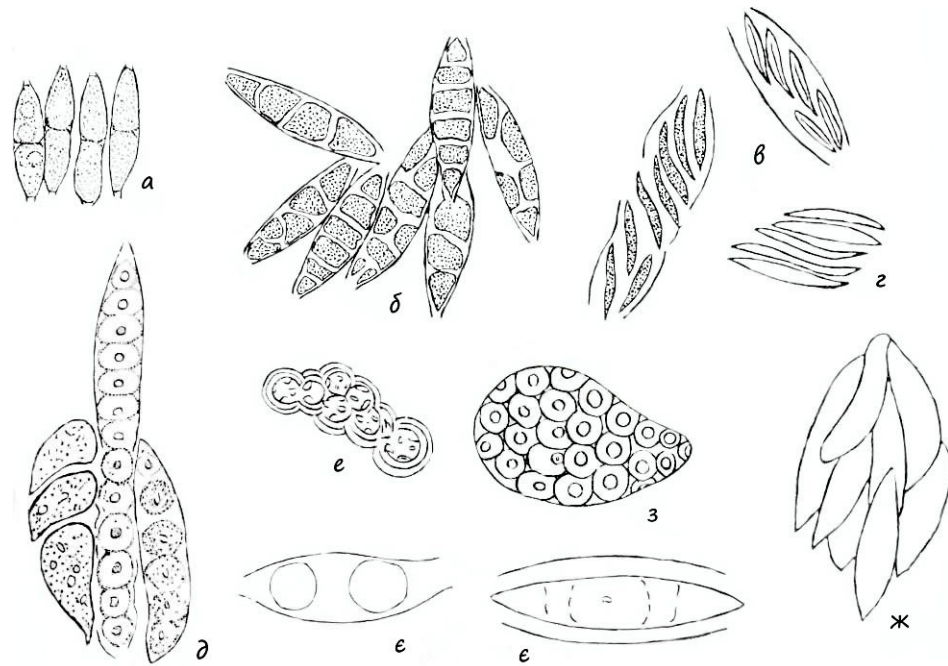
набувають округлої форми. При поступовому перенесенні їх у воду через декілька днів вони зеленіють і діляться. Молоді клітини виростають до розмірів, типових для виду. Як відзначив Артарі, цю стадію спостерігав також Клебс.

Анкістродесм Брауна, вирощуваний на агаризованому середовищі Прата, проявляє ознаки, характерні для даного виду. Типові індивіди являють собою веретенovidні клітини з пластинчастим пристінним хроматофором, який витягається до обох кінців клітини, але не заповнює верхівок клітини. Хлоропласт займає майже  $\frac{2}{3}$  клітини, утворюючи півкільце. Змінюючи положення в клітині, він має вигляд півкільця або суцільної смужки. Як відзначає Макміллан (McMillan, 1957), в центрі клітини і хлоропласта завжди наявний піреноїд, оточений намистоподібними гранулами кристалічної природи, які розташовуються по діагоналі, перетинаючи клітину до протилежних стінок.

Ділення клітини починається з того, що оболонка на верхівці її ніби розм'якшується, стінки розходяться і клітина виділяє особливий слиз жовтуватого кольору (рис., *а, б*). За допомогою цього слизу клітина міцно прикріплюється до поверхні агару, а сам агар навколо молодої колонії клітин анкістродесма набуває жовтуватого кольору. У водній культурі при перенесенні анкістродесма Брауна в свіже поживне середовище теж можна спостерігати виділення такого слизу, коли культура не переміщується і клітини осідають на дно культурального посуду. В умовах інтенсивного перемішування, коли поділ клітин з тих чи інших причин дещо затримується, часто можна спостерігати, як молоді клітини, що виростили майже до нормальних розмірів, все ще тримаються разом своїми кінцями за допомогою цього ж слизу.

Одночасно з виділенням слизу і розходженням кінців клітини починається поділ її протопласта. Перша лінія поділу з'являється у вигляді поперечної тріщини, яка поділяє протопласт на дві частини. Далі на протязі 2 – 3 годин виникають ще ряд поперечних і косих тріщин (рис., *а, б*). Через 2,5 – 3 години можна спостерігати вісім видовжених, розташованих серійно дочірніх клітин, які ще лежать в залишках материнської оболонки (рис., *в*). Зростаючи, молоді клітини видовжуються майже паралельно до поздовжньої осі, внаслідок чого набувають спіральної конфігурації.

Через 4 – 5 годин залишки материнської оболонки зникають зовсім, але молоді клітини лежать разом, утворюючи мікроколонію (рис., *г*). В цей час розміри їх досягають 15 – 18  $\mu$  завдовжки і 1,6 – 2,4  $\mu$ , завширшки. Наступний поділ дочірніх клітин настає через 8 – 22 години залежно від умов культивування – через 8 – 10 годин на агарових пластинках, через 22 і навіть 26 годин в мікрокультурі. На час ділення клітини мають завдовжки 21 – 26 і 4,9 – 6,6  $\mu$  завширшки.



Нормальний розвиток клітин в анкістродесма Брауна (*Ankistrodesmus braunii* Brunth.):

а, б – поділ протопласта клітин (агарова культура); в – новоутворені клітини (агарова культура); г – мікроколонія (агарова культура); д – формування краплин олії, заокруглення клітин (агарова культура); е – апланоспори (мікрокультура); ж – утворення апланоспор з вегетативних клітин без попереднього поділу (мікрокультура); з – післяспоровий період утворення пучків дочірніх клітин (водна культура); з – група спор типу *Protococcus* (мікрокультура).

Часто поділ клітини починається трохи інакше. Одночасно з виділенням апікальної секреції виникає не одна, а дві перегородки, які поділяють протопласт на три частини, дві крайніх менших і більшу середню. Далі процес поділу йде як звичайно.

Повних циклів поділу, внаслідок яких утворюються типові для анкістродесма Брауна веретеновидні клітини, відбувається шість – вісім підряд.

Після проходження шести – восьми повних циклів розмноження загальний вигляд клітин значно змінюється. На цей час секреція апікального матеріалу, яка збільшується з кожним новим поділом, дуже зростає. Загальний вигляд культури на агаровій пластинці стає жовто-коричневим. Дочірні групи клітин або мікроколонії розпадаються на окремі індивіди. Хлоропласт клітин стає гранульованим. Клітини наповнюються олією (рис., д). Гранульовані, наповнені олією клітини анкістродесма Брауна були описані в ранніх роботах Артарі (1892) та Шода (1913).

Бліді, наповнені олією, клітини існують досить довгий час. Ми спостерігали такі клітини на протязі 24 днів в агаровій культурі. При перенесенні таких клітин в свіже поживне середовище протягом 2 – 3 днів краплі олії зникають, а хроматофор стає зеленим.

Зміна вигляду клітин в культурі проявляється не лише в дегенерації хлоропласта і формуванні краплин олії, але й у редукції видовження дочірніх клітин. Новоутворена



дочірня група клітин набуває спіральної конфігурації, утворюються вкорочені клітини з заокругленими тупими кінцями. Такі клітини виділяють міцні вторинні стінки і перетворюються на апланоспори, досягаючи при цьому 10 – 12  $\mu$ , у діаметрі (рис. 1, *e*).

Часто апланоспори утворюються з вегетативних клітин без попереднього їх поділу. Хлоропласт таких клітин стискується, навколо нього виробляються вторинні внутрішні стінки. Материнська оболонка при цьому теж зберігається у вигляді двох порожніх капсул над апланоспорою. З вегетативної клітини можуть утворюватися в такий спосіб одна або дві апланоспори (рис., *e*).

В міру дальшого культивування спороутворюючої культури апланоспори і вегетативні клітини поступово позбуваються хлорофілу, а протопласт стає помітно зернистим і набуває жовтого забарвлення.

Розвиток нормальних клітин анкістродесма Брауна із спор вперше спостерігав і описав Артарі в 1892 р., коли він переніс висушлий споровий пучок у висячу краплину свіжого поживного середовища. Нам довелося це спостерігати багато разів. Бліді, наповнені олією організми при перенесенні їх у свіжий поживний розчин змінювали свій вигляд, що проявлялося у відтворенні рівного темно-зеленого пігменту на протязі 2 – 5 днів після інокуляції в культуральний посуд або культуральну камеру. Після відтворення функції хлоропласта відбувається його ріст і розрив спорового футляра. Вміст протопласта ділиться перегородками, причому утворюються молоді дочірні клітини. Останні лежать дуже щільно в залишках материнської оболонки. Внаслідок судорожного звільнення з материнської оболонки молоді клітини ще довго зберігають форму, яку вони набули завдяки щільному приляганню одна до одної в межах материнської (рис., *ж*). В нормальних умовах росту клітини ростуть, видовжуються і набувають типової форми. Потомство другого циклу поділу стає зовсім типовим. Клітини мають витягнуту веретеноподібну форму.

При інтенсивному культивуванні, коли клітини перебувають в умовах багатого азотного живлення, постійно переміщуються і підлягають аерації, процеси нагромадження олії в клітинах і споруляції затримуються. Кількість повторних циклів поділу з утворенням типових веретеновидних клітин значно збільшується. Зміна клітин не йде далі редукції видовження клітин і утворення сферичних клітин типу «хлорелла». Внаслідок дедалі зростаючої редукції видовження клітин утворюються кулясті клітини з нормальною структурою протопласта і зеленим забарвленням. Кількість кулястих клітин стає все більшою й більшою. З'являється цикл клітин типу «хлорелла», описаний ще Бейєрінком в 1890 р. Кулясті клітини зберігають здатність до поділу, і кількість їх дедалі зростає, а типові клітини майже зовсім зникають. Клітини з дегенерацією хлоропласта і

формуванням краплин олії в інтенсивній культурі починають змінюватися тоді, коли змінюються умови культури (відсутність аерації, перемішування і т. д.).

Часто в умовах культури спостерігаються аномальні утвори і розвиток апланоспор. В деяких клітинах процес поділу гальмується в силу тих чи інших умов (найчастіше це зумовлюється особливостями процесу живлення). Клітини продовжують рости, досягаючи значно більших за нормальні розмірів – 37 – 45μ завдовжки і 6 – 8μ завширшки. Оболонка в таких клітин стягується посередині, протопласт ділиться на дві частини, оточується власною оболонкою і дає початок двом новим індивідам. В інших випадках клітини значно розширюються, досягаючи 10 – 20 μ завширшки. Протопласт їх ділиться на 4 – 8 частин, даючи початок 4 – 8 клітинам, які мають округлі контури, одягаються товстою оболонкою і знову діляться, даючи початок таким же круглим клітинам. Внаслідок цього виникають групи клітин, що нагадують *Protococcus* (рис., з). Шода (Chodat, 1913) спостерігав такі спори, культивуючи анкістродесм Брауна на агарі з глюкозою; Макміллан (McMillan, 1957) одержував ненормальний процес утворення спор у цього ж організму, культивуючи його на комплексному середовищі з включенням групи амінокислот, а групу клітин типу *Protococcus* спостерігав в культурі з 4% глюкози.

#### **Морфологічно видозмінені вегетативні клітини, зв'язані з нормальним процесом розвитку**

На протязі чотирьох років культивування анкістродесма Брауна ми спостерігали значну кількість клітин, які мали відхилення від нормальних вегетативних клітин. Незелика кількість таких клітин зустрічається завжди в культурі, особливо після трьох – чотирьох циклів поділу. Більшість морфологічно видозмінених клітин в такій культурі в нормальних умовах культивування утворюється внаслідок судорожної конфігурації дочірніх клітин після поділу протопласта материнської клітини. Апікальні клітини мають вигляд трикутників або бувають тризубчасті на верхівці. Клітини, які утворюються в центрі материнської, часто бувають булавовидні, напівсферичні, у вигляді коми і т. д. Кулясті клітини, які не встигають видовжуватись, діляться, даючи дві підковоподібно зігнуті клітини.

#### **Висновки**

Спостереження за розвитком анкістродесма Брауна дало можливість встановити, що зміна форми клітини зв'язана з проходженням різних стадій в циклі його розвитку. При вегетативному розмноженні, коли протопласт клітини ділиться на 4 – 8 частин, даючи початок молодим особинам, клітини зберігають властиві для виду обриси, тобто мають веретеноподібну форму. Після проходження 6 – 8 повторних поділів настає зміна вигляду клітин, яка проявляється в дегенерації хлоропласта, наповненні клітин олією і в редукції

їх видовження. Внаслідок цього в культурі з'являються клітини овальної та округлої форми. Слідом за цим процесом іде процес спороутворення. Апланоспори мають дуже потовщені стінки й різноманітну форму, часто кулясту. При перенесенні спороутворюючої культури в свіже поживне середовище настає післяспоровий період, який проявляється у відтворенні функцій хлоропласта і в поділі, внаслідок чого утворюються нормальні веретеноподібні клітини.

Крім того, в культурі анкістродесма Брауна завжди можна зустріти морфологічно видозмінені клітини, поява яких зв'язана з вегетативним поділом нормальних веретеноподібних клітин. Судорожне звільнення новоутворених клітин з материнської оболонки приводить до появи в культурі овальних, трикутних тризубчастих напівсферичних і булавовидних клітин.

#### Література

Ценковский Л. С. О пальмеллевом состоянии водорослей. Протокол V съезда естествоиспыт. и врачей в Варшаве. Бот. секция, М., 1876; 1 – 2. Artari A. Untersuchungen über Entwicklung und Systematik einiger Protococcoideen. Soc. Imp. Nat. Mose., 1892. – Chodatt R. Monographies d'algues en culture pure. Materiaux pour la flore cryptogamique Suisse. Geneve, 1913, 4. – McMillan R. Morphogenesis and Polymorphismus of *Ankistrodesmus* spp. Journ. General Microbiol., 1957, 17, 3. – Phamintzin A. S. Die anorganische Salze als ausgezeichnetes Hilfsmittel zum Studium der Entwicklung niederen chlorophyllhaltiger Organismen. Bull. Acad. Sei., St. Petersb., 1871, 17; 31.

### ПОЛИМОРФИЗМ У АНКИСТРОДЕСМА БРАУНА

(*ANKISTRODESMUS BRAUNII BRUNNTH.*)

#### I. НОРМАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ КЛЕТОК

Г. М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА

#### Резюме

Описывается нормальное развитие клеток анкистродесма Брауна (*Ankistrodesmus braunii* Brunnth.), а также морфологические их изменения, связанные с прохождением различных стадий в цикле развития этой водоросли. Описываются также некоторые отклонения при прохождении нормального цикла развития и образование морфологически измененных клеток при вегетативном делении.

### POLYMORPHISM IN *ANKISTRODESMUS BRAUNII* BRUNNTH.

#### I. NORMAL DEVELOPMENT OF CELLS

G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA

#### Summary

The author describes the normal development of cells of *Ankistrodesmus braunii* Brunnth., as well as their morphological changes due to passing through various stages in the cycle of development of this alga. Some deviations on passing through the normal cycle of development and the formation of morphologically altered cells during vegetative division are also noted

**Паламар-Мордвінцева Г.М., Петенко К.П. Поліформізм в *Ankistrodesmus braunii* Brunth. 2. Культивування анкістродесма Брауна в розчинах з високою концентрацією солей // Укр. ботан. журн. –1966. – 23, №2. – С. 60-65.**

Однією з причин морфологічної мінливості протококових водоростей в культурі, як вважають деякі дослідники (Троїцька, 1933; Горячов, 1947; McMillan, 1957), є висока концентрація солей в поживному розчині, що зв'язано з підвищенням осмотичного тиску. Вирощуючи анкістродесм Брауна в середовищі Тамія, концентрація якого становить 6,75 г/л, ми спостерігали процес утворення морфологічно-видозмінених клітин анкістродесма, зв'язаний з високим осмотичним тиском в розчині.

Для прикладу наведемо один з багатьох дослідів, проведених нами в лабораторних умовах.

Морфологічно однорідна культура анкістродесма Брауна вирощувалася в трилітрових конічних колбах на середовищі Тамія. В момент засіву культури всі клітини були однотипні, мали веретеноподібну, типову для виду форму і розміри (24—25x4,5x5  $\mu$ ). Спостереження за культурою провадилося щоденно. На шостий день культивування під мікроскопом серед типових клітин анкістродесма були помічені маленькі округлі клітини типу «хлорела», які мали 5  $\mu$  в діаметрі. Число їх було порівняно невелике, і вони не враховувалися при загальному підрахунку клітин, хоча з кожним днем кількість їх продовжувала неухильно зростати. На 14-й день культивування анкістродесма кількість клітин типу «хлорела» становила 4,3%, а на 20-й день — 50%.

Посівний матеріал з цього дослідів був взятий для наступної культури на середовищі Тамія, але в більших масштабах. Кількість культурального середовища становила 14 л. І в цьому досліді кількість клітин типу «хлорела» продовжувала зростати, внаслідок чого через тиждень типових клітин анкістродесма в культурі було не більше 1%. В подальшому щоразу при культивуванні анкістродесма Брауна на середовищі з високою концентрацією солей майже всі клітини в культурі були округлі, маленькі, і тільки невелика кількість їх завжди зберігала типову для анкістродесма форму. Уявлення про те, як змінюється форма клітин анкістродесма Брауна при культивуванні на середовищах з високою концентрацією може скластися, якщо провадити спостереження за культурою під мікроскопом на протязі певного часу. Для прикладу ми описуємо характерні зміни клітин анкістродесма на третій, восьмий і двадцятий день культивування в досліді, який ми згадуємо на початку статті.

Якщо засіяти морфологічно однотипними клітинами культуру анкістродесма Брауна, то вже на третій день культивування на середовищі Тамія можна помітити різницю у формі і розмірах певної кількості клітин. Тут зустрічаються дорослі особини збільшених розмірів, які не проявляють ознак поділу. Довжина їх досягає 29—32—36  $\mu$ , а ширина 6—8  $\mu$ .

Деякі клітини значно потовщуються, досягаючи 9—10  $\mu$  завширшки при нормальній довжині (24—26  $\mu$ ). Протопласт таких клітин ділиться на 4—8—12 частин, даючи початок заокругленим дрібним клітинам. Інші клітини зберігають типову конфігурацію, але перебувають на різних стадіях поділу протопласта і поряд з тільки-но утвореними, які ще не вийшли з материнської оболонки, клітинами, зустрічаються цілком дорослі особини. Проте для основної маси клітин в такій культурі характерний вегетативний стан, типові розміри та форма.

Різноманітність форми і розмірів клітин, а також стадій розвитку вже на третій день культивування анкістродесма Брауна на середовищі Тамія можна пояснити порушенням синхронності культури, зв'язаним з високою концентрацією солей в розчині. Внаслідок цього час розмноження окремих клітин анкістродесма Брауна не збігається, через що в тій же самій культурі спостерігаються клітини різного віку. Високий осмотичний тиск пригнічує розвиток клітин, що призводить спочатку до збільшення розмірів окремих клітин, а потім до запізненого їх ділення. Порушується також нормальний цикл розвитку, порядок стадій в циклі розвитку переставляється в бік розвитку апланоспор.

Вплив високого осмотичного тиску на восьмий день культивування проявляється ще сильніше. В культурі спостерігаються клітини різної форми — кутасті, гітаровидні, овальні, округлі. Тенденція до зменшення розмірів і заокруглення клітин проявляється сильніше. Типових клітин анкістродесма Брауна зустрічається менше, ніж раніше. Часто трапляються потовщені клітини. Протопласт їх розколюється поперечними і косими перегородками, даючи початок молодим клітинам. Але молоді клітини, виростаючи, проявляють тенденцію не до видовження, а до заокруглення, даючи овальні і округлі клітини.

На двадцятий день культивування частіш за все в культурі зустрічаються округлі клітини близько 5 $\mu$  в діаметрі з нормальною структурою протопласта і пігменту. Ці клітини зберігають тенденцію до розмноження, і за рахунок їх збільшується оптична густина культури. Типові клітини анкістродесма Брауна в цьому випадку показують дегенерацію протопласта і раннє формування краплин олії, що свідчить про їх старіння.

Певна частина клітин перебуває в стадії споруляції. Зустрічались тут особини в чотириклітинній стадії з несинхронним розвитком клітин. Крайні клітини ростуть і розвиваються швидше від центральних, внаслідок чого материнська оболонка розривається, звільняючи клітини різних конфігурацій. Середні клітини залишаються кулястими, крайні — дають початок видовженим клітинам, що наближаються за своєю формою до типових. Як зазначалося раніше, частина клітин (близько 1%) зберігають свою типову веретеноподібну форму і спосіб розмноження. Молоді веретеноподібні клітини,

які утворюються по 4—8, протягом певного часу не розходяться, а зв'язані між собою в мікроколонію. При інтенсивному перемішуванні такі мікроколонії виносяться на поверхню культури у вигляді зеленої піни.

Значення осмотичного тиску в зміні форми клітин у водоростей було встановлено рядом дослідників. Лівінгстон (Livingston, 1900), що вивчав фактори, які змінюють форму клітин у *Stigeoclonium*, вміщував водорість у різні концентрації розчину Кнопа, переносячи їх послідовно із слабого розчину в більш концентрований. Лівінгстон виключав по чергово солі, що входять до складу розчину Кнопа, але зберігав постійний осмотичний тиск. Автор прийшов до висновку, що зміна форми клітини не зв'язана з хімічним складом розчину, а залежить від фізичних причин, діючих на збільшення тургору клітини. Завдяки високому осмотичному тискові, як вважав Лівінгстон, зменшується активність клітини, ускладнюється утворення зооспор, відбувається зміна форми клітин і розвивається тенденція до їх заокруглення. Лівінгстону вдавалося експериментально змінювати форму клітини залежно від концентрації розчину.

Артарі (Artari, 1.892) в своїх дослідженнях також підмітив, що в міцних поживних сумішах розмноження клітин у водоростей припиняється. В роботах із *Scenedesmus caudatus* Артарі відзначав, що міцні концентрації як органічних, так і неорганічних поживних розчинів часто викликали появу потворних форм.

Бейерінк (Bejerinc, 1890), додаючи до поживного розчину глюкозу, сахарозу і пептон, і тим самим підвищуючи осмотичний тиск в розчині, спостерігав заокруглення клітин досліджуваних водоростей.

Шода (Chodat, 1913), широко використовуючи в своїх дослідах глюкозу, приписував саме їй появу у водоростей значних морфологічних змін форми і появу потворних клітин.

Як відзначає О. В. Троїцька (1933), спостереження над водоростями підтвердили правильність висновків Лівінгстона. Ріст водоростей в розчині Успенського, який належить до слабких розчинів, відбувається дуже швидко. При підвищенні концентрації розчину форма клітин наближається до кулястої. В своїх дослідженнях з *Pediastrum*, *Coelastrum* та іншими водоростями О. В. Троїцька приходять до висновку, що морфологічні зміни у водоростей при їх культивуванні зв'язані зі зміною концентрації поживного розчину.

Горячов (1947), який ставив досліди з *Pediastrum*, прийшов до висновку, що однією з основних причин, що ведуть до утворення потворних колоній у *Pediastrum*, є висока концентрація солей основного розчину. Дослідження Мак-Міллана (McMillan, 1957) показали, що збільшення осмотичного тиску в середовищі порушує нормальну послідовність у циклі розвитку водоростей.

Наші досліді з анкістродесмом Брауна підтверджують висновки, зроблені попередніми авторами. Високий осмотичний тиск у мінеральному поживному середовищі порушує синхронність культури, пригнічує розвиток клітин. Внаслідок цього в тій же самій культурі наявні клітини, що перебувають на різних стадіях розвитку, створюючи картину морфологічної мінливості. Чим вища концентрація поживного середовища, тим дужче і швидше порушується синхронність культури, прискорюється процес спороутворення і проявляється тенденція до зменшення і заокруглення клітин. Вирощування анкістродесма Брауна на нерозведеному середовищі Крейга — Триліза, концентрація якого становить 29,7 г/л, показує, як швидко настає старіння, споруляція клітин, порушується нормальна послідовність у циклі їх розвитку. Рис. 1 відображає клітини анкістродесма Брауна при вирощуванні його на середовищі Крейга — Триліза на 3-й день культивування. Як видно з рисунка, тут наявні клітини, що перебувають на найрізноманітніших стадіях розвитку і мають різноманітну форму. Багато клітин спороутворюючих. Якщо порівняти культуру, вирощувану на середовищі Тамія, з даною культурою, то можна помітити певну різницю. Різниця ця полягає в тому, що на середовищі Крейга — Триліза цикл розвитку клітин анкістродесма Брауна порушується в тому напрямку, що зменшується кількість повних поділів клітин з утворенням типових веретеноподібних, прискорюється процес спороутворення. Крім того, кількість клітин, підрахована на третій день культивування в процесі спороутворення при вирощуванні на середовищі Крейга — Триліза, становила близько 30%, тоді як на середовищі Тамія на третій день вирощування їх було близько 1%



Рис. 1. Культура *A. braunii* на середовищі Крейга—Триліза на 3-й день культивування.

Рис. 2. Культура *A. braunii* на середовищі Прата на 3-й день культивування.

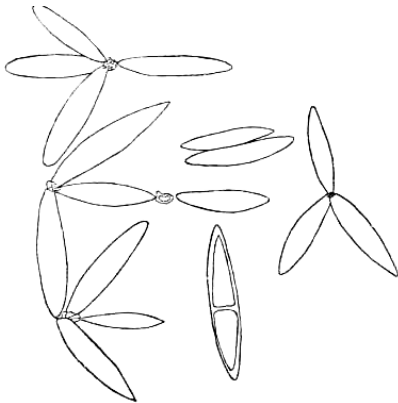
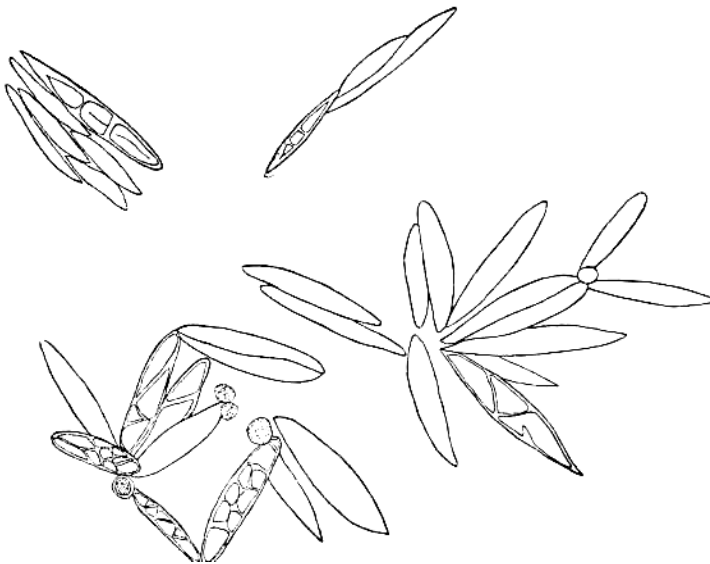


Рис. 3. Культура *A. braunii* на середовищі Прата на 7-й день культивування.





Цікаво порівняти культури, вирощувані на середовищах з високими і низькими концентраціями солей. На рис. 2 та 3 показані клітини з культури анкістродесма Брауна, вирощені на середовищі Прата на 3-й і 7-й день культивування.

Концентрація цього середовища становить 0,121 г/л. Як видно з рисунків, клітини мають типову для анкістродесма Брауна форму з нормальним хроматофором. Не на третій і не на сьомий день культивування морфологічно видозмінених клітин, зв'язаних з високим осмотичним тиском, а також наповнених олією і спороутворюючих, ми не спостерігали. Крім того, на середовищі Прата кількість клітин в культурі зростала значно швидше, ніж на середовищах з високим вмістом солей. Завдяки цьому поживні солі з розчину вичерпувалися протягом короткого часу. Внаслідок цього вегетативний ріст клітин припинявся, наставало видозмінення клітин, супроводжуване появою краплин олії і дегенерацією протопласта. Частина клітин відмирала. Отже, культивування анкістродесма Брауна на середовищах з невисоким вмістом солей при інтенсивній культурі теж супроводжується небажаними явищами (відмиранням внаслідок вичерпування поживних солей з розчину).

Проведення спостережень над процесами розвитку клітин анкістродесма Брауна в інтенсивній культурі викликало необхідність підібрати для анкістродесма Брауна таке середовище, концентрація якого не викликала б передчасного старіння культури, значних морфологічних змін його клітин і разом з тим підтримувала б культуру у вегетативному стані найбільш тривалий час. В дальшому ми культивували *Ankistrodesmus braunii* на середовищі, яке давало добрий ріст клітин, не викликала морфологічних змін, описаних вище, і не спричинилося до передчасного старіння культури. Загальна концентрація цього середовища становить 2,281 г/л. Синхронізована культура анкістродесма Брауна вирощувалася в стадії веретеноподібних клітин досить тривалий час. Ми підтримували таку культуру на протязі п'яти місяців. За цей час при перенесенні в свіжий поживний розчин через 10—15 днів культура залишалася в стадії веретеноподібних клітин. Незмінні умови культивування на середовищі з оптимальною концентрацією солей сприяють і швидкому ростові культури, підтримують нормальний процес розвитку клітини, а перенесення в свіжий поживний розчин значно розтягує цикл розвитку анкістродесма у фазі веретеноподібних, затримує процес спороутворення клітин.

В такий спосіб виникає так звана «настройка» анкістродесма Брауна на певні умови культивування. Підтримування стаціонарних умов культивування та підбір оптимальних концентрацій створюють нормальні умови розвитку клітин анкістродесма Брауна, продовжують стадію веретеноподібних клітин в циклі розвитку, не призводячи до процесу здрібнення і заокруглення клітин. Будь-які зміни в умовах культивування відразу

ж порушують синхронність культури, прискорюючи процес спороутворення.

### Висновки

Основною причиною появи видозмінених клітин анкістродесма Брауна в культурі є висока концентрація культурального середовища. Високий осмотичний тиск в мінеральному поживному середовищі порушує синхронність культури, пригнічує розвиток водорості, затримує поділ протопласта материнської і утворення дочірніх клітин, гальмує процес їх звільнення. Нормальна послідовність у циклі розвитку внаслідок пригнічення розвитку клітин порушується. Настає передчасне спороутворення.

Крім того, дія високого осмотичного тиску проявляється також у зменшенні розмірів клітин і їх заокругленні, що викликає появу і переважання в культурі анкістродесма Брауна клітин типу «хлорела».

В умовах багатого азотного живлення процеси наповнення олією і спороутворення клітин анкістродесма Брауна в масовій культурі затримуються, а фаза вегетативного утворення молодих клітин в циклі розвитку продовжується на досить довгий час.

Збереження постійних умов культивування в масовій культурі анкістродесма Брауна на середовищі з оптимальною концентрацією солей сприяє швидкому ростові водорості, підтримує нормальний процес розвитку клітин, розтягує фазу веретеноподібних клітин в циклі розвитку і затримує процеси споруляції клітин.

Порушення умов культивування (відсутність аерації, освітлення, значна зміна концентрації поживної суміші) викликає появу в культурі морфологічно видозмінених клітин, що пов'язано з настанням спороутворення, порушення синхронності в розвитку окремих клітин і з високим осмотичним тиском.

### Література

- Горячев П. П. Влияние состава питательного раствора на *Pediastrum borya num* (Turp.) Menegh. Микробиол., 1947, **16**, 1.— Троицкая О. В. К морфологии и систематике протококковых водорослей. I. Наблюдения над морфологической изменчивостью протококковых водорослей. Тр. бот. ин-та АН СССР, серия 2, 1933, 1.—Artari A. Untersuchungen über Entwicklung und Systematik einiger Protococcoideen. Soc. Imp. Nat., Mosc., 1892.— Bejerinck M. Culturversuche mit Zoochlorelles, Lichenengonidien und anderen niederen Algen. Bot. Zeit.. 1890, 45.— Chodat R. Mono-graphie d'Algues en culture pure. Meteriaux pour la flore cryptogamique Suisse, 1913, 4, 2.— Livingston B. E. On the stimulus which causes the changes form in polymorphic green algae. Bot. Gaz., 1900, **30**.— McMillan R. Morphogenesis and Polymorphism of *Ankistrodesmus* spp. Journ. Gen. Microbiol., 1957, **17**, 3-  
 Інститут ботаніки АН УРСР, Надійшло 25.1 1965 р.

відділ нижчих рослин

**ПОЛИМОРФИЗМ У *ANKISTRODESMUS BRAUNII* BRUNTH.****II. КУЛЬТИВИРОВАНИЕ АНКИСТРОДЕСМА БРАУНА В РАСТВОРАХ С  
ВЫСОКОЙ КОНЦЕНТРАЦИЕЙ СОЛЕЙ****Г. М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА и Е. П. ПЕТЕНКО**

## Резюме

В статье описываются морфологические изменения анкистродесма Брауна при культивировании его на средах с высокой концентрацией питательных солей и указываются их причины. Основной причиной появления видоизмененных клеток в культуре является высокое осмотическое давление, которое вызывает угнетение развития водоросли, задерживает образование дочерних клеток и их освобождение из материнской оболочки, нарушает синхронность культуры. Высокое осмотическое давление сказывается на уменьшении размером и появлении в культуре анкистродесма Брауна клеток типа «хлореллам

**POLYMORPHISM IN *ANKISTRODESMUS BRAUNII* BRUNTH.****II. CULTIVATION OF *A. BRAUNII* IN SOLUTIONS WITH HIGH CONTENT  
OF SALTS****H.M. PALAMAR-MORDVINTSEVA and E. P. PETENKO**

## Summary

A description is given of the morphological changes in *Ankistrodesmus braunii* on cultivating it on media with a high concentration of nutrient salts, and the causes of these changes are indicated. The chief cause of the appearance of modified cells in the culture is the high osmotic pressure, which gives rise to depression of the development of algae, retards the formation of daughter cells and their release from the maternal membrane, disturbs the synchronosity of the culture. The high osmotic pressure affects the reduction of the dimensions and the appearance in the *A. braunii* culture of «chlo-rella» type cells.

**Паламар-Мордвинцева Г.М. Використання водоростями капролактаму як джерела азоту і  $\text{CO}_2$  // Укр. ботан. журн. – 1966. – 23, №3. – С. 72-78.**

Швидкий ріст хімічної промисловості, що приводить до зростаючої потреби в чистій воді і одночасно до посиленого забруднення промисловими водами природних водойм, ставить перед біологами ряд важливих завдань. Одним із найактуальніших завдань є розробка нових засобів очищення стічних вод підприємств хімічного виробництва. Використання біомаси планктонних водоростей в санітарно-епідеміологічній очистці стічних вод може принести велику користь народному господарству. Як показують дослідження, водорості здатні використовувати основні біогенні елементи, що містяться в стічних водах, для побудови органічних речовин власного тіла, очищаючи тим самим стічні води від небажаних речовин – забруднювачів.

У промислових стічних водах виробництва штучного волокна поряд з іншими компонентами міститься капролактаму – лактам амінокапронової кислоти –  $\text{NH}_4(\text{CH}_2)_5\text{CO}$ . Він являє собою безбарвну кристалічну речовину, яка добре розчиняється у воді, не змінюючи її кольору і запаху. Питання про те, в якій мірі цей лактам може утилізуватися водоростями, не висвітлене ні у вітчизняній, ані в зарубіжній літературі.

Єдина робота, присвячена вивченню впливу капролактаму на водні мікроорганізми і біохімічні процеси самоочищення води, була опублікована у 1954 р. Ц. І. Роговською. Дослідження Ц. І. Роговської показали, що лактам амінокапронової кислоти в концентраціях від 50 до 1000 мг/л не має бактерицидних властивостей і засвоюється бактеріями. Крім того, було показано, що концентрація капролактаму до 1 г/л не діє негативно на розвиток фітопланктону, безбарвних джгутикових та інфузорій. Внаслідок проведеного дослідження було запропоновано санітарно-гігієнічну норму спуску капролактаму у від- криті водойми.

Необхідність розробки нових ефективних способів очищення стічних вод виробництва штучного волокна потребує вивчення відношення водоростей до окремих компонентів стічної води згаданого виробництва. Ми вивчали можливість використання капролактаму планктонними водоростями як джерела живлення.

#### **Методика досліджень**

У дослідах використовувалися хлорококові водорості анкістродесм Брауна (*Ankistrodesmus braunii* Brunth.), штам № 1, і хлорела штам, № 8, виділені з охол ніх водойм м. Києва і альгологічно очищені в нашій лабораторії. Штучне поживне середовище, виготовлене на дистильованій воді, містило 300 мг/л  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ; 300 мг/л  $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ ; 3 мг/л  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ . Як додаткове джерело живлення вносився капролактаму в різних концентраціях. У контрольні культури капролактаму не вносився. Водорості

вирощувалися при штучному освітленні, створеному люмінесцентними лампами ДС-30, з загальною освітленістю в 10 000 лк. Перемішування і аерація культур здійснювалися за допомогою компресора; постачання вуглекислотою провадилося шляхом пропускання чистої вуглекислоти один або два рази на день з балона через гумову трубку. Спостереження за ростом і розвитком водоростей провадилося щоденно. Збільшення числа клітин в культурі визначалося вимірюванням оптичної густини нефелометром і підрахунком клітин в гематокамері Горяєва. Провалилися також спостереження за зміною температури і кислотності середовища. Ріст бактерій в культурах водоростей спостерігали, користуючись методом прямого мікроскопічного дослідження за М. Ф. Лазаревою (1953). Визначення амонійних, нітратних та нітритних іонів у культуральному розчині здійснювалося колориметрично. Тривалість дослідів залежно від мети коливалася від 6 до 23 днів.

### Наслідки дослідів та їх обговорення

Перші досліди були присвячені виявленню можливості росту водоростей в середовищі, яке містило капролактама як джерело азоту. Водорість анкістродесма Брауна, попередньо вирощена на мінеральному поживному середовищі, де за джерело азоту брали сечовину, відокремлювали від розчину і двічі промивали дистильованою водою з наступним центрифугуванням. Одержаний таким чином посівний матеріал розводили дистильованою водою і вносили в рівних кількостях у колби з вказаним вище поживним середовищем. У частину колб як джерело азоту вносили сечовину по 428 мг/л, що становило 200 мг/л КГ; в інші колби було внесено по 1615 мг на 1 л капролактаму, що також відповідало 200 мг/л N. Контролем були культури, вирощувані без джерела азоту. Наслідки дослідів подано на рис. 1. Як показує хід кривих на графіку, збільшення оптичної густини в культурі анкістродесма Брауна, вирощуваного на капролактамі, на протязі восьми днів було меншим, ніж у контролі, де азот не вносився. Це свідчило про те, що капролактама за цей період водоростями не використовувався. Менший приріст клітин порівняно з контролем говорить про можливий незначний інгібіторний вплив капролактаму на анкістродесма Брауна. Починаючи з восьмого дня культивування густина культури, що містила капролактама, значно збільшувалася, приріст кількості клітин йшов у швидкому темпі, густина культури наприкінці дослідів була вищою, ніж в культурі, вирощуваній на сечовині. Очевидно, в культурі сталися якісь зміни, що сприяли засвоєнню капролактаму як джерела азоту.

Щоб виявити, яке відношення до капролактаму буде в інших водоростей, ми поставили наступний дослід з хлорелою. Хлорела, штам № 8, попередньо вирощена на мінеральному середовищі, де джерелом азоту була сечовина, як і в попередньому досліді, була відмита і внесена як посівний матеріал у колби з середовищем, куди, крім основних біогенних елементів було внесено капролактаму в таких кількостях: 20 мг/л, 50, 100 і 200 мг/л. Наслідки цього дослідження показують, що протягом шести днів вирощування густина культур хлорели не збільшувалася, проте в наступні дні культури, де було внесено 100 і 200 мг/л капролактаму, показали збільшення оптичної густини, прямо пропорціональне до кількості внесеного капролактаму.

Культури, де було внесено 20 і 50 мг/л капролактаму, почали поступово відмирати, що можна пояснити дуже низькими концентраціями азоту (2,5 і 6 мг/л відповідно) і перебуванням водорості в умовах азотного голодування.

Симптоми азотного дефіциту в культуральному розчині у перші дні вирощування водоростей і наступний швидкий їх ріст протягом другої половини дослідження свідчать про те, що капролактаму не засвоюється безпосередньо водоростями, а зазнає певних змін в культуральному розчині, внаслідок чого утворюються сполуки азоту, доступні для водоростей. Оскільки ми досліджували нестерильні культури і щоразу з посівним матеріалом водоростей вносили ще й певну кількість бактерій, слід було б чекати, що внесені бактерії сприятимуть мінералізації капролактаму. Спостереження за кількістю бактерій у культурах показало, що в перші дні культивування при всіх концентраціях капролактаму кількість бактерій не збільшувалася, а зменшувалася. В дальшому спостерігалось збільшення чисельності бактерій, причому в розчинах з більш високими концентраціями капролактаму розвивалася найбільша кількість бактерій. Це наводить на думку, що в перші дні культивування існуюча флора бактерій не засвоює капролактаму. В дальшому збільшення кількості бактерій, очевидно, пояснюється зміною форм бактерій і розвитком специфічних нітрифікуючих бактерій, завдяки діяльності яких в

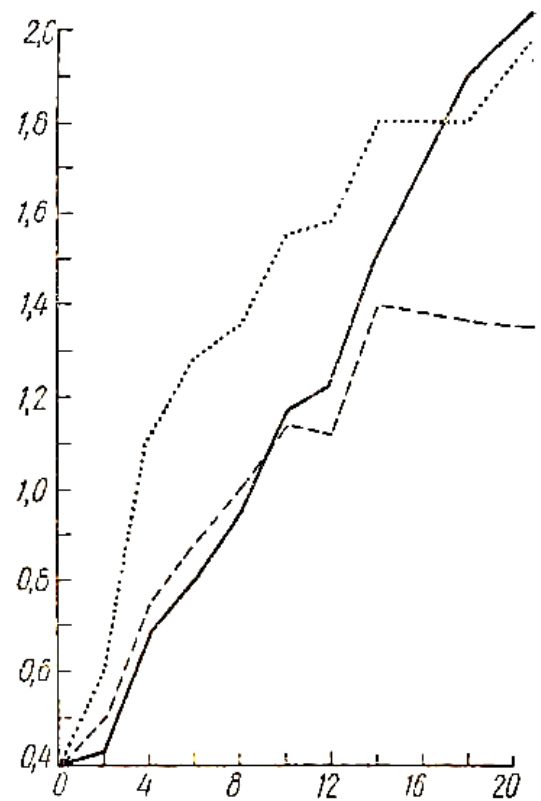


Рис. 1. Порівняльний ріст анкістродесма Брауна на середовищах з джерелом азоту у вигляді сечовини і капролактаму: --- — контроль (без азоту); ..... — ріст культури на середовищі з сечовиною; — — ріст культури на середовищі з капролактамом.

культуральному розчині з'являються прості сполуки азоту, доступні для водоростей (рис. 2).



Рис. 2. Використання водоростями капролактаму за наявністю і відсутністю специфічних бактерій:  
 1 – культура за наявністю специфічних бактерій;  
 2 – культура без специфічних бактерій;  
 3 – контроль (без азоту).

Наше припущення щодо розвитку специфічних нітрифікуючих бактерій у культурі водоростей, вирощуваних на капролактамі, ми перевірили в такий спосіб. З культури водоростей, які добре росли на середовищі з капролактамом, були виділені бактерії. Ці бактерії культивувалися на рідкому поживному середовищі того ж складу, що й водорості з джерелом азоту у вигляді капролактаму. Далі був поставлений такий дослід з водоростями. В колби вносилося по півлітра культур ального середовища, яке містило основні поживні солі і 1615 мг/л капролактаму. Частину колб засівали анкістродесмом Брауна, попередньо вирощеним на середовищі з капролактамом. Сюди ж вносилися виділені бактерії у вигляді бактеріальної суспензії. Іншу частину колб засівали анкістродесмом Брауна, вирощеним на такому ж поживному середовищі, але з джерелом азоту у вигляді сечовини. Культури, куди азот не вносився, були контрольними. Порівняльний ріст культур у цьому досліді показаний на рис. 3. Густина культур збільшувалася з перших же днів після інокуляції в тому варіанті, де посівний матеріал вирощувався на капролактамі і де були внесені специфічні бактерії. Ті ж культури,

посівний матеріал яких був попередньо вирощений на сечовині і де бактерії не вносилися, мали таку ж густину протягом дослідів, як і культури, де джерело азоту було відсутнє. Це свідчило про те, що азот капролактаму в другому випадку водоростями не засвоювався. Збільшення числа клітин анкістродесма Брауна в цьому досліді показано у табл. 1, яка відображає ту ж саму картину, що й рис. 3. Наслідки дослідів підтверджують наше припущення щодо ролі і значення специфічної флори бактерій, перетворюючих капролактаму у доступну для водоростей форму. Контроль за розмноженням бактерій у всіх варіантах дослідів проводився через кожні 48 годин. Табл. 1 показує порівняльний ріст кількості бактерій у всіх варіантах цього дослідів. Там, де добре росли водорості, так само добре росли й бактерії. Кількість бактерій в культурі водоростей, де не було специфічних форм, що засвоюють капролактаму, і де водорості росли дуже слабо, залишилась майже незмінною.

Проведені нами визначення іонів амонію нітратів і нітритів у культуральному розчині, де містився капролактаму, показали, що перша фаза нітрифікації за наявності специфічних бактерій закінчується на 2 – 3-й день культивування водорості, після чого настає друга фаза процесу нітрифікації – утворення нітратів. Як показують дослідження Ц. І. Роговської, концентрації капролактаму в 100 мг/л загальмовували процес утворення нітратів, а в розчинах з 500 і 1000 мг/л капролактаму утворення нітратів не спостерігалось.

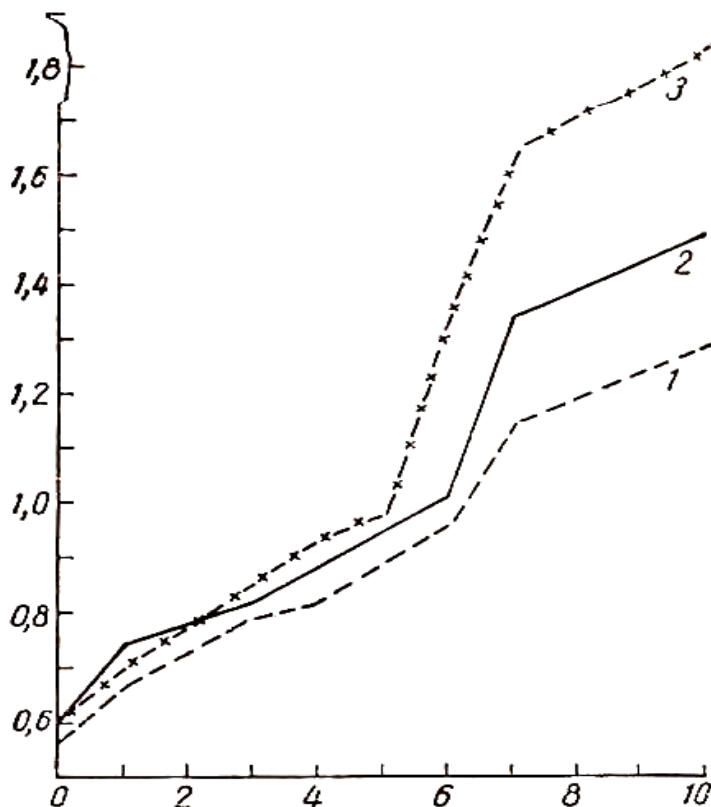


Рис. 3. Використання водоростями капролактаму як джерела  $\text{CO}_2$ :  
 1 – ріст культури на повному мінеральному середовищі без постачання  $\text{CO}_2$ ;  
 2 – ріст культури при внесенні 323 мг/л капролактаму як джерела  $\text{CO}_2$ ;  
 3 – ріст культури при внесенні 1615 мг/л капролактаму як джерела  $\text{CO}_2$ .

Всупереч дослідженням Ц. І. Роговської, в наших дослідів, де концентрація капролактаму в більшості дослідів становила 1615 мг/л, процеси нітрифікації проходили



досить активно. Активність процесів нітрифікації при високій концентрації капролактаму, очевидно, зумовлюється сприятливим впливом водоростей. Внаслідок фотосинтетичної діяльності водоростей в культуральних колбах завжди був надлишок кисню, що забезпечувало активну життєдіяльність бактерій. Як відмічає Ц. І. Роговська, вміст розчиненого кисню у воді залежить від кількості бактерій. Збільшення числа бактерій викликає зменшення розчиненого кисню у воді. Наші дослідження щодо вмісту кисню в посудинах з культурами водорості показали, що кількість кисню може збільшуватись на 200—500% порівняно з початковою. Таке збільшення кисню, очевидно, створювало сприятливі умови для розвитку бактерій і для процесів нітрифікації. Тому в наших дослідах пригнічуючої дії високої концентрації капролактаму на процеси нітрифікації за наявності водоростей не відмічалось.

Отже, на основі всіх проведених вище дослідів можна зробити висновок, що капролактаму можна використати як джерело азоту для водоростей.

Цікаво було виявити, що капролактаму може бути і джерелом CO<sub>2</sub> для водоростей. Для рішення цього питання був поставлений такий дослід. До мінерального середовища, яке містило 300 мг/л K<sub>2</sub>HPO<sub>4</sub>, 300 мг/л MgSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O, 428 мг/л сечовини, 3 мг/л FeSO<sub>4</sub>·7H<sub>2</sub>O, яке є джерелом вуглекислоти додавали капролактаму в одному випадку по 323 мг/л, а в іншому по 1615 мг/л. В контрольні культури капролактаму не додавався.

Посівний матеріал був взятий з попереднього дослідів, де водорості вирощувалися на середовищі з капролактамом. Водорості вирощувалися, як було вказано вище. Перемішування культур відбувалося пропусканням повітря через трубку. Щоб запобігти попаданню вуглекислого газу з повітря при перемішуванні, на шляху повітря до колб підключалися хлоркальцієві трубки, наповнені натронним вапном.

Рис. 3 показує, що капролактаму використовується водоростями і як джерело вуглекислого газу. Культури, що містили капролактаму, показали більший приріст біомаси, ніж ті, які вирощувались на сечовині без джерела CO<sub>2</sub>. В даному досліді ми маємо певні розходження в показниках оптичної густини культури і кількості клітин в культурах. За оптичною густиною найкращий результат був одержаний в культурі, де кількість капролактаму становила 1615 мг/л. Але підрахунок кількості клітин водоростей в кожному з варіантів дослідів і визначення сухої ваги водорості наприкінці дослідів (табл. 2) показують, що найбільша кількість клітин водоростей і найбільша суха вага була в культурі, де капролактаму вносили 323 мг/л. Отже, в даному випадку більш сприятливою концентрацією капролактаму для водоростей було 323 мг/л. Проте максимальна кількість бактерій спостерігалася в колбах, де капролактаму містилося 1615 мг/л.

Таблиця 1

Залежність продуктивності водорості від наявності специфічних бактерій при вирощуванні їх на капролактамі

Варіанти дослідів	Кількість клітин водоростей в 1 мм <sup>3</sup>						Кількість клітин бактерій в 1 мм <sup>3</sup>			
	Дні дослідів						Дні дослідів			
	При постановці дослідів	1	2	3	4	5	При постановці дослідів	2	4	6
Капролактамі 1615 мг/л+специфічні бактерії.	860000	416000	1103000	9050000	23320000	30 750000	2 486	4 974	13 565	20347
Капролактамі 1615 мг/л безспецифічних бактерій	960000	1680 00	2550000	286000	3 510 000	5 170 000	2712	2540	2 713	2 260
Контроль азоту-0	930 000	1170000	119000	232000	3 350 000	5 330 000	3 165	3 165	2 713	2 034

Таблиця 2

Кількість клітин водоростей, бактерій і суха вага наприкінці дослідів при використанні капролактаму як джерела CO<sub>2</sub>

Варіанти дослідів	Кількість клітин водорості в 1 мм <sup>3</sup>	Кількість клітин бактерій в 1 мм <sup>3</sup>	Суха вага водорості (в мг на 1 л)
Сечовина – 428 мг/л .....			
Капролактамі – 0 .....	13 190 000	2486	286
Сечовина – 428 мг/л.....			
Капролактамі – 1615 мг/л .....	26 400 000	24 860	554
Сечовина – 428 мг/л.....			
Капролактамі – 323 мг/л .....	32 700 000	6782	666

### Висновки

Проведені дослідів показали, що капролактамі амінокапронової кислоти використовується водоростями як джерело азоту і CO<sub>2</sub>. Цим самим підтверджується можливість очищення стічної води підприємств штучного волокна від капролактаму з допомогою планктонних водоростей. В середовищі, що містить капролактамі як джерело живлення, розвиваються специфічні форми нітрифікуючих бактерій, які мінералізують капролактамі і дають можливість водоростям засвоювати в доступній для них формі CO<sub>2</sub> і азот.

Високі концентрації капролактаму за наявності водоростей не впливають гальмівно на процеси нітрифікації. Навпаки, завдяки фотосинтетичній діяльності водоростей процеси

нітрифікації активізуються. Перша фаза нітрифікацій закінчується на 2 – 3-й день культивування водоростей, після чого починається друга фаза.

Концентрації капролактаму від 100 до 1615 мг/л забезпечують високу продуктивність водоростей протягом певного часу, залежно від концентрації його.

### *Література*

Лазарева М. Ф. Прямой счет бактерий при решении задач технической микробиологии воды. М., 1953. – Роговская Ц. И. Влияние лактама аминокaproновой кислоты на водные микроорганизмы и биохимические процессы самоочищения воды. Микробиол., 1954, 23,4.

## **ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВОДОРΟΣЛЯМИ КАПРОЛАКТАМА В КАЧЕСТВЕ ИСТОЧНИКА АЗОТА И CO<sub>2</sub> Г. М. ПАЛАМАР-МОРДВИНЦЕВА**

Резюме

Автор изучал возможность использования капролактама в качестве источника CO<sub>2</sub> и азота планктонными водорослями. Исследования показали, что лактам аминокaproновой кислоты (капролактама) используется водорослями как источник углекислоты и азота. В культуре водорослей, выращиваемых на капролактаме, развивается специфическая флора бактерий, использующая данный лактам как источник питания. В результате жизнедеятельности последних водоросли получают в доступной для них форме азот и углерод. С другой стороны, фотосинтетическая деятельность водорослей действует благоприятно на процессы нитрификации. Проведенные исследования подтверждают возможность использования планктонных водорослей для очистки сточных вод предприятий искусственного волокна от капролактама.

## **UTILIZATION OF CAPROLACTAME BY ALGAE AS A SOURCE OF NITROGEN AND CO<sub>2</sub>**

**G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA**  
Summary

The author studied the possibility of utilization of caprolactame as a source of CO<sub>2</sub> and nitrogen by planktonic algae. Investigations showed that lactame of aminocaproic acid (caprolactame) is utilized by algae as a source of carbon dioxide and nitrogen. A specific bacterial flora, utilizing this lactame as a nutrient source develop in cultures of algae grown on caprolactame. As a result of the vital activity of these bacteria floe algae receive nitrogen and carbon in assimilable form. On the other hand the photosynthetic activity of the algae has a favourable effect on nitrification processes. The reseir ches confirm the possibility of using planktonic algae for purifying waste products of artificial fibre plants of caprolactame

***Паламар-Мордвинцева Г.М., Маринич В.К., Грабовська В.В., Нейгауз С.М.* Культура водоростей на стічних водах виробництва штучного волокна // Укр. ботан. журн. – 1966. – 23, №4. – С 80-86.**

Забруднення побутовими та виробничими стічними водами. В останній час у зв'язку з розробкою методів масового культивування одноклітинних водоростей відкриваються широкі можливості використання їх біомаси для інтенсифікації біологічних процесів при очищенні різних стічних вод. Культура водоростей на стічних водах значно прискорює процеси очищення в біологічних ставках, а також дає можливість використовувати водорості не тільки при очищенні стічних вод з органічними речовинами, але й інших, зокрема стічних вод хімічної промисловості. В 1964 р. Київський комбінат штучного та синтетичного волокна разом з Інститутом ботаніки АН УРСР зайнялись вивченням можливості використання біомаси одноклітинних водоростей для доочищення стічних вод комбінату від залишків шкідливих речовин.

Однією з найбільш актуальних проблем знешкодження стічних вод підприємств віскозного волокна є їх очищення від солей цинку сірководню, сірководню, сульфідів, капролактаму. Загальний стік Київського комбінату штучного волокна характеризується вмістом перелічених шкідливих інгредієнтів, пов'язаних з технологічним процесом одержання віскозного й капронового шовку. Формування стоку починається безпосередньо в цехах, там же надходять в нього основні хімічні забруднення. Внутрішньоцехові стоки, об'єднуючись, утворюють основні потоки виробничих стічних вод комбінату, яких є два – кислий і лужний. Першим етапом очищення стічних вод є змішування кислих і лужних вод з наступною нейтралізацією. Після нейтралізації води перекачують у відстійники, де вони відстоюються, а потім скидаються в колектор, що впадає в озеро Тельбін. Кінцевим пунктом скиду стічних вод є Дніпро. Повного очищення загального стоку на існуючих очищувальних спорудах не відбувається. Пройшовши через очищувальні споруди комбінату, стічні води містять ще 3,1 мг/л сірководню, 2,47 мг/л сірководню, 7,6 мг/л цинку та інші домішки. Звідсіль і виникла необхідність в пошуках нових засобів до очищення стічних вод комбінату штучного волокна. Першим етапом в нашій роботі були лабораторні дослідження, проведені в лабораторії альгології Інституту ботаніки АН УРСР.

Метою дослідів було: 1) встановити можливість росту і розвитку водоростей в стічних водах комбінату, маючи на увазі їх особливий специфічний склад, 2) виявити оптимальні умови культивування водоростей в цих стічних водах, 3) визначити можливість і ефективність доочищення стічних вод комбінату від шкідливих речовин за допомогою водоростей.

### Характеристика стічних вод Київського комбінату штучного волокна до і після вирощування водоростей

Показники	Вода до вирощування водоростей	Вода після вирощування хлорели	Вода після вирощування анкістродесма	Процент очистки
pH	6	7	7	
Zn	152,88 мг/л	Немає	Немає	100
Ca	280,5 »	207,08 мг/л	207,08 мг/л	26
Сульфати	2,185 г/л	0,7 г/л —	0,7 г/л	69
S	0,01792 »	Немає	Немає	100
H <sub>2</sub> S	Сліди	»	»	—
Сульфіди	Немає	»	»	100
CS <sub>2</sub>	4 , 5 6 мг/л	»	»	100
Fe	2 , 4 »	»	»	100
Окислюваність	160 »	1 6 мг/л	4 8 мг/л	80 – 70

#### Методика досліджень

Методика проведення дослідів досить детально описана в одній з праць Паламар-Мордвинцевої (1966). Основним поживним середовищем в даних дослідах була стічна вода, яка пройшла через очищувальні споруди комбінату. Контролем були культури водоростей, вирощувані на штучних мінеральних середовищах. В дослідях використовувалися штами хлорели № 7, № 5, № 8 і анкістродесм Брауна (*Ankistrodesmus braunii* Brunth., штам № 1).

Всі згадані штами хлорели і анкістродесм Брауна, штам № 1, були виділені з різних водойм навколо м. Києва і альгологічно очищені в лабораторії Інституту ботаніки АН УРСР. Попереднє порівняльне вивчення штамів показало, що всі вони за темпом розмноження і продуктивністю кращі за чехословацький штам хлорели 82, який вважають за еталон порівняння в Радянському Союзі.

#### Обговорення досліджень

Перші досліди були присвячені вивченню можливості росту і розвитку водоростей у згаданих стічних водах. Стічна вода, взята з відстійників при виході з колектора, була розлита в конічні літрові колби по півлітра в кожну. За посівний матеріал брали хлорелу, штам № 5, та анкістродесм Брауна, попередньо вирощений на штучному мінеральному середовищі. Разом з посівним матеріалом у стічну воду додавали невелику кількість основних поживних солей: сечовини – 30 мг/л, MgSO<sub>4</sub> • 7H<sub>2</sub>O – 37 мг/л, KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> – 78 мг/л. Контрольні культури вирощувалися на штучному мінеральному середовищі. Наслідки дослідів представлені на рис. 1. Як показує рисунок, культури хлорели і анкістродесма Брауна, вирощувані на стічній воді, дали значно більший приріст біомаси порівняно до контролю. Особливо швидко відбувався приріст клітин хлорели і

анкістродесма в перші два дні після засіву. В наступні дні темп росту культур дещо знижувався, але все ж таки був кращим, ніж в контрольній культурі. Зниження темпу приросту клітин водоростей в наступні дні пояснюється різким зменшенням кількості поживних речовин в розчині після бурхливого росту в перші дні вирощування. Аналізи стічної води після восьмиденного вирощування на ній водоростей показали високий ефект очищення її від основних шкідливих речовин. Як видно з таблиці, стічна вода очистилась від цинку на 100%, від сірки на 100, від  $H_2S$  на 100, від  $CS_2$  на 100, від заліза – на 100%.

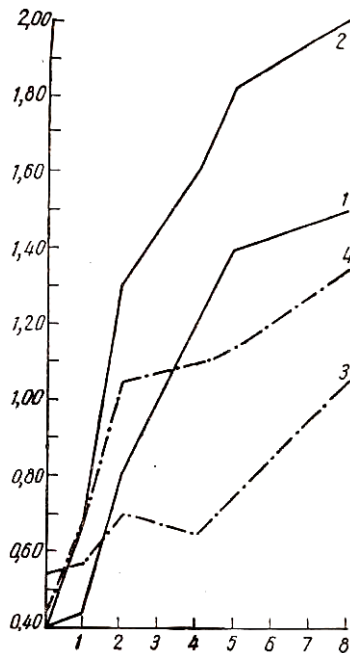
Повторні досліді показали аналогічні результати. Отже, ріст і розвиток водоростей в стічній воді комбінату виявився цілком можливим. Незважаючи на наявність таких шкідливих для живих організмів речовин, як  $H_2S$ ,  $CS_2$  та інші, водорості ростуть на стічній воді в досить швидкому темпі, що дуже важливо в даному випадку. Чим швидше ростуть водорості, тим інтенсивніше протікають мікробіологічні процеси, що сприяють очищенню води від шкідливих інгредієнтів завдяки успішному розвитку водоростей стічна вода комбінату повністю очищається від  $H_2S$ ,  $CS_2$ , Fe, Zn, S.

Для в'яснення можливості культивування водоростей на стічній воді комбінату без внесення поживних солей були поставлені такі досліді. Хлорела, штам № 7, попередньо вирощувалася на стічній вод комбінату, куди було внесено 40 мг/л сечовини,  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$  – 27 мг/л та 38 мг/л  $KH_2PO_4$ .

Після десятиденного вирощування хлорелу відокремлювали від розчину центрифугуванням, відмивали дистильованою водою і у вигляді пасти вносили як посівний матеріал у стічну воду, куди поживні солі не вносилися.

В цих умовах хлорела культивувалася 11 днів. При засіві в різних варіантах досліді брали різну кількість посівного матеріалу. Початкова густина культур в різних варіантах була така: 1,2; 1,0; 0,6; 0,3. Дослід показав, що протягом одинадцяти днів культури продовжували існувати, поступово відмираючи. Різкі коливання кількості клітин в культурах з вищою початковою густиною пояснюються раптовою загибеллю клітин на другий день після посіву і деяким приростом в наступні дні. При нижчих початкових посівах густина культури підтримувалася майже на одному рівні протягом усього досліді. Аналіз стічної води після вирощування на ній водорості в цьому досліді показав, що ніяких змін в її складі не відбулося.

На основі цього досліді можна зробити висновок, що для успішного культивування водорості на стічній воді комбінату і для здійснення її очищення необхідно вносити в стічну воду поживні мінеральні солі в малих дозах. Попередні досліді з вирощуванням водоростей на повному мінеральному середовищі і наступне їх внесення в стічну воду без додавання основних поживних солей теж не дало позитивних наслідків.



1. Порівняльний ріст хлорели та анкістродесма Брауна на стічній воді й мінеральному середовищі:  
1 – ріст хлорели на мінеральному середовищі; 2 – ріст хлорели на стічній воді; 3 – ріст анкістродесма Брауна на мінеральному середовищі; 4 – ріст анкістродесма Брауна на стічній воді.

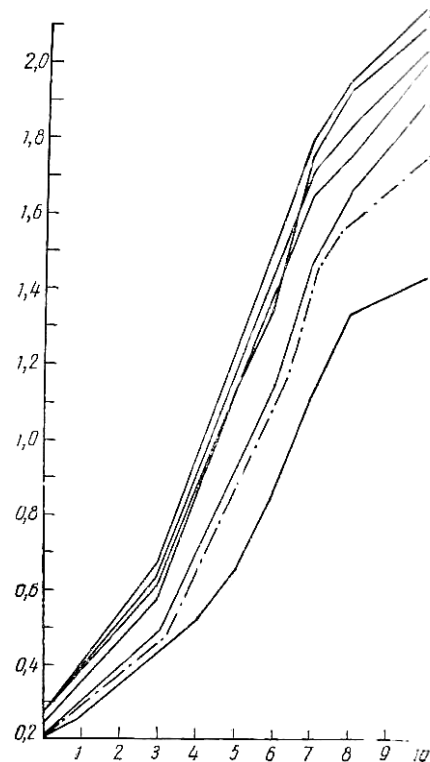


Рис. 2. Вплив різних концентрацій  $ZnSO_4$  на ріст хлорели:  
1 – контроль, середовище без  $Zn$ ; середовище з цинком: 2 – 5 мг/л  $ZnSO_4$ ; 3 – 10 мг/л; 4 – 20 мг/л; 5 – 40 мг/л; 6 – 50 мг/л; 7 – 100 мг/л.

Виявилася також можливість використання водоростями капролактаму як джерела живлення. Це питання досить детально було висвітлено в попередній праці Паламар-Мордвинцевої (1966). Дослідження показало, що капролактаму використовується водоростями як джерело вуглекислого газу та азоту. В культурах водоростей, вирощуваних на капролактамі, розвивається флора бактерій, яка використовує лактам як джерело живлення. Внаслідок життєдіяльності бактерій водорості одержують в доступній для них формі азот і  $CO_2$ . З другого боку, фотосинтетична діяльність водоростей сприяє процесам нітрифікації. Дослідження підтверджують можливість очищення стічної води комбінату від капролактаму за допомогою водоростей.

Як відмічалось нами раніше, внесення водоростей в стічну воду при додаванні основних поживних солей викликає їх посилений ріст в порівнянні з контрольними культурами, які вирощувалися на штучному мінеральному середовищі. Швидший ріст водоростей на стічній воді, ніж на штучному мінеральному середовищі, можна пояснити, з одного боку, зменшенням концентрації поживних речовин у розчині. Давно відомо, що ріст водоростей в розчині Успенського, який належить до дуже слабких розчинів,

відбувається дуже швидко. Відомо також, що високі концентрації поживних розчинів пригнічують процеси росту і розвитку водоростей, спричиняються до зміни форм їх тіла тощо. З другого боку, явище посиленого росту водоростей на стічній воді, можливо, обумовлюється наявністю в ній ростових речовин. Можливо, стимулюючий вплив на ріст водоростей викликається наявністю в стічній воді солей цинку. Як вказує Граканін (цит. за Мейнком та ін., 1963), іони цинку діють стимулююче на вегетативний ріст нижчих рослин і на проростання насіння.

Припущення щодо наявності стимулюючих речовин в стічній воді були перевірені у спеціальних дослідах. Культуру хлорели (штам № 7) вирощували на мінеральному середовищі такого складу: сечовини – 428 мг/л,  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$  – 600 мг/л,  $KH_2PO_4$  – 1,250 мг/л,  $FeSO_4$  – 3 мг/л. В окремі колби додавали цинк у вигляді його сірчаноокислої солі в таких концентраціях: 5 мг/л, 10, 20, 40, 50, 100 мг/л. Контролем була культура, куди цинк не вносився. Дослід тривав 14 днів. Наслідки досліду представлені на рис. 2. Як видно з рисунка, при вмісті солей цинку в розчині від 5 до 50 мг/л посилювався ріст водоростей в порівнянні з контролем.

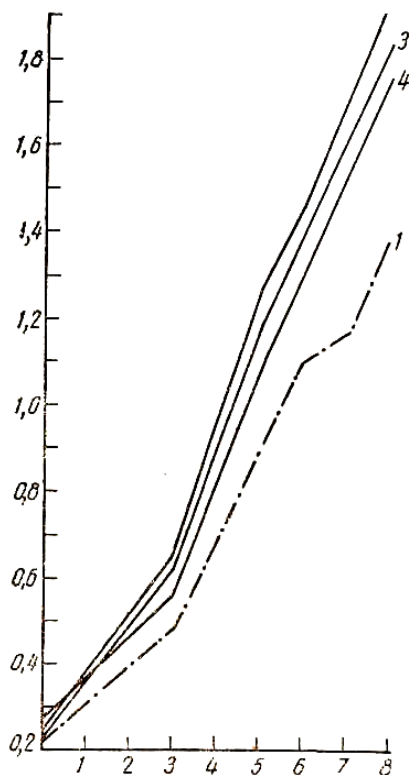


Рис. 3. Вплив стічної води на ріст водоростей:

1 – контроль, ріст хлорели на мінеральному середовищі без додавання стічної води; при додаванні стічної води: 2 – 20 мг/л; 3 – 50 мг/л; 4 – 100 мг/л.

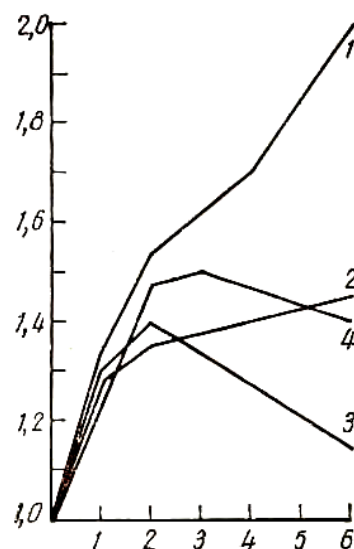


Рис. 4. Залежність росту хлорели на стічній воді від різних умов аерації:

1 – при продуванні та постачанні  $CO_2$ ; 2 – без продування та без  $CO_2$ ; 3 – тільки  $CO_2$ ; 4 – тільки продування.



Найкращий ріст водорості спостерігався при концентрації цинку в 2,2 мг/л. При внесенні цинку в кількості 44 мг/л спостерігалось пригнічення росту водорості. Отже, посилений ріст водорості на стічній воді, можливо, зумовлюється наявністю в ній солей цинку.

Щоправда, ми одержали дуже високі концентрації цинку для стимулюючого його впливу. З літературних даних відомо, що стимулююча дія на рослини проявляється при значно нижчих його концентраціях в розчині. Наприклад, росту гороху у водній культурі сприяють добавки 0,03 або 0,015 мг/л сірчаноокислого цинку. Добавки в кількості 0,2 – 4 мг/л приводять до підвищення урожайності злаків (Мейнк та ін., 1963). В наших дослідах при вирощуванні водоростей на стічній воді комбінату вміст цинку коливався від 0 до 152 мг/л. І завжди поглинання цинку з води при вирощуванні водоростей відбувалося швидше, ніж інших інгредієнтів, а саме на 2 – 3-й день вирощування і завжди повністю. Для внесення ясності в це питання необхідно провести більш детальні дослідження щодо відношення водоростей до цинку.

Крім загаданого вище досліду, був поставлений також дослід для висвітлення впливу стічної води на ріст хлорели. Для цього на дистильованій воді було приготовано мінеральне середовище того ж складу, що і в попередньому досліді. В колбу з культурою хлорели додавалася стічна вода в таких кількостях: 20 мл/л, 50 мл/л, 100 мл/л. Контролем була культура, куди стічну воду не додавали. Стічна вода, використана в даному випадку, цинку не містила. Дані досліду показали, що додавання стічної води сприятливо діє на ріст хлорели. Рис. 3 показує, що всі культури, куди було внесено стічну воду, дали кращий приріст біомаси, ніж контрольна культура. Дослід підтверджує наше припущення про наявність у стічній воді комбінату штучного волокна особливих речовин, стимулюючих ріст водоростей.

Оскільки всі досліди в лабораторних умовах відбувалися при інтенсивному перемішуванні та аерації, необхідно було вяснити, в якій мірі ці фактори впливають на ріст водоростей і хід очищення вказаних стічних вод. У досліді, поставлених з цією метою, культура хлорели вирощувалася на стічній воді з додаванням поживних солей. Частина колб з культурою хлорели підлягала аерації і постачанню вуглекислим газом, інша частина – тільки перемішуванню і продуванню повітрям, треті – постачалися лише чистим вуглекислим газом з балона один раз на день, четверті – вирощувалися без перемішування і не постачалися повітрям та вуглекислим газом. Останні раз на день збовтувалися. Порівняльний ріст хлорели в цьому досліді в різких умовах аерації представлений на рис. 4. Дані досліду показують, що відсутність спеціального перемішування, аерації з постачанням вуглекислотою не позначається негативно на рості

культури і очищенні стічної води. Таблиця показує наслідки очищення стічної води після вирощування на ній хлорели протягом 7 днів без перемішування та постачання вуглекислим газом.

Спостереження за ефективністю очистки стічних вод комбінату з допомогою водоростей провадилося в багатьох дослідах. Наслідки аналізів у всіх цих дослідах показали, що хід очищення йшов по-різному залежно від умов вирощування водоростей. Чим інтенсивніше проходив ріст водоростей, тим швидше й повніше відбувалося очищення води від шкідливих речовин. Швидкість поглинання складових речовин стічної води комбінату залежить також від кількості їх у воді. Як показали аналізи, кількість основних інгредієнтів кожний раз при постановці досліду була іншою і значно коливалася. Так, наприклад, кількість цинку коливалася від 0 до 152 мг/л, сульфатів від 1,4 до 2,6 мг/л, сірки – від 0 до 0,128 мг/л,  $H_2S$  – від 1 до 15 мг/л,  $CS_2$  – від 2 до 8 мг/л, сульфідів – від 0 до 14 мг/л, Fe – від 0 до 4 мг/л; окиснюваність – від 16 до 120 мг/л; рН – від 3 до 7. Таке коливання значно відбивалося на швидкості й повноті очищення стоків від основних інгредієнтів. Через те в різних дослідах ми мали певну різницю в кінцевому результаті очищення після вирощування водоростей. Незважаючи на це, в усіх випадках відбувалося вирівнювання рН середовища, стічна вода повністю, тобто на 100%, очищувалася від цинку, заліза,  $H_2S$  (тільки в одному випадку на 77%),  $CS_2$  і сульфідів. В незмінній кількості залишалися сульфати і кальцій. Кількість вільного кисню збільшувалася на 194 – 700%, а біохімічна потреба в кисні (БПК) знижувалася на 90%.

### Висновки

Культура водоростей на стічній воді комбінату штучного і синтетичного волокна цілком можлива. Для успішного культивування водоростей на стічній воді необхідно вносити малі дози основних поживних речовин, а саме: сечовини – 10-30 мг/л,  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$  – 23 – 37 мг/л,  $KH_2PO_4$  – 32-78 мг/л.

При внесенні поживних солей у стічну воду ріст водоростей іде в дуже швидкому темпі і значно випереджає ріст на штучному мінеральному середовищі, особливо в перші дні після посіву. Однією з причин бурхливого розвитку водоростей в перші дні після посіву є наявність в стічній воді речовин, стимулюючих ріст водоростей. Культивування водоростей на стічній воді комбінату приводить до повного очищення її від основних шкідливих інгредієнтів, зниження БПК на 90%, збільшення вільного кисню на 100 – 700%.

Ефективність очищення залежить від умов вирощування водоростей і кількості їх клітин в суспензії. Внесення поживних солей є однією з основних вимог для успішного культивування водоростей і ефективного очищення стічної води комбінату. Аерація і постачання вуглекислим газом не є необхідними ігри очищенні стічних вод в даному

випадку. Кількість посіяних водоростей впливає на швидкість очищення. Чим більша густина культури, тим швидше йде очищення води. При оптичній густині культури, рівній 1 (що відповідає приблизно 1 млн. клітин в 1 мл анкістродесма Брауна і 10 млн. клітин хлорели), повне очищення стічної води від основних інгредієнтів відбувається за 6 днів починаючи з дня посіву водоростей.

### Література

Мейнк Ф., Штофф Г., Кольшюттер Г. Очистка промшленньх сточньх вод. Л., 1963. – Паламар-Мордвинцева Г. М. Використання водоростями капролактаму як джерела азоту та CO<sub>2</sub>. Укр. бот. ж., 1966, 23. 3.

## КУЛЬТУРА ВОДРОСЛЕЙ НА СТОЧНЫХ ВОДАХ ПРЕДПРИЯТИИ ИСКУССТВЕННОГО ВОЛОКНА

Г. М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА, В. К. МАРИНИЧ, В. В. ГРАБОВСКАЯ и С. М.  
НЕИГАУЗ

### Резюме

Исследовалась возможность культивирования одноклеточных водорослей на сточной воде Киевского комбината искусственного и синтетического волокна с целью ее очистки. опыты показали, что рост и развитие водорослей в указанной сточной воде при внесении небольших доз питательных веществ является вполне возможным, причем он осуществляется в очень быстром темпе, что объясняется наличием в сточной воде ростовых веществ. Благодаря успешному развитию водорослей сточная вода полностью очищается от сероводорода, сероуглерода, железа, цинка и серы; происходит выравнивание рН среды, биохимическое потребление кислорода (БПК) снижается на 90%, количество свободного кислорода увеличивается на 100-700%.

## CULTIVATING ALGAE ON WASTE WATERS OF ARTIFICIAL FIBRE PLANTS

G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA, V. K. MARINICH,  
V. V. GRABOVSKAYA and S. M. NEUHAUS

### Summary

The authors studied the possibility of cultivating algae, with the aim of purification, on the waste waters of the Kiev Artificial and Synthetic Fibre Plant. Experiments showed that the growth and development of algae in these waters is quite possible, provided small doses of nutrient matter are introduced; furthermore, the growth proceeds at a very fast rate, which is explained by the presence of growth-stimulating substances in the waste. Owing to the good development of the algae the waste waters are completely purified of hydrogen sulfide, iron, zinc

and sulfur. The pH of the medium tends to become constant, the biological oxygen test value decreases by 90%, the quantity of free oxygen increases by 100—700%

**Паламар-Мордвинцева Г.М., Маринич В.К., Грабовська В.В., Нейгауз С.М.**  
**Очищення стічних вод підприємств штучного волокна з допомогою одноклітинних водоростей // Укр. ботан. журн. – 1966. – 23, №5. – С. 56-61.**

Лабораторні дослідження, проведені нами в Інституті ботаніки АН УРСР з метою вивчення можливості використання біомаси одноклітинних водоростей — хлорели та інших — для очищення стічних вод Київського комбінату штучного і синтетичного волокна, привели до позитивних наслідків (1966). Виявилось, що культура водоростей на стічній воді згаданого комбінату цілком можлива. При додаванні невеликих кількостей основних поживних солей в стічну воду при засіві ріст водоростей іде в дуже швидкому темпі і значно випереджає ріст на штучному мінеральному середовищі, особливо в перші дні після засіву. Культивування водоростей на стічній воді комбінату приводить до її повного очищення від основних шкідливих речовин, значного зниження біохімічної потреби в кисні (БПК), збільшення вільного кисню тощо.

Але наслідки лабораторних досліджень, в яких неможливо повністю відтворити природні умови, можуть істотно відрізнятися від тих, які можна одержати просто неба. Зважаючи на це, дуже важливо було провести деякі дослідження з метою виявлення очисної здатності водоростей в природних умовах.

Культивування водоростей просто неба на стічній воді Київського комбінату штучного та синтетичного волокна з метою встановлення можливості доочищення загального стоку провадилося влітку — з 29.V по 12.VIII 1964 р. в спеціально виготовлених басейнах. Дослідження велися в двох напрямках. 1. Виявлення можливості доочищення загального стоку з допомогою біомаси водоростей від найбільш токсичних інгредієнтів — сірководню, сірковуглецю, сульфідів, сірки, цинку, заліза та капролактаму в природних умовах; визначення ефективності такого очищення за найбільш короткий строк вирощування водорості. 2. Біологічні спостереження за процесами росту і розвитку хлорели.

За період досліджень було виконано 11 дослідів. Хлорелу вирощували у відкритих залізних басейнах, вкритих антикорозійним епоксидним лаком і встановлених поблизу очисних споруд. Було виготовлено два басейни, кожен з яких мав такі розміри: висота — 40 см, ширина — 80 і довжина — 100 см. Басейни заливалися стічною водою, що пройшла основну очистку на очисних спорудах комбінату і виливалася за межі його в колектор. На очисних спорудах відбувається основна очистка, але не повна. Доочищення води від решток шкідливих речовин ми намагалися провести з допомогою водоростей.

В дослідах використовували хлорелу, штам № 5 і штам № 7. Обидва штами хлорели були виділені з околиць водойм м. Києва і альгологічно очищені в лабораторії

Інституту ботаніки АН УРСР. Посів водоростей здійснювали в ранкові часи. Хлорелу попередньовирощували на штучному мінеральному середовищі Тамія протягом восьми—десяти днів. Після вирощування на середовищі Тамія кілька літрів культури (3—5—8) додавалися до стічної води. Об'єм культури в різних дослідах становив від 160 до 240 л. Початкова густина культури в різних дослідах також була різною. В деяких випадках виявлялося можливим багаторазове використання водорості для очищення стічної води. З цією метою після вирощування хлорели на стічній воді протягом певного часу частину культури зливали, а до залишеної додавали стічної води без попереднього внесення поживних солей. Перемішування води в басейнах провадили ручним способом один раз на добу, вранці. Протягом кожного досліду провадили постійні спостереження за температурою води, рН і рівнем її в басейні, за зміною кількості кисню і біохімічною потребою в ньому (БПК). Хімічні аналізи стічної води до і після вирощування хлорели робили в кожному досліді. Число клітин в культурі підраховувалося в камері Горяєва.

### Обговорення досліджень

Перший дослід був поставлений 29.V 1964 р. В кожен з басейнів налили по 173 л стічної води і засіяли по 3 і хлорели (штам № 5), попередньо вирощеної на 50%-ному середовищі Тамія протягом десяти днів. В зв'язку з тим що обидва басейни були пофарбовані епоксидним лаком, паралельно з основним завданням необхідно було вяснити також і відношення хлорели до цієї фарби. Для цього один із басейнів вистелили поліетиленовою плівкою. Спостереження за ростом кількості клітин в культурі показали, що спочатку епоксидний лак пригнічує розвиток хлорели. Частина клітин в басейні, не вкритому плівкою, на початку досліду загинула (рис. 1), але в дальшому ріст водоростей відновився і в обох басейнах відбувався вже нормально. В наступних дослідах ми не вистеляли більше басейнів плівкою.

У згаданому вище досліді хлорела вирощувалася протягом одинадцяти днів. Хімічний аналіз води, проведений після вирощування водорості, показав добрі наслідки очищення води від шкідливих речовин (табл. 1). Наступні досліди також дали позитивні наслідки.

Отже, уже перші досліди показали добру пристосованість хлорели до стічної води комбінату. Щоденний підрахунок клітин під мікроскопом констатував приріст клітин у культурі. Зі збільшенням числа клітин хлорели тісно пов'язане збагачення стічної води розчиненим киснем. Кількість останнього збільшується прямо пропорційно до збільшення числа клітин.

Таблиця 1

## Очистка стічної води в басейнах після 11-денного вирощування хлорели

Інгредієнти	Стічна вода до вирощування хлорели	Стічна вода після вирощування хлорели (басейн без плівки)	Стічна вода після вирощування хлорели (басейн з плівкою)	Процес очистки	
				Басейн без плівки	Басейн з плівкою
Запах	віскозний	без запаху	без запаху		
Цинк ( у мг/л)	11,47	0	9,55	100	16,7
Кальцій	140,3	149,2	154,3	збільш.на 6,3 %	збільш. на 9,9 %
Сульфати ( у г/л)	1,505	1,505	1,505	0	0
Сірка	0,0384	0,0224	0,01856	41,7	51,7
Сірководень ( у мг/л)	1,9	Немає	сліди	100	100
Сірковуглець	4,56	2,28	3,8	50	16,7
Залізо	4	0	0,8	100	80
Розчинений кисень	2,05	12,68	8,63	збільш. на 514%	збільш. на 320,9 %

Відзначається чітка відповідність між збільшенням кількості клітин хлорели, кількістю розчиненого у воді кисню і швидкістю очищення води від шкідливих речовин. Визначення розчиненого кисню в стічній воді в різні години дня показало, що найбільш високий вміст кисню припадає на 14—16 год. дня, що пов'язано зі збільшенням інтенсивності процесу фотосинтезу.

Залежність вмісту розчиненого кисню у воді від кількості клітин хлорели в культурі показано на рис. 2. Найменш інтенсивний ріст хлорели спостерігався в досліді 10, що пов'язано з умовами погоди, безперервними дощами та різкими коливаннями температури. Температура повітря вдень становила 16°, вночі 8°. Температура води в басейні о 12 год. дня була 16°. Зниження темпу приросту клітин хлорели спричинялося до зменшення розчиненого кисню у воді. Спостереження за зміною хімічного складу стічної води при вирощуванні хлорели провадилися в усіх дослідях.

Якщо в першому досліді цю зміну фіксували після одинадцятиденного вирощування водорості, то в наступних дослідях строк вирощування поступово скорочувався. В дослідях 4—11 хлорела вирощувалася протягом трьох діб, причому хімічний склад стічної води визначався щоденно, що дало змогу вивести однодобовий процент очистки стічної води від найбільш шкідливих інгредієнтів. Зміни хімічного складу стічної води при вирощуванні хлорели представлені в таблицях, що додаються до кожного досліду.

Дослідження показали повне зникнення специфічного віскозного запаху після вирощування водорості, а також постійне вирівнювання рН середовища.

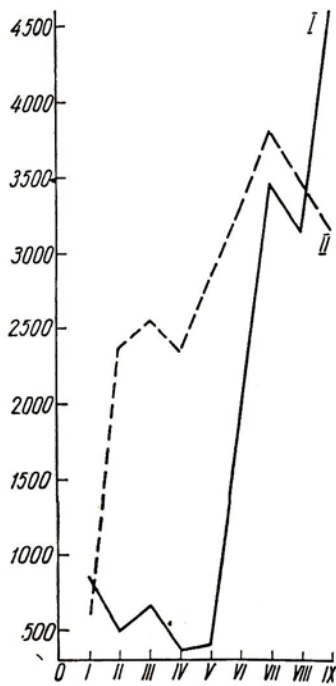


Рис. 1. Ріст хлорели в басейнах:  
I — в басейні, вкритім епоксидним лаком; 2 — в басейні, вкритім поліетиленовою плівкою.

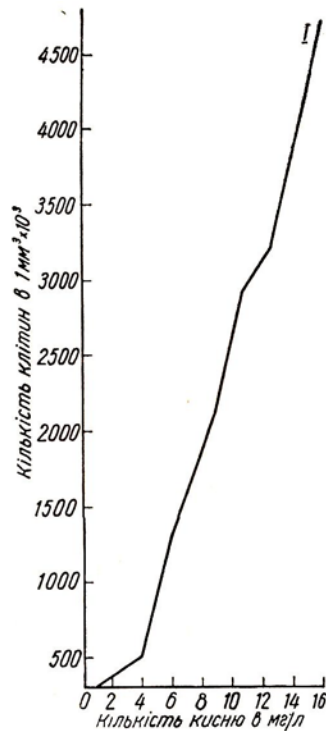


Рис. 2. Залежність кількості розчиненого у воді кисню від приросту клітин хлорели.

Одинадцятиденне вирощування хлорели в стічній воді комбінату привело до очищення від цинку на 100%, від сірки — на 51,7, сірководню — на 100, сірковуглецю — на 50, від заліза — на 80%. Збільшення розчиненого кисню в басейнах за цей період відбувається на 514%. Чотириденне вирощування хлорели в стічній воді привело до 100%-ного очищення від цинку, сірководню, заліза, до зменшення сірки на 21,6%, сірководню — на 42,8, до збільшення розчиненого кисню на 268%. Скорочення часу вирощування хлорели на стічній воді до трьох діб (досліди 4—11) також показало високий ефект очищення води від небажаних речовин. Так, у досліді 7 очищення від сірководню здійснюється на 61,5%, сульфідів — на 100, цинку — на 100, сірки — 94,7, сірководню — 50% (табл. 2).

Проведені дослідження дозволяють зробити висновок, що основна очистка від шкідливих речовин відбувається за першу добу вирощування водорості під час її інтенсивного росту. Визначивши щоденну зміну хімічного складу стічної води при вирощуванні водорості, ми вивели процент очищення її за одну добу. Так, за першу добу кількість сірководню зменшується на 40—66,5%, сірковуглецю — на 25—50%, цинку — на 50—100, сірки — на 72,5—100, заліза — на 50—98, БПК — на 13,2%; кількість розчиненого кисню при добрій сонячній погоді збільшується на 147%.

Спроба використати хлорелу декілька разів для очищення стічної води (досліди 4 і 5) без внесення поживних мінеральних солей дала позитивні наслідки. Не дивлячись на те,



що в стічній воді було дуже мало поживних речовин для водоростей, число клітин хлорели в басейні збільшувалось.

Таблиця 2

Очистка стічної води в басейні на протязі трьох днів вирощування хлорели  
(До води додано золи)

Інгредієнти	Вихідна стічна вода	Стічна вода після 1-ї доби вирощування	Процент очистки	Стічна вода після 2 днів вирощування	Процент очистки	Стічна вода після 3 днів вирощування	Процент очистки	Заг. процент очистки
pH	6	6	—	6	6	6	—	—
Запах	гнилий	без запаху	—	без запаху	—	без запаху	—	—
Цинк (у мг/л)	3,71	немає	—	100	немає	—	—	100
Кальцій	242,804	247,419	збільш, на 1,9	258,69	збільш, на 4,4	265,49	збільш, на 2,2	збільш, на 9,9
Сульфати (у г/л)	1,5177	1,751	збільш, на 15	1,751	—	1,751	—	збільш, на 15
Сірка	0,0607	0,317	47,3	0,023	27,5	0,0179	22	70,2
Сірководень (у мг/л)	1,75	немає	100	немає	—	немає	—	100
Сульфід	немає	немає	—	—	—	—	—	—
Сірковуглець	3,04	2,28	25	2,29	—	1,14	50	62,5
Залізо	1,6	0,8	50	0,4	50	—	100	100
Розчинений кисень	2,8	2,7	зменш, на 3,6	4,85	збільш, на 79	4,9	збільш, на 1	збільш, на 75
БК	51,11	30,92	39,5%	—	—	3,82	87,6	92,5

Активні процеси росту й розвитку клітин привели до збільшення розчиненого кисню на 144—261%. Процес очищення води від шкідливих інгредієнтів відбувався досить активно. Кількість сірковуглецю зменшилася за три дні вирощування водоростей на 50—83%, сірководню — на 100, сірки — на 100, заліза — на 100%. В даному випадку ми маємо розходження з даними, одержаними в лабораторії. Як ми вже згадували (1966), в лабораторії вирощування водоростей на стічній воді без внесення хоча б малих доз поживних солей не дало позитивних наслідків, тоді як в природних умовах ми одержали добрі результати.

Біологічна доочистка загального стоку комбінату передбачається в біологічних ставках. При побудові ставків загальний стік буде проходити через відвали попелу Дарницької ТЕЦ, що неминуче поведе за собою певне занесення попелу в біологічний ставок. З цих міркувань важливо було дізнатись, як це вплине на ріст хлорели. З'ясування цього питання було основною метою дослідів 8—10. Перед засівом хлорели в басейн додавали золу і старанно перемішували її. Але незабаром вона осідала на дно басейну і вже не впливала на процеси життєдіяльності водорості та ефект очищення води.

Біологічні спостереження за ростом і розвитком хлорели в описаних басейнах просто неба показали її високу адаптацію до стічної води комбінату. Хлорела швидко

розмножується, сток збагачується розчиненим киснем, пухирці якого збираються на поверхні басейну. Вода скоро набуває темно-зеленого кольору. Через два тижні після інокуляції водоростей з'являються окремі екземпляри безхребетних, кількість яких протягом наступних досліджень постійно збільшується. Серед них особливо багато інфузорій.

### Висновки

Вирощування водоростей на стічній воді Київського комбінату штучного та синтетичного волокна просто неба підтвердили основні результати, одержані в лабораторних умовах. Дослідження показали високу адаптацію хлорели до стічної води, високий процент очищення нею стоку. Основне очищення відбувається протягом першої доби вирощування водорості. Триденне вирощування приводить до очищення від цинку на 100%, сірководню — на 100, сірковуглецю — на 60, сульфідів — на 100, сірки — на 100, зниження БПК — на 92,5%. Дослідження показало, що процеси очищення води в природних умовах протікають в більш короткі строки, ніж у лабораторних умовах. Так, найбільш повне очищення стічної води в лабораторних умовах відбувається на шосту добу, тоді як просто неба — на третю.

На протязі всього періоду досліджень спостерігалися інтенсивний ріст водорості, збагачення води розчиненим киснем, поява великої кількості безхребетних.

### Література

Г. М. Паламар-Мордвинцева, В. К. Маринич, В. В. Грабовська та С.М. Нейгауз. Культура водоростей на стічних водах виробництва штучного волокна. Укр. бот. ж., 1966, 23, 4.

### ОЧИСТКА СТОЧНЫХ ВОД ПРЕДПРИЯТИЙ ИСКУССТВЕННОГО ВОЛОКНА С ПОМОЩЬЮ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Г. М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА, В. К. МАРИНИЧ, В. В. ГРАБОВСКАЯ,  
С. М. НЕЙГАУЗ

### Резюме

Для подтверждения данных, полученных лабораторным путем, о возможности культивирования водорослей на сточной воде предприятий искусственных волокон с целью ее очистки проводились опыты под открытым небом в специально изготовленных железных бассейнах. Результаты, полученные под открытым небом, подтвердили основные выводы лабораторных исследований. Опыт показали, что процессы роста и развития водоросли и очистки воды от вредных веществ в природных условиях протекают более быстро, чем в лабораторных условиях. Основная очистка осуществляется в течение первых суток выращивания водорослей. Трехсуточные выращивания водорослей приводят к 100%-ному очищению сточной воды от цинка,  $H_2S$ , серы, сульфидов, на 60% от  $CS_2$ , снижает ВПК (биохимическое потребление кислорода) на 92,5%. Наиболее полная очистка происходит за трое суток, тогда как в лаборатории — за шесть суток.

PURIFICATION OF WASTE WATERS OF ARTIFICIAL FIBRE PLANTS BY MEANS  
OF UNICELLULAR ALGAE

G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA, V. K. MARINICH, V. V. GRABOVSKAYA  
and S. M. NEUHAUS

Summary

To confirm laboratory data on the possibility of cultivating algae on the waste waters of artificial fibre plants with the aim of purifying them, experiments were conducted out-of-doors in specially prepared iron basins. The results obtained out-of-doors corroborate the basic conclusions of the laboratory researches. Experiments showed that the processes of growth and development of algae and the purification of noxious substances in the water progress more rapidly under natural conditions than under laboratory conditions. The principal purification is accomplished during the first day on cultivating the algae. A three-day cultivation of algae leads to a 100% elimination from the waste waters of Zn, H<sub>2</sub>S, sulfur, sulfides and 60% elimination of CS<sub>2</sub>, to a decrease in the biochemical oxygen consumption by 92.5%. The most complete purification occurs in three days, whereas in the laboratory it lasted six days.

**Паламар-Мордвинцева Г.М. Масова культура хлорели в умовах м. Києва.  
I. Лабораторні дослідження // Укр. ботан. журн. – 1967. – 24, №2. – С. 79-84.**

У 1960 р. в Інституті ботаніки АН УРСР розпочалася дослідна робота з масовою культурою хлорели. На той час в світовій літературі уже було опубліковано чимало праць, присвячених культивуванню одноклітинних водоростей, а також наведено багато доводів на користь їх вирощування (Burlew, 1953).

Успіхи в справі культивування водоростей дали можливість накреслити три основні напрямки в справі культивування цих мікроорганізмів, а саме: 1) культивування водоростей з метою продукування ними корисних органічних речовин (кормових, харчових або деяких органічних матеріалів); 2) культивування азотфіксуючих водоростей з метою утилізації азоту та поліпшення родючості ґрунтів; 3) вирощування водоростей у стічних водах в симбіозі з бактеріями з подвійною метою: прискорення стабілізації органічних матеріалів стічних вод, а згодом збір урожаю водоростей для одержання тих же речовин, що і в першому пункті (Таміја, 1957).

Роботи, які розгорнулися в дальшому в Інституті ботаніки АН УРСР з масовою культурою одноклітинних водоростей, були присвячені першому і третьому напрямку в культивуванні водоростей. В даній роботі ми зупинимось на тих дослідях з культурою водоростей, які були присвячені виявленню різних факторів, що впливають на їх продуктивність.

### **Попередні роботи і досліді**

Перш ніж розпочати досліді з масовою культурою хлорели просто неба, ми вважали за потрібне провести деякі попередні роботи і досліді, які дали б нам можливість розпочати масову культуру хлорели найближчим часом. Хоча в лабораторії альгології Інституту ботаніки АН УРСР було вже декілька штамів хлорели, одержаних з Чехословаччини від проф. Прата, а також з деяких місць Радянського Союзу, ми вважали, що необхідно виділити місцеві штами водоростей. На нашу думку, аборигенні штами хлорели повинні бути більш продуктивними порівняно до одержаних з інших місць, якщо врахувати той факт, що швидкість росту водоростей у різних видів різна і залежить від їх екології. Згодом порівняльні досліді підтвердили правильність нашої думки.

Тому весною 1960 р., починаючи з квітня, ми зайнялись збором проб у природних водоймах Києва та його околиць (головним чином у ставках і калюжах) і виділенням альгологічно чистих штамів різних видів протококових, в тому числі і штамів хлорели. Робота по збору, виділенню штамів і їх збереженню провадилася за інструкцією, розробленою Інститутом фізіології рослин АН СРСР (Владимирова, Семененко, 1962), та

за допомогою звичайної мікробіологічної техніки. Після декількох пересівів на чашки Петрі з агаризованим середовищем були одержані альгологічно чисті штами хлорели, майже вільні від бактерій. Одержані штами хлорели ми відразу ж переносили у висококонцентроване рідке поживне середовище, рекомендоване японським вченим Тамія, провадячи таким чином відбір штамів по їх відношенню до високих концентрацій солей. Водночас одержані штами ми вирощували піри високих температурах (39—40°), відбираючи штами і за їх відношенням до високих температур, маючи на увазі одержати якщо не термофільні, то хоча б мезофільні штами. Внаслідок цієї роботи було виділено дев'ять штамів хлорели і кілька штамів інших протококових водоростей. Майже всі виділені штами подібні, за своєю толерантністю до температури і належать до мезофільних форм з оптимальною температурою росту 28—30°.

Експериментальна робота з хлорелою розпочалася серією дослідів з виділеними штамми, що належать до виду *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Провадилося порівняльне вивчення виділених нами штамів хлорели на швидкість росту і нагромадження сухої речовини. Культури вивчалися в порівнянні одна з одною і в порівнянні з стандартом. За еталон для порівняння була взята *Chlorella pyrenoidosa* Chick., штам 82, одержана з лабораторії проф. Прата (Чехословаччина). Культури вирощувалися на середовищі Тамія у трилітрових плоскодонних колбах, що містили по 2 л поживного середовища. Колби продувалися повітрям і вуглекислим газом; освітленість становила 5000 лк. Засівання здійснювалося з рідкого середовища культурами однакового (10-денного) віку. Оцінка швидкості росту провадилася підрахунком клітин в камері Горяєва і вимірюванням оптичної густини. В кінці дослідів визначалася суха вага з 1 л культури.

Таблиця 1

**Порівняльний урожай 10 штамів хлорели в кінці дослідів**

№ штаму	Суша речовина (в г/л)	№ штаму	Суша речовина (в г/л)
Шт.Прата 82	0,132	9	0,5076
3	0,6264	7	0,472
4	0,608	6	0,416
2	0,5192	5	0,338
8	0,5168	1	0,2556

Випробувані в культурі штами хлорели, виділені з навколишніх водойм Києва, усі показали кращий результат порівняно з еталоном. Табл. 1 демонструє урожай сухих клітин, водоростей, зібраний наприкінці в одному із типових дослідів. Усі місцеві штами

мали більший урожай порівняно з еталоном при вирощуванні в одних і тих же самих умовах.

### Лабораторні дослідження

Перед проведенням дослідів з масовою культурою хлорели просто неба ми провели ряд лабораторних дослідів, метою яких було виявити оптимальні умови культивування хлорели, підібрати найкраще поживне середовище, його концентрацію, висвітлити значення додавання мікроелементів.

Визначення потрібної концентрації поживної суміші є дуже відповідальним для одержання активного росту водоростей. На той час, коли ми розпочинали свою роботу, багатьма дослідниками було доведено, що такі водорості, як хлорела і сценедесмус, можуть рости в широких межах концентрації поживних солей. Але, як показали Sphoer a. Milner (1949), склад клітини залежить від кількості використаного азоту, а вміст білка змінюється від 8,7 до 58%. Кінцевою метою наших дослідів з культурою хлорели було одержання культур з високим вмістом білка. Тому, крім активного росту, необхідно було визначити і якість урожаю, а саме процент білка у культивованих водоростей. Ті ж автори (Sphoer a. Milner, 1949) показали можливість направленої метаболізму у водоростей таким нескладним способом, як зміною складу та концентрації середовища. Більш висока концентрація азоту в середовищі визначає більш високий процент білка в клітинах. Через те перші досліди ми присвятили вивченню впливу на ріст і розвиток хлорели поживних середовищ, які відрізнялися між собою не тільки складом, але й концентрацією. Досліди показали, що найкращий темп росту хлорели відбувається на висококонцентрованих середовищах Бенеке і Тамія. Таке відношення до висококонцентрованих середовищ у досліджених штамів хлорели було не випадковим. Адже відбір штамів хлорели після їх виділення ми провадили якраз на середовищі Тамія, яке має високу концентрацію солей. У всіх наступних своїх дослідах і в лабораторії, і в масовій культурі на відкритому повітрі ми остаточно зупинилися на середовищі Тамія. Вибір середовища Тамія був пов'язаний з основною метою масової культури хлорели, а саме з одержанням водоростей з високим вмістом білка. В наступних дослідах вивчалися умови азотного живлення і визначення кращого джерела азоту, а також вплив концентрації мікроелементів на ріст і тривалість культури. В багатьох експериментах, проведених різними авторами, було показано перевагу сечовини як джерела азоту -перед іншими. В цих дослідах доводилося, що багате живлення азотом у вигляді сечовини обумовлює підняття вмісту органічного азоту в клітині (Champigny, 1958). Інші автори говорили про перевагу  $\text{KNO}_3$  як джерела азоту. Маючи на увазі згадані роботи, ми провели досліди з метою вивчення впливу на ріст хлорели двох різних форм азоту:

сечовини і  $\text{KNO}_3$ .

Вісім культур хлорели вирощували в 20-літрових скляних посудинах 0,5 м заввишки, 38 см завширшки і 14 см завтовшки. Посудини містили по 14 л поживного середовища. Культури вирощувалися при постійному штучному освітленні люмінесцентними лампами ДС-40 в нестерильних умовах. Лампи освітлювали посудини з широких боків, з кожного боку по 4 лампи, створюючи в середньому освітленість у 4000 лк.

Для культивування брали середовище Тамія з різними формами азоту. В одному випадку джерелом азоту була сечовина (3 г/л), в іншому — азотнокислий калій (5 г/л). Мікроелементи вносили у вигляді розчину Гутнера (1 мл/л) або у вигляді розведених його розчинів в 2, 8, 12 разів, а також додавали хелатоутворюючий агент — трилон В (0,037 г/л). Розчин солей готували на водопровідній воді. Постачання вуглекислим газом провадили шляхом пробулькування чистої  $\text{CO}_2$  один або два рази на день по 20 хв (залежно і від густини культури), продування повітрям здійснювали майже безперервно з 9 годин ранку до 5 годин вечора зі швидкістю 9—14 л за хвилину. Вимірювали рН в поживному середовищі рН-метром типу ЛП-5, початкове рН доводили до 5,7—5,9. Первинна концентрація клітин коливалася від 16 тис. кл./мл до 2,5 млн. кл./мл. Вимірювання росту відбувалося шляхом підрахунку клітин в камері Горяєва і вимірюванням оптичної густини. Наприкінці дослідів визначали суху вагу. Центрифугували по 1 л кожної культури з допомогою центрифуги типу ЦЛС-2 при 2500 об/хв. протягом 30 хв. Відділені клітини водоростей висушували при  $110^\circ$  і доводили до постійної ваги.

Дві криві росту на графіках 1, 2, 3, 4 (рисунок) показують кількість клітин і напрям росту хлорели в умовах культивування в середовищах з різними джерелами азоту. Як видно з графіків, у кожному досліді культура з сечовиною давала незмінно кращий результат. В першому досліді, де поживне середовище містило повну кількість мікроелементів (1 мл/л) культура з сечовиною на 12-тий день дала приріст  $88 \times 10^6$  кл./мл, а культура з  $\text{KNO}_3$  —  $53 \times 10^6$  кл./мл. Температура протягом 12 днів коливалася від  $22^\circ$  до  $27^\circ$  — на 12-тий день вона досягала в обох культурах  $30^\circ$ . На графіку IV (рис. 1) дуже чітко видно відношення обох культур до високої температури. За наявності сечовини культура більш чутлива до підвищення температури, ніж за наявності  $\text{KNO}_3$ . На 20-й день обидві культури центрифугувалися, врожай сухої речовини для культури з сечовиною становив 0,770 г/л, для культури з  $\text{KNO}_3$  — 0,546 г/л.

В дослідях 2, 3, 4 одночасно з вирощуванням культур на середовищах з різними джерелами азоту вивчався вплив різної концентрації мікроелементів на тривалість росту культури. В досліді 2 (початок 23.VII і закінчення 5.VIII 1960 р.) дві культури з різними джерелами азоту вирощувалися на середовищі, де кількість мікроелементів за Гутнером

було зменшено у 8 разів ( 1мл/8 л)

На сьомий день культура з сечовиною дала приріст  $55,7 \times 10^6$  кл./мл, а культура з  $\text{KNO}_3$ — $44,1 \times 10^6$  кл./мл. В наступні дні обидві культури припинили свій ріст (рис. 1, графік I).

В третьому досліді, що тривав з 17.VIII по 3.IX 1960 р., вирощувалася хлорела, штам № 1. В даному випадку кількість мікроелементів була зменшена в 12 разів. На 14-й день культура з сечовиною дала приріст клітин  $58,5 \times 10^6$  кл./мл, а культура з  $\text{KNO}_3$  —  $51,8 \times 10^6$  кл./мл. В наступні дні ріст обох клітин припинився. Припинення росту культур пояснюється вичерпанням мікроелементів з розчину (рис. 1, графік III).

В досліді 4, де в обох варіантах також вирощувалася хлорела, штам № 1, кількість мікроелементів порівняно з дослідями 2 і 3 було збільшено. Розчин Гутнера був розведений тільки вдвічі (1/2 мл/л). Дослід тривав з 3.X по 1 .XI 1960 р. Період активного росту хлорели становив 26 днів. Кількість клітин на 26-й день вирощування з культури з сечовиною досяг  $108 \times 10^6$  кл./мл, а в культурі з  $\text{KNO}_3$  —  $97,8 \times 10^6$  кл./мл. Загальна кількість сухої речовини з  $\text{KNO}_3$ —  $97,8 \times 10^6$  кл./мл. Загальна кількість сухої речовини в першому варіанті дорівнювала приблизно 14 г, а в другому — 8 г, або відповідно 1,16 г/л і 0,66 г/л (рис. 1, графік II).

Таким чином, у всіх чотирьох дослідях культура з сечовиною давала кращий кінцевий урожай порівняно з культурою, вирощеною на  $\text{KNO}_3$ . Збільшення мікроелементів у досліді 4 в порівнянні з дослідями 2 і 3 збільшило тривалість активного росту хлорели до 26 днів порівняно з 7 і 14-м днями в попередніх дослідях. Очевидна затримка росту в умовах достатнього живлення азотом та іншими основними поживними солями показує, що недостача мікроелементів може бути обмежуючим фактором для росту хлорели.

На основі проведених дослідів було вирішено в масовій культурі просто неба за джерело азоту брати сечовину. Наступні досліді були присвячені визначенню придатності природної води, яку планували використовувати для приготування поживних розчинів у масовій культурі. Як показали Краусс (Krauss, 1953) і Чу (Chu, 1942), природні води відзначаються великою різноманітністю свого складу. Вода, що використовується на експериментальній базі Інституту ботаніки АН УРСР, одержується із свердловини завглибшки 82 м. Аналіз цієї води був зроблений в хіміко-технологічній лабораторії нашого інституту й представлений у табл. 2. Попередньо поставлені досліді показали, що ця природна вода цілком придатна для культивування водорості.

Важливо було знати, які мікроелементи необхідно додавати до нашої води. Про наявність мікроелементів ми судили по непрямому аналізу з допомогою такого досліді.



Два види водоростей (*Ankistrodesmus falcatus*, *Chlorella pyrenoidosa*) вирощувалися на видозміненому поживному середовищі Бенекє. Основний розчин солей готували на водо-провідній воді, куди мікроелементів не вносили.

Таблиця 2

**Аналіз водопровідної води на експериментальній базі Інституту ботаніки.**

Інгредієнти	Кількість	
	у г/л	у м <sup>2</sup> /екв.
%, сухого залишку 1,495		
CO <sub>2</sub> + HCO <sub>3</sub>	0,381	6,24
CO <sub>3</sub>	-	-
Cl	0,0106	0,298
SO <sub>4</sub>	0,0049	0,100
Ca	0,0322	1,611
Mg	0,0199	1,658
P	0,083	
Питома вага 1,000		
pH 7,55		

Як контроль вживалися культури з розчином усіх мікроелементів за Гунтером, у наступні культури були додані мікроелементи по одному або два в такій послідовності: Zn, Си, В, Fe, Мо, Zu + Cu, Zn + Мо, Zn + В і т. д. Розчин кожного мікроелемента був приготовлений окремо. Кожен варіант культури мав по три повтори. Спостереження за ростом культур провадилися шляхом підрахунку клітин у камері Горяєва. Дослідження провадили в стерильних умовах. Дослід показав, що внесення Zn, Мо, Си і В посилювало ріст водоростей. Було вирішено вносити усі мікроелементи до природної води, яку ми використовуємо на нашій експериментальній базі.

Серія дослідів у малих масштабах в умовах лабораторії дала нам певну інформацію відносно особливостей росту водоростей на поживному середовищі Тамія з двома формами азоту, різною концентрацією мікроелементів. Досліди з масовою культурою хлорели просто неба провадилися із врахуванням даних, одержаних в лабораторії.

**Література**

Владимирова М. Г., Семененко В. Е. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. М., 1962.— Burew J. S. Current Status of the Large-Scale Culture of Algae. В кн.: *Algae Culture from laboratory to pilot plant*. Edd. Cam. Inst, of Washington, 1953.— Champ ign y M. L. Les Amino-acides des Chloreltes cultivees en presence de NO<sub>3</sub>K on d'uree. В кн.: *Qualitas Plantarum et Meter'ae Vegetabiles*, 1958, 99—1100.— Chu S. P. The influence

of the mineral composition of the medium on the growth of planctonic algae. I. Methods and culture media. Journ. Ecol., 1942, 30.— Krauss R. W. Inorganic nutrition of algae. В кн.: Algae Culture from laboratory to pilot plant, 1953.— Sphoehr H. A. and Milner H. W. The chemical composition of *Chlorella*-, effect of environmental conditions. Plant Physiol., 1949, 24: 120—149.— Tamija H. Mass culture of algae. Annual Review of Plant physiology, 1957, 8; 309.

інститут ботаніки АН УРСР,

Надійшло 14.V 1966 р.

відділ алогології

## МАССОВАЯ КУЛЬТУРА ХЛОРЕЛЛЫ В УСЛОВИЯХ г. КИЕВА

### 1. ЛАБОРАТОРНЫЕ ОПЫТЫ Г. М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА

Резюме

Описываются предварительные лабораторные опыты, предшествующие массовой культуре хлореллы под открытым небом. Проводилось сравнительное изучение выделенных из окрестных водоемов штаммов хлореллы. Было показано, что местные штаммы хлореллы имеют преимущество в росте и накоплении сухого веса перед неаборигенными видами. Лучшей питательной средой оказалась среда Тамия, а источником азота была избрана мочеви́на. В результате опытов было решено вносить в природную воду все микроэлементы по Гютнеру.

## MASS CULTURE OF CHLORELLA UNDER CONDITIONS OF KIEV. I. LABORATORY TESTS

### G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA

Резюме

Preliminary laboratory tests, preceding to mass chlorella culture in the open air are described. A comparative study of the chlorella strains isolated from neighbouring pools was carried out. It was shown that the local chlorella strains have advantages in growth and accumulating of dry weight over non-aboriginal species. The best nutrient medium appears to be that of Tamija, and the urea was chosen as nitrogen source

**Паламар-Мордвинцева Г.М. Масова культура хлорели в умовах м. Києва. II. Вирощування просто неба // Укр. ботан. журн. – 1967. – 24, №3. – С. 55-61.**

Масова культура хлорели просто неба провадилася на експериментальній базі Інституту ботаніки АН УРСР в околицях м. Києва (Феофанія) з 1961 по 1965 рр. В наших дослідях застосовувались найбільш прості методи масового культивування водоростей. Метою дослідів було вивчення факторів, впливаючих на продуктивність хлорели в умовах масової культури на вільному повітрі та визначення урожаїв.

#### Матеріал і методика

В дослідях використовувалися місцеві штами хлорели (*Chlorella pyrenoidosa* Chick.) № 1, № 2, № 7 (Паламар-Мордвинцева, 1967) та стандартний штам *Chlorella* sp. № 157, одержаний з Ленінграда. Досліди провадилися в установках типу «лоток», описаних нами в попередній роботі (Паламар-Мордвинцева та Костлан, 1964), а також в установках, розроблених Біологічним інститутом Ленінградського університету (Піневич та ін., 1964). Поживний розчин макросолей за рецептом Тамія з джерелом азоту у вигляді сечовини готували на природній водопровідній воді, додавали мікроелементи за Гутнером, а також хелатоутворюючий агент (трилон-В). В поживний розчин не вносили кальцію, тому що в нашій воді його було досить. Щоб запобігти випаданню солей з розчину під час приготування поживної суміші, їх вносили в такій послідовності: 1) солі фосфору, 2) трилон-В, 3) солі заліза, 4) солі магнію, 5) джерело азоту, 6) мікроелементи (без заліза). Кількість суспензії в лотках залежно від мети дослідів була 500, 800 і 1000 л. Протягом кожного дослідів вели щоденні спостереження за зміною рН, температури і освітленості протягом дня (09, 12, 13 і 18-й год.), вимірювали мінімальну нічну температуру, відмічали стан зараження культури, підраховували кількість клітин в 1 мл, вимірювали оптичну густину і суху вагу клітин в 1 л суспензії. Наприкінці дослідів визначали урожай хлорели в г на 1 м<sup>2</sup> освітленої площі.

#### Результати досліджень

Однією з умов успішного культивування водоростей є забезпечення їх клітин вуглекислим газом. Більшість дослідників продували культуру сумішшю CO<sub>2</sub> з повітрям. Беручи до уваги труднощі у створенні спеціальних сумішей CO<sub>2</sub> з повітрям в умовах масової культури (побудова спеціальних газгольдерів) та підвищення економічної вартості хлорели при використанні балонного стиснутого CO<sub>2</sub> ми спробували вирощувати хлорелу без продування її сумішшю CO<sub>2</sub> з повітрям. В зв'язку з тим що сечовина, яку ми вносили в поживне середовище як джерело азоту, може служити для водоростей і джерелом CO<sub>2</sub>, ми вважали, що культура хлорели до деякої міри забезпечуватиметься вуглекислим газом. Цікаво було встановити, яка буде одержана при цьому

продуктивність. В одному із дослідів *Chlorella pyrenoidosa*, штам № 1, вирощувалася протягом 10 днів без продування  $\text{CO}_2$  з балона, після чого в наступні дні з балона через гумову трубку щодня протягом однієї години культуру продували чистою вуглекислотою. Рис. 1 графічно відображає, як змінився темп росту водорості після продування в культуру  $\text{CO}_2$ . За десять попередніх днів без додаткового продування  $\text{CO}_2$  кількість клітин в культурі з 483 тис. на 1 мл збільшилась лише до 21 млн. на 1 мл, а після періодичного продування вуглекислоти за наступні 5 днів кількість клітин збільшилась з 21 млн. до 96 млн. кл./мл. Продуктивність хлорели протягом цього досліду була дуже нерівномірною. За перші десять днів продуктивність хлорели була низькою. Урожай за ці 10 днів становив  $11 \text{ г/м}^2$  сухої речовини, а середній приріст останньої дорівнював  $1 \text{ г/м}^2$  на день. За 5 наступних днів, після періодичного продування  $\text{CO}_2$  в культуру продуктивність водорості значно зростає. За цей час урожай досягав  $66 \text{ г/м}^2$  сухих речовин, а середній приріст на  $1 \text{ м}^2$  дорівнював 13,5 г.

Дослід показав, що навіть періодичне продування  $\text{CO}_2$  в культуру відіграє дуже важливу роль у підвищенні продуктивності хлорели. Отже, зниження собівартості повинно йти не за рахунок відмови від додаткового постачання культури  $\text{CO}_2$ , а за рахунок використання дешевих джерел  $\text{CO}_2$ , якими можуть бути відходи виробництв харчової і легкої промисловості.

В наступних дослідях вивчали значення початкових розмірів інокуляції в підвищенні загальної продуктивності культури. Нижче описуються три послідовних дослідів, проведені в 1961 р. Перший дослід був розпочатий 25.VI і закінчений 3.VII. Первинна густина культури становила  $0,4 \text{ г/л}$  сухої речовини, що відповідало 53 млн. клітин на 1 мл. Середній приріст на добу за період вирощування був рівним  $9,4 \text{ г/м}^2$ .

Другий дослід був проведений з 13 по 21.VI. Початкова густина клітин була невисокою порівняно з попереднім дослідом і дорівнювала 8 млн. клітин на 1 мл. Середній приріст сухих речовин за добу становив  $13,75 \text{ г/м}^2$ .

Третій дослід був розпочатий 3.VIII і закінчився 17.VIII. Початкова густина культури дорівнювала  $4,9 \text{ млн. кл. на 1 мл}$ . Наприкінці дослідів кількість клітин в 1 мл досягла  $53,4 \text{ млн.}$  Середньодобовий приріст сухих речовин дорівнював  $12 \text{ г/м}^2$ .

Вивчення темпу росту водорості в першому досліді показало, що він був дуже невисоким, хоча умови вирощування хлорели були сприятливими. Багато дослідників показують, що із збільшенням оптичної густини суспензії темп росту водоростей сильно падає. Це пояснюється погіршенням умов освітлення. Із збільшенням числа клітин в культурі кількість світла, що падає на кожен клітину, значно зменшується внаслідок взаємного затінення їх одна одною. В результаті процеси розвитку і розмноження окремих

клітин гальмуються, що впливає на загальну продуктивність культури. Отже, не дивлячись на високу інтенсивність освітлення просто неба (в умовах м. Києва в червні вона досягає 100—120 тис. люкс), культура терпить від недостачі світла. Тому визначення відповідної початкової густини культури є важливим для одержання максимального урожаю водорості. Густина культури повинна бути така, щоб дія взаємного затінення клітин була мінімальною.

Отже, найбільш вигідно починати культуру хлорели з невеликої кількості, клітин. Водночас початкова густина культури не повинна бути й дуже низькою. Більш тривалий період росту перед зняттям урожаю зменшує його в перерахунку на середньодобовий урожай. В наших дослідах найбільш ефективною була початкова густина 8—10 млн. клітин в 1 мл. В багатьох наших дослідах було встановлено, що доцільно збирати урожай при досягненні 50—60 млн. клітин в 1 мл.

В дальших дослідах були зроблені спроби поліпшити умови освітлення і температури шляхом зменшення глибини культури. В дослідах в десятиметровий лоток наливали 500 л культури. Глибина культури в даному випадку становила не 10, а 5 см. Внаслідок цього в лотку створювався тонкий шар суспензії хлорели, який краще прогрівався і освітлювався. В таких умовах ми одержували більш високі урожаї хлорели, в межах 20—22 г/м<sup>2</sup> на день. Особливо вигідно було культивувати водорість з глибиною культури в 5 см в ранньовесняні і осінні місяці. Так, наприклад, в травні 1963 р., коли температура повітря була порівняно невисокою, ми одержували середньодобовий урожай хлорели, що становив 22,4 г/м<sup>2</sup>.

Щоденні спостереження над коливанням температури в суспензії водоростей дали можливість встановити залежність росту хлорели від зміни температури. Тамія з співавторами (1958), які вивчали залежність росту хлорели від нічної і денної температури в межах 7, 15 і 25°, показали, що підвищення денної температури збільшувало темп росту водорості. Автори провадили свої спостереження в умовах постійної денної температури, яку штучно підтримували. Цікаво було встановити, як залежить ріст водорості від температури в умовах вільного повітря, коли температура змінюється протягом дня і ночі, незалежно від волі дослідника. На рис. 2 показана залежність приросту клітин від денної температури в одному з дослідів в квітні 1962 р., коли температура загалом не підвищувалася вище 25° і коливалася протягом дня від 9 до 25°. З рисунка видно, що навіть короткочасне підвищення температури протягом дня в бік оптимальної підвищує темп росту водорості. На рис. 2 показана також залежність росту хлорели від коливань мінімальної нічної температури. Як видно, пониження нічної температури не впливало безпосередньо на продуктивність водорості. Наші дані щодо впливу денної і нічної

температури узгоджуються з даними Тамія із співавторами. Останні показали, що зміни денної температури впливають більш глибоко на продуктивність водорості, ніж зміни нічної температури.

Однак така пряма температурна залежність спостерігалася нами не в усіх дослідах. Продуктивність водорості залежала в значній мірі від загальних умов погоди. Якщо протягом досліду всі дні були сонячні, температурна залежність проявлялася досить закономірно. В хмарні дні темп росту хлорели обумовлювався не температурою, а іншими факторами.

В червні і липні 1963 р., коли ми змушені були тимчасово культивувати хлорелу в лотках іншої конструкції із застосуванням більш потужних вихревих насосів для перемішування, температура суспензії хлорели в середині дня досягала 38—43°. Температура вранці і увечорі була нижчою, але тимчасове підвищення температури до 43° гальмувало ріст водоростей не тільки в цей день, а і в наступні дні. В результаті урожаї були значно менші, ніж ми могли одержати. Так, наприклад, середньодобовий урожай з 19.VI по 29.VI становив 5,3 г/м<sup>2</sup>, а з 10.VII по 24.VII — 6,4 г сухої речовини з 1 м<sup>2</sup>.

Спостереження за температурою в наших дослідах показали, що вона є досить важливим фактором в зміні продуктивності водоростей. Якщо в культурі створюються оптимальні умови постачання солями, CO<sub>2</sub> і освітлення, то ріст водоростей залежить від температури.

В 1964—1965 рр. ми провели порівняльне вивчення продуктивності місцевих штамів хлорели із штамами, рекомендованими Біологічним інститутом ЛДУ для географічного дослідження продуктивності штамів хлорели в СРСР. В таблиці подані порівняльні дані по урожайності, кількості білка й золи, одержані в 1964 р. для місцевого штаму хлорели піреноїдної № 7 і хлорели sp. № 157, присланої з Ленінграда. Як показує таблиця, місцевий штам хлорели давав вищий урожай сухих речовин, процент білка був також високим, що свідчить про правильний вибір середовища і штамів, зв'язаний з кінцевою метою наших дослідів. В наших дослідах ми зіткнулися також і з деякими негативними явищами, а саме із загибеллю культури хлорели при вирощуванні її на сечовині. В деяких дослідах відбувалося підлугування середовища і розклад сечовини з виділенням аміаку, внаслідок чого культура гинула.

В зв'язку з цим були проведені додаткові лабораторні досліді для виявлення причин загибелі культури (Паламар-Мордвинцева та Костлан, 1964). Виявилось, що загибель культури не залежала від підлугування середовища, тому що зміна рН від 5 до 9,0 не впливала негативно на швидкість росту культури і на вміст в ній загального та білкового азоту. Культура гинула внаслідок отруєння клітин аміаком при розкладі сечовини. Всупереч поглядам деяких авторів про температурну залежність розкладу сечовини в

наших дослідів було доведено, що висока температура не викликає розкладу сечовини.

### Порівняльні дані по урожаю, кількості білка і золи в двох штаммах хлорели

Місяці	Штам №7			Штам №157		
	Кількість урожаю (г/м <sup>2</sup> на день)	% білка	% золи	Кількість урожаю (г/м <sup>2</sup> на день)	% білка	% золи
Липень I половина	18,2	49	14	15,2	44,8	15
» II »	17,9	49	14	16,4	45	15
Серпень I»	7,3	46	15	11,8	-	15
» II »	10,7	48,8	14	8,9	46	15
Вересень I»	15,4	46	14	12,7	48	15
» II »	13,0	44	14	9,7	45	15
Жовтень I »	4,46	40	15	4,08	40	15

Причини цього явища були інші. На нашу думку, розклад сечовини спричинився діяльністю бактерій, які швидко розвивалися у великій кількості в культурі з послабленим фотосинтезом. Останній виникав в наших дослідів внаслідок незадовільного перемішування і створення в лотку мертвих зон, де водорості осідали на дно та стінки басейну. Внаслідок цього постачання CO<sub>2</sub> і аерація в культурі значно погіршувалися. Осілі водорості відмирили, створюючи багатий фон для бактерій, діяльність яких посилювалася в зв'язку з пригніченням культури. Тому в четвертому досліді 1961 р. ми взяли для культивування хлорелу піреноїдну, штам № 4. Було помічено ще в лабораторії, що цей штам є більш стійким до бактеріального зараження, ніж інші. При культивуванні даного штаму хлорели, хоч і спостерігалось підвищення рН, але воно не супроводжувалося руйнуванням клітин і загибеллю культури.

В усіх наведених вище дослідів ми збирали урожаї хлорели від 4 до 22 г/м<sup>2</sup>. Цікаво порівняти наші дані щодо врожаїв хлорели з тими, що були одержані іншими дослідниками. Наведемо кілька прикладів. Перші досліді з масовою культурою в Кембріджі (США) дали урожай на початку досліді 5—6 г/м<sup>2</sup> сухої речовини за добу, а з 30.VIII до 9.IX лише 9 г/м<sup>2</sup>. В холодні місяці одержували 2 г/м<sup>2</sup> (Burlaw, 1953). В Японії (1953, 1956) урожай на початку дослідів у середньому становив 3,5 г/м<sup>2</sup> на день, а в наступні роки за рахунок поліпшення технології— 13—15 г/м<sup>2</sup>. При вирощуванні хлорели

в спеціальних установках з площі культури 32,8 га одержаний урожай 12,5 г/м<sup>2</sup> на день. В Індії (1964) максимальний урожай був одержаний в березні (температура 23—33°) і становив 12 г/м<sup>2</sup> на день. Підвищення температури в квітні до 29—36° привело до зниження продуктивності водорості до 9,25 г/м<sup>2</sup> на день. У Франції Моїзом були одержані урожаї в середньому від 7 до 14,5 г/м<sup>2</sup> (Moysel, 1956). В Італії одержували урожаї 10 г/м<sup>2</sup> на день (Miluv, 1954). В Швеції максимальний урожай хлорели досягав 12,6 г/м<sup>2</sup> на день (Bjorkman, 1955). В Ленінграді (1960) в лабораторії масового культивування одержували такі врожаї: 6,8; 7,3; 9,9; 10,2; 11,6 г/м<sup>2</sup>. Максимальний врожай досягав 12,4—13,5 г/м<sup>2</sup>. В Таджикистані максимальна продуктивність 28,5 г/м<sup>2</sup> на добу була одержана в липні місяці 1964 р. (Махмадбеков, 1964).

Наведені приклади показують, що врожаї хлорели, одержані в умовах м. Києва, не відрізняються істотно від тих, що були одержані в інших країнах і інших республіках Радянського Союзу.

Середньодобова урожайність хлорели, одержана в найбільш сприятливі місяці, за підсумованими літературними даними, коливається в межах 9—11 г/м<sup>2</sup> (Арутюнян, 1966). Піневич і Верзілін (1963) підкреслюють, що нікому не вдалося добитися рівномірних середніх приростів протягом певного часу. Добрі урожаї з невідомої причини змінюються низькими, і навпаки. Природа таких коливань, як вважають автори, не встановлена. Проте Арутюнян (1966) вважає, що основна причина низької урожайності культур полягає в тому, що вони складаються із клітин різного віку, які перебувають на різних фазах росту і розвитку. Тому комплекс умов культурального середовища не є сприятливим для всіх клітин в культурі, в зв'язку з чим не можна досягти максимального темпу росту всієї культури. Усі ці міркування говорять про те, що потребується ще багато зусиль учених, щоб домогтися високих і сталих урожаїв хлорели та інших водоростей.

На закінчення можна сказати, що при культивуванні хлорели на вільному повітрі в умовах м. Києва продуктивність її в основному залежала від умов освітлення. Не дивлячись на те, що освітленість, створювана сонячною радіацією, була висока (40—120 тис. люкс), клітини водорості в культурі досить часто терпіли від недостачі світла. Недостатність освітлення виникає внаслідок збільшення числа клітин в культурі і їх взаємного затінення, а також внаслідок незадовільного перемішування. Поліпшення умов перемішування, зменшення глибини культури, правильно підібрана первинна інокуляція і своєчасний збір урожаю дозволяють одержувати урожаї від 12 до 22 г/м<sup>2</sup> сухої речовини на добу. Додаткове постачання культури вуглекислим газом збільшує продуктивність хлорели в декілька разів. Якщо в культурі створюються оптимальні умови живлення постачання CO<sub>2</sub> і освітлення, то темп росту стає залежним від температури. Навіть



короткочасне підвищення денної температури в напрямку оптимальної підвищує продуктивність водорості, і навпаки, високі субмаксимальні температури пригнічують водорості, затримують процеси ділення і розмноження клітин, негативно впливають на культуру і її продуктивність.

Результати культивування хлорели просто неба в наших кліматичних умовах показують, що культуру хлорели можна вирощувати з квітня—травня до жовтня в залежності від метеорологічних умов і одержувати врожаї від 4 до 22 г/м<sup>2</sup> на добу.

#### Література

Махмадбеков С., Хаитова Л. Т. Продуктивность хлореллы и перспективы ее использования в хозяйственных целях. В сб.: Физиология растений — сельскому хозяйству, Душанбе, 1964.— Паламар-Мордвинцева Г. М. та Костлан Н. В. Про явища, що супроводжують культуру хлорели при вирощуванні її на сечовині. Укр. бот. ж., 1964, 21, 3.— Паламар-Мордвинцева Г. М. Масова культура хлорели в умовах м. Києва. I. Лабораторні досліді. Укр. бот. ж., >1067, 24, 2.— Пиневи́ч В. В., Верзилин Н. Н. Культивирование протококковых водорослей в установках под открытым небом. Вести. ЛГУ, '1963, 15, 3.— Пиневи́ч В. В., Верзилин Н. Н., Степанов С. И. Типовая установка для массового культивирования одноклеточных водорослей. Физиол. раст., 1064, 11, 6.— Русина О. Н. Некоторые вопросы массового культивирования протококковых водорослей. В сб.: Первичная продукция моря и внутренних вод. Минск, 11961.— Чесноков В. А., Пиневи́ч В. В., Верзилин Н. Н., Степанова А. М. Некоторые итоги массовой культуры одноклеточных водорослей. Вестн. ЛГУ, 1960, 9.— Burlew I. S. Algae culture from laboratory to pilot plant. Washington, 1953.— Krauss R. W. and Thomas W. H. Plant physiology, 1954, 29, 3.— Miluv H. W. L'alga come cibo, *Illustra Scient.*, 1954, 6, 5il.— Mituja A., Nyu poj a T. and Tamija H. Pre-pilot-plant experiments on Algae mass culture. In *Algae culture from laboratory to pilot plant*, Washington, 1955.— Moyse A. Etude de la croissance d'algues monocellulaires. *Journ. Centre rech. nat. rech. scient*, 1956, 35.— Tamija H., Sasa T., Nihei T. Effect of variation of day-length, day- and night-temperatures and intensity of daylight upon the growth of *Chlorella*. *Trans, internat Conf. Use Solar Energy. Scient. Basis. (Tisson. Ariz. 1955)*, 1958, 4.— Bjorliman L., Bjorkman M., B resky A., Enebo L., Rennerfalt J., Experiments on the culture of *Chlorella* for food purposes. *Acta polytechn. Ser. Chem*, 1955, 4, 10.

Інститут ботаніки АН УРСР,

Надійшло 23.V 1966 р.

відділ альгології

**МАССОВАЯ КУЛЬТУРА ХЛОРЕЛЛЫ В УСЛОВИХ г. КИЕВА II.  
ВЫРАЩИВАНИЕ ПОД ОТКРЫТЫМ НЕБОМ  
Г. М. ПАЛАМАРЬ-М ОРДВИНЦЕВА**

Резюме

В статье описываются опыты с массовой культурой хлореллы под открытым небом в условиях г. Киева. В опытах изучались значение периодического продувания в культуру чистой углекислоты, первичной инокуляции и достижения густоты культуры при съеме урожая, глубины суспензии и температуры для повышения продуктивности хлореллы. Опыты проводились с местными штаммами хлореллы. Было показано, что в условиях г. Киева можно получать урожаи хлореллы с апреля по октябрь месяцы от 4 до 22 г/м<sup>2</sup> сухого вещества в день.

**MASS CHLORELLA CULTURE UNDER CONDITIONS OF KIEV II.  
CULTIVATION IN THE OPEN AIR  
G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA'**

Summary

Experiments of the mass chlorella culture under condition of Kiev are described in the paper. The significance of the periodical insufflation of pure carbon dioxide into the culture, the primary inoculation and achievement of dense culture at yield gathering, the depth of suspension and temperature for the rise of chlorella productivity was studied in experiments. They were carried out on the local chlorella strains. It was shown that under condition of Kiev the chlorella yield could be obtained in the amount of 4—22 g/m<sup>2</sup> of dry matter per day during April—October.

**Паламар-Мордвинцева Г.М. Потреба Анкістродесма Брауна (*Ankistrodesmus braunii* Brunth.) в залізі // Укр. ботан. журн. – 1968. – 25, №1. – С. 21-28.**

При вивченні мінерального живлення анкістродесма Брауна ми особливо зупинились на значенні заліза в житті цієї водорості. Підставою для вибору цього мікроелементу було перш за все те виключно важливе значення, яке надається йому в житті рослин. Дослідженнями багатьох зарубіжних і вітчизняних вчених було показано, що залізо відіграє важливу роль у підвищенні активності ферментів, каталізуючих фіксацію молекулярного азоту, синтез амінокислот та білків, а також інші реакції азотного обміну у вищих рослин і мікроорганізмів.

Відомо, що залізо може стати фактором, лімітуючим ріст водоростей в масовій культурі (Кузнецов, Владимірова, 1964). Тому визначення концентрації заліза в поживному середовищі має велике значення в розробці методів масової культури водоростей.

Метою наших дослідів було встановлення оптимального режиму живлення залізом анкістродесма Брауна, а також встановлення залежності його росту від кількості заліза в середовищі.

#### **Методика досліджень**

В дослідях використовувався той самий штам анкістродесма Брауна, що й у попередніх наших роботах (1965, 1966). Умови вирощування і методи при цьому були ті самі. Протягом дослідів вимірювали оптичну густину культури, підраховували кількість клітин в камері Горяєва і визначали суху вагу біомаси в кінці дослідів. Проводилися також мікроскопічні спостереження над клітинами та робилися виміри рН на перший, шостий і на останній день досліду з допомогою рН-метра типу ЛП-58 із застосуванням скляного електрода. Поживне середовище (яке ми називаємо АВ) готувалося на двічі дистильованій воді і містило такі солі: сечовину — 428 мг/л;  $K_2HPO_4$ — 1250 і 600 мг/л  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$ . Усі солі, вживані для приготування поживного розчину, перекристалізувалися.

Посівний матеріал, вирощений з агарових косяків, підрощувався протягом 8—10 днів на середовищі АВ, відділявся від середовища центрифугуванням і двічі промивався бідистильованою водою. Повторність дослідів була двократною. Тривалість їх коливалася від 9 до 16 днів. Всього проведено 12 дослідів.

Визначення заліза в середовищі провадилося методом титрування з марганцевокислим калієм (Алексєєв, 1954).

#### **Результати досліджень**

Для встановлення форми заліза, яка б показала його утилізацію з найбільшою

продуктивністю, в дослідях, крім заліза сірчаноокислого закисного, вивчалася дія червоної ( $K_4FeCN_4$ ) та жовтої ( $K_4FeCN_6$ ) кро в'яної солей.

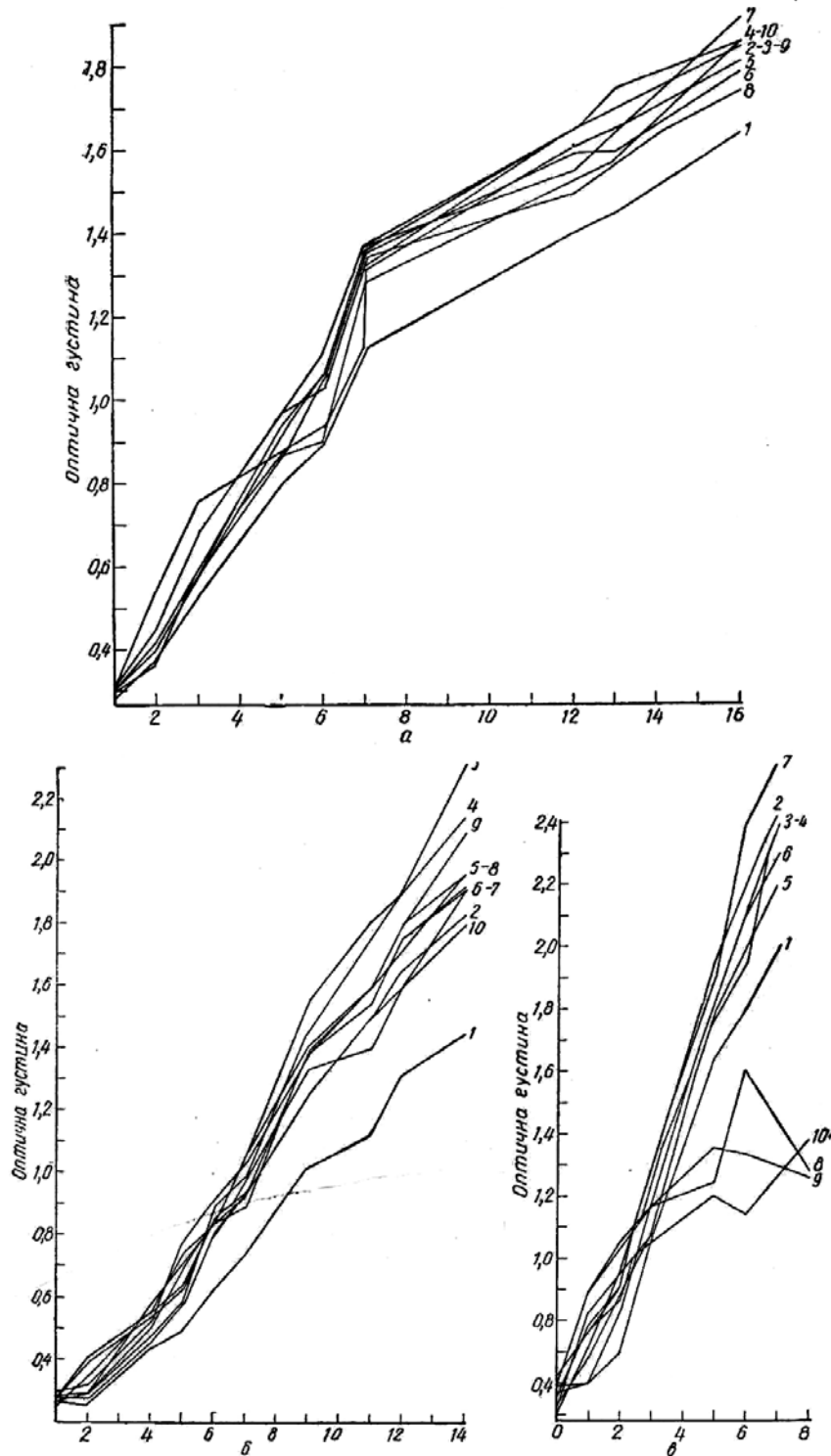


Рис. 1. Залежність росту анкістродесма Брауна від різних концентрацій заліза в розчині:

- А. 1 — контроль без  $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ ; 2 — 0,5 мг/л  $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ ; 3 — 1 мг/л; 4 — 2 мг/л; 5 — 3 мг/л; 6 — 4 мг/л; 7 — 5 мг/л; 8 — 6 мг/л; 9 — 7 мг/л; 10 — 8 мг/л.  
 Б. 1 — контроль без  $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ ; 2 — 1 мг/л  $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ ; 3 — 3 мг/л; 4 — 4 мг/л; 5 — 5 мг/л; 6 — 8 мг/л; 7 — 10 мг/л; 8 — 15 мг/л; 9 — 17 мг/л; 10 — 20 мг/л.  
 В. 1 — контроль без  $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ ; 2 — 20 мг/л  $FeSO_4 \cdot 7H_2O$ ; 3 — 30 мг/л; 4 — 40 мг/л; 5 — 50 мг/л; 6 — 60 мг/л; 7 — 70 мг/л; 8 — 80 мг/л; 9 — 90 мг/л; 10 — 100 мг/л.

Вибір червоної кро в'яної солі для вивчення був підказаний нам роботами Уолкера

(Walker, 1954), який успішно використовував цю сіль як джерело заліза для хлорели. Як показав Уолкер, залізо, додане в культуру хлорели у вигляді червоної кров'яної солі без ЕДТА, було вдвічі ефективнішим для росту на одиницю заліза, ніж залізо у вигляді  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ . Він показав також, що обидва джерела заліза були однаково ефективні для хлорели за наявності ЕДТА. Таке успішне застосування червоної кров'яної солі для хлорели спонукало нас використати її як джерело заліза і для досліджуваного анкістродесма. Наслідки використання феріціаніду калію для анкістродесма були негативні. Виявилось, що на анкістродесм Брауна червона кров'яна сіль діє різко токсично при концентраціях 1 і 2 мг/л. Уже на 3—4-й день культивування з додаванням в поживне середовище цієї солі культура анкістродесма повністю відмирала. Такий самий ефект був одержаний і при додаванні в розчин жовтої кров'яної солі. Упітис і Пакалне (1965), які спробували використати цю сіль для *Chlorella pyrenoidosa*, шт. 82, показали, що до-дання 5 мг/л феріціаніду калію до поживного розчину пригнічувало ріст водорості і виявило сильну токсичну дію на неї. Авторі висловили сумнів щодо даних Уолкера, який показав, що використання феріціаніду калію при концентрації заліза 20 цг/мл не виявило токсичної дії на *Chlorella vulgaris*.

В усіх описаних нижче дослідах використовувалось залізо сірчанокиисле закисне. Для встановлення залежності росту анкістродесма Брауна від концентрації заліза в розчині, кількість його в дослідах була різною, причому взята була від найменших до поступово зростаючих величин. В першому досліді, поставленому з цією метою, у відповідних варіантах на 1 л поживного середовища вносились такі кількості  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  (в мг/л): 0— (контроль); 0,5; 1; 2; 3; 4; 5; 6; 7; 8. Залізо в цьому досліді використовувалось у комплексі з ЕДТА (10 мг/л). Дослід показав, що відсутність заліза в середовищі зменшувала темп росту водорості в порівнянні з культурами, де залізо вносилось, що говорить про очевидну необхідність цього елемента для росту і розвитку анкістродесма Брауна. Додавання 0,5 мг/л уже проявляло позитивну дію на ріст водорості. Рис. 1, а показує, що ріст водорості йшов прямо пропорційно до кількості внесеного заліза. Всі досліджувані концентрації діяли стимулююче, поліпшували ріст анкістродесма Брауна в порівнянні з контролем протягом 16 днів досліду. Особливо великий розрив між контролем і культурами з залізом почався з 7-го дня культивування водорості. Кінцеві наслідки для всіх концентрацій були близькі між собою.

Цікаво було прослідкувати, як впливала концентрація заліза в даному досліді на морфологію клітини. На 12-й день вирощування було проведено під мікроскопом

виміри розмірів клітин. В кожному варіанті досліду вимірювалось не менш як 100 клітин. Виявилось, що більшість клітин анкістродесма Брауна в культурі, дефіцитній на Fe, мали розміри 22—25μX5μ; 25—30μ і автоспори 17—20μ завдовжки, тобто типові для виду розміри. Такі ж клітини були в культурах, де залізо було внесено в кількості 0,5; 1 і 2 мг/л. Починаючи з культури, де заліза було внесено 3 мг/л і більше, клітини анкістродесма Брауна мали потовщений і вкорочений вигляд, більшість клітин мала розміри 10x5—7 μ, зрідка 20—27x2,5—5 μ. Вкорочення клітин водоростей, а також потовщення їх отруєння водорості залізом

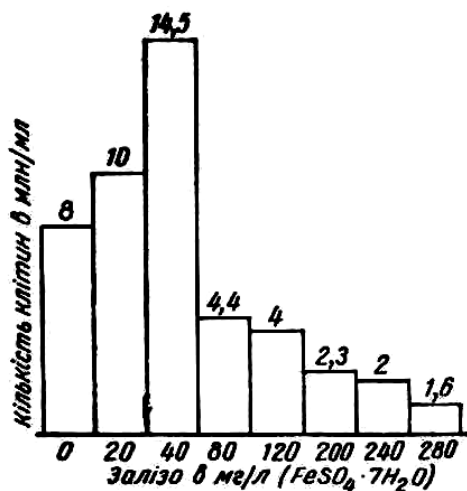


Рис. 2. Вплив високих концентрацій заліза сірчаноокислого на ріст анкістродесма Брауна.

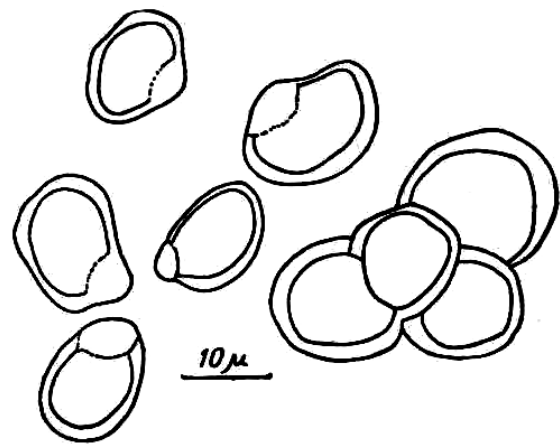


Рис. 3. Потовщення оболонок клітин та утворення протоплазматичних пухлин на оболонці клітин анкістродесма Брауна при вирощуванні його в розчинах з концентрацією заліза 200, 240 і 280 мг/л  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ .

Очевидно, в даному випадку з анкістродесмом Брауна потовщення оболонок, а також вкорочення його клітин показують, що концентрації заліза в 3 мг/л і більше створюють надмір його в середовищі для цього виду.

Оскільки внесення хелатного агента дещо знижує діючу концентрацію заліза в розчині, наступний дослід був поставлений без ЕДТА. В цьому досліді досліджувались такі концентрації заліза (в мг/л): 0 (конт-роль), 1, 3, 4, 5, 8, 10, 15, 17, 20. Дослід тривав 14 днів. Як і в попередньому досліді, чітко визначалась необхідність цього елемента для росту і розвитку анкістродесма Брауна. Ріст водорості був найгіршим в дефіцитній на Fe культурі. Найкращий ріст спостерігався протягом 14 днів в культурах з 3 мг/л (рис. 1, б). У всіх інших варіантах досліду ріст водорості йшов краще, ніж в контролі.

Наступний дослід був поставлений з більш високими концентраціями заліза, а саме: 0, 20, 30, 40, 50, 60, 70, 80, 90, 100 мг/л  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ . Наслідки досліду показують (рис. 1, в), що концентрації заліза 20, 30, 40, 50, 60, 70 мг/л ще стимулюють ріст водорості.

Густина культури в цих варіантах досліду була вищою, ніж в контролі. Але починаючи з концентрації заліза в 80 мг/л FeSO<sub>4</sub> ріст водорості іде значно гірше, ніж в контролі. Зниження темпу росту анкістродесма Брауна при концентраціях заліза в 80, 90 і 100 мг/л FeSO<sub>4</sub> • 7H<sub>2</sub>O свідчить про пригнічуючий вплив згаданих концентрацій заліза, хоча загибелі культури при всіх трьох згаданих концентраціях не спостерігалось. Як показує Успенський (1963), велике значення в поглинанні заліза відіграє концентрація поживних речовин в розчині, особливо азоту. Великі дози азоту ніби охороняють водорість від негативної дії заліза.

Цікаво було з'ясувати, чи буде змінюватись дія різних кількостей заліза при зміні складу і концентрації поживного середовища. Було взято для порівняння два середовища: 1) середовище АВ (склад солей вказано вище) і 2) середовище Прата, яке має порівняно низькі концентрації поживних солей. В досліді на обох поживних середовищах було поставлено по чотири варіанти культур з такими концентраціями FeSO<sub>4</sub>•7H<sub>2</sub>O (в мг/л): 0 (контроль), 3, 20 і 80. Дослід тривав 14 днів. На восьмий день культивування було проведено аналіз на наявність Fe в розчині у всіх варіантах досліду. Виявилось, що в середовищі АВ залізо було відсутнє у всіх варіантах досліду, а в середовищі Прата в останніх двох варіантах було виявлено 0,3 і 1,2 мг/л Fe відповідно. Отже, й поглинання заліза з розчину в обох варіантах йшло прямо пропорційно до внесеної його кількості.

**Залежність продуктивності Анкістродесма Брауна  
(*Ankistrodesmus braunii* Brunth)**

**Від різних концентрацій заліза і основних поживних солей**

Залізо (в мг/л)	Середовище АВ (суха вага клітин в мг/л)	Середовище Прата (суха вага клітин в мг/л)	Залізо (в мг/л)	Середовище АВ (суха вага клітин в мг/л)	Середовище Прата (суха вага клітин в мг/л)
Без Fe	638	544	20	1161	552
3	1012	548	80	835	556

Суша вага клітин, одержана в кінці досліду, показана в таблиці, з якої видно, що найбільшу суху вагу було одержано на середовищі АВ при додаванні 20 мг/л FeSO<sub>4</sub> • 7H<sub>2</sub>O. Порівняно низька суха вага клітин, вирощених на середовищі Прата, пояснюється перш за все малою концентрацією поживних солей в розчині. Менш інтенсивне поглинання заліза в даному випадку пов'язане з невисоким темпом росту водорості.

Спостереження за розвитком клітин в описаному досліді показало, що на другий день вирощування в обох середовищах нормальний розвиток і ділення клітин спостерігалось в контролі і в культурах з 3 мг/л FeSO<sub>4</sub> • 7H<sub>2</sub>O. Клітини мали яскраво-зелений колір,

веретеноподібну форму й нормальний тип ділення з серійно розташованими колоніями дочірніх клітин.

Концентрації заліза в 20 і 80 мг/л проявили сильну токсичну дію на анкістродесм Брауна в перші три дні вирощування, яка супроводжувалась побілінням клітин, затримкою розвитку і поділу їх, а також спороутворенням.

На четверту добу культури помітно позеленіли, почалося відновлення функції росту й розвитку клітин, які в дальшому йшли ціл-ком нормально. Щоправда, при більш високій концентрації (80 мг/л), отруйність заліза була сильнішою, що проявилось в повільнішому темпі росту, ослабленні наростання біомаси і нагромадженні сухої речовини.

Таким чином, високі концентрації заліза не виявились більш токсичними при використанні поживного середовища з більш низькою концентрацією поживних солей. Фізіологічна дія використаних концентрацій заліза була майже однаковою на обох поживних середовищах.

Відновлення функцій росту й розвитку водорості в розчинах з 20 і 80 мг/л  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  можна пояснити адаптацією до високих концентрацій заліза. Про можливість адаптації водоростей до високих концентрацій заліза писав П. П. Горячев (1947), який проводив дослідження з *Pediastrum boryanum* Menegh. П. П. Горячев не помітив скільки-небудь значних морфологічних змін при вирощуванні *P. boryanum* в середовищі після внесення  $\text{Fe}_2\text{O}_3$  в кількостях від 1,5 до 31,9 мг/л. З'ясовуючи можливість пристосування *P. boryanum* до солей заліза вище тих концентрацій, які викликають загибель культури, Горячев шляхом поступових пересівів одержав культури, які росли при концентрації  $\text{Fe}_2\text{O}_3 = 47,9$  мг/л.

Для визначення критичної концентрації заліза, при якій ще можливий ріст анкістродесма Брауна, був поставлений дослід з більш високими дозами заліза, ніж у попередньому. В цьому досліді були використані такі концентрації  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  (в мг/л) 0, 20, 40, 80, 120, 200, 240, 280. Дослід тривав 9 днів. Наслідки досліді показані на рис. 2. Як видно з рис. 2, концентрації 20, 40 мг/л стимулювали ріст водорості. Кількість клітин і суха вага їх були найбільшими при цих концентраціях заліза.

Починаючи з концентрації 80 мг/л і більше, продуктивність водорості помітно спадає і досягає найменшої величини при концентрації 280 мг/л. Мікроскопічні дослідження водорості показали, що найбільші концентрації заліза (280, 240 і 200 мг/л) діють дуже токсично на анкістродесм Брауна, що проявляється в швидкому побілінні і потовщенні оболонки клітин, а також в утворенні протоплазматичних пухлин на їх оболонці (рис. 3). Згодом такі клітини гинуть. Частина клітин перетворюється в апланоспори.



### Обговорення наслідків досліджень

Велика кількість дослідів, які ми змушені були провести в лабораторії, була викликана певною суперечністю щодо потреби заліза, яка мала місце в наших дослідах з анкістродесмом Брауна.

З одного боку, досить високі концентрації заліза (20—70 мг/л) спричинилися до підвищення продуктивності водорості, що приводило в результаті до більш високих урожаїв в порівнянні з контролем, причому урожаї збільшувались в міру додавання заліза в розчин до зазначеного рівня. З другого боку, спостереження морфологічних змін клітин у культурі говорять про те, що отруйність заліза проявляється при значно менших концентраціях, ніж про те свідчить приріст клітин і нагромадження біомаси.

Літературні дані відносно потреби заліза у водоростей також дуже суперечливі. Як видно з багатьох рецептів поживних середовищ, описаних різними авторами (Семененко, Владимірова, 1962), рекомендовані кількості заліза для хлорели в більшості випадків коливаються в межах від 1 до 3 мг/л сульфатного, хлористого або цитратного заліза. Фрідль (1958) встановив, що найкращий ріст *Scenedesmus obliquus* відбувається при концентрації в поживному середовищі  $\text{FeCl}_3$ , рівній 1 мг/л. В літературі поширена думка про сильну отруйність заліза для більшості водоростей. За висловом Стоклаза, при надмірі заліза життя в багатьох випадках було б неможливим, якби дія заліза не стримувалась іншими факторами. Успенський приходить до висновку, що саме залізо є могутнім фактором в розподілі водних мікроорганізмів. В той же час Девіс із співавторами (Dawis et al., 1953) показали, що ріст хлорели не пригнічувався навіть при внесенні заліза в концентрації 80 мг/л, якщо додавали до розчину ЕДТА.

Упітіс і Пакалне (1965) в своїх дослідях з *Chlorella pyrenoidosa*-82 знайшли, що критична концентрація заліза для її росту в середовищі Тамія становила 4—5 мг/л. Нижче цього рівня проявляються ознаки голодування на залізо — відставання в рості і хлороз. Оптимальні ж кількості заліза (у вигляді сульфатного або цитратного заліза) для досліджуваного штаму хлорели коливаються в межах від 5 до 50 мг/л.

Є. Д. Кузнецов та М. П. Владимірова (1964) показали, що однією з причин припинення росту хлорели на середовищі Тамія є повний винос з нього запасів заліза. Застосування потрібної концентрації заліза (0,009 г  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  на 1 л середовища Тамія) дозволило збільшувати продуктивність культури хлорели без додаткового внесення ЕДТА і мікроелементів.

На нашу думку, тут слід розрізняти два істотних моменти. По-перше, кількості заліза, необхідні для здійснення життєвих процесів водорості, обумовлені фізіологічною потребою, властивою для даного виду. Ці кількості порівняно невеликі; вони достатні для

нормального росту і розвитку водорості в природних умовах. Так, для досліджуваного нами анкістродесма Брауна концентрації заліза, які викликають нормальний його розвиток і підвищують темп росту в порівнянні з дефіцитною на Fe культурою, коливаються в межах від 0,5 до 3 мг/л  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ . Концентрація заліза в 3 мг/л є критичною, починаючи з якої підвищення кількості заліза в розчині викликає вкорочення і потовщення оболонок клітин анкістродесма Брауна, що яскраво свідчить про надмір заліза. По-друге, слід розрізняти кількості заліза, необхідні для одержання підвищеної продуктивності водорості в умовах інтенсивної культури.

Великі кількості заліза в культуральному розчині, необхідні для підтримування високого темпу росту водорості, обумовлюються швидким виносом заліза з середовища (Кузнецов, Владимирова, 1964) і здатністю водоростей нагромаджувати залізо, як і інші мікроелементи, в своїх клітинах. Можливо, що залізо нагромаджується в клітинах в такій формі, яка не доступна для реутилізації його клітинами. Звідси й виникає необхідність вносити залізо в культуральний розчин у значно більших кількостях, ніж потрібно на даний момент для водорості. В зв'язку з цим слід звернути увагу на швидку адаптацію і толерантність водорості до високих концентрацій заліза.

Досліди з анкістродесмом Брауна показали, що концентрації від 20 до 70 мг/л  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  стимулюють ріст водорості і підвищують її продуктивність порівняно з дефіцитною на Fe культурою. Більш високі концентрації  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  хоча й пригнічують, але не призводять до загибелі культури. Все це говорить про велику толерантність анкістродесма Брауна до високих концентрацій заліза.

### Висновки

В дослідях з анкістродесмом Брауна використовувалося залізо сірчаноокисле закисне в концентраціях від 0 до 280 мг/л.

В результаті було встановлено, що потреба заліза, необхідного для росту і розвитку анкістродесма Брауна, коливається в межах від 0,5 до 3 мг/л  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ . Концентрація заліза в 3 мг/л є критичною, починаючи з якої підвищення вмісту заліза в розчині викликає морфологічні зміни клітин анкістродесма Брауна, які свідчать про надмір заліза.

Незважаючи на сказане, ці морфологічні зміни не супроводжуються глибокими фізіологічними змінами при підвищенні концентрації заліза до 70 мг/л. Досліди показали, що концентрації від 20 до 70 мг/л  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  стимулюють ріст водорості і підвищують її продуктивність в по-рівнянні з контролем.

Поглинання заліза з розчину клітинами анкістродесма Брауна прямо пропорціональне до внесеної кількості, що збігається з висновком, зробленим попередніми авторами (Knauss a. Porter, 1954) по відношенню до хлорели.

Концентрації  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  від 80 до 280 мг/л виявляють різку токсичну дію на анкістродесм Брауна, що супроводжується побілінням клітини, частковим спороутворенням, розвитком протоплазматичних пухлин і відмиранням клітин.

### Література

Владимирова М. Г. и Семененко В. Е. Интенсивная культура одноклеточных водорослей. Изд-во АН СССР, М., 1962.—Горячев П. П. Влияние состава питательного раствора на *Pediastrum boryanum* (Turp.) Menegh. Микробиол., 11947, 16, II,— Кузнецов Е. Д., Владимирова М. Г. Железо как фактор, лимитирующий рост хлореллы на среде Тамия. Физиол. раст., 1964, 11, 4.— Паламар-Мордвинцева Г. М. та Костлан Н. В. Вплив різних джерел азоту на розвиток і утворення білка в *Ankistrodesmus braunii* Brunth. Укр. бот. ж., 1965, 22, 4.— Паламар-Мордвинцева Г. М. Поліморфізм в анкістродесма Брауна (*Ankistrodesmus braunii* Brunth.). I. Нормальний розвиток клітин. Укр. бот. ж., 1966, 23, 2,—Упитис В. В. и ПакалнеД. С. Действие железа на рост и химический состав одноклеточных водорослей *Chlorella pyrenoidosa*. В сб. «Микроэлементы и продуктивность растений», Рига, 1965.— Успенский Е. Е. Физико-химические условия среды как основа микробиологических процессов. Изд-во АН СССР, М., 1963.— Фридль Д. Изучение влияния различного количества железа и интенсивности освещения на рост водоросли *Scenedesmus obliquus* Kriiger. Plzen lekar Sb., 1958, 7.— Dawis E. A. et al. Laboratory experiments on *Chlorella* culture. Carnegie Inst. Wash. Publ., 1953, 600: 105.— Knauss a. Porter I. The absorption of inorganic ions by *Chlorella pyrenoidosa*. Plant. Phys 1954, 29: 229.— Walker I. Inorganic micronutrient requirements of *Chlorella*. II. Quantitative requirements for iron, manganese and zinc. Arch. biochem. and biophys., 1953, 1, 1.

Інститут ботаніки АН УРСР, Надійшло 19.XII 1966  
відділ альгології

## ПОТРЕБНОСТЬ АНКИСТРОДЕСМА БРАУНА (*ANKISTRODESMUS BRAUNII* BRUNTH.) В ЖЕЛЕЗЕ

Г. М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА

### Резюме

Изучалась потребность *Ankistrodesmus braunii* Brunth. в железе. В опыт использовалось железо сернокислое закисное в концентрациях от 0 до 280 мг/л. Установлено, что потребность железа, необходимая для роста и развития анкистродес Брауна и повышающая его продуктивность, колеблется в пределах 0,5—3 мг  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ . Концентрация 3 мг/л  $\text{FeSO}_4$  является критической, начиная с которой повышение железа в растворе вызывает морфологические изменения клеток, свидетельствующие об избытке

железа. Но эти морфологические изменения не сопровождаются глубокими физиологическими изменениями при повышении концентрации до 70 мг. Опыты показали, что концентрации  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  от 4 до 70 мг/л стимулируют рост водоросли и повышает ее продуктивность по сравнению с дефицитной в отношении железа культурой. Концентрация  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  от 80 до 280 мг/л оказывает сильное ядовитое воздействие на клетки, которое проявляется в побледнении клеток, развитии протоплазматических опухолей и их отмирании.

NEED FOR IRON IN *ANKISTRODESMUS BRAUNII* BRUNNTH.

G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA

Summary

Need for iron was studied in *Ankistrodesmus braunii* Brunnth. Ferrous sulphate in the concentration range from 0 to 280 mg/l was used in the experiments. It is established that the need for iron necessary for growth and development of *A. braunii* Brunnth and its increased productivity varies in the range of 0.5—3 mg/l of  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ . The concentration of 3 mg/l of  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  is critical one starting from which the increase of iron in the solution causes morphological changes of cells to be indicative of iron excess. But these morphological changes are not accompanied by the deep physiological change: at concentration rise to 70 mg/l. The experiments showed that the concentration of  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  in the range from 4 to 70 mg/l stimulates the alga growth and increases its productivity in comparison with iron-deficient culture. The concentration of  $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$  from 80 to 280 mg/l exerts strong toxic effect on the cells which is manifested in the colourlessness of cells and development of protoplasmic tumors and their die off.

**Паламар-Мордвинцева Г.М., Ступіна В.В. Вплив цинку на ріст і розвиток *Ankistrodesmus braunii* Brunnth. // Укр. ботан. журн. – 1968. – 25, №3. – С. 49-54.**

Одержані нами раніше дані (Г. М. Паламар-Мордвинцева та В. К. Маринич, 1966; Г. М. Паламар-Мордвинцева, В. В. Ірабовська та ін., 1966) по використанню біомаси одноклітинних водоростей для доочистки стічних вод Київського комбінату штучного та синтетичного волокна показали, що водорості сприяють очищенню згаданих стоків від шкідливих речовин. Однією із багатьох проблем знешкодження стічних вод підприємств штучного волокна є їх доочистка від солей цинку.

Досліди по вирощуванню одноклітинних водоростей у зазначених стоках показали, що вже на 2—3-тю добу культивування їх стічні води повністю очищаються від цинку, кількість якого коливалася в досить широких межах (від 0,5 до 152 мг/л). В зв'язку з цим необхідно було в'яснити, як впливає цинк, в межах зазначених концентрацій на ріст та дальший розвиток анкістродесма Брауна.

#### Методика досліджень

Для дослідження вказаного вище питання нами використовувався *Ankistrodesmus braunii*, штам № 1 (Паламар-Мордвинцева, 1966). Посівний матеріал вирощували шляхом перенесення його із агару на поживне середовище в плоскодонні-колбочки на 100 мл. Після підрощування посівний матеріал переносили в колби, які містили 0,5 л культурального середовища. Культура вирощувалася при штучному цілодобовому освітленні люмінесцентними лампами ЛБ-40. Після вирощування клітини водорості шляхом центрифугування (15 хв.) з наступним відмиванням бідистилятом відокремлювались від поживного середовища. Одержана після центрифугування паста розбавлялася бідистильованою водою до стану суспензії і в такому вигляді використовувалася для засіву в дослідні колби. Цинк використовувався для дослідів у вигляді його перекристалізованої сірчаної кислоти солі.

Перед початком дослідів та аналізів весь посуд промивався соляною кислотою (1 : 1), потім розчином дитизона в чотирихлористому вуглецю і нарешті добре промивався і обполіскувався бідистильованою водою. Вода для одержання бідистилята переганялася через скляний апарат. Як основний культурний розчин використовувалося середовище «АВ» (Паламар-Мордвинцева, 1967). Солі для приготування середовища перекристалізовувалися.

Культури в дослідах вирощувалися в плоскодонних колбах, які містили по 0,5 л поживного середовища, розташованих на установці, де штучно освітлювались батареєю люмінесцентних ламп ЛБ-30, яка розміщувалась між двома рядами колб, створюючи загальну освітленість в 10 000 лк. Аерація та перемішування культури здійснювалися за

допомогою компресора, постачання вуглекислою проводилось один раз на добу із балона через гумову трубку. Спостереження за ростом культури проводилось щоденно шляхом визначення оптичної густини. Для визначення цинку використовували дитизоновий метод (за К. В. Веригіною, 1964) та модифікований метод комплексонометричного визначення компонентів в осаджувальній ванні і стічних водах віскозного підприємства.

### Досліди та їх обговорення

Для з'ясування впливу цинку на ріст та розвиток *Ankistrodesmus braunii* ми спочатку використали такі концентрації сірчано-кислого цинку: 0 мг/л (контроль); 5 мг/л; 10 мг/л; 20 мг/л; 40 мг/л; 50 мг/л; 100 мг/л. Як видно з рис. 1, концентрації від 5 мг/л до 50 мг/л є стимулюючими для росту анкістродесма Брауна.

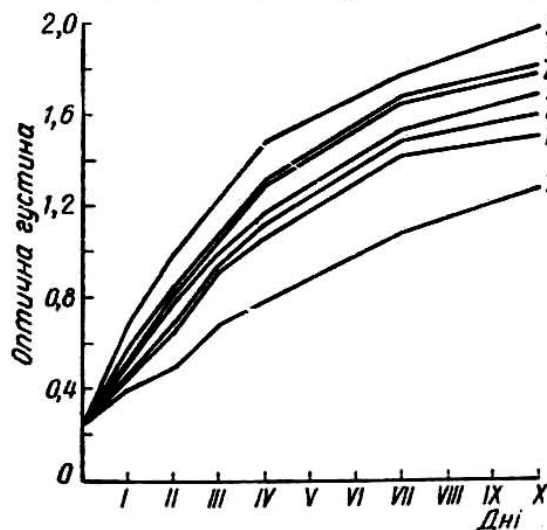


Рис. 1. Вплив різних концентрацій сірчано-кислого цинку на ріст *Ankistrodesmus braunii* Brunnth.

1 — контроль (без  $ZnSO_4$ ); 2 — 5 мг/л  $ZnSO_4$ ; 3 — 10 мг/л  $ZnSO_4$ ; 4 — 20 мг/л  $ZnSO_4$ ; 5 — 40 мг/л  $ZnSO_4$ ; 6 — 50 мг/л  $ZnSO_4$ ; 7 — 100 мг/л  $ZnSO_4$ .

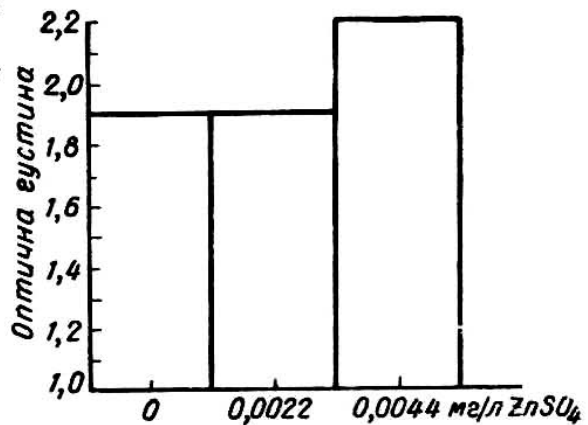


Рис. 2. Залежність оптичної густини культури *Ankistrodesmus braunii* Brunnth. від різних концентрацій  $ZnSO_4$  (виявлення мінімальної дози  $ZnSO_4$ ).

Найкращий ріст спостерігався при 5 мг/л  $ZnSO_4$ . Потім, із збільшенням концентрації сірчано-кислої солі, ріст культури знижувався, але в межах від 5 до 50 мг/л був вищим від контрольного. Тільки при 100 мг/л  $ZnSO_4$  культура анкістродесма Брауна помітно пригнічувалась, хоча її ріст і продовжувався. В цьому випадку темп росту водорості був значно нижчим від контрольного.

Дані наших дослідів підтверджують літературні відомості про те, що цинк відіграє важливу роль в житті рослин. При сильному розбавленні солей цинку вони сприятливо впливають на ріст вищих рослин, а також діють стимулююче на вегетативний ріст нижчих рослин (Мейк, Штофф, Кольшюттер, 1963).

В дальшій роботі вирішено було виявити мінімальну, оптимальну і максимальну дози сірчаноокислого цинку для нашої культури. Для цього було проведено ряд дослідів, в яких використовувались концентрації від 0,00022 до 320 мг/л  $ZnSO_4$ . На першому етапі дослідження в поживне середовище для вирощування водорості вносились такі кількості сірчаноокислого цинку: 0 мг/л (контроль); 0,00022 мг/л; 0,00044 мг/л; 0,00088 мг/л; 0,00176 мг/л; 0,0022 мг/л; 0,0044 мг/л; 0,0088 мг/л; 0,0176 мг/л. Усі зазначені концентрації, крім 0,00022 мг/л, проявляли стимулюючу дію на ріст культури.

Рис. 2 показує, що 0,00022 мг/л  $ZnSO_4$  ще не впливає позитивно на ріст водорості. Рівень росту культури при цій концентрації такий, як і в контролі. Починаючи з 0,00044 мг/л  $ZnSO_4$ , проявляється дія останнього на ріст анкістродесма Брауна. Так, на сьому добу вирощування густина культури в контролі і при концентрації 0,00044 мг/л відповідно були: 1,9 і 2,2. Можна вважати, що для досліджуваного нами анкістродесма Брауна мінімальною дозою сірчаноокислого цинку, при якій проявляється його стимулююча дія, є 0,00044 мг/л.

Як зазначається в літературі (Каталымов, 1965), вплив різних елементів на ріст та розвиток рослинних організмів залежить від їх біологічних властивостей, температури, рН та інших багатьох факторів. В наших дослідях ми відзначили залежність між температурою та впливом різних концентрацій  $ZnSO_4$  на ріст анкістродесма Брауна. Досліди проводились при температурі 22 та 30°. Сірчаноокислий цинк вносився в таких кількостях: 0 мг/л (контроль); 0,00044 мг/л; 0,00088 мг/л; 0,00176 мг/л; 0,0022 мг/л; 0,0088 мг/л; 0,0136 мг/л; 1,08 мг/л; 2,16 мг/л; 3,24 мг/л; 5 мг/л; 10 мг/л.

З рис. 3 видно, що ріст водорості при однакових концентраціях цинку, але при різних температурах проходив по-різному. Необхідно відмітити, що така залежність відмічалась тільки в межах мінімальних концентрацій  $ZnSO_4$  (від 0,00044 до 0,0132 мг/л). В межах цих кількостей при температурі 22° максимальний ріст водорості спостерігався при 0,00044 мг/л  $ZnSO_4$  і відповідно знижувався із збільшенням концентрації. При температурі 30° спостерігається пряма залежність росту від кількості внесеного в поживне середовище сірчаноокислого цинку. В цьому випадку, як видно із рис. 3, 0,0132 мг/л  $ZnSO_4$  є оптимальною концентрацією для анкістродесма Брауна. Починаючи з 1,08 мг/л  $ZnSO_4$ , в обох випадках ріст водоростей був незалежний від температури і поступово знижувався в міру збільшення його концентрації. Зміну оптимальних величин цинку для росту анкістродесма Брауна залежно від температури можна пояснити фізіологічною роллю його в рослинах. Як зазначається в літературі (Каталымов, 1965; Didier, 1965), цинк приймає безпосередню участь в синтезі хлорофілу, впливаючи на фотосинтез і вуглеводний обмін в рослинах. При посиленні живлення рослин цим елементом

інтенсивність фотосинтезу збільшується, а при недостатчі цинку — падає і зменшується кількість хлорофілу. Оскільки температурний оптимум росту досліджуваного штаму анкістродесма Брауна, за нашими дослідженнями, лежить в межах 30—35°, то процес фотосинтезу відбувається інтенсивніше при цих температурах, ніж при більш низьких. В зв'язку з цим і потреба в цинку відповідно буде вища при вищих температурах. При нижчій температурі інтенсивність фотосинтезу падає і звичайно зменшується потреба водорості в цинку.

Одержані дані про залежність між температурою та впливом різних концентрацій цинку на ріст анкістродесма Брауна мають і деякий практичний інтерес в зв'язку з доочисткою стічних вод в біологічних ставках, яка відбуватиметься при різних температурах.

На другому етапі досліджень використовувались більш високі концентрації сірчаноокислого цинку: 0 (контроль); 0,0132 мг/л; 2,16 мг/л; 5 мг/л; 10 мг/л; 20 мг/л; 40 мг/л; 80 мг/л; 160 мг/л; 320 мг/л. Рис. 4 показує, що концентрації від 0,0132 до 40 мг/л є оптимальними в даному випадку для росту водорості. Такі дози стимулюють ріст анкістродесма Брауна в порівнянні з контролем. Починаючи з 80 мг/л  $ZnSO_4$ , спостерігається слабке гальмування росту водорості на початку досліду, хоча потім ріст водорості прискорюється. Можна вважати, що така кількість сірчаноокислого цинку є перехідною до максимальних доз для культури водорості. Концентрації  $ZnSO_4$  160 мг/л та 320 мг/л викликають помітне сповільнення темпу росту культури. Необхідно зазначити, що в даному випадку ріст культури хоча й був сповільнений, але тривав досить довгий час. Культури при зазначених концентраціях вирощувались близько місяця. За цей час спостерігалось щоденне збільшення оптичної густини культур. Культури при концентрації 160 мг/л та 320 мг/л  $ZnSO_4$  росли повільно і під кінець досліду контрольна культура почала відставати в рості від дослідних. На 30-ту добу культура в дослідних колбах з 320 мг/л  $ZnSO_4$  раптово пожовкла й загинула. Можливо, що внаслідок поглинання цинку в клітинах водорості створювались великі його запаси, які значно перевищували фізіологічну потребу водорості в цинку. Не дивлячись на те що частина цих запасів цинку, очевидно, реутилізується водорістю і бере участь в метаболізмі клітини, надмір цинку в клітинах токсично впливає на пігментну систему водорості, обмін речовин, внаслідок чого культура втрачала забарвлення і гинула.

В попередніх наших роботах (1966) було встановлено, що цинк повністю поглинається із стічної води за дуже короткий час (за 1—2—3 доби). В зв'язку з цим, а також із сказаним вище, було проведено ряд аналізів з метою виявлення місцезнаходження цинку після вирощування водорості протягом п'яти діб в середовищах з високими



концентраціями  $ZnSO_4$ . Для цього в ряд дослідних колб з поживним середовищем вносились відповідно такі кількості сірчаноокислого цинку: 20 мг/л; 80 мг/л; 160 мг/л; 320 мг/л. Після вирощування водорості в зазначених колбах проводились аналізи на наявність цинку в середовищі та клітинах. Для цього клітини водорості відділялись від середовища з допомогою центрифугування. Центрифугат залишали для аналізів, а клітини двічі відмивались, і кожний із змивів також аналізувався на наявність цинку, оскільки припускалося, що частина солі цинку могла осісти на оболонках клітин водорості. Як показали дані аналізів, в середовищі та в змивах містяться одиниці гамм цинку (від 1 до 20 у Zp на 1 л). Дані аналізів, проведених з клітинами водорості, показали, що більшість цинку поглинається клітинами. Поглинання іонів цього елемента перебуває в прямій залежності від кількості внесеної в середовище солі цинку (рис. 5). Дані цих аналізів підтверджують літературні відомості (Gutknecht, 1962; Miller, 1962; Gutknecht, 1965; Krause, Broda, 1966; Branca, Paoletti, 1966; Гилева, 1964)

Таким чином, на основі проведених аналізів видно, що значна частина цинку, яка первісно міститься в розчині, поглинається водоростю і перебуває в її клітинах. Якщо в клітинах нагромаджуються порівняно невеликі кількості цинку, які коливаються в межах, необхідних для його оптимального росту, вони не викликають видимих негативних змін в клітинах і культурі водорості. Великі ж кількості (320 мг/л), хоч і не виявляють сильної фізіологічної дії протягом певного часу (близько одного місяця), проте все ж приводять до загибелі культури.

### Висновки

Мінімальна потреба анкістродесма Брауна в цинку відповідає 0,00044 мг/л  $ZnSO_4$ . Оптимальні ж концентрації коливаються в межах від 0,0132 до 50 мг/л. Концентрації 80—160 мг/л є максимальними; при них починається помітне пригнічення росту водорості, а 320 мг/л  $ZnSO_4$  викликає загибель культури після місячного її культивування. В дослідях була встановлена залежність між температурою і впливом  $ZnSO_4$  на ріст анкістродесма Брауна. При температурі 30° ріст водорості при концентрації в межах 0,00044—0,0132 мг/л підвищується в міру підвищення концентрації. При температурі 22° оптимальна концентрація сірчаноокислого цинку для анкістродесма Брауна є 0,00044 мг/л. При збільшенні концентрації солі темп росту водорості падає.

В результаті аналізів середовища і клітин анкістродесма Брауна після п'ятиденного вирощування встановлено, що йони цинку поглинаються водорістю і перебувають головним чином в клітинах. Поглинання йде прямо пропорційно до кількості внесеної в середовище солі цинку.

## Література

- Веригина К. В. Методика определения в почве меди, цинка и кобальта. В сб.: Микроэлементы в некоторых почвах СССР, «Наука», М., 1964.— Гилева Э. А. О накоплении химических элементов пресноводными водорослями. В сб.: Радиоактивные изотопы в гидробиологии и методы санитарной гидробиологии. М.—Л., «Наука», 1964, 17, 20.— Каталымов М. В. Микроэлементы и микроудобрения. «Химия», М.—Л., 1965.— Мейк Ф., Штофф Г., Кольшюттер Г. Очистка промышленных сточных вод. Л., 1963.— Паламар Г. М., Мордвинцева Г. М., Грабовская В. В., Маринич В. К., Нейгауз С. М. Использование одноклеточных водорослей для очистки сточных вод предприятий искусственных волокон. В кн.. Химические волокна, М., 1966, 3.— Паламар-Мордвинцева Г. М., Маринич В. К., Грабовська В. В. та Нейгауз С. М. Культура водоростей на стічних водах виробництва штучного волокна. Укр. бот. ж.. 1966, 23, 4.— Паламар-Мордвинцева Г. М., Грабовська В. В., Маринич В. К., Нейгауз С. М. Очищення стічних вод підприємств штучного волокна з допомогою одноклітинних водоростей. Укр. бот. ж., 1966, 23, 5.— Паламар-Мордвинцева Г. М. Поліморфізм у *Ankistrodesmus braunii* Brunth. 1. Нормальний розвиток клітин. Укр. бот. ж.. 1966, 23, 1.— Паламар-Мордвинцев а Г. М. Потреба *Ankistrodesmus braunii* Brunth. в залізі. Укр. бот. ж., 1967, 24, 6.— Didier B. Le zink intervient dans la synthese des chlorophylles chez *Chlorella*. С. г Acad. Sci. 1965. 261, 5.— Branca G., Paoletti A. Sulla concentrazione di radioattivita la parte di alcune alghe Igiene e sanita publica, 1965, 21, 9—10.— Gutknecht J. Uptake and retention of cesium-137 and zinc-65 by seaweeds. Limnol. and Oceanogr., 1965, 10, 1.— Krause H., B rod a E. Aufnahme von Spurenelementen durch Ionenaustausch in Pflanzenzellen. Monatschr. Chem., 1965, 96, 2.— Miller E., Zinc, growth and respiration in *Euglena*. Plant Physiol. 1962, 37, 3.— Verduin J., Gutknecht J. Zn 65 uptake by *Ulva lactuca*. Limnol. and Oceanogr., 1962, 7, 2.

Інститут ботаніки АН УРСР      Надійшло 16.1 1967 р.

**ВЛИЯНИЕ ЦИНКА НА РОСТ И РАЗВИТИЕ ANKISTRODESMUS BRAUNII BRUNNTH.**

**Г. М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА та В. В. СТУПИНА**

**Резюме**

Исследовалось влияние цинка на рост анкистродесма Брауна (*Ankistrodesmus braunii* Brunth.). Установлены минимальная, оптимальная и максимальная концентрации солей цинка для водоросли. Была установлена зависимость между температурой и влиянием цинка на рост культуры водоросли. При более низких температурах и концентрациях  $ZnSO_4$  в пределах 0,00044—0,0132 мг/л наблюдалось усиление роста с понижением концентрации. При оптимальной температуре рост культуры водоросли повышается с

повышением вносимых количеств соли цинка. В результате анализов среды и клеток установлено, что главным образом клетками поглощаются ионы цинка. Поглощение идет прямо пропорционально количеству внесенной соли цинка в среду,

EFFECT OF ZINK ON THE GROWTH AND DEVELOPMENT OF ANKISTRODESMUS  
BRAUNII BRUNNTH.

G.M. PALAMAR-MORD VINTSEVA and V. V. STUPINA Summary

The effect of zink on the growth of *Ankistrodesmus braunii* Brunth. was studied. Minimal, optimal and maximal concentrations of zink salts were established for the algae. A dependence was established between temperature and zink effect on the growth of the alga culture. At lower temperatures and concentration of  $ZnSO_4$  over the range of 0.00044— 0,0132 mg/l an intensification of growth was observed with the concentration drop. At the optimal temperature the growth of the alga culture increases with the increase of amounts of zink salt introduced. As a result of medium and cell analyses it was established that zink ions are absorbed by the cells mainly. The absorption is directly proportional to the amount of zink salt introduced into the medium.

**Паламар-Мордвинцева Г.М. Азотне живлення *Ankistrodesmus braunii* Brunth. // Укр. ботан. журн. – 1969. – 26, №4. – С. 64-68.**

Вивчення особливостей азотного живлення одноклітинних водоростей, що вводяться в культуру, має значення при розробці методів їх культивування. Відомо, що азот є важливою складовою частиною ензимів і деяких їх субстратів. Тому наявність чи відсутність азоту в культуральному середовищі в значній мірі обумовлює процеси обміну речовин в організмах. Постачання азотом клітин водоростей в природі і в культурі змінюється в широких межах. Це, безумовно, відбивається на їх життєдіяльності і викликає певні зміни в продуктивності та хімічному складі. Для одержання високоцінної біомаси анкістродесма Брауна важливо було встановити, як впливають умови азотного живлення на його продуктивність і хімічний склад. В описаних нижче дослідах ми вивчали залежність продуктивності й хімічного складу анкістродесма Брауна від форми і кількості азоту, внесеного в поживне середовище.

#### Методи досліджень

Культура анкістродесма Брауна, штам № 1 (Паламар-Мордвинцева, 1966) вирощувалась на середовищі такого складу  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$  — 198,2 мг/л,  $KH_2PO_4$  — 210 мг/л,  $FeSO_4 \cdot 7H_2O$  — 3 мг/л, мікроелементи за Гутнером і трилон-В — 10 мг/л. Азот у формі сечовини або амонію фосфорнокислого двозаміщеного вносився в різних кількостях. Протягом дослідів вимірювалась оптична густина культури, визначався урожай водорості, виражений у сухій вазі її біомаси. Кількість азоту в клітинах та середовищі визначали після спалювання за методом К'ельдаля, кількість сирого білка вираховували множенням процентною вмісту загального азоту на фактор 6,25. Кількість ліпідів визначали за методом кількісного визначення вільних ліпідів, а зольних речовин — після озолення проб клітин при температурі 700°.

#### Досліди та їх обговорення

Перші досліди були присвячені вивченню залежності продуктивності анкістродесма Брауна від форми азоту. В дослідях використовували дві форми азоту: сечовину та амоній фосфорнокислий —  $(NH_4)_2HPO_4$ . Культивування провадили в умовах достатнього і насиченого азотного живлення. Як видно з табл. 1 і рис. 1, ріст і продуктивність анкістродесма Брауна були більш високими в культурах, де джерелом азоту був амоній фосфорнокислий, що можна пояснити більш швидким і легким поглинанням клітинами водорості йону  $NH_4$ . Про це свідчить і швидкий винос азоту з середовища у випадку з амонієм фосфорнокислим. Кількість азоту в культурах з амонієм фосфорнокислим в кінці досліду знизилась до 0 (табл. 1), внаслідок чого значно зменшилась і кількість білкового азоту в клітинах водорості. Проте ріст водорості в культурах з сечовиною в кінці досліду завдяки

менш швидкому виносу азоту відбувається інтенсивніше порівняно з культурами, де за джерело азоту брали амоній фосфорнокислий (рис. 1, 2). Визначення загального і білкового азоту при вирощуванні анкістродесма Брауна в умовах достатнього азотного живлення (800 мг/л N) показало, що їх процентний вміст у біомасі на амонійному азоті дещо вищий, ніж на карбамідному (табл. 1). Наші дані збігаються з даними В. Е. Яска (1964, 1965) про залежність хімічного складу протококових водоростей від форми джерела азоту.

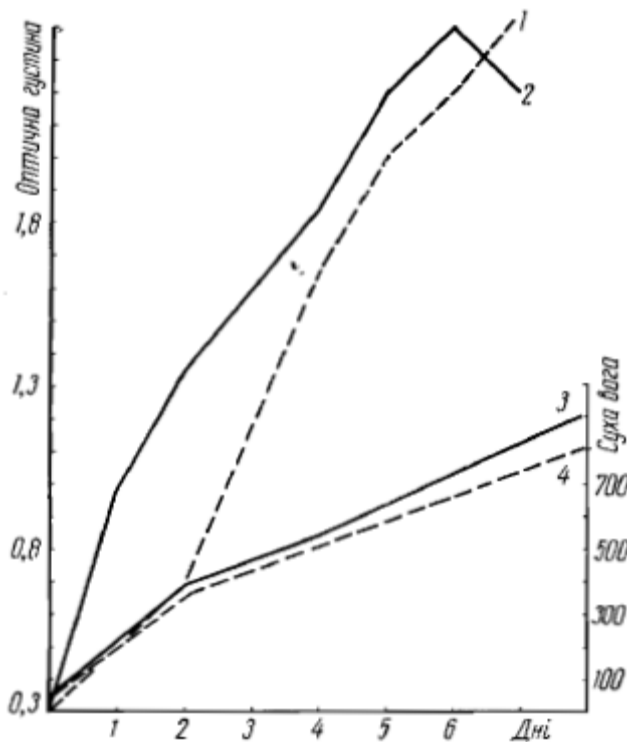


Рис. 1. Залежність продуктивності анкістродесма Брауна від форми азоту, внесеного в середовище:

- 1 — збільшення оптичної густини при вирощуванні водорості на сечовині;
- 2 — те ж саме при вирощуванні на амоній фосфорнокислому;
- 3 — нагромадження сухих речовин в культурах з амонієм фосфорнокислим;
- 4 — те ж саме при вирощуванні водорості на сечовині

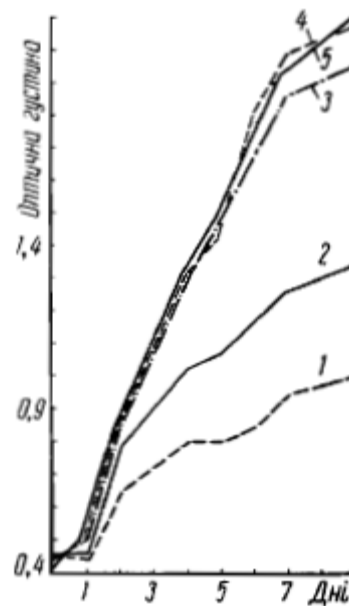


Рис. 2. Вплив різних концентрацій азоту на ріст анкістродесма Брауна:

- 2 — контроль, азот відсутній; 2 — 5 мг/л азоту; 3 — 100 мг/л; 4 — 1800 мг/л; 5 — 100 мг/л азоту.

Як показав В. Е. Яска, форма джерела азоту на рівень вуглеводів і ліпідів істотно не впливала, проте вміст загального азоту в клітинах водоростей, вирощених на середовищах з амонійним або карбамідним азотом, був на 1—2% вищий, ніж на середовищах з нітратним азотом. Ще раніше Van Oorshot (1955) і Fovden (1952) показали, що заміщення нітратів амонійним азотом дещо знижує фотосинтетичну активність водоростей, проте таке заміщення істотно не впливає на хімічний склад клітин і на вміст основних амінокислот в загальній кількості протеїну.

Таблиця 1

**Динаміка нагромадження сухої ваги, білкового азоту і виносу загального азоту з середовища протягом дослідів при вирощуванні анкістродесма Брауна на середовищі з різними джерелами азоту.**

Вік культури	Суша вага ( в мг/л)		% білка		Винос азоту з середовища (в мг/л)	
	Сечовина	$[(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4]$	Сечовина	$[(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4]$	Сечовина	$[(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4]$
	а	]	а	]	а	]
1-й день	-	-	-	-	200	200
3	79,2	80,3	39	40		
5	298,5	429,3	43	39	172	120
7	379,2	749,6	55	38		
9	620,8	805,2	45,4	56	152	80
11	982,4	1116,0	44	44	102	0

Для встановлення оптимальної концентрації азоту і залежності продуктивності від рівня азотного живлення в анкістродесма Брауна брали такі концентрації азоту (м мг/л): 0 (контроль); 5; 25; 100; 200; 400; 800; 1000 і 1200. Джерелом азоту в даному випадку була сечовина.

Таблиця 2

**Вплив різних доз азоту на продуктивність і хімічний склад анкістродесма Брауна**

Кількість азоту внесеного в культуру (в мг/л)	% білка	% ліпідів	Кількість азотів середовищі в кінці дослідів		Суша вага в кінці дослідів ( в мг/л)
			в мг/л	В %	
0	16	24,9	немає	немає	232
5	19	-	немає	немає	299
25	29	11,3	немає	немає	344,3
100	42	11	21	23	805
200	50,5	11	49	49	1148
400	55,5	11,3	260	73	1092
800	57	9,8	623	88	1130
1000	60	13,5	847	92	1311
1200	63		1099	94	759

Досліди провадили із застосуванням спадного режиму азотного живлення. Виявилось, що при вирощуванні анкістродесма Брауна в розчинах з 5 і 25 мг/л N водорість знаходиться в умовах недостатнього азотного живлення. Про це свідчить сповільнений

температури і порівняно низька продуктивність та вміст білкового азоту в клітинах даних культур. Визначення азоту в середовищі наприкінці дослідів показало, що він був цілком вичерпаний водорістю (табл. 2). В культурах з 5 і 25 мг/л N в кінці дослідів виявились ознаки голодування на азот, що проявлялось в пожовтінні культури (хлороз). Починаючи з концентрацій 100 мг/л до 1200 мг/л кількість невикористаного азоту в середовищі становила від 23 до 94% до внесеного; це свідчило про те, що водорість знаходилась в умовах достатнього і насиченого азотного живлення. Щоправда, слід підмітити, що в загальну кількість невикористаного азоту входить і азот, повернений водорістю в середовище внаслідок своєї життєдіяльності. Як показали Краус і Томас (Krauss and Thomas, 1954), близько 2,3% засвоєного водорістю азоту повертається в середовище у формі вторинних продуктів клітинного поділу, а також у вигляді виділених водоростями секретій. І. В. Максимова з співавторами (1965) установила, що при вирощуванні двох видів хлорели на мінеральному середовищі у фільтраті нагромаджується від 5 до 10% органічних речовин по відношенню до органічних речовин клітин. Автори вважають, що нагромадження органічних речовин у фільтраті зв'язане зі збільшенням урожаю і звільненням апланоспор у момент виходу їх назовні.

Спираючись на дані Крауса і Максимової з співробітниками, можна думати, що і в нашому випадку певний процент азоту повертається до середовища. Тому паші дані щодо невикористаного азоту в середовищі дещо завищені; проте вопи відображають картину загального забезпечення азотом клітин водоростей протягом дослідів (10—15 днів).

З рис. 2, де показано збільшення оптичної густини культури залежно від кількості внесеного азоту, видно, що починаючи з концентрації 100 і кінчаючи 1000 мг/л темп росту водорості зростає прямо пропорційно до внесеної кількості азоту. Продуктивність водорості, виражена в сухій вазі клітин (табл. 2), досягає значних величин і перевищує у 3—4 рази продуктивність культур, вирощених при концентраціях азоту в 5 і 25 мг/л. Проте при концентрації азоту 1200 мг/л темп росту і продуктивність культури дещо спадає. Можливо, внаслідок високої концентрації розчину, процеси росту і розмноження клітин водорості гальмуються.

Визначення загального і білкового азоту показує дещо іншу картину. Кількість білкового азоту поступово зростає залежно від дози внесеного в середовище азоту і досягає максимальної величини при найбільшій його концентрації (табл. 2). Аналіз одержаних даних говорить про те, що максимальна продуктивність і максимальне нагромадження білка в клітинах анкістродесма Брауна відбувається на різних ступенях азотного живлення. Продуктивність досліджуваної водорості досягає максимального рівня при внесенні в середовище від 200 до 1000 мг/л азоту, що свідчить про достатнє азотне

живлення. Максимальне нагромадження білка відбувається проте, при ще більш високій кількості азоту (в даному випадку 1200 мг/л), що дає підставу говорити про насичене азотом живлення. Отже, і при спадному режимі живлення в експоненціальній фазі росту можна відрізнити достатній і насичений ступінь азотного живлення. За Яаска (1964, 1965), насичене азотне живлення визначається максимальною інтенсивністю біосинтезу білка, а достатнє азотне живлення визначається максимальною продуктивністю, але зниженим біосинтезом білка. Таким чином, наші дані і в цьому випадку погоджуються з даними В. Е. Яаска.

Як видно з тієї ж таблиці (табл. 2), кількість ліпідів за умов поставленого досліду була в основному постійною і становила 9—13% сухої ваги клітин. Тільки в культурі, де азот не вносився зовсім, кількість ліпідів по відношенню до сухої ваги виросла вдвоє в порівнянні з азот-забезпеченою культурою.

Згідно з висновками В. Е. Яаска, існує дві групи водоростей, які характеризуються різним напрямом обміну речовин залежно від рівня азотного живлення. В одній групі зниження вмісту білків супроводжувалось в основному підвищенням вмісту ліпідів. У другій групі (представники роду *Scenedesmus*) зниження рівня азотного живлення до меж достатнього не викликало зміни кількості ліпідів і зниження кількості білка супроводжувалось наростанням самих лише вуглеводів. Судячи з табл. 2, характер зміни складу ліпідів і білка в анкістродесма Брауна залежно від кількості азоту в середовищі нагадує другу групу водоростей, досліджуваних Яаска. У зв'язку з цим можна вважати, що анкістродесм Брауна належить до групи водоростей, де конкурентними фотосинтетичними процесами є утворення амінокислот і вуглеводів.

Особливу увагу привертає до себе синтез ліпідів в умовах азотного голодування в експоненціальній фазі росту. Як видно з табл. 2, кількість ліпідів в азот-дефіцитній культурі (контроль) в два рази перевищує кількість ліпідів у культурах, де азот вносився в середовище. Очевидно (Fogg, 1959), в клітинах водорості при гострому дефіциті азоту кількість ліпідів на суху вагу може збільшуватись за рахунок більш швидкого гідролізу матеріалів, що одержуються внаслідок втрат при диханні й дифузії із клітин.

**Динаміка нагромадження білка в культурі анкістродесма Брауна протягом досліду.**

Дні досліду	0	3	5	7	9	11	13
Джерело азоту	Процент білка						
Сечовина	27,5	30,3	38,9	49	52	42	50
$(\text{NH}_4)_2\text{HPO}_4$	27,5	33,5	44,4	50,9	58,1	64,5	60,5



У наступних дослідях вивчалася динаміка нагромадження білка в експоненціальній фазі росту в клітинах анкістродесма Брауна при достатньому азотному живленні. Визначення загального й білкового азоту провадилося через день.

Наслідки аналізів показують, що нагромадження і збільшення білка в клітинах іде паралельно з ростом і збільшенням сухої ваги до певного моменту, після чого, не дивлячись на збільшення сухої ваги і продовження збільшення числа клітин, кількість білка в клітинах падає. Як показує Краус (Krauss, 1954), падіння вмісту азоту в клітинах може бути викликане в ростучих клітинах дефіцитом інших елементів. Можливо, цей факт мав місце і в наших дослідях.

Врахування цього факту повинно бути прийнятим до уваги при визначенні строків збирання урожаю водорості в масовій культурі з метою одержання більш високоцінної біомаси.

### Висновки

Ріст і продуктивність анкістродесма Брауна, вирощеною на двох різних середовищах, що відрізнялися формою азоту (сечовина і амоній фосфорнокислий) були більш високими в культурах, де за джерело азоту брали амоній фосфорнокислий. Це можна пояснити більш швидким і легким поглинанням клітинами водорості йону  $\text{NH}_4^{\circ}$ . Кількість загального та білкового азоту при вирощуванні анкістродесма Брауна на амонійному азоті також вища, ніж на карбамідному.

При вирощуванні анкістродесма Брауна в розчинах з 5 і 25 мг/л  $\text{IVI}$  водорість перебуває в умовах недостатнього азотного живлення.

В експоненціальній фазі росту при внесенні азоту від 200 до 1000 мг/л водорість перебуває в умовах достатнього азотного живлення і її вирощування в таких умовах супроводжується найбільшою продуктивністю і високим вмістом протеїну.

Внесення азоту понад 1000 мг/л створює умови насиченого азотного живлення, що характеризується максимальним нагромадженням протеїну, але зниженням продуктивності водорості.

Кількість ліпідів у клітинах анкістродесма Брауна на різних ступенях азотного живлення залишається постійною. За характером зміни кількості білків і ліпідів залежно від рівня азотного живлення анкістродесма Брауна належить до групи водоростей, де конкурентними фотосинтетичними процесами є утворення амінокислот і вуглеводів.

### Література

Белозерский А. Н., Проскуров Н. И. Практическое руководство по биохимии растений. М., 1951. — Максимов И. В., Тор олова Е. Г., Пименова М. Н. Выделение органических веществ при росте водорослей на минеральных средах. Микробиология,

1965, 34, 3. — Паламар-Мордвинева Г. М. Поліморфізм в *Ankistrndesmus braunii* Brunth. Укр. бот. ж., 1966, 27, I. — Яска В. Влияние режима азотного питания на химический состав некоторых видов зеленых водорослей. Изв. АН ЭстССР, серия биол., 1964, 13, 1. — Яска В. Влияние различных источников азота на химический состав зеленых водорослей *Scenedesmus quadricauda* (Т игр.) Bréb. и *Chlorococcum botryoides* R a I). Изв. АН ЭстССР, серия биол., 1964, 13, 2. — Fogg G. E. Utilization of nitrogen and its compounds by plants. Sympos. Soc. Exptl. Biol., 1959, 13. — Rrauss R. W. and W. II. Thomas. Plant physiology, 1954, 29, 3. — Oorshot J. L. Conversion of light energy in alga-culture. Medd. Landbouwhogeshool. Wagenigen, 1955, 55, £.

**Паламар-Мордвинцева Г.М., Ступіна В.В. Явище індукованого розвитку водоростей в біологічних ставках // Укр. ботан. журн. – 1969 – 26, №6. – С. 14-17.**

Влітку 1967 р. в біологічних ставках ми спостерігали явище раптового розвитку окремих видів дикоростучих водоростей (*Chlamydomonas* sp. sp., *Pandorina morum* Borg, *Eudorina elegans* Ehrenb.), яке виникало після внесення в ставки чистої культури *Ankistrodesmus braunii* або змішаної культури *Ankistrodesmus* та *Scenedesmus*. Воно полягало в тому, що через 24—29 годин після внесення культури водоростей в біологічний ставок виникало масове цвітіння одного або двох названих вище видів дикоростучих водоростей. До того клітини цих видів водоростей знаходились на дні біологічного ставка в незначній кількості. Для кращого розуміння згаданого явища опишемо досліди, в яких ми його спостерігали.

Біологічні ставки замкнутого непроточного типу розташовані на території Чернігівського комбінату синтетичних волокон. Вони заповнюються стічною рідиною (по 350 м<sup>3</sup>), яка надходить на очисні споруди комбінату і проходить попереднє фізико-хімічне та біологічне очищення. Щоб прискорити процес доочищення стічної рідини в біологічному ставку, в нього вносили культуру *Ankistrodesmus braunii* або змішану культуру *Ankistrodesmus* та *Scenedesmus*. Культури водоростей вирощувались в установках типу «лоток» на території комбінату.

Як поживне середовище для вирощування культури названих вище водоростей використовувалась та ж сама стічна рідина, якою заповнювалися біологічні ставки. Метою дослідів було прослідкувати за культурою внесених в біологічний ставок водоростей і за явищами, які будуть виникати при цьому.

Перший біологічний ставок перед початком дослідів мав дуже нетривке дно, і стічна вода, якою заливали ставок, увесь час проникала в нижні шари ґрунту. Тому для кольматажу дна ставок протягом двох тижнів заливався стічною рідиною. Слід підкреслити, що хоча ставок протягом 32 діб перед дослідом заливався стічною водою і стояла тепла сонячна погода, масового розвитку будь-яких видів водоростей не відбувалось. При обстеженні дна ставка перед початком дослідів були виявлені одна бура та одна зелена плівки. Мікроскопічне дослідження показало, що бура плівочка на дні ставка в основному складалась із діатомових (головним чином представники родів *Nitzschia* та *Navicula*), окремих клітин *Chlamydomonas* sp. і ниток *Oscillatoria* sp. Зелена плівка, яка займала ділянку розміром 10x5 см, повністю складалась із клітин *Chlamydomonas* sp.

Зазначений ставок був заповнений стічною водою (350 м<sup>3</sup>) і засіяний культурою *Ankistrodesmus braunii* Brunth. Об'єм внесеної культури досягав 2500 л. В кожному літрі

такої культури було 1200 мг сухої біомаси водоростей. Кількість хлорофілу в ставку після внесення культури становила 5 мг/л.

Спостереження, проведені за першу добу, показали, що через 24 години після внесення анкїстродесма Брауна в ставку спостерігався масовий розвиток *Chlamydomonas sp.*, яка у вигляді пінистої зеленої плівки закрила всю водну поверхню ставка. У товщі водн також відмічались клітини хламідомонада. Клітини внесеної водорості осіли на дно ставка. Протягом другої та третьої доби масовий розвиток *Chlamydomonas sp.* продовжувався. В товщі води були відмічені також клітини анкїстродесма Брауя. які ділилися. Бурхливий розвиток хламідомонади продовжувався протягом трьох діб. Кількість хлорофілу у воді на другу і третю добу становила 10 - 20 мг/л, а кількість розчиненого кисню о 15-й годині досягала 42 мг/л. В дальшому темп росту водоростей сильно знизився, що помітно проявилось і в кількості хлорофілу. Наприклад, на шосту добу кількість хлорофілу була рівною вже тільки 1 мг/л..

Значення темпу росту водоростей і зменшення їх числа пояснюється швидким виносом із середовища поживних еховин внаслідок їх бурхливого розвитку перші дні досліду. Так, фосфати і амонійний азот, які в початковій стічній воді відповідно були в кількості 24,5 мг/л і 20 мг/л, на четверту добу були відсутні. Після припинення росту водоростей в ставку почали розвиватись масовій кількості коловертки. Вони посилено виїдали всі водорості, внаслідок чого вода стала прозорою.

Гідрохімічні аналізи стічної води показали, що основна очистка стічної води:: відбулася уже на четверту добу, тобто тоді, коли розвиток водоростей пішов на спад і почався розвиток коловерток. Так, значення БПІ<5 (біологічної потреби кисню за 5 діб) стічної води в ставку за цей час знизилось на 83%:

Ставок звільнявся від очищеної води і заповнювався новою стічною рідиною. В нього знову внесли 1300 л змішаної культури анкїстродесму і сценедесму. Густина даної культури була невисокою, в кожному літрі суспензії містилося 635 мг сухої біомаси водоростей. Після внесення культури водоростей в біологічний ставок початкове значення хлорофілу відмічалось як «сліди». Через 24 години після внесення культури водоростей в біологічному ставку знову виник масовий розвиток згаданої вище хламідомонади. Кількість хлорофілу на третю добу підвищилась до 4,1 мг/л.

Третій дослід був розпочатий в новому, щойно побудованому ставку. Як тільки було утрамбовано дно ставка, його залили стічною водою і відразу ж засіяли змішаною культурою анкїстродесму і сценедесму. Культура зазначених водоростей, як і в попередньому досліді, вирощувалась протягом 10 діб. Кожен літр такої суспензії мав 950 мг/л сухої біомаси водоростей. Після внесення культури водоростей у ставок кількість

хлорофілу також відмічалась як «сліди». Через 29 годин в ставку спостерігався масовий розвиток двох видів водоростей — *Pandorina morum* і *Eudorina elegans*. Вся водна поверхня ставка покрилась пінистою плівкою, яка складалась із згаданих вище двох водоростей. Клітини їх знаходились і в товщі води. Кількість хлорофілу в ставку на третю добу досягала 4,1 мг/л, а кількість розчиненого кисню — 50,4 мг/л о 15 годині дня. На відміну від двох перших описаних дослідів третій дослід був проведений зразу ж після побудови ставка так, що не залишалось часу для розвитку дикоростучої флори. Проте дослідження дна ставка перед його залиттям показали, що в глині, якою утрамбовано дно, містились дуже рідко окремі клітини *Pandorina morum* і *Eudorina elegans*.

Отже, в трьох дослідах за різних умов їх постановки ми спостерігали одне й те ж саме явище наведеного розвитку дикоростучих водоростей, що викликалось внесенням у ставку культури водоростей (*Ankistrodesmus braunii*, *Scenedesmus quadricauda*).

Для одержання ефекту індукованого розвитку дикоростучих видів досить було внести в даних умовах незначну кількість культури водоростей, як це було описано в другому і третьому досліді. Дальше порівняльне вивчення двох інших ставків (3, 4) з внесенням і без внесення культури водоростей підтвердило наше спостереження щодо індукованого розвитку дикоростучої флори. Спостереження показали, що в біологічних ставках без внесення культури водоростей розвиток дикоростучої флори розпочинається на 5—6 днів пізніше і ніколи не досягає такого високого рівня, як при штучному внесенні культури водоростей, і не має масового характеру.

Постало питання: в зв'язку з чим виникає явище індукованого розвитку дикоростучих видів водоростей при умові внесення в біологічний ставок культури водоростей.

В зв'язку з тим, що культура анкістродесма Брауна вирощувалась на тій самій стічній воді, якою заповнювались і ставки, допоміжні поживні речовини, що вносились у ставки, не мали істотного значення.

Не виключено, що внаслідок внесення культури водоростей в ставок порушується статична рівновага між розвиненими дикоростучими водоростями, що призводить до описаного явища. І, по-друге, разом з культурою водоростей вносились певні фізіологічно активні речовини, що утворились внаслідок життєдіяльності водоростей. Вони, можливо, і стимулювали розвиток окремих дикоростучих видів.

Проти першого припущення свідчить той факт, що в третьому досліді ніякої статичної рівноваги між дикоростучими водоростями не було.

На користь другого припущення говорять добре відомі літературні дані про те, що водорості виділяють в навколишнє середовище найрізноманітніші сполуки (Максимова та ін., 1965, 1966, 1967; Горюнова, 1966; Пименова, 1966; Ермолович та ін., 1968;

Тульчинская и др., 1968; Телитченко, 1968, цит. по Ермолович и др., 1968; Сиренко та ін., 1968; Merz and et., 1962; Hart a. Golucke, 1965).

Ці сполуки характеризуються наявністю значної фізіологічної інгібуючої та стимулюючої активності і можуть бути віднесені до числа істотних факторів формування специфічних біоценозів «цвітіння» води (Іон та ін., 1968; Сиренко та ін., 1968).

Літературні матеріали по індукованому розвитку дикоростучих видів водоростей нам не відомі. На нашу думку, це явище має велике практичне і теоретичне значення і вимагає дальшого детального вивчення.

### Література

Горюнова С. В. Прижизненные выделения водорослей, их физиологическая роль и влияние на общий режим водоемов. Гидробиол. ж., 1966, 2, 4. — Максимова И. В. и Пименова М. Н. Природа органических соединений, выделяемых в среду растущими культурами зеленых водорослей. Микробиология, 1966, 35, 4. — Максимова И. В., Пименова М. Н. Выделение органических веществ зелеными водорослями. Научн. докл. высшей школы, 1967, 152, 1. — Максимова И. В. Горопова К. Г. и Пименова М. Н. Выделение органических веществ при росте водорослей на минеральных средах. Микробиол., 1965, 34, 3. — Пименова М. Н., Максимова И. В. Накопление органического вещества в автотрофных культурах водорослей. Труды Моск. об-ва исп. ирпр., 1966, 24. — Ермолович Л. П., Тамбиев А. Х., Телитченко М. И. и Чернышов В. И. Изучешк. летучих метаболитов актиномицетов и сине-зеленых водорослей с помощью газовой хроматографии, масс-спектрофотометром, электролюминесценции и реакции на них пресноводных рыб. Тез. докл. симп. «Летучие биологически активные соединения биогенного происхождения». Изд-во МГУ, 1968. — Сиренко Л. А., Сакович А. И., Арндорчук В. В. и Козицкая В. Н. Выделения водорослей и их роль в формировании водных биоценозов. Тез. докл. симп. «Летучие биологически активные соединения биогенного происхождения», изд-во МГУ, 1968. — Тульчинская В. П., Житецкая Л. Л., Кононенко Н. И., Моисеева Л. В. и Берендеева Л. Л. Водные микроорганизмы — продуценты биологически активных веществ. Тез. докл. симп.: «Летучие биологически активные соединения биогенного происхождения», изд-во МГУ, 1968. — Merz R. C., Zeuhphening G. a. Klima J. R. Chromatographic Assay of Extracellular Products of Algae Metabolism. Water Pollution Control Federation, 1962, 34, 2. — Hart S. A., Golucke C. G. Producting Algae in Lagoous Transaction of the ASAE, 1965, 8, 1.

Інститут ботаніки АН УРСР, Надійшло 27.1 1969 р.  
відділ альгології

**ЯВЛЕНИЕ ИНДУЦИРОВАННОГО РАЗВИТИЯ ВОДОРОСЛЕЙ В  
БИОЛОГИЧЕСКИХ ПРУДАХ****Г. М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА и В. В. СТУПИНА****Резюме**

Наблюдалось явление индуцированного развития дикорастущих водорослей в биологических прудах при внесении в них культуры водорослей. Внесение смешанной культуры анкistroдесма и сценедесма через 24—29 часов в условиях солнечной, теплой погоды вызывало массовое развитие одной—двух дикорастущих водорослей, которые в незначительном количестве отмечались на дне пруда перед заполнением его сточной жидкостью. Наблюдения показали, что в биологических прудах без внесения культуры водорослей развитие дикорастущей флоры отстает на 5—6 дней и никогда не достигает такого высокого уровня, как при искусственном внесении культуры. Авторы предполагают, что указанное явление может быть вызвано внесением в пруды метаболитов жизнедеятельности водорослей, которые стимулировали развитие некоторых дикорастущих видов.

**PHENOMENON OF INDUCED DEVELOPMENT OF ALGAE IN THE BIOLOGICAL  
PONDS****G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA and V. V. STUPINA****Summary**

A phenomenon was observed of the induced development of wild species of algae in the biological ponds with introducing the algae culture in them. Introduction of mixing culture of *Ankistrodesmus* and *Scenedesmus* in 23—29 hrs under conditions of sunny and warm weather provoked mass development of one-two wild algae which were noticeable to a small extent at the bottom of pond before its filling by sewage. The observations showed that in the biological ponds without introducing the alga culture the development of wild flora lags behind by 5—6 days and never reaches such high level as with artificial introduction of culture. The authors suggest that the mentioned phenomenon may be provoked by introducing the products of algae metabolism into ponds which stimulated the development of some wild species.

**Паламар-Мордвинцева Г.М., Ступіна В.В., Кузьмин В.І., Паляничка Л.Ф., Кравець В.В.** Використання культури водоростей для очищення стічних вод шерстемисн в дослідних біологічних ставках // Укр. ботан. журн. – 1970. – 27, №4. – С. 473-476.

Влітку 1967 р. нами були проведені досліди із штучним внесенням культури водоростей в біологічний ставок з метою визначення ефекту очищення стічної води Чернігівської фабрики первинної обробки шерсті

Два біологічний ставки (один дослідний, а другий контрольний) були споруджені поряд із ставками-нагромаджувачами, куди скидається стічна вода з Чернігівської фабрики. Площа кожного ставка становила 0,3 га, глибина стічної води в них коливалась від 33 до 62 см. У дослідах використовували культуру анкістродесма Брауна, яка вирощувалася в культуральних установках типу «лоток», споруджених на території фабрики.

Водорість вирощували на мінеральному середовищі «АВ» (Паламар-Мордвинцева, 1968) з додаванням стічної води у співвідношенні 1:3 (1 об'єм стічної води і 3 об'єми мінерального середовища). Щоб оцінити швидкість процесів і ступінь очищення, визначались такі гідрохімічні показники: вміст у стічній воді амонійного, нітратного і нітритного азоту, біохімічне використання кисню за 5 днів (БПК<sub>5</sub>), окислюваність, лужність, активна реакція середовища, кальцій, магній, хлориди. В дослідах ураховували загальну кількість бактерій. Бактерії підраховувались прямим методом за способом М. Ф. Лазаревої (1953). Для якісної характеристики розвитку планктонних водоростей у ставках визначали вміст хлорофілу в пробах планктону.

#### Досліди та їх наслідки

Культура анкістродесма Брауна була внесена в дослідний ставок у червні 1967 р. Перед засівом водорості в ставок ми провели попереднє дослідження стічної води з метою виявлення інших водоростей та тварин. Виявилось, що в стічній воді відсутні будь-які водорості чи тварини,

Після внесення культури водорості кількість хлорофілу в дослідному ставку становила 0,001 мг/л. Протягом перших п'яти днів кількість хлорофілу не змінювалася. Вся маса внесених водоростей спливала на поверхню води і утворювала зелену плівку 2—3 см завтовшки. Починаючи з шостого дня кількість хлорофілу почала збільшуватись — так, що на десятий день його було 3—4 мг/л. Мікроскопічне дослідження проб показало, що клітини анкістродесма Брауна почали ділитися і, крім того, в ставку розвинулися представники інших водоростей, а саме: *Carteria klebsii*, *Chlamydomonas gloeocystiformis*, *C. brevicauda*, *C. ehrenbergii*, *Euglena gracilis*, *E. viridis*, *Aphanothece* sp., *Oscillatoria* sp. sp. На п'ятнадцятий день досліду кількість хлорофілу досягла 5,3 мг/л і



після цього залишалась постійною. Вінберг (1966) відмічає, що в ставках, які почали нормально функціонувати, встановлюється постійна рівновага, коли біомаса фітопланктону довгий час коливається навколо певного середнього рівня і може розглядатися як незмінна. Очевидно, і в наших дослідах ми мали подібне явище.

В контрольному ставку, куди культура водорості не вносилося, кількість хлорофілу на початку досліду відмічалась як нуль (0). Однак на десятий день його величина досягла 1,8 мг/л, а на п'ятнадцятий день — 2,2 мг/л, після чого залишилась незмінною.

Поява хлорофілу і зростання його кількості в контрольному ставку була зв'язана з розвитком дикоростучих представників водоростей. Спочатку водорості з'явилися по берегах ставка, а потім, як і в дослідному ставку, в центрі ставка виникла зелена плівка. В основному це були ті ж самі види водоростей, що й у дослідному ставку. Невеликі розміри ставка, краще прогрівання і освітлення стічної води викликали розвиток водоростей (чого не могло бути в умовах ставків-нагромаджувачів).

Порівняння даних щодо кількості хлорофілу в контрольному і дослідному ставках показує, що штучне внесення водоростей в ставок прискорює розвиток дикорослих водоростей і викликає більш інтенсивне наростання їх біомаси. Кількість хлорофілу в дослідному ставку збільшилась в порівнянні з контролем за той же самий час майже вдвічі.

Початок розвитку водоростей в контрольному ставку відстає від дослідного приблизно на 7—10 днів на початку експлуатації ставків. При закінченні дослідів вода із ставків повністю не викачувалась. Частина води з розвинутими в ній водоростями залишалась, що забезпечувало певну спадкоємність у розвитку названих водоростей при заповненні ставків стічною водою в повторних дослідах. У цьому разі різниця в розвитку альгофлори між контрольним і дослідним ставком дорівнювала 2—3 дням. Штучне внесення анкістродесма Брауна в дослідний ставок спричинилося до більш посиленого розвитку наявних вже у ставку водоростей.

.Зміни гідрохімічних показників у дослідах залежали від тривалості останніх і кількості водоростей (про кількість водоростей мали уявлення по кількості наявного в воді хлорофілу). Величина рН знаходилась у прямій залежності від кількості хлорофілу. Чим більша була його кількість, тим більше зсувалося значення рН у лужний бік. Відомо, що це пов'язано з активним використанням водоростями бікарбонатної вуглекислоти у процесі фотосинтезу.

Збільшувалась прозорість води. Так, за 35 днів вона збільшилась від 17 до 30, не дивлячись на те, що за цей час у стічній воді розвивались водорості, бактерії і безхребетні тварини, що повинно було збільшити її мутність. Це й відбувалось насправді, але

наростання мутності за рахунок збільшення числа клітин водоростей і інших мікроорганізмів супроводжувалось водночас зменшенням мутності самої води за рахунок очищення її мікроорганізмами. Зменшення мутності було настільки очевидним, що при зростанні кількості водоростей воно було досить помітним.

В обох ставках протягом дослідів відмічалась наявність аміаку, який утворювався в процесі анаеробного розкладу речовин. Як ми відзначали, стічна вода має темний до чорного колір, і дуже каламутна. Тому фотосинтетична діяльність водоростей можлива лише на поверхні води. В нижніх же шарах води відбувались анаеробні процеси розкладу речовин з виділенням аміаку. В зв'язку з цим лужність стічної води майже не зменшувалась, а навіть збільшувалась. Відомо, що в біологічних ставках розвиток фітопланктону зв'язаний із зменшенням лужності внаслідок використання водоростями розчиненої і зв'язаної в ній вуглекислоти. Ми в своїх дослідах спостерігали протилежне явище і відносили це за рахунок анаеробного виділення аміаку.

На 11 — 15-й день в ставках появились сліди нітритів, що свідчило про початок процесів нітрифікації. В дальшому зростання сполук азоту не відмічалось. Очевидно, вони засвоювались водоростями з великою швидкістю.

Як видно з табл. 1 і 2, в дослідному і контрольному ставках протягом дослідів відбувалось поступове зниження БПК<sub>5</sub>. Швидкість зниження БПК<sub>5</sub> в дослідному і контрольному ставках була різна. Так, на 35-ту добу в дослідному ставку відбулося зниження БПК<sub>5</sub> від 570 мг/л до 160 мг/л (72%), тоді як в контрольному за цей же час БПК<sub>5</sub> знизилось на 39%. На 55-й день досліду БПК<sub>5</sub> в дослідному ставку зменшилось на 82%, а в контрольному на 61%.

У протилежність цьому окислюваність у досліджуваних ставках підвищувалась від 4 до 20%. Можливо, проміжні продукти розпаду речовин при очистці стічної води шерстемийні не окислюються більше бактеріями. Внаслідок цього виникає така розбіжність у кінцевих значеннях БПК<sub>5</sub> і окислюваності.

Кількість йонів кальцію та магнію у стічній воді протягом певного часу лишалася майже незмінною, але в кінці дослідів їх кількість зменшувалась на 30—34%. Кількість хлоридів через 55 днів зменшувалась на 20—30%.

Інокуляція стічної рідини в біологічному ставку культурою водоростей, а також послідуєчий розвиток дикоростучої флори викликає збільшення загальної кількості бактерій. Це явище спостерігалось не тільки в дослідному, але і в контрольному ставку, коли там розвивалася дикоростуча флора. Протягом дослідів спостерігалось поступове збільшення числа бактерій.

Таблиця 1

Динаміка зміни складу стічної води фабрики в контрольному ставку

Інгредієнти	18.VIII	3.VIII	7.VIII	9.VII	18.VIII	23.VIII
Прозорість ( в мм)	17	17	17	17	25	27
Нітриди (в мг/л)	нема	нема	нема	сліди	сліди	сліди
Нітрати (в мг/л)	«»	«»	«»	нема	нема	нема
БПК <sub>5</sub> (в мг O <sub>2</sub> /л)	570				260	225
Жорсткість ( в мг/екв/ л)	7,0	7,0	7,0	7,0	6,0	7,0
Ca <sup>++</sup> (в мг/л)	62,4	39	36,17	36,17		40,1
Mg <sup>++</sup>	34,5	32,9		32,83		60,5
Сульфати	14,0			4,0		4,0
Хлориди	203	203		203	298	282
Окислюваність	685		483	590	552	696
Лужність ( в мг/екв/ л)	78		76	82	109	84
Аміак (в мг/л)	+		+	+	+	+

Таблиця 2

Динаміка зміни складу стічної води фабрики в дослідному біологічному ставу при вирощуванні на ній водоростей

Інгредієнти	18.VIII	3.VIII	7.VIII	9.VII	18.VIII	23.VIII
Прозорість ( в мм)	17	16	21	21	24	30
Нітриди (в мг/л)	нема	нема	нема	нема	сліди	сліди
Нітрати (в мг/л)	«»	«»	«»	«»	нема	нема
БПК <sub>5</sub> (в мг O <sub>2</sub> /л)	570	339			255	160
Жорсткість ( в мг/екв/ л)	6,2	7,2	7,0	7,0	6,0	2,6
Ca <sup>++</sup> (в мг/л)	72,14	70,1	54,1	64,1	52,1	48,0
Mg <sup>++</sup>	31,62	44,8	52,0	45,9	41,2	43,6
Сульфати	14					
Хлориди	203	180	190	234	266	160
Окислюваність	633	649	616	632	656	628
Лужність ( в мг/екв/ л)	73	76	75	75	75	75
Аміак (в мг/л)	+	+	+	+	+	+

### Висновки

При заповненні біологічних ставків стічною водою фабрики первинної обробки

шерсті в них розвивається дикоросла флора водоростей.

Штучне внесення культури анкістродесма Брауна в біологічний ставок сприяє швидкому розвитку дикоростучих водоростей і скорочує період між заповненням ставка і початком масового розвитку водоростей на 7—10 днів. Разом з цим прискорюється і поліпшується процес очистки стічної води. Так, за 55 днів БПК<sub>5</sub> в ставку, куди вносились культура анкістродесма Брауна, зменшилась на 82%, а в контрольному ставку лише на 61 %.

#### Література

Винберг Г. Г. Биологические пруды в практике очистки сточных вод. Минск, 1966.  
— Лазарева М. Ф. Прямой счет бактерий при решении задач технической микробиологии, М., 1953, — Паламар-Мордвинцева Г. М. Потребность анкістродесма Брауна в залізі. Укр. бот. ж., 1968, 25, 1.

### UTILIZATION OF ALGA CULTURE FOR PURIFICATION OF WASTES OF WOOL-WASHING INSTALLATIONS IN EXPERIMENTAL BIOLOGICAL PONDS

G. M. PALAMAR-MOR DVINTSEVA, V. V. STUPINA,  
V. I. KUZMIN, L. F. PALYANICHKA and V. V. KRAVETS

#### Summary

The possibility was studied for purifying the wastes of the Chernigov factory for primary wool treatment in experimental biological ponds by means of unicellular algae. The data of the experiments showed that when filling biological ponds with wastes of the factory the wild flora developed (mainly *Chlamidomondae*, *Euglenidae*, *Volvoxidae* and some *Cyanophyta*). Artificial introduction of *Protococcus* algae into wastes of an experimental biological pond favours the shortening of the period between the pond filling and beginning of wild flora blooming up to 7—10 days. The specific composition of algae in quantitative and qualitative respect is much richer in the ponds where algae were introduced to than in those without introducing the culture. All these factors influence the course of purification of the factory wastes in the biological ponds. Thus, in the experimental biopond, where the alga cultures were introduced to, the decrease of biological demand in oxygen for 5 days for 55 days amounted to 82% while in the pond without alga culture introduction a 61%-decrease of BDOs was observed for 55 days.

**Паламар-Мордвинцева Г.М., Ступіна В.В. Вплив деяких факторів на ступінь очищення стічних вод шерстимисн при вирощуванні на них водоростей // Укр. ботан. журн. – 1970. – 27, №2. – С. 171-174.**

Встановивши можливість очищення стічних вод Чернігівської фабрики первинної обробки шерсті при вирощуванні на них водоростей (Паламар-Мордвинцева та Ступіна, 1970), ми провели ряд дальших дослідів, метою яких було:

1. встановити вплив різної кількості інокуляту водоростей на ступінь очищення стічної рідини фабрики;
2. вплив розведення стічної води фабрики на ріст водоростей: на ній і ступінь її очищення;
3. вплив підкислення стічної рідини на хід її очищення при вирощуванні водоростей.

Методики проведення дослідів і визначення гідрохімічних показників описані нами в попередній статті (1970).

### Методика досліджень та обговорення їх результатів

#### І серія дослідів

У дій серії дослідів досліджувався вплив різної кількості інокуляту водорості *Ankistrodesmus braunii* на ступінь очищення стічної води фабрики первинної обробки шерсті.

Для дослідів використовувалась нерозведена стічна рідина. Культура водорості вносились в таких кількостях: 90 мл/л, 60 мл/л, 30 мл/л (.мл інокуляту на 1 л стічної рідини). 1 мл такого інокуляту містив 1 млн. клітин *Ankistrodesmus braunii* Тривалість дослідів становила 10 днів.

Як показали спостереження під мікроскопом, клітини водорості у всіх трьох варіантах розмножувались з однаковою інтенсивністю протягом усіх дослідів.

Результати гідрохімічних аналізів даного досліду вміщені у табл.1. Як видно із табл. 1, азот амонійний знижувався однаково в усіх трьох варіантах до 50%. Зниження амонійного азоту не супроводжувалось нагромадженням нітритів, що вказує на поглинання їх водоростями. По величині БПК<sub>5</sub> видно, що найбільше зниження його відбувається у варіанті з 90 мл/л інокуляту і найменше — при 30 мл/л.

Більш інтенсивно змінюється і величина окислюваності стічної рідини при вирощуванні на ній і *Ankistrodesmus braunii*.

Отже, дані проведених дослідів показують, що ступінь очищення, стічної рідини при вирощуванні на ній *Ankistrodesmus braunii* в лабораторних умовах в деякій мірі залежить від кількості інокуляту.

В описаних дослідах найвищий ступінь очищення по більшій кількості інгредієнтів відмічався при внесенні 90 мл інокуляту на- 1 л стічної рідини. Ця кількість інокуляту використовувалась і при постановці наступних дослідів.

Таблиця 1

**Зміна кількості інгредієнтів (в %) стічної рідини при 10-денному вирощуванні *Ankistrodesmus braunii* при внесенні його у середовище в різних кількостях.**

Інгредієнти	% зниження кількості інгредієнтів стічної води при інокуляції			Інгредієнти	% зниження кількості інгредієнтів стічної води при інокуляції		
	90 мл/л	60 мл/л	30 мл/л		90 мл/л	60 мл/л	30 мл/л
pH	9,05	7,75	7,70	БПК5 (в мг/л)	53	40	30
Азот амонійний (мг/л)	50	50	50	Окислюваність	32	25	20,4
Нітриди (мг/л)	50	50	50	Лужність (в мг/екв/л)	0,5	0,2	0,2
Жорсткість (мг/екв/л)	66	63	56	Фосфати (мг/л)	62,4	29,3	28,4

### II серія дослідів

Стічна вода нагромаджувальних ставків фабрики, що використовувалась для дослідів, характеризується значною каламутністю і малою прозорістю. Тому тільки найбільш поверхневі шари суспензії в достатній кількості одержують світла для фотосинтетичної діяльності водоростей; це повинно позначитись і на швидкості очистки стічної води.

Виходячи із цього, в даних дослідах вивчався вплив розведення стічної рідини фабрики водопровідною водою на ріст водорості *Ankistrodesmus braunii* і на очищення стічної рідини.

В дослідах стічна вода фабрики розбавлялась водопровідною водою в таких співвідношеннях: 1 об'єм стічної рідини на 1 об'єм водопровідної води; 2 об'єми стічної рідини на 1 об'єм водопровідної води. Як контроль використовувалась нерозбавлена стічна рідина. Тривалість дослідів — 10 днів.

Дані дослідів показали, що найкращий ріст анкistroдесму відмічається на розведеній стічній рідині в співвідношенні 1:1. Ріст водорості на стічній рідині, розбавленій у співвідношенні 2:1, значно гірший, ніж при попередньому співвідношенні, але більш інтенсивний, ніж на нерозбавленій стічній рідині.

Результати аналізів стічної рідини в описаних дослідах на 5 і 10-ту добу зведені в табл. 2.

Дані таблиці показують, що при 5-денному вирощуванні водоростей на розведеній стічній рідині у співвідношеннях 1:1 і 2:1 спостерігається незначна різниця в зміні основних інгредієнтів стічної рідини. Проте на 10-ту добу вирощування водоростей на ній ми могли установити таке. При розведенні стічної рідини в співвідношенні 1 :1 і 2: 1

величина БПК<sub>5</sub> (біологічна потреба в кисні за 5 діб) відповідно знижується на 74,2% і 61%, в той час як у контролі — лише на 46,4%.

Таблиця 2

**Зміна кількості інгредієнтів (в %) розведеної стічної рідини фабрики при вирощуванні на ній *Ankistrodesmus braunii* Brunth**

Розведення	Інгредієнти								
	Азот амонійний	Нітраги	Нітраги	Жорсткість	Хлориди	БПК <sub>5</sub>	Окислюваність	Лужність	Фосфати
	Після 5-денного вирощування								
1:1	3,3	-	-	28,9	14,2	18,9	11,1	1,1	1,6
2:1	11,1	-	-	25,5	3,4	20,4	20,25	10,7	9
Контроль	66,7	-	Сліди	1,2	0,2	17,6	13,7	2,4	17,9
	Після 10-денного вирощування								
1:1	20,0		Сліди	44,4	18,2	74,2	38,5	13,5	58,0
2:1	20,0		Сліди	27,6	13,5	61,0	30,9	9,2	55,4
Контроль	71,8		Сліди	20,0	5,4	46,4	29,2	1,7	55,9

Окислюваність стічної рідини в розведенні 1:1 і 2:1 знижується відповідно на 38,5% і 30,9% (в контролі — 29,2%)- У дослідах відзначалося найбільше зниження азоту амонійного в контролі, хоча найкращий ріст водорості відбувався при розбавленні стічної рідини 1:1. Можливо, це зв'язано з тим, що в перші дні вирощування водоростей: на нерозбавленій стічній рідині виділяється в значних кількостях аміак без участі водоростей.

При вирощуванні водоростей на розбавленій стічній рідині цього явища не спостерігається, і зниження кількості азоту амонійного відбувається за рахунок водоростей.

Таким чином, найкращий результат очищення стічної рідини фабрики відмічався при вирощуванні *Ankistrodesmus braunii* на стічній рідині, розведеної водопровідною водою у співвідношенні 1 : 1

### III серія дослідів

Активна реакція середовища має істотне значення для розвитку водоростей. Водорості здатні розвиватись при певному інтервалі значень рН. У дослідах використовувалась водорість *Ankistrodesmus braunii*, для якої оптимальне значення рН лежить б межах 5,0—7,0. Водночас при вирощуванні водоростей на стічній рідині внаслідок їх фотосинтетичної

діяльності відбувається зсув величини рН в лужну сторону. Високе значення рН є гальмівним фактором для розвитку водоростей і бактерій в середовищі.

Стічна вода, яка використовувалась для дослідів, мала початкове значення рН — 8,95. Підкислення стічної рідини провадили з допомогою концентрованих сірчаної, соляної і азотної кислот. В досліді активна реакція середовища доводилась до рН 5,40. Тривалість дослідів 15 діб.

Таблиця 3

**Зміна кількості інгредієнтів підкисленої стічної рідини фабрики ПОШ при 15-денному вирощуванні на ній *Ankistrodesmus braunii* Brunth**

Інгредієнти	Контроль		H <sub>2</sub> SO <sub>4</sub>		HCl		HNO <sub>3</sub>	
	1 доба	15 доба	1 доба	15 доба	1 доба	15 доба	1 доба	15 доба
Азот амонійний (мг/л)	60	20	60	30	60	15	60	50
Нітрати (мг/л)	сліди	-	-	-	-	3,0	1,5	22,5
Нітрати (мг/л)	-	-	-	-	-	-	-	-
Жорсткість (мг/екв/л)	9,4	3,1	9,2	7,5	9	3,3	8,2	3,0
Хлориди (мг/л)	256,7	243,7	258	333,0	284,5	270,6	256,7	395,5
БПК <sub>5</sub> (мг/л)	405	251	405	312,8	410	237,4	404	231,9
Окислюваність	1392	968	1424	1008	1408	880	1416	1168
Лужність (мг/екв/л)	68,6	60,6	14,5	18,2	18,2	20,02	14,5	28,3
Фосфати (мг/л)	3,8	1	3,8	0,8	3,8	-	4,9	0,5
рН	9,95	9,50	5,40	7,70	5,40	6,65	5,40	9,95

Результати дослідів показали, що найбільш інтенсивний ріст водорості спостерігається на рідині, яку підкислювали соляною кислотою. Найгірший ріст відмічався на стічній рідині, підкисленій сірчаною кислотою, хоча в перші 5 діб вирощування ріст водорості був інтенсивнішим, ніж в контролі та середовищі, підкисленому азотною кислотою. Результати гідрохімічних аналізів цього досліді зведені в табл. 3.

Дані таблиці показують, що при вирощуванні водоростей на середовищі, підкисленому соляною кислотою, БПК<sub>5</sub> у ньому знижується на 42,1%, тоді як в контролі БПК<sub>5</sub> знижується на 38,3%. При вирощуванні водоростей на стічній рідині, підкисленій азотною та сірчаною кислотами, зниження БПК<sub>5</sub> відбувається відповідно на 40,2% і 20,3%.

Таким чином, результати дослідів показали, що найкращий ефект очищення стічної рідини при вирощуванні на ній *Ankistrodesmus braunii* досягається при підкисненні стічної рідини соляною кислотою.

### Висновки



Ступінь очищення стічної рідини при вирощуванні на ній водорості *Ankistrodesmus braunii* в лабораторних умовах залежить від кількості початково внесених водоростей. Найкраще очищення стічної води фабрики відмічалось при внесенні в середовище 90 мл суспензії водоростей на 1 л стічної рідини (1 мл суспензії містив 1 млн. клітин водорості).

Найкращий ріст *Ankistrodesmus braunii* відмічається на стічній рідині, розбавленій водопровідною водою в співвідношенні 1:1, що впливає відповідно і на хід очищення стічної рідини. Результати дослідів показали, що найкращий ефект очищення стічної рідини при вирощуванні на ній *Ankistrodesmus braunii* досягається при підкисленні стічної рідини соляною кислотою.

### Література

Паламар-Мордвинцева Г. М. та Ступина В. В. Вирощування водоростей на стічних водах шерстимийок. Лабораторні досліді. Укр. бот. ж., 1970, 27,1.

Інститут ботаніки АН УРСР, Надійшло 2ЛЛП 1968 р.

відділ альгології

#### EFFECT OF SOME FACTORS ON DEGREE OF PURIFICATION OF WOOL RINSING WASTES WHEN GROWING ALGAE IN THEM

G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA and V. V. STUPINA

#### Summary

The effect was studied of different amounts of alga *Ankistrodesmus braunii*, inoculated under laboratory conditions on the degree of water purification of the Chernigov factory of wool treatment as well as on dilution and acidification of sewage when growing alga in it. It is established that 90 ml/1 l of inoculate per 1 l of sewage) is the best concentration of inoculate. One millilitre of inoculate contains 1 mill. cell of *Ankistrodesmus*. The best result of purification of factory wastes was observed when growing alga in sewage diluted by running water in ratio 1:1. It is also established that optimal effect of purification is reached on wastes acidified with hydrochloric acid.

**Паламар-Мордвинцева Г.М., Ступіна В.В. Вирощування водоростей на стічних водах шерстимийок. Лабораторні досліді // Укр. ботан. журн. – 1970. – 27, №1. – С. 15-19.**

Одним із методів очищення стічних вод промислових об'єктів, який тепер широко впроваджується у практику, є очищення стічних вод в біологічних ставках. У зв'язку з великим нагромадженням промислових стоків, які в своєму складі містять токсичні речовини, що гальмують процеси самоочищення, постало питання інтенсифікації процесів очищення в біологічних ставках. До факторів, що прискорюють процеси самоочищення в біологічних ставках, належить штучне внесення культури водоростей в стічну воду.

Огляд літературних даних з цього питання показав, що досліді по вирощуванню водоростей на різних стічних водах з метою їх очистки в основному провадились у лабораторних умовах (Гасанов и др., 1963; Давидовскій, 1963; Внпберг, 1964; Сивко, 1966; Паламар-Мордвинцева, 1967).

Відомостей щодо безпосереднього внесення культури водоростей у біологічні ставки значно менше. Так, деякі дослідники (Stone і Aboh, 1950; Oswald і Golucke, 1960; Lakshminarayana, Parabrahman, 1965). вивчаючи очищення стічних вод у біологічних ставках в різних кліматичних умовах, прийшли до висновку, що інокулювання стічних вод видами водоростей, специфічних для певних умов, значно прискорює процес очищення. Стеблюк (1968), вивчаючи роль альгофлори в зниженні бактеріальних забруднень стічних вод, відзначає, що збагачення стічних вод, у біологічних ставках біомасою хлорели позитивно впливає на гідрохімічні і бактеріологічні показники стічної води.

У 1967 р. Інститут ботаніки АН УРСР і міжгалузева базова лабораторія Чернігівської фабрики первинної обробки шерсті зайнялись вивченням можливості використання одноклітинних водоростей для очищення стічних вод цієї фабрики.

Стічні води Чернігівської фабрики після вибирання з них жиру надходять у накопичувальні ставки, які мають площу 7 15 га і глибину 2—3 м. Оскільки стічна вода в ставках не розбавляється і не нейтралізується, то вона зазнає лише незначних змін в своєму складі па протязі ряду років.

**Пересічна характеристика стічних вод відібраних для наших досліджень ставків із накопичувальних, які містять стоки з 1961р.**

БПК<sub>5</sub> – 400-800 мг/л  
Окислюваність - 500-700 «»  
ХПК – 900-5000 «»  
рН – 8,0-8,5 «»  
Лужність – 53-68 мг.-екв./л  
Жорсткість - 6 – 9 «»  
Хлориди – 170 мг/л  
Сульфати - 160 «»  
Жир – до 850 «»

В даній статті обговорюються результати пошукових лабораторних дослідів, які дали можливість перейти до дослідів у біологічних ставках. Метою цих дослідів було з'ясування можливості росту водоростей на стічній воді фабрики первинної обробки шерсті, підбір штамів водоростей та визначення якості очищення стоків після вирощування водоростей.

Лабораторні досліди провадилися у відділі альгології інституту ботаніки АН УРСР у травні, вересні, жовтні та листопаді 1967 р. Всього було проведено 12 дослідів.

Тривалість досліджень залежно від мети коливалась від 6—7 до 75 днів. Водорості вирощувались в плоскодонних колбах із скла «пірекс», які містили 0,5 л культурального середовища. Як основний культуральний розчин використовувалася стічна вода Чернігівської фабрики ПОШ, що відбиралася із II, IV, V накопичувальних ставків.

У дослідах використовувалися штами зелених водоростей, виділені нами протягом ряду попередніх років із околиць водойм м. Києва (Паламар-Мордвинцева, 1967). Для засіву використовувались штами *Chlorella pyrenoidosa* Chick № 5, № 7, № 8 та *Ankistrodesmus braunii* Brunth — штам № 1. Водорості з агарових косяків переносили в 50 мл колбочки на рідке поживне середовище мінерального складу. Після підрощування посівний матеріал переносили в півлітрові колби з тим же поживним середовищем.

Перед засівом у стічну воду водорості відокремлювалися від мінерального середовища центрифугуванням з наступним промиванням дистильованою водою — для того, щоб запобігти попаданню в стічну воду поживних речовин із середовища, на якому вирощувались водорості.

Культури вирощувалися при штучному освітленні люмінесцентними лампами ДС-40 (освітленість 4—6 тис. лк), а також при освітленні лампами, що дають освітленість 12- 17 тис. лк. В першому випадку колби поміщали на штативі між двома рядами ламп, закривали їх ватними пробками із скляними трубками для аерації і перемішування.

Культури вирощувалися при штучному освітленні люмінесцентними лампами ДС-40 (освітленість 4—6 тис. лк), а також при освітленні лампами, що дають освітленість 12- 17 тис. лк. В першому випадку колби поміщали на штативі між двома рядами ламп, закривали їх ватними пробками із скляними трубками для аерації і перемішування. У другому — колби ставили на механічну качалку, з допомогою якої здійснювалось перемішування суспензії водоростей. Лампи при цьому містилися під ковпаком над колбами. Колби були герметично закриті гумовими балончиками, щоб не допустити попадання кисню з повітря і для спостереження за станом виділення і поглинання кисню в суспензії. Спостереження за ростом та розвитком культур протягом кожного окремого дослідів провадилися щоденно.

Збільшення числа клітин в культурі визначали вимірювання-; оптичної густини нефелометром. Проводились спостереження за змінами температури та активної реакції середовища.

Біохімічне поглинання кисню за 5 діб (БПК<sub>5</sub>) визначали за методом розведення (Савченко, Дятловицкая, 1961). Визначення БПК<sub>5</sub> здійснювалося у воді, від якої водорості відокремлювалися центрифугуванням.

Окислюваність визначали за перманганатним методом в кислому середовищі (метод Кубеля-Тімана) Азот амонійний — за Неслером. Азот нітратний — за Грандвалем та Ляжем. Азот нітритний за Гріссом. Загальна жорсткість визначалася з допомогою трилонометричного методу, хлориди — за Мором; фосфати — фотоколориметрично (Аринушкина, 1962); сульфати — об'ємним методом (Савченко, Дятловицкая, 1961); активна реакція середовища вимірювалася на потенціометрі ЛПУ-01.

Перша серія дослідів була присвячена з'ясуванню можливості росту водоростей на стічній воді Чернігівської шерстимийної фабрики, підбору найбільш перспективних штамів водоростей. Тривалість дослідів — 13 днів. У СТІЧНУ воду засівали *Ankistrodesmus braunii* (штам №1) і *Chlorella pyrenoidosa* (штами № 5, 7, 8). Для контролю використовувалась стічна рідина, яка не засівалася водоростями. При постановці дослідів стічна вода мала сильний запах гною, темно-бурий, майже чорний колір, велику мутність, рН 7,80 -8,5). У стічній воді, яка використову валась для дослідів, не було виявлено ніяких живих організмів.

Спостереження за дослідями показали, що внесені в стічну воду водорості протягом перших трьох днів не розвивались. На четверту добу відзначено помітний ріст водоростей, що проявилось в збільшенні густини культури, а при мікроскопічному дослідженні відмічалась велика кількість молодих клітин і клітин в стадії поділу. На цей час стічна вода в дослідних колбах помітні; повітлішала і запах гною майже зник.

На шостий день спостережень у колбах, крім контрольних, відмічалась велика кількість найпростіших, а також помітно збільшилось число бактерій. Слід відзначити, що протягом перших двох днів у жодній з проб найпростіших не було виявлено. Починаючи з третього дня в дослідних пробах появляються джгутикові, на п'яту шосту добу з'являються інфузорії. Розвиток найпростіших на цей час (5— 6-та доба) досягає свого максимуму після чого їх кількість починає помітно зменшуватись. Спостереження за контрольними колбами показали, що там ніяких змін за цей час не відбулось.

Порівняльні спостереження за ростом та розвитком зазначених штамів водоростей показали, що найкращий ріст на стічній рідині показав *Ankistrodesmus braunii* (штам №1) і *Chlorella pyrenoidosa* росли на стічній воді дещо гірше, проте дали подібну картину росту.

Отже, в першій серії дослідів було встановлено, що водорості цілком успішно ростуть на досліджуваній стічній рідині в лабораторних умовах. Завдяки розвитку водоростей на стічній рідині появляються інші мікроорганізми, а саме найпростіші та бактерії.

У другій серії дослідів вивчалась якість очистки стічної вод, фабрики при вирощуванні на ній водорості *Ankistrodesmus braunii*. Для цієї мети використовувалась не розбавлена стічна рідина із V накопичу вального ставка, яку розливали в конічні колби куди вносились, культура водорості. Як контроль використовували стічну рідину без водоростей. Колби герметично закривались гумовими балончиками і поміщали на механічну качалку. Освітленість становила 12 - 14 тис лк . Тривалість дослідів 13 днів. Температура коливалась під 20 – 26. Початкова кількість клітин водоростей у дослідних колбах відповідала оптичній густині 2.0 - .,4 (за шкалою ФНК-52) на зеленому світло-фільтрі, що відповідало в наших дослідах 700—900 тис. клітин анкістродесма в 1 мл.

**Зміна кількості інгредієнтів стічної рідини Чернігівської фабрики при 13-добовому вирощуванні на ній *Ankistrodesmus braunii* Bruunth**

Інгредієнти	Одиниця виміру	Вихідна кількість	Концентрація наприкінці досліду
Азот амонійний	мг/л	135	38
БПК <sub>5</sub>	мг O <sub>2</sub> /л	405	223
Окислюваність	мг O <sub>2</sub> /л	968	530
Нітрити	мг/л	Відсутні	Сліди
Фосфати	мг/л	32	12,3
Лужність	мг.-еквіл	86,9	64
pH		7,25	9,45
Сульфати	мг/л	160	140
Хлориди	мг/л	240	200

Спостереження показали, то в дослідних колбах на другу добу вирощування водоростей із розчину інтенсивно виділявся аміак. Через добу виділення аміаку припинялось і через 5 діб у колбах з'являвся надлишок кисню. В контрольних колбах цього ми не спостерігали. Спостереження показали, що ріст клітин водорості в стічній рідині в перші дні культивування припинявся. Як виявилось, в цей період протікають анаеробні процеси з виділенням аміаку. За цей час водорості адаптуються до нового середовища, далі починають розмножуватись, фотосинтетична діяльність їх підсилюється так, що вже на 5-ту добу з'являються надлишки кисню.

Оскільки вночі освітлення вимикалось, спостерігався добовий ритм коливання кількості кисню. Спостереженнями показали, що кисень, який виділявся вдень, в результаті фотосинтетичної діяльності водоростей повністю використовувався вночі на окислення деяких речовин стічною рідині та дихання організмів. Результати аналізів стічної рідині до вирощування і після вирощування на ній водоростей вміщені в таблиці. Дані по контролю в таблиці не наведено, бо там ніяких змін не підбувалось.

Таким чином, при впрошуванні анкistroдесма Брауна не розве деній стічній рідині із накопичувальних ставків протягом 13 діб від мічається підвищення активної реакції середовищазниження лужності, на 23,6%, зниження азоту амонійного на 66, із яких 37.5%, знизилось за рахунок виділенням аміаку в перші дні дослідів БПК<sub>5</sub>, за цей період знижуються на 42.5%, окислюваність на 45.2 %, фосфати на 62,%, сульфати на 12,5% , хлориди на 16,6 %. Крім того, з'являються нітрити, що зв'язано з ростом водоростей та їх фотосинтетичною діяльністю.

### Висновки

Ріст і розвиток водоростей на стічній воді фабрики первинної; обробки шерсті можливі. Найкращий ріст па зазначених стоках показала водорість *Ankistrodestmus braunii* (штам №1 ). Нагромадження біомаси водоростей на стічній рідині йде повільно, оскільки стоки фабрики являють собою темпу і мутну рідину.

В результаті вирощування водоростей на стічній воді фабрики на протязі 13 днів зникає її специфічний запах, знижується мутність, але залишається забарвлення, яке нагадує настойку міцного чаю, підвищується активна реакція середовища, знижується мутність стічної води на 23.6%, азот амонійний – на 66%, БПК<sub>5</sub> — на 42,5%, окислюваність - на 45,2%, фосфати — на 62,1%, сульфати - на 12,5%, хлориди на 16,6% ; з'являються нітрати.

### Література

Арнушкня Е- В. Руководство по химическому анализу почв. Изд-ия. МГУ, 1962. -  
Вннберг Г. Г. Культивирование зеленых планктонных водорослей на сточной жидкости. Микробиология, 1964, 33, 3. — Гасанов М. В., Абдулаева Х. А. и Кириллова М. М. Некоторые результаты по очистке хозяйственных вод с использованием хлореллы. Изв. АН АзССР, 1963, 5. — Давидовский Ю. С. Водоросль хлорелла как агент очистки бытовых канализационных вод. Водоснабжение ие и сантехника, 1963, 9. — Паламар-Мордвинцева Г. М. Масова культура хлорели в умовах м. Києва I. Лабораторні досліді. Укр. бот. ж., 1967, 24, 2. -Савченко С. П. і Дятловицкая Ф. Г. Методи химического и микробиологического анализа сточных вод. М., 1961. — Стеблюк А. Н. Роль альгофлоры а снвженни бактерияльных загрязнений городских етичных под. Автореф. канд. дисс., К., 1968. — Lakshminaryana в J. S. S. a. Parabrahnam M. Proc. Nat. Acad. Sci, India, 1965, 35, 3. — Oswald W. J. a. Golucke C. G. Advances in app Heil microhiol., 1960, 2. — Stone A. R., Abott W. E. Water pollution control Federation, 1950, 22, 10: 1378.

**Паламар-Мордвинцева Г.М., Ступина В.В., Рєзнік Б.І. Вирощування протококових водоростей на середовищі з циклогексанолом // Укр. ботан. журн. – 1972. – 29, №1. – С. 69-76.**

Одним із компонентів стічної води виробництва капролактаму є циклогексанол, який утворюється як проміжний продукт при синтезі капролактаму.

Циклогексанол ( $C_6H_{11}OH$ ) належить до аліциклічних вуглеводів, являє собою рідину з запахом, який дещо нагадує камфору (Павлов и Терентьев, 1958). Вміст циклогексанолу в стічних водах різних виробництв капролактаму коливається від 135 до 1500 мг/л (Пичугин и др., 1961; Наумова и др., 1962; Крысинский и др., 1963). В стічних водах виробництва капролактаму Північно-донецького хімкомбінату кількість циклогексанолу становить близько 8160 мг/л.

Із небагатьох літературних даних відомо, що порогова концентрація для циклогексанолу за органолептичними ознаками становить 3,5 мг/л, а за санітарними ознаками — 1 мг/л (Савелова и Брун, 1964). Величина гранично допустимої концентрації циклогексанолу для водойм становить 0,5 мг/л (Савелова, 1961).

В літературі майже відсутні дані про відношення будь-яких живих організмів до циклогексанолу. Лише Імелік (Imelik, 1948) повідомляє про те, що спеціальні види бактерій окислюють циклогексанол через спирт. Спирт, окислюючись до вуглекислого газу, може використовуватись як джерело вуглецю (Минеева, 1961).

Викладені нижче лабораторні дослідження допомогли з'ясувати, як впливають різні концентрації циклогексанолу на ріст і розвиток деяких протококових водоростей, а також їх участь у процесі очищення водного середовища від циклогексанолу.

#### **Матеріал та методика досліджень**

Об'єктами досліджень були альгологічно чисті культури *Ankistrodesmus braunii* Brunth, *Scenedesmus quadricauda* (Lager) Chod., *Chlorella pyrenoidosa* Chick. Для з'ясування ролі протококових водоростей в очищенні середовища від циклогексанолу досліджувались бактеріально чиста культура *Ankistrodesmus braunii* Brunth та комплекс бактерій-супутників водорості при її нестерильному вирощуванні. Альгологічно чисті культури водорості вирощувались у плоскодонних колбах ємністю 0,5 л, на поживному середовищі Тамія, освітлювались протягом 12 годин батареями люмінесцентних ламп ЛБ-40, які створювали освітленість в 10000 лк. Бактеріально чисті культури водорості одержували методом «проявлення» на твердому середовищі (Кордюм, Лазуркевич и Жарова, 1964). Дослідження з бактеріально чистими культурами провадили в стерильних умовах, при температурі 30—32°. Очищення поживного розчину та циклогексанолу від бактерій провадили шляхом холодної стерилізації (Родина, 1965). Кількість сапрофітних бактерій в середовищі визначали за методом посіву на МПА з попереднім розведенням стерильною водопровідною водою (Родина, 1965). Підрахунок кількості клітин водоростей вели під мікроскопом в камері Горяєва, оптичну густину суспензії водоростей визначали з допомогою нефелометра на зеленому світлофільтрі; рН

середовища визначали на приладі ЛПУ-01. Циклогексанол у середовищі визначали за методом Масленнікова (1958), а також за Лур'є та Рибніковою (1963). Досліди провадили в двох варіантах та трьох повторностях. Статистичну обробку цих дослідів провадили за Рокицьким (1962).

### Результати досліджень та їх обговорення

Виходячи з того, що гранично допустима концентрація циклогексанолу для водойм дорівнює 0,5 мг/л, а максимальна його кількість у стічній воді досягає близько 10000 мг/л, в досліді використовувались концентрації циклогексанолу від 0,5 до 10000 мг/л.

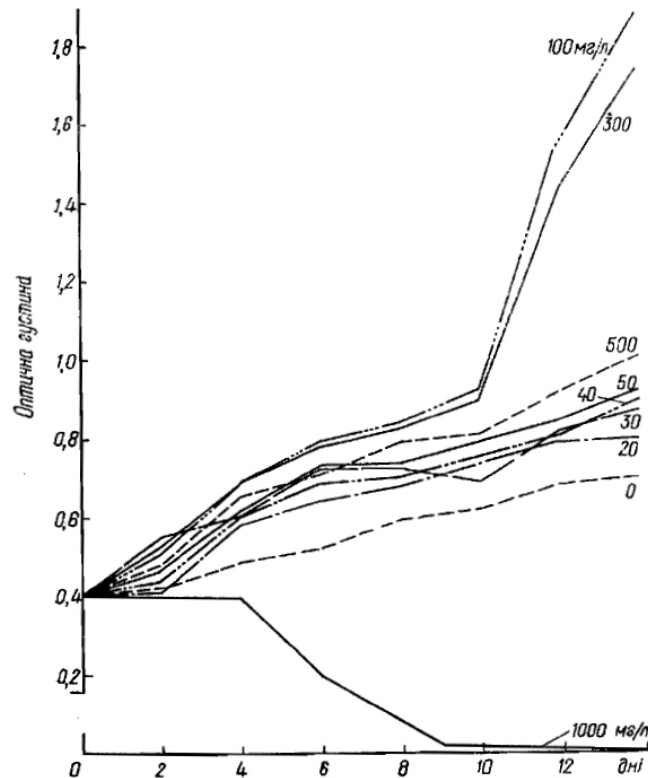


Рис. 1. Вплив різних концентрацій циклогексанолу на ріст *Ankisirodesmus braunii* Brunth.

Для виявлення мінімальної, оптимальної та максимальної концентрації циклогексанолу в поживне середовище вносились такі дози (мг/л): 0 (контроль); 0,5; 1,0; 1,5; 2; 5; 10; 20; 30; 40; 50; 100; 300; 800; 1000; 3000; 5000; 8000; 10000. Концентрації циклогексанолу від 0,5 до 10 мг/л не впливають на ріст та розвиток всіх трьох видів водоростей. Рівень росту культур при цих концентраціях був такий же, як і в контролі. Концентрація циклогексанолу 20 мг/л стимулює ріст водорості (рис. 1). Так, на четверту добу вирощування анкістродесма густина культури в контролі і при концентрації 20 мг/л відповідно була  $0,49 \pm 0,58$ . Таку ж картину спостерігали для хлорели і сценедесма. Можна припустити, що для досліджуваних культур водоростей мінімальною концентрацією циклогексанолу, при якій проявляється його стимулююча дія, є 20 мг/л. Найбільш інтенсивно ріст анкістродесма відбувається при концентрації циклогексанолу 100 — 300 мг/л. Ці дози є оптимальними. При концентрації 500 мг/л спостерігається зниження стимулюючої дії



циклогексанолу на водорості порівняно з оптимальними. Концентрацію циклогексанолу 1000 мг/л можна вважати максимальною. При цій концентрації проявляється досить помітне пригнічення росту культур всіх трьох видів водоростей. Культури хлорели і анкістродесма гинуть при цій концентрації на третю-четверту добу вирощування.

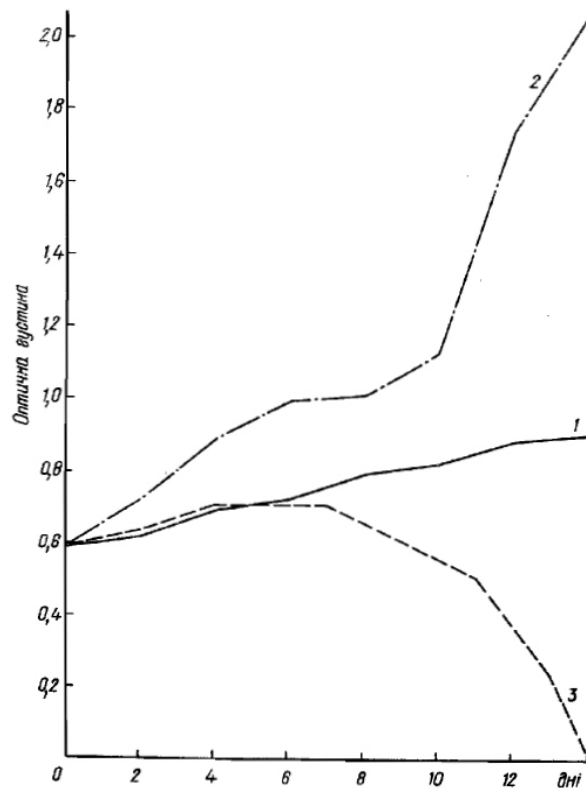


Рис. 2. Порівняльний ріст *Ankisirodesmus braunii* Brunth на середовищі із одноразовим і щоденним внесенням циклогексанолу в кількості 100 мг/л: 1 – 0 мг/л; 2 – одноразове внесення циклогексанолу; 3 – щоденне внесення.

Ріст культури сценедесма на середовищі з додаванням циклогексанолу в кількості 1000 мг/л значно знижується, але продовжується до кінця дослідження.

Отже, не дивлячись на те, що досліджувані нами водорості близькі в систематичному відношенні, між ними існує певна фізіологічна різниця у відношенні до циклогексанолу. Мінеєва (1961) також відзначає, що хлорела більш чутлива до різних джерел вуглеводів, ніж сценедесма. Концентрації циклогексанолу від 3000 мг/л до 10000 мг/л виявились летальними для всіх трьох видів водоростей. Через 16 годин після засіву водоростей в дослідних колбах було зафіксовано повне відмирання їх клітин.

В одній з серій дослідів вивчався вплив на водорості щоденних добавок циклогексанолу в кількостях 0,5 мг/л (допустима санітарна норма вмісту циклогексанолу в стічній воді при щоденному спуску її в відкриті водойми) та 100 мг/л (оптимальна концентрація циклогексанолу для росту водоростей при одноразовому внесенні його в культуральне середовище).

Щоденне внесення 0,5 мг/л циклогексанолу в середовище для вирощування водоростей

не впливало на ріст і розвиток усіх трьох видів. Ріст культур і їх стан в дослідних колбах не відрізнявся від контрольних. При щоденному внесенні 100 мг/л в перші чотири доби досліду відмічалась незначна стимуляція росту водорості, потім ріст припинявся кількість клітин залишалась постійною протягом наступних трьох діб. Після цього клітини поступово знебарвлювались, починали злипатися в грудочки і на 14-ту добу досліду повністю відмирили (рис. 2). Такі ж явища характерні для росту сценедесма і хлорели при щоденному внесенні в культуральне середовище 100 мг/л циклогексанолу.

Як уже відмічалось вище (Imelik, 1948), циклогексанол може бути джерелом вуглецю для бактерій. Можна думати, що для успішної утилізації циклогексанолу водоростями необхідний попередній розвиток специфічної бактеріальної флори. Про це свідчить крива росту водоростей в перші дні дослідів. У перші чотири дні ріст водоростей, навіть на оптимальних концентраціях циклогексанолу, мало відрізняється від контролю. Візуальні спостереження і мікроскопічне дослідження показали, що на п'яту добу в дослідних колбах з'являється велика кількість бактерій. В цей же час спостерігався посилений ріст водоростей. При максимальній концентрації циклогексанолу (1000 мг/л) в суспензії відзначається незначна кількість і бактерій, і водоростей. Можна припустити, що токсичні дози циклогексанолу є в першу чергу токсичними для специфічної бактеріальної флори. Пригнічуюча дія щоденних додавань циклогексанолу в кількості 100 мг/л відбувається, мабуть, тому, що в перші дні досліду відсутні бактерії, які здатні окислювати циклогексанол. Тому він нагромаджується в середовищі в такій кількості, що стає токсичним для бактерій і водоростей.

В окремих дослідях вивчалась динаміка вмісту оптимальних концентрацій циклогексанолу в середовищі при вирощуванні на ньому названих протококових водоростей. Визначення залишків циклогексанолу в середовищі провадилось через кожні три доби протягом досліду (14 діб). Наслідки аналізів представлені в табл. 1.

Як показує табл. 1, вміст циклогексанолу в середовищі протягом перших трьох діб був високий як в контролі, так і при вирощуванні всіх трьох культур. Значно зменшився вміст циклогексанолу в середовищі на 7, 11 і 14-ту доби. На 11-ту добу культивування для всіх трьох культур при вирощуванні їх на середовищі з додаванням 100 мг/л циклогексанолу відзначалось зниження концентрації цієї речовини до 7,00—9,50 мг/л. На 14-ту добу їх вирощування циклогексанол не був виявлений в середовищі.

Порівняльні дані аналізів про зміну вмісту циклогексанолу в середовищі за наявності водоростей і без них показують, що досліджувані протококові водорості значно посилюють процес звільнення середовища від циклогексанолу. Так, на 7-му добу досліду кількість циклогексанолу в колбах без водоростей зменшилась до 67,9 мг/л (початкова кількість 100 мг/л) і 164,1 мг/л (початкова 300 мг/л), а за наявності водоростей відповідно до 18,5—49,4 мг/л та 65,5—113,7 мг/л. Різниця між дослідними та контрольними варіантами була статистично достовірною (табл. 1).

Динаміка вмісту циклогексанолу при вирощуванні на ньому протококових водоростей

Водорість, контроль	Початкова кількість циклогексанолу в середовищі	Вміст в середовищі циклогексанолу (мг/л) в середовищі на											
		3-тю добу			7-му добу			11-ту добу			14-ту добу		
		$\bar{x}$	$S\bar{x}$	$t$ n-1=5	$\bar{x}$	$S\bar{x}$	$t$ n-1=5	$\bar{x}$	$S\bar{x}$	$t$ n-1=5	$\bar{x}$	$S\bar{x}$	$t$ n-1=5
Контроль	100	91,30	±3,11	—	67,90	±1,53	—	29,80	±2,42	—	10,60	±1,39	—
Сцененедесм [ <i>Scenedesmus quadricauda</i> (Lager.) Chod.]		90	±1,00	1,26	18,50	±0,43	32,27	6,70	±0,36	9,50	0	0	—
Анкістродесм [ <i>Ankistrodesmus braunii</i> Brunth.]		78,50	±0,40	4,09	49,40	±0,54	11,34	10,00	±1,54	7,00	0	0	—
Хлорела [ <i>Chlorella pyrenoidosa</i> Chick.]		80,00	±4,24	2,14	21,20	±4,72	8,71	6,70	±0,51	9,35	0	0	—
Контроль	300	270,00	±2,58	—	164,10	±5,61	—	77,40	±5,44	—	30,60	±1,82	—
Сцененедесм		253,00	±1,83	5,4	65,50	±2,27	16,24	32,00	±4,13	6,65	3,20	±0,45	14,49
Анкістродесм		203,00	±1,29	22,22	111,8	±3,87	7,72	41,20	±4,18	5,26	9,37	±0,32	11,47
Хлорела		263,00	±5,91	0,97	113,7	±2,89	4,75	34,60	±2,79	6,99	19,00	±1,15	5,37

Примітка: Контроль – середовище з циклогексанолом без водоростей;  $\bar{x}$  – середнє арифметичне;  $S\bar{x}$  – стандартна помилка середнього арифметичного;  $t$  – нормоване відхилення.

Таблиця 2

Ріст анкiстродесма Брауна та комплексу супутнiх бактерiй на середовищi з циклогексанолом

Культури, внесені в середовище	Оптична густина суспензії водоростей	Кількість клітин водоростей в 1 мл середовища	pH середовища	Кількість бактерій в 1 мл середовища	Вміст циклогексанолу (мл/л)	% утилізації циклогексанолу
--------------------------------	--------------------------------------	---	---------------	--------------------------------------	-----------------------------	-----------------------------

	на початку дослідження	в кінці дослідження	на початку дослідження	в кінці дослідження	на початку дослідження	в кінці дослідження	на початку дослідження	в кінці дослідження	на початку дослідження	в кінці дослідження	
Умовно бактеріально чиста культура анкістродесма	0,18	0,64	$13 \cdot 10^5$	$52 \cdot 10^5$	5,0	7,7	—	—	40	25	38
Культура анкістродесма в асоціації з супутніми бактеріями	0,16	1,83	$11 \cdot 10^5$	$26 \cdot 10^5$	5,0	8,6	$32 \cdot 10^6$	$4 \cdot 10^9$	40	4	90
Комплекс супутніх бактерій	—	—	—	—	5,2	9,0	$21 \cdot 10^6$	$6 \cdot 10^8$	40	11	73

Для того, щоб з'ясувати питання про участь водоростей в процесах утилізації циклогексанолу, на середовищі Тамія з поживною концентрацією циклогексанолу 40 мг/л вирощувались культура анкістродесма, умовно очищена від супутніх бактерій, культура анкістродесма в асоціації з супутніми бактеріями та ізольований комплекс супутніх бактерій. Дані одного з експериментів наведені в табл. 2.

Як видно з табл. 2, умовно очищена від бактерій культура анкістродесма Брауна росла гірше на середовищі з циклогексанолом, ніж культура водорості в асоціації з супутніми бактеріями. Так, кількість клітин водоростей в 1 мл середовища наприкінці досліду становила  $52 \times 10^5$  для умовно очищеної від бактерії культури водорості та  $26 \times 10^6$  для цієї ж культури в асоціації з бактеріями-супутниками при однаковій початковій густині суспензії водоростей. Слід відзначити інтенсивний розвиток бактерій в другому та третьому варіантах досліду. На кінець досліду, тобто через 10 днів, вміст циклогексанолу в середовищі знизився в колбах з частково очищеною культурою анкістродесма на 38% і становив 25 мг/л, тоді як у колбах з неочищеною від бактерій культурою водорості залишалось лише 4 мг/л циклогексанолу, тобто вміст цієї речовини знизився на 90%. У колбах з вирощеними супутніми бактеріями процент утилізації циклогексанолу становив 73%.

Високий процент утилізації циклогексанолу бактеріями свідчить про те, що саме їм належить основна роль в перетворенні та засвоєнні цієї речовини. Однак за наявності водоростей процеси утилізації циклогексанолу прискорюються. Про це свідчить найвищий процент (90%) утилізації циклогексанолу в середовищі, де наявні бактерії та водорості. Можливо, основна роль водорості зводиться до постачання середовища киснем, необхідним для окислення циклогексанолу бактеріями та в засвоєнні проміжних продуктів його окислення.

### Висновки

Мінімальна концентрація циклогексанолу, яка стимулює ріст трьох видів досліджуваних водоростей, відповідає 20 мг/л. Оптимальні концентрації коливаються в межах від 100 до 300 мг/л. Концентрація циклогексанолу 1000 мг/л, що пригнічує ріст водоростей і викликає відмирання культур, є максимальною.

Попередніми дослідженнями встановлено, що основне значення в перетворенні та засвоєнні циклогексанолу належить бактеріям. Водорості прискорюють процес звільнення середовища від циклогексанолу.

## Література

Кордюм В.А., Лазуркевич З.В. та Жарова Л.Т. Проста методика перевірки бактеріологічної чистоти культури одноклітинних водоростей, а також виявлення бактеріальних мутантів. Мікробіол. ж., 1964, 24, 4. — Крысинский Б. В., Иванова Н.И. и Козаченко В.В. Очистка сточных вод капролактама при повышении  $t^{\circ}$  и давлении. В сб.: Химия и технология продуктов орган. синтеза, М., 1963: 149—161. — Лурье Ю.Ю. и Рыбникова А.И. Химический анализ производственных сточных вод. М., 1963. — Масленников А.С. Определение фенола, циклогексанола и циклогексанона при одновременном их присутствии. Гигиена и санитария, 1958, 80, 3: 80—83. — Минеева Л. А. Использование различных соединений культурами *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus obliquus*. Микробиология, 1961, 30, 4: 586—591, — Наумова Р.П., Голованова З.В. и Губернаторова В.А. Биохимическая очистка сточных вод, образующихся при производстве капролактама. Проектирование водоснабжения и канализации, 1962, 4: 16—28. — Павлов Б.А. и Терентьев А.А. Курс органической химии. 1958: 495. — Пичугин А.А., Городецкий И.Я., Мартыненко Р.Л., Минаева Г.А., Абрамова М.В. Очистка сточных вод производства капролактама. Вестн. техн. и эконом. информации НИИ техн. и экон. иссл., 1961, 6—7: 38—42.

**Паламар-Мордвинцева Г.М., Ступина В.В., Резнік Б.І. Використання протококових водоростей в очищенні середовища від дикарбонових кислот // Укр. ботан. журн. – 1972. – 29, №4. – С. 425-433.**

Одними з компонентів стічної рідини виробництва капролактаму, що можуть надходити до біологічних ставків та у відкриті водойми, є дикарбонові кислоти. Ці речовини належать до сполук, які легко окислюються мікроорганізмами активного мулу аеротенків на очисних спорудах (Наумова, Голованова та ін., 1962). Існує думка, що нижчі дикарбонові кислоти, окислюючись до  $\text{CO}_2$  та  $\text{H}_2\text{O}$ , можуть бути використані автотрофними мікроорганізмами як додаткове джерело вуглецю (Минеева, 1961).

Як відомо, в процесах самоочищення водойм та доочистці стічної рідини в біологічних ставках значна роль належить протококовим водоростям (Stone a. Abott, 1950; Oswald a. Golucke, 1960; Сретенская и Соколова, 1961; Bartsch, 1961; Сивко и Соколова, 1964; Gaur, 1965; Lakshminarayana, Parabrahman, 1965; Птицына, 1966; Стеблюк, 1968; Ільченко, 1969; Догадіна, 1969, 1970).

В літературі зустрічаються незначні і в деякій мірі суперечливі дані щодо впливу дикарбонових кислот на водорості. Так, Скіннер та Гарднер (Skinner a. Gardner, 1930, — цит. за Минеевой, 1961) вивчали вплив щавлевої кислоти на ріст протококових водоростей в темряві. За даними цих авторів, щавлева кислота в зазначених умовах не засвоюється жодним видом водоростей. В незначній мірі щавлева кислота засвоюється рослинними організмами на світлі (Ренсон, 1968).

Н. А. Колесников (1966) установив, що хлорела використовує органічні кислоти як субстрат для дихання в темряві в аеробних умовах. Ці кислоти підтримують дихання водоростей на одному рівні. В. Н. Максимов, Д. Д. Гапочка та В. Д. Федоров (1969) вивчали вплив органічних кислот (піровиноградної, щавлевої, оцтової) на ріст синьо-зеленої водорості анацистис. Вміст кислот в середовищі був у межах 0—500 мг/л. Автори встановили, що позитивна дія цих кислот на ріст водорості збільшується зі зменшенням освітлення. На жаль, літературних даних з питання ролі протококових водоростей в очищенні середовища від дикарбонових кислот ми не знайшли.

Мета даної праці вивчити залежність росту і розвитку деяких протококових водоростей від наявності в середовищі різних концентрацій щавлевої та адипінової кислот і в деякій мірі визначити роль досліджуваних водоростей в очищенні середовища від щавлевої кислоти.

#### Методика досліджень

Об'єктами досліджень були альгологічно чисті культури *Ankistrodesmus braunii* Brunth, *Chlorella pyrenoidosa* Chick, *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Bréb., частково

очищена від бактерій культура *Ankistrodesmus braunii* Brunth та комплекс мікроорганізмів — супутників цієї культури, одержаний шляхом висіву клітин водорості на МПА. Щавлева та адипінова кислоти були марки «чда». Щавлеву кислоту в середовищі визначали за методом Іванова (1935). Всі інші методики досліджень, використані нами в цій роботі, викладені в попередній праці (Паламар-Мордвинцева, Ступина та Резнік, 1972).

### Результати досліджень та їх обговорення

Для встановлення впливу різних концентрацій щавлевої та адипінової кислот на ріст протококових водоростей використовувались такі концентрації цих кислот: 0 мг/л (контроль), 500 мг/л, 800, 1000, 2000 мг/л. Вибір наведених концентрацій зв'язаний з тим, що в таких кількостях ці речовини зустрічаються в стічній воді.

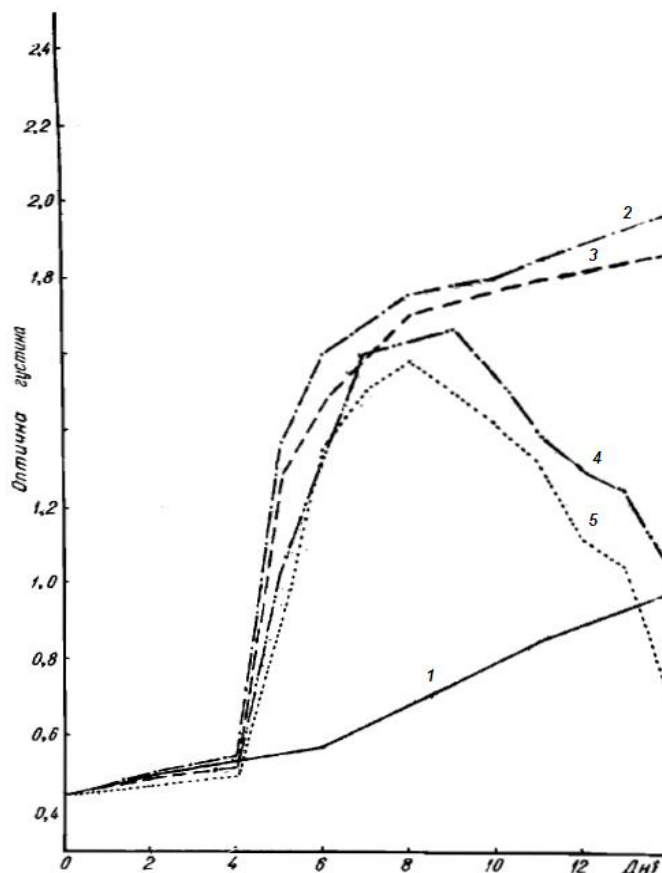


Рис. 1. Вплив різних концентрацій щавлевої кислоти на ріст *Ankistrodesmus braunii* Brunth: 1 – 0 мг/л; 2 – 500 мг/л; 3 – 800 мг/л; 4 – 1000 мг/л; 5 – 2000 мг/л.

Слід відзначити, що внесення згаданих вище концентрацій кислот в середовище для вирощування водоростей значно його підкислює (до рН 1—2). Тому середовище перед засівом водоростей нейтралізували 10%-ним КОН, створюючи рН 5,2—5,3. Виходячи з нього, слід мати на увазі, що в досліді вивчалась дія на водорості не чистих кислот, а їх солей.



Результати одного із дослідів представлені на рис. 1. Як видно з рисунка, ріст анкістродесма на середовищі із наведеними вище концентраціями щавлевої кислоти на протязі чотирьох діб досліду майже зовсім не відрізнявся від контрольного. Після цього спостерігався інтенсивний розвиток водорості на всіх концентраціях щавлевої кислоти. В цей час темп росту водорості в дослідних колбах значно вищий, ніж в контрольних. Всі концентрації кислоти, які використовувались в досліді, проявляють стимулюючу дію на ріст водорості.

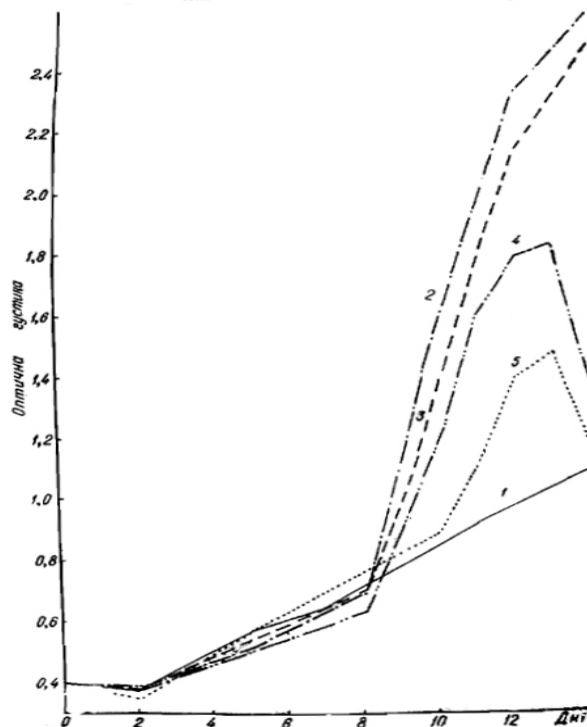


Рис. 2. Вплив різних концентрацій адипінової кислоти на ріст *Ankistrodesmus braunii* Brunth: 1 – 0 мг/л; 2 – 500 мг/л; 3 – 800 мг/л; 4 – 1000 мг/л; 5 – 2000 мг/л.

Найбільш інтенсивний ріст анкістродесма відмічався на середовищі з концентрацією щавлевої кислоти 500 мг/л. Із збільшенням концентрації її в середовищі стимулююча дія на ріст водорості знижується.

На рис. 2 зображено ріст анкістродесма Брауна на середовищі з адипіновою кислотою в концентраціях 0 мг/л (контроль), 500, 800, 1000, 2000 мг/л. Як видно з рис. 2, стимулююча дія адипінової кислоти на ріст водорості проявляється значно пізніше в порівнянні з дією щавлевої кислоти. В досліді з адипіновою кислотою бурхливий ріст анкістродесма починається лише на дев'яту добу досліді. Різниця в дії адипінової і щавлевої кислоти на ріст водорості, напевно, зв'язана з властивостями самих кислот. Строганов та ін. (1969) встановили залежність між токсичністю речовини та довжиною її вуглеводного ланцюга. З подовженням ланцюга в молекулі речовини підсилюється її токсичність. Адипінова кислота в своїй будові має більш довгий вуглеводний ланцюг, ніж щавлева, що, можливо, і створює різницю в дії кислот на ріст водоростей на початку

досліді.

В досліді з адипіною кислотою концентрація її в 500 мг/л також проявляє найбільшу стимулюючу дію на водорість. Із збільшенням вмісту кислоти в середовищі ріст водорості знижується, проте він все ж таки значно вищий, ніж у контролі.

Як на середовищі з щавлевою кислотою, так і на середовищі з адипіною кислотою ріст анкістродесма при концентраціях 500 і 800 мг/л після раптового підйому проходить рівномірно до кінця досліді. Ріст водорості на концентраціях щавлевої та адипінової кислот в 1000 мг/л та 2000 мг/л протікає інакше. На протязі 2—3 діб після раптового підйому водорість інтенсивно розвивається, після чого темп її росту знижується, приріст біомаси зменшується, клітини жовтіють, злипаються в грудочки, осідають на дно і гинуть. Ці явища свідчать про токсичність зазначених концентрацій кислот для водорості. Дані наших дослідів в деякій мірі збігаються з літературними, які свідчать про те, що нижчі дикарбонові кислоти в певних концентраціях стимулюють ріст вищих рослин, проростання пилку, збільшують їх продуктивність (Благовещенский, 1955; Петроченко, 1961; Землянухин, 1961; 1964; Кудрявцева, 1969). Слабкі концентрації дикарбонових кислот підвищують інтенсивність фізіологічних процесів, дихання, фотосинтез. Ці речовини сприяють підвищенню активності ферментів, що веде до більш інтенсивного протікання обміну речовин в організмі (Благовещенский, 1955). Надмір дикарбонових кислот в середовищі негативно впливає на пігментну систему рослинного організму, обмін речовин в ньому і призводить до його загибелі.

В ряді дослідів ми вивчали порівняльний ріст хлорели і сценедесма на середовищах з вмістом щавлевої та адипінової кислот в таких кількостях: 0 мг/л (контроль), 500, 800, 1000, 2000 мг/л. Результати дослідів показали, що ріст зазначених водоростей відбувається подібно до росту анкістродесма при тих же концентраціях. Слід лише відзначити, що в цих дослідіх чітко спостерігається видова специфіка водоростей у відношенні до згаданих кислот, що проявляється на довжині латентного періоду росту. Результати дослідів показали, що латентний період для хлорели становить 2—4 доби при вирощуванні її на середовищі з щавлевою кислотою і 7—8 діб — з адипіною кислотою. Для сценедесма тривалість цього періоду становить 7—8 діб при вирощуванні на обох кислотах. Така різниця в проявленні дії кислот на водорості, крім зазначеного вище, можливо, пов'язана з фізіологічними особливостями водоростей, які вивчалися в досліді, що цілком збігається з літературними даними (Минаева, 1965).

Дані щодо визначення продуктивності протококових водоростей (суха біомаса) при вирощуванні їх на середовищі з різними концентраціями щавлевої та адипінової кислот наведені в табл. 1.

Вплив різної концентрації шавлевої та адипінової кислот на нагромадження сухої біомаси протококових водоростей (за 14 діб)

№ проби	Концентрація кислот (мл/л)	Хлорела		Сценедесм		Анкістродесм	
		Кількість сухої біомаси (мл/л) при вирощуванні на кислотах					
		Адипінова	Щавлева	Адипінова	Щавлева	Адипінова	Щавлева
1	0	852,60±4,34	834,50±18,25	390,80±8,16	350,60±7,07	495,40±7,07	495,90±4,08
2	500	2097,10±5,74	1160,0±22,36	1841,80±31,62	948,00±7,07	1207,00±38,30	509,50±22,36
3	800	1876,50±97,98	1050,00±36,51	1649,00±22,36	641,00±4,07	916,00±5,77	427,60±7,07
4	1000	1510,00±22,36	1008,00±21,98	1117,30±12,88	600,00±11,53	881,00±26,13	374,30±91,27
5	2000	995,00±13,53	401,00±4,07	720,00±8,16	323,00±5,77	564,00±20,00	303,40±2,58

Таблиця 2

Динаміка вмісту шавлевої кислоти при вирощуванні на ньому протококових водоростей

№ проби	Концентрація кислот (мл/л)	Хлорела		Сценедесм		Анкістродесм	
		Кількість використаної кислоти (в %)					
		Через 7 діб	Через 14 діб	Через 7 діб	Через 14 діб	Через 7 діб	Через 14 діб
1	500	78,60±5,53	99,60±19,03	74,80±10,40	99,00±4,00	66,80±2,61	96,00±5,18
2	800	77,90±2,61	99,80±3,28	73,80±2,73	98,70±2,31	64,50±2,60	94,40±6,11
3	1000	77,10±2,93	98,90±2,35	71,70±3,24	98,00±6,24	60,10±0,57	93,20±1,63
4	2000	67,60±0,70	97,20±6,29	62,10±5,41	96,80±2,52	57,40±5,18	84,30±5,90

Із наведеної вище таблиці видно, що найвища продуктивність відмічається для хлорели. Ця водорість нагромаджує найбільшу масу як на середовищі з щавлевою, так і з адипіновою кислотами. Порівняно меншу біомасу нагромаджує сценедесм, а для анкістродесма відмічається найменша продуктивність. Наведені в табл. 1 дані також показують, що продуктивність усіх трьох видів водоростей, вирощених на адипіновій кислоті, значно вища, ніж на щавлевій.

В одній із серій дослідів вивчалась динаміка вмісту щавлевої кислоти в середовищі при вирощуванні на ньому протококових водоростей (табл. 2).

Із даних табл. 2 видно, що кількість щавлевої кислоти, яка використовується в середовищі альгологічно чистими культурами водорості, залежить від її початкової концентрації. Чим вища початкова концентрація кислоти в середовищі, тим менша її кількість використовується водоростями. Так, найменша кількість кислоти утилізується водоростями при її концентрації в 2000 мг/л. Це, очевидно, пов'язано з тим, що зазначена концентрація гальмує ріст водоростей. Найбільша кількість щавлевої кислоти використовується в середовищі, на якому вирощувалась хлорела. Середовище, на якому культивувався анкістродесм, містить найбільшу кількість невикористаної кислоти.

Наші дані підтверджують літературні відомості про те, що характер і ступінь поглинання або розкладання речовин за наявності водоростей залежить не тільки від умов культивування водоростей, але й від їх внутрішньовидової специфіки, обміну речовин і інших властивостей, характерних для кожного штаму. (Пиневич, Верзилин, Маслов, 1961; Яаска, 1964, 1965.)

Дані щодо продуктивності водоростей, вирощених при різних концентраціях щавлевої кислоти, перебувають у прямій залежності з даними утилізації кислоти в середовищі, на якому вирощуються альгологічно чисті культури водоростей. Порівнюючи їх, можна сказати, що чим більша кількість щавлевої кислоти утилізується в середовищі водоростями, тим вища їх продуктивність. Виходячи з цих даних, міржна відзначити, що вирощування хлорели на середовищах з різними концентраціями щавлевої кислоти сприяє найбільш активній утилізації цієї кислоти.

Щоб з'ясувати питання про участь протококових водоростей в процесах утилізації дикарбонових кислот, на середовищі з початковою концентрацією щавлевої кислоти 500 мг/л вирощувались альгологічно чиста культура анкістродесма, культура цієї ж водорості, частково очищена від бактерій, та комплекс супутніх бактерій, висіяних на МПА. Тривалість дослідів 8 діб.

Таблиця 3

## Ріст анкістродесма Брауна та комплексу супутніх бактерій на середовищі з шавлевою кислотою

Культури, внесені в середовище	Оптична густина суспензії водоростей		Кількість клітин водоростей в 1 мл середовища		рН середовища		Кількість бактерій в 1 мл середовища		Вміст шавлевої кислоти (мл/л)		% утилізації шавлевої кислоти
	на початку дослідження	в кінці дослідження	на початку дослідження	в кінці дослідження	на початку дослідження	в кінці дослідження	на початку дослідження	в кінці дослідження	на початку дослідження	в кінці дослідження	
Частково очищена від бактерій культура анкістродесма	0,25	1,39	$17,5 \cdot 10^5$	$14 \cdot 10^6$	5,5	7,0	435	$28 \cdot 10^6$	500	166,6	66,7
Альгологічно чиста культура анкістродесма	0,27	1,43	$21 \cdot 10^5$	$15 \cdot 10^6$	5,7	7,1	$17 \cdot 10^4$	$18 \cdot 10^7$	500	49,0	90,2
Комплекс супутніх бактерій	—	—	—	—	6,3	7,6	$40 \cdot 10^6$	$29 \cdot 10^8$	500	490,0	2,0

Дані одного з дослідів наведені в табл. 3. Як видно з цієї таблиці, через 8 діб у колбах з внесеними супутніми виділеними на МПА бактеріями вміст щавлевої кислоти майже не змінився (490 мг/л), тоді як у колбах з альгологічно чистою культурою анкістродесма Брауна концентрація кислот знизилась до 49 мг/л, тобто більш як у 10 разів, а в колбах з частково очищеною від бактерій культурою цієї водорості кількість щавлевої кислоти зменшилась до 166,7 мг/л—вміст її знизився втричі.

Таким чином, вирощування анкістродесма Брауна з комплексом супутніх бактерій на середовищі з щавлевою кислотою сприяє звільненню його від даної кислоти на 90,2%. Вирощування тим же методом і в тих же умовах ізольованого комплексу супутніх бактерій знижує вміст щавлевої кислоти на 2%.

При вирощуванні частково очищеної від бактерій культури водоростей утилізація кислоти здійснюється на 66,7%. Одержані дані свідчать про те, що водорості відіграють велику роль в утилізації щавлевої кислоти, засвоюючи, очевидно, її безпосередньо. Одержані нами дані щодо кращого росту водоростей в комплексі з супутніми бактеріями, ніж на частково бактеріально чистій культурі, узгоджуються з даними багатьох авторів (Кизсішапп, 1959; Владимірова; 1961; Владимірова и Базаитова, 1961; Рерберг и Воробьева, 1964; Максимова, 1966; Ленова, 1968, та ін.).

### Висновки

Внесення чистих щавлевої та адипінової кислот в концентраціях 500 мг/л, 800, 1000, 2000 мг/л в середовище для вирощування протококових водоростей створює рН 1—2, що призводить до загибелі культур водоростей. Нейтралізація кислого середовища 10%-ним розчином луку сприяє нормальному розвитку культур.

Тривалість латентного періоду росту водоростей залежить від виду водоростей та властивостей досліджуваних кислот. Для анкістродесма цей період триває 4 і 9 діб, для хлорели — 2-4 та 7-8 діб, для сценедесма — 7-8 діб при вирощуванні їх відповідно на щавлевій та адипіновій кислотах.

Щавлева кислота є менш токсичною для водоростей, ніж адипінова, що, можливо, залежить від довжини вуглеводного ланцюга в молекулах цих кислот.

Встановлено, що для росту водоростей оптимальною концентрацією обох кислот при умові їх наступної нейтралізації є 500 мг/л. Концентрації кислот 1000—2000 мг/л слід вважати токсичними для зазначених водоростей.

Продуктивність всіх досліджуваних видів водоростей, вирощених на середовищі з адипіновою кислотою, значно вища, ніж на щавлевій. Найвища продуктивність відмічається для хлорели.

Найбільша кількість щавлевої кислоти утилізується в середовищі, на якому вирощується

альгологічно чиста культура хлорели, найменша — при вирощуванні анкістродесма.

Попередніми дослідженнями встановлено, що щавлева кислота найкраще утилізується в середовищі, на якому сумісно вирощуються водорості і бактерії.

### Література

- Благовещенский А. В. Биогенные стимуляторы и биохимическая природа их действия. Бюлл. Гл. Бот. сада, 1955, 25: 221—229. — Владимирова М. Г. Динамика развития бактериальной микрофлоры при культивировании хлореллы. Микробиология, 1961, 30, 3: 431—435. — Владимирова М. Г. и Базаитова Л. В. Изучение развития *Chlorella pyrenoidosa* и бактерий группы *Pseudomonas* при их совместном выращивании. Микробиология, 1961, 30, 4: 543—560. — Догадина Т. В. Альгофлора карт полів фільтрації Безлюдівських очисних споруд. Матер. IV з'їзду УБТ, К-, 1969: 132—134. — Догадина Т. В. Альгофлора водоемов очистных сооружений и ее роль в очистке стоков. Автореф. канд. дисс., К., 1970, 17. — Землянухин А. М. Азотный обмен у растений, обработанных органическими кислотами. Тез. докл. Всесоюзн. совещ. по минеральному питанию, 1961; 113—116. — Землянухин А. М. Действие органических кислот на физиологические процессы и урожай. Вестн. с.-х. науки, 1964, 2: 26—32. — Иванов Н. Н. Методы физиологии и биохимии растений. Наука, 1935: 57—62. — Ильченко Н. И. Особенности альгофлоры стічних вод цукрових заводів. Матер. IV з'їзду УБТ, К-, 1969: 157—159. — Колесников Н. А. Роль органических кислот в углеводном обмене в одноклеточного зеленого организма хлореллы. М., 1966. 1—12. — Кудрявцева В. М. Действие дикарбоновых кислот на прорастание пыльцы тюльпанов *in vitro*. Изв. АН БССР. Серия биол., 1969, 3: 39—41. — Ленова Л. И. Исследование взаимоотношений представителей рода *Chlorella* с сопутствующими бактериями. Автореф. канд. дисс., М., 1968. — Максимов В. Н., Тапочка Д. Д. и Федоров В. Д. Зависимость влияния некоторых сахаров и органических кислот на урожай *Anacystis nidulans* от освещенности. Вестн. Моск. ун-та, Биол. почвовед., 1969, 3: 41—45. — Максимова И. В. Взаимоотношения водорослей с бактериями и другими микроорганизмами. Труды Моск. об-ва исп. прир., 1966, 24: 24—29. — Минеева Л. А. Использование различных органических соединений культурами *Chlorella vulgaris* и *Scenedesmus obliquus*. Микробиология, 1961, 30, 4: 586—592. — Наумова Р. П., Голованова Э. В. и Губернаторова В. А. Биохимическая очистка сточных вод, образующихся при производстве капролактама. Проектирование водоснабжения и канализации (техн. информ.), сб. 4, 1962: 16—23. — Паламар-Мордвинцева Г. М., Ступина В. В. та Резнік Б. І. Вирощування протококових водоростей на середовищі з циклогексанолом. Укр. бот. ж., 1972, 29, 1: 65—75. — Петроченко И. А. Физиология растений, 1961, 8, 6. — Пиневиц В. В., Верзилин Н. Н. и Маслов Ю. И. Влияние различных источников азота на рост и накопление массы у *Chlorella pyrenoidosa*. Вестн.

Ленингр. ун-та, 1961, 9: 16—25. — Птицына Э. И. Опыт очистки городских сточных вод в биологических прудах. Гидробиол. ж., 1966, 2, 6: 81—84. — Ренсон А. Н. Кислоты растений. Под ред. Д. Боккера и К. Барнера, 1968: 297—306. — Рерберг М. С. и Воробьева Т. И. Опыт выращивания протококковых водорослей на выделениях человека в стерильных и нестерильных условиях. В сб.: Управляемое культивирование микроводорослей, М., 1964: 124—131. — Сивко Т. Н. и Соколова Т. А. Массовое развитие планктонных водорослей при самоочищении сточных вод в биологических прудах. Микробиология, 1964, 33, 4: 699—704. — Сретенская Н. М. и Соколова Т. А. Состав и количественное развитие фитопланктона в биологических прудах. В сб.: Очистка сточных вод в биологических прудах. Минск, АН БССР, 1961: 102—112. — Стеблюк М. В. Роль альгофлоры в снижении бактериальных загрязнений городских сточных вод в процессе их биологической очистки. Автореф. канд. дисс., Днепропетровск. 1968, 17. — Строганов Н. С., Хоботьев В. Г., Кокин Д. А. и Капков В. И. Некоторые аспекты воздействия химизма среды на водоросли. Докл. совещ. по санитарной гидробиологии, МГУ, 1969. — Яска В. Влияние режима азотного питания на химический состав некоторых видов зеленых водорослей. Известия АН ЭССР, сер, биол., 1964, 13, 1: 33—40. — Яска В. Зависимость продуктивности и хим. состава некоторых штаммов зеленых водорослей от азотистого питания. Изв. АН ЭССР) серия биол., 1965, 14, 1: 49—55. — Bartsch A. F. Algae as a source of oxygen in waste treatment. Journ. Water Pollution Control Federation, 1961, 33, 3: 239—249. — Gaur A. G. Algae culture in organic wastes. Proc. Nat. Acad. of Sci., 1965, 35, 3: 370—372. — Lakshminarayana J. S. S. and Paraferran M. Oxidation pond effluents and their role in land fertility. Proc, Nat. Acad. of Sei., 1965, 35, 3: 373—381. — Oswald W. and Golueke C. G. Biological Transformation of solar Energy. Advances in applied Microbiol. 1960, 2: 223—264. — Buschmann G. Beitrage zur Microbiologie der *Chlorella*. Biol. Zbl., 1959, 75, 3. 4:129—149. — Stone A. R. and Abott W E. Microscopic Green Organisms as Agents of Sewage Purification control Federation, 1958, 22, 10: 1378.

Інститут ботаніки АН УРСР,

Надійшло 17. V 1971 р.

відділ альгології

## APPLICATION OF PROTOCOCCACEAE TO PURIFICATION OF MEDIUM FROM DICARBOXYLIC ACIDS

G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA, V. V. STUPINA and B. I. REZNIK

### Summary

The growth, development and productivity of Protococcaceae — *Ankistrodesmus braunii* Brunth, *Chlorella pyrenoidosa* Chick, *Scenedesmus quadricauda* (Turp.) Breb. were studied as affected by oxalic and adipinic acids — components of caprolactam production wastes. It is



established that the acid concentrations under study (500 mg/l, 800 mg/l, 1000 mg/l, 2000 mg/l) creates an acidic reaction of the medium, that evokes the culture death.

Neutralization of the medium with alkali solution favours development of the algae. It is found that the mentioned acid concentrations after their neutralization inhibit the alga development in the first days of the experiment, that affects duration of the latent period of plant growth which depends on the alga species as well as on the nature of the acid under study. The 500 mg/l concentration of both acids is established to be optimal for growth. Acid concentrations of 1000—2000 mg/l, should be considered as toxic for the algae under study. The experiments proved that productivity of the algae grown on the medium with adipinic acid is higher than of those in the medium with oxalic one. It is established tentatively that oxalic acid is utilized best of all in the medium where algae and bacteria are grown simultaneously.

**Паламар-Мордвинцева Г.М., Ступина В.В. Вплив надосадової рідини культури *Ankistrodesmus braunii* Brunnth. на розвиток деяких дикорослих видів водоростей у стічній воді Чернігівського комбінату хімічного волокна // Укр. ботан. журн. – 1972. – 29, №3. – С. 294-299.**

При проведенні дослідів у непроточних біологічних ставках з метою очищення стічної води підприємств штучного волокна з допомогою культури водоростей ми спостерігали цікаве явище індукованого розвитку дикорослих водоростей (1969). Після внесення культури водоростей у біологічний ставок виникало масове «цвітіння» одного або двох видів дикорослих водоростей. Ми зробили припущення, що наведений розвиток дикорослих видів виникає під впливом фізіологічно активних речовин, які нагромаджуються в культуральному середовищі внаслідок життєдіяльності *Ankistrodesmus braunii* Brunnth. Для перевірки зробленого припущення були проведені спеціальні досліді, наслідки яких описуються в даній статті. Досліді провадились у лабораторних умовах протягом 1968—1969 р.

#### **Матеріал та методика досліджень**

У дослідях використовувалась надосадова рідина після вирощування анкістродесма Брауна на мінеральному середовищі «АВ» (Паламар-Мордвинцева, 1968) і на стічній рідині, що надходить до очисних споруд Чернігівського хімічного комбінату. Надосадову рідину одержували шляхом відокремлення водорості центрифугуванням при 20 тис. обертів на хвилину протягом 20 хвилин. Одержана в такий спосіб надосадова рідина використовувалась у дослідях в кількостях від 2 до 50 мл/л.

Для однієї серії дослідів брали водорості, зібрані в ставку Палладіна (в околицях м. Києва) та вирощені в лабораторії. Для цього в листопаді 1967 р. в ставку Палладіна була відібрана середня проба води об'ємом 5 л. Зібрана вода була розлита в літрові простерилізовані колби, які герметично закривалися гумовими балончиками і поміщались на денне світло при кімнатній температурі. Через 2,5 місяця в колбах розвинулись водорості: хлорела (*Chlorella pyrenoidosa* Chick.), едогоніум (*Oedogonium* sp.) і осцилаторія (*Oscillatoria* sp.). Вирощені в такий спосіб водорості вживались для виявлення впливу надосадової рідини культури анкістродесма Брауна на їх ріст і розвиток. За культурне середовище в дослідях було взято стічну воду Чернігівського хімічного комбінату (середовище Р). У всіх інших дослідях використовувалась натуральна стічна рідина, куди водорості штучно не вносились. Спостереження за ростом водорості вели, підраховуючи кількість клітин у камері Горяєва, а також визначаючи оптичну густину на нефелометрі (ФЕК-52 з зеленим світлофільтром). Дослідні колби поміщались на установку, де вони штучно освітлювались люмінісцентними лампами ДС-30 (загальна освітлюванність 10000 лк). Кожний дослід повторювався тричі. Результати дослідів статистично оброблялися за П. Ф. Рокицьким (1967).

## Досліди та їх обговорення

У першій серії дослідів використовувалася надосадова рідина анкістродесма Брауна, вирощуваного на протязі 7 днів на мінеральному середовищі в таких кількостях: 2 мл/л, 6, 12, 24 і 50 мл/л. Стічну воду розливали у півлітрові круглі плоскодонні колби і інокулювали дикоростучими видами водоростей (до 1 л стічної рідини додавали 100 мл суспензії з водоростей). Як контроль використовувалася стічна вода, інокульована водоростями, але без додавання надосадової рідини. Досліди тривали 10 днів. Через добу після постановки досліду в колбах, куди було внесено по 2 мл надосадової рідини, водорості почали нормально розвиватись; збільшилась кількість клітин хлорели, а також пінулярії (*Pinnularia sp.*) і сценедесма [*Scenedesmus quadricauda* (Lagerh.) Chod.]. Переважали клітини хлорели та сценедесма. В інших варіантах досліду і в контролі ніяких змін за цей час не відбулося. На шосту добу стічна рідина у всіх колбах також помітно позеленіла. Мікроскопічний перегляд колб показав, що у всіх варіантах досліду розвинулись ті ж самі водорості — хлорела, пінулярія і сценедесм. Підрахунок кількості клітин і статистична обробка одержаних даних (табл. 1) показали, що найкращий поділ клітин піддослідних водоростей відбувається в колбах, куди внесено 2 мл/л надосадової рідини (значення  $i$  в даному випадку найбільше). Із збільшенням кількості надосадової рідини (від 6 до 24 мл/л) кількість клітин піддослідних водоростей в порівнянні з попереднім варіантом зменшується, а порівняно до контролю — збільшується. Проте достовірна різниця між дослідом і контролем спостерігається не в усіх зазначених варіантах. Так, у варіанті з 12 мл надосадової рідини кількість клітин хлорели достовірно не відрізняється від контролю. Те ж саме відмічається для сценедесма при внесенні (6 мл/л) надосадової рідини і для *Pinnularia* при 6 і 12 мл/л. Тому про якусь певну закономірність в цих межах говорити не можна. Найменша кількість клітин розвивається у варіанті, де використовується 50 мл/л надосадової рідини. Ця кількість рідини гальмує розвиток водоростей, які розвиваються в стічній воді, що статистично достовірно для всіх видів ( $t_{\text{факт.}} > t_{\text{табл.}}$ ). Слід підкреслити, що в усіх колбах розвивались водорості (пінулярія і сценедесм), які штучно не вносились в стічну рідину. Очевидно, ці водорості знаходились у стічній рідині, яку ми використали в дослідях.

В той же час *Oscillatoria sp.* і *Oedogonium sp.*, які були спочатку засіяні у всі колби, розвивались лише в контрольних колбах. Отже, в дослідних колбах розвивались тільки протококові і діатомові водорості.

В наступній серії дослідів використовувалася надосадова рідина анкістродесма Брауна, вирощеного на стічній рідині, протягом 7 днів. Оскільки в описаних вище дослідях використовувалась надосадова рідина анкістродесма, вирощеного на

мінеральному поживному середовищі, у нас виникло припущення, що явища, які ми спостерігали в перших дослідах, могли виникнути внаслідок внесення в стічну рідину залишків додаткових поживних речовин з невикористаного анкїстродесмом мінерального середовища.

**Кількість клітин водоростей у стічній воді на шосту добу досліду після додавання різної кількості надосадової рідини з культури анкїстродесма Брауна (*Ankistrodesmus braunii* Brunth.)**

Кількість надосадової рідини з культури анкїстро-	Кількість клітин піддослідних водоростей (млн./мл)								
	<i>Chlorella pyrenoidosa</i> Chick.			<i>Scenedesmus quadricauda</i> (Lagerh.) Chod.			<i>Pinnularia</i> sp.		
	X	Sx	t	X	Sx	t	X	Sx	t
0	628	± 4,07		350	± 8,16		100	±10,39	
2	1051	±18,25	22,61	524	± 8,16	15,01	250	±1,29	14,34
6	854	±14,14	15,34	481	±26,46	1,41	150	±10,00	3,47
12	856	±82,64	2,75	470	± 8,16	10,39	150	±17,32	2,47
24	870	±32,56	7,35	470	± 8,16	10,39	150	±17,89	2,42
50	496	± 7,07	16,18	265	± 7,53	7,65	20	±1,15	7,65

Примітка:  $n-2=4$ ;  $t_{0,05}=2,78$ .

В цих наших дослідах як культуральне середовище для анкїстродесма використовувалась також стічна вода. На цей раз ми штучно не вносили водорості в колби, вважаючи, що в самій стічній рідині, яку ми відібрали на очисних спорудах Чернігівського комбінату перед початком досліду, є окремі екземпляри водоростей. Надосадову рідину вносили в таких дозах: 0 мл/л (контроль), 0,5 мл/л, 1 мл/л, 2 мл/л, 3 мл/л, 4 мл/л, 5 мл/л, 8 мл/л і 10 мл/л. Спостереження показали, що на п'яту добу рідина у всіх дослідних колбах позеленіла. Мікроскопічний перегляд проб показав, що в них розвинулись *Pinnularia* sp., *Chlorella pyrenoidosa* і *Chlamydomonas ehrenbergii*. Підрахунок клітин і вимірювання оптичної густини показали, що найбільша кількість клітин різних водоростей відмічалась у колбах, куди вносилося 10 мл надосадової рідини. На шосту добу відмічався початок розвитку тих же самих водоростей і в контролі.

Отже, в даному випадку вплив додаткових поживних речовин на розвиток дикорослих видів водоростей виключався. Проте ми знову спостерігали вплив надосадової рідини на розвиток дикорослих водоростей. Найбільш ефективною дозою надосадової рідини в

даному випадку була 10 *мл/л*. Можна припустити, що водорість анкістродесм Брауна внаслідок своєї життєдіяльності виділяє в навколишнє середовище особливі фізіологічно активні речовини, які в невеликих дозах стимулюють розвиток інших видів водоростей.

У зв'язку з цим в наступних дослідках ми вирішили перевірити, чи залежить активність надосадової рідини культури анкістродесма від умов його культивування (наприклад від віку культури).

В наведеній нижче серії дослідів використовували надосадову рідину, одержану після 40-денного вирощування анкістродесма на мінеральному поживному середовищі. В стічну воду вносилися такі кількості надосадової рідини: 0 (контроль), 2, 6, 12, 24 і 50 *мл/л*. Спостереження показали, що протягом п'яти діб у всіх варіантах дослідів водорість не розвивалась. На шосту добу відмічалось позеленіння стічної рідини в контролі. Мікроскопічний аналіз показав, що в контрольних колбах розвинулись хламідомонада (*Chlamydomonas* sp.), пінулярія, хлорела і сценедесм. На сьому добу стічна рідинка позеленіла у всіх варіантах дослідів. При мікроскопічному перегляді проб з усіх колб було відзначено, що в них розвинулись ті ж самі водорості, що й у контролі, але в значно менших кількостях. Дані про оптичну густину суспензії піддослідних водоростей, що розвинулись в стічній воді після внесення надосадової рідини, представлені в табл. 2.

Як бачимо, в даному випадку відзначається пригнічення розвитку водоростей в стічній воді під впливом надосадової рідини 40-денної культури анкістродесма, що також статистично достовірно ( $t_{\text{факт.}} > t_{\text{табл.}}$ ). Можливо, при більш тривалому культивуванні анкістродесма Брауна в культуральному середовищі нагромаджуються такі речовини, що пригнічують розвиток інших видів водоростей, або ж просто підвищується концентрація фізіологічно активних речовин, які за малих концентрацій стимулюють, а при більших пригнічують розвиток водоростей.

У дальшому ми провели серію дослідів, у яких одночасно вивчався вплив концентрації поживного середовища і віку культури на активність надосадової рідини анкістродесма. В цій серії дослідів використовувалася стічна вода Чернігівського хімкомбінату, відібрана в різних точках очисних споруд в міру її надходження.

Стічна вода згаданого комбінату, проходячи через його очисні споруди, поступово збіднюється на поживні речовини. Найбільшу кількість поживних речовин містить стічна рідинка з решітки (Р) — БПК<sub>5</sub> — 500—600 *мг/л* O<sub>2</sub>, азот — 130 *мг/л*, фосфати — 4,9—5,2 *мг/л*; менше — стічна вода після другого відстійника (В) — БПК<sub>5</sub> — 50—60 *мг/л* O<sub>2</sub>, азот — 20 *мг/л*, фосфати 20—30 *мг/л*; нарешті, найменшу кількість поживних речовин мала стічна вода з біологічного ставка (БС) — БПК<sub>5</sub> — 15—60 *мг/л* O<sub>2</sub>, азот — 20 *мг/л*,

Таблиця 2

## Розвиток водоростей на сьому добу при внесенні різних кількостей надосадової рідини анкістродесма Брауна

Кількість надосадової рідини (в мг/л) з культури анкістродесма																
0		2			6			12			24			50		
Оптична густина суспензії піддослідних водоростей за ФЕКом																
$\bar{x}$	$S \bar{x}$	$\bar{x}$	$S \bar{x}$	$t$	$\bar{x}$	$S \bar{x}$	$t$	$\bar{x}$	$S \bar{x}$	$t$	$\bar{x}$	$S \bar{x}$	$t$	$\bar{x}$	$S \bar{x}$	$t$
0,95	±0,05	0,25	±0,05	10,00	0,38	±0,02	10,55	0,38	±0,03	10,18	0,29	±0,05	9,29	0,20	±0,01	14,71

Примітка:  $n-2=4$ ; – середнє арифметичне; ;  $t_{0,05}=2,78$ .

Таблиця 3

## Вплив надосадової рідини анкістродесма Брауна з культур різного віку, вирощеного в різних умовах живлення, на розвиток піддослідних видів водоростей стічної води

Умови живлення анкістродесма для одержання надосадової рідини	Вік культури анкістродесма (діб)																	
	0			5			10			15			20			25		
	Оптична густина суспензії підослідних водоростей наприкінці дослідів																	
	$\bar{x}$	$S\bar{x}$	$\bar{x}$	$S\bar{x}$	$t$	$\bar{x}$	$S\bar{x}$	$t$	$\bar{x}$	$S\bar{x}$	$t$	$\bar{x}$	$S\bar{x}$	$t$	$\bar{x}$	$S\bar{x}$	$t$	
Середовище Р	0,90	±0,025	1,12	±0,065	3,28	1,22	±0,025	8,89	1,39	±0,029	12,88	1,40	±0,028	13,16	1,20	±0,045	5,78	
--- В	0,92	±0,018	0,79	±0,021	4,65	0,72	±0,016	8,33	0,98	±0,020	2,22	0,34	±0,045	11,83	0,44	±0,031	13,33	
--- БС	0,88	±0,014	0,32	±0,065	8,48	0,54	±0,026	11,72	0,39	±0,037	12,59	0,28	±0,026	9,65	0,24	±0,026	22,07	

Примітка: 0 – контроль (стічна вода без внесення надосадової рідини);  $n-2=4$ ; – середнє арифметичне; ;  $t_{0,05}=2,78$ .

фосфати — 3—4 мг/л.

Для дослідів надосадову рідину одержували після культивування анкістродесма на згаданих трьох водах протягом 5, 10, 15, 20 і 25 днів. У півлітрові колби із стічною рідиною, відібраною із решітки вносили по 10 мл надосадової рідини різного віку культури. Контролем була стічна рідина без внесення надосадової рідини. Зведені наслідки дослідів наведено в табл. 3

З таблиці видно, що початок розвитку водоростей в стічній воді, куди вносились надосадова рідина з культур різного віку, був різним залежно від того, на якому середовищі вирощувався анкістродесм Брауна. В перших дослідах при вирощуванні його на середовищі Р уже на третю добу було виявлено позеленіння стічної води в усіх дослідних колбах (крім контролю), що було зумовлено розвитком клітин хлорели, хламідомонади, сценедесма й пінулярії. В дальшому розвиток названих водоростей відбувався досить інтенсивно. Найбільший приріст біомаси водоростей відмічався в колбах, куди вносили надосадову рідину після 15—20-денного вирощування анкістродесма, на середовищі Р (значення  $t$  найбільше).

У наступних дослідах при додаванні надосадової рідини після вирощування анкістродесма на середовищі В у дослідних колбах почався розвиток водоростей лише на п'яту добу. Розвивались ті ж самі водорості. Найбільший приріст біомаси водоростей відмічався в контрольних колбах та в колбах, куди вносили надосадову рідину після 15-денного вирощування анкістродесма. Проте в останньому випадку різниця між дослідом і контролем не достовірна ( $t = 2,22$ ), отже, внесення надосадової рідини з культури анкістродесма, вирощеної на середовищі В, гальмує розвиток піддослідних водоростей.

В третій серії дослідів використовувалась надосадова рідина, одержана після вирощування анкістродесма на середовищі БС. Спостереження показали, що клітини хлорели, хламідомонади і сценедесма з'являються в стічній воді в контролі і в дослідних колбах одночасно на шосту добу. При цьому більший приріст клітин спостерігався в контрольних колбах порівняно з дослідними, що статистично достовірно ( $t_{\text{факт.}} > t_{\text{табл.}}$ ). Це говорить у даному випадку про значний пригнічуючий вплив надосадової рідини. Порівняльний аналіз даних, одержаних в описаних вище дослідах, показав, що стимулюючий вплив на інші водорості проявляє надосадова рідина з культури анкістродесма, вирощеного на середовищі з високою концентрацією поживних речовин. Чим гірші умови живлення при вирощуванні анкістродесма, тим більш негативний вплив виявляє його надосадова рідина на інші водорості.

На основі проведених нами дослідів можна зробити висновок, що водорість



*Ankistrodesmus braunii* Brunth в процесі життєдіяльності виділяє в навколишнє середовище фізіологічно активні речовини, які здатні стимулювати або пригнічувати розвиток інших водоростей.

Внесення надосадової рідини, одержаної після вирощування анкістродесма Брауна, в певних умовах стимулює розвиток протококових, діатомових і вольвоксових водоростей. Стимулюючий або пригнічуючий вплив надосадової рідини залежить від внесеної дози і від умов вирощування анкістродесма (вік культури, умови живлення).

Наші дані не розходяться з літературними, які говорять про те, що водорості в процесі своєї життєдіяльності виділяють особливі речовини, які проявляють негативний або позитивний вплив на інші організми в навколишньому середовищі (Merzu. Zeuhphening, 1962; Hart a. Golucke, 1965; Горюнова, 1944, 1948, 1951, 1966; Заварзина, 1955, 1959; Максимова и Пименова, 1966, 1967; Пименова, Максимова, 1963; Сиренко и др., 1968; Тульчинская и др., 1968; Ермолович и др., 1968).

### Література

Горюнова С. В. Выделение органических веществ в окружающую среду живыми клетками водорослей. — В кн.: Реф. научн.-иссл. работ за 1944 год. Отд. биол. наук М.—Л., 1945: 67. — Горюнова С. В. Прижизненные выделения растительных кислот в окружающую водную среду сине-зеленою водорослью *Oscillatoria*. ДАН СССР, 1948, 60, 8: 1409—1411. — Горюнова С. В. Роль водорослей в обогащении водоемов растворимыми органическими веществами. Автореф. докт. дисс., М., 1951. — Горюнова С. В. Прижизненные выделения водорослей, их физиологическая роль и влияние на общий режим водоемов. Гидробиол. ж., 1966, 2, 4. — Ермолович Л. П., Тамбиев А. Х., Телитченко М. И. и Чернышов В. И. Изучение летучих метаболитов актиномицетов и сине-зеленых водорослей с помощью газовой хроматографии, масс-спектрофотометром электролюминесценции и реакции на них пресноводных рыб. Тез. докл. симп. «Летучие биол. активы, соед. биогенного происхождения», М., 1968. — Заварзина Н. Б. Изучение причин, влияющих стимулирующим или задерживающим образом на развитие фитопланктона. Труды Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 1955, 6: 104—109. — Заварзина Н. Б. О веществах, тормозящих развитие *Scenedesmus quadricauda*. Труды Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 1959, 9: 195—205. Максимова И. В. и Пименова М. Н. Природа органических соединений, выделяемых в среду растущими культурами зеленых водорослей. Микробиология, 1966, 35, 4. — Максимова И. В. и Пименова М. Н. Выделение органических веществ зелеными водорослями. Научн. докл. высшей школы, 1967. — Паламар-Мордвинцева Г.М. Потреба анкістродесмуса Брауна (*Ankistrodesmus*

*braunii* Brunnth.) в залізі. Укр. бот. ж., 1968, 25, 1. — Паламар-Мордвинцева Г.М. та Ступина В. В. Явище індукованого розвитку водоростей в біологічних ставках. Укр. бот. журн., 1969, 26, 6. — Пименова М. Н. и Максимова И. В. Накопление органического вещества в автотрофных культурах водорослей. Труды Московск. об-ва исп. прир., 1963, 24. — Сиренко Л. А., Сакевич А.И., Арндарчук В. В. и Корецкая В. Н. Выделения водорослей и их роль в формировании водных биоценозов. Тез. докл. симп. «Летучие биол. активи. соед. биогенного происхождения», М., 1968. — Тульчинская В. П., Житецкая Л. Я., Кононенко Н.И., Моисеева Л. В. и Берендеева Л. Л. Водные микроорганизмы — продуценты биологически активных веществ. Тез. докл. симп. «Летучие биол. активи, соед. биогенного происхождения», М., 1968. — Hart S.A. a. Golucke C. G. Production Algal in Lagoons. Transaction of the ASAE, 1965, 8, 1. — Merz R.S., Zeuhphening G. a. Klim a J. K. Chromatographie Assay of Extracellular Products of Algal Metabolism. Water Pollution Control Federation Journ, 1962, 34, 2.

**EFFECT OF SUPERNATANT FLUID OF THE *ANKISTRODESMUS BRAUNII* BRUNNTH CULTURE ON DEVELOPMENT OF ALGAE IN WASTE WATERS OF THE CHERNIGOV GROUP OF ENTERPRISES OF CHEMICAL FIBRE**

**G.M. PALAMAR-MORDVINTSEVA and V.V. STUPINA**

**S u m m a r y**

The effect of supernatant fluid of the *Ankistrodesmus braunii* Brunnth culture on development of algae in waste waters of the Chernigov group of enterprises of chemical fibre was studied under laboratory conditions. On the basis of the experiments a conclusion is made that the alga under study excretes into the environment peculiar, physiologically active substances which in small doses stimulate development of wild species of *Chlorella*, *Scenedesmus*, *Pinnularia* and *Chlamydomonas*. The stimulating and inhibiting effect of the supernatant fluid of the *Ankistrodesmus* culture is established to depend on the supernatant fluid dose introduced into the medium and *Ankistrodesmus* growth conditions (age and nutrient conditions of the culture).

*Паламар-Мордвинцева Г.М., Водоп'ян Н.С., Гурко Л.М. Вплив фільтратів культур *Ankistrodesmus braunii* Brunth. і *Scenedesmus quadricauda* (Lagerh.) Chod. на ріст і розвиток *Chlamydomonas eugametes* Moewus // Укр.ботан. журн. – 1972. – 29, №5. – С. 565-569.*

В нашій статті подано наслідки досліджень, які ми визнали за доцільне провести, коли зіткнулися з явищем індукованого розвитку дикорослих видів водоростей у біологічних ставках (Паламар-Мордвинцева та Ступина, 1969).

Індукований розвиток хламідомонади в біологічних ставках виникав під впливом внесеної суспензії *Ankistrodesmus braunii* Brunth. Було вирішено провести лабораторні досліді з метою вивчення впливу фільтратів анкістродесма та сценедесма на культуру *Chlamydomonas eugametes* Moewus. Досліді провадилися протягом 1970 року.

#### Матеріал та методика досліджень

Об'єктом наших досліджень були фільтрати культур протококових водоростей *Ankistrodesmus braunii* Brunth. (шт. № 1, виділений з околиць м. Києва) та *Scenedesmus quadricauda* (Lagerh.) Chod. (шт. № 449, одержаний з Біологічного інституту Ленінградського університету) одно-, дво- і чотиритижневого віку, а також клітини *Chlamydomonas eugametes* Moewus (шт. № 449, одержаний з Ленінградського університету) триденного віку. Протококові водорості вирощували на середовищі Тамія. Хламідомонаду — на середовищі № 6 такого складу:  $K_2HPO_4$  — 200 мг/л,  $MgSO_4 \cdot 7H_2O$  — 200 мг/л,  $KNO_3$  — 1 г/л,  $CaCl_2$  — 150 мг/л,  $NaHCO_3$  — 200 мг/л, розчин мікроелементів — 1 мг/л, рН — 7,0. Усі водорості культивували при штучному освітленні лампами ЛДУ-40 при температурі 25—30°. Клітини анкістродесма і сценедесма відділяли від рідкої фази шляхом центрифугування і додаткового фільтрування через паперові обеззолені фільтри (з синьою стрічкою, складені разом в п'ять шарів). Відсутність клітин у фільтраті перевіряли під мікроскопом. Для дослідів брали плоскодонні колби, наповнені по 250 мл середовища № 6, в які додавали фільтрати анкістродесма або сценедесма певного віку в кількості від 2 до 50 мл/л. Оередовище засівали клітинами хламідомонади так, щоб їх кількість в 1 мм<sup>3</sup> не перевищувала 50—60 клітин. Спостереження за

дослідами тривало протягом 10 днів. Кожен дослід повторювався 2—4 рази. Густину культури визначали на нефелометрі з зеленим світлофільтром на третій, сьомий і десятий день. Всього було проведено 24 досліди. Матеріали дослідів статистично опрацьовані.

При додаванні до основного поживного середовища фільтрату одностижневої культури *Ankistrodesmus braunii* кількість клітин хламідомонади збільшувалася із збільшенням кількості внесеного фільтрату. Особливо позитивний вплив цього фільтрату на темпи росту *Chlamydomonas* був помітним у варіантах з додаванням 25 та 50 мл його.

Так, дані чотирьох дослідів показують, що при додаванні до основного поживного середовища 25 мл фільтрату одностижневої культури анкістродесма через тридні кількість клітин хламідомонади в цих варіантах була в 1,4 раза ( $S_x = \pm 0,2216$ ) більша, ніж у контролі, через тиждень — в 1,8 раза ( $S_x = \pm 0,3451$ ), а через 10 днів — в 1,5 раза ( $S_x = \pm 0,0707$ ) перевищувала контроль.

При додаванні 50 мл цього фільтрату до основного поживного середовища кількість клітин в цих варіантах в порівнянні з контролем була вища відповідно в 1,8 раза ( $S_x = \pm 0,0911$ ), 2,1 ( $S_x = \pm 0,5553$ ) та 1,5 раза ( $S_x = \pm 0,3453$ ).

При додаванні до основного поживного середовища фільтрату одностижневої культури *Scenedesmus quadricauda* густина культури хламідомонади теж збільшувалась зі збільшенням кількості внесеного фільтрату. Результати чотирьох таких дослідів показують, що через три дні; після інокуляції густина клітин *Chlamydomonas eugametes* у варіантах з додаванням 25 і 50 мл фільтрату одностижневої культури сценедесма була відповідно в 1,8 ( $S_x = \pm 0,4915$ ) і 2,2 ( $S_x = \pm 0,05$ ) раза вища, ніж у контролі. Через тиждень у тих самих варіантах вона була вища, ніж у контролі, відповідно в 2,1 ( $S_x = \pm 0,3317$ ) і 2,3 ( $S_x = \pm 0,4528$ ) раза, а через 10 днів — в 1,6 ( $S_x = \pm 0,2693$ ) і 2,2 ( $S_x = \pm 0,4690$ ) раза.

Нічим істотним не відрізнялася дія фільтратів двостижневих культур анкістродесма та сценедесма на темп розмноження клітин хламідомонади від дії на них одностижневих фільтратів культур згаданих вище водоростей: при додаванні 25 мл фільтрату двостижневої культури *Ankistrodesmus braunii* кількість клітин хламідомонади через 3, 7 та

10 днів була вища, ніж у контролі, відповідно в 1,4 ( $S_x = \pm 0,2966$ ), 1,7 ( $S_x = \pm 0,3507$ ) та 1,2 ( $S_x = \pm 0,2345$ ) рази. При додаванні 50 мл цього фільтрату — відповідно в 1,6 ( $S_x = \pm 0,2915$ ), 1,8 ( $S_x = \pm 0,4278$ ) та 1,4 ( $S_x = \pm 0,1517$ ) рази (дані обробки трьох аналогічних дослідів). При додаванні 25 мл фільтрату двотижневої культури *Scenedesmus quadricauda* через 3, 7 та 10 днів після інокуляції густина клітин хламідомонади в цих варіантах була вища, ніж у контрольних, відповідно в 1,2 ( $S_x = \pm 0,2739$ ), 1,5 ( $S_x = \pm 0,1789$ ) та 1,3 ( $S_x = \pm 0,1517$ ) рази (дані обробки трьох дослідів). При додаванні 50 мл — відповідно в 1,3 ( $S_x = \pm 0,3209$ ), 1,9 ( $S_x = \pm 0,3493$ ) та 1,4 ( $S_x = \pm 0,1732$ ) рази більша, ніж у контрольних варіантах (дані обробки трьох аналогічних дослідів).

Найбільша густина клітин хламідомонади в порівнянні з контролем спостерігалася на сьомий день з моменту постановки дослідів. На десятий день кількість клітин хламідомонади у всіх варіантах з внесенням фільтратів протококових водоростей починала наближатися до такої в контрольних варіантах.

Фільтрат чотиритижневої культури *Ankistrodesmus braunii* продовжував стимулювати ріст клітин хламідомонади.

Дещо іншу картину відзначено при дії фільтрату чотиритижневої культури *Scenedesmus quadricauda*: із збільшенням кількості цього фільтрату спостерігалось деяке зменшення густини культури хламідомонади і при додаванні до основного поживного середовища 25 та 50 мл фільтрату культури цієї водорості через 3—7 днів після інокулювання, густина культури хламідомонади була відповідно в 1,2 ( $S_x = 0$ ) та в 1,3 ( $S_x = \pm 0,1$ ) і 1,15 ( $S_x = \pm 0,1589$ ) рази менша, ніж у контролі. Наприкінці дослідів густина культури у всіх варіантах з додаванням фільтрату була така сама, як і густина її у контрольному варіанті.

Цікавий результат одержано при дослідженні темпів росту хламідомонади, посіяної на чистих фільтратах однотижневих культур анкістродесма або сценедесма та на поживному середовищі, розведеному наполовину фільтратами цих водоростей. За контроль було основне поживне середовище без додавання згаданих вище фільтратів.

На наступний день після посіву хламідомонади у всіх дослідних колбах змінився колір середовища (він став яскраво-зеленим) внаслідок бурхливого розвитку клітин водорості. В той же час рідина у контрольних колбах лишалася без будь-яких зовнішніх змін. Найбільша густина клітин була в середовищі, розведеному фільтратом анкістродесма (в 17,8 раза вища, ніж у контролі) .

В середовищі, розведеному фільтратом сценедесма, густина клітин хламідомонади перевищувала контрольну в 16,2 раза.

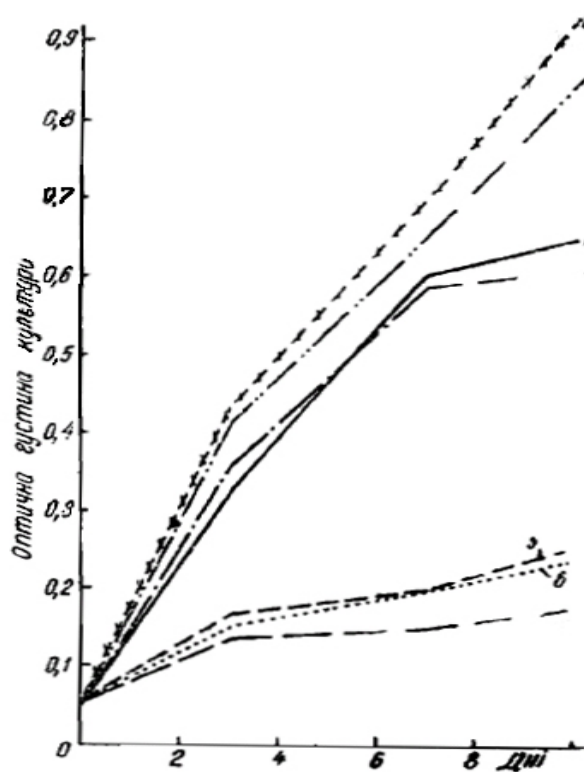
Через декілька днів клітини хламідомонади в контрольних колбах загинули, очевидно, через дуже малу дозу інокуляту (близько 15 клітин в  $1 \text{ м.м}^3$ ). В той же час хламідомонада у всіх дослідних колбах продовжувала розвиватись, і кількість її клітин збільшувалась на протязі 10 днів.

Оскільки анкістродесм і сценедесм ми вирощували на середовищі Тамія, а потім фільтрати цих культур додавали до середовища № 6, в яке висівали клітини хламідомонади, виникло питання, чи не відіграють основну роль в прискоренні темпів росту хламідомонади в дослідних варіантах порівняно з контролем ті додаткові поживні речовини, які вносяться в розчин разом зі згаданими фільтратами. Для перевірки цього припущення було поставлено ще два досліди, де посів клітин хламідомонади провадили не тільки на середовищі № 6, але і на середовищі Тамія. Брало середовища без додавання фільтратів і з додаванням фільтратів протококових водоростей однотижневого віку.

Як контроль використовувалось середовище № 6, до якого додавали середовище Тамія в тій самій кількості, що й фільтрати.

**Вплив фільтратів протококових водоростей на ріст клітин хламідомонади, посіяної на середовищі №6 та середовищі Тамія:**

1 – контроль (середовище №6+середовище Тамія); 2 – середовище №6+однотижневий фільтрат анкістродесма; 3 – середовище №6+однотижневий фільтрат сценедесма; 4 – середовище №6; 5 – середовище Тамія+однотижневий фільтрат анкістродесма; 6 – середовище Тамія+однотижневий фільтрат сценедесма; 7 – середовище Тамія.



Результати цих дослідів були однакові, а саме: *Chlamydomonas* розвивався набагато краще на середовищі № 6, ніж на середовищі Тамія (до 3,1—3,4 раза). При додаванні в обидва середовища фільтратів культур протококових водоростей стимуляція росту клітин хламідомонади на них була приблизно однаковою. При додаванні до середовища № 6 середовища Тамія відмічено також прискорення темпів росту клітин хламідомонади порівняно з темпами їх росту на чистому середовищі № 6. Проте вплив його на темп розмноження хламідомонади помітно слабший, ніж фільтратів культур протококових водоростей. Результати одного з цих дослідів представлено на графіку (рисунок).

Останні досліді вказують на те, що внесення додаткових поживних речовин, які містять в собі середовище Тамія і фільтрати протококових водоростей, в середовище № 6 з висіяними на ньому клітинами хламідомонади, безумовно, позитивно впливає на темп її росту. Однак, кращий ріст *Chlamydomonas*, відмічений при додаванні фільтратів у порівнянні з ростом при додаванні самого середовища Тамія, свідчить про те, що в

даному випадку діє ще додатковий фактор, який стимулює розвиток клітин хламідомонади. На користь цього припущення говорить і той факт, що обидва фільтрати однотижневих культур анкістродесма та сценедесма майже однаково збільшили кількість клітин хламідомонади, висіяної як на середовищі Тамія, так і на середовищі № 6, порівняно з контролем.

Той факт, що в попередніх досліджах ми спостерігали процес пригнічення клітин хламідомонади фільтратом чотиритижневої культури *Scenedesmus quadricauda*, теж підтверджує нашу думку про наявність поки ще невідомих нам виділень протококових водоростей, які містяться у фільтратах їх культур і які прискорюють або трохи гальмують процес розвитку *Chlamydomonas*. Та чи інша їх дія на клітини хламідомонади залежить, очевидно, від віку культур протококових водоростей та від кількості цих речовин у розчині.

Наші припущення про наявність у фільтратах культур анкістродесма та сценедесма певних речовин, що стимулюють або гальмують темп розвитку хламідомонади, знаходять деяке підтвердження і в пірацях інших дослідників. Так, дослідями Лефевра та Нісбета (Lefèvre et Nisbet, 1948) встановлено, що фільтрат 30-денної культури *Scenedesmus quadricauda* повністю гальмує розвиток *Pediastrum boryanum* Menegh. Вони назвали цю речовину «сценедесміном».

Роботи, які провадилися на протязі двох років на підмосковних озерах (Заварзіна, 1955) показали, що автолізат клітин *Scenedesmus quadricauda* прискорював розвиток деяких водоростей фітопланктону (причому майже в 5 разів), а розвиток *Scenedesmus* прискорювався під впливом продуктів виділення *Ankistrodesmus*.

При вивченні взаємовідносин різних видів протококових водоростей (Левина, 1964) було встановлено, що *Scenedesmus obliquus* Kütz. проявляє сильну альгостатичну дію у відношенні до всіх досліджуваних форм протококових водоростей. *Ankistrodesmus* також пригнічував всі види *Chlorella* Beijer та *Raphidium* Kütz., які використовувалися в досліджах.



## Література

Заварзина Н. Б. Изучение причин, влияющих с Отимулирующим или задерживающим образом на развитие фитопланктона. Труды Всесоюзн. гидробиол. об-ва, 1955, 6. — Левина Р. И. Взаимоотношения различных видов протококковых водорослей и их бактерицидное действие при совместном выращивании. Микробиология, 1964, 33, 1. — Паламар-Мордвинцева Г. М. та Ступина В. В. Вплив надосадової рідини культури *Ankistrodesmus braunii* Brunnth. на розвиток деяких дикоростучих видів. Укр. бот. журн., 1972, 29, 3. — Lefévre M. et Nisbet M. Sur la secretion par certaines espèces d'algues de substances inhibitrices d'autres espèces d'algues. Comptes rendus hebdomadaires des Séances de l'Académie des Sciences, 1948, 226.

**EFFECT OF ANKISTRODESMUS BRAUNII BRUNNTH.  
AND SCENEDESMUS QUADRICAUDA (LAGERH.) CHOD. CULTURE FILTRATES  
ON GROWTH AND DEVELOPMENT OF CHLAMYDOMONAS EUGAMETES  
MOEWUS**

**G. M. PALAMAR-MORDVINTSEVA, N. S. VODOPYAN and L. M. GURKO**

S u m m a r y

The growth and development of the *Chlamydomonas eugametes* Moewus under laboratory conditions were studied as affected with filtrates of the one-four week cultures of *Ankistrodesmus braunii* Brunnth. and *Scenedesmus quadricauda* (Lagerh.) Chod. The filtrates of the Protococcaceae cultures under study are established to have a positive effect on development rates of the *Chlamydomonas* cells, which might be connected with, the vital activity of the Protococcaceae themselves.

*Лукницкая А.Ф., Мордвинцева Г.М. К методике выделения клональных культур десмидиевых водорослей (пор. Desmidiales) // Ботан. журн. – 1979. – 64, №8. – С. 1137-1138.*

Описывается методика выделения клональных культур десмидиевых водорослей, относящихся к родам *Closterium*, *Cosmarium*, *Euastrjum*, *Micrasterias* и др., собранных в природных условиях.

Для изучения морфологической изменчивости десмидиевых водорослей, их таксономии, а также для исследования возможности индуцирования у них полового процесса и получения зигоспор, которые играют определенную положительную роль при разграничении таксонов десмидиевых водорослей, очень важно иметь клональные культуры этих водорослей. Необходимость иметь клональный материал вызывается еще и тем, что, как известно, среди десмидиевых водорослей имеются гомо- и гетероталлические виды и разновидности.

Обычно свежий материал рекомендуется собирать в солнечную погоду. Здесь же, на месте пробы по возможности просматриваются и при наличии клеток десмидиевых водорослей высеваются на жидкую питательную среду «soil-water», предложенную Старром (Starr, 1956), или среду Вариса (Waris, 1953).

Лучше выделять клоны водорослей в лаборатории из свежих проб, только что собранных в природных условиях, однако чаще всего в полевых условиях пробы десмидиевых водорослей приходится держать на искусственном питательном растворе до возвращения из экспедиции в лабораторию.

**Порядок выделения клеток следующий:**

а) если материал обильный, то из него берется капля на покровное стекло, просматривается под биноклем, с помощью препаровальных игл от других водорослей, в том числе и десмидиевых, отделяется нужный экземпляр, чтобы на стекле осталась только одна клетка того вида, который выделяется, затем покровное стекло накладывается на агар каплей вниз. Тушью отмечается место, где находится десмидиевая водоросль;

б) чаще получается так, что не всегда в поле зрения микроскопа попадают десмидиевые водоросли, т. е. материал не обилен. В этом случае проба выливается в чашку Петри и под бинокляром устанавливается частота встречаемости десмидиевых водорослей. Затем с помощью микрокапилляра отбирается под бинокляром нужная клетка и переносится на агар в стерильную чашку Петри; сверху выделенная клетка прикрывается стерильным покровным стеклом. В одну чашку Петри можно посеять таким образом до 5—7 клеток. Удобнее для этих целей использовать маленькие чашки Петри диаметром 50 мм;

в) далее в зависимости от чистоты растущего материала делают следующее. Если клеток после деления в чашке Петри на агаре стало 10 и более и они не заражены другими водорослями и грибами, то их можно пересеять в пробирку с небольшим количеством жидкой питательной среды. Для этого тонкой иглой вырезается кусочек агара и опускается в пробирку со стерильной жидкой средой. Недели через 2—4 полученный клон водоросли насчитывает обычно около 100 и более клеток в зависимости от видовой принадлежности водоросли. Если материал, выращенный на агаре, оказывается все же зараженным другими водорослями и грибами, то его необходимо попытаться освободить от них еще раз. Для этого водоросли на кусочке агара, вырезанном из чашки Петри, следует перенести в каплю питательного раствора, промыть и поместить одну из клеток десмидиевых водорослей в каплю питательной среды на приготовленное стерильное покровное стекло и положить на агар каплей вниз. Если в первый раз хорошо очистить каплю от других водорослей, то можно избежать дополнительных пересевов и чисток.

В большинстве случаев чистый клон получается сразу. Наблюдения можно проводить и над клонами, насчитывающими 50—100 клеток, не добиваясь еще получения целой популяции.

В настоящее время коллекция десмидиевых водорослей в лаборатории альгологии Ботанического института им. В. И. Комарова АН СССР насчитывает около 50 штаммов,

относящихся к родам *Closterium*, *Cosmarium*, *Micrasterias*, *Euastrum*, *Staurastrum*, *Pleurotaenium*, и в Институте ботаники им. Н. Г. Холодного АН УССР — около 40 штаммов, относящихся к родам *Closterium*, *Cosmarium*, *Staurastrum*.

### Литература

- Starr R. C. (1956). Culture collection of algae at Indiana University. *Lloydia*, 19, 3. — Waris H. (1953). The significance for Algae of chelating substances in the nutrient solutions. *Physiol. plantarum*, 6, 3.

**Теоретичні питання та історія науки**  
**Theoretical questions and history of science**



**Паламарь-Мордвинцева Г.М. К вопросу видообразования у эукариотических водорослей // Альгология. – 1991. – 1, №2. – С. 3-16.**

Критический анализ существующих взглядов на видообразование у эукариотических водорослей свидетельствует о том, что типы и способы видообразования у них довольно многообразны. По-видимому, преобладающее значение в видообразовании водорослей имеет микроэволюция как результат адаптивных преобразований, протекающих внутри вида. Некоторые авторы придают большое значение мутациям. Имеются сведения о скачкообразном изменении ключевых признаков, приведших не только к появлению новых видовых признаков, но и таксонов более высокого ранга. Кроме аллопатрического и симпатрического, у водорослей, очевидно, имеет место и неоформогенный тип видообразования, который включает полиплоидию, анеуплоидию, тератологию. Полиплоидия, возможно, является одним из важных изолирующих механизмов при симпатрическом видообразовании. Кроме генных мутаций у некоторых водорослей наблюдаются плазматические мутации, когда ядро не принимает участия в изменении признаков организма. Предстоит установить эволюционную роль плазматических мутаций в истории развития водорослей.

*Ключевые слова: видообразование, водоросли.*

Проблема видообразования у водорослей исследована недостаточно. Разработка ее имеет большое значение для решения вопросов систематики, установления родственных связей и происхождения отдельных групп водорослей.

Исследования в этом направлении в основном связаны с именами Р. Шода и Н.Н. Воронихина. Р. Шода придавал огромное значение мутациям. По его мнению, случайные изменения при делении ядра – единственная причина возникновения новых рас у низших водорослей. Проводя исследования с культурами одноклеточных зеленых водорослей, Р. Шода (Chodat, 1914) установил множество мелких видов, которые группируются вокруг определенного типа. Он считал, что количество мелких видов в природе безгранично. Принципиальной ошибкой взглядов Р. Шода является то, что он рассматривал мелкие мутации в отрыве от условий существования организма.

В противоположность взглядам Р. Шода, Н.Н. Воронихин (1946) рассматривал процессы видообразования в связи с экологическими и географическими факторами. С его точки зрения, виды возникают постепенно на основе мелких внутривидовых групп. «Влияния комбинаций факторов среды многообразны, также многообразны должны быть и ответные реакции вида. Дело отбора – выявить и удержать те или иные варианты и даже

комплексы их, более или менее приспособленные к средней влияния факторов среды, хотя бы на минимальной площади.» (Воронихин, 1946, с. 243).

Возникшие «варианты», по мнению Н.Н. Воронихина, должны некоторое время сосуществовать вместе, а далее на их основе, в процессе дивергенции, возникают новые разновидности. Следующим этапом видообразования является географическая изоляция «вариантов» в пределах морфологических границ вида и образование комплексов вариантов.

В.И. Полянский (1956) также придавал большое значение мутациям, не рассматривал их в тесной связи с условиями существования. Он считал, что роль мутаций у низших водорослей должна быть особенно велика в связи с особенностями организации и быстрыми темпами их размножения, благодаря чему даже единичные мутации могут закрепляться в потомстве. Поэтому по В.И. Полянскому (1956, с. 45) у низших водорослей начало нового вида может дать не только целая популяция, но и одна особь. В результате виды могут возникать в форме одного клона, который, заселив определенную территорию, превращается в реально существующий многоклональный вид. Изолирующим механизмом в таком случае В.И. Полянский считал физиологическую изоляцию (нескрещиваемость) у водорослей, которые размножаются половым путем (так же как и у высших растений).

В общих чертах взгляды М.М. Воронихина и В.И. Полянского отражают взгляды многих эволюционистов о типах видообразования.

Большинство современных биологов различают два типа видообразования: аллопатрическое и симпатрическое. Некоторые авторы считают, что типов видообразования значительно больше. Так, К.М. Завадский (1968) пришел к выводу о существовании еще четырех типов видообразования, отличающихся рядом существенных признаков: неоформогенный и микроаккумулятивный, синтезогенез и сегрегатогенез. Каждый из этих типов включает разные конкретные способы видообразования. В. Грант (1984) рассматривает восемь способов видообразования, из которых, по его мнению, одни известны, другие вероятны, но пока не установлены, а третьи, хотя и спекулятивны, но часто обсуждаются в текущей литературе. Не вдаваясь в подробности, перечислим их: 1) географическое; 2) квантовое; 3) аллопатрическое, связанное с самооплодотворением; 4) смежно-симпатрическое; 5) аллополиплоидное, хорошо известное у растений; 6) рекомбинационное и гибридное с сегрегацией внешних барьеров; 7) биотехнически-симпатрическое у самооплодотворяющихся организмов; 8) биотехнически-симпатрическое у свободно скрещиваемых организмов при действии дизруптивного отбора или ассортативного скрещивания. Рассмотрим наиболее известные и признанные способы.



Аллопатрическое видообразование включает два способа видообразования: географический и экологический. Его сущность состоит в том, что у организмов, имеющих половое размножение, новый вид развивается в том случае, когда популяция, географически обособленная от материнского вида, приобретает на протяжении всего периода изоляции такие признаки, которые благоприятствуют репродуктивной изоляции или гарантируют ее после разрушения внешних преград (Майр, 1968, с. 386). По Э. Майру (1968, с. 21) под изоляцией понимаются два явления: 1) разделение двух популяций природными барьерами и 2) поддержание генетической целостности вида с помощью изолирующих механизмов. Естественные преграды или барьеры определяют наличие разрывов между географическими изолятами. Для водорослей, обитающих в различных пресноводных водоемах, преградами для расселения служат участки суши, разделяющие водоемы. Население каждой реки или каждого речного бассейна представляет собой популяционную единицу, отделенную сушей от соседних единиц такого же рода. Озера для водных организмов – то же самое, что острова для организмов наземных. Кроме того, в каждом озере имеется архипелаг участков, пригодных для обитания тех или иных видов, причем каждый такой биотопический остров (например, скалистое побережье) отделен преградой (например, песчаным или илистым побережьем).

Изучение многочисленных описанных в литературе фактов изменчивости водорослей в природе и в культуре наводит на мысль о том, что географический способ видообразования широко распространен у водорослей, занимая значительное место в увеличении числа их видов на Земле (Teiling, 1947, 1956, 1957, 1967; Fritsch, 1953; Mix, 1965; Thomasson, 1965; Bourrelly, 1966; Rfizicka, 1966; Паламарь-Мордвинцева, 1970, 1973 а, б, 1980; Peterfi, 1972; Vidyavati, Nizam, 1972; Паламарь-Мордвинцева, Бурлакина, 1973; Bicudo, 1975; Hinode, 1975; Kirk, Cox, 1975; Gerrath, 1979, 1982; Lenzenweger, 1980; Kasai, Ischimura, 1986). Это подтверждается географической изменчивостью водорослей. Так, изменчивость длины клеток *Closterium striolatum* Ehr. (Desmidiaceae, Chlorophyta) в природных, географически изолированных популяциях свидетельствует о том, что степень отличия между отдельными популяциями по этому признаку может достигать почти видового уровня (Паламарь-Мордвинцева, 1973б, 1982, с. 150-160). Крайние популяции статистического ряда отличаются между собой по длине клеток настолько, что им можно было бы придать статус вида (рис. 1).

Исследованная изменчивость является, естественно, результатом адаптивных

превращений внутри вида в данный момент эволюции вследствие географической изоляции популяций и отражает отдельные шаги процесса микроэволюции. Постепенное возрастание величины отличий между популяциями можно рассматривать как отдельные ступени или стадии видообразования. Если расположить подразделения вида в иерархическую цепь, которая одновременно является моделью процесса видообразования (Niculescu, 1960; Завадский, 1968; Майр, 1968), то приведенный выше пример можно рассматривать как первый шаг, как одно из первых звеньев такой цепи.

Следующим шагом в процессе видообразования можно считать изменчивость тех же популяций по более стабильному признаку, такому как «ширина клетки». Анализ показал, что по этому признаку исследованные популяции разделяются на три четко обоснованные группы, каждая из которых представляет собой статистически достоверную группу, очерченную географически (Паламарь-Мордвинцева, 1982, с. 158, табл. 51-52, рис. 69). Каждую из них можно рассматривать как географическую расу или подвид, т. е. как следующий шаг на пути видообразования.

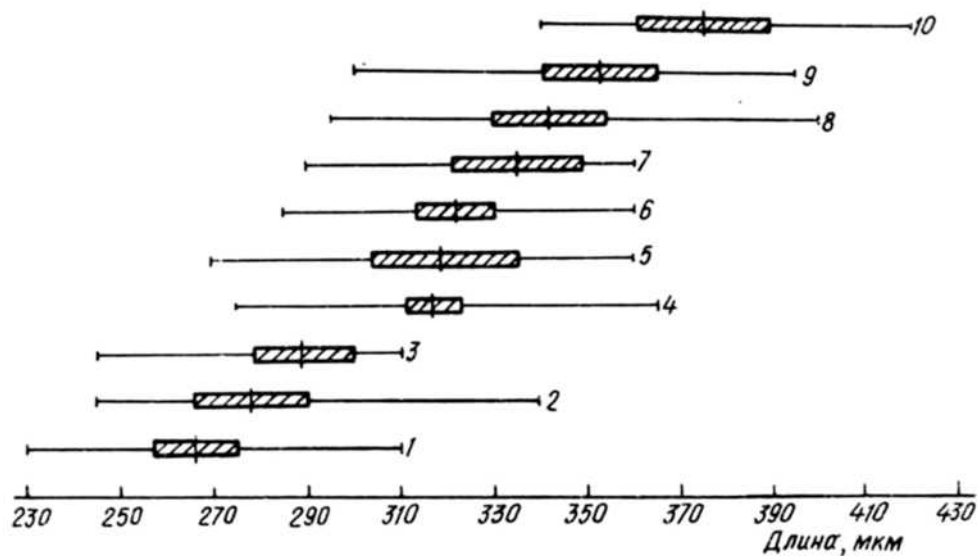


Рис. 1. Степень различия природных популяций *Closterium striolatum* Ehr. по признаку «длина клеток». Тонкие линии обозначают вариационные размахи, поперечные черточки – среднее арифметическое длины клеток ( $\bar{x}$ ), заштрихованные четырехугольники – доверительные границы.

Завершение процесса видообразования согласно биологической концепции вида, наступает тогда, когда между популяциями возникает барьер нескрещиваемости. Исследования природных популяций водорослей отдельных видов позволяют установить существование такого барьера. Так, значительные генетические отличия с явным барьером нескрещиваемости были установлены между популяциями рода **Closterium**. Из разных географических пунктов Восточной Азии (Япония, Корея,

Непал) исследовались популяции видового комплекса *Closterium peracerosum* – *strigosum* – *littorale* (Ischimura, Watanabe, 1976). Полученные в культуре клоны из этих популяций подвергались искусственному скрещиванию. Поскольку исследовались популяции трех разных видов, можно было бы ожидать, что будет получено по крайней мере не менее трех групп репродуктивно изолированных популяций. Однако были выявлены не три, а шесть биологически дифференцированных, нескрещивающихся между собой популяций, которые оказались не только репродуктивно изолированными, но и географически ограниченными.

Исследования двух близкородственных групп (А и В) *Closterium ehrenbergii* Menegh. (Kasai, Ischimura, 1986; Ischimura, Kasai, 1987) методом множественного отбора групп полового взаимодействия (choice mating method), а также методом без выбора полового взаимодействия (no-choice mating method) показали, что между этими группами существует полная половая изоляция. Это приводит к мысли о том, что в природе довольно широко распространена половая изоляция между отдельными популяциями одного вида в силу тех или иных причин, что приводит в конечном результате к возникновению новых видов. Генетические отличия между популяциями одного и разных видов *Closterium* свидетельствуют о следующем этапе видообразования, его завершении, в результате которого может произойти появление новых видов, возможно, видов-двойников.

Хорошим примером островного характера географического видообразования является географическая изменчивость многих видов водорослей, выявленных на океанических островах. Сюда можно отнести географическую изменчивость *Staurastrum saltans* Josh. (*Desmidiaceae*), обнаруженную на островах Ява, Суматра и Калимантан (рис. 2). Эта водоросль показывает отчетливые уклонения, ограниченные территорией каждого острова, что послужило основанием для описания нескольких новых разновидностей (Scott, Prescott, 1958). Подобных фактов географического видообразования у эукариотических водорослей можно привести очень много. Исходя из этого можно признать, что возникновение постепенных адаптивных микроформ является по-видимому, основной и наиболее распространенной формой эволюции водорослей.

В альгологической литературе высказывалась также мысль о скачкообразном характере видообразования у водорослей. Сторонником такой мысли был Д. Смолл (Small, 1945, 1948 а, б), который считал, что у диатомовых водорослей новые виды возникают путем одноступенчатых видовых мутаций вследствие внезапных быстрых изменений в одном ядре одного организма. По мнению Д. Смолла, это подтверждается

отсутствием в ископаемом состоянии переходных форм между видами диатомовых водорослей.

У других водорослей также известны факты возникновения видов, которые нельзя объяснить медленным эволюционным процессом. Приведем примеры. В 1954 г. Р. Гренбладом (Gronblad, Kallio, 1954) был описан новый род *Amscottia* Gronbl. (*Desmidiiales*) из Бразилии с одним видом *A. mira* Gronbl. (рис. 3). Характерная черта этого рода – четко выраженная наследственная биполярная асимметрия клеток (известно, что характерной особенностью преобладающего большинства *Desmidiiales* является выраженная симметрия клеток, где две полуклетки являются зеркальным отражением одна другой).

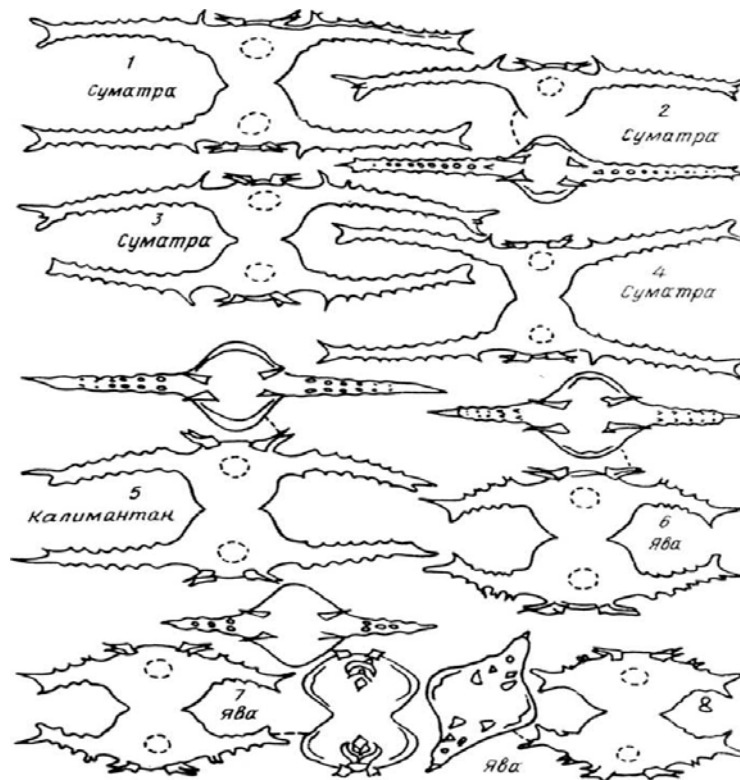


Рис. 2. Географическая изменчивость *Staurastrum saltens* Jcsh.

У *A. mira* наоборот две полуклетки «верхняя» и «нижняя» резко отличаются морфологически. Одна полуклетка имеет 10 отростков и «корону» из 8-9 зубчиков на ее верхушке, а другая – 6 отростков, зубцы на ее верхушке отсутствуют. Кроме того, отростки верхней и нижней полуклеток повернуты в одну сторону (вверх или вниз), в то время как у нормально развитых *Desmidiiales* они должны быть повернуты в разные стороны. При вегетативном размножении верхняя полуклетка воспроизводит дочернюю

полуклетку, которая несет черты нижней и наоборот. Таким образом, биполярная асимметрия этого вида строго сохраняется в потомстве.

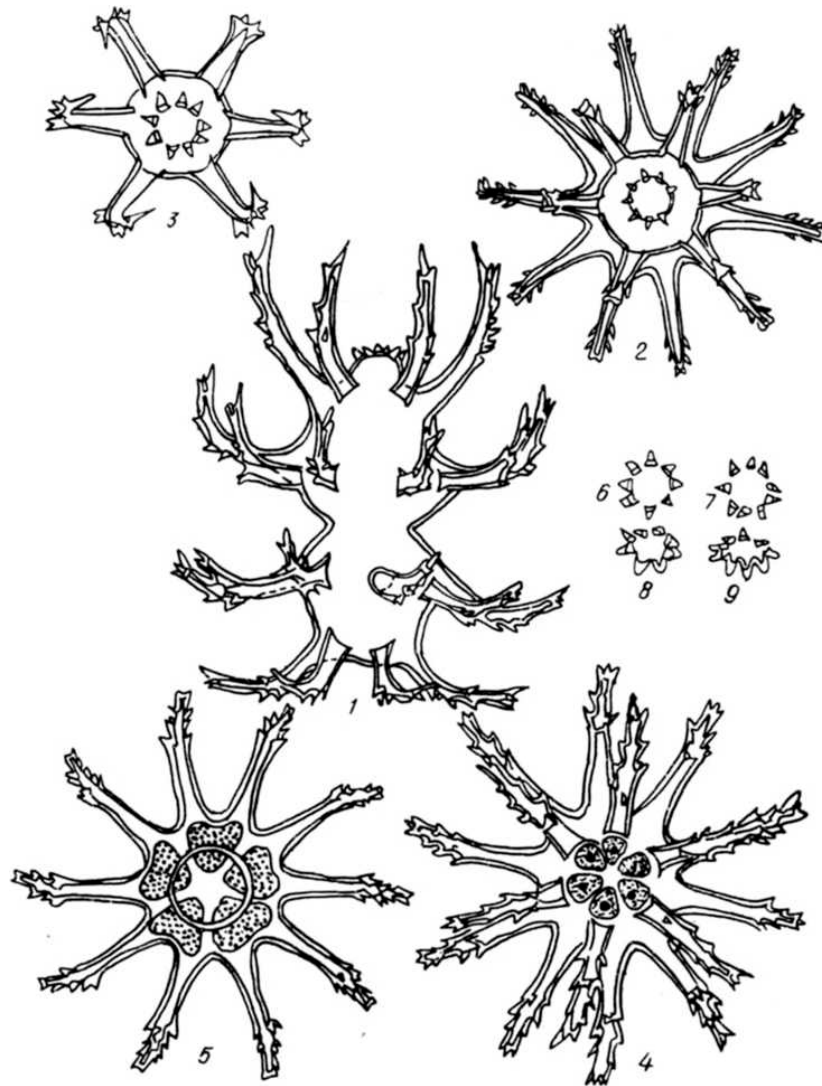


Рис. 3. Биполярная асимметрия клеток *Amscottia mira* Gronbl.

Другой пример. В 1956 г. с Южной Суматры был описан новый род *Ichtyodnntum* Scott et Prescott с одним видом *I. sachlanii* Scott et Prescott и с одной разновидностью *I. sachlanii* var. *parortianum* (рис. 4), также отнесенный к *Desmidiiales* (Scott, Prescott, 1956). Несколько особенностей этого рода сразу бросаются в глаза. Во-первых, обращает на себя внимание необычный изгиб всей клетки и различная степень согнутости полуклеток. Одна из них является почти прямой, а другая, несомненно, асимметрично изогнутой. Во-вторых, строение концов обеих полуклеток также различно.

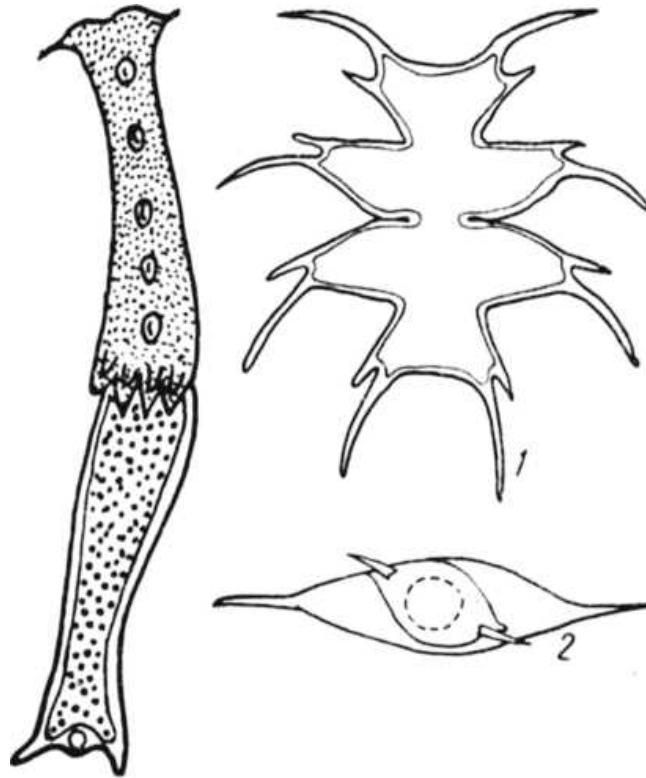


Рис. 4. Сочетание признаков двух родов у *Ichtyodontum sachlanii* Scott et Prescott.

Рис. 5. Асимметрия клеток *Prescotiella sudanensis* Vicudo: 1 – вид спереди; 2 – вид сверху.

Одна из них имеет форму «рыбьего хвоста» с маленьким округлым вырезом, который находится почти в центре, а другой - имеет на углах острые шипы и слегка выпуклую верхушку с неглубокой выемкой посредине. В-третьих, в основании полуклеток в районе перешейка находятся большие, переплетенные зубцы. В-четвертых, под верхушкой полуклетки находятся две большие слизистые поры. Описанная водоросль несет характерные признаки двух родов: *Ichtyocercus* West и *Docidium* Breb. Как у *Docidium*, в районе перешейка находятся большие скробикулы, а «рыбий хвост» на верхушке полуклетки напоминает *Ichtyocercus*. Однако искривленность клеток, ее сигмоидная структура и асимметрия дала право авторам описать новый род.

Асимметричным строением характеризуется также сравнительно недавно описанный род *Prescotiella* Vicudo, обнаруженный в водоемах Судана (рис. 5) (Vicudo, 1976).

Как возникли в природе такие растения? Перед нами необычайные уроды или монстры, которые не могли возникнуть вследствие продолжительных адаптивных преобразований, потому что никакие переходные или близкие к ним формы в природе не встречаются. Возможно, здесь имеет место квантовое видообразование (Грант, 1984), которое заключается в том, что от предкового вида какого-либо свободно скрещивающегося организма отпочковывается новый дивергентный вид после прохождения через промежуточную стадию географически изолированной или

полуизолированной периферической популяции. Квантовое видообразование в противоположность географическому вызывает быстрые и коренные изменения генотипа или фенотипа, или одновременно и того и другого. Если несколько особей центральной популяции оказываются в стороне от основного русла потоков генов в виде полуизолированной периферической популяции, то это ведет к инбридингу с сопровождающими его резкими генетическими и фенотипическими последствиями. Эти изменения могут иметь низкую адаптивную ценность, но может произойти радикальное событие, которое приведет к возникновению хорошо адаптированного состояния, что даст начало новому виду. Характер изменчивости у многих водорослей, в частности тератологическая изменчивость у десмидиевых водорослей (*Desmidiaceae*) (Паламарь-Мордвинцева, 1970, 1974, 1975, 1982), свидетельствует в пользу квантового видообразования. Однако, возможно, здесь имеют место и другие способы видообразования.

Большинство биологов рассматривают видообразование как заключительный акт предшествующих адаптивных образований, протекающих внутри вида в течение длительного времени. Следовательно, видообразование - медленный исторический процесс. Идея о постепенном характере эволюции (градуализме) утвердилась, как известно, после победы дарвиновского учения о происхождении видов. Однако еще современники Ч. Дарвина, а также некоторые эволюционисты XX в. считают, что наряду с микроэволюцией время от времени происходят более быстрые, скачкообразные макроэволюционные процессы – своеобразная революция в эволюционном процессе, которые могут привести к радикальным наследственным изменениям всего организма или его частей. Против постепенного характера эволюции особенно возражали садоводы - современники Ч. Дарвина. В практике садоводства было известно, что так называемые апорты (уродства особого типа) часто становятся наследственными и могут дать начало новому виду.

В XX в. особую остроту приобретает проблема прерывистости и непрерывности в эволюционном процессе. Некоторые генетики предлагают рассматривать два модуса эволюции: микро-и макроэволюцию (Филипченко, 1977). С их точки зрения, только видообразование является микроэволюцией, а образование родов, семейств и других единиц эволюции более высокого таксономического ранга (макроэволюция) происходит вследствие быстрых скачкообразных эволюционных процессов.

По этому поводу К.М. Завадский (1968, с. 304) писал, что не существует никаких особенностей специфических закономерностей образования высших таксонов, которые нельзя было бы свести к видообразованию. По мнению К.М. Завадского, родообразование

и даже образование высших таксонов является суммой последствий конкретных видообразований. Поэтому К.М. Завадский считает, что между микроэволюцией и макроэволюцией (по Завадскому – мегаэволюцией) нет принципиального различия.

Однако другие биологи (Schwindewolf, 1954) полагают, что типогенез принципиально отличается от обычного видообразования, и что новые сложные адаптивные механизмы такие, как новые системы органов или фазы жизненного цикла, связаны с внезапной «перечеканкой», а не с видообразованием. По мнению А.Л. Тахтаджяна (1983), одним из важнейших достижений современной биологии, подтверждающих эту мысль, является установление факта изменения генетических механизмов в процессе эволюции. Так, в частности, он обращает внимание на факт избыточного наличия генетического материала и дубликацию генов у эукариот сравнительно с прокариотами. Резкое увеличение количества генетического материала А.Л. Тахтаджян связывает с возникновением эукариот. По его мнению, наиболее правдоподобное объяснение этого факта состоит в признании симбиогенетического происхождения эукариот. Теория симбиогенеза в настоящее время становится все более популярной. Наиболее разработана она в работах Л. Маргелис (1983), хотя идея симбиогенеза обсуждалась ранее в работах К.С. Мережковского (1909), А.С. Фаминцына (1907) и Б.М. Козо-Полянского (1937). Согласно этой теории возникновение эукариот представляет собой эволюционное событие крупного масштаба. Произошла как бы сборка готовых деталей, где микробы превратились в митохондрии, окончательное оформление ядра связано со спирохетоподобными организмами, а цианобактерии стали пластидами.

По мнению А.Л. Тахтаджяна, все важнейшие ароморфные образования эукариот были основаны на генетических перестройках, направленных естественным отбором, радикальные наследственные изменения всего организма и его частей могут быть вызваны скачкообразными изменениями регуляторных генов вследствие, например, экологического стресса и географической изоляции. В результате возникают резкие аберрантные формы или уроды. Основной вопрос, вызывающий споры у ученых, могут ли такие уроды выжить и дать потомство.

По мнению К. Ван-Стейниса (Van-Steenis, 1957) хорошим убежищем для таких резких отклонений являются океанические острова и тропический лес, которые характеризуются сравнительно мягкими условиями существования. Благоприятные условия для сохранения уродов, по А.Л. Тахтаджяну, создают процессы горообразования, оползни, резкие изменения структуры экосистемы, приводящие к освобождению экологических ниш, которые могут заселяться уродами или аберрантными формами. А.Л. Тахтаджян придает большое значение в макроэволюции также неотении. Он считает, что появление



многих высших таксонов обусловлено неотенией (например, появление такого монстра, как *Welwitschia mirabilis* L.). Неотенией можно объяснить происхождение цветковых растений и их многих органов.

Мутации представляют собой также сырой материал для естественного отбора. Необходима только новая экологическая ниша, которая чаще всего возникает на периферии ареала вида. По Э. Майру (1974) это один из частных случаев дрейфа генов. Если учитывать огромные масштабы геологического времени, то может быть целиком оправдана вероятность выживания макромутантов, которые возникли макроэволюционным путем. Можно допустить, что описанные выше роды *Amscottia* и *Ichtyodontum* возникли именно таким путем. Вполне вероятно, что многие из монотипных родов водорослей возникли макроэволюционным путем. В таком случае, по А.Л. Тахтаджяну, макромутант становится основоположником популяции, которая потом превращается в монотипный род. Развивая свои взгляды на видообразование, А.Л. Тахтаджян считает, что скачкообразные макроэволюционные процессы являются одной из крайних форм квантовой эволюции, однако возникновение постепенных адаптивных микроформ представляет собой все же основную и наиболее распространенную форму эволюции.

Видообразование у водорослей в свете вышеизложенных идей может происходить двумя путями. С одной стороны, видообразование представляет завершающий этап длительных адаптивных преобразований, которые проходят внутри вида, а с другой, – возможны параллельные скачкообразные макроэволюционные процессы, приводящие к внезапному быстрому появлению новых видов.

Большинство современных биологов признает, что аллопатрический тип и географический способ видообразования – почти единственные у животных и, возможно, преобладающие у растений (Майр, 1968). Однако многие эволюционисты считают, что симпатрическое видообразование также играет важную роль в эволюции организмов (Завадский, 1984).

Специфической чертой симпатрического видообразования является сосуществование возникающего вида с исходным в одном местообитании в рамках одной популяции. Исходным материалом для симпатрического видообразования являются полиморфные популяции, которые представлены не только стойкими системами, но и такими, которые под влиянием условий существования могут преобразовываться и дезинтегрироваться. Довольно часто во время скрещивания происходит элиминация линий потомства в результате расщепления или разрушения селективно скоррелированных комплексов признаков (Завадский, 1968). Отбор в этом направлении ведет к образованию

экоэлементов и морфобиологических групп, способных устойчиво возобновляться в популяциях. При выходе из популяции такие формы часто становятся самостоятельно воспроизводящимися и константными. Примеров симпатрического внутривидового полиморфизма, приводящего к видообразованию, собрано в литературе немало (Завадский, 1968, с. 329-334).

Одним из важных изолирующих механизмов при симпатрическом видообразовании является полиплоидия (там же). Явление полиплоидии и цитологического полиморфизма широко распространено у растений, в том числе и у эукариотических водорослей. Так, у разных клонов *Pandorina morum* (O. Mull.) Vogu (*Volvocales, Chlorophyta*), выделенных разными исследователями из центральной и восточной частей США, Индии, Таиланда, Непала, Японии, Южной Африки и Кореи гаплоидное число хромосом колебалось от 2 до 12-14 (Coleman, Zollner, 1977, tabl. 2, S. 226).

По гаплоидному числу хромосом были выделены пять групп клонов *Pandorina morum*:  $n = 10-12$ ;  $n = 8-9$ ;  $n = 4-5$ ;  $n = 3$ ;  $n = 2$ . Такое разнообразие набора хромосом у одного и того же вида авторы связывают с происхождением, эволюцией и расселением вида на Земле.

На значительную роль цитологического полиморфизма в увеличении, числа видов рода *Phacus* Dujardin (*Euglenophyta*) обращают внимание другие исследователи (Prasad, Chaudhary, 1989). Так, у 16 видов этого рода количество хромосом изменяется от 10 до  $226 \pm 8$ , причем у одних и тех же видов отмечены цитологические расы (эуплоиды, полиплоиды, анеуплоиды). Высказывается мысль, что путем автополиплоидии возник ряд видов рода *Rhizoclonium* Ktitz. (*Cladophorales, Chlorophyta*) (Verma, 1986).

Полиплоидия играет значительную роль не только в видообразовании, но и в появлении новых родов *Desmidiaceae* (Brandham, 1964; Brandham, Godward, 1964; Седова, 1968; Паламарь-Мордвинцева, 1980, 1982). Диплоиды, полиплоиды, анеуплоиды, которые были искусственно индуцированы, или возникли спонтанно в условиях культуры и в природе, описаны у многих видов из разных родов *Desmidiaceae* (Kallio, 1951, 1953 a, b, 1954; Starr, 1955; Brandham, 1964; Паламарь-Мордвинцева, 1980, 1982; Abhayavardhani, Sarma, 1984; Coesel, Menden, 1986).

Образование полиплоидных рас *Desmidiaceae* в культуре или в природных условиях сопровождается определенными морфологическими и физиологическими изменениями. Индуцированные полиплоиды характеризуются более крупными размерами, изменениями в радиальности клеток, большей устойчивостью к ухудшениям условий существования. Диплоидные особи не скрещиваются и не дают потомства с гаплоидными (Brandham, 1964; Brandham, Godward, 1964). Таким образом, причиной репродуктивной изоляции

особей одной популяции *Desmidiales* может быть спонтанное возникновение полиплоидов. Благодаря вегетативному размножению такая популяция превращается в смесь клонов, отдельные линии которых отличаются уровнем пloidности. Экспериментально показано, что даже удвоение количества хромосом изменяет норму реакции организма (Завадский, 1968, с. 336). Поэтому, возникнув рядом с родителями (т. е. симпатрически), формы, отличающиеся пloidностью, со временем занимают определенные экоареалы или становятся географически викарирующими расами.

Увеличение числа видов *Desmidiales*, возможно, связано не только с изменениями генного аппарата клетки. Согласно некоторым наблюдениям, в наследственных изменениях определенных признаков *Desmidiales* ядро клетки не принимает участия (Kallio, 1951, 1953 a, b, 1954; Starr, 1955). Сюда относятся, например, изменения симметрии клетки. Высокоразвитая симметрия клетки является очень характерной структуральной особенностью большинства видов *Desmidiales*. Воспроизведение типа симметрии при делении клетки у *Desmidiales* происходит таким образом, что полуклетки зеркально отображают друг друга. Эта симметрия часто нарушается, хотя во многих случаях нарушения носят обратимый характер. Благодаря особенностям вегетативного размножения *Desmidiales* внешние условия жизни могут повлиять на дочернюю полуклетку в момент ее развития так, что она будет отличаться от родительской своей симметрией. Вследствие этого возникают асимметричные клетки, которые часто встречаются как в природе, так и в культуре.

Соотношение различных типов асимметрии хорошо известно для некоторых видов рода *Micrasterias* Ag. Эти водоросли нормально имеют биполярную и билатеральную симметрию. Нарушения этой симметрии могут возникать во время образования молодых полуклеток под влиянием окружающей среды. В одних случаях асимметрия клеток бывает временной и восстанавливается при последующих вегетативных делениях клеток. Однако в других случаях возникшая асимметрия передается потомкам. Примером таких наследственных асимметрических форм являются однорадиальные уклонения *Micrasterias thomasiana* Arch, var. *notata* (Nordst.) Gronbl. (Kallio, 1951; Waris, Kallio, 1964) и *M. rotata* (Grev.) Ralfs. var. *evoluta* Turn. (Kallio, 1951). Поскольку никаких изменений в ядре при этом не было обнаружено, их расценили как плазматические мутации. В связи с этим была выдвинута теория «цитоплазматических структурных единиц» (cytoplasmatic structural units), согласно которой цитоплазма десмидиевых содержит самоудваивающийся плазматический остов, состоящий из небольшого числа структурных единиц. Количество последних у нормально бирадиальных *Micrasterias*

равняется трем, хотя оно может увеличиваться или уменьшаться. По мнению П. Каллио (Kallio, 1954), плазматические структурные единицы у *Micrasterias* Ag. имеют такую же длину, как и сами клетки. Во время каждого деления клетки все структурные единицы делятся пополам в районе перешейка и каждая их половина образует новую половину, которая является ее зеркальным отображением.

У однорадальных клеток *Micrasterias* одна структурная единица, которая соответствует боковым лопастям, элиминируется. Клетки продолжают развиваться только с двумя структурными единицами: центральной и боковой. В результате возникает клон с константными свойствами. Разница между однорадальными и нормально двурадальными клонами, как выяснилось, была чисто плазматической, потому что обе формы имели идентичные по строению ядра.

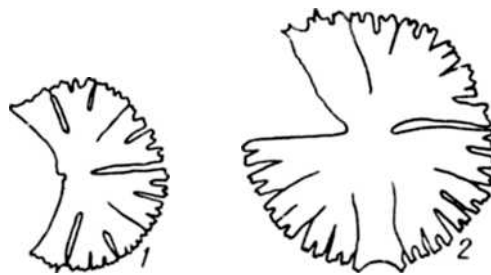


Рис. 6. Плазматические мутации у *Micrasterias* (Gronblad, Kallio, 1954): 1 – однорадальная гаплоидная клетка *M. thomasiana* Arch. var. *notata* (Nordst.) Gronbl.; 2 – дихотипическая форма *M. rotata* (Grev.) Ralfs var. *evoluta* Turn, с одно- и двурадальной полуклетками.

Отсутствие прямого влияния на степень симметрии у *Desmidiaceae* было показано также в работах П.Е. Брандхэма и М.Б. Гудворда (Brandham, 1964; Brandham, Godward, 1964). Они изолировали и выделили в клоны трирадиальные клетки *Cosmarium botrytis* Menegh., которые возникли в природе при прорастании зигоспоры. Скрестив трирадиальные клетки с двурадальными, авторы получили полностью фертильные гибриды. Однако количество трирадиальных потомков, полученных от этих гибридов (13%), почти не отличается от количества трирадиальных клеток (12 %), возникающих спонтанно при скрещивании нормально двурадальных родителей. Это еще раз подтвердило вывод о том, что изменения в симметрии клеток десмидиевых не является последствием генных мутаций.

Наследование симметрии при образовании полуклеток происходит даже при отсутствии ядра. Путем центрифугирования были получены двух- ядерные и безъядерные клетки *Micrasterias* (Kallio, 1951; Waris, Kallio, 1964), которые были недолговечны, но перед отмиранием делились с образованием молодых полуклеток, полностью наследовавших симметрию родительских полуклеток. Эта работа подтвердила роль плазматических мутаций в возникновении асимметрии у *Desmidiaceae* (рис. 6).

Вероятно, плазматические мутации также играют определенную роль в увеличении числа видов у *Desmidiales*. Среди них есть виды с нормально унаследованной асимметрией клеток. Вполне возможно, что асимметрия этих видов возникла вследствие плазматических мутаций, дала начало новым видам и даже родам. Билатеральной асимметрией клеток отличается, например, преобладающее большинство видов рода *Closterium*. Упомянутые выше роды *Amscottia* и *Ichtyodontum* также, как уже говорилось, характеризуются асимметрией клеток. Однако у авторов описания двух последних родов возникла мысль, что как раз в данном случае нет ясности в вопросе о том, что послужило причиной асимметрии клеток – генные или цитоплазматические мутации. Остается неясным, действует ли механизм «цитоплазматических структурных единиц» у всех *Desmidiales*, так же как у видов *Micrasterias*. Во всяком случае из всего изложенного выше становится понятным, что генные и плазматические мутации у *Desmidiales* довольно распространены в природе и, очевидно, играют определенную роль в увеличении их видов на Земле.

Подытоживая все вышесказанное, можно допустить, что типы и способы видообразования у эукариотических водорослей довольно разнообразны. Очевидно, преобладающее значение в видообразовании водорослей имеют микроэволюционные процессы, как следствие преобразований, протекающих внутри вида. Возникает также мысль о скачкообразном характере изменений некоторых существенных признаков водорослей, что приводит к появлению таксонов более высокого ранга, чем вид. Скачкообразные изменения возникают, вероятно, при генных или плазматических мутациях вследствие экологического стресса. Возникшие мутации благодаря мягкому климату океанических островов и географической изоляции закрепляются в потомстве, образуют обширные популяции, приводят к появлению монотипных родов. Оба процесса относятся в основном к аллопатрическому типу видообразования. Однако у эукариотических водорослей имеет место и неформогенный тип видообразования, который включает полиплоидию, анеуплоидию и тератологию. Полиплоидия, очевидно, является одним из важнейших изолирующих механизмов при симпатрическом видообразовании, которое также свойственно водорослям.

G.M. Palamar-Mordvintseva

N.G. Kholody Institute of Botany

#### ON THE PROBLEM OF SPECIES FORMATION IN EUKARYOTIC ALGAE

Critical analysis of the present opinions on species formation in eucaryotic algae has confirmed diversity of the species formation types and methods. Microevolution as a result of adaptive transformations proceeding inside the species is apparently of prevailing significance

in species formation of these algae. Some authors consider mutations to be very important. There are data on uneven changes of key characters inducing not only new attributes of algae but also of the higher rank taxons. Besides the allopatric and sympatric types of species formation the algae are inherent, apparely, in the neolormogenic which includes such methods as polyploidy, aneuploidy, teratology. Polyploidy is, possibly, one of the important isolating mechanisms in the sympatric species formation. Both the genmutations and the plasmatic ones are observed in some algae, when the nucleus does not participate in variation of the organism characters. The scientists are to establish the evolutionary role of plasmatic mutations in the history of algae development.

Воронихин Н.Н. О полиморфизме *Spirulina platensis* (Nordst.) Geitl. в связи с вопросом о виде у синезеленых водорослей // Сов. ботан. – 1946. – 14, № 4, – С. 239-246.

Грант В. Видообразование у растений. – М.: Мир, 1984. – 528 с.

Завадский К.М. Вид и видообразование. – Л.: Наука, 1968. – 179 с.

Лукницкая А.Ф. Десмидиевые водоросли (Desmiales) как объект морфологических исследований // Ботан. журн. – 1972. – 57, № 5. – С. 541-554.

Козо-Полянский Б.М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. – Воронеж, 1937. – 255 с.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 598 с.

Майр Э. Популяция, виды и эволюция. – М.: Мир, 1974. – 460 с.

Маргелис Л. Роль симбиоза в эволюции клетки. – М.: Мир, 1983. – 351 с.

Мережковский К.С. Теория двух плазм как основа симбиогенеза, нового учения о происхождении организмов. – Казань, 1909. – 102 с.

Паламар-Мордвиниева Г.М. Морфологічні видозміни в природній популяції *Staurastrum furcatum* (Ehr.) Brèb. // Укр. ботан. журн, – 1970. – 27, № 3, – С. 368-370.

Паламар-Мордвинцева Г.М. Мінливість пояскових видів роду *Closterium* Nitzsch. в онтогенезі // Там же. – 1973а. – 30, № 5. – С. 618-624.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Некоторые аспекты географической изменчивости водорослей континентальных водоемов // Тез. докл. V Делег. съезда Всесоюз. ботан. о-ва. – Киев: Наук, думка, 1973б, – С. 300-302.

Паламар-Мордвиниева Г.М. Цитологічний поліморфізм: систематика десмідієвих водоростей (Desmiales) // Укр. ботан. журн. – 1980. – 37, № 1. – С. 36-43.

Паламарь-Мордвиниева Г.М. Формы изменчивости десмидиевых водорослей // Десмидиевые водоросли Украинской ССР. – Киев: Наук, думка, 1982. – С. 92-160.

Паламар-Мордвинцева Г.М., Бурлакіна Н.П. Мінливість деяких ознак *Cosmarium*

- subtumidum Nordst. в умовах культури // Укр. ботан. Журн. – 1973. – 30, № 4. – С. 489-496.
- Полянский В.И. О виде у низших водорослей. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 73 с.
- Седова Т.В. Современное состояние кариологии водорослей // Ботан. журн. – 1968. – 53, №5. – С. 643-701.
- Тахтаджян А.Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Там же. – 1983. – 68, №12. – С. 1593-1603.
- Фаминцын А.С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Зап. Акад. наук. Сер. VIII. Физ-мат. отдел. – 1907, – 20, № 1. – С. 1-14.
- Филипченко Ю.А. Эволюционная идея в биологии. – М.: Наука, 1977. – 227 с.
- Abhayavardhani P., Sarma Y.R.S.K. Karyological studies on two taxa Sirogonium Kützing (Conjugales, Chlorophyceae) II Caryologia. – 1984, – 34, N 3, – P. 351-356.
- Bicudo C.E.M. Polymorphism in the desmid *Arthrodesmus mucromelatus* and its taxonomic implications // Phycologia. – 1975, – 14, N 3. – P. 145-148.
- Bicudo C.E.M. *Prescotiella* a new genus of asymmetrical desmids (Chlorophyceae) // J. Phycol. – 1976. – 12, N 1. – P. 22-24.
- Bourelly P. Les algues deau douce. Initiation a la systematique. – Paris, 1966, – 456 p.
- Brandham P.E. Polyploidy in Desmids // Can. J. Bot. – 1964, – N 43, – P. 405-417.
- Brandham P.E., Godward M.B.E. The production and inheritance of the haploid triradiate form in *Cosmarium botrytis* // Phycologia. – 1964, – 4, N 2, – P. 75-83.
- Chodat R. La notion scifintifique de l'dspece // Bull. Soc. Bot. – 1914, – 2, N 6, – P. 83-226.
- Coesel P.F.M., Mancen S.B.J. Allozymic avidence for aneuploidy in *Closterium ehrenbergii* Menegh. (Desmidiaceae, Chlorophyta) // Phycologia. – 1986. – 25, N 4, – P. 579-582.
- Coleman A.T., Zollner J. Cytogenetic polymorphism within the species *Pandorina morum* Bory de St. Vincent (Volvocaceae) // Arch. Protistenk. – 1977, – 119, N 3, – P. 224-232.
- Fritsch F.F. Comparative studies a polyphyletic group. The Desmidiaceae. Presidential adress // Proc. Soc. – 1953. – 164, pt. 2. – P. 258-286.
- Gerrath J.F. Polymorphism in the desmid *Cosmarium taxichondrum* Lundell // Brit. Phycol. J. – 1979. – 14, N 3. – P. 211-217.
- Gerrath J.F. Morphological variation in two populations of *Xanthidium tetracentrotum* Wolle var. *hexagonum* L.M. Smith (Desmidiaceae) // Ibid. – 1982. – 17, N 4. – P. 411-418.
- Gronblad R., Kallio P. A new Genus and a now Species among the Desmids // Bot. notis. – 1954. – 2. – P. 167-178.

- Hinode T. On some Japanese Desmid // *Hikobia*. – 1975. – 7, N 3/4. – P. 87-93.
- Ischimura T., Watanabe M. Biosystematic studies of the *Closterium peracerosum-strigosum-littorale* complex // *Bot. mar.* – 1976. – 89. – P. 123-140.
- Ischimura T., Kasai F. Time-lapse analysis of sexual isolation between two closely related mating groups of the *Closterium ehrenbergii* species complex (Chlorophyta) // *J. Phycol.* – 1987, – 23, N 4. – P. 523-534.
- Kallio P. The significance of nuclear quantity in the genus *Micrasterias* // *Ann. Bot. Soc. Zool.-Bot. Fenn.* «Vanamo». – 1951. – 24, N 1. – P. 1-111.
- Kallio P. The effect of continued illumination on the Desmids // *Arch. Soc. Zool.-Bot. Fenn.* «Vanamo». – 1953a. – N 8. – P. 58-74.
- Kallio P. On the morphogenesis of the Desmids // *Bull. Torrey Bot. Club.* – 1953b. – 80. – P. 247-263.
- Kallio P. A new genus and new species among the Desmids // *Bot. notis.* – 1954. – 107, – P. 78-167.
- Kasai F., Ischimura T. Morphological variabilities of three closely related mating groups of *Closterium ehrenbergii* Menegh (Chlorophyta) // *J. Phycol.* – 1986, – 22, N 2. – P. 158-167.
- Kirk T.L., Cox E.R. Observations on polymorphism in the green algae *Cosmarium botrytis* Menegh. (Desmidiaceae) // *Phycos.* – 1975. – 14, N 1-2. – P. 35-40.
- Lenzenweger R. Algologische Notizen. IV. Beobachtungen zur variability von *Micrasterias americana* (Ehr.) Ralfs // *Linz biol. Beitr.* – 1980. – 11, N 2. – S. 271-278.
- Mix M. Zur Variationsbreite von *Micrasterias swanei* Hastings und *Staurastrum leptocladum* Nordst. sowie tiber die Bedeutung von Kulturversuchen für die Taxonomie der Desmidiaceen // *Arch. microbiol.* – 1965. – 51, N2. – S. 168-178.
- Niculescu V. Les formes d'existence de l'espèce et la speciation chez les Lepidopteres // *Bull. Soc. entomol. Mulhouse.* – 1960. – April. – S. 1-6.
- Peterfi L.S. Variability of *Staurastrum* in natural populations with remarks on its taxonomic and nomenclatural implications // *Rev. roum. biol.* – 1972. – 17, N 1. – P. 19-28.
- Prasad R.N., Chaudhary B.R. Nuclear cytology of *Phacus* Dujardin // *Cytologia.* – 1989, – 54, N 2. – P. 255-262.
- Rüizka J. Zur morphologischen variability der Gattung *Diplostauron* Korsch.// *Preslia.* – 1966. – 38. – S. 351-355.
- Schwtdewolf O.H. Uber die mdglichen Ursachen der grossen erdgeschichtlichen Faunenschnitte // *Neues Jahrb. Geol. und PalaSntol. Monatsch.* – 1954. – 10. – S. 457-465.
- Scott A.M., Prescott C.W. Notes on Indonesian freshwater algae. II. *Ichtyodontum* a new



desmid genus from Sumatra // *Reinwardtia*. – 1956. – 4, – P. 105-112.

Scott A.M., Prescott C. IV. Notes on Indonesian freshwater algae. III. New varieties of some little-known *Staurastrum* (Desmidiaceae) // *Publ. Herb. Bogoriense, Kebun Raya Indonesia*. – 1958, – 4, pt. 3. – P. 1-14.

Small J. Quantitative Evolution. VII. The Diatoms // *Proc. Roy. Soc. Edinburg*. – 1945. – 62, sect. B, II. – P. 17.

Small J. Quantitative Evolution. XI. Speciation-rates in Diatoms // *Proc. Roy. Irisch. Acad.* – 1948a. – 51, sect. B. – P. 17-21.

Small J. Quantitative Evolution. XIII. Basic Evolution. The meaning of the Diatom diagram // *Ibid.* – 1948b. – 51, sect. B. – P. 17-21.

Starr R.C. Isolation of sexual strains of Placoderm Desmids // *Bull. Torrey Bot. Club*. – 1955. – 82, N 4. – P. 261-265.

Teiling E. On the variation of *Micrasterias mahabuleschwarensis* f. *wallichii* // *Bot. notis*. – 1956. – 109, N 2. – P. 260-274.

Teiling E. *Staurastrum planctonicum* and *S. pingue*. A study of planctonic evolution // *Sven. bot. tidskr.* – 1947. – 41. – P. 218-234.

Teiling E. Morphological investigations of asymmetry in Desmids // *Bot. notis*. – 1957, – 110, N 1. – P. 49-82.

Teiling E. The desmid genus *Staurodesmus*. A taxonomic study // *Arch. Bot. Kung Sv. Vet. Acad.* – 1967. – 6, N 6. – P. 467-630.

Thomasson K. Notes on Algae vegetation of lake Kariba // *Nova acta Regiae soc. sci. upsal.* – 1965. – 19, N 1., Ser. 4. – P. 1-34.

Van-Steenis C. Specific and infraspecific delimitation // *Flora Malesiana*. – 1957. – Ser. 1, 5, N 3. – P. 167-229.

Verma B.N. Cytotaxonomical studies in the Genus *Rhizoclonium* Kvit. // *Cytologia*. – 1986. – 51, N 1. – P. 177-183.

Vidyavati W.W., Nizam J. Morphological variations under varied cultural conditions with particular reference to *Euastrum spinulosum* Delp. var. *duplo-minor* W. West // *Phycos*. – 1972. – 11, N 1. – P. 10-16.

Waris H. Cytophysiological studies on *Micrasterias*. III. Factors influencing the development of enucleate cells // *Physiol. Plant*. – 1951. – 4. – P. 387-409.

Waris H., Kallio P. Morphogenesis in *Micrasterias* // *Adv. Morphogen.* – 1964. – 4. P. 45-80.

*Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М., Вассер С.П.* К вопросу о составлении «красных списков» водорослей Украины // Альгология. – 1998. – 8, №4. – С. 341-350.

Г. М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА, П. М. ЦАРЕНКО,  
С. П. ВАССЕР

Ин-т ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины,  
Украина, 252601 Киев, ул. Терещенковская, 2

### К ВОПРОСУ О СОСТАВЛЕНИИ "КРАСНЫХ СПИСКОВ" ВОДОРосЛЕЙ УКРАИНЫ

Обсуждены общие подходы, принципы и критерии составления "красных списков" водорослей. Охарактеризованы принятые авторами показатели и критерии некоторых оценочных шкал, пригодные для использования на национально-региональном уровне. Приведены списки условно эндемичных таксонов десмидиевых (*Desmidiaceae*) и хлорококковых (*Chlorococcales*) водорослей флоры Украины, составленные в соответствии с принятыми критериями.

*Ключевые слова:* водоросли, охрана, "красные списки".

В последние два десятилетия в мировой литературе интенсивно обсуждается вопрос о так называемых "красных списках" организмов, подвергающихся опасности исчезновения.

"Красные списки" представляют собой научно обоснованные заключения о состоянии природы (Urpenbrink, 1996). Они должны стать важными документами в определении размеров опасности исчезновения растений и животных, а также их жизненного пространства. Кроме того, они могут служить аргументами для оказания помощи при осуществлении защитных мероприятий по сохранению видов и биотопов. Таким образом, "красные списки" станут новым, очень важным источником знаний о разнообразии биоты.

При создании "красных списков" необходимо было разработать унифицированные подходы и методы определения категорий опасности и их критерии для разных групп организмов, а также обозначить степень опасности для вида и общее состояние биоты. Эти разработки были осуществлены и опубликованы Международным союзом охраны природы и природных ресурсов – МСОП (List ..., 1982; IUCN ..., 1994; Draft ..., 1995). Обсуждены и разработаны также методики и формулировки, необходимые при создании этих списков (Rote ..., 1992; Schippmann, 1992; Mace et al., 1993; Schnittler et al., 1994; Schnittler, Ludwig, 1996).

Предлагаемые методы и подходы установления степени опасности для каждого вида позволяют документально обосновать эти степени на основании существующих данных, а также дать информацию о причинах опасности и обсудить общую ситуацию на региональном и интернациональном уровнях.

Разработку подходов, методов, установление категорий и критериев для создания "красных списков" можно считать законченной (Draft ..., 1995). Данная система категорий представляет собой систему международных принципов (IUCN ..., 1994; Draft ..., 1995) и обязательна для применения на национальных уровнях. В "красных списках" Англии (Perting, Farrell, 1983), Ирландии (Curtis, McGough, 1988), а также Германии (Rote ..., 1996) эти подходы уже осуществлены. В последней работе представлены "красные списки" разных групп криптогамных растений, в том числе и некоторых групп водорослей, а также детально обсуждена методика

составления этих списков (Schnittler, Ludwig, 1996). Краткие формулировки концепции составления "красных списков" опубликованы ранее (Schnittler et al., 1994). Кроме указанных работ, "красные списки" водорослей (в основном по харовым) опубликованы для Германии (Krause, 1984), Польши (Siemińska, 1986, 1992), Финляндия (Rassi, Vaisanen, 1987), Англии и Ирландии (Stewart, Church, 1992).

Основная цель составления "красных списков" – дать объективную оценку опасности исчезновения каждого вида в природной среде. Для этого необходимо применять такие подходы:

1) оценка видов при определении степени опасности должна производиться специалистами по отдельным группам организмов, с использованием унифицированного каталога критериев;

2) система критериев должна соответствовать той, которая использовалась при составлении первых "красных списков";

3) "красные списки" должны сравниваться между собой и с интернациональными МСОП-списками. Чтобы гарантировать сравнимость старых и новых "красных списков", нужно сохранять разработанные МСОП основные категории опасности;

4) для наиболее полной информации критериев опасности следует использовать различные шкалы. Конкретные показатели этих шкал должны устанавливаться с учетом определенных особенностей окружающей среды и разной биологии отдельных групп организмов (ср. Schnittler, Ludwig, 1996).

Для определения категорий опасности в настоящее время используются два подхода (Schippmann, 1992; Schnittler, Ludwig, 1996):

- популяционно-биологический, который учитывает период времени, в течение которого вид вымирает с определенной вероятностью;
- стабильно-ориентированный, при котором оценивается величина состава, уменьшение численности особей и конкретная опасность.

Первый подход более пригоден для крупных животных и некоторых групп высших растений. Второй приемлем для многих растений и микроскопических организмов (большинство криптогамных групп растений, в частности водорослей, и всех групп беспозвоночных животных). Учитывая опыт и аргументы авторов "красных списков" водорослей (Rote ..., 1996), можно согласиться с ними в подходе к определению категорий опасности и для водорослей.

Таким образом, при написании "красных списков" водорослей Украины в зависимости от состояния и степени опасности для видов нами принимаются следующие, разработанные МСОП (IUCN ..., 1994; Draft ..., 1995), основные категории:

- вид исчезнувший или безвести пропавший (категория "0");
- находящийся под угрозой исчезновения (категория "1");
- редкий (сильно подвергающийся опасности) (категория "2");
- сокращающийся (категория "3");
- неопределенный (предполагаемая опасность) (категория "4", или категория "Г", принятая для "красных списков" Германии). Эти основные категории приняты и для "Красных книг" (Красная книга СССР, 1978; Червона книга Української РСР, 1980; Червона книга України, Рослинний світ, 1996).

Поскольку альгологи Украины только приступают к подготовке "красных списков", считаем необходимым дать краткую характеристику принятых категорий и

критерієм для їх визначення (назви категорій та їх характеристики дані, в основному, по Н. Ф. Реймерсу та А. В. Яблокову (1982, с. 28-30), а також свідчення о шкалах, характеризують відповідні критерії.

#### КАТЕГОРИИ ОПАСНОСТИ

##### **Категория "0" – вид исчезающий (или безвестно пропавший)**

Вид, не встречающийся в природе в течение ряда лет, но, возможно, уцелевший в отдельных, мало доступных местах, сохранившийся в культуре или популяции вида. Доказано, что виды вымерли, истреблены или безвестно пропали.

**Критерии:** 1) местообитание вида так сильно изменено, что повторная находка его невозможна;

2) несмотря на точное знание местонахождения вида, он при повторных поисках не обнаружен;

3) хотя вид хорошо идентифицируемый и является выраженным, его трудно пропустить, однако в течение длительного времени (по меньшей мере около 40 лет) он больше не отмечался;

4) поиски вида в ближайшее время безосновательны;

5) местообитание вида не изучено или мало изучено, поэтому повторная его находка представляется вероятной;

6) вид предположительно существует еще в потенциальном месте находки (местообитании);

7) вид невыразителен и легко пропускается.

##### **Категория "1" – находящийся под угрозой исчезновения**

Вид, подвергающийся непосредственной опасности вымирания, дальнейшее существование которого невозможно без осуществления специальных мер охраны. Сюда относятся виды вымирающие, исчезающие и уязвимые. Вид вымирающий, если искусственное воспроизводство без его полного окультуривания или культивирования может лишь отсрочить его гибель. Вид исчезающий – находящийся под угрозой полного вымирания, численность сохранившихся особей которого недостаточна для самоподдержания популяций в естественных условиях, а поэтому требующий особо тщательных специальных мер по охране. Вид уязвимый – устанавливается обычно для животных. Обязательно заносится в "Красную книгу".

**Критерии:** 1) численность вида так сильно уменьшается, что он встречается редко (см. ниже раздел "Шкалы"). Сохранившиеся его популяции сильно подвергаются опасности;

2) вид очень редкий (см. шкалу) с давних пор, но ныне, из-за продолжающегося антропогенного влияния, очень сильно подвергается опасности;

3) если достигается или превышает минимальная или критическая величина численности популяции, необходимая для выживания вида.

**Принципы установления критериев:** Вид должен быть помещен в категорию "1" если:

1. Уменьшение численности вида возникает под влиянием природных факторов:

а) раньше вид встречался часто до очень часто (шкала), т.е. наблюдается очень сильное уменьшение численности особей;

- б) раньше – редко (шкала): сильное уменьшение численности особей;
  - в) раньше – очень редко (шкала): слабое уменьшение численности особей;
  - г) раньше – крайне редко (шкала): начинается уменьшение численности особей.
2. Опасность возникает из-за прямого или косвенного влияния человека:
- а) в настоящее время встречается редко (шкала) и очень сильно подвергается опасности;
  - б) в настоящее время встречается очень редко (шкала) и сильно подвергается опасности;
  - в) в настоящее время встречается крайне редко (шкала) и слабо подвергается опасности.
3. Возникновение угрозы из-за значительного уменьшения численности популяции:
- а) отмечается сужение ареала – очень сильная потеря площади;
  - б) встречается в настоящее время – очень редко;
  - в) существует много факторов риска;
  - г) явно достигнута минимальная критическая величина популяции.

#### **Категория "2" – редкий (сильно подвергающийся опасности)**

Вид не находящийся под прямой угрозой исчезновения, но встречающийся в таком малом числе особей и (или) популяций на столь ограниченной территории и в столь специфических местах обитания, что может быстро исчезнуть. Сюда могут быть помещены реликтовые виды, сохранившиеся в какой-то местности как "осколок" существовавшей флоры в прошлые геологические эпохи, часто одновременно являются и (или) вымирающими видами, и поэтому перемещаются в категорию "1". Обязателен для включения в "Красную книгу".

- К р и т е р и и :** 1) вид встречается очень редко до редко (шкала);
- 2) вид встречается еще умеренно часто (шкала), но очень сильно подвергается опасности из-за продолжающегося антропогенного влияния;
- 3) в большей части ранее занимаемой области заселения вид уже исчез;
- 4) проявляется влияние большинства биологических факторов риска;
- 5) пункты заселения вида (жизненное пространство) в настоящее время во многих случаях ограничены.

Если опасность для вида нельзя предотвратить, то этот вид передвигается в категорию "1".

#### **Категория "3" – сокращающийся (подвергающийся опасности)**

Виды, еще достаточно широко распространенные и встречающиеся в значительном количестве особей и (или) популяций, но имеющие тенденцию к неуклонному уменьшению ареала под влиянием естественных и (или) антропогенных причин. Согласно Комиссии МСОП, обязательны для включения в "Красную книгу".

- К р и т е р и и :** 1) вид очень редкий или редкий (шкала);
- 2) еще встречается умеренно часто (шкала), но очень сильно подвержен опасности в результате деятельности человека;
- 3) в большей части ранее заселяемой области уже исчез;
- 4) проявляется влияние большинства биологических факторов риска;

5) многие пункты заселения вида (жизненное пространство) в настоящее время ограничены.

**Категория "4" ("Г")** – неопределенный (предположительно подвергающийся опасности)

Виды, которые, возможно, находятся под угрозой исчезновения, но степень этой угрозы из-за недостатка сведений неясна. Поскольку эта категория является чисто качественной, то система критериев не предусмотрена. Определение этой категории вызывает некоторые трудности, однако она необходима для установления степени опасности редко регистрируемых видов (криптогамные растения, мелкие животные), для чего используются сведения об их находках (местообитаниях), подвергающихся факторам риска. К данной категории относятся также виды, угрожаемые, предположительно находящиеся под угрозой исчезновения, но по недостатку сведений не могут быть отнесены к разряду исчезающих. Заносятся в "Красную книгу".

Кроме указанных выше категорий для "красных списков" Германия (Rote..., 1996), установлена новая категория "P" ("R"), а также два символа, носящие национально-региональный характер: "+" и "-". Эти новые категории заслуживают внимания, поэтому мы даем их характеристику.

**Категория "P" ("R")** – крайне редкий

Виды крайне редкие с давних пор, например очень локально встречающиеся. Следует различать две группы видов этой категории: 1) виды с очень пространственно ограниченным местообитанием, где может содержаться высокое число индивидов. Для оценки важно не только число находок индивидов, но и (особенно) их пространственное распределение. Эти виды очень сильно подвергаются опасности; 2) виды, которые имеют большую область распространения, но встречаются очень спорадически и представлены крайне незначительным числом индивидов. В таких случаях очень быстро возникает прямое, но небольшое проявление влияния антропогенного фактора. Редкость у этой группы может быть кажущейся, если во многих местонахождениях (благодаря улучшенным методам исследования) подтверждается высокая плотность популяции. Например, в эту категорию могут быть помещены очень локально встречающиеся виды альпийских регионов (например, участки в Украинских Карпатах).

Критерии: 1) не очень заметное уменьшение численности, угроза не установлена;

2) редкость вида устанавливается благодаря непредвиденному влиянию человека (например, последствия аварии на ЧАЭС).

Каждый "красный список", согласно подходам МСОП, должен содержать еще виды, отнесенные к категории "D".

**Категория "D"** – недостаточно известные (данные неполные)

Виды, информация о распространения, биологии и опасности исчезновения которых неполная: 1) до сих пор часто пропускались или не распознавались; 2) в последнее время впервые исследованы таксономически (новые виды, данные о распространения, биологии и опасности которых еще недостаточны); 3) таксономически проблематичные (таксономический статус вида неясен).

Все старые сведения о сомнительных видах должны быть обсуждены, если это не

было сделано из-за отсутствия подтверждающих сведений об их новых находках.

**Символы** "+" и "-" приняты на национально-региональном уровне (для территории Германии) и рассматриваются как дополнительные к категориям "2" и "3" (Rohr ..., 1996). Возможно, они будут использованы украинскими альгологами при составлении "красных списков" водорослей Украины.

**Критерии** для этих символов: 1) если опасность для небольших популяций отдельных видов в национальных границах сильнее, чем в общей части ареала, то употребляется символ "+". Такими, например, могут быть виды с общим распространением в альпийских областях, но в национальных границах они встречаются в небольших популяциях своей альпийской области, и поэтому подвергаются опасности (например, *Emastrum obesum* Josch. в Украинских Карпатах); 2) если вид подвергается опасности исчезновения на всей территории своего распространения, но в некоторых его частях, например вблизи альпийских пространств, опасность для вида отсутствует, то употребляется символ "-".

### ШКАЛЫ

Наполнение информацией описанных выше критериев для установления категории опасности производится с помощью довольно простых, в определенной степени обобщенных шкал (Schnittler, Ludwig, 1996). Так как данные о распространении, состоянии развития или факторах опасности у разных систематических групп, а также у отдельных видов очень различаются, то определяется групповая специфика этих шкал.

Для прогнозов об угрозе (какие факторы опасности следует ожидать) следует использовать данные, полученные при написании списков за последние 10 лет.

#### Критерий "Состав" (или "Присутствие")

Для оценки ситуации о составе нужно определить такие параметры:

1) величину состава: исчисляемое число единства, или локальные единицы в пространстве; 2) распределение местонахождений; 3) массовые изменения: средние величины состава должны быть оценены за продолжительное время (не менее 5 лет).

Шкала для определения понятия

Крайне редко: до 3 местонахождений в Украине\*.

Очень редко: до 5 местонахождений.

Редко: до 10 местонахождений.

Умеренно часто: от 10 до 30 местонахождений.

Часто: от 30 до 100 местонахождений.

Очень часто: число находок такое большое, что уже больше не оценивается.

#### Критерий "Сужение ареала"

Процентная потеря площади сегодняшних закрытых ареалов по сравнению с историческим ареалом. (Эти величины только оценочные, т.к. точные данные в основном отсутствуют. Замедление скорости падения численности отмечается тогда, когда распространение вида расширяется.)

Шкала для определения понятия

> – быстрое: определяется скорость уменьшения численности особей;

\*Цифровое наполнение шкал предложено нами для альгофлоры Украины.

- = – установившееся: скорость уменьшения численности особей константная ( $\pm$ );
- < – медленное: падение скорости развития задерживается за последние 10 лет;
- 0 – приостановившееся: дальнейшее падение развития не установлено.

Кроме того, с учетом процентной потери площади сегодняшних закрытых ареалов по сравнению с историческим ареалом используются следующие понятия:

- !!! – очень сильное: потеря преобладающей части площади ( $\sim 2/3$ );
- !! – сильное: потеря значительной части площади (между  $1/3$  и  $2/3$ );
- ! – незначительное: потеря небольшой, но заметной части площади (между  $1/10$  и  $1/3$ );
- = – никакого: площадь закрытых ареалов почти остается прежней ( $\pm 1/10$ );
- + – расширяется: закрытый ареал заметно расширяется ( $1/10$ ).

Если вид в ранее закрытом ареале с высокой плотностью находок еще заселяет небольшие, изолированные одно от другого местообитания, то уже необходимо оценивать потерю площади.

Для составления "красных списков" предлагается учитывать также такой критерий, как "мировая опасность", т.е. опасность для видов в пределах всего ареала (Schnittler, Ludwig, 1996).

Шкала для определения понятия "мировая опасность"

- 1) во всем мире очень редко или сокращающийся (отмечен в списке МСОП (Европейск ..., 1991);
- 2) в Европе очень редко или сокращающийся (отмечен в Европейском "красном списке" (List ..., 1982; Европейск ..., 1991);
- 3) в Средней Европе очень редко или сокращающийся (отмечен в национально-региональных "красных списках" (например, Rothe ..., 1996).

Так как сравнение "красных списков" отдельных стран еще только начинается, то для оценки следует принимать во внимание общий ареал вида, его биологию и экологию.

Поскольку часть ареала в общем ареале можно точно оценить, только у очень хорошо изученных видов, приходится в рецентных ареалах принимать во внимание число местонахождений (находок) или часть площади, что является несовершенной оценкой.

Особый интерес вызывают так называемые эндемичные виды, т. е. виды, обитающие только в данном регионе (конкретного континента, конкретной страны, конкретного острова, конкретной вершины и т.п.) и не известны из других территорий.

Ниже предлагается "красный список" условно эндемичных видов<sup>1</sup> десмидиевых (*Desmidiaceae*) и хлорококковых (*Chlorococcales*) водорослей Украины, для оценки опасности исчезновения которых использованы обсужденные выше категории и критерии.

<sup>1</sup>Под условно эндемичными мы подразумеваем таксоны водорослей, которые обнаружены на данный момент только на определенных участках территории Украины, но, возможно, могут быть найдены и в других регионах при дальнейшем более тщательных или полных исследованиях альгофлоры. Их находки в других районах Украины и за ее пределами не известны.



## Условно экзотические таксоны флоры Chlorococcales и Desmidiaceae Украины

Категория опасности	Таксон	Физико-географическая область			
		Украинское Полесье	Лесостепь	Степь	Украинские Карпаты
1	2	3	4	5	6
<b>CHLOROCOCCALES</b>					
0	<i>Franseria polychaeta</i> (Schisch.) Korschikoff 1953	-	-	+	-
0	<i>Euzoosporidium rectum</i> Korschikoff 1953	-	+	-	-
0	<i>Korschikovella gracilipes</i> var. <i>minor</i> (Korsch.) Tsarenko 1998	+	-	-	-
0	<i>Microcantha minutissima</i> Korschikoff 1953	-	+	-	-
0	<i>Oocystis borgeri</i> var. <i>hispida</i> Schischoff 1926	-	-	+	-
0	<i>Scenedesmus expectinatus</i> Deduzenko-Szegoleva 1949	-	-	+	-
0	<i>S. gracilis</i> Matutenko 1938	-	+	-	-
0	<i>Tetracladus mirabilis</i> Swireako 1927	-	-	+	-
1-2	<i>Korschikovella microscopica</i> (Korsch.) Fott 1974	+	+	-	-
4	<i>Ankyra viridis</i> (Massjuk) Tsarenko 1998	+	-	-	-
4	<i>Hydrionam gracile</i> Korschikoff 1953	-	+	-	-
4	<i>H. pyrenoidiferum</i> Massjuk 1962	+	-	-	-
4	<i>Scenedesmus pseudogranulatus</i> var. <i>hystericoides</i> Massjuk 1962	+	-	-	-
4	<i>S. pseudohystrix</i> Massjuk 1962	+	-	-	-
II	<i>Ankyra judayi</i> var. <i>radziwowskii</i> (Korschikoff) Tsarenko 1998	+	-	-	-
II	<i>Scenedesmus multifidus</i> Massjuk 1962	+	-	-	-
II	<i>S. perforatus</i> var. <i>ornatus</i> f. <i>cornutus</i> Massjuk 1962	+	-	-	-
II	<i>S. perforatus</i> var. <i>ornatus</i> f. <i>mirabilis</i> Massjuk 1962	+	-	-	-
II	<i>Scenedesmus quadrifidus</i> var. <i>hystericoides</i> Massjuk 1962	+	-	-	-
II	<i>Toponawickiella nasdococoides</i> Massjuk 1985	-	+	-	-
<b>DESMIDIACEAE</b>					
0	<i>Cosmarium alexandrovii</i> Reinhard 1913	-	-	+	-
0	<i>C. coniforme</i> Alexenko 1892-1893	-	-	+	-
0	<i>C. goudierei</i> Alexenko 1890-1891	-	-	+	-
0	<i>C. kuznetsovii</i> Woloszyńska 1921	+	-	-	-
0	<i>C. isoperleum</i> Gutewski 1895	-	+	-	-
0	<i>C. reinhardii</i> Alexenko 189	-	-	+	-
0	<i>C. speciosum</i> Lund var. <i>rostafinskii</i> (Gute.) W. et G. S. West 1895	-	+	-	-
0	<i>C. turfosum</i> Alexenko 1892-1893	-	-	+	-
0	<i>C. ucrainicum</i> Alexenko 1892-1893	-	-	+	-
4	<i>C. subconstrictum</i> Palamar-Mordvintseva 1981	+	+	+	-
Г	<i>Staurastrum woronichinii</i> Palamar-Mordvintseva 1981	-	-	-	+
Г	<i>S. setigerum</i> Cleve var. <i>apertum</i> Palamar-Mordvintseva 1981	+	-	-	-

Означення таблиці

1	2	3	4	5	6
Г	<i>Staurastrum suberectatum</i> Cooke et Wille var. <i>densissimum</i> Palamar-Mordvintseva 1981	+	-	-	-
Д	<i>Cosmarium turkii</i> Palamar-Mordvintseva 1981	+	-	-	-
Д	<i>S. mordini</i> Palamar-Mordvintseva 1981	+	-	-	-
Д	<i>Staurastrum besseri</i> Woloszyńska 1921	+	-	-	-
Д	<i>S. serraticum</i> Palamar-Mordvintseva 1981	-	-	-	+
Д	<i>S. cycloanthum</i> W. et G. S. West var. <i>brevissum</i> Palamar-Mordvintseva 1961	+	-	-	-
Д	<i>S. cycloanthum</i> W. et G. S. West var. <i>discretum</i> Palamar-Mordvintseva 1961	+	-	-	-
Д	<i>S. acroticum</i> Palamar-Mordvintseva 1961	-	-	+	-

Умовне означення: "0" – незначущий, "1" – знаходиться под угрозой исчезновения, "2" – редкий (сильно подверженный опасности), "4" – неопределенный (предположительная опасность), "Г" – неопределенный (предположительно подверженный опасности); "Д" – недостаточно известен (данные неполные); "+" – присутствует, "-" – отсутствует. Рядом с таксоном указан год его описания.

G.M. Palamar-Mordvintseva, P.M. Turenko, S.P. Wasser

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,  
2, Tereshchenkivska St., Kiev, 252601, Ukraine

#### TO THE PROBLEM OF COMPILATION OF "RED LISTS" OF ALGAE OF UKRAINE

General approaches, principles and criteria used in the preparation of "red lists" of algae are discussed. Original indices and criteria of certain estimated scales of national-regional level are proposed. Paper contains a list of conventionally endemic taxa of desmids and chlorococcal algae (Chlorophyta) for the flora of Ukraine based on the accepted criteria.

*Keywords:* algae, red lists, conservation.

Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. – М.: Лесная промышленность, 1978. – 469 с.

Рейхерс Н. Ф., Яблоков А. В. Словарь терминов и понятий, связанных с охраной живой природы. – М.: Наука, 1982. – 143 с.

Терцова книга Української РСР. – К.: Наук. думка, 1980. – 304 с.

Терцова книга України. Рослинний світ. – К.: Укр. енциклопедія, 1996. – 608 с.

Carlin J. G. F., McGough H. N. The Irish Red Data Book. 1. Vascular Plants. – Dublin: Wildlife Service Ireland, 1988. – 168 p.

European Red List of Globally Threatened Animals and Plants. – Genf: Economic Commission of Europe, United Nations ENV/WG.20, 1991. – 153 p.

List of rare, threatened and endemic plants in Europe. – Strasbourg: IUCN, Conservation Monitoring Centre Kew, 1982. – Natur. Environ. Ser. 27.

IUCN Red List Categories, prepared by the IUCN Species Survival Commission. [As approved by the 40th Meeting of the IUCN Council]. – Gland: IUCN, 1994. – 17 p.

Draft Guidelines applying the IUCN Red List Categories at the National Level. Results of the National Red List Workshop 23-24 March 1995. – Gland: IUCN, 1995. – 5 p.

Krause W. Rote Liste der Arnielechierealgae (Charophyta) // Rote Liste der gefährdeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland / Ed J. Blab, E. Novák, W. Trautmann, H. Sakopp. – Greven: Kilda-Verlag, 1984. – S. 184-187.

Macr G. et al. The Development of New Criteria for Listing Species on the IUCN Red List // Species. – 1993. – 19. – P. 16-22.

Perting F. H. et Farrell L. British Red Data Books: 1. Vascular Plants. 2. Ed. – Lincoln: Roy. Soc. Nat. Conserv., 1983. – 168 p.

- Rasil P., Valtonen R. Threatened animals and plants in Finland. – Helsinki: Helsinki Government Print. Centre, 1987.
- Rote Liste gefährdeter Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland. Referate und Ergebnisse des Arbeitstreffens in der Internationalen Naturschutzakademie Insel Vilm vom 25-28 November 1991. – Bonn-Bad Godesberg (Landwirtschaftsverlag) // Schr. R. Vegetation. – 1992. – H. 23. – 245 S.
- Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands / Eds. G. Ludwig et M. Schüttler // Ibid. – 1996. – H. 28. – 739 S.
- Schippmann U. Ansätze zur Neufassung der IUCN-Gefährdungskategorien // Ibid. – 1992. – H. 23. – S. 53-59.
- Schüttler M., Ludwig G. Zur Methodik der Erstellung Roter Listen // Ibid. – 1996. – H. 28. – S. 709-739.
- Schüttler M. et al. Konzeption der Roten Listen der in Deutschland gefährdeten Tier- und Pflanzenarten. – Unter Berücksichtigung der neuen internationalen Kategorien // Natur. Land. – 1994. – 69, N 10. – S. 451-459.
- Siemińska J. Red List of Threatened algae in Poland // Lista roślin wymierających i zagrożonych w Polsce / Ed K. Zarzyckiego, W. Wojewody. – Warszawa: Państw. Wydaw. Nauk., 1986. – S. 29-44.
- Siemińska J. Lista roślin wymierających i zagrożonych w Polsce. – Krakow, 1992. – S. 7-19.
- Stewart N. J., Church J. M. Red Data Books of Britain and Ireland: Stoneworts. – Peterborough: Joint Nature Conserv. Comm., 1992. – 145 p.
- Uppendrup M. Vorwort // Rote Liste gefährdeter Pflanzen Deutschlands / Eds G. Ludwig et M. Schüttler // Schr. R. Vegetation. – 1996. – H. 28. – S. 5-6.

Получена 10.04.98  
Попередній підписав в печать В. М. Шаларь

**Царенко П.М., Паламарь-Мордвинцева Г.М. Теоретические предпосылки альгофлористического районирования Украины // Актуальные проблемы современной альгологии. Тез. докл. II Междунар. конф. Киев, май 1999 // Альгология – 1999. – 9, №2. – С. 107-108.**

В решении одного из важнейших вопросов современности – сохранении биологического разнообразия – особое место принадлежит биогеографии, в частности флористической географии. Исчезновение отдельных популяций, видов и даже родов растений означает потерю очень ценного генетического материала. С целью познания, где и что охранять, необходимо иметь достаточно ясную картину распространения и распределения растений на той или иной территории. Поэтому флористическая география приобретает новое значение, а благодаря накопленной информации о географическом распространении видов она становится теоретической основой для охраны растений.

Альгофлора Украины в сравнительном плане может рассматриваться в наши дни как довольно полно и детально изученная. Такое представление основывается на высоком видовом, таксономическом и флористическом разнообразии водорослей Украины. Во флоре Украины обнаружен 4161 вид (5323 внутривидовых таксона), что составляет свыше 42 % общемировой континентальной альгофлоры и около 10 % альгофлоры Земли (Царенко, Паламарь-Мордвинцева, Вассер, 1998). Альгофлора Украины является одной из наиболее богатых среди альгофлор европейских стран. Потенциальная уязвимость водорослей и их ф группировок, а также возможные негативные последствия их обеднения и исчезновения вызывает насущную потребность в их охране. Флористическое районирование должно обеспечить информационный поиск для обоснования природоохранных мероприятий. Это обстоятельство является главным мотивом, побудившим нас заняться вопросом альгофлористического районирования Украины. Богатство и разнообразие альгофлоры Украины, а также особенности распределения видов водорослей на ее территории вызывает необходимость деления Украины на естественные альгофлористические единицы – альгохорионы. При узко региональных хориономических работах любое флористическое районирование отдельных стран должно гармонизировать с глобальной флористической системой (Тахтаджян, 1978). Украина, согласно флористическому делению Земного шара, относится к Циркумбореальной и но и филогенетический подход, который предполагает детальное монографическое изучение отдельных таксонов с использованием комплекса современных методов систематики водорослей, а также изучение структуры вида и его популяционного разнообразия на протяжении всего ареала. частично Средиземноморской области Голарктического царства. Кроме того, имеются еще ботанико-географические, геоботанические и другие системы. Они основаны главным образом на распространении высших растений. К

сожалению, еще не создана обобщенная система фитохорионов, пригодная для всех растений. Поэтому работа над созданием альгофлористической системы представляется нам весьма актуальной. Для флористического районирования большое значение имеет монографическое изучение систематики и географии отдельных таксонов. Обобщенные данные о разнообразии водорослей Украины свидетельствуют о том, что в настоящее время в Украине имеется богатый материал о разнообразии отдельных групп водорослей: определители, монографии, флоры (Царенко, Паламарь-Мордвинцева, Вассер, 1998). Кроме того, сейчас идет подготовка чек-листов всех групп водорослей Украины. Эти материалы должны стать основой для создания системы альгохорионов Украины. При этом важно учитывать не только изучение и картирование ареалов таксонов разного ранга, но и филогенетический подход, который предполагает детальное монографическое изучение отдельных таксонов с использованием комплекса современных методов систематики водорослей, а также изучение структуры вида и его популяционного разнообразия на протяжении всего ареала.

*Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М.* Красный список *Charales* Украины // Альгология. – 2004. – 14, №4. – С. 399-412.

Г.М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА, П.М. ЦАРЕНКО

Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,  
Украина, 252601 Киев, ул. Терещенковская, 2

## КРАСНЫЙ СПИСОК *CHARALES* УКРАИНЫ

Приведен Красный список *Charales* Украины, включающий 35 видов, принадлежащих к родам *Chara* (21 вид), *Lamprolaminium* (1), *Nitella* (10), *Nitellaparis* (1) и *Tofieldia* (2). Один вид отнесен к первой категории охраны (находится под угрозой исчезновения), десять видов – ко второй (сильно подвергающийся опасности), восемь относятся к третьей (сокращающийся, уязвимый – подвергающийся опасности), семь – к категории "4" (испытывающих предполагаемую опасность) и девять – к категории "Д" (недостаточно известных). Проанализированы основные признаки и характеристики харовых водорослей, установлены основные категории опасности.

*Ключевые слова:* харовые водоросли, Красный список, флора Украины.

### Введение

Необходимость защиты биологического разнообразия, применение принципа предупреждения исчезновения многих растений и животных, а также разработка мероприятий по их охране, ведет к созданию Красных списков редких, вымирающих и подвергающихся опасности видов. Первый Красный список водорослей в Украине был опубликован для условно эндемичных *Chlorophyta*, в частности десмидиевых и хлорококковых (Паламарь-Мордвинцева и др., 1998). В этой же работе обсуждены принципы, критерии и категории опасности, разработанные на международном уровне (IUCN, 1994; Draft ..., 1995; Walter, Gillet, 1998) и рекомендованные нами для применения в Украине. Наряду с этим опубликованы сведения, касающиеся общих подходов к формированию Красных списков водорослей Украины и составления программно-методического пособия "Отбор видов водорослей Украины, заслуживающих первоочередной охраны" (Кондратьева, 2003, 2004).

Выживание харовых водорослей в Украине подвергается серьезной опасности в связи с постоянным влиянием и угрозой антропогенного пресса. Уникальные особенности биологии харовых, специфика их эколого-биологических особенностей, использование в биондикационной практике, возрастающий интерес к этой группе растений как к объекту для исследования биосистематики на молекулярном уровне убеждают в необходимости составления критического списка обнаруженных в Украине видов *Charales* с определенном категориями опасности для каждого из них.

В европейской литературе имеется несколько публикаций Красных списков харовых водорослей: для Германии (Krause, 1984), Польши (Siemińska, 1986, 1992), Финляндии (Rassi et Väisänen, 1987), а также список харовых Юго-восточной Европы (Балканский п-ов), критически пересмотренный с точки зрения оценки опасности для видов этих растений (Blaženčić et Blaženčić, 2002).

© Г.М. Паламарь-Мордвинцева, П.М. Царенко, 2004

Кроме этого, ряд видов харовых занесен в некоторые региональные Красные книги. Так, опубликована Красная книга харовых Ирландии и Англии (Stewart & Church, 1992) и Красная книга растений, содержащая данные о харовых водорослях Ленинградской обл., Россия (Виноградова, Лукницкая, 2001), а в Красную книгу Украины (Червона ..., 1996) внесены три вида рода *Chara* L. В процессе сравнительного анализа харовых водорослей Украины мы учли имеющиеся данные о "краснокнижных" видах *Charales*.

Цель настоящей работы – составление Красного списка *Charales* Украины, определение редких и исчезающих видов, категоризация их по степени подверженности влиянию условий антропопресса и уровню охраны. Дана краткая характеристика некоторых морфо-экологических и номенклатурно-таксономических особенностей харовых водорослей.

### Материалы и методы

Материалом для данной статьи послужили данные о харовых водорослях (*Charales*), произрастающих и выявленных в Украине к настоящему времени. Харовые водоросли представлены во флоре Украины 38 видами, которые принадлежат к следующим родам: *Chara* (23 вида), *Nitella* C. Agardh (10), *Nitellopsis* Ny (1), *Tolypella* (A. Braun) A. Braun (1), *Lamprothamnium* J. Groves (1).

Источниками информации об этих водорослях послужили публикации разных лет (Підліський, 1935; Dambaska, 1964; Шолякубов, 1979; Голлербах, Красавина, 1983; Голлербах, Паламарь-Мордвинцева, 1991, 1998; Паламарь-Мордвинцева и др., 1998, 2004), а также результаты оригинальных наблюдений и коллекция *Charales*, собранная сотрудниками Ин-та ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины за более чем 60-летний период (начиная с 40-х годов XX в.) и хранящаяся в его альготекке (Царенко и др., 2002). Обобщены имеющиеся данные о видовом разнообразии и особенностях произрастания *Charales* до 2003 г. включительно.

При анализе степени угрозы существованию видов харовых водорослей учитывали ландшафтно-гидрологические изменения, произошедшие за последние полвека (Романенко, 2001) и значительно влияющие на представителей *Charales*. Многие виды гидробионтов подвергаются серьезной угрозе при деструкции природных экосистем в разных регионах Украины. Учтены также сведения по морфологии, экологии, палеонтологин, географическому распространению и таксономии видов, обнаруженных в Украине (приведено ниже).

Для оценки степени уязвимости видов использованы критерии МСОП, обсужденные нами ранее (Паламарь-Мордвинцева и др., 1998). Определение степени угрозы конкретным видам харовых водорослей Украины проведено с учетом сравнения составленного нами списка (табл. 1) с региональными европейскими Красными списками (табл. 2). При этом приняты следующие категории опасности:

"0" – вид исчезнувший (не встречаемый в природе в течение ряда лет, но, возможно, уцелевший в отдельных, мало доступных местах, сохранившийся в культуре или популяции вида);

"1" – находящийся под угрозой исчезновения (вид, подвергающийся непосредственной опасности вымирания, дальнейшее существование которого

невозможно без осуществления специальных мер охраны. Обязательно заносится в Красную книгу);

"2" – редкий (сильно подвергющийся опасности) (вид, не находящийся под прямой угрозой исчезновения, но встречающийся в таком малом числе особей и(или) популяций на столь ограниченной территории и в столь специфических местах обитания, что может быстро исчезнуть. Обязателен для включения в Красную книгу);

"3" – сокращающийся (вид, еще достаточно широко распространенный и встречающийся в значительном количестве особей и (или) популяций, но имеющий тенденцию к неуклонному уменьшению ареала под влиянием естественных и(или) антропогенных причин. Обязателен для включения в Красную книгу);

"4" – неопределенный (предположительно подвергющийся опасности) (виды, которые, возможно, находятся под угрозой исчезновения, но степень этой угрозы из-за недостатка сведений неясна. Заносится в Красную книгу);

"Д" – недостаточно известные (данные неполные) (виды, информация о распространении, биологии и опасности исчезновения которых неполная: 1) которые пропускались или не распознавались; 2) в последнее время впервые исследованы таксономистами; 3) таксономически проблематичны).

### Общая характеристика

Морфологические особенности. Харовые водоросли (лучицы, хары, харофиты) – *Charales* резко отличаются от других групп водорослей внешним видом, напоминая некоторые высшие растения (хвощ – *Equisetum*, роголистник – *Sagittariifilum*). Это макроскопические, многоклеточные растения, имеющие вид кустисто ветвящихся стеблевидных побегов, членисто-мутовчатого строения, что является наиболее заметным отличительным их признаком. Высота талломов харовых водорослей составляет 20-30 см, но иногда 1-2 м. Они обитают на дне водоемов, образуя заросли подобно высшим водным растениям. Наибольшего своеобразия у харовых достигает строение органов полового размножения. Это – антеридия и оогония, которые обычно покрыты известью, поэтому хорошо сохранились в геологических наложениях. Именно благодаря фосфоризированным оогониям и ооспорам харовых, получившим название гиригонитов, удалось проследить сложную эволюцию этих растений.

Эволюционные (палеонтологические) особенности. Отделявшись от других групп зеленых водорослей примерно в первых периодах палеозойской эры, харовые водоросли имели сложный путь эволюции в разнообразных условиях окружающей среды и сохранились до настоящего времени (Маслов, 1963; Сайдаковский, Шайкина, 1976). Они встречаются в геологических слоях палеозойской эры, начиная от верхнего силура палеозоя до антропогена на протяжении примерно 420 млн лет. Их развитие характеризовалось этапами активного расцвета (девонский, раннетриасовый, позднеюрский, меловой, эоценовый периоды) и более спокойного развития (Кансен-Ромашкина, 1981).

Наиболее древние находки харовых водорослей относятся к Лудловскому и Пржидольскому ярусам верхнего силура Воыно-Подольн (Сайдаковский, Шайкина, 1976). Эта территория Украины, а также Днепровско-Донецкая впадина и территория Донецкого бассейна наиболее полно изучены в отношении



Таблиця 1. Распределение зарослей водорослей по физико-географическим зонам и Горным странам Украины

Таксон	Регіон				
	Українське Полісся	Лісостеп	Степ	Українські Карпати	Горний Крим
<i>Chara aculeolata</i> Kütz. in Reich.	+	-	-	-	-
<i>Ch. arcuatofolia</i> Vih.	+	-	-	-	+
<i>Ch. aspera</i> Dehnb. ex Willd.	+	+	+	-	-
<i>Ch. braunii</i> C.C. Gemlin	-	+	+	+	-
<i>Ch. comosa</i> Desv. et Loisel in Loisel	-	-	+	-	+
<i>Ch. conivens</i> Salzm. ex A. Braun	+	-	+	-	+
<i>Ch. contraria</i> A. Braun ex Kütz.	+	+	+	+	+
<i>Ch. delicatula</i> C. Agardh (= <i>Ch. virgata</i> Kütz.)	+	-	-	+	-
<i>Ch. domini</i> Vih.	+	-	-	-	-
<i>Ch. fischeri</i> Mig.	+	-	-	-	+
<i>Ch. fragifera</i> Durieu	+	-	-	-	-
<i>Ch. fragilis</i> Desv. (= <i>Ch. globularis</i> Thuillier)	+	+	+	+	+
<i>Ch. galioides</i> DC.	-	-	-	-	+
<i>Ch. gemmophylla</i> A. Braun	+	+	-	-	+
<i>Ch. hispida</i> L.	+	-	+	-	+
<i>Ch. horrida</i> Webst.	-	-	+	-	-
<i>Ch. mucosa</i> J. Groves et Bull.-Webst.	+	-	-	-	-
<i>Ch. neglecta</i> Hollerb.	-	-	-	-	+
<i>Ch. polyacantha</i> A. Braun in Rabenh.	+	-	+	-	+
<i>Ch. schaffneri</i> (A. Braun) Allen	+	-	+	-	+
<i>Ch. tenuispina</i> A. Braun	-	-	+	-	-
<i>Ch. tomentosa</i> L.	+	-	-	-	-
<i>Ch. unbekannta</i> Hollerb.	+	-	-	-	-
<i>Ch. vulgaris</i> L. emend. Wallroth	+	+	+	+	+
<i>Nitella brachytelea</i> A. Braun	-	-	+	-	-
<i>N. capillaris</i> (Krock.) J. Groves et Bull.-Webst.	+	-	-	-	-
<i>N. confervaceae</i> A. Braun ex Leonardi	-	+	-	-	-
<i>N. gracilis</i> (J.E. Sm.) C. Agardh	-	+	-	-	-
<i>N. flexilis</i> (L.) C. Agardh	+	+	+	-	-
<i>N. mucronata</i> (A. Braun) Miguel	-	+	+	-	-
<i>N. opaca</i> (Brux.) C. Agardh	+	-	+	-	-
<i>N. syncarpa</i> (Thuill.) Chev.	-	+	-	-	-
<i>N. tenuissima</i> (Desv.) Kütz.	-	+	-	+	-
<i>N. tricuspidata</i> (Vers.) C. Agardh	-	-	+	-	-
<i>Nitellopsis obtusa</i> (Desv. in Loisel) J. Groves	+	+	+	-	-
<i>Tolypella nidifica</i> (O. Müll.) A. Braun	-	-	+	-	+
<i>T. prolifera</i> (Ziz ex A. Braun) Leonh.	-	+	+	-	-
<i>Lampyromannium papillosum</i> (Wallroth) J. Groves	-	-	+	-	+
Всього	6	21	15	20	16

Примечание. "+" – Наличие вида, "-" – вид не обнаружен.

Таблиця 2. Красний список харових водоростей України

Таксон	Страна / регион							
	УКР	ПЛШ	ФНЛ	ГРН	АНГ	ИРЛ	РОС/ ЛГД	Ю-В Евр.
<i>Clara aculeolata</i> Kütz. in Reich.	3	I	-	V	R	-	-	CR
<i>Cl. arcuataefolia</i> Villh.	Д	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. aspera</i> Dethard ex Willd	4	I	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. braunii</i> C.C. Gmelin	1	I	V	V	Ex	-	2(V)	-
<i>Cl. comosum</i> Desv. et Loisel in Loisel	2	I	-	-	E	V	2(V)	VU
<i>Cl. comosum</i> Salzm. ex A. Braun	3	R	-	-	V	+	-	CR
<i>Cl. contraria</i> A. Braun ex Kütz.*	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. delicatula</i> C. Agardh	3	-	-	-	-	-	-	VU
<i>Cl. domitii</i> Villh.	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. fischeri</i> Mig.	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. fragifera</i> Durica	Д	-	-	-	-	-	-	CR
<i>Cl. fragilis</i> Desv.*	-	I	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. galloides</i> DC.	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. gymnophylla</i> A. Braun	3	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. hispida</i> L.	Д	-	-	-	-	-	2(V)	-
<i>Cl. horrida</i> Wahlst.	Д	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. mucosa</i> J. Groves et Bull.-Webst.	2	-	-	-	I	Ex	-	CR
<i>Cl. neglecta</i> Hollerb.	Д	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. polyacantha</i> A. Braun in Rabenh.	3	V	-	-	-	-	-	EN
<i>Cl. schoffneri</i> (A. Braun) Allen	Д	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. tenuispina</i> A. Braun	4	R	-	-	-	-	-	VU
<i>Cl. tomentosa</i> L.	3	I	-	-	-	-	2(V)	VU
<i>Cl. uzbekistanica</i> Hollerb.	Д	-	-	-	-	-	-	-
<i>Cl. vulgaris</i> L. emend. Walloch*	-	I	-	-	-	-	-	-
<i>Nitzella brachyseta</i> A. Braun	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. capillaris</i> (Krock.) J. Groves et Bull.-Webst.	2	V	-	-	Ex	-	-	-
<i>N. confervacea</i> A. Braun ex Leonardi	2	V	R	V	-	-	-	CR
<i>N. gracilis</i> (J.E. Sm.) C. Agardh	3	V	R	V	V	V	-	CR
<i>N. flexilis</i> (L.) C. Agardh	Д	I	-	-	-	-	-	-
<i>N. micronia</i> (A. Braun) Miguel	4	V	-	-	-	R	-	-
<i>N. opaca</i> (Braz.) C. Agardh	Д	V	-	-	-	-	-	-
<i>N. runcarpa</i> (Thuill.) Chev.	3	I	-	-	-	-	2(V)	-
<i>N. tenuissima</i> (Desv.) Kütz.	3	E	-	V	E	V	-	VU
<i>N. translucens</i> (Vers.) C. Agardh	2	-	-	V	-	-	-	-
<i>Nitzellopsis obtusa</i> (Desv. in Loisel) J. Groves	2	I	R	V	V	-	3(R)	VU
<i>Polysella nigra</i> (O. Müll.) A. Braun	2	-	-	E	I	-	3(R)	CR
<i>P. prolifera</i> (Ziz. ex A. Braun) Leonh.	2	R	-	E	V	Ex	-	VU
<i>Lampranthidium papillosum</i> (Walloch) J. Groves	2	-	-	E	V	V	-	CR

Условные обозначения. Категории опасности в списках Украины и других европейских стран: "+" – присутствует, "-" – отсутствует; "1" – находящийся под угрозой исчезновения, "2" – редкий (сильно подверженный опасности), "3" – уязвимый, сокращающийся (подверженный опасности), "4" – неопределенный (предполагаемая опасность), "Д" – недостаточно известен (данные неполные); I – неопределенный, R (CR) – редкий, V (VU) – уязвимый, E (EN) – подверженный опасности исчезновения, Ex – вымерший. УКР – Украина, ПЛШ – Польша, ФНЛ – Финляндия, ГРН – Германия, АНГ – Англия, ИРЛ – Ирландия, РОС/ЛГД – Россия (Ленинградская обл.), Ю-В Евр. – Юго-Восточная Европа. \* – Виды, рассматриваемые в Красных списках других стран, но не имеющие статуса охраны в Украине.

ископаемых харовых во второй половине XX в. не только в Украине, но и во всей Европе (Ищенко, Сайдаковский, 1975; Ищенко, Ищенко, 1982; Сайдаковский, 1993).

Максимальное развитие и разнообразие таксонов харовых водорослей отмечено в девонском периоде. В конце палеозоя произошло полное вымирание представителей двух порядков и дальнейшая эволюция в мезозое и кайнозое отмечалась только для видов *Charales*. Наиболее интенсивное родообразование харовых и их расцвет происходил в позднеюрско-меловом периодах. Доминирующее положение семейства *Characeae* отмечено на рубеже мезозоя и кайнозоя (Сайдаковский, Шайкин, 1976).

В результате изучения ископаемого материала из разных стран мира описано 3 порядка, 12 семейств, более 115 родов и около 600 видов харовых водорослей (Сайдаковский, 1993). Современные харовые представлены 1 порядком, 1(3) семействами, 6 родами и 300 (440) видами.

Таким образом, по данным палеонтологии, современные харовые водоросли являются остатками когда-то довольно разнообразной, процветающей группы растений.

Экологические особенности. Этапы расцвета харовых водорослей в разное геологическое время связаны главным образом с теплыми климатическими эрами и расширением территорий морских мелководий, заливов, лагун и континентальных водоемов (Сайдаковский, 1993).

Большинство современных видов *Charales* населяют пресноводные водоемы разного типа, особенно часто пруды и озера. Кроме того, они встречаются во временных небольших водоемах-ямах и канавах, а также в ручьях и реках. Некоторые виды произрастают в солоноватоводных водоемах. В типично морских условиях харовые не обнаружены. Все виды данной группы водорослей предпочитают стоячие водоемы с чистой водой и кислой, нейтральной или щелочной средой. Для многих *Charales* важным является повышенное содержание в воде извести. Наибольшее число видов харовых обнаружено в водоемах с умеренной температурой (15-20 °С) воды, в то же время некоторые из них выявлены при резко контрастных температурных условиях. Широкие экологические границы их местобитаний свидетельствуют о высокой адаптивной способности харовых водорослей.

Они могут быть пионерами новосозданных и эфемерных местобитаний, доминантами глубоководных озер в сообществах с другими водными растениями. Харовые не выдерживают высоких концентраций питательных веществ в воде, особенно фосфатов. Они являются индикатором отсутствия или низких концентраций минеральных удобрений. Последняя особенность харовых указывает на то, что их разнообразие подвергается серьезной угрозе из-за деструкции биотопов, вызванной поступлением этих веществ в водоемы, особенно в регионах с развивающейся индустрией, нерациональным использованием минеральных удобрений, т.е. находятся под постоянным негативным антропогенным прессом.

Особенности распространения. Харовые водоросли распространены по всему Земному шару, кроме Антарктиды. Границы их распространения находятся между 69° с.ш. в северной Норвегии и 49° ю.ш. на о-ве Кергелен. Однако из общего числа известных в настоящее время на Земле харовых только шесть видов

обнаружено на всех континентах. Большинство видов встречается только на каком-нибудь одном из них.

Указывается, что 62 % от 440 таксонов харовых ограничивается восемью глобальными зонами разграничения – Северная Америка, Южная Америка, Африка, Европа, Азия, Индия, Мировой океан и Австралия (Khan & Sarma, 1984). Число эндемичных таксонов распределяется соответственно указанным зонам с наибольшим числом в Северной Америке (19 %) и наименьшим – в Индии (8,8 %). Десять эндемичных таксонов выявлены в Северном полушарии и 40 – в Южном. Число специфических таксонов также увеличивается с запада на восток: Евразия (7 видов), Афро-Европа (18 видов), Южная Азия (39) и Индия (70 видов).

В Украине известны 38 видов харовых водорослей, которые распределяются по зонам следующим образом (табл. 1): наибольшее число видов отмечено в широколиственной (Украинском Полесье) и степной зоне (21 и 20 видов соответственно), а наименьшее – в Украинских Карпатах (6 видов). Из шести видов, выявленных в последнем регионе пять относятся к роду *Chara* и один к *Nitella*. Видовое разнообразие харовых в Полесье распределяется так: 17 видов относятся к роду *Chara*, 3 – *Nitella*, 1 – *Nitellopsis*; в Степи: 12 видов – *Chara*, 5 – *Nitella*, 1 – *Tolypella*, 1 – *Nitellopsis* и 1 – *Lamprothamnium*; в Лесостепи: 6 видов – *Chara*, 6 – *Nitella*, 1 – *Tolypella*, 1 – *Nitellopsis*. В Крыму обнаружено 16 видов харовых: 14 – *Chara*, 1 – *Tolypella*, 1 – *Lamprothamnium*. Только три вида харовых водорослей (*Chara contraria*, *Ch. fragilis* и *Ch. vulgaris*) встречены во всех регионах Украины. Таким образом, специфика географического распространения и распределения сохраняется и в пределах Украины.

Таксономические заметки. Харовые водоросли как водные макрофиты давно привлекали внимание исследователей. Их изучение началось значительно раньше других групп водорослей и шло довольно изолированно от основного направления развития альгологии. Талломная природа харовых признана только со временем. В долинисевский период их принимали за высшие растения, преимущественно как виды рода *Equisetum* (Groves, Bullock-Webster, 1920; Wood, 1965). В качестве самостоятельной группы под названием *Chara* они впервые выделены французским ботаником Вайяном (Waillant) в 1719 г. Это название было сохранено К. Линнеем в качестве родового таксона (содержащего 4 вида) среди тайнобрачных растений в «Species Plantarum» (Linnaeus, 1753). Дата публикации указанной работы рассматривается исходной в таксономии харовых водорослей. После работы К. Линнея в течение XIX в. было описано еще 5 родов современных харовых: *Nitella* C. Agardh 1824, *Lychmothamnium* Ruprecht, *Tolypella* A. Braun 1857, *Lamprothamnium* A. Braun 1876, *Nitellopsis* Ny 1849. Позже название рода *Lamprothamnium* изменили согласно правилам приоритетности (которое использовалось ранее для рода семейства *Rubiaceae*) на *Lamprothamnium* Groves 1916.

Морфологические признаки видов харовых водорослей заметно варьируют вследствие их генотипической изменчивости и разнообразия внешних условий обитания. Это обстоятельство сильно влияет на мнение исследователей об их систематике. В основных европейских сводках о харовых водорослях имеются подчас существенные разногласия в понимании объема видов, их границ, номенклатуры и мелких таксономических единиц (ср. Wood, 1965). Особенно род *Chara* рассматривается как составная часть нескольких полиморфных видов (Wood & Imahori, 1965) или как состоящий из многих мономорфных видов (Braun,

1883; Corillion, 1957; Krause, 1997). Различная интерпретация видов *Chara* возникает из за отсутствия объективных методов для установления весомых признаков при их разграничении. В настоящее время разработаны молекулярные методы исследования, позволяющие внести определенную ясность в природу генетического разнообразия и его значения в понимании вида у харовых (Mannschrack et al., 2002).

Наиболее ранними в мире сведениями о харовых являются работы В. Мигулы (Migula, 1887, 1898). Немногие исследователи харовых Украины и других стран бывшего СССР в своих первых работах использовали именно эти сводки Мигулы. Учитывая это обстоятельство, М.М. Голлербах провел ревизию обнаруженных в бывшем СССР видов харовых согласно системе Мигулы (Голлербах, 1950). В дальнейших своих работах по харовым водорослям он значительно их переработал и провел ревизию и обработку материалов. В результате он дал свое понимание вида, свел синонимно, описал ряд новых для науки видов, уточнил диагнозы ранее описанных таксонов, разработал российскую терминологию, указал значение основных признаков для их таксономии. Эти разработки М.М. Голлербаха завершились изданием определителя харовых водорослей СССР (Голлербах, Красавина, 1983). В нашей работе принята аналогичная система и номенклатура таксонов *Charales*, указанных в определителе харовых водорослей Украины (Голлербах, Паламарь-Мордвинцева, 1991). *Charales* подразделяется на три семейства: *Nitellaceae*, *Nitellopsidaceae* и *Characeae*, включающих шесть родов: *Nitella*, *Nitellopsis*, *Tolypella*, *Lamprothamnium*, *Lychnothamnium* и *Chara*. В настоящее время в Украине обнаружено 38 видов харовых водорослей, 24 из которых отнесены к роду *Chara*, 10 – к *Nitella*, 1 – к *Nitellopsis*, 2 – к *Tolypella* 1 – к *Lamprothamnium*. Представители рода *Lychnothamnium* на территории Украины до сих пор не обнаружены.

### Результаты и обсуждение

Во флоре Украины, как уже упоминалось выше, обнаружено 38 видов *Charales*, которые выявлены в водоемах всех ее физико-географических зон и распределены неравномерно (см. табл. 1). Из них три вида (*Chara contraria* A. Braun ex Kütz., *Ch. fragilis* Desv. и *Ch. vulgaris* L. emend. Wallroth) широко распространены на территории Украины, отмечены во всех физико-географических зонах и не требуют особых мер охраны (однако включены в табл. 2 для сравнения). Тридцать пять видов харовых водорослей Украины встречаются спорадически в отдельных зонах или приурочены только к произрастанию в одной из них и заслуживают более детального рассмотрения.

Результаты анализа видов харовых водорослей представлены в табл. 2. Три вида из перечисленных в списке (*Chara braunii*, *Ch. delicatula*, *Ch. canescens*) занесены в "Красную книгу" Украины (Червона ..., 1996). Один из них – *Ch. braunii* отнесен к категории уязвимых (II), а два других – к категории редких (III). За годы, прошедшие с момента опубликования Красной книги, произошли, по нашему мнению, изменения и возросла степень угрозы для *Ch. braunii*. Наши исследования показывают, что *Ch. braunii* следует присвоить степень исчезающего вида (категория I). Сведения о находке этого вида в Украине опубликованы В.И. Подлеским (1935), который обнаружил его в Ново-Павловском лимане (бассейн

р. Дніпра), а последующие находки известны лишь из степной зоны Украины (Голлербах, Паламарь-Мордвинцева, 1991). Предпоследняя находка *Сh. bryonii* датирована 28.07. 1961 г. (коллек. Н.А. Мошкова) и хранится в альготекке Ин-та ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины. Вид обнаружен в Великоберезнянском р-не Закарпатской обл. и идентифицирован нами по гербарным образцам (проба № 9693) при подготовке определителя харовых водорослей Украины (Голлербах, Паламарь-Мордвинцева, 1991). За прошедшие годы с момента опубликования "Красной книги" Украины (1996) районы находок *Сh. bryonii* претерпели значительные природные (наводнения в Закарпатской обл.) и антропогенные изменения по течению р. Дніпра (строительство водохранилищ, авария на ЧАЭС), значительно изменилась среда обитания гидробионтов. Поскольку сведений о находках данного вида за последние десятилетия нет, а из новых он отмечен только на побережье оз. Тузла (Садогурский, 2002), мы считаем, что *Сh. bryonii* находится под угрозой исчезновения. В Великобритании этот вид считается вымершим (Ex) (Bryant & Stewart, 2002), а в Германии и Финляндии – уязвимым (V) (Klause, 1984; Rassi et Väisänen, 1987). В Красной книге Ленинградской обл. России этому виду присвоена также категория 2 (уязвимый – V).

Другой "краснокнижный" вид – *Сh. delicatula* обнаружен в Украине, в основном в Шацких озерах (Луки, Святязь, Люшмер, Песочное и др.), входящих в Шацкий национальный природный парк. В указанных озерах *Сh. delicatula* отмечен в течение последних лет в хорошем состоянии, как процветающий вид. Таким образом, меры охраны в Шацком парке дали положительные результаты. Кроме Украинского Полесья этот вид обнаружен в Карпатах (оз. Синевир) в 1961 г. Сведения о повторных находках *Сh. delicatula* в Карпатах отсутствуют.

Третий вид, занесенный в Красную книгу Украины, *Сh. salmonea* обитает в основном в водоемах, связанных с морем, реже в пресных водах, но нечасто (Херсонская обл., окр. с. Геническая Горка; АР Крым, побережье Черного моря). Этот вид занесен также в Красную книгу Великобритании (E) и Ирландии (V) (Stewart & Church, 1992), Ленинградской обл. России – категория 2 (Виноградова, Лукнишкая, 2000). Он внесен в Красные списки Польши (I) (Siemińska, 1986, 1992) и Германии (E) (Klause, 1984).

Особый интерес вызывает выявленный в Украине *Сh. muscosa*, который до недавнего времени считался эндемиком Британских о-вов (Stewart & Church, 1992). Однако находление этого вида в Югославии (Blaženčić et Blaženčić, 2002), а также в Казахстане (Кокчетавская обл., заповедник Боровое, оз. Джайнак) (Голлербах, Паламарь-Мордвинцева, 1991) свидетельствует о его более широком распространении. В Украине он обнаружен на территории Волинского Полесья (Шацкие озера и Черемского заповедника) (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2004). В Красной книге харовых водорослей Англии этот вид оценен как неопределенный (I), а для Ирландии – как вымерший (Ex) (Stewart & Church, 1992). В Югославии этот вид обнаружен только в одном местонахождении и оценен как критически подверженный опасности глобально (CR, Glob.) (Blaženčić, Blaženčić, 2002).

К категории редких видов флоры Украины мы относим также *Nitella capillaris*, *N. transilvanica*, *N. conyocaseae*, *Tolypella hidifera*, *T. prolifera*, *Lamprothamnium papillosum* и *Nitellopsis obtusa*, что составляет 21 % общего числа *Charales* Украины. *Nitella capillaris* обитает в пресных, преимущественно

новообразованных или очищенных, открытых водоемах. В Украине он обнаружен в Волынском Полесье. В Польше этот вид оценен как уязвимый (V), в Англии – как вымерший (Ex) (Bryan & Stewart, 2002). *N. transiens* обнаружен только в Степной области Приднепровской низменности, обитает в озерах, прудах, рисовых чеках. Возможно, его распространение более широкое, чем установлено до сих пор. Статус уязвимого (V) определен для этого вида только в Германии. *N. convergense* обнаружен в Украине в двух районах – Волынской возвышенности и области Расточья и Ополя. Обитает в мелких водоемах – канавах, лужах, ямах, прудах, реже в озерах. В Польше и Германии он оценен как уязвимый (V), а в Финляндии – как редкий (R). Из рода *Tolypella* в Украине известны только два вида – *T. hidifera*, *T. prolifera*. Первый из них обнаружен в Крымском Присивашье. Он обитает в солоноватых континентальных водоемах и в опресненной морской воде (бухты Черного моря). В Европе этот вид довольно редкий. Для Ленинградской обл. России он также оценен как редкий (3, R), в Германии – как подвергающийся опасности (E), в Англии – как неопределенный (I), а в Юго-восточной Европе он включен в список критически подвергаемых опасности видов (CR). Второй вид – *T. prolifera* обнаружен впервые для Украины А.В.Толпачевским в 1940 г. на левом берегу р. Днепра в стоячем водоеме в окрестностях с. Келиберда Каневского р-на, Черкасской обл. (Голлербах, Паламар-Мордвинцева, 1991). Повторно для Украины этот вид выявлен в оз. Песочном у берега (Луганский природный заповедник) в 1999 г. (Петлеванный, 2000), т.е. он известен только из Северной области Днепровской террасовой равнины Лесостепи и Донецкой физико-географической области степной зоны. Во флоре Польши этот вид определен как редкий (R), в Германии – как подвергающийся опасности (E), в Англии – как уязвимый (V), а в Ирландии значится как вымерший (Ex).

К категории редких мы относим также *Nitellopsis obtusa* и *Lamprothamnium rarillosum*, которые являются единственными представителями указанных родов в Украине. *N. obtusa* встречается изредка в равнинных районах Украины (Украинского Полесья, Лесостепи и Степи). Обитает в пресных, преимущественно глубоких, стоячих или слабо проточных водоемах. В Европе это довольно распространенный вид. В Польше он указывается как неопределенный (I), в Финляндии – редкий (R), Германии и Англии – как уязвимый (V), в Ленинградской обл. – как редкий (3, R). *L. rarillosum* обитает обычно в солоноватых водах, связанных с морем. В Украине он найден в континентальных водоемах северного и восточного побережья Черного и Азовского морей Таманского п-ова. В Германии этот вид значится как подвергающийся опасности (E), в Англии и Ирландии – как уязвимый (V), а в Юго-восточной Европе – как критически подвергаемый опасности (CR).

К третьей категории – сокращающиеся виды (Паламарь-Мордвинцева и др., 1998), мы отнесли восемь видов (*Chara aculeolata*, *Ch. connivens*, *Ch. polyacantha*, *Ch. tomentosa*, *Ch. gymtophilla*, *Nitella syncarpa*, *N. tenuissima*, *N. gracilis*), что составляет около 21 % всего состава *Charales* Украины. *Ch. aculeolata* встречается обычно в крупных непроточных водоемах, в опресненных морских заливах и бухтах. Этот вид довольно широко распространен и встречается повсеместно, но нечасто. В Украине он обнаружен в Волынском Полесье, оз. Святынь (Шацкий р-н, группа Шацких озер, на глубине 1-2 м) и оз. Охотин (Ковельский р-н), а также в крымских заливах Черного моря. В Польше этот вид

отнесен к категории неопределенных (I), в Германии – уязвимых (V), а в Англии – редких (R). *Ch. solitaria* встречается в солоноватых водоемах по морскому побережью, иногда в пресных водах. В Украине он обнаружен в нескольких районах Украинского Полесья – в водоемах Киевского и Черниговского Полесья и Степи (Бугско-Днестровской области Причерноморской низменности и Степной области Приднепровской низменности – Запорожско-Гуляйпольской подобласти), а также в Крымском Присивашье Степной области равнинного Крыма). Отмечается приуроченность к солоноватоводным водоемам. Для Польши этот вид определен как редкий (R), в Англии – уязвимый (V), а в Ирландии – как неопределенный (I). *Ch. robustior* встречается преимущественно в крупных, пресных, реже солоноватоводных водоемах – озерах, заливах, лагунах, иногда в прудах Украинского Полесья (Волинское Полесье) и Степи (Степная область Приднепровской низменности и Крымское Присивашье Степной области равнинного Крыма (оз. Сиваш)). В Польше этот вид квалифицирован как уязвимый (V), а в Юго-восточной Европе отнесен к категории «Е», т.е. к видам, которые могут быть вымершими в ближайшее время. *Ch. tomentosa* обитает в непроточных водоемах – озерах, бухтах, затоках – Украинского Полесья (Волинское Полесье) и Степи (Крымское Присивашье Степной области равнинного Крыма). В Польше этот вид отнесен к категории неопределенных (I), а для Ленинградской обл. России – как уязвимый (V). Три вида рода *Nitella* также отнесены нами к категории «З». *Nitella lutescens* является для флоры Украины редким видом. Он обнаружен в Лесостепи (области Расточья и Ополья, а также Харьковской области западных отрогов Средне-Русской возвышенности), преимущественно в стоячих водоемах (старницах, прудах, болотах, канавах) в довольно хорошем состоянии. В Польше он квалифицирован как неопределенный (I), а для Ленинградской обл. – как уязвимый (V). *N. gracilis* обнаружена в Украине также в Лесостепи (области Расточья и Ополья, а также Харьковской области западных отрогов Средне-Русской возвышенности), в прудах, канавах, ямах и озерах. Географическое распространение его чрезвычайно широкое – почти по всему миру. Однако в Польше, Англии и Ирландии он отнесен к уязвимым (V), а во Франции – к недостаточно известным (К). *N. tenuissima* обнаружен в Украине в Прикарпатье и Правобережной Лесостепи в небольших водоемах. Это широко распространенный вид, но из-за малых размеров, по-видимому, часто просматривается, поэтому, число его местонахождений невелико. В Польше и Англии этот вид оценен как подвергающийся опасности исчезновения (Е), а в Германии и Ирландии – как уязвимый (V).

К четвертой категории нами отнесено 7 видов: *Chara aspera*, *Ch. dominii*, *Ch. fischeri*, *Ch. galioides*, *Ch. tenuispina*, *Nitella brachytelea* и *N. mucronata*, что составляет 18,4 % общего числа харовых Украины. Все указанные виды, возможно, находятся под угрозой исчезновения, но степень ее из-за недостатка сведений неясна. Тем не менее, эти виды тоже должны обязательно быть занесены как в Красные списки, так и в Красную книгу Украины.

К категории «Д» относятся виды недостаточно известные или с неполными данными об их распространении, биологии и опасности исчезновения. К этой категории мы относим девять видов (*Chara arcuatophylla*, *Ch. hispida*, *Ch. horrida*, *Ch. schaffneri*, *Ch. uzbekistanica*, *Ch. neglecta*, *Ch. fragifera*, *Nitella opaca*, *N. flexilis*), что составляет 23,6 % всего разнообразия харовых флоры Украины.



К таксономически проблематичным относится только указанная здесь *Ch. arcuatoorbolia*, кратко описанная чешским харологом Вильгельмом в 1928 г. (Vilhelm, 1928) из Казахстана и длительное время нигде не обнаруженная. Изучая этот вид по гербарным образцам, М.М. Голлербах дополнил его диагноз и сделал предположение о его, возможно, гибридном происхождении (Голлербах, Красавина, 1983). Он указал на сходство некоторых признаков *Ch. arcuatoorbolia* с *Ch. conivens* и *Ch. fischeri*. Находки этого вида в Украине в зарастающем водоеме с. Галайбино Черниговской обл. (Черниговское Полесье) и в эфемерном водоеме в окр. с. Нижнегорска Крымской обл. (Степная область равнинного Крыма) все же требуют дополнительных исследований и новых находок для установления истины. Другие виды из указанных выше также нуждаются в подтверждении находок в Украине для уточнения данных об их биологии.

Таким образом, из 38 видов *Charales*, выявленных во флоре Украины, 35 формируют Красный список харовых Украины (см. табл. 2), т.е. более 60 % видового состава *Charales* подвергается угрозе исчезновения (категории 2, 3, 4). Сохранение этих видов, как и редких представителей других групп альгофлоры Украины, является возможным только при ландшафтном подходе к сохранению биоты, созданию альгорезерватов и оптимизации природно-заповедного фонда Украины в целом. Разработка конкретных рекомендаций по охране определенных местообитаний редких видов водорослей требует дальнейшего углубленного флористического изучения территории Украины и экологических особенностей исследуемой группы, а создание Красных списков видов находящихся под угрозой исчезновения, и определение потенциальных видов для включения в новое издание Красной книги Украины – одна из важнейших задач фикоологов Украины в настоящее время.

G.M. Palamar-Mondvintseva, P.M. Tsarenko

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,  
2, Tereshchenkovskaya St., 01601 Kiev, Ukraine

#### RED LIST OF CHARALES OF UKRAINE

The Red List of *Charales* of Ukraine is compiled. It includes 35 species of genera *Chara* (21 species), *Lamprolaminium* (1), *Nitzella* (10), *Nitzellopsis* (1) and *Tolyopsis* (2). One species regards to the first category of protection (endangered to extinction), 10 species – to the second (strongly endangered), 8 – to the third (vulnerable, depleting, endangered), 7 – to category "4" (probably endangered) and 9 – to category "D" (data insufficient). Basic features and characteristics of *Charales* are analyzed, main categories of threat are described.

*Key words*: *Charales*, Red List, Flora of Ukraine

Виноградова К.Л., Луколякин А.Ф. Водоросли // Красная книга природы Ленинградской области. Растения и грибы / Отв. Ред. Н.Н. Целев. – СПб: АНО НПО Мир и семья, 2000. – Т. 2. – С. 359-436.

Голлербах М.М. Систематический список харовых водорослей, обнаруженных в пределах СССР по 1935 г. включительно // Спорыи растения. Сер. 2, вып. 5. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 21-94.

- Голлербах М.М. Отдел харовые водоросли (*Charophyta*) // Жизнь растений / Под ред. М.М. Голлербаха. – М.: Просвещение, 1977. – Т. 3 – С. 338-350.
- Голлербах М.М., Красавина Л.К. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 14. Харовые водоросли. – Л.: Наука, 1983. – 140 с.
- Голлербах М.М., Паламар-Мордвинцева Г.М. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. IX. Харові водорості. – К.: Наук. думка, 1991. – 194 с.
- Иценко Т.А., Иценко А.А. Новая находка харофитов в верхнем силуре Подолии // Систематика и эволюция древних растений Украины. – Киев: Наук. думка, 1982. – С. 21-32.
- Иценко Т.А., Сойдаловский Л.Я. Находка харофитов в силуре Подолии // Докл. АН СССР. – 1975. – 202, № 1. – С. 209-211.
- Кондратьева Н.В. Об организации работ, направленных на составление Красного списка видов водорослей Украины // Альгология. – 2003. – 13, № 2. – С. 460-473.
- Кондратьева Н.В. К вопросу о структуре программно-методического пособия "Отбор видов водорослей Украины, заслуживающих первоочередной охраны" // Там же. – 2004. – 14, № 1. – С. 3-31.
- Косен-Романюк Н.П. Палеоэкологические особенности меловых и палеогеновых харофитов // Палеозол. палеоэколог. совещ. (Киев, 17-19 ноября, 1981 г.): Тез. докл. – Киев: Наук. думка, 1981. – С. 99-100.
- Маслов В.П. Введение в изучение ископаемых харовых водорослей. – М.: Изд-во АН СССР, 1963. – С. 104-193.
- Паламар-Мордвинцева Г.М. *Charophyta* Крымского полуострова // Альгология. – 1998. – 8, № 1. – С. 14-22.
- Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. *Charafites* Волинского Полесья (Украина) // Там же. – 2004. – 14, № 2. – С. 178-184.
- Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М., Вассер С.П. К вопросу о составлении "Красных списков" водорослей Украины // Там же. – 1998. – 8, № 4. – С. 341-350.
- Підліський В.І. *Charophyta* південно-західної УРСР // Журн. Ін-ту ботан. АН УРСР. – 1935. – 7, № 13. – С. 65-69.
- Петлюк О.А. Виды водорослей, новые для заповедных территорий Довжико-Приазовской Степи (Украина) // Альгология. – 2000. – 10, № 2. – С. 201-206.
- Романюк В.Д. Основы гидроэкологии. – К.: Оберіг, 2001. – 730 с.
- Сойдаловский Л.Я. Современное состояние и перспективы развития в применении харофитов для стратиграфии // Палеозол. палеоэколог. совещ. (Киев, 17-19 ноября, 1981 г.): Тез. докл. – Киев: Наук. думка, 1981. – С. 101-102.
- Сойдаловский Л.Я. Пермские и триасовые *Charophyta* Земного шара // Альгология. – 1993. – 3, № 2. – С. 76-82.
- Сойдаловский Л.Я., Шайкин И.М. Стратиграфическое значение харофитов Украины // Тектоника и стратиграфия. Вып. 2. – Киев: Наук. думка, 1976. – С. 74-86.
- Царенко П.М., Борисова О.В., Дарюшко Т.М., Петлюк О.А. Фікологічний гербарій (альготек) // Гербарій Інституту ботаніки НАН України (KW). – К., 2002. – С. 71-82.
- Червона книга України. Рослинний світ / Ред. Ю.Р. Шалаг-Сосонко – К.: Укр. енцикл., 1996. – 608 с.
- Шоурбоє Р. Харовые водоросли Узбекистана. – Ташкент: ФАН, 1979. – 155 с.
- Vlađenčić J., Vlađenčić Z. Rare and threatened species of *Charophytes* (*Charophyta*) in Southeast Europe // Phytol. Balcan. – 2002. – 8, N 3. – P. 315-326.
- Вранг А., Нордштедт О. Fragmente einer Monographie der Characeen // Abh. Kon. Akad. Wiss. Berlin. – 1882. – 211 S.

- Cordillon R.* Les Charophycees de France et d'Europe occidentale. Part 1-4 // *Bull. Soc. Sci. Bretagne*. – 1957. – 32, fasc. hors ser. 1, 2. – 499 p.
- Dambisko J.* Charophyta – Rarnienice // *Flora Siedlkowodna Polski* / Ed. K. Starmach. – 1964. – T. 13. – 126 p.
- Draft guidelines applying the IUCN Red list categories at the national level results of the National Red list Workshop, 23-24 March 1995.* – 5 p.
- Groves J., Bullock-Webster G.R.* British Charophyta. – 1920. – Vol. 1; 1924. – Vol. 2.
- IUCN Red List Categories, prepared by the IUCN Species Survival Commission [As approved by the 40<sup>th</sup> Meeting of the IUCN Council].* – Gland: IUCN, 1994. – 17 p.
- Khan M. & Sarma T.S.R.K.* Cytogeography and chemosystematics of Charophyta // *Systematics of green algae* / Eds. D.E.G., D.M. Irvine John. – London: Acad. Press, 1984. – P. 303-350.
- Krause W.* Rote Liste der Armleuchteralgen (Charophyta) / *Rote Liste gefardeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland* (Eds J. Blab et al.). – Greven: Kiada-Verlag, 1984. – S. 184-187.
- Linnaeus C.* Species Plantarum. – Holmiae, 1753. – 1200 p.
- Mannschreck B., Fink T., Melzer A.* Biosystematics of selected Chara species (Charophyta) using amplified fragment length polymorphism // *Phycologia*. – 2002. – 41, N 6. – P. 657-666.
- Mitgala W.* Die Characeen // *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschlands, Osterreich und der Schweiz*. 5. – 1897.
- Mitgala W.* Synopsis Characearum europaeum. – Leipzig, 1898. – 175 p.
- Mitgala W.* Charophyta // *A. Pascher. Die Süsswasserflora Deutschlands, Osterreichs und der Schweiz*. – Jena, 1925. – 11. – S. 207-243.
- Rassi P., Pötscham R.* Threatened animals and plants in Finland. – Helsinki: Govern. Print. Genre, 1987. – 82 p.
- Siemińska J.* Red list of threatened algae in Poland // *Lista roślin wymierajach i zagrozonych w Polsce* / Ed. K. Zarzyck, W. Woewody. – Warszawa: Państw. Wydaw. Nauk., 1986. – S. 29-44.
- Siemińska J.* Czerwona lista glonow zagrozonych w Polsce / *Lista roślin wymierajach i zagrozonych w Polsce*. 2. – Krakow: Inst. Bot PAN, 1992. – S. 7-19.
- Stewart N.F.A. & Church J.M.* Red data books of Britain and Ireland: Stoneworts. – Joint Nature Conservation Committee Peterborough, 1992. – 143 p.
- Walter K.S., Gillet H.J. (eds.).* 1997 IUCN Red List of Threatened Plants. Compiled by the World Conservation Monitoring Centre. – Gland, Cambridge: IUCN-The World Conservation Union, 1998. – 862 p.

Получена 18.03.03

Підписана в печать Н.В. Коцдратьєва

*Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M. Red list of Charales of the Ukraine // Int. J. Algae. – 2004. – 6, №4. – P. 305-318.*

## Red List of *Charales* of the Ukraine\*

G.M. PALAMAR-MORDVINTSEVA & P.M. TSARENKO

*N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,  
2, Tereshchenkovskaya St., 01001 Kiev, Ukraine*

### ABSTRACT

The Red List of *Charales* of the Ukraine is compiled. It includes 35 species of genera *Chara* (21 species), *Lamprotamnium* (1), *Nitella* (10), *Nitellopsis* (1), and *Tolypella* (2). One species belongs to the first category of protection (endangered to extinction), 10 species – to the second (strongly endangered) category 8 – to the third (vulnerable, depleting, endangered), 7 – to category "4" (probably endangered), and 9 – to category "D" (data insufficient). Basic features and characteristics of *Charales* are analyzed. Main categories of the degree of threat are described.

KEYWORDS: *Charales*, Red List, flora, Ukraine.

### INTRODUCTION

The necessity of protecting biological diversity, preventing the extinction of many plants and elaborating on the measurements of their conservation result in the compilation of Red lists of rare, endangered, and vulnerable species. The first Red List of algae of the Ukraine was compiled for conditionally endemic *Chlorophyta* (in particular, desmids and chlorococals) (Palamar-Mordvintseva et al., 1998). In this publication the internationally accepted principles, criteria, and categories of danger (IUCN ..., 1994; Draft ..., 1995; Walter & Gillet, 1998) were discussed and recommended for application in the Ukraine. In addition, basic approaches in the compilation of Red lists of algae of the Ukraine and in the special manual on methods and techniques of selection of the species of algae of the Ukraine meriting immediate conservation are proposed by Kondratyeva (2003, 2004).

The survival of *Charales* in the Ukraine is under serious risk due to permanent anthropogenic impact. Unique peculiarities of the biology and ecology of *Charales*, their

---

\* Originally published in *Algologia*, 2004, 14(4), pp. 413-426

use in bioindicative practice, increasing interest to this group of plants as to the object of taxonomic molecular studies testify to the necessity of compilation of a critical list of *Charales* found in the Ukraine with a category of threat determined for each species

In literature several publications with Red lists of *Charales* are presented, i.e., for Germany (Krause, 1984), Poland (Siemińska, 1986, 1992), Finland (Rassi & Väisänen, 1987), and the list of *Charales* of Southeast Europe (Balkan Peninsula) is critically revised from the point of view of evaluating the threat for species of these plants (Blaženčić & Blaženčić, 2002). A number of species of *Charales* are included to some regional Red Data Books. For example, the Red Data Book of *Charales* of Britain and Ireland (Stewart & Church, 1992), and the Red Data Book of Plants of the Leningrad Region of Russia with information concerning *Charales* (Vinogradova & Luknitskaya, 2000) were published. Three species of genus *Chara* L. were included in the Red Data Book of the Ukraine (Chervona ..., 1996). We took into account all known data on "red data book" species of *Charales* in a comparative analysis of the *Charales* of the Ukraine.

The aim of the present work was the compilation of the Red List of *Charales* of the Ukraine, indication of rare and endangered species, categorization of their conservation, and the degree of their vulnerability of the anthropogenic effect. Brief characteristics of some morpho-ecological and nomenclature-taxonomical peculiarities of *Charales* are given as well.

#### MATERIAL AND METHODS

Material for the present paper is the data on *Charales* known in the Ukraine. In the flora of the Ukraine, *Charales* are represented by 38 species belonging to genera *Chara* (23 species), *Nitella* C. Agardh (10), *Nitellopsis* Hy (1), *Tolypella* (A. Braun) A. Braun (1) and *Lamprothamnium* J. Groves (1).

Information concerning these algae were gathered from publications (Dambaska, 1964; Shoiakubov, 1979; Hollerbakh & Krasavina, 1983; Hollerbakh & Palamar-Mordvintseva, 1991) and other literature data (Pidliskiy, 1935; Palamar-Mordvintseva, 1998; Palamar-Mordvintseva et al., 1998; Palamar-Mordvintseva & Tsarenko, 2004). We also used the results of original studies of *Charales*, collected by scientists of the N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine for nearly 60 years (from the 1940s of the 20<sup>th</sup> century). It is kept in the herbarium of the Institute (Tsarenko et al., 2002). Data on species diversity and the distribution of *Charales* up to 2003 were included for our study.

Evaluating the degree of danger to the existence of *Charales*, we considered landscape-hydrologic changes, which took place during the last half of century (Romanenko, 2001). Many species of hydrobionts run the serious risk of destruction in

nature ecosystems in various regions of Ukraine. We also took into account data on morphology, ecology, paleontology, geographical distribution, and taxonomy of species recorded in the Ukraine.

Assessment of the degree of vulnerability of species was made using the IUCN criteria (Palamar-Mordvintseva et al., 1998). In determining the degree of danger to certain species, we compared our list (Table 1) with regional European Red lists (Table 2). The following categories of endangered species are used:

"0" – **disappearing (extinct or wild extinct) species** (species which were not recorded in nature over many years but, probably, survived in some inaccessible places or in culture);

"1" – **under the threat of disappearance** (species undergoing direct threat of extinction, its existence is impossible without special measures of protection. Inclusion to the Red Data Book is obligatory);

"2" – **rare (strongly endangered)** (species which are not under the direct threat of extinction, but occurring in such small numbers of specimens and (or) populations, occupying very limited areas and, therefore, such peculiar habitats may disappear in a short time. Inclusion to the Red Data Book is obligatory);

"3" – **depleting** (to date, rather widely distributed species with a sufficient number of specimens or (and) populations, but with a tendency to decrease in range due to natural or (and) anthropogenic reasons. Inclusion to the Red Data Book is obligatory);

"4" – **indefinite (probably endangered)** (species which are endangered, but the degree of threat is unclear due to lack of information. Included in the Red Data Book);

"D" – **insufficiently known (incomplete data)** (species with incomplete information concerning their distribution, biology, and vulnerability: (1) missing or not recognized, (2) recently studied first by taxonomists, (3) taxonomically problematic).

#### General characteristic

**Morphological peculiarities.** *Charales* (charophytes) sharply differ from other groups of algae by their appearance being similar to some higher plants (*Equisetum*, *Ceratophyllum*). They are macroscopic multicellular plants, which look like bushy branched shoots of articulate-verticillate structure, which is the main peculiarity of *Charophytes*. Thalli of *Charophytes* are usually 20-30 cm in height, but sometimes they reach 1-2 m. They inhabit the bottom of reservoirs forming a thicket similar to higher plants. Organs of sexual reproduction of *Charales* are very peculiar: antheridia and oogonia are usually lime encrusted, which preserves them well in geological strata. Just the gyrogonites (phospholized oogonia and oospores of *Charales*) are used to trace the evolution of these plants.

**Evolutional (paleontological) peculiarities.** *Charophytes* have diverged from the rest of the green algae in the beginning of the Paleozoic era. They have come a long way in their evolution in various environments and still exist (Maslov, 1963; Saidakovsky & Shaikin, 1976). Representatives of this group are recorded in geological strata of the Paleozoic era during approximately 420 million years starting from the Upper Silurian. Their evolution is characterized by the alternation of active (Devonian, Early Triassic, Late Jurassic, Cretaceous) and more quiet periods (Kiansen-Romashkina, 1981).

The most recent remains of *Charophytes* were recorded in Ludlovsky and Przydolsky layers of the Upper Silurian of Volyn-Podolia (Saidakovsky & Shaikin, 1976). This region of the Ukraine, together with Dnipro-Donetsk depression and Donetsk basin, became the most thoroughly investigated territory not only in the Ukraine, but (Saidakovsky, 1981).

*Charophytes* had reached maximal development and diversity in the Devonian period. At the end of the Paleozoic era two orders of *Charophytes* were completely extinct, and in the Mesozoic and Cenozoic eras only the species of *Charales* continued to survive. The most intensive speciation of *Charales* took place in the Late Jurassic – Cretaceous periods. Dominance of family *Characeae* was recorded at the frontier of the Mesozoic and Cenozoic eras (Saidakovsky & Shaikin, 1976).

On the basis of studying fossils from various countries in the world, 3 orders, 12 families, more than 115 genera and nearly 600 species of *Charophytes* were described (Saidakovsky, 1993). Modern *Charophytes* are represented by 1 order, 1(3) families, 6 genera and 300 (440) species. Thus, paleontological data reveals that modern *Charophytes* are the remains of formerly diverse, prosperous group of plants.

**Ecological peculiarities.** *Charophytes* flourished in various geological times mainly because of warm climatic eras and enlargement of marine shallows, gulfs, lagoons, and continental water bodies (Saidakovsky, 1993).

A majority of modern *Charales* species inhabit fresh water bodies, i.e., ponds and lakes. They also occur in temporal small reservoir-pits and ditches, creeks, and rivers. Some species vegetate in brackish reservoirs. In typical marine environments *Charales* are not recorded. All species of this group prefer stagnant reservoirs with clear water, neutral or alkaline acids. For some species lime-enriched water is preferable. The greatest number of species of this group was found in reservoirs with moderate (15-20 °C) temperatures of water. At the same time, some species were found in sharply contrasted temperature conditions. A wide ecological range of their habitats reveal high adaptability of *Charales*.

TABLE 1. Distribution of *Charales* in physiographical areas and mountain countries of the Ukraine

Taxon	Regions				
	Ukrainian Polissia	Forest Steppe	Steppe	Ukrainian Carpathians	Crimean Mountains
<i>Chara aculeolata</i> Kütz. in Reich.	+	-	-	-	-
<i>Ch. arcuatofolia</i> Vilh.	+	-	-	-	+
<i>Ch. aspera</i> Dethard ex Willd.	+	+	+	-	-
<i>Ch. braunii</i> C.C. Gmelin	-	+	+	-	-
<i>Ch. canescens</i> Desv. et Loisel in Loisel	-	-	+	-	+
<i>Ch. connivens</i> Salzm. ex A. Braun	+	-	-	-	+
<i>Ch. contraria</i> A. Braun ex Kütz.	+	+	+	-	+
<i>Ch. delicatula</i> C. Agardh (= <i>Ch. virgata</i> Kütz.)	+	-	-	-	-
<i>Ch. dominii</i> Vilh.	+	-	-	-	-
<i>Ch. fischeri</i> Mig.	+	-	-	-	-
<i>Ch. fragifera</i> Durieu	+	-	-	-	-
<i>Ch. fragilis</i> Desv. (= <i>Ch. globularis</i> Thuillier)	+	+	+	+	-
<i>Ch. galioides</i> DC.	-	-	-	-	+
<i>Ch. gymnophylla</i> A. Braun	-	+	-	-	+
<i>Ch. hispida</i> L.	-	-	+	-	+
<i>Ch. horrida</i> Wahlst.	-	-	+	-	-
<i>Ch. mucosa</i> J. Groves et Bull.-Webst.	-	-	-	-	-
<i>Ch. neglecta</i> Hollerb.	-	-	-	-	+
<i>Ch. polyacantha</i> A. Braun in Rabenh.	-	-	+	-	+
<i>Ch. schaffneri</i> (A. Braun) Allen	-	-	+	-	+
<i>Ch. tenuispina</i> A. Braun	-	-	+	-	-
<i>Ch. tomentosa</i> L.	-	-	-	-	-
<i>Ch. uzbekistanika</i> Hollerb.	-	-	-	-	-
<i>Ch. vulgaris</i> L. emend. Wallroth	-	+	+	+	+
<i>Nitella brachytelea</i> A. Braun	-	-	+	-	-
<i>N. capillaris</i> (Krock.) J. Groves et Bull.-Webst.	+	-	-	-	-
<i>N. confervaceae</i> A. Braun ex Leonardi	-	+	-	-	-
<i>N. gracilis</i> (J.E. Sm.) C. Agardh	-	+	-	-	-
<i>N. flexilis</i> (L.) C. Agardh	+	+	-	-	-
<i>N. macronata</i> (A. Braun) Miguel	-	-	-	-	-
<i>N. opaca</i> (Bruz.) C. Agardh	+	-	-	-	-
<i>N. syncarpa</i> (Thuill.) Chev.	-	-	-	-	-
<i>N. tenuissima</i> (Desv.) Kütz.	-	-	-	+	-
<i>N. transluens</i> (Vers.) C. Agardh	-	-	+	-	-
<i>Nitellopsis obtusa</i> (Desv. in Loisel) J. Groves	+	-	+	-	-
<i>Tohypella nidifica</i> (O. Müll.) A. Braun	-	-	+	-	+
<i>T. prolifera</i> (Ziz ex A. Braun) Leonh.	-	+	+	-	-
<i>Lamprothamnium papulosum</i> (Wallroth) J. Groves	-	-	+	-	+
Total	6	21	15	20	16

Note. "+" – Presence of species; "-" – species not found.



TABLE 2. Red List of *Charales* of the Ukraine

Taxon	Country / region							
	UKR	POL	FIN	GER	ENG	IRL	RUS/ LEN	S-E EUR
<i>Chara aculeolata</i> Kütz. in Reich.	3	I	-	V	R	-	-	CR
<i>Ch. arcuatofolia</i> Villh.	D	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. aspera</i> Dethard ex Willd	4	I	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. braunii</i> C.C. Gmelin	1	I	V	V	Ex	-	2(V)	-
<i>Ch. canescens</i> Desv. et Loisel in Loisel	2	I	-	-	E	V	2(V)	VU
<i>Ch. connivens</i> Salzm. ex A. Braun	3	R	-	-	V	+	-	CR
<i>Ch. contraria</i> A. Braun ex Kütz.*	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. delicatula</i> C. Agardh	2	-	-	-	-	-	-	VU
<i>Ch. dominii</i> Vilh.	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. fischeri</i> Mig.	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. fragifera</i> Durieu	D	-	-	-	-	-	-	CR
<i>Ch. fragilis</i> Desv.*	-	I	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. galioides</i> DC.	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. gymnophylla</i> A. Braun	3	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. hispida</i> L.	D	-	-	-	-	-	2(V)	-
<i>Ch. horrida</i> Wahlst.	D	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. mucosa</i> J. Groves et Bull.-Webst.	2	-	-	-	I	Ex	-	CR
<i>Ch. neglecta</i> Hollerb.	D	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. polyacantha</i> A. Braun in Rabenh.	3	V	-	-	-	-	-	EN
<i>Ch. schaffneri</i> (A. Braun) Allen	D	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. tenuispina</i> A. Braun	4	R	-	-	-	-	-	VU
<i>Ch. tomentosa</i> L.	3	I	-	-	-	-	2(V)	VU
<i>Ch. uzbekistanika</i> Hollerb.	D	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ch. vulgaris</i> L. emend. Wallroth*	-	I	-	-	-	-	-	-
<i>Nitella brachytelea</i> A. Braun	4	-	-	-	-	-	-	-
<i>N. capillaris</i> (Krock.) J. Groves et Bull.-Webst.	2	V	-	-	Ex	-	-	-
<i>N. confervaceae</i> A. Braun ex Leonardi	2	V	R	V	-	-	-	CR
<i>N. gracilis</i> (J.E. Sm.) C. Agardh	3	V	R	V	V	V	-	CR
<i>N. flexilis</i> (L.) C. Agardh	D	I	-	-	-	-	-	-
<i>N. mucronata</i> (A. Braun) Miguel	4	V	-	-	-	R	-	-
<i>N. opaca</i> (Bruz.) C. Agardh	D	V	-	-	-	-	-	-
<i>N. syncarpa</i> (Thuill.) Chev.	3	I	-	-	-	-	2(V)	-
<i>N. tenuissima</i> (Desv.) Kütz.	3	E	-	V	E	V	-	VU
<i>N. translucens</i> (Vers.) C. Agardh	2	-	-	V	-	-	-	-
<i>Nitellopsis obtusa</i> (Desv. in Loisel) J. Groves	2	I	R	V	V	-	3(R)	VU
<i>Tohyella nidifica</i> (O. Müll.) A. Braun	2	-	-	E	I	-	3(R)	CR
<i>T. prolifera</i> (Ziz. ex A. Braun) Leonh.	2	R	-	E	V	Ex	-	VU
<i>Lamprothamnium papillosum</i> (Wallroth) J. Groves	2	-	-	E	V	V	-	CR

**Conventional signs:** Categories of degree of threat in list of the Ukraine and other European countries: "1" – present, "–" – absent, "1" – endangered, "2" – rare (strongly endangered), "3" – vulnerable (depleting), "4" – indefinite (assumed threat), "D" – insufficiently known (data incomplete), I – indefinite, R (CR) – rare, V (VU) – vulnerable, E (EN) – endangered, Ex – extinct, UKR – Ukraine, POL – Poland, FIN – Finland, GER – Germany, ENG – England, IRL – Ireland, RUS/LEN – Russia (Leningrad Region), S-E EUR – Southeast Europe.  
\* – Species present in Red lists of other countries but not undergo protection in the Ukraine.

*Charales* may be pioneers of newly appeared and temporal habitats and dominants of deep-water lakes in communities with other aquatic plants. High concentrations of nutrients, especially phosphorus, adversely affected *Charophytes*. They are indicators of absence or low concentrations of mineral fertilizers. This fact means that survival of *Charales* is under serious threat due to destruction of biotopes caused by water pollution, especially in regions with developed industry, intensive agriculture, etc.

**Peculiarities of distribution.** *Charales* occur all over the world, except Antarctica. Boundaries of their distribution are latitudes 69° North in Norway and 49° South, Kergelen Isl. However, only six species from the known total are found on all continents of the Earth. Most of the species occur only on one continent.

According to Khan & Sarma (1984), 62% of 440 known taxa of *Charophytes* are distributed in eight global zones: North America, South America, Africa, Europe, Asia, India, World Ocean, and Australia. Endemic taxa are distributed among these zones as well, with the highest number in North America (19%) and the least in India (8.8%). Ten endemic taxa are recorded in the Northern Hemisphere, and 40 in the Southern Hemisphere. Number of endemic taxa increases from the west to the east: Eurasia (7 species), Afro-Europe (18 species), South Asia (39), and India (70 species).

In the Ukraine 38 species of *Charales* are recorded (Table 1). Their diversity is the highest in Forest (Ukrainian Polissia) and Steppe zones (21 and 20 species, accordingly), and the least in the Ukrainian Carpathians (6 species). Among these five species belong to genus *Chara* and one to *Nitella*. In Ukrainian Polissia 17 species belong to *Chara*, 3 to *Nitella*, 1 to *Nitellopsis*; in Steppe genus *Chara* is represented by 12 species, *Nitella* by 5, *Tolypella*, *Nitellopsis* and *Lamprothamnium* by one species each. In the Forest-Steppe zone 6 species of *Chara*, 6 of *Nitella*, 1 of *Tolypella*, and 1 of *Nitellopsis* were recorded. In the Crimea 16 species of *Charales* were found: 14 – *Chara*, 1 – *Tolypella*, 1 – *Lamprothamnium*. In all regions of the Ukraine only three species occurred: *Chara contraria*, *Ch. fragilis*, and *Ch. vulgaris*. Thus, peculiarity of geographical distribution of *Charales* was observed in the Ukraine as well.

**Taxonomic remarks.** *Charophytes* as aquatic macrophytes have long attracted the attention of scientists. The study of *Charophytes* began much earlier than other groups of algae, and developed apart from the main trend of algology. Thallus nature of *Charales* was

accepted only in the long run. In pre-Linneus period they were recognized as higher plants, mainly as the species of genus *Equisetum* (Groves & Bullock-Webster, 1920-1924). First, they were separated and identified as *Chara* by French botanist Waillant in 1719. Linneus (1753) saved this name in *Species Plantarum* as generic taxon for four species, and referred it to cryptogamic plants. The date of publication of this work is regarded as the starting point in taxonomy of *Charales*. After Linneus, in the 19<sup>th</sup> century 5 genera of modern *Charales* were described: *Nitella* C. Agardh 1824, *Lychnothamnus* Ruprecht, *Tolypella* A. Braun 1857, *Lamprothamnus* A. Braun 1876, *Nitellopsis* Hy 1849. Later, the name of the genus *Lamprothamnus* was changed according to the rule of priority (it was used earlier for genus of family *Rubiaceae*) on *Lamprothamnium* Groves 1916.

Morphological features of *Charophytes* strongly vary due to genotypic variation and diversity of their habitats. This fact determines sufficient differences in understanding of their taxonomy. In the main European compilations on *Charophytes* we can see great discrepancies in understanding species volume, their limits, nomenclature, and infraspecies taxa. For example, genus *Chara* is considered to be a part of several polymorphous species or to be composed from many monomorphous species (Braun & Nordstedt 1883; Corillion, 1957). Differences in the interpretation of *Chara* species arise due to the lack of impartial methods of finding clear features of their discrimination. Recently, molecular techniques were developed to clarify the nature of genetic diversity and its significance in understanding the species of *Charophytes* (Mannscheck et al., 2002).

The most recent world manuals on *Charophytes* were monographs of Migula (1897, 1898). However, many publications concerning charophytes of the Ukraine and other countries of the former Soviet Union were compiled without taking into account these works. Therefore, Hollerbakh revised the data on charophytes of the USSR according to the system of Migula (Hollerbakh, 1950). On the basis of his studies Hollerbakh formulated his own understanding of the species, brought synonyms together, described a number of new taxa, specified diagnoses of recently described taxa, developed Russian terminology, demonstrated the importance of the basic features for taxonomy. This work resulted in publication of the identification manual of *Charophytes* of the USSR (Hollerbakh & Krasavina, 1983). In the present paper we used the same system and nomenclature of the *Charales* as it is accepted in the identification manual of the Ukraine (Hollerbakh & Palamar-Mordvintseva, 1991). *Charales* includes 3 families: *Nitellaceae*, *Nitellopsidaceae*, and *Characeae* and 6 genera: *Nitella*, *Nitellopsis*, *Tolypella*, *Lamprothamnium*, *Lychnothamnus*, and *Chara*. At present, 38 species of *Charales* are recorded in the Ukraine, among these 24 species of *Chara*, 10 of *Nitella*, 1 of *Nitellopsis*, 2 of *Tolypella*, and 1 of *Lamprothamnium*. Representatives of *Lychnothamnus* in the Ukraine have not been recorded.

## RESULTS AND DISCUSSION

In the flora of the Ukraine 38 species of *Charales* are presented. They were revealed in the water bodies of all physiographical zones of the country, but their distribution is not uniform (Table 1). Three species (*Chara contraria*, *Ch. fragilis*, and *Ch. vulgaris*) are widely distributed in the Ukraine. They were recorded in all physiographical zones and do not need special conservation (however, we include them in Table 1 for comparison). Thirty-five species of *Charales* occur in the Ukraine sporadically in certain zones or only in one zone and will be discussed in details.

Results of the analysis of species of *Charales* is given in Table 2. Three species (*Chara braunii*, *Ch. delicatula*, and *Ch. canescens*) were included in the Red Data Book of the Ukraine (Chervona ..., 1996). One of these, *Ch. braunii*, was referred to the vulnerable (II) of species, another two – to the rare category (III). In our opinion, over time, after the publication of the Red Data Book, *Ch. braunii* became more endangered and must be referred to category I (under the threat of disappearance). First, *Ch. braunii* was found by Pidliskiy (1935) in the Novo-Pavlovsk estuary (Dnipro basin). Later, this species was recorded only in the Steppe zone of the Ukraine (Hollerbakh & Palamar-Mordvintseva, 1991). However, one record of *Ch. braunii* dates to 28.07.1961 (collector N.A. Moshkova) and is kept in algaetheca of the N.G. Kholodny Institute of Botany (sample No 9693). It was collected in Zakarpatie (Transcarpathian) Region, Velykoberezniansky District, and identified by Palamar-Mordvintseva during preparation of the identification manual of *Charophytes* of the Ukraine (Hollerbakh & Palamar-Mordvintseva, 1991). During the period after publication of the Red Data Book (1996), regions where *Ch. braunii* were recorded came under serious natural (inundations in the Transcarpathian Region) and anthropogenic changes (construction of HEPs and reservoirs and anthropogenic changes on the Dnipro, Chernobyl accident). The natural environment and habitats of hydrobionts were seriously damaged. After 1961 and for 30 years after, *Ch. braunii* was not found in the Ukraine. In 2002 Sadogurskiy recorded it on the coast of Tuzla. Thus, in our opinion, *Ch. braunii* is an endangered species. In Great Britain this species is considered to be extinct (Ex) and in Germany and Finland – vulnerable (V) (Krause, 1984; Rassi & Väisänen, 1987). In the Red Data Book of the Leningrad Region this species is also a category 2 (vulnerable – V).

Another “red data book” species, *Ch. delicatula* occurs in the Ukraine mainly in the Shatsk lakes (Luki, Svitiaz, Pesochnoe, Lutsimer, etc.) of the Shatsk National Nature Park. Over recent years *Ch. delicatula* was recorded in these lakes in good condition. Measurements of conservation in this national park were successful. Besides the Ukrainian Polissia, *Ch. delicatula* was found in the Ukrainian Carpathians (Lake Synevyr) in 1961. Data on other records of this species in this region are absent.

The third species from the Red Data Book of the Ukraine, *Ch. canescens*, occurs mainly in coastal reservoirs and seldom in fresh water (Kherson Region, near settlement of Genicheskaiia Gorka; Crimea, the Black Sea coast). This species was referred to Red Data books of Great Britain (E) and Ireland (V) (Stewart & Church, 1992), Leningrad Region of Russia, category 2 (Vinogradova & Luknitskaya, 2000), Red lists of Poland (I) (Siemińska, 1986, 1992), and Germany (E) (Krause, 1984).

Finding *Ch. muscosa* in the Ukraine is of special interest. Recently, it was known as an endemic species of the British Isles (Stewart & Church, 1992). However records of this species in Yugoslavia (Blaženčić et Blaženčić, 2002) and Kazakhstan (Kokchetav Region, Borovoe Reserve, Lake Djainak) (Hollerbakh & Palamar-Mordvintseva, 1991) reveal its broader distribution. In the Ukraine this species was found in Volyn Polissia (Shatsk lakes and Cheremsky Reserve) (Palamar-Mordvintseva & Tsarenko, 2004). In the Red Data Book of *Charophytes* of England this species was referred to as indefinite (I) and, for Ireland, as extinct (Ex) (Stewart & Church, 1992). In Yugoslavia this species was found only once and evaluated as critically and globally endangered (CR, Glob.) (Blaženčić & Blaženčić, 2002).

Besides the other species, we refer to *Nitella capillaris*, *N. translucens*, *N. convolvaceae*, *Tolypella hidiflora*, *T. prolifera*, *Lamprothamnium papulosum*, and *Nitellopsis obtusa* to the category of rare species of Ukrainian flora. These species make up 21% of *Charales* of the Ukraine. *Nitella capillaris* inhabits fresh, mainly newly formed or open clear reservoirs in Volyn Polissia. In Poland this species referred to as vulnerable (V), in Britain – as extinct (Ex). *N. translucens* was recorded only in the Steppe region of the Dnipro plain. It occurs in lakes, ponds, and paddy fields. This species probably is more widely distributed than is known. *N. translucens* is considered to be vulnerable (V) in Germany only. *N. convolvaceae* is known in the Ukraine from two areas: Volyn Hills, and the region of Rostochie and Opolie. This species inhabits small water bodies: ditches, pools, pits, and rarely in lakes. In Poland and Germany *N. convolvaceae* is recognized as a vulnerable species (V), in Finland – as rare (R). Genus *Tolypella* is represented in the Ukraine by two species: *T. hidiflora* and *T. prolifera*. The first was found in the Crimean Sivash area. It occurs in brackish continental water bodies and desalinated marine water (bays of the Black Sea). In Europe this species is quite rare. In the Leningrad Region of Russia it is referred to the category of rare species (3, R), in Germany – to endangered species (E), in Britain its category is indefinite (I). For southeastern Europe it is critically endangered species (CR). *T. prolifera* was first cited for the Ukraine by Topachevsky. He found it in 1940 at the left bank of the Dnipro River, in a stagnant water body near the village Keliberda in the Kaniv District, Cherkassy Region (Hollerbakh & Palamar-Mordvintseva, 1991). Secondly, *T. prolifera* was recorded in the Ukraine in 1999, in Lugansk Nature Reserve, Pischne Lake (Petlevanny, 2000). Thus, this species occurs in

the Ukraine in the northern region of the Dnipro Terrace Plain in the Forest-steppe zone, and in the Donetsk physiographical region of the Steppe zone. In Poland *T. prolifera* is referred to a rare (R) species, in Germany – as endangered (E), in England – as vulnerable (V), and in Ireland as extinct (Ex).

*Nitellopsis obtusa* and *Lamprothamnium papulosum* are also considered rare in the Ukraine. *N. obtusa* rarely occurs in plain regions of the country (Ukrainian Polissia, Forest-Steppe, and Steppe). This species inhabits fresh, mainly deep, stagnant or slowly flowing water bodies. In Europe this species is quite common. In Poland it is noted as indefinite (I), in Finland and Leningrad Region it belongs to category R (rare), in Germany and England – as vulnerable (V). *L. papulosum* usually occurs in brackish reservoirs connected with the sea. In the Ukraine it was found in continental water bodies of the northern and eastern coasts of the Black and Azov seas. In Germany this species is referred as endangered (E), in England and Ireland as vulnerable (V), and in southeastern Europe it is a critically endangered species (CR).

Third category, the depleting species (Palamar-Mordvintseva et al., 1998) incorporates 8 species (*Chara aculeolata*, *Ch. connivens*, *Ch. polyacantha*, *Ch. tomentosa*, *Ch. gymnophylla*, *Nitella syncarpa*, *N. tenuissima*, and *N. gracilis*). They make approximately 21% of Ukrainian Charales. *Ch. aculeolata* usually occurs in large stagnant reservoirs, desalinized marine gulfs and bays. This species is widely distributed in the Ukraine but occurs rarely. It was found in Volyn Polissia, Lake Svitiyaz (Shatsk District), a depth of 1-2 m in Lake Okhotyn (Kovel Region), and in the Crimean gulfs of the Black Sea. In Poland it is referred to as indefinite (I), in Germany as vulnerable (V), and in England as rare (R). *Ch. connivens* inhabits brackish reservoirs of the marine coast, sometimes in fresh water. In the Ukraine this species was recorded in several districts of Ukrainian Polissia (water bodies of Kiev and Chernihov Polissia) and Steppe (Bug-Dnister region of the Black Sea plain area and Steppe region of the Dnipro plain area), and in the Crimean Sivash area. In Poland it is referred to as a rare (R) species, in England as vulnerable (V), in Ireland as indefinite (I). *Ch. polyacantha* occurs mostly in large, fresh, seldom brackish water bodies: lakes, gulfs, lagoons, sometimes in the ponds of Ukrainian Polissia (Volyn) and Steppe (steppe region of the Dnipro Plain and Crimean Sivach area). In Poland it is referred to as vulnerable (V) species, and in southeastern Europe as category “E”, i.e., species that may be extinct soon. *Ch. tomentosa* is typical for stagnant water bodies (lakes, bays, and gulfs) of Ukrainian Polissia (Volyn) and Steppe (Crimean Sivach area). In Poland this species belongs to the category “indefinite” (I), and in Leningrad Region as vulnerable (V). Three species of genus *Nitella* are also included in category “3”.

*Nitella syncarpa* is a rare species in the flora of the Ukraine. It was found in Forest-Steppe (region of Rostochie and Opolie, and in Kharkiv Region), predominantly in stagnant water bodies (oxbows, ponds, swamps, and ditches) in good condition. In Poland it

is referred to as indefinite (I), in Leningrad Region as a vulnerable (V) species. *N. gracilis* was recorded in the Ukraine in the same area (Rostochie, Opolie, and Kharkiv Region) in ponds, ditches, pits, and lakes. This species is distributed nearly all over the world. However, in Poland, England, and Ireland it is included to the vulnerable category, and in France – as insufficiently known (K). *N. tenuissima* was found in the Ukraine in small water bodies of the Carpathians and Right-bank Forest-Steppe. It is a widely distributed species, however, due to small dimensions it is often overlooked, and its records are scarce. In Poland and England this species is endangered (E), in Germany and Ireland it is vulnerable (V).

To the fourth category of threat we refer seven species: *Chara aspera*, *Ch. dominii*, *Ch. fischeri*, *Ch. galioides*, *Ch. tenuispina*, *Nitella brachytelea*, and *N. mucronata*. A total of 18.4% of species composition of this group is found in the Ukraine. All of these, probably, are threatened, but the degree of threat is unclear due to lack of information. Nevertheless, these species necessarily must be included in the Red List and Red Data Book of the Ukraine.

Category “D” includes insufficiently known species (species with incomplete information concerning their distribution, biology, and vulnerability). We refer nine species to this category: *Chara arcuatopholia*, *Ch. hispida*, *Ch. horrida*, *Ch. schaffneri*, *Ch. uzbekistanica*, *Ch. neglecta*, *Ch. fragifera*, *Nitella opaca*, and *N. flexilis*. A total of 23.6% of the flora of *Charales* of the Ukraine. Among them *Ch. arcuatopholia* is a taxonomically problematic species. It was described by the Czech charologist Vilhelm in 1928 from Kazakhstan and for a long time was not revealed anywhere else. Hollerbakh studied it in a herbarium, a completed diagnosis was made by Vilhelm, who mentioned that this species had hybridic origin (Hollerbakh & Krasavina, 1983). Hollerbakh has noted that some features of *Ch. arcuatopholia* are similar to those of *Ch. connivens* and *Ch. fischeri*. Records of this species in the Ukraine (pond in Galaibino, Chernihiv Region, Chernihiv Polissia and temporal pools in the vicinities of Nyzniokhirs'k, Steppe region of plain Crimea) needs confirmation. Other species from category “D” are also in need of confirmation of their findings, and additional studies of their biology are needed.

Thus, among 38 species of *Charales* recorded in the Ukraine 35 are included in the Red List of *Charales* of the Ukraine (Table 2). It means that more than 60% of species composition of *Charales* undergo the threat of extinction (categories 2, 3, 4). Conservation of these species, as well as of rare taxa of other groups of algal flora of the Ukraine will be possible only if a landscape approach to conservation of biota will be realized, with organization of algoreservations and optimization of a nature conservation fund of the Ukraine in general. For elaboration of propositions concerning conservation of certain habitats of rare species of algae, further floristical investigation of the territory of the Ukraine is necessary, and the study of ecological peculiarities of studied groups of algae

should continued. Compilation of Red lists of threatened algae and selection of species for inclusion in the next edition of the Red Data Book of the Ukraine are the most urgent tasks of Ukrainian phycologists today.

## REFERENCES

- Blažencić, J. & Z. Blažencić. 2002.** Rare and threated species of *Charophytes (Charophyta)* in Southeast Europe. *Phytol. Balcan.* **8**(3): 315-326.
- Braun, A. & O. Nordstedt. 1882.** Fragmente einer Monographie der Characeen. *Abh. Kon. Akad. Wiss.* Berlin.
- Chervona ... 1996.** *Chervona knyha Ukrainy. Roslynniyi svit* [Red Data Book of Ukraine. Plant world] / Ed. Yu.R. Sheliag-Sosonko. Ukr. Encyclop. Press, Kyiv. [Ukr.]
- Corffillon, R. 1957.** Les *Charophycees* de France et d'Europe occidentale. Part 1-4. *Bull. Soc. Sci. Bret.* **32**, fasc. hors ser. 1, 2.
- Dambaska, I. 1964.** *Charophyta* – Ramienice. In: *Flora Slodkowodna Polski* / Ed. K. Starmach. Vol. 13.
- Draft ... 1995.** *Draft guidelines applying the IUCN Red list categories at the national level.* Results of the National Red List Workshop, 23-24 March 1995.
- Groves, J. & G.R. Bullock-Webster . 1920-1924.** *British Charophyta.* 1920. Vol. 1; 1924. Vol. 2.
- Hollerbakh, M.M. 1950.** *Sistematischeskiy spisok kharovykh vodorosley ubnaruzhenmukh v predelakh SSSR po 1935 g. vkluchitelno* [Taxonomic list of charophytes found in the USSR up to 1935]. *Spor. Rast.* **2**(5): 21-94. [Rus.]
- Hollerbakh, M.M. & L.K. Krasavina. 1983.** *Opredelitel presnovodnykh vodorosley SSSR. Kharovye vodorosli* [Identification manual of freshwater algae of the USSR. *Charophyta*]. Issue 14. Nauka Press, Leningrad. [Rus.]
- Hollerbach, M.M. & G.M. Palamar-Mordvintseva. 1991.** *Vyznachnyk prysnovodnykh vodorostey Ukr. RSR. Kharovi vodorosti* [Identification manual of freshwater algae of the Ukr. SSR. *Charophyta*]. Naukova Dumka Press, Kyiv. [Ukr.]
- IUCN ... 1994.** *IUCN Red List Categories, prepared by the IUCN Species Survival Commission: As approved by the 40<sup>th</sup> Meet. of the IUCN Council.* IUCN, Gland.
- Khan, M. & Y.S. Sarma. 1984.** Cytogeography and chemosystematics of *Charophyta*. Pp. 303-350 in: *Systematics of green algae.* Acad. Press, London.
- Kiansen-Romashkina, N.P. 1981.** Paleocological peculiarities of cretaceous and paleogenic charophytes. II All-Union Paleontol. Meet. (Kiev, November 17-19, 1981). Abstracts. Naukova Dumka Press, Kiev. [Rus.]
- Kondratyeva, N.V. 2003.** Organization of works aimed in creation of Red lists of algae of Ukraine. *Algologia* **13**(2): 460-475. [Rus.]
- Kondratyeva, N.V. 2004.** To the problem of the structure of programme-methodical manual "Selection of species of algae of Ukraine merited immediate conservation". *Algologia* **14**(1): 3-31. [Rus.]
- Krause, W. 1984.** Rote Liste der Arnieuchteralgen (*Charophyta*). Pp. 184-187 in: *Rote Liste gefardeten Tiere und Pflanzen in der Bundesrepublik Deutschland.* Kiida-Verlag, Greven.



- Linnaeus, C. 1753. *Species Plantarum*. Holmiae.
- Mannschreck, B., T. Fink & A. Melzer. 2002. Biosystematics of selected *Chara* species (*Charophyta*) using amplified fragment length polymorphism. *Phycologia* 41(6): 657-666.
- Maslov, V.P. 1963. *Vvedenie v izuchenie iskopaemykh kharovykh vodorosley* [Introduction to study of fossil charophytes]. AN SSSR Press, Moscow. [Rus.]
- Migula, W. 1897. Die Characeen. In: *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschlands, Osterreich und der Schweiz*. 5.
- Migula, W. 1898. *Synopsis Characearum europaeorum*. Leipzig.
- Palamar-Mordvintseva, G.M. 1998. *Charophyta* of Crimean peninsula. *Algologia* 8(1): 14-22. [Rus.]
- Palamar-Mordvintseva, G.M. & P.M. Tsarenko. 2004. *Charales* of Volyn Polissia (Ukraine). *Algologia* 14(3): 178-184. [Rus.]
- Palamar-Mordvintseva, G.M., P.M. Tsarenko & S.P. Wasser. 1998. To the problem of compilation of Red lists of algae of Ukraine. *Algologia* 8(4): 341-350. [Rus.]
- Pidliskiy, V.I. 1935. *Charophyta* of southwestern UkrSSR. *Zhurn. Inst. Bot. AN UkrSSR* 7(15): 65-69. [Ukr.]
- Petlevanny, O.A. 2000. Species of algae new for protected areas of Donetsk-Priazovsk Steppe (Ukraine). *Algologia* 10(2): 201-206. [Rus.]
- Rassi, P. & R. Vaisänen. 1987. *Threatened animals and plants in Finland*. Govern. Print. Genre, Helsinki.
- Romanenko, V.D. 2001. *Osnovy gidroecologii* [Fundamentals of hydroecology]. Oberegy Press, Kiev. [Rus.]
- Saidakovsky, L.Ya. 1981. Modern state and perspectives of development in use of charophytes in stratigraphy. II. All-Union Paleontol. Meet. (Kiev, November 17-19, 1981): Abstracts. Naukova Dumka Press, Kiev. [Rus.]
- Saidakovsky, L.Ya. 1993. Permian and Triassic *Charophyta* of the Earth. *Algologia* 3(2): 76-82. [Rus.]
- Saidakovsky, L.Ya. & I.M. Shaikin. 1976. Stratigraphic importance of charophytes of Ukraine. *Tektonica & Stratigraph.* 2: 74-86. [Rus.]
- Shoiakubov, R. 1979. *Kharovye vodorosli Uzbekistana* [Charophytes of Uzbekistan]. Fan Press, Tashkent. [Rus.]
- Siemińska, J. 1986. Red list of threatened algae in Poland. Pp. 29-44 in: *Lista roślin wymierających i zagrożonych w Polsce*. Państw. Wydaw. Nauk., Warszawa.
- Siemińska, J. 1992. Czerwona lista glonów zagrożonych w Polsce. Pp. 7-19 in: *Lista roślin wymierających i zagrożonych w Polsce*. Inst. Bot. PAN, Krakow. [Pol.]
- Stewart, N.F.A. & J.M. Church. 1992. Red data books of Britain and Ireland: Stoneworts. *J. Natur. Conservation Com. Peterborough*.
- Tsarenko, P.M., E.V. Borisova, T.M. Darienko & O.A. Petlevanny. 2002. Phycological herbarium (algotheca). Pp. 71-82 in: *Gerbariy Instytutu botaniky NAN Ukrainy*. Institute of Botany Press, Kiev. [Rus.]
- Vinogradova, K.L. & A.F. Luknitskaya. 2000. Algae. Pp. 359-436 in: *Krasnaya kniga prirody Leningradskoi oblasti. 2. Rasteniya i griby* [Red Data Book of Leningrad Region. 2. Plants and Fungi]. Mir i Semia Press, St. Petersburg. [Rus.]
- Walter, K.S. & H.J. Gillet (eds.). 1998. *1997 IUCN Red List of Threatened Plants. Compiled by the World Conservation Monitoring Centre*. IUCN – The World Conservation Union, Gland, Cambridge.

*Паламарь-Мордвинцева Г.М., Борисова О.В., Царенко П.М.* Підсумки та сучасні завдання вивчення *Charales* України // Укр. ботан. журн. – 2005. – 62, №4. – С. 538-547.

Г.М. ПАЛАМАР-МОРДВИНЦЕВА,  
О.В. БОРИСОВА, П.М. ЦАРЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, Київ, 01001, Україна

### ПІДСУМКИ ТА СУЧАСНІ ЗАВДАННЯ ВИВЧЕННЯ *CHARALES* УКРАЇНИ

*Ключові слова: флора, Charales, Україна*

Харові водорості (*Charales*) привертають увагу вчених як організми, що поєднують ознаки водоростей та наземних зелених рослин, найближчими родичами яких вони є згідно з даними молекулярно-генетичних досліджень [24, 27]. Протягом останніх десятиріч використання новітніх досягнень науки і техніки сприяло розв'язанню багатьох проблем систематики, еволюції та географії харових водоростей. Проте інвентаризацію цієї порівняно невеликої за кількістю видів групи (у світовій флорі відомо близько 440 видів) у багатьох країнах світу, в тому числі в Україні ще не завершено.

Дані палеонтології засвідчують, що сучасні *Charales* є рештками колись численної різноманітної групи древніх рослин. Викопні харофіти відомі з пізнього силуру (420–425 млн. років тому) і представлені здебільшого у вигляді гірогонітів (фосилізованих оболонк жіночого органу розмноження) або, іноді, злегка мінералізованих залишків таломів. Морфологію гірогонітів покладено в основу систематики викопних харофітів, оскільки за період від палеозою до антропогену у них відбулися значні анатомічні зміни, — у протилежність структурі антеридія і талому, яка лишається напрочуд стабільною принаймні з девону. На основі такої до певної міри штучної систематики описано три порядки, 12 родин, понад 115 родів і 600 видів викопних харофітів [18]. Палеонтологічні відомості свідчать також, що харофіти пройшли складний шлях еволюції з чергуванням активного і уповільненого розвитку. Це обумовлено особливістю їх екології як бентосних прісноводних або солонуватоводних макрофітів — мешканців стоячих вод. Періоди розквіту пов'язані з теплими кліматичними ерами і розширенням поверхні прибережно-морського мілководдя, заток, лагун та континентальних водоймищ. Вимирання харофітів або уповільнення темпів їх еволюції є наслідком погіршення екологічних умов, похолодання клімату та різкого зменшення мілководних водоймищ у льодовикові періоди. Згідно з цим у девоні виникла найбільша кількість таксонів надродового рангу (три порядки, сім родин), а наприкінці палеозою повністю вимерли представники двох порядків *Sycidiales* та *Trochialescales*. У подальшому — в мезозої та кайнозої — еволюціонував лише один — *Charales*. У крейдовому періоді відбувся бурхливий розвиток родини *Characeae*, яка зародилася приблизно 180 млн. років тому і витіснила в біо-

топах представників інших, древніших родин. Потім внаслідок погіршення екологічних умов розпочався занепад харофітів. Починаючи з пліоцену (5 млн. років тому) вони представлені лише однією родиною *Characeae* (у розумінні більшості палеонтологів), родовий склад якої різко скоротився з 38 до 9 в антропогені і далі до 6 сучасних родів: *Chara* L. (195 видів), *Lamprothamnium* J. Groves (6–7), *Lychnothamnus* (Rupr.) Leonh. emend A. Braun (4), *Nitella* C. Agardh (215), *Nitellopsis* Hy (3) і *Tolypella* A. Braun (5 видів) [18, 25].

Морфологія, систематика, екологія та розповсюдження викопних харофітів в Україні вивчені досить повно. Найдавніші знахідки відносяться до лудловського та пржидольського ярусів силуру Волино-Подолії [16]. Пермські харофіти трапляються в асельському ярусі північно-західних околиць Донбасу та Дніпровсько-Донецької западини. Найхарактерніша форма цього періоду *Stomochara moreyi* (Poeck) Gramb. відома в Україні з верхнього карбону. Широко розповсюджені тріасові харофіти [15]. Встановленим є факт безперервного розвитку на території Східної Європи пліоценових, плейстоценових, голоценових та сучасних харових водоростей [14].

Сучасні харові водорості території України порівняно із Західною та Південно-Східною Європою вивчені значно менше [21–22, 26]. Проте їх видовий склад та основні закономірності географічного розповсюдження майже визначені. Відомості про них наведені у більш ніж 50 публікаціях зарубіжних та вітчизняних авторів [1]. Видання у 1991 р. монографії «Харові водорості (*Charophyta*). Визначник прісноводних водоростей України. IX» [6] посилює зацікавленість вітчизняних дослідників щодо цієї групи водоростей та стало підґрунтям їх подальшого вивчення. Нещодавно складено Червоний список *Charales* України, виявлено рідкісні та зникаючі види, а також проведено їх категоризацію залежно від ступеня вразливості щодо антропогенного пресу та рівня охорони [10].

На цей час для флори України відомо 38 видів, що свідчить про значне видове багатство порівняно з флорами деяких країн Європи та Азії, [2, 3, 20–23, 26]. З них 32 види є спільними з *Charales* Європи [21, 26]. Також зареєстровано види, які досі ще не виявлені на заході Європи. За кількістю видів роди розподіляються так: *Chara* — 24, *Nitella* — 10, *Tolypella* — 2, *Lamprothamnium* — 1, *Nitellopsis* — 1. Третина всіх видів є дводомними.

На території України види *Charales* розвиваються у природних та штучних водоймах та водотоках. Вони трапляються у карстових озерах Волинського Полісся, заплавах водоймах великих українських річок — Дністра, Південного Бугу, Дніпра, Сіверського Дінця, а також у солонуватоводних лиманах Чорноморського узбережжя. Харові водорості формують зарості в заплавах, плесах, невеликих рівнинних та гірських річках, струмках. На Кримському п-ві вони часто заселяють водойми, утворені джерелами (калюжі, басейни, озерця, болота тощо). Види *Charales* відмічені у штучних водоймах — невеликих водосховищах Криму, Інгулецькому каналі, Кардашевському кар'єрі, рисових чеках та ставках, зокрема рибних.

У цілому види *Charales* знайдені в усіх фізико-географічних зонах (Українському Поліссі, Лісостепу та Степу) та гірських системах (Українських Карпатах та Гірському Криму). Найбільша кількість видів виявлена у Степу (26) і на Українському Поліссі (20), значно менша — в Лісостепу (14), що певно пов'язане з меншою дослідженістю даної зони порівняно з двома першими. Найменша кількість видів *Charales* зареєстрована в Українських Карпатах (7) та Гірському Криму (9) (табл. 1).

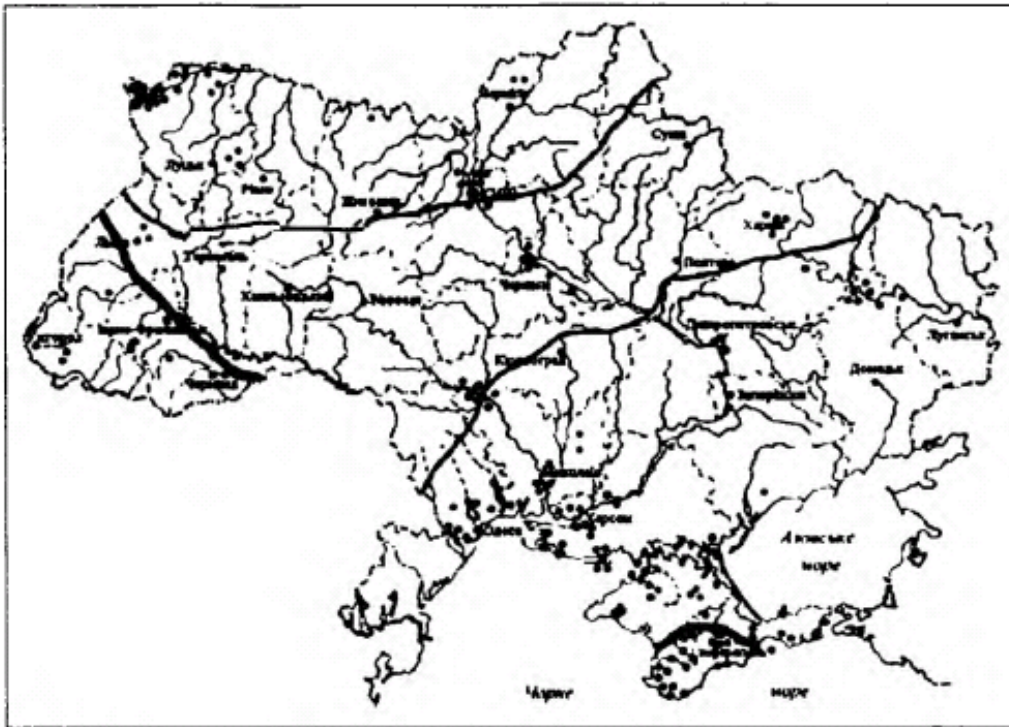
Таблиця 1. Розподіл видів у фізико-географічних зонах України

Рід	Кількість видів				
	УП	ЛС	С	УК	ГК
<i>Chara</i> L.	16	6	17	5	7
<i>Nitella</i> C. Agardh	3	6	5	2	0
<i>Nitellopsis</i> Ny	1	1	1	0	0
<i>Lamprothamnium</i> J. Groves	0	0	1	0	1
<i>Tolypella</i> A. Braun	0	1	2	0	1
Разом	20	14	26	7	9

Примітка: УП — зона змішаних лісів (Українське Полісся), ЛС — Лісостеп, С — Степ, УК — Українські Карпати, ГК — Гірський Крим.

Видова різноманітність *Charales* у природних зонах України вивчена дуже нерівномірно (рисунок). З одного боку, деякі території досліджували кілька разів. Наприклад, у межах Українського Полісся у Волинській обл. матеріал збирали у 1949—2002 рр., у Київській — у 1939—2004 рр. Різного типу водойми степової зони періодично досліджували в Одеській, Миколаївській та Херсонській областях у 1923—2004 рр. З іншого боку, є регіони України, які ніколи не обстежували. Це Сумська та Чернігівська (Українське Полісся), Вінницька, Хмельницька, Кіровоградська, Тернопільська, Полтавська, Сумська (Лісостеп), Луганська (Степ) та інші області. Найдокладніше різноманітність *Charales* досліджена на території Волинського Полісся та Кримського п-ву, включаючи Гірський Крим, степову частину та прилеглі до них акваторії Чорного моря [4, 8, 9, 11—13].

На Волинському Поліссі частково досліджені Шацькі озера (Світязь, Пулемецьке, Чорне мале, Кругле, Люцимер, Пісочне, Луки, Островенське, Довге), що входять до Шацького національного природного парку (Шацький р-н), оз. Турське, Піщане (Ратнівський р-н), оз. Охотин у заказнику «Любче», р. Турія (Ковельський р-н), оз. Біле (Любешівський р-н) Волинської обл.; оз. Острівське (Зарічянський р-н), водойми у заплаві р. Горинь (Володимирецький р-н), невеликі озера та водойми (Дубровицький р-н) Рівненської обл. Тут зареєстровано 15 видів з 20 відомих для Українського Полісся. Поряд з широко розповсюдженими в Україні видами (*Chara contraria*



Рисунок

А. Braun ex Kütz., *Ch. fragilis* (Desv. in Loisel.) J. Groves, *Ch. vulgaris* L.) у волинських озерах зростають рідкісні види: *Ch. delicatula* C. Agardh (занесений до Червоної книги України [17]), *Ch. dominii* Vilh. (одне місцезнаходження в Європі), *Ch. fragifera* Dureiu, *Ch. muscosa* J. Groves et Bull.-Webst., *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Loisel.) J. Groves та ін [9].

На Кримському п-ві досліджували річки Альму, Качу, Чорну, Біюк-Касу, Салгир, Учан-су, Бальбек, Західний Булганак, а також ряд водойм різного типу, включаючи джерела і штучні ставки [1, 6, 8]. Вивчали також приморські затоки (Каркінітську, Ягорлицьку, Джарилгацьку, Тендровську, Феодосійську) та лимани (Березанський, Тузловський, Дністровський, Дніпровський та ін.) [4, 7, 11–13]. Загалом виявлені види відносяться до родів *Chara* (15 видів), *Lamprothamnium* і *Tolypella* (по 1 виду), але представників роду *Nitella* досі ще не знайдено. Найбільш розповсюдженим видом є *Ch. vulgaris*, рідше трапляються *Ch. fragilis* та *Ch. contraria*. Відмічені також рідкісні середземноморські види *Ch. gymnophylla* А. Braun – для Гірського Криму, *Ch. galioides* DC. – для степової частини Кримського узбережжя. Характерною особливістю даного регіону є зростання у мілководних затоках та лагунах *Lamprothamnium rapulosum* (Wallr.) J. Groves, що також підтверджується палеонтологічними даними, одержаними при вивченні голоценових харофітів Східноєвропейської платформи [14]. Здебільшого *L. rapulosum* утворює зріджені зарості по берегах на глибині до 0,7–1,0 м, тому що відноситься до видів, які потребу-

ють найбільш інтенсивного освітлення (цит. за [19]). У Каркінітській затоці виявлене єдине місцезростання в Україні, де на глибині 20—25 м масово розвивається популяція *Tolypella nidifica* (O. Müll.) A. Braun [4, 7].

У 1920-х рр. у межах степової зони видовий склад та розповсюдження *Charales* у Південно-Західній Україні цілеспрямовано вивчав В.І. Подлеський [11]. Досліджена ним територія простягалась від Дністровського лиману на заході до Кримського п-ва на півдні та Дніпра на сході. Окрім того, він опрацював гербарні матеріали, зібрані різними українськими дослідниками з цієї території. Було описано 10 видів харофітів, з них 8 видів *Chara*, а також *L. papulosum* та *Nitellopsis obtusa*. Види роду *Nitella* не були знайдені. У подальшому ці відомості доповнили інші дослідники [1, 6, 12, 13]. На підставі гербарних матеріалів, зібраних із Західного Сиваша, описано новий для науки вид *Ch. neglecta* Hollerb. [5]. Виявлені поодинокі місцезростання рідкісних видів *Nitella* і *Tolypella* [6, 7]. Видова різноманітність *Charales* степової зони представлена: *Chara* — 17 видів, *Nitella* — 5, *Tolypella* — 2, *Nitellopsis* та *Lamprothamnium* — по 1 виду.

Найменш дослідженими в Україні є лісостепова зона та Українські Карпати (таблиці 1, 2).

У межах Лісостепу дослідження проводили здебільшого в околицях м. Харкова та Сіверсько-Донецької біологічної станції (Харківська обл.) [6], а також у басейні р. Південний Буг (Миколаївська обл.) [11]. Загалом тут знайдено 14 видів *Charales*, які представлені родами *Chara* і *Nitella* — по 6 видів, *Nitellopsis* і *Tolypella* — по 1 виду.

В Українських Карпатах знайдено 7 видів *Charales*, з яких 5 належать до роду *Chara*, 2 — *Nitella*.

Попередній порівняльний аналіз видового складу харофітів свідчить про деякі закономірності, встановлені на підставі наявних літературних та оригінальних даних, які відповідають поділу території України на фізико-географічні зони та гірські країни. На прикладі найбільш вивчених територій (Українське Полісся та Степ) помітно, що при досить близькій кількості видів частина їх трапляється в обох зонах, але є види, характерні для конкретної зони. Так, *Ch. dominii*, *Ch. fragifera*, *Ch. muscosa*, *N. capillaris* (Krock.) J. Groves відзначені тільки в Українському Поліссі, а *Ch. canescens* Desv. in Loisel., *Ch. fischeri* Mig., *Ch. galioides*, *Ch. horrida* L., *Ch. neglecta*, *N. translucens* (Pers.) S. Agardh — у Степу. Також виявлені види, що трапляються тільки в західних (*Ch. delicatula*) або південно-східних (*Ch. neglecta*) регіонах тощо. У межах лісостепової зони знайдено види, які окрім *N. gracilis* (Sm.) S. Agardh та *N. syncarpa* (Thuill.) Chev., трапляються в інших зонах (*Ch. aspera*, *Ch. braunii*, *Ch. gymnohylla*, *Nitellopsis obtusa*). Проте число представників роду є найбільшим у *Nitella* (6 із 10, відомих в Україні). Очевидно при подальшому дослідженні цієї території можна очікувати не тільки збільшення кількості видів, але й уточнення їх розподілу у Лісостепу зокрема та Україні в цілому.

Розподіл видового складу *Charales* за фізико-географічними зонами та гірськими країнами України

Українська Полісся	Лісостеп	Степ	Українські Карпати	Гірський Крим
<i>Chara aculeolata</i> Kütz. in Rehb	<i>Ch. aspera</i> Dethard ex Willd	<i>Chara aculeolata</i> Kütz. in Rehb	<i>Ch. braunii</i> C.C. Gmelin	<i>Chara arcuatofoha</i> Vih
<i>Ch. arcuatofoha</i> Vih	<i>Ch. braunii</i> C.C. Gmelin	<i>Ch. aspera</i> Dethard ex Willd	<i>Ch. contraria</i> A. Braun ex Kütz.	<i>Ch. contraria</i> A. Braun ex Kütz
<i>Ch. aspera</i> Dethard ex Willd	<i>Ch. contraria</i> A. Braun ex Kütz	<i>Ch. braunii</i> C.C. Gmelin	<i>Ch. delicatula</i> C. Agardh	<i>Ch. fischeri</i> Mag
<i>Ch. conuversus</i> Salzm. ex A. Braun	<i>Ch. fragilis</i> Desv. in Lousel	<i>Ch. conuversus</i> Desv. et Lousel in Lousel	<i>Ch. fragilis</i> Desv. in Lousel	<i>Ch. fragilis</i> Desv. in Lousel
<i>Ch. contraria</i> A. Braun ex Kütz	<i>Ch. gymnophylla</i> A. Braun	<i>Ch. conuversus</i> Salzm. ex A. Braun	<i>Ch. vulgaris</i> L.	<i>Ch. gymnophylla</i> A. Braun
<i>Ch. delicatula</i> C. Agardh	<i>Ch. vulgaris</i> L.	<i>Ch. contraria</i> A. Braun ex Kütz	<i>Nitella flexilis</i> (L.) C. Agardh	<i>Ch. schaffneri</i> (A. Braun) Allen
<i>Ch. domini</i> Vih	<i>Nitella batrachosperma</i> (Rehb.) A. Braun	<i>Ch. fischeri</i> Mag	<i>N. tenuissima</i> (Desv.) Kütz	<i>Ch. vulgaris</i> L.
<i>Ch. fragifera</i> Dunou	<i>N. flexilis</i> (L.) C. Agardh	<i>Ch. fragilis</i> Desv. in Lousel		<i>Tolypella multifida</i> (O. Müll.) A. Braun
<i>Ch. fragilis</i> Desv. in Lousel	<i>N. gracilis</i> (Sm.) C. Agardh	<i>Ch. eadoudes</i> J.C.		
<i>Ch. gymnophylla</i> A. Braun	<i>N. mucronata</i> (A. Braun) Mag. in H.C. Hall	<i>Ch. hispida</i> L.		
<i>Ch. hispida</i> L.	<i>N. runcarpa</i> (Thull.) Chex	<i>Ch. horrida</i> Wahlst		
<i>Ch. mucronata</i> J. Groves et Bull. -Webst	<i>N. tenuissima</i> (Desv.) Kütz	<i>Ch. neglecta</i> Hollerb		
<i>Ch. polyacantha</i> A. Braun in A. Braun	<i>Nitellopsis obtusa</i> (Desv. in Lousel.) J. Groves	<i>Ch. polyacantha</i> A. Braun in A. Braun		
<i>Ch. schaffneri</i> (A. Braun) Allen	<i>Tolypella prolifera</i> (Ziz. ex A. Braun) Leonh	<i>Ch. schaffneri</i> (A. Braun) Allen		
<i>Ch. tomentosa</i> L.		<i>Ch. tomentosa</i> L.		
<i>Ch. usbekistanica</i> Hollerb		<i>Ch. usbekistanica</i> Hollerb		
<i>Ch. vulgaris</i> L.		<i>Ch. vulgaris</i> L.		
<i>Nitella capillans</i> (Krock.) J. Groves et Bull. -Webst		<i>Nitella brachytelea</i> A. Braun		
<i>N. flexilis</i> (L.) C. Agardh		<i>N. flexilis</i> (L.) C. Agardh		
<i>N. opaca</i> (C. Agardh ex Bruz.) C. Agardh		<i>N. mucronata</i> (A. Braun) Mag. in H.C. Hall		
<i>Nitellopsis obtusa</i> (Desv. in Lousel.) J. Groves		<i>N. opaca</i> (C. Agardh ex Bruz.) C. Agardh		
		<i>N. translucens</i> (Pers.) C. Agardh		
		<i>Nitellopsis obtusa</i> (Desv. in Lousel.) J. Groves		
		<i>Tolypella multifida</i> (O. Müll.) A. Braun		
		<i>T. prolifera</i> (Ziz. ex A. Braun) Leonh		
		<i>Lampromonium papulosum</i> (Wallr.) J. Groves		

Особливу увагу необхідно приділити видам, зареєстрованим в Україні, але відомості про їх знахідки дуже обмежені. Це *Ch. tenuispina* A. Braun, *Ch. tomentosa* L., *N. gracilis*, *N. mucronata* (A. Braun) Miq. in C.H. Hall, поодинокі місцезнаходження яких відомі з літературних джерел XIX — початку XX ст., а також *N. batrachosperma* (Rchb.) A. Braun, *N. brachytelea* A. Braun, *N. syncarpa*, із зазначенням тільки регіонів поширення без уточнення локалітетів [6].

Слід відзначити також, що у другій половині XX ст. більшість регіонів України зазнало сильного антропогенного впливу. Внаслідок цього біотопи, в яких раніше зростали харові водорості, або зникли, або трансформовані і стали непридатними для їх існування. Деякі види, наприклад, *Ch. hispida* L., *Ch. canescens*, *Ch. braunii* C.C. Gmelin, *Nitellopsis obtusa*, які ще на початку XX ст. були широко розповсюджені у деяких регіонах України, на сьогодні опинилися на межі зникнення [8].

Екологічні особливості харових водоростей в Україні майже не вивчали, але накопичені на сьогодні відомості можуть бути використані для екологічного аналізу. Наприклад, закономірність розповсюдження космополітичних видів *Ch. contraria*, *Ch. fragilis*, *Ch. vulgaris* є такою: найбільша кількість місцезнаходжень прісноводних *Ch. contraria*, *Ch. fragilis* — в Українському Поліссі, а евригалобного *Ch. vulgaris* — у степовій зоні, що свідчить про її зв'язок з рівнем мінералізації водойм цих регіонів, тобто підвищенням солоності вод у південно-східному напрямку та особливістю екології харофітів. Вплив солоності як екологічного фактора простежується також при аналізі видового складу харофітів різних фізико-географічних зон. Кількість місцезнаходжень прісноводних видів роду *Nitella* зменшується у південно-східному напрямку, а солонуватоводних *Tolypella* збільшується тощо.

Підсумовуючи все вищевикладене, приходимо до висновку, що інвентаризація видів *Charales* наближається до завершення. Знаходження значної кількості нових для України видів *Charales* є малоімовірним. Проте дослідження території України щодо поширення і розподілу видів *Charales* в різних її частинах необхідно продовжувати, оскільки поза увагою науковців залишилися кілька регіонів, відомості про харові водорості яких є мізерними або зовсім відсутні. Такий стан досліджень не дає можливості встановити певні ботаніко-географічні закономірності їх поширення в Україні. У свою чергу, це обумовлює відсутність однієї з ґрунтовних характеристик кожного виду — відомостей про його географічне поширення, які мають суттєве значення для розв'язання одного з найважливіших питань сучасності — збереження біологічної різноманітності.

Отже, ми визначаємо такі завдання для подальшого вивчення *Charales* України:

1) проведення узагальнюючого флористико-систематичного дослідження *Charales* усєї території України, з'ясування специфіки їх видового складу, закономірностей географічного поширення та розподілу не тільки в межах фізико-географічних зон, але і конкретних регіонів;



2) визначення місцезростання рідкісних та зникаючих видів *Charales* та підтвердження їх існування на території України;

3) встановлення та уточнення ареалів деяких видів, особливо рідкісних як для території України, так і для Європи в цілому;

4) написання монографії «Флора водоростей України. Харові водорості (*Charales*)» на підставі результатів додаткових досліджень і підготовка її до публікації;

5) використання результатів монографічної обробки *Charales* для подальшої комплексної розробки альгофлористичного районування території України та питань альгосозологічного вивчення флори України.

1. Борисова Е.В. Видовой состав и распространение *Charales* в Украине // Альгология. — 2005. — 15, № 2. — С. 205—217.
2. Балашова Н.В., Белякова Р.Н., Лукницкая А.Ф. и др. Альгофлора Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Тр. СПб о-ва естествоиспыт. Сер. 6. — 1999. — 2. — С. 13—78.
3. Бурдыко П.И. Харовые водоросли и некоторые особенности их экологии в водоемах Белоруссии // Харовые водоросли и их использ. в исслед. биол. процессов клетки. — Вильнюс, 1973. — С. 60—66.
4. Виноградов К.О. До питання про кормові площі донних риб північно-західної частини Чорного моря // Наук. зап. Одес. біол. ст. — 1959. — Вип. 1. — С. 98—112.
5. Голлербах М.М. О новом виде *Chara neglecta* (*Charophyta*) // Нов. системат. низш. раст. — 1981. — 18. — С. 3—19.
6. Голлербах М.М., Паламар-Мордвинцева Г.М. Харові водорості (*Charophyta*) // Визначник прісноводних водоростей України. IX. — К.: Наук. думка, 1991. — 196 с.
7. Морозова-Водяницкая Н.В. Фитобентос Каркинитского залива // Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР. — 1936. — 5. — С. 219—232.
8. Паламарь-Мордвинцева Г.М. *Charophyta* Крымского полуострова (Украина) // Альгология. — 1998. — 8, № 1. — С. 14—22.
9. Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. *Charales* Волинского Полесья (Украина) // Альгология. — 2004. — 14, № 2. — С. 178—184.
10. Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Красный список *Charales* Украины // Альгология. — 2004. — 14, № 4. — С. 399—412.
11. Подлесский В.І. *Charophyta* південно-західної УРСР // Журн. Ін-ту ботан. УАН. — 1936. — № 7 (15). — С. 65—69.
12. Погребняк И.И. Фитобентос Днепровского лимана // Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР. — 1953. — № 31. — С. 154—189.
13. Погребняк И.И. Донная растительность Березанского лимана // Тр. Одес. гос. ун-та. Сер. биол. наук. — 1955. — 145, вып. 7. — С. 181—196.
14. Сайдаковский Л.Я. Голоценовые *Charophyta* Восточноевропейской платформы // Альгология. — 1992. — 2, № 3. — С. 91—95.
15. Сайдаковский Л.Я. Пермские и триасовые *Charophyta* Земного шара // Альгология. — 1993. — 3, № 2. — С. 76—82.
16. Сайдаковский Л.Я., Шайкин Й.М. Стратиграфическое значение ископаемых харофитов Украины // Тектоника и стратиграфия. — 1976. — Вып. 11. — С. 74—86.
17. Червона книга України. Рослинний світ / Відп. ред. Ю.Р. Шеляг-Сосонко. — К.: УЕ, 1996. — 608 с.
18. Шайкин Й.М. Эволюция харовых водоростей у фанерозої // Укр. ботан. журн. — 1988. — 45, № 6. — С. 79—84.
19. Шаркинене И.Б., Трайнаускайте И.Ю. Экология харовых водорослей Литовской

- ССР // Харовые водоросли и их использ. в исслед. биол. процессов клетки. — Вильнюс, 1973. — С. 104—118.
20. Шожакубов П.Ш. Харовые водоросли Узбекистана. — Ташкент: Фан, 1979. — 156 с.
  21. Blazenčić Je., Blazenčić Z. Rare and threatened species of charophytes (*Charophyta*) in Southeast Europe // *Phytol. Balcan.* Sofia. — 2002. — 8, № 3. — P. 315—326.
  22. Bryant J.A., Stewart N.F. Order *Charales* // *The freshwater algal flora of the British Isles* / Eds. D.M. John et al. — Cambridge: Univ. Press, 2002. — P. 593—612.
  23. Cambria J., Alvarez M., Aboal M. Lista florística y bibliográfica des los clorofitos (*Chlorophyta*) de la Peninsula Iberica, Islas Balears, Islas Canarias. // *Asoc. Esp. Limnol.* — Valencia, 1998. — 614 p.
  24. Karol K.G. The closest living relatives of land plants // *Science.* — 2001. — 294. — P. 2351—2353.
  25. Khan M., Sarma Y.S.R.K. Cytogeography and cytosystematics of *Charophyta* // *Systematics of the green algae* / Eds. D.E. G. Irvine, D.M. John. — London: Acad. Press, 1984. — P. 303—330.
  26. Krause W. *Charales (Charophyceae)* // *Süsswasserflora von Mitteleuropa.* 18. Eds. H. Ettl et al. — Jena: G. Fischer Verlag, 1997. — 202 p.
  27. McCourt R.M., Delwiche C.F., Karol K. G. Charaphyte algae and land plant origins // *Trends Ecol. Evol.* — 2004. — 19, № 2. — P. 661—666.

Рекомендує до друку  
С.Л. Мосякін

Надійшла 03.06.2005

Г.М. Паламарь-Мордвинцева, Е.В. Борисова, П.М. Царенко

Інститут ботаники ім. Н.Г. Холодного НАН України, г. Київ

#### ИТОГИ И СОВРЕМЕННЫЕ ЗАДАЧИ ИЗУЧЕНИЯ CHARALES УКРАИНЫ

Представлен обзор современного состояния изученности харовых водорослей (*Charales*) Украины. Показано, что инвентаризация их видового состава близится к завершению. Во флоре Украины выявлено 38 видов, что в сравнении с флорами ряда стран Европы и Азии свидетельствует о значительном видовом богатстве данной группы растений. Тем не менее природные зоны Украины исследованы крайне неравномерно. Наиболее изученными являются Украинское Полесье и Крымский п-в, включая Горный Крым, степную часть и прилегающие к ним акватории Черного моря. Наименее изученными остаются Украинские Карпаты и лесостепная зона. Большинство сведений о распространении *Charales* в Украине устарело и требует подтверждения. Практически не проводились целенаправленные исследования экологии харовых водорослей и их роли в формировании водных биоценозов. В связи с этим одной из основных задач изучения *Charales* в настоящее время является обобщающее флористико-систематическое исследование всей территории Украины с целью установления специфики их видового состава и закономерностей распространения в пределах физико-географических зон и отдельных регионов. Предполагается использование полученных данных при написании монографии «Флора водорослей Украины. Харовые водоросли (*Charales*)», а также комплексной разработке альгофлористического районирования территории Украины и решении насущных задач альгосозологии.

G.M. Palamar-Mordvyntseva, O.V. Borysova, P.M. Tsarenko

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

#### RESULTS AND CURRENT TASKS OF STUDY ON THE UKRAINIAN CHARALES

The review on current status of the knowledge on the Ukrainian charophytes (*Charales*) is represented. The inventory of their species composition has been shown to come to the end. 38 species of *Charales* are found in Ukrainian flora, that is evidence of its rather high richness in compare with the floras of some countries in Europe and Asia. Nevertheless, the natural zones of Ukraine are explored unequally. Ukrainian Polissia and Crimean Peninsula including a part of Steppe and the adjusted area of Black Sea are more investigated then Ukrainian Carpathians and Forest-Steppe. Some data on the distribution of *Charales* in Ukraine are outdated and demand to be conformed. Moreover, purposeful study on ecology of charophytes are practically absent as well as a knowledge of their role in the formation of aquatic biocenoses. Therefore, now one of the main task of the study on *Charales* is the summarized floristic and systematic investigation the whole territory of Ukraine with aim of establishment of the specific of their species composition and distribution within physical and geographical zones and some regions. The results of the investigation are proposed to be used for writing the monograph «Flora of Algae of Ukraine. Charophytes (*Charales*)», as well as for developing the algofloristic division into districts of Ukrainian territory and for solution of the current task of algosozology.

**Паламарь-Мордвинцева Г.М.** Рецензия на книгу: “Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography” / P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo (eds.). Vol. 1. – Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.G., 2006. – 713 p. // Альгология. – 2006. – 16, №4. – С. 498-499.

**Algae of Ukraine: Diversity, Nomenclature, Taxonomy, Ecology and Geography / P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo (eds.). Vol. 1. – Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.-G., 2006. – 713 p.**

Выход из печати очередной сводки о водорослях Украины является большим событием в альгологии.

Настоящая работа представляет собой фундаментальный труд коллектива альгологов-флористов по отдельным группам водорослей. Она посвящена 10 отделам водорослей: из прокариотов – *Cyanoprocarvota*, из эвкариотов – *Euglenophyta*, *Chrysophyta*, *Xanthophyta*, *Raphidophyta*, *Phaeophyta*, *Dinophyta*, *Cryptophyta*, *Glaucocystophyta*, *Rhodophyta*. Для каждого из указанных отделов водорослей приведены данные о разнообразии, номенклатуре, таксономии, экологии и географии. Сведения об этих таксонах (расположенных в алфавитном порядке внутри каждого рода) описаны по единому плану: указываются название таксона, его базиним, синонимы, местонахождение, распространение в Украины и общее распространение на Земле.

Кроме введения, основному разделу книги (List of taxa) предшествуют две содержательные главы. Первая глава посвящена основным природным характеристикам Украины: рельефу, климату, гидрологии, почвам, растительности, а также физической и географической характеристике принятых в монографии зон. Вторая (Brief analysis of diversity of Algae of Ukraine) – разнообразию водорослей Украины. В ней приведен полный и вместе с тем сжатый обзор и оценка исследований альгофлоры Украины за почти 160-летний период (до 2005 г. включительно). Подчеркивается, что альгофлора Украины содержит свыше 42 % видового состава общемировой континентальной флоры и около 10 % альгофлоры Земли. Обращается внимание на незавершенность изучения морских водорослей Украины (особенно ее микроскопических представителей). Детально описывается флора водорослей Украины, ее богатство и разнообразие, закономерности распространения и распределения в разных частях страны. Подчеркивается необходимость дальнейшего углубленного изучения данной флоры с целью выяснения основных черт ее флорогенеза.

Во второй главе представлена также современная система водорослей с учетом новейших молекулярно-генетических исследований, а также оригинальная авторская система зеленых коккоидных водорослей, по которым излагается основной материал данной сводки. В данной главе имеются неточности, касающиеся общего числа видов, указанных для Украины. На стр. 17 авторы указывают, что общее число видов водорослей (при этом есть ссылки и на таблицу), обнаруженных в Украине, составляет 4,942 вида (5,905 внутри-видовых таксонов). В заключении же этой главы (стр. 25, первый абзац) приведена другая цифра – 4,838 видов (6,030 внутр. такс.)

“Перечень таксонов” (List of taxa) является основной и самой большой по объему (576 с.) главе книги. В ней описаны (по приведенной выше схеме) все обнаруженные в Украине виды водорослей. Название таксонов каждого ранга сопровождается номенклатурными ссылками, где приводятся фамилия автора, дата первичная и официальная, источник литературы, страницы описания или диагноза, номера таблиц и рисунков. Эти данные приводятся также для базинимов. Следующая рубрика освещает местонахождения (occurrence) указанных видов (внутривидовых таксонов) в большинстве случаев с достаточной полнотой, однако не всегда конкретизированы места находок в Украине. Например, для *Romeria gracilis* (с. 151) указывается местообитание в прудах, однако в следующей рубрике (Distribution of Ukraine) для этого вида сообщается о его наход-

©Г.М. Паламарь-Мордвинцева, 2006

ках в реках Дніпр, Прут и т.д. Это касается и некоторых других видов. Иногда рубрика "occurrence" не расшифровывается вовсе (стр. 159 для *Microcoleus vaginatus* f. *polytrichoides*).

Следующая, очень важная рубрика для каждого вида (Distribution of Ukraine), – его распространение в пределах Украины – освещена в большинстве случаев с достаточной полнотой. Сведения о распространении располагаются по физико-географическим зонам и административным единицам. В скобках указываются фамилия коллектора и год опубликования находки. Таксоны, описанные из Украины, помечены звездочкой. Для этих таксонов, а также для некоторых редких видов, представлены карты их распространения в Украине, для новых для Украины видов приводятся таблицы (31 таблица).

В этой рубрике имеется ряд недочетов. Например, для описанных некоторых редких видов из водоемов Украины, отмеченных звездочкой, авторы располагали карты распространения напротив описания вида, т.к. подписи под картами, к сожалению, отсутствуют. Но карты прилагались не ко всем видам (см. с. 249, с. 307 и т.д.). Так, например, на стр. 239 звездочкой отмечены сразу два вида: *Lepocinclis constricta* и *L. cylindrica*, а карта – всего одна. Кроме того, *L. constricta* – не такой уже редкий вид, т.к. он обнаружен в трех физико-географических зонах (см. с. 239). Это замечание относится и к *Phacus curvicauda*, отмеченного звездочкой, но с указанием о его широком распространении (см. с. 249). Следует отметить также неравномерность и недостаточность отображения распространения некоторых групп водорослей по сравнению с другими. Так, если, например, для синезеленых, эвгленовых и др. это сделано достаточно полно, то для красных и динофитовых такие сведения почти отсутствуют. Например, для многих морских видов дается общее неопределенное указание: Черное море (BS) (см. с. 476, 477, 478, 479 и т.д.), а вместо конкретного указания находок этих водорослей цитируются публикации разных авторов, упоминавших эти водоросли в своих работах. Это снижает общий уровень книги.

Среди прочих мелких недочетов следует упомянуть о нарушении порядка цитирования типовой разновидности (или формы) после названия вида. В одних случаях они цитируются после всех номенклатурных ссылок вида (например, с. 96, 448, 453 и т.д.), в других – после цитирования базисного и синонимов (например, с. 566 и др.).

Приведенные в данной рецензии недочеты относятся в основном к второстепенным легко устранимым и не могут изменить общего хорошего впечатления о данной работе. Она станет настольной книгой для настоящих и будущих альгологов, научных работников-специалистов и практиков.

Оценивая монографию "Algae of Ukraine ..." в целом, следует отметить ее неординарность, современный характер, высокий научный уровень. Эта сводка является весомым вкладом в развитие альгологии не только в Украине. Она имеет большое значение и для усовершенствования знаний о мировой флоре водорослей, т.к. дает довольно полное представление об этих растениях для определенного, хорошо очерченного региона в сравнительном плане, предоставляя фундаментальные сведения по данной проблеме.

Г.М. Паламарь-Мордвицева,  
доктор биол. наук,  
профессор

*Кондратьева Н.В., Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М.* Ученый, учитель, организатор и друг (к 110-летию со дня рождения Александра Викторовича Топачевского) // Альгология. – 2007. – 17, № 1. – С. 123-125.

### Ученый, учитель, организатор и друг

(К 110-летию со дня рождения Александра Викторовича Топачевского)

В марте 2007 г. исполнилось 110 лет со дня рождения академика НАН Украины Александра Викторовича Топачевского (13.03.1897–01.12.1975) – выдающегося ученого, блестящего организатора, талантливого учителя и друга. Человека, внесшего огромный вклад в развитие альгологии и гидробиологии и создавшего широко известную Киевскую школу альгологов, ученики которой успешно продолжают дело, начатое их учителем.

Александр Викторович Топачевский родился в с. Бобровка (Киевской обл.). В 1930 г. окончил Киевский институт народного образования, некоторое время работал преподавателем в школах, а с 1938 г. (после окончания аспирантуры) – в Киевском университете им. Т.Г. Шевченко, сначала в должности ассистента, затем доцента, профессора и заведующего кафедрой низших растений. Он был деканом биологического факультета и председателем его ученого совета. Одновременно (в 30-40-х гг. XX ст.) работал в Институте ботаники АН УССР (теперь Национальной академии наук – НАН Украины), сначала лаборантом, затем заведующим лабораторией альгологии, со временем ставшей отделом (ныне отдел фикоологии).

Совмещение преподавательской и научной деятельности помогло Александру Викторовичу привлечь к работе лаборатории альгологии Института ботаники студентов-биологов и основать Киевскую школу альгологов.

В 1959 г. А.В. Топачевский возглавил Институт гидробиологии АН УССР, где заведовал отделом санитарной биологии, и работал в нем до последних дней своей жизни.

Деятельность А.В. Топачевского освещена во многих публикациях\*. Его памяти посвящен сборник "Проблемы гидробиологии и альгологии" (1978), который включает статьи, освещающие жизненный путь Александра Викторовича как педагога и ученого, а также сведения об основных направлениях альгологии и гидробиологии, получивших развитие благодаря его деятельности.

Научную деятельность А.В. Топачевского можно разделить на три основных этапа (см., например, статью Н.П. Масюк в упомянутом выше сборнике, а также статью Н.В. Кондратьевой с соавт., опубликованную в № 5 "Укр. ботан. журн." за 1987 г.).

На первом этапе (30-40-е гг. XX ст.) А.В. Топачевский проводил в основном флористические и систематические исследования диатомовых, десмидиевых и некоторых других групп водорослей\*\*. На втором (50-е гг.) основное внимание уделял разработке теоретических проблем биологии и, прежде всего, вопросам, касающимся морфологии и филогенетической систематики водорослей, что нашло отражение в защищенной им (в

\* См. напр. "Проблемы гидробиологии и альгологии" (Киев: Наук. думка, 1978. – 240 с.); Н.В. Кондратьева и др. (Укр. ботан. журн., 1987. – 44, № 5. – С. 100-101); История Академии наук Украинской ССР (Киев: Наук. думка, 1979. – С. 735); В.Д. Романенко и др. (Гидробиол. журн. – 1997. – 33, № 2. – С. 3-13; и др.)

\*\* Список печатных работ А.В. Топачевского содержится в статье Я.Я. Цезеба с соавт. (см. "Проблемы гидробиологии и альгологии", 1978. – С. 11-16).

1958 г.) докторской диссертации ("Основные принципы современной филогенетической систематики водорослей"), а также в монографии "Вопросы цитологии, морфологии, биологии и филогении водорослей" (Киев: Изд-во АН УССР, 1962. – 236 с.) и ряде статей (см. О.Б. Блюм, в сб. "Проблемы гидробиологии и альгологии", с. 39-40).

Большое внимание в первый и второй период своей деятельности А.В. Топачевский уделял изданию пособий для определения систематического положения водорослей, отсутствие которых тормозило развитие флористических, гидробиологических и других исследований этих организмов (см. Н.П. Масюк, в сб.: "Проблемы гидробиологии и биологии", 1978, с. 18). Особое значение имела интенсификация им работ, направленных на издание (и подготовку будущих авторов) выпусков многотомной серии "Визначник прісноводних водоростей Української РСР" (Київ, 1938-1993).

На третьем этапе (после перехода в Институт гидробиологии), основное внимание А.В. Топачевский стал уделять общим вопросам гидробиологии. Он основал ряд новых направлений и способствовал интенсивному развитию уже существующих направлений гидро-



биологии, в частности гидробиологии каналов, водоемов-охладителей ГЭС, альгофизиологии, физиологии водных растений, водной токсикологии и др. ("Проблемы гидробиологии и альгологии", 1978, с. 4. Подробнее см. в статье Я.Я. Цесба с соавт. и некоторых других статьях того же сборника, а также в статье В.Д. Романенко с соавт., опубликованной во втором номере "Гидробиол. журн." за 1997 г.). Большое внимание А.В. Топачевский уделял решению прикладных задач, в частности, связанных с регулированием стока Днепра и созданием на нем каскада водохранилищ.

Александр Викторович Топачевский был не только крупным ученым, но и талантливым организатором научных исследований, многих совещаний и конференций, возглавлял разные комиссии и советы, был академиком-секретарем отделения общей биологии АН УССР, руководил многими видами работ, в частности широким комплексом исследований, связанных с изучением синезеленых водорослей как возбудителей "цветения" воды, в которых принимали участие сотрудники более 250 различных научных учреждений: ботаники, микробиологии, вирусологии, гидрохимии и др. (см., например, "Проблемы гидробиологии и альгологии", 1978, с. 4-5, а также статью Н.В. Кондратьевой с соавт., опубликованную в пятом номере "Укр. ботан. журн." за 1987 г., и др.).

По инициативе А.В. Топачевского в 1965 г. основан и до сих пор издается (теперь уже международный), научный "Гидробиологический журнал", главным редактором которого был до конца своей жизни Александр Викторович Топачевский.

Благодаря организаторскому и педагогическому таланту Александра Викторовича основана Киевская школа альгологов (см., например, статьи Н.П. Масюк в сб. "Проблемы гидробиологии и альгологии" (1978), а также статью Н.В. Кондратьевой с соавт., опубликованной в пятом номере "Укр. ботан. журн." за 1987 г.).

"Высокий, широкоплечий, с голосом трибуна и борца, принципиальный, требовательный, строгий, но человечный и справедливый, романтик в душе, тонко чувствовавший красоту природы ..., он неудержимо привлекал к себе студенческую молодежь." ("Проблемы гидробиологии и альгологии", 1978, с. 19). Незабываемой для учеников Александра Викторовича стала романтика экспедиционных исследований, возглавляемых А.В. Топачевским (там же, с. 20-31). Александр Викторович был требовательным, но заботливым, дружелюбным и внимательным учителем, всегда готовым оказать необходимую помощь. Под его руководством написано (и защищено) 16 кандидатских и 5 докторских диссертаций. Ныне ученики А.В. Топачевского работают в разных учреждениях и продолжают дело своего учителя. Многие из них стали известными учеными, основавшими новые направления и воспитавшие своих учеников\*. За активную научно-педагогическую и организационную деятельность А.В. Топачевский отмечен рядом правительственных наград – Почетной грамотой Президиума Верховного Совета УССР (1954 г.), орденом и медалями. В 1966 г. ему было присвоено звание заслуженного деятеля науки УССР.

Светлая память об Александре Викторовиче Топачевском, крупном ученом, организаторе научной деятельности, учителе и друге – навсегда сохранится в сердцах его многочисленных учеников и последователей.

*Н.В. Кондратьева*

*Г.М. Паламарь-Мордовецова*

*П.М. Царенко*



*Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М., Капустин Д.А.* **Выдающиеся ботаники-юбиляры и их вклад в развитие альгологии // Альгология. – 2007. – 17, №3. – С. 408-416.**

#### ВЫДАЮЩИЕСЯ БОТАНИКИ-ЮБИЛЯРЫ И ИХ ВКЛАД В РАЗВИТИЕ АЛЬГОЛОГИИ

2007 год богат на юбилейные даты знаменитых биологов-ботаников, всемирно известные труды которых сыграли огромную роль в развитии науки о водорослях – альгологии (фикографии).



**Карл Линней – Carl von Linnæus (1707-1778)**

В мае 2007 г. вся мировая научная общественность отмечала 300-летие со дня рождения Карла Линнея, родившегося 23 мая 1707 г. в южной Швеции. До сих пор проводятся научные конференции, доклады, публикуются работы и т.п., посвященные этому знаменитому ученому и его трудам. Как отмечает В.И. Павлов (2007), «Время безоговорочно определило выдающуюся роль Линнея в развитии мировой ботаники, признав его творцом основополагающих ее частей: морфологии, систематики и номенклатуры».

Линней родился в семье деревенского пастора, владевшего небольшим деревянным домиком и садом, в котором Карл, еще будучи ребенком, познакомился с богатым миром растений. Он собирал их, сортировал, сушил и составлял гербарии. Начальное образование получил в местной школе. Учителя считали его малоспособным и тупым ребенком, хотя мальчик проявлял необыкновенный интерес ко всякого рода растениям. Родителям удалось направить сына в Лунд, в университет, чтобы он получил медицинское образование. Спустя год Линней переехал в Упсалу и здесь получил высшее ботаническое образование. Королевское научное общество в Швеции отправило Линнея в Лапландию, в научную экспедицию. Оттуда он привез огромную коллекцию растений, животных и минералов. Результатом этого путешествия был первый труд Линнея по ботанике «Флора Лапландии».

Однако славу ученому принес небольшой по объему труд «Система природы», который он опубликовал в 1735 г в Лейдене (Голландия). Труд состоял всего из 12 страниц, но имел эпохальное значение.

В этом труде Линнея работа ботаников XVI-XVII вв., создававших системы растений, получила свое завершение. Отказавшись от деления растений на деревья, кустарники и травы, предложенного Теофрастом и возрожденного Цезальпини, Линней избрал в качестве главного систематического признака цветок, или, точнее, строение андроеца. Система Линнея оказалась практически очень удобной. Для каждого нового растения в ней было легко найти определенное место. Таким образом, классификация, имеющая чисто служебное значение, получила в трудах Линнея вполне удовлетворительное разрешение. Успеху системы Линнея, помимо простоты, способствовало еще и то, что при ее построении он последовательно придерживался определенного метода описания и наименования растений. Водоросли впервые получили достойное место среди растений именно в «Системе природы» К. Линнея. Он отнес их к 24 классу т. н. «тайнобрачных растений» (Cryptogamia algae).

В 1753 г. К. Линней описал 24 рода «водорослей», из которых в современном понимании этого термина можно говорить о четырех родах: *Conferva*, *Ulva*, *Fucus* и *Chara*. Линней первым дал точное и превосходное описание видов и родов этих растений, например *Chara tomentosa* L., *Ch. hispida* L., *Ch. flexilis* L., *Fucus vesiculosus* L., *Laminaria saccharina* (L.) J.V. Lamour., *L. digitata* (L.) J.V. Lamour. и др. Благодаря отчетливому описанию важных признаков, эти водоросли легко идентифицируются согласно описаниям Линнея и в настоящее время.

Линней последовательно применял *бинарную номенклатуру*, т.е. называл каждое растение двумя словами (первое слово – название рода, второе – название вида). Двойные названия растений не только упорядочили хаос в классификации живых организмов, но со временем превратились в важное средство определения родства отдельных видов. *Бинарная номенклатура* и *форма* описания растений, которой пользовался Линней, оказалась чрезвычайно практичной и ими пользуются до настоящего времени ботаники и зоологи.

Удачное применение т. н. диагноза, т.е. выбора существенных отличительных особенностей данной органической формы, систематизация, которыми Линней охватил отдельные группы классификации (виды, рода, семейства), упорядоченные иерархически, привели к тому, что *классификация*, применяемая Линнеем, получила международное признание.

Большую роль сыграли работы Линнея в области разработки теории вида. Впервые Линней эмпирически выяснил, что вид – это явление природы, которое универсально для органического мира. Он считал, что вид как явление природы – это множество родственных, сходных по строению организмов, при размножении непрерывно воспроизводящих себе подобных. Линней также пытался решить вопрос о сущности вида, которую он искал в устойчивости формы, предполагая полную ее неизменность. Именно Линнею принадлежит заслуга установления факта, что вид есть основная форма существования живой природы, реальная и элементарная ее единица. Линнеевское принятие категории вида за основу системы получило общее признание и распространение среди биологов мира.

Взгляды Линнея на вид сыграли большую роль в становлении морфологической концепции вида. Эта концепция долгое время доминировала в систематике водорослей. Большинство видов водорослей идентифицируются по совокупности морфологических признаков благодаря прерывистости или хаотусу этих признаков. Этот способ определения используется до сих пор даже у тех видов и групп водорослей, у которых пытаются использовать другие концепции вида. «Морфовидовая», или как ее еще называют со ссылкой на Линнея, классическая (типологическая) концепция вида рассматривает таксон с одной точки во времени. Принимается, что морфологические признаки являются стабильными и неизменными до тех пор, пока возникают совсем различные формы при воздействии (изменении) условий существования. В. Хадсон (Hudson, 1762) был первым ботаником, который использовал линнеевскую концепцию вида, классификацию, систему и номенклатуру при описании видов водорослей.

В настоящее время, несмотря на выдающиеся успехи в познании вида, огромное количество видов водорослей различаются благодаря прерывистости морфологических признаков. Этот способ определения видов доминирует в практической работе систематиков водорослей. Значительный прогресс в развитии точных, объективных методов для интерпретации морфологических данных, усилили морфологическую концепцию вида в конце XX и начале XXI вв. Как показывает практика последних лет, *линнеевская*

систематика удивительным образом успешно адсорбировала многие достижения «новой» систематики.

Линней не был сторонником эволюционного направления в биологии. Он считал, что каждый вид оставался в неизменном состоянии со дня творения. Линней хорошо понимал необходимость создания естественной системы растений, но тогдашний уровень биологических знаний не давал ему возможности опираться на точные, научные основы эволюции. Однако созданная им статическая систематика органического мира стала краеугольным камнем в развитии естествознания. Классификация Линнея сыграла выдающуюся роль в эволюционной теории.

Получив степень доктора медицины в Гарткале (Голландия) и совершив несколько научных путешествий, Линней поселился в Упсале. Здесь в 1742 г. он был назначен преподавателем на кафедре ботаники в Упсальском университете. Из разных стран к нему съезжались студенты послушать лекции знаменитого профессора. В университетском ботаническом саду Линней собрал свыше 3000 видов растений со всего мира.

В 1751 г. Линней опубликовал учебник общей ботаники «Философия ботаники». Кроме нескольких крупных трудов, среди которых «Species plantarum» (1762), где он описал свыше 10000 видов и родов растений, он опубликовал большое количество тщательно разработанных статей, опубликованных ранее в журналах различных научных обществ в Стокгольме, Упсале, Петербурге, Лондоне и др.

В 1762 г. Линней был принят в члены Академии наук Парижа. В 1774 г. он тяжело заболел в результате кровоизлияния в мозг. Последние 4 года он провел в условиях печального ослабления умственных и физических способностей. Однако авторитет великого шведского естествоиспытателя сохранился на долгие годы.

Умер Линней 10 января 1778 г. в Упсале.



**Фридрих Трауготт Кютцинг – Friedrich Traugott Kützing (1807-1893)**

8 декабря 2007 г. исполняется 200 лет со дня рождения Ф.Т. Кютцинга.

В ряду биологов XIX ст. Ф.Т. Кютцинг стоял значительно выше своих современников. Его, наряду с такими выдающимися учеными, как К.А. Агард, Я.Г. Агард и У.Г. Гарвей, по праву считают «отцом альгологии». Эти ученые внесли неоценимый вклад в развитие науки о водорослях, в частности их флористики и систематики.

Сведения о жизни и деятельности Ф. Кютцинга мы почерпнули из его книги «Воспоминания и записи», в которой, по мнению издателя В. Мюллера, «приведены в полном объеме обильные материалы (о его жизни и творчестве) в очаровательном изложении» (Müller, Zaunick, 1960).

Ф. Кютцинг родился 8 декабря 1807 г. в Ритгенбурге в Тюрингии (Германия). Там он посещал деревенскую школу. Позже отец определяет 14-летнего Фридриха для изучения аптечного дела в аптеки Артерна и Ашера, не имея возможности платить за обучение в школе. Как помощник аптекаря Фридрих побывал в Магдебурге, Шлезигене и Теннштедте. Свободное время он использовал для занятий ботаникой. В 24 года он опубликовал свой

первый научный труд "Monographia Callitricharum germanicarum", в котором обработал род *Callitriche* L. (болотник). Работа получила большое признание специалистов. В 1832 г. Кютцинг поступил в университет в Халле (Германия), где изучал фармакологию и естествознание, уделяя особое внимание ботанике. В этом же году он опубликовал еще две работы: «Über die deutschen Callitrichen» (Linnaea, 7, 1832, с. 174-192) и «Einige Worte über die mit *Viola montana* und *Viola canina* verwandtes» (Linnaea, 7, 1832, с. 43-51).

Позже в университете он стал вторым ассистентом и полностью посвятил себя изучению водорослей. В 1833 г. Кютцинг получил место аптекаря в Айленбурге. Аптека закрывалась в 17 часов, и у него оставалось время для научных занятий. Он опубликовал в этом же году «Synopsis Diatomearum» и начал издание гербария «Algarum aquae dulcis germanicarum» из 16 тетрадей (1833-1836).

В ранних работах Кютцинга занимала идея метаморфоза организмов от низшего к высшему. Так, в 1833 г. он написал статьи «О происхождении и метаморфозах низших организмов», «Превращение низших форм водорослей в высшие, а также в роды, семейства и классы высших криптогамов с одноклеточным строением». Эти воззрения Кютцинга позже подверглись критике. Критики писали, что его широкие представления о трансформации организмов являются заблуждением. Они предполагали, что Кютцинг проводил свои наблюдения в нестерильных условиях.

Во время учебы в Халле Кютцинг продолжал свои научные исследования очень интенсивно. Он описал альгологическую экскурсию на соленое озеро в Маннефельде, писал о родах *Gloionema*, *Melosira* и *Fragillaria*, описал новый род *Ulothrix*, сделал открытие о природе створок диатомовых водорослей (1834). Кютцинг установил, что раковины диатомей состоят из кремниевой кислоты. Об этом открытии он сообщил в Королевскую прусскую академию наук. Х.Г. Эренберг охарактеризовал это открытие как «очень поразительное (захватывающее)». Кютцинг направил также статью об этом открытии Александру фон Гумбольдту, которая также получила его высокую оценку. По ходатайству Гумбольдта Кютцинг получает премию Королевской прусской академии в форме стипендии в размере 200 талеров на поездку в Италию, которая состоялась в 1835 г. (Триест, Венеция, Рим, Неаполь). По возвращении из поездки осенью того же года он принимает место учителя химии и естествознания в реальном училище в Нордхаузене, так как надежды на должность в Королевском гербарии в Берлине не оправдались. Вся дальнейшая жизнь Кютцинга будет связана с Нордхаузеном. Здесь он познакомился со своим учителем – Фридрихом Вильгельмом Вальротом, здесь написал свои выдающиеся труды, здесь и закончилась его жизнь. Ф.В. Вальрот был выдающимся ботаником своего времени и в Кютцинге он нашел достойного наследника. Плохо владеющий микроскопической техникой и рисованием, Вальрот неоднократно прибегал к помощи своего ученика.

В 1837 г. Кютцинг получил степень доктора философии в университете Марбурга, а в 1842 г. стал членом Немецкой академии естествознания Леопольдина.

Работы Кютцинга «Synopsis Diatomearum» (1833, 1834), «Phycologia generalis» (1843), «Kieselschaligen Bacillarien oder Diatomeen» (1844), «Phycologia Germanica» (1845), «Tabulae phycologicae» (1845/49-1871) и «Species algarum» (1849) сыграли огромную роль в становлении специалистов-альгологов, которые и сегодня используют и цитируют его труды. Более 3000 таблиц-литографий<sup>1</sup> были исполнены лично Кютцингом, которые, по его признанию, требовали огромного труда, тщательности и терпения. Для зарисовки видов

<sup>1</sup> Литография: 1) способ печатания, при котором рисунок наносит на плоскую поверхность специального камня (известняка); 2) оттиск с литографической формы.

водорослей он использовал стальные, а затем алмазные перья, исполняя рисунки вначале на бумаге, а потом на камне, рисуя литографии.

«Phycologia generalis» он считал своей *первой большой* работой по водорослям. Эта работа, по его словам, была настолько важна для него, что стала сильным побуждением к исследованиям. «и я трудился над ней не оставляя времени для отдыха», писал он. Во время путешествий на Адриатическое и Средиземное моря Кютцинг собрал очень богатый материал. Кроме того, он провел исследование водорослей побережья Северного моря, чтобы сделать сравнительную характеристику водорослей из северных и южных морей. Особое внимание Кютцинг уделял «микроскопической анатомии» и истории развития исследованных видов всех групп водорослей. Эту работу Кютцинг проводил в течении 1839-1841 гг. и, наконец, в марте 1842 г. работа над «Phycologia generalis» была закончена. При ее издании у Кютцинга возникли большие трудности. Изготовление медных гравюр стоило очень дорого (почти 1200 талеров). Таких денег у Кютцинга не было, и дело откладывалось на неопределенное время. Кютцинг обратился за помощью в Королевскую академию наук к А. Гумбольдту и заручился его поддержкой. Деньги были выделены и в августе 1842 г. Ф. Кютцинг закончил гравирование последней таблицы (всего 80 таблиц). На каждой таблице Кютцинг подписал день, в который она была закончена. В декабре 1842 г. работа была напечатана. «Я имел работу, – писал Кютцинг, – которая, как сказал Шлейден, стала эпохой в альгологии, процитировав короля Фридриха Вильгельма IV. Он послал мне за это милостивую медаль и я благодарю за это небо» (Müller, Zaunick, 1960, S. 243). Среди ботаников того времени работа Кютцинга «Phycologia generalis» нашла широкое одобрение. Он получал много писем от выдающихся ученых, которые выражали ему свое одобрение.

В своих «Воспоминаниях ...» Кютцинг очень детально и обстоятельно рассказывал о том, как писались его основные труды. Мы привели в качестве примера «Phycologia generalis», чтобы можно было представить, как трудился этот замечательный ученый. Он написал много оригинальных работ и монографий и всё же наиболее впечатляющим произведением Кютцинга стал 20-томный атлас «Tabulae phycologicae oder Abbildungen der Tange» с почти 2 000 (!) цветных таблиц, выполненных им самим. Новую эпоху в истории альгологии открыла работа Кютцинга «Species algarum» (1849), содержащая описания всех известных на то время видов водорослей. Определенный интерес представляет теоретическая работа в 2-х томах «Die Grundzüge der philosophischen Botanik» (1851-1852), где автор выступает как защитник теории самозарождения, но в тоже время борется с гипотезой постоянства видов.

Особое внимание Кютцинг уделил также проблеме вида у водорослей. В своей программной статье «Критико-историческое исследование понятия вида у организмов и его научное значение» (1856) Кютцинг вполне соглашался с линнеевским определением вида в той его части, где Линней представил сущность вида как реальное явление, но осуждал его метафизическое обоснование. Кютцинг также выступал против постоянства видов. Можно притворяться, писал он, что в природе существуют некие константные формы, но практика показывает, что всё более или менее изменяется. Кютцинг также решительно выступал против идеи К. Нзгели о т.н. «абсолютном виде» и логически доказывал, что «абсолютный вид» представляет собой чистый вздор. «Благодаря нашим исследованиям, – писал Кютцинг, – мы убедились в том, что ни «абсолютный», ни «константный» вид в природе не существует». Системы, построенные на «абсолютном» или «константном» виде, являются лишь частью работы систематиков, они выражают только порядок и облегчение ориентации в научном материале, считал он. Вышедшая за три года до появления классической работы

Ч. Дарвина «Происхождение видов» (1859), эта статья Кютцинга рассматривалась некоторыми учеными как «преддарвиновское» обоснование концепции вида.

Кроме описанных выше достижений Кютцинга, следует сказать о его наблюдениях «образования плазмы» между клетками у фукусовых водорослей, названных впоследствии Э. Страсбургером *плазмодесмами*. Кютцингу принадлежит описание и наименование пигментов у красных водорослей – фикоэритрин и фикоцианин.

Кютцинг описал более 20 новых родов: (*Ulothrix* (1833), *Hydrococcus* (1833), *Cyclotella* (1834), *Cladophora* (1843), *Rhizoclonium* (1843), *Gomphosphaeria* (1843), *Phormidium* (1843), *Schizomeris* (1843), *Stigeoclonium* (1843), *Protoderma* (1843), *Gongrostra* (1843), *Entophysalis* (1843), *Amphipleura* (1844), *Chaetomorpha* (1845), *Palmodictyon* (1845), *Tetraëdron* (1845), *Sorastrum* (1845), *Tolypothrix* (1847), *Cylindrospermum* (1847), *Botryococcus* (1849), *Aegagropila* (1849) и др.), а также множество видов водорослей. Большинство этих названий используется и в настоящее время.

Ф.Т. Кютцинг был не только альгологом, но и микробиологом. Правда, в этой области он преуспел значительно меньше. Он обосновал биологическую природу брожения. В 1834 г., работая аптекарем, он открыл дрожжи, вызывающие брожение (Шлегель, 2002). Статья, посвященная этой теме, была отправлена профессору И.Х. Поггендорфу для опубликования в издаваемом им журнале «Летопись физики и химии». Однако в то время господствовало мнение крупных химиков Ю. Либиха, Ф. Велера и Ж.Л. Гей-Люссака о том, что брожение – это химическое явление. Точка зрения Либиха была неоспорима, поэтому Поггендорф отложил статью в сторону и она где-то затерялась. Так Кютцинг лишился приоритета в этом открытии. К открытию биологической природы брожения пришли в 1837 г. Ш. де Латур и Т. Шванн. Вернувшись из поездки в Далмацию и Италию и узнав о поггендорфском пренебрежении, Кютцинг повторно послал свою статью. Она была опубликована в 1837 г. под названием «*Microscopische Untersuchungen über die Hefe und Essigmutter. nebst mehreren andern dazu gehörigen vegetabilischen Gebilden*» / Микроскопическое изучение дрожжей и образование уксусной кислоты наряду со многими другими явлениями в растительном мире». Эта статья подверглась острой критике со стороны Либиха и др. ученых. Поворотный пункт в решении этой проблемы связан с именем Луи Пастера. Он показал, что превращение сахара в спирт и углекислоту представляет собой процесс, который связан с жизнью дрожжевых клеток.

Кютцинг первым открыл и изобразил уксусную бактерию *Mycoderma aceti*. В. Геннеберг писал об этом так: «Исследования Кютцингом бактерий уксусной кислоты и его толкование спиртового и уксусного брожения имеет большое практическое значение для индустрии брожения и сделало его имя знаменитым, а производство уксусной кислоты рациональным».

Кютцинг был одаренным преподавателем. Почти 50 лет он отдал педагогической работе и лишь в 1883 г. в возрасте 76 лет ушел в отставку. Умер выдающийся ученый 9 сентября 1893 г. в Нордхаузене.

**Максимилан Максимиланович Голлербах –  
Maximilian Maximilianovich Hollerbach (1907-1989)**

2 июня 2007 г. исполнилось 100 лет со дня рождения выдающегося естествоиспытателя XX века, альголога по призванию, Максимилана Максимилановича Голлербаха.

Среди выдающихся альгологов достойное место занял М.М. Голлербах, яркий ученый с мировым именем. Учитель и друг огромной плеяды альгологов на просторах бывшего СССР, он сформировал «голлербаховскую» научную школу, в которую вошли не только его непосредственные ученики, но и альгологи, получившие образование у других ученых-биологов (см. Штина, Гецен, 1997). Их объединяла преданность науке, беспредельное уважение и искренняя любовь к М.М. Голлербаху.



Нам, авторам данной статьи, посчастливилось быть современниками М.М., общаться с ним, быть соавторами его работ. Мы также считаем себя частью голлербаховской научной школы. В опубликованных обзорах о жизни и деятельности М.М. Голлербаха Э.А. Штиной (1990), Э.А. Штиной и М.В. Гецен (1997) освещена его личность как человека и ученого. Мало что можно добавить к уже написанному. Однако нынешняя знаменательная дата – столетие со дня его рождения – не может пройти незамеченной в научной общественности. Мы считаем своим долгом, как дань памяти о М.М. Голлербахе и в назидание молодым поколениям альгологов, сказать несколько слов об этом замечательном человеке.

Родился М.М. Голлербах 2 июня 1907 г. в Царском Селе, недалеко от Санкт-Петербурга (Россия) в семье обрусевших немцев. Его отец Максимилиан Георгиевич Голлербах был доверенным директором Международного коммерческого банка, рано умер от воспаления легких, когда М.М. исполнилось 11 лет. Мать, Эльфрида Адольфовна, женщина большой внутренней культуры, добрая и мудрая, была центром большой семьи Голлербахов (было еще два старших брата и две сестры). Семья была очень дружная, между родителями царил любовь и взаимопонимание, что создавало атмосферу нравственного и духовного благополучия. Спокойное, счастливое детство, хотя порой голодное, умная, добрая мать сформировали прекрасные моральные и духовные черты характера М.М.

С юных лет М.М. увлекался биологией. Вместе с В.И. Полянским он посещал биологическую экскурсионную станцию в окрестностях Ленинграда, которой заведовал отец В.И. – И.И. Полянский. Там он познакомился с А.А. Еленкиным, профессором, заведующим в 20-е годы отделом спорных растений БИНа в Ленинграде, автором знаменитой 3-томной работы «Сине-зеленые водоросли». Еленкин сыграл огромную роль во всей жизни Голлербаха.

А.А. Еленкин сразу приметил любознательного мальчишку, полюбил его и чтобы привлечь его к биологии, зачислил 14-летнего мальчика препаратором за 20 руб. в месяц, которые тот отдавал полностью матери. Еленкин по воскресеньям у себя на квартире организовал семинар для юных Голлербаха и Полянского, где они прошли хороший курс альгологии. Дружба с Еленкиным имела огромное влияние на их общую культуру и эрудицию.

«В отношениях с А.А. Еленкиным было много теплоты и настоящей дружбы, но никакого панибратства. А.А. стоял на пьедестале» (из воспоминаний Ю.И. Полянского, 1990). «Серьезное отношение к объекту исследования. мудрое и терпеливое руководство А.А. Еленкина, совместные с ним наблюдения в природе, многочасовая работа за

микроскопом, первые навыки зарисовки объектов, сопоставление данных и оформление навыков – все это формировало юного исследователя» (из воспоминаний М.М. Голлербаха, 1974).

Голлербах считал Еленкина не только своим учителем, но и лучшим другом всей его жизни. Уже в школьные годы М.М. были опубликованы четыре статьи о синезеленых водорослях (две в соавторстве с Еленкиным). В это время определилось направление его будущей научной деятельности. Высшее образование М.М. получил в Ленинградском университете по специальности «физиология растений». В это же время он продолжал работу у Еленкина, изучая морфологию, систематику и биологию синезеленых водорослей и слизистых лишайников, опубликовал шесть статей и выступил с докладом на Всесоюзном съезде ботаников. В 1930-1933 гг. М.М. учился в аспирантуре под руководством А.И. Данилова. Его диссертационная работа «К вопросу о составе и распространении водорослей в почвах» была опубликована в 1936 г. Впоследствии проблемы почвенной альгологии стали одним из главных направлений научной деятельности Голлербаха. Его аспирантская работа положила начало развитию почвенной альгологии в СССР. Позже были опубликованы две основополагающие работы по почвенным водорослям (вместе с Э.А. Штиной): «Почвенные водоросли» (1969) и «Экология почвенных водорослей» (1976).

Научная деятельность М.М. Голлербаха в альгологии осуществлялась в основном в трех направлениях. Это – почвенные водоросли, систематика и таксономия прокариотов (синезеленые водоросли) и многих других групп эукариотических водорослей. Задуманная вместе с В.И. Полянским 14-томная серия «Определитель пресноводных водорослей СССР», а также ряд выпусков «Флоры водорослей СССР» сыграли огромную роль в развитии альгологии, стали ее научной основой.

М.М. Голлербах был автором многих определителей и ответственным редактором большинства определителей и флор по водорослям, написанных другими исследователями. Они стали настольными книгами многих поколений альгологов. Среди определителей, написанных М.М. Голлербахом, определитель харовых водорослей (1983) является одним из лучших определителей в мире по этой группе растений.

Большое значение для развития альгологии имеет и 3-й том «Жизни растений» (1977), посвященный водорослям и лишайникам, над которым Голлербах работал много лет, являлся его ответственным редактором и автором многих основополагающих разделов этого тома. Этот труд также стал настольной книгой для альгологов, гидробиологов, работников вузов, учителей.

М.М. Голлербах объединял в себе исключительное трудолюбие ученого, талант и наблюдательность первооткрывателя природы. Следует упомянуть о его большом интересе к водорослям, обитающим в экстремальных условиях. Так, он очень заинтересовался такырами Туркмении, принимая участие в экспедиции по комплексному исследованию водорослей и их роли в потенциальной возможности освоения такырных земель (1952-1953). В 1956-1957 гг. М.М. был первым ботаником, принимавшим участие в экспедиции в Антарктиду, где он собрал богатые коллекции водорослей и лишайников, сделал описание Антарктиды, отличающееся точностью и яркостью изложения.

«Я ... увидел новую необычайную природу. В природе открылось множество интересного, я работал в Антарктиде, буквально захлебываясь от радости безмятежного общения с природой» (из письма М.М. (1957) своему другу Э.А. Штиной). В «Жизни растений» именно М.М. написал разделы о водорослях, обитающих в экстремальных условиях.



Он продолжил составление «Библиографии советской литературы по водорослям», выступив там и как составителем, и как редактором. Большое значение для альгологов имеет и составленный под редакцией Голлербаха указатель «Водоросли» (1971, 1983), где перечислены все виды водорослей в трудах отечественных альгологов за 1737-1975 гг. М.М. Голлербах писал также научно-популярные книги и статьи, из них наиболее известная книга «Водоросли, их строение, жизнь и значения» (1951), которую знают все альгологи и по которой они начинали изучать удивительный мир микроскопических растений. Эта книга и по сей день не утратила своего значения.

Особого внимания заслуживает роль М.М. Голлербаха в поддержке идеи создания и формировании первого русскоязычного альгологического журнала в СССР – «Альгология». Во многом благодаря его участию, поддержке академика К.М. Сытника совместно с С.П. Вассером как главным редактором журнал «Альгология» успешно существует уже 17 лет и с 1999 г. переиздается в США как «International Journal on Algae» (Begell House, Inc.).

Более 65 лет жизнь и деятельность М.М. Голлербаха была связана с отделом низших растений БИН АН СССР. С 1947 по 1979 гг. он заведовал лабораторией альгологии, с 1963 по 1969 гг. был заведующим отдела низших растений, а с 1980 г. передал руководство лабораторией своим ученикам и работал профессором-консультантом.

Последним научным трудом М.М. Голлербаха стал определитель зедониевых водорослей СССР. Еще 12 апреля, будучи в больнице, он работал над ним и выражал надежду, что будет работать более продуктивно, когда выйдет из больницы, но в ночь на 19 апреля 1989 г. его не стало.

«Весь облик М.М. Голлербаха, начиная с его звучного имени, привлекал внимание людей с первого взгляда – неординарная внешность (высокая подтянутая фигура, выразительное подвижное лицо с высоким лбом), его аристократические манеры, интеллигентность, необыкновенная доброжелательность и простота в общении с самыми разными собеседниками, природа его обаяния – в сочетании блестящего ума, проникновенной мудрости и детской непосредственности. К образу М.М. удивительно подходит устаревшее ныне понятие – благородство» (из Штина, Гецен, 1997).

Именно таким мы его помним.

*Павлов В.Н.* Труды Карла Линнея – творения гения / Мат. конф. морфол. системат. раст., посвящ. 300-летию со дня рождеи. Карла Линнея (Москва, 16-19 мая 2007 г.). – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. – С. 27-29.

*Шлегель Г.Г.* История микробиологии. – М.: Едиториал УРСС, 2002. – 304 с.

*Штина Э.А., Гецен М.В.* Максимилиан Максимилианович Голлербах (К 90-летию со дня рождения). – Киров-Воркута, 1997. – 38 с.

*Штина Э.А.* Памяти М.М. Голлербаха (к годовщине со дня смерти) // Ботан. журн. – 1990. – 75, № 4. – С. 580-587.

*Mollenhauer D., Kováčik L.* Who was who in Cyanophyte research. I // Arch. Hydrobiol. / Suppl. (Algol. Stud. 50-53) – 1988. – 80 (1-4). – P. 19-33.

*Muller R.H.W., Zaunick R.* Friedrich Traugott Kützing 1807-1893. Aufzeichnungen und Erinnerungen / Lebensdarstellungen deutscher Naturforscher. – Leipzig: DANL, J.A. Barth Verlag, 1960. – N 8. – 300 S.

*Г.М. Паламарь-Мордовинцева, П.М. Царенко, Д.А. Капустин,  
Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН України*

*Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Концепция вида и современные задачи систематики водорослей // Альгология. – 2007. – 17, №4. – С. 421-449.*

## КОНЦЕПЦИЯ ВИДА И СОВРЕМЕННЫЕ ЗАДАЧИ СИСТЕМАТИКИ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Обсуждена концепция вида у водорослей. Дана краткая история развития понятия вида в альгологии. Рассматривается морфологическая, биологическая и филогенетическая концепции вида, значение экспериментальных и молекулярно-генетических исследований в познании вида у водорослей-эвкариотов хлорофитной линии эволюции. Определены основные задачи систематики водорослей в связи с применением новейших методов познания вида.

Ключевые слова вид, водоросли, систематика, морфология, филогения, эволюция, молекулярно-генетические исследования.

### Введение

В центре интересов каждого систематика стоит вид, который представляет собой не только основную таксономическую единицу, но и «один из важнейших уровней интеграции в органическом мире» (Майр, 1968, с. 24). Вопрос о том, что такое вид, с давних пор волнует биологов, особенно систематиков. В разное время ответ на этот вопрос был разным в зависимости от уровня общих представлений о природе организмов.

Технологическая революция в конце XX в., переход к новому этапу научно-технического прогресса революционизировали науку и производство во всех отраслях знаний. Использование электронных и трансмиссионных микроскопов, генетико-молекулярные исследования организмов, компьютерная техника, математические методы обработки данных привели к стремительному росту объема информации, дали новые знания о природе организмов и значительно прояснили концепцию вида.

Водоросли (Algae) представляют собой искусственную группу низших автотрофных растений. Они объединяют несколько самостоятельных по своему происхождению групп организмов, обладающих огромным морфологическим, цитологическим, молекулярным и репродуктивным разнообразием. В настоящее время (John. Maggs, 1997) установлено семь эволюционных линий эвкариотных водорослей: 1) хлорофиты, 2) хромофиты, 3) родофиты, 4) динофиты, 5) эвгленофиты, 6) криптофиты и 7) глаукофиты. Синезеленые водоросли, которые также называются цианобактериями (Cyanobacteria), представляют прокариотную линию эволюции (Castenholz, 1992). В связи с таким разнообразием вполне очевидно, что решение проблемы вида у водорослей вызывает большие затруднения.

Цель данной работы – подвести итоги современного понимания вида у водорослей-эвкариотов и наметить дальнейшие шаги в работе систематиков водорослей в связи с применением новейших методов познания вида.

## 1. Основные этапы становления концепции вида как реального явления природы

Прежде чем перейти к анализу развития идеи вида у водорослей как реального явления природы, рассмотрим основные исторические этапы становления этой идеи в биологии.

Термин «вид» перешел в биологию из логики. Вид в логическом смысле - выражение сходства или одинаковой сущности у группы единичных предметов. В логике Аристотеля (324-322 до н.э.) видом называется известное множество в том случае, если его удается подчинить, как часть, множеству более высокого ранга - роду (Аристотель, 1934).

Само понятие вида и рода не ново. Например, швейцарский ботаник Каспар Баугин (1560-1624), описавший более 6000 видов растений, применял эти термины. Большой его заслугой были короткие, точные и одновременно полные диагнозы видов, которые он объединил в роды, что очень облегчало определение растений. Каждый вид Баугин описал под двойным названием: первое - родовое, а второе - видовое. Этим он положил начало бинарной номенклатуры, впоследствии использованной К. Линнеем.

До конца XVII в. слово «вид» (*species*) употреблялось в неопределенном смысле, не имея научного обозначения, а явление вида лишь смутно угадывалось.

Основателем учения о виде был английский ботаник Джон Рей (1627-1705), который понимал вид как совокупность особей, подобных друг другу в той мере, как дети походят на родителей. Как особое явление природы вид стал объектом научного познания после публикации выдающегося труда Дж. Рея «История растений» (Ray, 1686-1704) В этой работе было предложено именовать видом наиболее мелкие совокупности организмов, сходных между собой (тождественных морфологически), совместно размножающихся и дающих потомство, сохраняющее это сходство. Постоянство морфологических признаков в поколениях - основная мысль в трактовке вида Реем. Такое понимание вида удерживалось в биологии более ста лет (Завадский, 1968).

В этом же смысле понимал вид и Карл Линней (1707-1778). Он эмпирически выяснил, что вид - это явление природы, которое универсально для органического мира. Согласно Линнею, вид, как явление природы, - это множество родственных, сходных по строению организмов, при размножении непрерывно воспроизводящих себе подобных. Линней также пытался решить вопрос о сущности вида. Сущность вида Линней искал в устойчивости формы, которая истолковывалась им как полная ее неизменность. В своей книге «Философия ботаники» (1805) Линней указывал: «Видов столько, сколько различных форм сделано в самом начале». Именно он установил, что вид есть основная форма существования живой природы, реальная и элементарная ее единица. Линнеевское

принятие категории вида за основу системы получило всеобщее признание и распространение среди биологов мира.

В этом году исполняется 300 лет со дня рождения Карла Линнея, родившегося 23 мая 1707 г. в местности Росхульт в южной Швеции. Вся мировая общественность торжественно отмечает эту дату, посвящая ей доклады, конференции, публикации и пр. Как отмечает В.И. Павлов (2007, с. 28): «Время безоговорочно определило выдающуюся роль Линнея в развитии мировой ботаники, признав его творцом основополагающих ее частей: морфологии, систематики и номенклатуры». С.С. Станков (1957) писал: «В истории естествознания есть «эпоха Линнея, но нет эпохи Рэя, ни эпохи Ривиниуса-Баугина, ни эпохи Турнефора, ни даже эпохи Жюсье».

Во второй половине XVIII в. систематика заняла господствующее положение в биологии. Новая постановка проблемы вида в трудах Линнея выдвинула перед систематиками задачу описания всех видов, существующих на Земле (которая не исчерпана и в настоящее время). Виды описывались на основании морфологических признаков, которые представлялись стабильными и неизменными во времени и пространстве. Это утверждало идею постоянства реального вида.

К концу XVIII в. и началу XIX в. к характеристике вида прибавились еще две новые черты: устойчивость и дискретность. Устойчивость вида доказывалась прямыми наблюдениями. Было установлено, что вид сохраняет свои морфологические особенности как при смене поколений, т.е. во времени, так и при изменении условий среды, т.е. в пространстве. Факт устойчивости вида был чрезвычайно важен для доказательства его реальности. Действительно, если бы виды не обладали устойчивостью, то нельзя было бы констатировать само явление вида как качественную определенность (Завадский, 1968).

Основная трудность проблемы заключалась в характеристике той степени устойчивости формы, которая в действительности присуща видам, и в установлении причин, делающих вид устойчивым. Поэтому вполне естественно, что вопрос о соотношении между устойчивостью и изменчивостью вида стал центральной проблемой биологии.

Большая пластичность организмов, их изменяемость под действием окружающей среды, скрещивания или культуры легко доказывалась такими же прямыми наблюдениями. Создалось противоречие, которое биологи того времени пытались разрешить, допустив существование некой абсолютно постоянной формы как неизменной сущности вида. В пределах границ этой формы изменения организмов признавались возможными. Такие изменения считали обратимыми, флуктуирующими вокруг какого-то неизменного среднего значения. Так понималась в то время внутривидовая изменчивость,

выражавшаяся в наличии разновидностей (*varietes*). Такой позиции придерживался Линней: он рассматривал разновидность как таксономическую категорию растения, измененного случайной причиной (климат, почва, тепло, ветер и пр.)

Другой существенной чертой вида, сформулированной в XIX в., была дискретность. Вид оказался образованием, представляющим собой как бы биологическую отдельность. Эта отграниченность вида от других близких ему видов констатировалась при обнаружении «разрывов сплошности» морфологических признаков (хиатусов). Этот факт приводит к выводу, что вид обладает более или менее четкими естественными границами и реально существует в природе. Факт дискретности вида имел решающее значение в практической работе систематиков. Он дал возможность обосновать основной критерий вида – морфологический. К концу XIX в. дискретность видов стала универсальным критерием для их разграничения. Все изложенное выше послужило обоснованием морфологической концепции вида.

С выходом в свет знаменитой работы Ч. Дарвина «Происхождение видов путем естественного отбора» биологи обратились к рассмотрению общих законов эволюционной динамики форм, к процессам, снимающим их стабильное состояние. На базе эволюционного учения сложилась новая общебиологическая теория вида, проблема вида вышла за пределы интересов систематики. Во второй половине XX в. систематика перестала быть «владычицей наук» и сделалась лишь одной из отраслей, необходимых для изучения вида (Завадский, 1968).

Ключевой идеей естествознания во второй половине XX в. и в настоящее время становится эволюционизм. Эволюционная идея формирует мировоззрение большинства биологов, обязывая вводить исторический фактор в число многообразия биоты.

Общая потребность в исторических объяснениях была подкреплена методологией кладизма, сделавшего филогенетические реконструкции легко алгоритмируемыми. Это позволило включить в арсенал филогенетики количественные методы: одни из них были заимствованы из статистики, другие – разработаны самими кладистами. Могучие персональные компьютеры существенно облегчили применение этих методов и сделали значительную часть работы по реконструкции филогенезов вполне «рутинной» (Павлинов, 2005).

Вид рассматривается как одна из основных и первичных форм организации живого, как поле деятельности естественного отбора. Начиная со второй половины XX в. в филогенетике возобладали подходы, относящиеся к кладогенетическому направлению, уделяющему основное внимание монофилии. В основу кладистического определения

монофилии положена дарвиновская трактовка эволюции как совокупности событий, происходящих на видовом уровне.

Дискуссии вокруг понятия вида в биологии к концу XX в. привели в основном к семи концепциям вида. Согласно Т. Стьюсси (Stuessy, 1990), в настоящее время сформулированы семь основных концепций вида: 1) морфологическая, 2) биологическая, 3) генетическая, 4) палеонтологическая, 5) эволюционная, 6) филогенетическая и 7) биосистематическая. Все они, по-видимому, могут быть применены и к водорослям, хотя морфологическая концепция до сих пор является одной из наиболее часто применяемой систематиками водорослей в практической работе.

В данной статье мы акцентируем внимание на трех концепциях вида, применяемых в той или иной мере у названных водорослей, а именно: морфологической, биологической и филогенетической.

## **2. Морфологическая концепция вида**

### **2. 1. Краткий исторический обзор**

Вторая половина XVIII в. Длительное время (почти до середины XIX в.) водоросли (Algae) оставались вне внимания ботаников в связи с поздним применением микроскопа в ботанических исследованиях, хотя макроводоросли уже были известны ботаникам. Например, Дж. Рей в своей «Истории растений» (Ray, 1686-1704) выделял большую группу «несовершенных» растений, куда относил водоросли, грибы, мхи и папоротники. Линней в 1753 г. описал 24 рода, отнесенных им к водорослям, из которых в современном понимании этого термина можно говорить только о четырех родах: *Conferva*, *Ulva*, *Fucus*, *Chara*.

Открытие микроскопа А. ван Левенгуком (1632-1723) позволило исследовать удивительный мир микроскопических растений - микроводорослей. Огромное значение для исследования водорослей имело техническое воспроизведение их с помощью рисовальных аппаратов, улучшение микроскопов. Темпы инвентаризации видов водорослей сильно возрастали. Уже к 1762 г. было описано большое количество микроскопических водорослей (Hudson, 1762), на которые ссылаются и современные ботаники. В. Хадсон был первым ботаником, который использовал линнеевскую концепцию вида при описании водорослей.

XIX в. – первая половина XX в. В период 1800-1875 гг., который называют «золотым веком» таксономии (Prescott, 1951), описано большинство родов и видов водорослей, признанных и сегодня. Эти успехи в значительной степени связаны с усовершенствованием оптических приборов, что облегчало критическое исследование

таксономически важных признаков как микроскопических, так и макроскопических водорослей (в 1827 г. Дж. Б. Амичи впервые применил в микроскопе иммерсионный объектив; английский оптик Г. Сорби в 1850 г. создал первый микроскоп для наблюдения объектов в поляризованном свете).

Ко времени интенсивного изучения водорослей вид приобрел значение основной категории в работах по систематизации многообразия форм и стал главной классификационной единицей систематики.

Морфологическая концепция вида продолжительное время доминировала в систематике водорослей. Большинство видов водорослей определяются (узнаются) благодаря прерывистости морфологических признаков (хиатусе). Этот способ определения в течение XIX в. стал универсальным для разграничения видов водорослей. Он часто используется и теперь, несмотря на большие достижения в познании вида и принятия других его концепций.

Развитие идеи морфологического вида можно рассмотреть на примере десмидиевых водорослей – одной из наиболее крупных групп хлорофитной линии эволюции. С точки зрения проблемы вида эти водоросли представляют особый интерес. Хотя для многих видов десмидиевых известен половой процесс, большинство из них в природе размножается вегетативно. В связи с этим процесс эволюции десмидиевых происходит весьма своеобразно, что должно найти отражение в специфике внутривидовой дифференциации вида, а также в соотношении видовых критериев (Паламарь-Мордвинцева, 1979, 1982, с. 162-172).

Первый род десмидиевых *Echinella* (ныне *Closterium*) описан в 1810 г. (Acharius, 1810, цит по: Teiling, 1956). В 1839 г. общее число известных десмидиевых в мире составляло 90 видов, к 1861 г. оно увеличилось до 300, в 1889 г. – до 1200, в 1901 г. – до 2000 видов, а в настоящее время описано около 4000 видов.

Описание видов десмидиевых строилось на той теоретической основе, которая выражала концепцию вида, преобладающую во второй половине XIX в. Исследования десмидиевых водорослей развернулись в период преобладания линнеевской концепции морфологического вида, или как ее еще называют – классической типологической концепцией вида, когда морфологический политипический стандарт вида стал общеупотребительным. Вид рассматривался как многообразие форм, объединенных по одному или нескольким признакам.

Начало широкому пониманию вида у десмидиевых положил Джон Ральфе (Raifs, 1848) в своем выдающемся труде, посвященном британским десмидиевым. Классическим примером является установленный им вид *Staurastrum dejectum*, который уже в XX в. был

разделен на четыре вида. В своей номенклатуре Дж. Ральфе не употреблял термин «разновидность». Он рассматривал внутривидовые отличия как результат случайных, не заслуживающих внимания изменений. Каждое отклонение Ральфе обозначал буквами греческого алфавита (а, х, у) или употреблял только для отличающихся особей. В большинстве случаев он не давал им названия, но для некоторых употреблял эпитеты (например, *Staurastrum asperum* var. *proboscideum* Ralfs, 1848, с. 139).

Взгляды Дж. Ральфа на вид и разновидность отображают тот этап в учении о виде, который был характерен для второй половины XVIII в. и первой половины XIX в. Особенность этого периода, как указывает К.М. Завадский (1968), заключалась в накоплении аргументов в пользу неизменности видовых признаков, в обосновании и утверждении идеи постоянства и реальности вида.

Широкое понимание вида у десмидиевых было принято после Ральфа большинством исследователей. Таксономические новинки причислялись как разновидности к уже описанным видам десмидиевых, в результате чего они перерастали в гигантские виды (например, *Staurastrum gracile*, *Cosmarium botrytis*, *Xanthidium antilopaeum*, *Arthrodesmus incus* и многие другие) (West et al., 1904-1923). В конце XIX в. исследователи десмидиевых описывали в качестве видов и разновидностей любые отклоняющиеся формы, не анализируя их: постоянные они или непостоянные. Это, например, работы Р. Гутвинского (1884, 1892, 1893 а, b, 1895 а, b, 1896), который рядом с «хорошими» видами описал ряд сомнительных видов, разновидностей и форм.

Многообразие форм десмидиевых было переоценено в работах Вестов (West et al., 1904-1923). Они стали сторонниками сборных видов. Так, например, описанные Турнером (Turner, 1892) *Euastrum anglicanum*, *E. cambrense*, *E. snow-doniense* были отнесены Вестами в качестве разновидностей к *Euastrum dubium* W. West et G.S. West (West et al., 1904-1923, p. 44, 45). При этом они придерживались морфологического политипического стандарта вида, применяя многоэтажную систему латинских слов для обозначения конкретной формы (например, *Xanthidium subhastiferum* var. *murrayi* f. *triquetra*, *Xanthidium antilopaeum* var. *laeve* f. *irregularis* и т.д.)

Учитывая неоспоримый факт изменчивости видов, одни систематики десмидиевых видели свою задачу в том, чтобы описывать и называть каждую морфологически различимую форму. При этом понятия вида, разновидности и формы были весьма туманны и противоречивы. Однако некоторые исследователи интуитивно понимали всю несостоятельность подобного описания таксонов. Они стали сторонниками другой крайности: включения в один вид многих морфологически сходных, а в действительности неродственных таксонов. Причиной этого было установление параллельной изменчивости



и находки так называемых смешанных форм у сильно изменчивых видов десмидиевых. Предполагалось, что многие схожие уклонения являются просто различными стадиями развития видов. Подобные идеи были высказаны Г. Клебсом (Klebs, 1879), а затем развиты Ф. Дюселье (Ducellier, 1915) и Г.Л. Плейфером (Playfair, 1910, 1912). Пытаясь выстроить имеющееся разнообразие некоторых десмидиевых в строгую систему, они построили полиморфные ряды форм, составляющие, по их мнению, один вид, а в действительности - несколько видов. Эти идеи отверг М. Лефевр (Lefevre, 1939). Тем не менее, сторонники подобных идей были гораздо ближе к истине, чем те, которые старались описывать любое уклонение в качестве самостоятельного таксона.

Значительные таксономические трудности встречаются сегодня, когда определяются виды водорослей по описаниям, сделанным в XIX в. У ранних систематиков часто отсутствуют данные, обеспечивающие полный диагноз вида, а также не учтена изменчивость вида, что затрудняет составление диагностических ключей того или иного таксона. Неполнота диагнозов часто была вызвана тем, что в материале, собранном в природе, отсутствовали жизненно важные стадии индивидуального развития (онтогенез) или черты полового размножения и репродукции. Тем не менее, ключевые признаки для идентификации макроводорослей хорошо определялись некоторыми талантливыми систематиками того времени. Например, Линнеем были описаны 3 вида из рода *Chara*: *Ch. tomentosa* L., *Ch. hispida* L., *Ch. flexilis* L. (ныне *Nitella flexilis*), которые признаются до настоящего времени. Другим примером могут служить бурые водоросли (*Phaeophyta*), многие виды которых были описаны в конце XVIII и начале XIX вв. (например, *Fucus vesiculosus* L. 1753, *F. virsoides* C. Agardh 1842, *Laminaria saccharina* (L.) Lamour 1813, *L. digitata* (L.) Lamour. 1813 и др.) благодаря отчетливому описанию важных признаков систематиками XVIII в. и подтверждению этих описаний в наше время.

Вторая половина XX в. и начало XXI в. Значительный прогресс в развитии точных объективных методов для интерпретации морфологических данных и усиления морфологической концепции вида у водорослей произошел во второй половине и в конце XX в.

Новая волна интереса к систематике водорослей последовала после внедрения трансмиссионного микроскопа (ТЭМ) (1950 г.), усовершенствования светового микроскопа и изготовления оборудования для клеточной биологии. Внедрение в середине XX в. (1960 г.) сканирующего электронного микроскопа (СЭМ) имело особо важное значение для систематического изучения водорослей с выдающимися внешними признаками. Эти мощные и многосторонние исследовательские приборы привели к

открытию нового комплекса морфологических признаков и к реинтерпретации описанных ранее.

Способность к росту клонов водорослей (аксенических или неаксенических) в строгих лабораторных условиях позволила получить существенные данные о видах водорослей и обеспечить получение новых сведений об их морфологии, цитологии, репродукции, истории развития и онтогенезе. Лабораторное культивирование водорослей, начавшееся в конце XIX в., было продолжено в 1920 и 1930 гг., когда было учреждено понятие «тип культуры». В течение сороковых годов (1940) исследования, основанные на культурах водорослей, прочно вошли в практику систематиков водорослей, особенно после работ Прингсгейма. Они продолжались в следующие десятилетия, когда были показаны преимущества новых способов культивирования, разработаны питательные среды (Pringsheim, 1967; Bold, 1974). В настоящее время виды водорослей описываются и определяются после детальных исследований в культуре. В конечном итоге результаты изучения водорослей в культуре в комплексе с другими способами познания вида привели к развитию надежных концепций вида и построению таксономических систем.

Описание видов водорослей в настоящее время считается идеальным, если оно основывается на изучении нескольких клонов, так как единственный найденный в природе клон не обладает всем диапазоном разнообразия признаков (Lewin, 1975). Учреждение международной (формальной) коллекции культур (Culture Collection) имеет огромное значение для изучения видов водорослей, особенно в том случае, когда культура вмещает тип вида. Сохранение типовых культур описанных видов микроводорослей имеет такое же значение, как сохранение в гербариях макроводорослей.

Для относительно «простых» водорослей с ограниченным набором морфологических признаков, применяемых в диагнозах видов, возрастают значения других признаков, например, связанных с нуклеиновыми кислотами, метаболизмом, особенностями воспроизведения. Вид должен изучаться с позиций молекулярной биологии, генетики, биохимии, экологии и др. Эти исследования направлены на решение проблем, оставшихся после усиленного применения альфа-таксономии (названия и описания таксонов).

К сожалению, только небольшое число таксонов водорослей было изучено с использованием полного набора молекулярных, генетических, цитологических и культуральных технологий. О значении молекулярных исследований водорослей будет подробнее сказано в отдельной главе.

## **2. Основные методы познания морфологического вида**

### **2.1. Метод типа у водорослей**

В конце XIX в. и в начале XX в. в альгологии господствовало чисто морфологическое понятие о виде как модели или типе. Так как признавался факт изменчивости видов, то возникали споры о том, какое из многочисленных морфологических состояний организма должно быть избранно как тип данного вида. Чешский альголог В. Чурда (Churda, 1935) считал, что тип вида следует описывать по определенному жизненному состоянию организма, а изменчивость организма, которая наблюдается при этом, входит в характеристику типа вида. Если же изменчивость организма выходит за рамки типа, то она не должна учитываться альгологами, т.е. описывать и сравнивать организмы следует по вполне определенному, строго ограниченному жизненному состоянию, оставляя без внимания другие состояния и даже опуская их. Такое понимание вида, по мнению К.М. Завадского (1968), является абстракцией, а при перенесении его на живую природу может перейти в отрицание самого вида. Воззрения В. Чурды были отражением общего упадка систематики, начавшегося еще с конца XIX в. Этот упадок выразился в отставании методов работы систематиков от поставленных в то время эволюционных проблем вида. М.М. Голлербах (1941), В.И. Полянский (1956, 1958) подвергли острой критике эти воззрения В.Чурды.

Тем не менее, этот классический таксономический метод, который включает сравнение материала с типом вида («метод типа» Silva, 1952), по мнению некоторых альгологов, является фундаментально важным при изучении макроводорослей и некоторых микроводорослей, например диатомовых (Williams, 1993). Поскольку систематика диатомовых основывается на особенностях кремниевых оболочек клеток, которые сохраняют таксономически важные признаки вида, метод типа широко используется при изучении вида у этих водорослей. Этот метод становится более надежным и обоснованным, если варибельность таксономически важных признаков была досконально (полно) изучена. Примером может служить исследование пресноводных представителей красных водорослей из родов *Batrachospermum* и *Audouinella* (Necchi and Zucchi, 1995, Vis et al., 1995). Авторы оценивали количественные и качественные данные всех потенциально важных морфологических признаков у 45 бразильских популяций *Audouinella*, включая все типы особей. Хотя величина многих морфологических признаков перекрывалась, многовариантный анализ четко сгруппировал исследованные популяции в 5 кластеров, четыре из которых включали тип вида. В результате применения метода типа было отчетливо разграничено 5 видов род *Audouinella*.

Однако большинство видов микроводорослей после сбора материала в полевых условиях и его консервации теряют многие важные таксономические признаки, а в собранных «живых» пробах часто недостает некоторых особенностей, необходимых для

точного определения вида (например, виды *Spirogyra* (*Zygnemataceae*) могут быть определены только при наличии репродуктивных органов, для других водорослей нужно знать стадии жизненного цикла). Поэтому у многих видов водорослей для идентификации вида важно проследить жизненный цикл в условиях культуры, соблюдая при этом непреременные манипуляции культивирования организмов.

Обычно альгологи упоминают о «типе культуры», ссылаясь на литературу. Имеются в виду только живые элементы культуры. Согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры (МКБН, статья 9, 1980. с. 19), живые культуры должны быть изготовлены из материала голотипа названия нового описанного таксона грибов или водорослей и внесены в известную (уважаемую) коллекцию культур. Содержание в культуре элементов типа является важным доказательством при сравнении с оригинальным описанием а также для исследования признаков и признания их таксономического значения. Имеется много проблем, связанных с использованием клональных культур при характеристике видов, особенно в том случае, если видоспецифичные морфологические признаки описаны только на основании единственного изолированного в природе клона или экземпляра вида.

Морфологическая концепция вида как типа или модели и противопоставление ему разновидности как случайного, нетипичного отклонения поддерживалась исследователями еще в первой половине XX в. Несмотря на развитие эволюционной концепции вида, образовался разрыв между концепцией вида в теории и на практике. Возникла необходимость в разработке новых методов познания вида.

## 2.2. Морфолого-географический метод познания вида

В конце XIX в. и в начале первой четверти XX в. произошел ряд крупных изменений в методах познания вида. Новый этап познания характеризовался ломкой морфологической концепции вида в систематике, поворотом к изучению его внутренней структуры, применением новых подходов к изучению вида. Вопрос о структуре вида у водорослей наименее разработанный в альгологии. Специальных работ, посвященных этой теме, очень мало. До сих пор нет единого мнения относительно основных подразделений вида, их терминологии и номенклатуры (Паламарь-Мордвинцева, 1985).

Победа общебиологической эволюционной концепции вида, согласно которой он рассматривается как сложное многогранное явление, переход от морфологического до морфолого-географического, генетического и др. методам познания вида привели к открытию его сложной внутренней структуры. Одной из наиболее важных структурных

единиц вида и, одновременно, важным систематическим подразделением является подвид или географическая раса.

В начале XX в. морфологический метод в систематике уступил место новому морфолого-географическому методу. В это время в систематике высших растений В.Л. Комаровым и другими исследователями было выдвинуто учение о новой элементарной единице классификации - географической расе. Географическая определенность стала использоваться в качестве основного критерия для практического определения вида. Согласно В.Л. Комарову, «вид – это морфологическая система, помноженная на географическую определенность» (Комаров, 1927, с. 109). В своей обобщающей работе «Учение о виде у растений» В.Л. Комаров (1940) дал полное развернутое определение вида у растений. Сходные взгляды на вид высказывал в свое время А.К. Скворцов (с. 16, 1967): «В настоящее время мы представляем себе вид не только как определенный тип структуры и функции, но и как феномен эколого-географический, т.е. как некоторое целостное природное образование, занимающее в природе определенное только ему одному свойственное место».

Последователи широкого понимания вида (политипичный стандарт вида) указывали, что важнейшей структурной единицей вида является подвид. Согласно взглядам К.М. Завадского (1968), подвид – это одно из морфологических подразделений вида и одновременно сформированная географическая или экологическая раса, приспособленная к сходным климатическим, почвенным или биоценотическим условиям. Все ли виды в природе имеют подвиды? По Э. Майру (1968, 1971), большинство видов животных имеют географические расы. Данные систематиков высших растений свидетельствуют о том, что около 75 % видов имеют географические подвиды. К.М. Завадский (1968) считает, что подвидов нет только у древних реликтов, а также у молодых узкоспециализированных эндемичных видов.

Морфолого-географический метод получил широкое распространение не только в ботанике, но и в зоологии, однако применение его в познании видов водорослей было весьма ограниченным. Это было связано с тем, что в альгологии господствовало мнение о космополитизме большинства видов водорослей и со слабой изученностью их географического распространения.

Все же некоторые исследователи водорослей сделали попытку заменить морфологические виды старой систематики географическими расами, не имея при этом четкой аргументации этим действиям. Это привело к неудачному «дробительству» видов и усложнению классификации водорослей.

Первым, кто применил морфолого-географический метод в систематике водорослей, был известный альголог Н.Н. Воронихин (1924, 1926). Пытаясь подчеркнуть наличие и значение константных форм у водорослей, он описал ряд слабо отличающихся мелких видов, особенно для рода *Closlerium* (*Desmidiaceae*), например *Closlerium submoniliferum* Woronich., *C. submalinvernianum* Woronich. и др. Несколько позднее Н.Н. Воронихин (1946) пришел к выводу, что описанные им виды следует рассматривать как внутривидовые группы, которые он назвал «вариантами вида» или «элементарными расами».

Географическая изменчивость у водорослей наблюдалась многими альгологами (Паламарь-Мордвинцева 1982). Было отмечено существование значительных отличий у видов водорослей из разных географических районов. Обращалось внимание, что виды с широким географическим распространением редко представляются вполне идентичными формами в различных частях мира, они могут различаться в деталях из разных местообитаний. Многочисленные примеры географической изменчивости у водорослей подтверждали ее существование, но не давали ответа на вопрос о том, каковы закономерности, характер и степень этой изменчивости. Ответ на этот вопрос могли дать целенаправленные исследования локальных популяций отдельных широко распространенных видов в определенных географических районах.

Начиная с 70-х годов прошлого столетия было предпринято широкое исследование географической изменчивости видов десмидиевых на обширном природном материале, включая элементы культуры, на популяционном уровне с применением статистических методов анализа данных. Осуществление этих исследований должно было внести ясность в представления о способах и характере интеграции популяций, а также организации вида у этих растений (Паламарь-Мордвинцева, 1970, 1973а б, 1975, 1980, 1982; Паламарь-Мордвинцева Бурлакина, 1973). Результатом синтеза полученных данных явилась работа «Вид у десмидиевых водорослей» (Паламарь-Мордвинцева 1979, 1982). Автор пришла к заключению, что в зависимости от разных причин вид десмидиевых, как явление природы, проявляется весьма многообразно. Виды десмидиевых водорослей неравноценны, потому что стоят на разных ступенях организации вида или же, находясь на одной ступени, имеют принципиальные конструктивные особенности. Виды десмидиевых можно разделить на 3 типа: 1) клональные виды, состоящие из а) одноклональных, б) многоклональных и в) полиплоидных популяций (диплоидные, тетраплоидные и др.), 2) менделевские виды, включающие формы с половым процессом, 3) смешанные виды, возникшие при половом процессе, а затем размножающиеся

вегетативно. Следовательно, в систематике десмидиевых следует применять морфолого-географический политипический стандарт вида.

Сходные результаты были получены при изучении вида у хлорококковых водорослей (Tsarenko, Hegewald, 1994; Царенко, 1996). Важным звеном в понимании вида у хлорококковых водорослей представляется его структура. Анализ многочисленных литературных данных, а также авторских исследований природных популяций отдельных видов и их клонов в культуре продемонстрировали широкую модификационную изменчивость основных систематических признаков у этих водорослей. Сравнение варибельности признаков у ряда таксонов показало сложный состав вида хлорококковых. Использование морфолого-географического познания вида у названных водорослей показало зависимость проявления особенностей признаков от географического фактора, а также внутривидовую дифференциацию, например у *Scenedesmus intermedius* Chodat (Tsarenko, Hegewald, 1994, 1999). Авторы пришли к заключению, что применение морфолого-географического политипического стандарта вида для хлорококковых водорослей является вполне обоснованным.

Новое в географический метод познания видов внес Дж. Гекели (Huxley, 1938 a, b), предложивший метод клинов, который позволяет количественно исследовать географические изменения определенного признака. Как показали работы Дж. Гекели, Д. Грегора (Gregor, 1939, 1940) и П. Терентьева (1957, 1966), метод клинов позволяет улавливать географические изменения любых признаков. Изучение клинальной изменчивости подтверждает действительное существование подвидов в природе. Большое значение географической изменчивости в популяциях высших растений придавала Е.И. Синская (1963, 1964)

Применение морфолого-географического метода исследования и метода клинов Д. Гекели для десмидиевых водорослей позволило подтвердить реальное существование подвидов у них. Структурное разнообразие видов десмидиевых водорослей, например у рода *Closterium*, подтверждено молекулярно-генетическими исследованиями. Так, например, японские исследователи (Ichimura, Kasai, 1990) установили присутствие множества спаривающихся групп или биологических видов внутри одного таксономического вида *Closterium ehrenbergii* Menegh. ex Ralfs.

Географические расы были описаны у десмидиевых водорослей, например у *Micrasterias mahabuleshwariensis* Hobs. (Teiling, 1956), *Cosmarium laeve* Rabenh. (Ruzicka, 1966), *S. hornavanense* Gutw. (Паламарь-Мордвинцева, 1987).

Всегда ли нужно описывать подвиды и придавать им таксономический ранг? Мы поддерживаем мнение Э. Майра (1968), который считал, что не всегда определенный в

природе подвид следует описывать как новый таксон. В некоторых случаях подвиды, обнаруженные на основании разрывов сплошности количественных признаков, например у исследованных видов *Closterium* (Паламарь-Мордвинцева, 1985, 1982), будет непросто идентифицировать без специального статистического исследования. В тех же случаях, когда кроме дискретных размерных признаков популяции характеризуются еще и хорошо заметными качественными признаками, установление систематического ранга таких подвидов будет вполне оправданным и даже обязательным.

### 2. 3. Генетические и другие методы познания вида

Морфолого-географический метод не мог показать, чем обусловлена целостность вида, несмотря на наличие внутривидовых отличий, почему виды отграничены один от другого? Ответ на этот вопрос дал следующий этап исследований в начале XX в., когда широко развернулись работы по изучению внутренней структуры вида, прежде всего генетическими методами. Важный вклад в понимание генетической структуры вида был сделан учеными школы Н.И. Вавилова. Особенностью работ Вавилова и его сотрудников было сочетание генетических исследований материала в питомниках с «географическими посевами» образцов на многочисленных станциях и наблюдениями в природе.

В работах Н.И. Вавилова (1931) дается такая трактовка вида: вид – это обособленная, сложная подвижная система, связанная в своем генезисе с определенной средой и ареалом.

Исследование вида генетическими методами привело к открытию сложной внутренней структуры вида, в результате чего возникли разногласия в истолковании самого факта разложения вида на составные части. С одной стороны, возникло представление о виде как чрезвычайно сложной системе мелких форм, с другой – как об однородной по своему составу элементарной единице или как о группе рас. Таким образом, появились две противоположные концепции вида. В результате старые понятия вошли в конфликт с новыми фактами и это породило кризис всего учения о виде (Завадский, 1968). Кризис продолжался примерно всю первую четверть XX в. В это время сформулировалось и приобрело большую силу особое направление в понимании вида – неожорданизм, согласно которому «истинными» видами признавались мелкие, далее не расщепляющиеся, наследственно устойчивые формы, различающиеся хотя бы по одному признаку. Такие виды назывались жорданонами, или мелкими видами, или *microspecies*. Они противопоставлялись так называемым линнеонам, которые рассматривались как совокупность разнородных форм.



Сторонником крайне узкого понятия вида у водорослей выступил Н.Н. Воронихин. Исследуя десмидиевые водоросли (*Desmidiaceae*) Кавказа, он пришел к убеждению, что наблюдаемое у них явление полиморфизма обусловлено постоянными наследственными уклонениями (Воронихин, 1926). Он установил в Кавказских пробах 5 новых видов рода *Closterium* и описал еще 15 новых форм, под которыми подразумевал неустойчивые уклонения. Если характер уклонений не был известен, он обозначал его термином разновидность, предполагая, что большинство описанных им разновидностей также имеют значение мелких видов. Для рода *Cosmarium* автор установил 9 таких разновидностей, для *Staurastrum* – 3 и для рода *Oocardium* – 1.

Несколько позднее Н.Н. Воронихин (1946 а, б) пришел к выводу, что описанные им виды следует рассматривать как внутривидовые группы, которые он назвал вариантами вида. Однако еще в 1926 г. он рассматривал уже известные виды десмидиевых как сборные понятия. Так, для *Closterium spetsbergense* Borge, *C. lanceolatum* Kütz. и *C. moniliferum* (Boyu) Ehr. он установил три комплекса мелких константных форм, группировавшихся вокруг каждого вида. Воронихин отождествлял эти формы с мелкими константными, генетически родственными формами, которые были приняты для других водорослей (напр., Chodat. 1914). Эти группы форм образовывали трансгрессивные ряды, соединявшие один классический вид с другим. По мнению Воронихина, каждая из этих форм представляет собой элементарную расу, под которой он подразумевал наименьшую таксономическую единицу, различимую с помощью морфологического метода. Элементарные расы он отождествлял с жорданомом.

Таким образом, Н.Н. Воронихин являлся сторонником применения к десмидиевым водорослям монотипического стандарта мелкого вида. Монотипическая концепция вида имела известный успех и у исследователей других групп водорослей. Так, В.И. Полянский (1936) пришел к выводу, что многие виды синезеленых водорослей представляют собой мелкие виды, или *microspecies*. Последний термин был принят им вместо термина элементарная раса.

Применяя методику чистых культур, некоторым альгологам удалось разделить отдельные политипические виды на множество клонов, отличающихся константными признаками. Р. Шода (Chodat. 1913) установил в культурах зеленых водорослей наличие множества мелких видов, группирующихся вокруг определенного типа. По его мнению, количество таких мелких видов в природе безгранично. Тенденция к дроблению видов у водорослей зашла так далеко, что некоторые альгологи (Chodat, 1909, 1914; Czurda, 1932) стали считать видом каждый морфологически различимый клон.

Выделение наследственных форм внутри вида было прогрессивным моментом в познании вида у водорослей, однако в целом эти воззрения на вид, как указывает К.М. Завадский (1968), были глубоко ошибочными. Они вводили систематиков от понимания вида как реальной системы.

### 3. Значение экспериментальных исследований вида

По мнению некоторых фикоологов (John, Maggs, 1997), вклад экспериментальных исследований водорослей как в лабораторных условиях, так и в природе не должен быть слишком высоко оценен. Такие исследования, по их мнению, обычно демонстрируют экстраординарную (чрезвычайную) пластичность многих видов водорослей в связи со степенью влияния окружающей среды и генетических факторов на их изменчивость. Обычно экспериментальные исследования должны объяснять, каким образом фенотипическая изменчивость учитывалась для многих ранее описанных видов. Примером могут служить очень «тяжелые» роды из зеленых водорослей *Cladophora* и *Enteromorpha*, описание видов которых основывается на перекрывающихся количественных признаках (например, размеры клеток, число пиреноидов и др.). Некоторые исследования по скрещиванию между популяциями у этих двух родов (Briding, 1963; Hoek, 1963, 1964, 1982) продемонстрировали соответствие между результатами, полученными при использовании биологических и морфологических критериев вида.

Как установлено теперь, вклад изучения культур для оценки морфовидов также нельзя переоценивать. Культивирование иногда позволяет проверить правильность первоначального описания морфологических видов из природносорванного материала. Некоторые исследования показали, что виды, описанные как «экоморфы» или «экофены», часто характеризовали условия среды обитания. Значительное внимание со стороны исследователей водорослей привлек к себе очень полиморфный и широко распространенный род из зеленых водорослей *Stigeoclonium*. Из 28 описанных видов (Inzam, 1963) только 3 вида подтверждены Дж. Саймонсом (Simons et al., 1986) в результате изучения культур видов этого рода.

Другим примером может служить хорошо известный род *Scenedesmus* (*Chlorophyta*), содержащий 330 видов и 1300 разновидностей, согласно проведенной ранее ревизии этого рода (Hegewald, Silva, 1988). Изучение культур видов этого рода (Trainor, 1991; Trainor, Egan, 1991) показало, что принципиальные признаки, используемые для разграничения видов этого рода (например, присутствие и форма шипов, величина колоний) зависят от температуры окружающей среды. Многие виды *Scenedesmus* рассматриваются сейчас как

«экоморфы», которые представляют собой ответ на условия окружающей среды обитания, испытывают сезонные или асезонные влияния, именуемые цикломорфами.

В результате этого изучения число действительных видов *Scenedesmus*, по оценке Ф. Трайнора (см. Andersen, 1992), колеблется от 12 до 30 видов. С нашей точки зрения, в данном случае выводы Ф. Трайнора были поспешными.

Изучение ненаследственной индивидуальной изменчивости признаков десмидиевых проводилось в культуре и в природных популяциях (Паламар-Мордвинцева, 1970. 1982). Например, изучалась модификационная изменчивость формы и размеров клеток в природных популяциях *Cosmarium granatum* Breb., *C. laeve* Rabenh., *C. impressulum* Efv., *C. humile* (Gay.) Nordst., *C. subrotundum* Nordst., а также в культуре *C. laeve*. Исследования показали, что каждый из этих видов в пределах одной локальной популяции является морфологически очень гетерогенным. Мелкие индивидуальные различия формы полуклеток и более или менее значительные колебания в размерах имели место у всех исследованных видов. Этот популяционно-морфологический метод исследований позволил получить информацию об особенностях и направлениях изменчивости природных популяций десмидиевых, определить диапазон видовой изменчивости, что позволило понять специфику вида у этих водорослей (Паламарь-Мордвинцева, 1982).

Результаты исследований изменчивости видов десмидиевых (Brook, 1997), показали популяции клеток, демонстрирующих полный ряд форм каждого вида, встречающегося в природе. Экспериментальное размножение продемонстрировало возможное существование сингенов\* внутри морфовидов десмидиевых (Blackburn, Tyler, 1987). Тем не менее, десмидиологи продолжают определять виды десмидиевых, используя традиционный типологический метод, т. к. большинство видов десмидиевых размножаются вегетативным способом.

Многочисленные исследования в культуре диатомовых водорослей показали, что на таксономически важные особенности морфологии створок в широкой степени влияли факторы окружающей среды, включая температуру, соленость, трофность, содержание кремния (Cox, 1993).

Интересный результат таксономического понимания вида получен при изучении отдельного клона водоросли *Spirogyra* (*Zygnematales*, *Zygnematophyceae*) (McCourt, Hoshaw, 1990). Клон подвергался спонтанным изменениям после 45 месяцев культивирования, продуцируя автополиплоиды четырех отличимых субклонов. Эти субклоны соответствовали четырем различным морфотипам, которые отличались друг от друга шириной нитей, и трем узнаваемым видам. МакКоурт и Гошау (McCourt and

Hoshaw, 1990) рассматривают каждый морфотип как «видовой комплекс» и аргументировано выступают против дальнейшего описания видов *Spirogyra*, основанных на мелких морфологических изменениях, включая ширину нитей. Подобные комплексы, как полагают авторы, широко распространены у рода *Spirogyra* и на этой основе они, ссылаясь на Р.А. Андерсена (Andersen, 1992), считают, что число видов *Spirogyra* следует уменьшить до 50 против 386, представленных Я. Кадлубовской (Kadlubowska, 1984).

Дальнейший вклад культивирования водорослей для таксономических целей позволит очерчивать виды набором хорошо отличаемых признаков, если при этом полностью соблюдаются определенные лабораторные условия. Многие виды пресноводных, большинство почвенных и симбиотических водорослей были описаны только после выделения их в культуру и изучения в лаборатории. Например, виды нитчатых зеленых рода *Pseudoclonium*, морфологически простые виды рода *Trebouxia*, встречающиеся как фикобионт лишайников, возможно идентифицировать только в культуре. Филогенетический анализ ядерно- включающих субчастиц рибосомальной РНК (18S рРНК) у трех видов *Trebouxia* (Friedl, Zeltner, 1994) позволил установить "лишайниковую группу водорослей" (Friedl, 1995).

\* Сингамия - обоеполюсть организма, когда преобладание женской или мужской тенденции развития формируется при оплодотворении генотипом зиготы и не зависит от внешних условий.

#### 4. Филогенетическая концепция вида

Большинство систематиков водорослей до сих пор «мыслят по линеевски», как отмечает М. Гвири (Guiri, 1992), т.к. определение вида в большинстве случаев основывается на интуитивных взглядах относительно их филогении. Такой таксономический «метод» полагается на опыт и компетентность специалистов в принятии решений о важности каждого признака (любого: морфологического, биохимического или др.) и устанавливает, какое различие между популяциями является достаточным для гарантии определения уровня вида. Этот «эволюционный подход» является высокосубъективным относительно отбора и важности признаков.

Поскольку авторы данной статьи являются систематиками, то такое категорическое осуждение систематиков представляется нам не совсем корректным. Не следует забывать, что многочисленные эволюционные заключения биологов «современных» направлений основываются на фактических данных систематики. Знания и опыт (и что очень существенно, интуиция) настоящего систематика являются тем важнейшим материалом, на основе которого строятся теоретические обобщения о процессах эволюции.

В последние три десятилетия (конец XX в. и начало XXI в.) был сделан значительный прогресс в развитии точных и объективных методов для установления и интерпретации морфологических данных, включая различия между разными типами сходства. Из трех аналитических подходов (фенетический, эволюционносистематический, кладистический), только кладистический нашел широкое одобрение. Этот метод, развитый из таксономической теории, известной как филогенетическая систематика, построен на трех принципах: 1) монофилетические таксоны являются природными; 2) организмы связаны родством (происхождением); 3) эволюционно уникальные модификации свидетельствуют об их уникальной филогенетической истории (Hennig, 1966).

Кладистический метод познания лег в основу филогенетической концепции вида. Эта концепция наиболее часто используется в кладистической школе систематиков, где вид является конечным таксоном на кладистическом филогенетическом дереве. Два типа филогенетических концепций вида признаются кладистами: один - идентифицирует вид как группу организмов, обладающих хотя бы одним общим признаком (конечный таксон на кладистическом дереве); и второй – рассматривает вид как монофилетическую группу организмов, обладающих одним или более наследуемыми признаками (для более детального знакомства см. Nelson, 1989; Baum, 1992; Manhart, McCourt, 1992). В контексте вида термин монофилетический имеет два значения: все потомки общего предка вместе с этим предком, и организмы, более тесно связанные друг с другом, чем с каким-либо другим.

Доказательства среди кладистов вращаются вокруг вопроса – какой из двух видов является ближе к другому таксону, или имеют ли они особый путь развития.

Кладистическое изучение внутривидовых соотношений у водорослей использует морфологические наборы данных и имеет тенденцию обращаться к родственным связям между группами видов скорее, чем к связям (соотношениям) отдельных видов (Williams, 1985; Mrozinska, 1991, 1993; Littler, Littler, 1992).

Проблемой для кладистического изучения вида у водорослей является определение наиболее важных признаков, используемых при статистической обработке данных для разграничения видов.

Характерной особенностью кладистической практики является использование так называемого кладистического анализа (строгой схемы аргументации при реконструкции родственных отношений между таксонами), строгое понимание монофилии и требовании взаимно однозначного соответствия между реконструированной филогенией и иерархической классификацией (Павлинов, 2005).

Кладистика<sup>1</sup> стала идеологическим ядром «новой» филогенетики в противоположность филистике, которая продолжает геккелевскую традицию филогенетических исследований. «Новая» филогенетика представляет собой синтез кладистической методологии, молекулярно-генетической фактологии и количественных методов (Павлинов, 2005). Все новые научные идеи и аналитические методы сопровождаются набором терминов и концепций, которые являются новыми и даже нарушают взгляды «старых» (опытных) систематиков, а также являются своего рода вызовом к отказу традиционных значений терминов. «Старым» систематикам приходится изучать этот набор терминов или, иначе, тезаурус<sup>2</sup>, который довольно полно изложен в работах Уайла и др. (Wiley et al., 1991; Павлинов, 2005).

Общие признаки кладистики - это группировка объектов по синапоморфному сходству (совместное обладание эволюционно продвинутым признаком); ревизия систем по результатам филогенетических реконструкций; ранжирование групп по порядку ветвления кладограмм; принятие в системах только строго монофилетических групп (общий предок и все потомки). Некоторые кладистические работы (Kosiorrek et al., 1989, 1992; Williams, 1993; Павлинов, 2005) предназначены для привлечения внимания фикоологов к этому новому направлению исследования сущности вида.

Кладистика может быть широко применена для решения таксономических проблем у водорослей на более высоком уровне, чем вид. Ряд ученых использовали кладистику также для ревизии низких таксономических групп, например, в исследованиях зеленой водоросли *Avrainvillea* (Littler, Littler, 1992), где использованы анатомические признаки, выделена только одна группа видов и показано углубление проблемы с морфологически пластичными водорослями.

Кладистические методы были широко применены для изучения большой группы *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*) хлорофитной линии эволюции (Gontcharov et al., 2004; Гончаров, 2005), а также для изучения рода *Scenedesmus* (Tsarenko et al., 2005).

<sup>1</sup>Кладистика (от фен. *Klados* – ветвь) – наиболее влиятельное направление филогенетической систематики. Кладистика основана на идеях немецкого энтомолога В. Хеннига (Hennig, 1966), изложенных в его работах 1950-1960 гг., однако название «кладистика» впервые использовано критиками этого направления в 1960 годах, а современные формализованные процедуры кладистики разработаны в 1970-е годы его последователями, работающими в США.

<sup>2</sup>Тезаурус – система взаимосвязанных понятий и терминов, которыми обозначаются филогенез, филогенетический паттерн, всевозможные их параметры и свойства (Павлинов. 2005. с. 143).

### 5. Биологическая концепция вида у водорослей

Концепция биологического вида сводит всю проблему к репродуктивной изоляции. Один из «основателей» концепции биологического вида Э. Майр писал, что вид - это группа фактически или потенциально скрещивающихся природных популяций, репродуктивно изолированных от других подобных групп (Mayr, 1963).

В подобном определении имеется ряд недостатков. Прежде всего, такая точка зрения автоматически ведет к отрицанию видов у всех агамных и апогамных форм, существование которых доказано многочисленными прямыми наблюдениями. Для многих групп водорослей характерно только вегетативное размножение, поэтому биологическая концепция может быть использована только для тех водорослей, у которых известен половой процесс. Обсуждая этот вопрос, Д. Манн (Mann, 1995) считает, что биологическая концепция вида может использоваться как практическое руководство для интерпретации модели разнообразия у водорослей. Однако это руководство может быть использовано только для бипарентальных, сексуально репродуктивных организмов. Биологическая концепция вида критикуется кладистами, которые рассматривают сексуальность как примитивный признак, т.к. генетически различные клоны или «виды» очень часто проявляют способность к интербридингу, а сама сексуальная совместимость, как примитивный признак (универсальные симплезиоморфы), не может использоваться для определения монофилетических таксонов (Manhart, McCourt, 1992). Основательную критику концепции биологического вида дал К.М. Завадский в своей выдающейся книге «Вид и видообразование», 1968.

Несмотря на такую критику, были сделаны попытки применения биологической концепции вида у водорослей для таксономических построений. Рассмотрим примеры недавних исследований биологической концепции вида у зеленых водорослей.

Возможность применения биологической концепции вида к десмидиевым водорослям была обсуждена в работе «Вид у десмидиевых водорослей» (Паламарь- Мордвинцева, 1979, 1982). Это подтверждают не только подробные исследования и тщательно описанные в литературе факты полового процесса у некоторых представителей десмидиевых, например у *Cosmarium botrylis* Menegh. ex Ralfs. (De Bary, 1858; Millardet, 1870; Kleban, 1891). Подробно описал процесс конъюгации у этого вида Р. Старр (Starr, 1959). Другие авторы (Brandham, Goward, 1964; Brandham, 1967) изучали раннее развитие

и формирование зигоспор у гетероталических штаммов *C. botrytis*, подробно описав длительность различных стадий их развития и дополнил эти наблюдения Р. Старра. Полный жизненный цикл у *Staurodesmus dickiei* (Ralfs.) Lillier (= *Staurastrum dickiei*) описал К. Турнер (Turner, 1892). Однако природные популяции десмидиевых редко проявляют тенденцию к половому размножению. В тех случаях, когда в природе находили зигоспоры, их количество было огромным. Это навело исследователей на мысль, что половое размножение десмидиевых возникает в результате определенного комбинирования условий обитания. Работы в этом направлении принесли определенный успех в индуцировании полового процесса в культуре даже тех видов десмидиевых, у которых половой процесс в природе не встречался (Vidyavati, Nizam, 1970; Ling, Tyler, 1972, 1976). Так, была доказана возможность индуцирования полового процесса у видов, размножающихся в природе вегетативно.

Спаривающиеся группы (биологические виды), имеющие полиплоидное начало, были обнаружены у *Closterium ehrenbergii* Menegh. ex Ralfs. (*Desmidiaceae*) (Ischimura, Kasai, 1990). При изменении пloidности клеток новые морфотипы, не способные к скрещиванию (interbridging), могут рассматриваться как зачатки новых видов.

Спаривающиеся группы видов широко представлены среди многих одноклеточных и колониальных зеленых водорослей (например, у *Chlamydomonas*, *Eudorina*, *Gonium* и др.). Многочисленные, генетически контролируемые, спаривающиеся группы существуют у многих морфологически неразличаемых видов. Эти спаривающиеся группы могут рассматриваться как Sibling-виды, или зачатки биологических видов, которые обнаруживаются в результате физиологического, биохимического или молекулярного анализов. Например, у *Pandorina morum* Воу открыто внутри морфологического вида 20 различных спаривающихся комплексов или сингенов (Coleman, 1977). Этот субординарный Sibling или биологический вид функционально действует как один вид. В случае с *Pandorina morum* морфологический вид является более глубокой сущностью, чем биологический вид.

## 6. Значение молекулярных данных

В настоящее время многие исследователи водорослей используют метод молекулярно-филогенетических исследований, основанных на сравнении нуклеотидных и аминокислотных последовательностей (сиквенсов) различных участков генома организмов. Этот метод существенно расширяет число признаков, необходимых для сравнительных анализов, и позволяет решать вопросы филогенетических отношений организмов. Большинство исследователей используют этот метод для установления



филогенетического родства таксонов более высокого ранга и реже – более низкого таксономического уровня. Например, филогенетический анализ сиквенсов 18S рДНК у зеленых водорослей позволил обнаружить монофилетическое начало трех независимых эволюционных линий: *Chlorophyceae*, *Trebouxiophyceae* и *Ulvophyceae*. Зеленые водоросли характеризуются присутствием хлоропластов с двумя мембранами, множеством тилакоидов и хлорофиллов *о* и *б*, а также наличием крахмала внутри пластид. Эти синапоморфы четко отличают зеленые водоросли (*Chlorophyta*) и их сестринские группы (*Streptophyta*) и эмбриофиты от других эвкарриотных линий водорослей. Эти исследования могут свидетельствовать о происхождении наземных растений от зеленых водорослей (Friedl, 1997).

Сравнение последовательностей 18S рДНК показывает филогенетическое значение этих признаков для различия классов зеленых водорослей (Lewis et al., 1992; Steinkotter et al., 1994). Эти признаки очень важны также при разделении родов (Friedl, 1995).

Изучение проблемы видового уровня проводится с привлечением ядерных, хлоропластных и митохондриальных ДНК на разном уровне сиквенирования. Нуклеотидные последовательности сравнивались при изучении эволюционной дивергенции у рода *Cladophora* (Bot et al., 1989a, b). Избранными методами для исследования водорослей являются RFLPs и сиквенирование последовательностей рРНК и рДНК (ядерные 18S, 26S, хлоропластные 16S, 23S). Важным источником информативного разнообразия сиквенсов у водорослей становятся регионы спейсеров (рибосомные внутренние транскрибируемые спейсеры – ITS-1, ITS-2, спейсеры между большими и малыми субчастицами) (Bakker et al., 1995).

Например, для ревизии *Scenedesmus*-подобных видов, обнаруженных в водоемах Волынского Полесья (Украина), использованы последовательности кодирующих участков 18S рДНК и ВТС-2 (внутр. транскриб. Спейсер – 2) вторичной структуры. В результате из 68 исследованных *Scenedesmus*-попонных видов только 11 отнесены к настоящему роду *Scenedesmus*, другие же виды – к новым родам и видам, а часть видов перенесены в синонимы (Tsarenko et al., 2005).

ДНК хлоропластов у наземных высших растений является высоко консервативной, в то время как у более древних водорослевых линий их удивительное разнообразие дает возможность использовать этот признак для изучения всех уровней родственных отношений между популяциями, а также между порядками и классами (Freshwater et al., 1994). Наследуемая хлоропластная ДНК, также как и митохондриальная ДНК, неограничена для корреляции с анализом ядерной ДНК. Митохондриальная ДНК, первоначально полученная у водорослей (Coleman, Coff, 1991), а затем более изучена

(Boyen et al., 1994), может также широко использоваться в будущем для изучения водорослей.

Ядерные и пластидные сиквенсы теперь применяются все чаще для решения таксономических проблем у трудных групп водорослей. Данные нуклеотидных последовательностей являются более информативными для таксономических решений, если их комбинировать с данными других типов признаков. Например, при комплексном анализе красной водоросли из рода *Gymnogondrus* были привлечены для сравнения молекулярные, морфологические и культуральные данные (Maggs et al., 1992).

Конгруэнтность между молекулярными, морфологическими и другими типами данных часто рассматривается как доказательство первоначальной морфологической концепции вида. Напротив, отсутствие такой конгруэнтности показывает, что первоначальная концепция была или очень узкой, или широкой. Примером такого сочетания исследования могут быть работы А.А. Гончарова (Gontcharov et al., 2001-2004; Гончаров, 2005) об исследованиях филогенетической структуры класса *Zygnematomphyceae* (*Streptophyta*) с помощью молекулярно-фило-генетических методов с привлечением кладистических методов анализа с использованием различных молекулярных маркеров.

Проведенные исследования показали, что морфологические признаки, используемые для классификации в классе *Zygnematomphyceae* (особенности ультраструктуры клеточной оболочки, морфологии клетки, тип организации таллома и др.), не всегда адекватно отражают родство таксонов, а общая система конъюгат нуждается в ревизии. В то же время класс *Zygnematomphyceae* является монофилетической группой организмов в составе стрептофитовых зеленых водорослей и хорошо отграничен от них как фенотипическими (отсутствие жгутиков, половой процесс в виде конъюгации), так и генетическими (уникальные замены в транскрипте 18S рРНК) синаноморфиями (Гончаров, 2005).

Имеется достаточно примеров, где молекулярные данные были использованы для определения границ морфологически различаемых видов. Например, морфологические виды зеленой водоросли *Microthamnion* были исследованы в строгом эксперименте в культуре, где было обнаружено, что некоторые предварительно определенные виды оказались явно ростовыми формами или экоморфами (John, Johnson, 1987). RELP-анализы 18S рРНК у 24 изолятов из разных местообитаний и географических регионов показали, что все они имели только одного родителя (предка) (John et al., 1993). Это подтвердило основанное на изучении культур мнение о том, что *Microthamnion* является монофилетическим родом.

Нуклеотидные последовательности рРНК были исследованы у рода *Chlamydomonas* (Buchheim et al., 1990). В результате обнаружено тесную связь между морфологическими

данными и сиквенсами 18S рРНК у 14 видов. Разграничение более 450 видов этого рода под силу только опытными специалистами. Как показали исследования, большинство этих «видов» являются клонами одних и тех же видов (Ettl, Schlosser, 1992).

Исследована также филогения группы *Hydrodictyaceae* (*Chlorophyceae*), представители которой отличаются орнаментацией клеточной оболочки и особенностями репродукции (Buchheim et al., 2005). Филогения семейства основывалась ранее исключительно на морфологических признаках. Исследования М. Бухгейма с соавт. основывались на изучении сиквенсов рибосомальной РНК и ДНК: 18S рРНК и 26S рДНК, а также данных сиквенсов внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS)-2. Результаты филогенетического анализа подтвердили монофилию *Hydrodictyaceae*, включая изоляты *Chlorotetraedron*, *Hydrodictyon*, *Pediastrum*, *Sorastrum* и *Tetraedron*. Филогенетический анализ показал, что ценобии *Hydrodictyon* эволюционно отличаются от ценобия *Sorastrum*, однако данные рРНК не подтвердили монофилию рода *Pediastrum*, но указали на существование четырех самостоятельных родов данного семейства: *Monactinium*, *Parapediastrum*, *Pseudopediastrum* и *Stauridium*.

Обращаясь к проблеме вида, необходимо подчеркнуть, что молекулярные признаки во многих случаях используются для подтверждения морфологической концепции вида. В то же время для развития новой «молекулярной» концепции вида использование нуклеотидных последовательностей является непременным условием (*sine qua non*) (Manhart, McCourt, 1992).

Однако в последнее время отношение исследователей к абсолютизации значения молекулярных признаков начинает меняться. Одними из первых, усомнившихся в верности 18S ДНК древа, были Phillipe и Adoute (1994, 1996, 1998), акцентировавшие внимание на том, что 18S rDNA топологии «конфликтуют» с другими молекулярными деревьями, а кластеры, возникающие в результате артефакта «long branch attraction», не являются естественными, поэтому нельзя говорить с достаточно разрешающей способностью о взаимосвязи между различными группами эвкариот. К такому же заключению приходит С.А. Карпов (2000), а Т. Кавалье-Смит (Cavalier-Smith, 1998) полностью разрушает филогению 18SrDNA.

К отказу от использования сиквенсов SSU рДНК в качестве главного филогенетического аргумента привела сама таксономическая практика. Проблема возникает потому, что в молекулярно-кладистический анализ вовлекаются «морфологические» таксоны, границы и объем которых в новой смысловой (семантической) среде, формируемой вследствие использования иного методологического аппарата, становится неопределенным.

Сравнивая различные последовательности у одних и тех же организмов (5,8S, 18S, 28S рДНК), можно получить совершенно разные филогенетические схемы. Среди молекулярных признаков мы не можем выделить апоморфии, да и само понятие аптоморфии здесь становится бессмысленным, поскольку принадлежит к иному «морфологическому» – семантическому полю.

Сегодня все больше исследователей понимают: различные молекулярные признаки должны быть уравниены в своей значимости как между собой, так и с морфологическими (включая ультраструктурные) признаками, т.е. не рассматриваться в качестве ведущих.

### Заключение

Офомное большинство видов водорослей различаются благодаря прерывистости морфологических признаков (морфологическая концепция вида). Этот способ определения видов доминирует в систематике водорослей. Затруднения возникают в связи с неодинаковыми мнениями по определению «морфовидов» или «морфотипов», т.е. при «взвешивании» признаков, при открытии особых криптических молекулярных вариаций и при наличии экстремальной фенологической пластичности. Бридинг-эксперименты дают возможность выявить репродуктивно изолированные фуппы криптических или Sibling-видов (сингенов) внутри традиционно морфологических видов. То есть многие виды водорослей являются генетически неоднородными. Sibling-виды еще называют «комплексные виды», когда морфологически неразличимые клоны обладают заменами в высококонсервативном регионе генома. Sibling-виды обычно не имеют никакого таксономического статуса. Если такие признаки открываются (при молекулярных исследованиях), тогда принимаются таксономические решения.

В настоящее время систематики часто применяют молекулярно-генетические подходы для проверки родственных отношений у водорослей разного таксономического уровня. Последовательности нуклеиновых кислот часто являются хорошим доказательством для определения фаниц морфологических видов и обнаружения «видовых комплексов» внутри неразличимых клонов. Генетико-молекулярные подходы совместно с другими наборами данных являются надежным способом подтверждения монофилетических таксонов особенно видового уровня. Общепринято считать, что кладистика является ценным инструментом для строгого анализа совокупных наборов данных. Затруднения в применении кладистики у «классических» систематиков вызывают новые наборы терминов и концепций. «Старым» систематикам необходимо изучать тезаурус – важную часть «новой» филогенетики как научной дисциплины, тезаурус филогенетической

концепции вида, кладистики как наиболее влиятельного направления филогенетической систематики (Павлинов, 2005).

Установление фактора дискретности (прерывистости) морфологических признаков будет несомненно оставаться принципиально важным подходом для решения таксономического уровня у водорослей. В будущем традиционная морфологическая концепция вида усилится привлечением данных из других областей биологии: филогенетики, молекулярной биологии, кладистики, которые позволят увеличить набор конфуэнтных признаков для применения концепций вида. По мнению некоторых биологов (Wilmote, Golubic, 1991), результаты молекулярно-генетических исследований будут в основном подтверждать таксономию, основанную на морфологии и простых методах изучения видов. Будущее покажет правоту тех или других выводов.

Основные задачи систематики водорослей на современном этапе представлений о виде. Во-первых, как и прежде, следует продолжить описание и систематизацию видов. Несмотря на значительные успехи в этой области, еще немало остается в природе ненайденных и неописанных видов водорослей. Конечно, следует избегать описания новых видов на основании видоспецифичных признаков единственного в природе клона или одного экземпляра организма. Систематики при этом должны расширять взаимодействие с другими биологическими дисциплинами, учитывая и опираясь на достижения в области цитологии, генетики, молекулярной биологии и др. Сегодня, когда бурно развиваются молекулярные исследования, открывающие новые наборы признаков, систематикам представляется возможность (опираясь на эти достижения) решать многие важные вопросы систематики.

Во-вторых, систематики водорослей должны уделять внимание также исследованиям, направленным на решение проблем, оставшихся после применения альфа-таксономии водорослей (описания и названия таксонов) в ранние периоды развития альгологии (XVIII и XIX века). Для многих видов водорослей, описанных в это время, в диагнозах видов недостает описания многих важных признаков, что создает известные трудности при их идентификации. Для многих видов водорослей важно проследить жизненный цикл в условиях культуры, соблюдая при этом неперенные процедуры культивирования организмов. У относительно «простых» видов водорослей с ограниченным набором морфологических признаков в диагнозах возрастает значение учета других признаков, например связанных с нуклеиновыми кислотами, метаболизмом, особенностями воспроизведения.

В третьих, систематики должны провести ревизию конкретных групп водорослей с учетом нового этапа научно-технического прогресса. Возможности сканирующих и

трансмиссионных электронных микроскопов, новейшие разработки культивирования клонов водорослей, результаты молекулярно-генетических исследований должны быть использованы систематиками водорослей в своей ревизионной работе с «трудными» таксонами. Как показывает практика последних лет, линнеевская систематика удивительным образом успешно адсорбировала многие достижения «новой» систематики.

Однако не следует забывать, что сравнительные сопоставления морфологических и молекулярных данных в настоящее время становятся одной из центральных проблем в систематике растений. Большое несоответствие выявляемых отношений заставляет всерьез задуматься о будущем традиционных методов познания вида и о сущности полученных результатов молекулярной филогенетики. Тем не менее, отказываться от новых молекулярных данных было бы неразумно. Они позволяют выявлять ошибки традиционной морфологической систематики, являются мощным стимулом для появления новых таксономических идей и гипотез. Конечно, систематикам следует проявлять при этом некоторый прагматизм и даже консерватизм при решении таксономических проблем.

*G.M. Palamar-Mordvintseva., P.M. Tsarenko*

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,

2. Tereshchenkovskaya St., 01001, Kiev, Ukraine

#### SPECIES CONCEPT AND MODERN PROBLEMS OF SYSTEMATICS OF ALGAE

Species concept of algae is discussed. Brief history of the species concept development in algology is given. Morphological, biological and phylogenetic concepts of species are presented. The role of experimental and molecular-genetic studies in clarifying of species concept of eukaryotic algae of chlorophyte line of evolution and urgent tasks of systematics of this group are discussed.

*Keywords:* species, algae, systematics, morphology, phylogeny, evolution, molecular genetic studies.

*Аристотель.* Метафизика. – М.: Наука, 1934. - 356 с.

*Баугин Каспар* (К. Vaugin, 1560-1624). – Циг. по БСЭ, т. 4. – М.: Сов. энцикл., 1950. – С. 318.

*Вавилов Н.И.* Линнеевский вид как система // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1931. – 26, № 3. – С. 109-134.

*Воронихин Н.Н.* Новые виды с Кавказа. VI // Бот. мат. Ин-та спор. раст. – 1924. – 3, вып. 7. – С. 102-106.

*Воронихин Н.Н.* Материалы для флоры водорослей Кавказа. VII. *Desmidiiales* // Журн. Рус. бот. об-ва. – 1926. – 9, № 1/2. – С. 49-86.

Воронихин Н.Н. О некоторых вопросах Боровского заповедника в связи с вопросом о виде у водорослей континентальных водоемов // Тр. Всесоюз. гидробиол. об-ва. – 1951. – 3. – С. 217-220.

Воронихин Н.Н. Опыт классификации внутривидовых вариантов *Scenedesmus quadricauda* (Тиф.) Vreb. в водоемах Валдайского и Деминского районов Ленинградской обл. // Бот. журн. – 1946а. – 31, №5. – С. 13-23.

Воронихин Н.Н. Рецензия на статью Л.И. Курсанова «Понятие о виде у низших водорослей» // Сов. бот. – 1946б. – 14, № 3. – С. 204-206.

Голлербах М.М. О понятиях «тип» и «изменчивость» в систематике водорослей (Критический разбор воззрений Чурды) // Там же. – 1941. – № 3. – С. 161-166.

Гончаров А. А. Филогенетические связи представителей класса *Zygnemataphyceae* (*Streptophyta*) / Автореф. дис. докт. биол. наук. – Владивосток, 2005 – 39 с.

Завадский К. М. Вид и видообразование. – Л.: Наука, 1968. – 404 с.

Завадский К.М. Учение о виде. – Л., 1961. – 254 с.

Карпов С.А. Система протистов. 3-е изд. – СПб: Изд-во пед. ун-та, 2000. – 215 с.

Комаров В.Л. Учение о виде у растений. – М.; Л., 1940. – 212 с.

Комаров В.Л. Флора полуострова Камчатки. – Л., 1927. – Т. 1. – 339 с.

Линней Карл. Философия ботаники. – СПб, 1805. – Цит. по БСЭ, 1954. – Т. 25. – С. 173-174.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – М.: Мир, 1968. – 598 с

Майр Э. Принципы зоологической систематики. – М.: Мир. 1971. – 434 с.

Международный кодекс ботанической номенклатуры. – Л.: Наука, 1980. – 283 с.

Павлинов И.Я. Введение в современную филогенетику (кладогенетический аспект). – М.: КМК, 2005. – 391 с.

Павлов В.И. Труды Карла Линнея – творения гения // Мат. конф. морфол. и системат. раст., посвящен. 300-летию со дня рождения Карла Линнея. – М.: КМК, 2007. – С. 27-29.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Морфологічні видозміни в природній популяції *Staurastrum furcatum* (Ehr.) Vreb. // Укр. бот. журн. – 1970. – 27, № 3. – С. 368-370.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Мінливість пояскових видів роду *Closterium* Nitzsch в онтогенезі // Там же. – 1973а. – 30, № 5. – С. 618-624.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Аномальні форми *Desmidiiales*, їх систематичне і можливе філогенетичне значення // Там же. – 1975. – 32, № 1. – С. 1-11.

Паламарь-Мордвинцева Г. М. Вид у *Desmidiiales* // Там же. – 1979. – 36, №2, – С. 193-200.

- Паламарь-Мордвинцева Г.М.* Десмидиевые водоросли Украинской ССР. – Киев: Наук, думка. 1982. – 238 с
- Паламарь-Мордвинцева Г.М.* Некоторые аспекты географической изменчивости водорослей континентальных водоемов / Тез. докл. V делегат, съезда Всесоюз бот. об-ва. – Киев: Наук, думка, 1973. – С. 300-302.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М.* Реальне існування географічних рас у видів *Desmiales* та їх таксономічне відображення категорією підвиду // Укр. бот, журн. – 1985. – 42, № 6. – С. 29-34.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М.* Внутрішньовидова диференціація *Cosmarium hornavanense* Gutw (*Desmiales*) // Там же. – 1987. – 44, № 4. – С. 65-69.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Бурлакіна Н.П.* Мінливість деяких ознак *Cosmarium subtumidum* Nords. в умовах культури // Там же. – 1973. – 30, № 4. – С. 489-496.
- Полянский В.И.* О виде у низших водорослей. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 65 с.
- Полянский В.И.* О таксономических единицах у низших (преимущественно синезеленых) водорослей // Сов. бот. – 1934. – № 5. – С 83-94.
- Полянский В.И.* К вопросу о значении таксономических единицах у низших водорослей // Тр. бот. ин-та АН СССР. сер. 2. – 1936. – Вып. 3. – С. 7-97.
- Полянский В.И.* Понятие о виде в альгологии // Проблема вида в ботаники. I. – М.: Л., 1958. – С 7-33.
- Синская Е.И.* О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений. – Л.: Изд- во АН СССР, 1963. – 386 с.
- Синская Е.Н.* Об общих закономерностях эколого-географической изменчивости дикорастущих и культурных растений // Тр. по приклад, ботанике, генетике, селекции - 1964. – 36, № 2. – С. 3-13.
- Скворцов А.К.* Становление современного понимания вида / Совещание по объему вида и внутривидовой систематике: Тез докл. (4-7 апреля 1967 г., Ленинград). – Л.: Наука. 1967. – С. 16-18.
- Станков С.С.* Карл Линней – выдающийся шведский натуралист. – М.: Знание, 1957.
- Терентьев П.В.* Методические соображения по изучению внутривидовой географической изменчивости // Внутривидовая изменчивость позвоночных животных и микроэволюция. – Свердловск. Книж. изд-во, 1966. – С. 12-14.
- Терентьев П.В.* О применимости понятия «подвид» в изучении внутривидовой изменчивости // Вестн Ленинград, ун-та. Сер. биол. – 1957. – 21. № 1. – С. 73-81.



Царенко П.М. Хлорококові водорості (*Chlorococcales*, *Chlorophyta*) водойм України (флора, морфологія, екологія, географія, основні напрямки еволюції та принципи систематики) / Автореф дис. докт. біол наук. – К.: Ін-тбот. 1996. – 45 с.

Andersen R.A. Diversity of eucaryotic algae // Biodiver, and Conservat. – 1992. – I. – P. 267-292.

Bakker F.T., Olsen J.L., Slamm W.T. Evolution of nuclear rDNA ITS sequences in the *Cladophora albida*. Sericea clade (*Chlorophyta*) // Moï. Evol, – 1995 – 40. – P. 640-651

Bary A. Untersuchungen fiber die hamilic der Conjugaten (Zygnemeen und Desmidiéen) – Leipzig, 1858. – 91 S.

Baum D. Phylogenetic species concept // Trends Ecol. and Evol. – 1992. – 2. – P. 1-3

Blackburn S.L., Tyler P R. On the nature of the eclectic species - a tiered approach to genetic compatibility in the desmid *Micrasterias thomasiana* // Brit. Phycol J. – 1987. – 22. – P. 277-298.

Bold H.C. Phycology. 1947-1972 // Ann. Mis. Bot. Garden. – 1974. – 61. – P 14-44.

Bot P. V.M., Holton R W., Siam W.T., Hoek C. Molecular divergences between North Atlantic and Indo-West Pacific *Cladophora albida* (*Cladophorales*, *Chlorophyta*) isolates as indicated by DNA-DNA hybridization // Mar. Biol. (Berlin). – 1989a. – 102. – P. 307-333.

Bot P.V.M., Stam W.T., Boele-Bos S.A., Hoek C., Delden W. Biogeographic and phylogenetic studies in three North Atlantic species of *Cladophora* (*Cladophorales*, *Chlorophyta*) using DNA-DNA hybridization // Phycologia. – 1989b. – 28. – P. 159-168.

Boyen C., Leblanc C., Kloareg B., Loiseaux de Goer S. Physical and gene map organization of the mitochondrial genome of *Chondrus crispus* (*Gigartinales*, *Rhodophyta*) II Plant Moï. Biol. – 1994. – 26. – P 651-697.

Brandham P.E., Godward M.B.E. The production and inheritance of the haploid triradiate form in *Cosmarium botrytis* I / Phycologia. – 1964. – 4.N2.-P. 75-83

Brandham P.E. Time-lapse studies of conjugation in *Cosmarium botrytis*. 1. Gamete fusion and spine formation // Rev. Algol – 1967. – 8, N 4. – P. 312-316.

Briding C. A critical survey of European taxa in Ulvales. Part 1. Capsosiphon, Percursaria, Blidingia. Enteromorpha // Opera Bot., Lund. – 1963. – 8, N 3. – P. 1-160.

Brook A.J. A revision of the West's British Desmidiaceae. Vol. I. – London: The Ray Soc., 1997.

Buchheim M. et al. Phylogenie of the *Hydrodictyaceae* (*Chlorophyceae*): inferences from rDNA data // J. Phycol. – 2005 – 41. – P 1039-1054

*Buchheim M.A., Turmel M., Zimmer E.A., Charman R.L.* Phylogeny of *Chlamydomonas* (*Chlorophyta*) based on cladistic analysis of nuclear 18S rDNA sequence data // *J. Phycol.* – 1990. – 26. – P. 689-699.

*Castenholz R.W.* Species usage, concept, and evolution in the cyanobacteria (blue-green algae) // *Ibid.* – 1992. – 28. – P. 737-745.

*Cavalier-Smith T.* A revised six-kingdom system of life // *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* – 1998. – 73. – P. 203-266.

*Chodat R.* Etude critique et experimentale sur le polymorphisme des algues. – Geneve, 1909. – 165 p.

*Chodat R.* Monographie d'algues en culture pure // *Mat. pour la Flora Crypt. Suisse.* – 1913. – 4, N 2. – P. 1-266.

*Chodat R.* La notion scientifique de L'espece // *Bull. Soc. Bot. France.* – 1914. – 2, N 6. – P. 83-226.

*Churda V.* Uber die Begriffe «Typus» und «Variabilitat» in der Systematik der Algen // *Beilv Bot. Centralbl.* – 1935. – 52, N 1. – S. 23-28

*Churda V.* *Zygnematales* II Süßwasserfl. Mitteleuropas. – 1932. – 9, N 2. – S. 1-232.

*Coleman A.W.* Sexual and genetic isolation in the cosmopolitan algal species *Pandorina morum* // *Amer. J. Bot.* – 1977. – 64. – P. 361-368

*Coleman A.W., Coff L.* DNA analysis of eukaryotic algal species // *J Phycol.* – 1991. – 27. – P. 463-473.

*Cox E.J.* Diatom systematics – a review of past and present practice and a personal vision for future development // *Beih. Nova Hedwig.* – 1993. – 106. – P. 1-20.

*Ducellier F.* Contribution a l'etude du polymorphisme et des monstruosites chez les Desmidiées // *Bull Soc Bot. Geneve.* – 1915. – 2. ser. 7, N 3/4. – P. 75-118.

*Ettl H., Schldsser U.G.* Towards a revision of the systematics of the genus *Chlamydomonas* (*Chlorophyta*). 1 *Chlamydomonas applanata* Pringsheim // *Bot. Acta.* – 1992 – 105. – P. 323-330.

*Freshwater D.W., Rueness J.* Phylogenetic relationships of some European *Gelidium* (*Gelidiales. Rhodophyta*) species based on *rbcL* nucleotide sequence analysis // *Phycologia.* – 1994. – 33. – P 187-194.

*Friedl T.* Inferring taxonomic positions and testing genus level assignments in coccoid green lichen algae: a phylogenetic analysis of 18S ribosomal RNA sequences from *Dictyochloropsis reticulata* and from members of the genus *Myrmecia* (*Chlorophyta, Treboiaiphyceae* cl nov) // *J Phycol.* – 1995. – 31. – P. 632-639.

*Friedl T.* The evolution of the Green Algae // *Origins of Algae and their Plastids*. – Wien; New York; Springer, 1997. – P. 87-101.

*Friedl T., Zeltner C.* Assessing the relationships of some coccoid green lichen algae and the *Microthamniales* (*Chlorophyta*) with 18S ribosomal RNA gene sequence comparisons // *J. Phycol.* – 1994. – 30. – P. 500-506.

*Gontcharov A.A., Marin B., Melkonian M.* Molecular phylogeny of conjugating green algae (*Zygnematophyceae*, *Streptophyta*) inferred from SSU rDNA sequence comparisons // *J. Moř. Evol.* – 2003. – 56. – P. 89-104.

*Gontcharov A.A., Marin B., Melkonian M.* Are combined analyses better than single gene phylogenies? A case study using SSU rDNA and *rbcL* sequence comparisons in the *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*) // *Mol. Biol. Evol.* – 2004. – 2. – P. 612-624.

*Gregor I.* Experimental taxonomy // *New Phytol.* – 1939. – 38. – P. 293-322.

*Gregor I.* Experimental taxonomy // *Ibid.* – 1946. – 45, N 2. – P. 254-270.

*Guiry M.* Species concepts in marine red algae // *Progress Phycol. Res.* – 1992. – 8. – P. 251-278.

*Gutwinski R.* Materialy do flory wodorostow Galicyi // *Spraw. Kom. Fizijogr. Akad. Um. (Krakow)*. – 1884 – 18, N2. – S. 127-138.

*Gutwinski R.* Flora glonow okolic Lwowa // *Ibid.* – 1892a. – 27. – S. I-124.

*Gutwinski R.* Staw tamapolski // *Roczn. Kolka Nauk. Tarnopolsk.* – 1892b. – 1. – S. 66-78.

*Gutwinski R.* Materialy do flory glonow Galicyi. Czesc. 3 // *Spraw. Kom. Fizijogr. Akad. Um. (Krakow)* – 1893. – 28. – S. 104-166.

*Gutwinski R.* Flora glonow okolic Tamopola // *Ibid.* – 1895a. – 30, – S. 45-173.

*Gutwinski R.* Prodrromus florae algarum *Galiciensis I* / *Rozpr. Akad. Um. Wyzd. Mat.-przyr. Ser. 2.* – 1895b. – 8. – S. 274-449.

*Gutwinski R.* Die nonnullis algis novis vel minus cognitis // *Ibid.* – 1896. – 33. – P. 32-63.

*Hegewatd Silva P.* Annotated catalogue of *Scenedesmus* and nomenclaturally related genera including original descriptions and figures // *Bibl. Phycol.* – 1988. – 80. – P. 1-587,

*Hennig W.* *Phylogenetic systematics*. – Urbana: Univ. Illinois Press, 1966.

*Hoek C. Ian den.* Revision of the European Species of *Cladophora*. – Leiden: Brill, 1963. – 248 p.

*Hoek C. Van den.* Criteria and procedures in present-day taxonomy // *Algae and Man*. – 1964. – P. 31-58.

*Hoek C. Van den.* A taxonomic revision of the American species of *Cladophora* (*Chlorophyceae*) in the North Atlantic Ocean and their geographic distribution // *Verh. Kon. Ned. Akad. Wet. (Amsterdam)*. – 1982. – 78. – P. 1-238.

- Hudson G.* Flora anglica. I ed. – London, 1762.
- Huxley I.* Species formation and geographical isolation // Proc. Lin. Soc. London. – 1938a. – 150. N 4. – P. 253-264.
- Huxley I.* Clines an auxiliary taxonomic principle // Nature. – 1938b. – 142. N 3587. – P. 219-220.
- Huxley I.S.* Clines: auxiliary method in taxonomy // Bijdz. Dierk. – 1939. – N 27. – P. 491-520.
- Inzama K.M.W.* A revision of the genus *Stigeoclonium* // Beih. Phycol. – 1963. – 38. – P. 15-18.
- Ishimura T., Kasai F.* Mating systems and speciation in haplontic unicellular algae desmids // Biological Approaches and Evolutionary Trends in Plants. – London: Acad. Press, 1990. – P. 195-201.
- John D.M., Johnsson L.R.* Observation on the developmental morphology, growth rate and reproduction of *Microthamnion kuetzingianum* Nageli (*Pleurastraceae. Pleurastrales*) in culture and a taxonomic assesment of the genus // Nova Hedw. – 1987. – 44. – P. 25-53.
- John D.M., Bhoday R., Russel S.J., Johnsson L.R., Yasesa P.* A molecular and morphological analysis of *Microthamnion* (*Chlorophyta. Microthamniales*) // Arch. Protistenk. – 1993. – 143. – P. 33-39.
- John D.M., Maggs C.A.* Species problems in eukaryotic algae: modern perspective // Species. The Units of Biodiversity. – London: Chapman & Hall., 1997. – P. 83-107
- Kadlubowska J.Z.* *Conjugatophyceae. 1. Zygnematales – Chlorophyta* // Süßwasserflora von Mitteleuropa VIII. – Stuttgart; New York: Fischer Verlag, 1984. – 432 s.
- Klebahn K.* Studies uber Zygotes. 1. Die Keimung von *Closterium* und *Cosmarium* // Jahrb. Wiss. – 1891. – 22, – P 415-443
- Klebs G.* Uber die Formen einigen Gattungen der *Desmidiaceen* Ostpruessens // Schrift. Konigl Phys – Okonom Ges. Königsberg. – 1879. – 5. N 22. – S. 1-42.
- Kocielek J.P., Theriot EC., Williams D.M.* Interring diatom phylogeny: a cladistic perspective // Diat. Res. – 1989. – 4. – P. 289-300.
- Lefevre M.* Recherches experimentales sur le polymorphisme et la teratology des *Desmidiaceen* // Encycl. Biol. – 1939. – 19. – P. 1-42.
- Lewin ft.A.* A *Chlamydomonas* with black zygospores // Phycologia. – 1975 – 14. – P. 71-74.
- Lewis L.A., Wilcox L.W., Fuerst P., Floyd G.L.* Concordance of molecular and ultrastructural data in the study of zoosporic chlorococcalean green algae // J Phycol. – 1992. – 28. N 3. – P. 375-380.

- Ling H.U., Tyler P.A. The process and morphology of conjugation in *Desmides*. especially the genus *Pleurotaenium* // Brit. Phycol. J. – 1972. – 7, N 1. – P. 65-79
- Ling H.U., Tyler P.A. Meiosis, polyploidy and taxonomy of the *Pleurotaenium mamillatum* complex (*Desmidiaceae*) // Ibid. – 1976. – 11 – P. 315-330.
- Linnaei C. Species plantarum. – Stockholm: Laurenti Salvii, 1753. – Vol. 1, 2. – 1257 p.
- Littler D.S., Littler M.M. Systematics of *Avrainvillea* (*Bryopsidales*, *Chlorophyta*) in the tropical western Atlantic // Phycologia. – 1992. – 31. – P. 375-418.
- Maggs C.A., Douglas S.E. Fenety J., Bird C.J. A molecular and morphological analysis of the *Gymnogondrus devoniensis* (*Rhodophyta*) complex in the North Atlantic // J Phycol. – 1992. – 28 – P. 214-232.
- Manhart J.R., McCourt R.M. Molecular data and species concepts in the algae // J Phycol. – 1992. – 28 – P. 730-737.
- Mann D.G. Gamudemes and genodemes in diatoms: the biological species concept in action // Phycologist. – 1995. – 40 – P. 24-25.
- Mann D.G. The species concept in diatoms // Ibid. – 1999. – 38, N 6. – P. 437-495.
- Mayr E. Animal species and evolution. – Cambridge: Harward Univ. Pres., 1963. – 212 p
- McCourt R.M., Hoshaw R.W. Noncorrespondence of breeding groups morphology and monophyletic groups in *Spirogyra* (*Zygnematacea*: *Chlorophyta*) and the applications of species concepts // System. Biol. – 1990. – 15. – P. 69-78.
- Millardet M.A. Dela germination des Zygosporos dans les genres *Closterium* et *Staurastrum* et sur un genre nouveau d'Algues Chlorosporees // Mem. Soc. Sci. Nat – 1870. – 6. – P. 37-50.
- Mrozinska T. A preliminary investigation of the taxonomical classification of the genus *Oedogonium* Link (*Oedogomales*) based on the phylogenetic relationship // Arch. Protist. – 1991. – 139. – P. 85-101.
- Mrozinska T. A preliminary investigation of the taxonomical classification of the genus *Bulbochaete* Agardh (*Oedogoniales*. *Chlorophyta*) based on phylogenetic relationship // Ibid. – 1993. – 143. – P. 113-123.
- Necchi O. Jr., Zucchi M.R. Systematics and distribution of freshwater *Audoinella* (*Acrochaetiaceae*. *Rhodophyta*) in Brasil // Europ J. Phycol – 1995. – 30. – P. 209-218.
- Nelson G. Species and taxa: systematics and evolution / Speciation and Consequemes. – Sunderland (Massachusetts): Sinauer Assoc., 1989 – P. 60-84.
- Phillipe H., Adoute A How far we the molecular phylogeny of protist? // Verh Deutsch. Zool. Ges. – 1996. – 89. – P. 49-62.
- Phillipe H., Adoute A. The molecular phylogeny of eucaryota: solid facta and unicertaites // The evolutionary relationships among Protozoa. – London: Kluwer, 1998. – P. 25-52.

- Playfair G.L.* Growth, development and life history in the *Desmidiaceae* Austral // Assoc. Adv. Sci. – 1912. – 13. – P 19-28.
- Playfair G.L.* Polymorphism and life-history in the *Desmidiaceae* // Proc. Soc. New S. Wales. – 1910. – 33, pt. 2. – P 459-495.
- Preisig H.R., Hibbert D* Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas (Chrysophyceae)* and related genera. 2 // Nordic J. Bot. – 1982. – 2.– P. 601-638.
- Prescott G.W.* History of phycology / Manual of Phycology: An Introduction to the Algae and their Biology. – Massachusetts: Chron. Bot., 1951. – P. 1-11.
- Pringsheim E.G.* Phycology in the field and in the laboratory // J. Phycol. – 1967. – 3. – P. 93-95.
- Ralfs J.* The British *Desmidiaceae*. – London: Reeve, Benham a. Reeve, 1848. – 261 p.
- Ray D.* Historia plantarum. T. 1-3. – Londoni, 1686-1704.
- Ruzicka J.* Zur Variabilität der infraspezifischen taxa der *Desmidiaceen (Cosmarium laeve* Rabh. f. *majus* Borge) // Arch. Protistenk. – 1966. – 109 – S. 125-128.
- Silva P.C.* A review of nomenclatural conservation in the algae from the point of view of the type method // Univ. California Publ. Bot. – 1952. – 25. – P. 241-324.
- Simons J., Beem A.P., Vriel P.J.R.* Morphology of the prostrate thallus of the *Stigeoclonium (Chlorophyceae, Chaetophorales)* and its taxonomic implications // Phycologia. – 1986. – 25. – P. 210-220.
- Starr R.C.* Sexual reproduction in certain species of *Cosmarium* // Arch. Protistenk. – 1959. – 104 – P. 155-164.
- Steinkdttter J. et al.* Bibeau and M. Melkonian. Prasitiophytes form independent lineages withing the *Chlorophyta* evidence from ribosomal RNA sequence comparisons // J. Phycol. – 1994. – 30.– P. 340-345.
- Steussy T.F.* Plant taxonomy. The systematic evaluation of comparative data. – New York: Columbia Univ. Press, 1990. – 548 p.
- Telling E.* On the variation of *Micrasterias mahabuleshwariensis* f. *wallichii* // Bot. Notis. – 1956. – 109, N 2. – P. 260.
- Trainor F.R.* The format for a *Scenedesmus* monograph // Algol. Stud. – 1991. – 61. – P. 47-53.
- Tramor F.R., Egan P.F.* Discovering the various ecomorphs of *Scenedesmus* // Arch. Protistenk. – 1991. – 139. – P. 125-132.
- Tsarenko P., Hegewald E., Braband A.* Scenedesmus-like algae of Ukraine 1. Diversity of taxa from water bodies in Volin Polissia // Algol. Stud. – 2005. – 118. – P. I -45.

- Tsarenko, P.M., Hegewald E* Variability of *Scenedesmus intermedius* Chod. (*Chlorococcales. Chlorophyta*) in culture // Intern. J. Algae. – 1999. – 1, N I. – P. 19-35.
- Turner WB.* Algae aquae dulcis Indiae orientalis // K. Sv. Vet. Akad- 1892 – 25. – P. 1-187.
- Vidyavati. Nizam J.* Conjugation studies in *Euastrum spinulosum* Delp. var. *duplominor* W. et G.S. Wests // Phycos – 1970.– 9, N2.– P. 139-147.
- Vis ML., Sheath R.G., Entwistle T.J.* Morphometric analysis of *Batrachospermum* section *Batrachospermum* (*Batrachospermatales, Rhodophyta*) type specimens // Europ. J. Phycol. – 1995. – 30. – P. 35-56.
- West W., West G.S., Carter N.* The British *Desmidiaceae*. – London. 1923. – Vol. 5. – 300 p.
- West W., West G.S.* The British *Desmidiaceae*. – London: Roy. Soc., 1904. – Vol. 1. – 224 p.; 1905 – Vol. 2. – 200 p.; 1908. – Vol. 3. – 274 p.; 1912. – Vol. 4. – 191 p.
- Wiley E.O., Siegel-Causey. Brooks D.R., Funk I.A.* The compleat cladists. A primer of phylogenetic procedures // Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Spec. publ. – 1991. – N 19. – P. 1-12.
- Williams D.M.* Morphology taxonomy and inter-relationships of the ribbed araphid diatoms from the genera *Diatoma* and *Meridion* (*Diatomaceae. Bacillariophyta*) // Bibl. Diatom. – 1985. – 8. – P. 1-228.
- Williams D.M.* Diatom nomenclature and the future of taxonomic databasing studies // Beih. Nova Hedw. – 1993. – 106. – P 21-31.
- Wilmotte A., Golubic S.* Morphological and genetic criteria in the taxonomy of *Cyanophyta / Cyanobacteria* // Algal. Stud. – 1991 – 64. – P. 1-24.

**Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Место и значение *Charales* в системе органического мира // Альгология. – 2009. – 19, №2. – С. 117-134.**

Обсуждена эволюция взглядов на место и значение харовых водорослей (*Charales*) в системе органического мира. Рассмотрены классификация, соотношение с другими группами водорослей и наземными растениями, значение молекулярно-генетических исследований для установления роли харовых водорослей в происхождении наземных растений.

*Ключевые слова:* *Charales*, харофиты, классификация, эволюция, происхождение.

### **Введение**

В связи с подготовкой флоры харовых<sup>1</sup> водорослей (*Charales*) Украины («Флора водорослей України. Харові водорості») возникла необходимость обсудить ряд вопросов, касающихся данной группы водорослей в свете радикальных изменений взглядов фикологов на ее роль и значение в системе органического мира. Целью данной работы было подведение итогов современной концепции *Charales* в свете новых представлений о филогении и эволюции этой группы водорослей.

Длительное время (почти до второй половины XX в.) харовые водоросли благодаря необычным и относительно сложно организованным вегетативным и репродуктивным органам рассматривались как отдельная фила (отдел) водорослей (*Charophyta*) или как класс *Charophyceae* в отделе зеленых водорослей (*Chlorophyta*) (Migula, 1897; Pascher, 1931; Fritsch, 1935; Chadeaud, 1960; Голлербах, 1977; и др.). В 80-е годы XX в. концепция природной группы зеленых водорослей претерпела изменения.

В современном понимании *Charales* входит в класс *Charophyceae* (sensu Mattox, Stewart, 1984), к которому отнесены также несколько сравнительно более просто организованных групп «зеленых» водорослей, объединенных на основании ультраструктурных и молекулярно-генетических данных, а именно: *Chaetosphaeriales*, *Chlorokybales*, *Klebsormidiales*, *Zygnematales*, *Coleochaetales* и *Desmidiiales* (Mattox, Stewart, 1984; McCourt, 1995; Chapman et al., 1998; Lemieux et al., 2000; Turmel et al., 2000; McCourt et al., 2004; Adl et al., 2005; Lemieux et al., 2007).

По сравнению с хлорофитной линией эволюции, включающей большинство видов традиционного отдела *Chlorophyta* (сотни родов и более 10000 видов), стрептофитная (харофитная) линия содержит относительно немного существующих зеленых водорослей (около 65 родов и несколько тысяч видов), которые совместно с почти полумиллионом видов наземных растений (эмбриофитов) составляют отдел *Streptophyta* (sensu Bremer et al., 1987) или *Charophyta* (sensu Lewis, McCourt, 2004). К стрептофитным водорослям, кроме общепризнанных представителей харовых и некоторых «зеленых» нитчатых,

---

<sup>1</sup> Здесь и далее под названием «харовые» подразумевается порядок *Charales*.



отнесены также одноклеточные жгутиковые (*Mesostigma viride* Lauterborn), которые рассматриваются в ранге класса *Mesostigmatophyceae* как базовая форма для *Streptophyta* или занимают место в основе расщепления *Chlorophyta* и *Streptophyta* (Turmel et al., 2003). Кроме того, молекулярно-генетические исследования показали, что класс *Zygnematomphyceae* является монофилетической группой в составе стрептофитовых водорослей и хорошо отграничен от них фенотипическими и генетическими синапоморфиями (Gontcharov et al., 2001, 2002 a, b; Гончаров, 2005).

Харофитные водоросли (*Charophyceae*) совместно с эмбриофитами (sensu Lewis, McCourt, 2004) представляют собой монофилетическую линию эволюции зеленых растений. Их объединяют уникальные признаки, которые не обнаружены у зеленых водорослей хлорофитной линии эволюции. Наземные растения и харофитные водоросли, по-видимому, произошли от общего предка. Молекулярно-генетические исследования последних лет представляют *Charales* в качестве сестринской группы к т.н. “высшим растениям” – эмбриофитам (Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; Lemieux et al., 2007; Qiu, 2008).

#### **Краткая характеристика *Charales* (sensu Голлербах, 1977)**

Харовые водоросли или лучицы (англ. stonewort) представляют собой совершенно своеобразные, крупные растения, резко отличающиеся от всех остальных водорослей. Они напоминают некоторые наземные растения, такие, например, как хвощ или роголистник, однако это сходство чисто внешнее. Тело харовых водорослей представляет собой настоящее многоклеточное слоевище, очень сложно и своеобразно устроенное. Внешний вид их слоевищ является самым характерным отличительным признаком этих растений. Они имеют вид кустистоветвящихся нитевидных или стеблевидных зеленых побегов членисто-мутовчатого строения, укореняющихся на дне водоемов с помощью тонких бесцветных ризоидов. Большого своеобразия достигает у харовых водорослей строение органов полового размножения, образующихся на «листьях» на вершине узлов. Женский орган – оогоний и мужской – антеридий, оба многоклеточные, развиваются у большинства видов на одном растении (однодомные), но известны и двудомные виды. Оогонии состоят из яйцеклетки и наружного ее покрова, стенки которого образованы пятью узкими клетками. Снизу оогоний имеет одноклеточную ножку, а сверху – коронку из пяти или десяти коротких клеточек. Антеридии шаровидные, состоят из восьми плоских, скрепленных краями клеток с отходящими внутрь отростками, на которых сложным путем образуется множество мужских половых клеток. По строению половых органов харовые не имеют аналогов среди других групп растений.

Харовые водоросли широко распространены в пресноводных прудах и озерах, особенно с жесткой известковой водой, некоторые из них живут в морских заливах и солоноватых континентальных водоемах, есть также виды, которые живут только в солоноватой воде, соленость которой не превышает две трети солености морской воды. В типично морских условиях харовые не встречаются.

Географическое распространение харовых водорослей отличается значительным своеобразием. Они распространены по всему земному шару, в водоемах всех континентов и на множестве островов, кроме Антарктиды. Будучи преимущественно равнинными растениями, харовые водоросли нередко весьма обильны в водоемах предгорий и даже в горах. Это очень древние растения. Фоссифи-лизированные оогонии и ооспоры харофитов, получившие название «гиригониты», находят сейчас при бурении земных недр. Первые остатки ископаемых харофитов известны с силурийских пластов мезозойской эры, а хорошо сохранившиеся остатки их в большом количестве были уже в девоне. Они встречаются в геологических слоях палеозойской эры, начиная от верхнего силура палеозоя до антропогена на протяжении примерно 420 млн лет. Их развитие характеризовалось этапами активного расцвета (девонский, раннетриасовый, позднеюрский меловый, эоценовый периоды) и более спокойного развития (Кянсен-Ромашкина, 1981). Максимальное развитие и разнообразие харовых водорослей отмечено в девонском периоде. В конце палеозоя произошло полное вымирание представителей двух ископаемых порядков и дальнейшая эволюция в мезозое и кайнозое отмечалась только для видов *Charales*. Наиболее интенсивное родообразование харовых и их расцвет происходил в позднеюрско-меловом периоде. Доминирующее положение сем. *Characeae* отмечено на рубеже мезозоя и кайнозоя (Сайдаковский, Шайкин, 1976).

В результате изучения ископаемых образцов из разных стран мира описано около 600 видов харовых водорослей (Сайдаковский, 1993). Современные харовые представлены 1 порядком, 1 (3) семейством, 6 родами и 300 (440) видами (Голлербах, 1977). Таким образом, современные харовые водоросли (*Charales*), согласно данным палеонтологических исследований, являются остатками когда-то довольно разнообразной процветающей группы растений (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2004).

### **Эволюция взглядов на систематику и классификацию харовых водорослей**

Харовые водоросли, будучи макрофитами, были известны очень давно. Например, Дж. Рей (Ray, 1686-1704) в своем труде «История растений» выделял большую группу «несовершенных» растений, куда относил водоросли, грибы, мхи и папоротники. В долиннеевский период их принимали за «высшие» растения и нередко относили к роду

*Equisetum*. В качестве самостоятельной группы они были впервые обособлены под названием *Chara* лишь в 1719 г. французским ботаником Вайяном (Vaillant) (цит. по Голлербах, 1983). Это название было сохранено Линнеем в качестве родового названия в «Species plantarum» (Linne, 1753). К этому роду Линней присоединил 4 вида *Chara*, который рассматривал как особый подвид водорослей. В ботанических трудах по классификации растений харовые водоросли занимали разные места, иногда и среди «высших» растений, особенно в XVIII в. Первым, кто закрепил положение харовых среди водорослей, был К. Агард (Agardh, 1824). В своем труде «Systema algarum» он указал 12 видов харовых, среди которых выделил новый род *Nitella*. Подлинно научная разработка харовых водорослей осуществлена А. Брауном в период с 1834 по 1882 гг. (Braun, Nordstedt, 1882).

Со второй половины XIX в. харовые рассматривались как естественная составная часть зеленых водорослей, обычно в ранге семейства. По мере накопления знаний о водорослях ботаники пришли к убеждению, что термин «водоросли» является сборным понятием и объединяет несколько самостоятельных ветвей филогенеза. Относительно положения харовых водорослей в классификационных схемах принимались самые различные решения. Хотя большинство альгологов поддерживает мнение о принадлежности всех харовых водорослей к одному естественному подразделению, представления об их положении и ранге в общей классификации водорослей расходятся до сих пор. Одни альгологии рассматривали эту группу как монотипный порядок или класс в отделе *Chlorophyta*, другие – как особую ветвь растительного мира, выделяя в отдел *Charophyta*.

Впервые название *Charophyta* применил известный харолог К. Мигула (Migula, 1897). Он считал, что харовые водоросли являются промежуточной группой между *Thallophyta* и мохообразными (*Bryophyta*). В известной сводке о британских харофитах также было использовано название *Charophyta* как особого отдела водорослей (Groves, Bullock-Webster, 1920, 1924). А. Энглер (Engler, 1912) также относил харовые водоросли к отделу *Charophyta*, включив в него только *Charales*. Немецкий фиколаг А. Пашер (Pascher, 1931) в предложенной им системе органического мира выделял отдел *Charophyta*, который отнесен к подцарству *Plantae euplastideae*. Ф. Фрич (Fritsch, 1935) включает харовые водоросли в состав класса *Chlorophyceae (Isocontae)*, разделяя все известные водоросли на классы. М. Шадефо (Chadefaud, 1960) считал, что все эвкариотные водоросли нужно разделить на три крупных отдела, среди которых установленный им отдел *Chlorophycophyta* включал три класса: *Zygophyceae*, *Euchlorophyceae* и *Charophyceae*. Последний класс рассматривался им в том же объеме, что и *Charophyta* в системе А. Пашера.

Б. Фотт (Fott, 1965), как и М. Шадефо, разделил автотрофные эвкарियोты на три отдела, один из которых (*Chlorophyta*) включал все зеленые растения от водорослей до покрытосеменных, с девятью классами, из которых три принадлежали водорослям: *Chlorophyceae*, *Conjugatophyceae* и *Charophyceae*. Д.К. Зеров (1972), исходя из имеющихся на то время данных о строении клетки и жгутикового аппарата, способах размножения и биохимических особенностях растительных организмов, обосновал десять основных стволов эволюции – филл, которые в классификационной схеме рассматривал как отделы. Он включил в десятый отдел *Chlorophyta* талломные и сосудистые листостебельные растения. Зеленые растения он выделил как подотдел *Chlorophycophytina* в составе отдела зеленых растений – *Chlorophyta*. Харовые водоросли в ранге порядка *Charales* Д.К. Зеров отнес к классу *Euchlorophyceae*, подклассу *Charophycidae*. Эта группа рассматривалась им в том же объеме, как у предыдущих авторов. Известный харолог М.М. Голлербах представлял указанную группу водорослей как отдел *Charophyta* (Голлербах, 1977; Голлербах, Красавина, 1983; Голлербах, Паламарь-Мордвинцева, 1991), подчеркивая принципиальную однородность строения вегетативных и генеративных органов во всех родах современных харофитов, уникальные черты их организации, древность происхождения, исключительное своеобразие их экологии и географического распространения. М.М. Голлербах рассматривал харовые водоросли как совершенно особую ветвь растительного мира, составляющую самостоятельный отдел *Charophyta*, предполагая, что все современные (и некоторые ископаемые) виды харовых достаточно монотипные, чтобы быть объединенными в один класс *Charophyceae* и составлять в нем один порядок *Charales*. Исходя из достаточно обоснованных на то время филогенетических представлений об общем исходном предке (Голлербах, Красавина, 1983), М.М. Голлербах считал, что харовые прошли три самостоятельные линии эволюционного развития, дошедшие до современной эпохи и заслуживающие ранга семейства. Он предложил систему харовых водорослей, где в отдел *Charophyta* включил один класс *Charophyceae*, с одним порядком *Charales*, который разделен на три семейства: *Nitellaceae*, *Nitellopsidaceae* и *Characeae*. В эволюционном отношении харовые водоросли рассматривались как тупиковая ветвь эволюции, рано отделившаяся от общего ствола зеленых растений (Петров, 1977).

Многие европейские и американские фиконологи, молекулярные биологи в своих исследованиях харовых водорослей чаще ссылаются на монографию Р.Д. Вуда и К. Имахори (Wood, Imahory 1965), в которой авторы возвращаются к трактовке этих водорослей как класса *Charophyceae* в отделе *Chlorophyta*.

Во второй половине XX в. систематика зеленых водорослей (*Chlorophyta*) подвергалась кардинальным изменениям как в содержании, так и в теории. Интенсивные ультраструктурные исследования зеленых водорослей внесли фундаментальные изменения в таксономию этих организмов. В течение почти 30 лет проводились сравнительные целенаправленные исследования митоза и цитокинеза, а также двигательного аппарата клетки (Mattox, Stewart, 1975). Жгутиковый аппарат клетки с его базальным телом и системой жгутиковых корней были тщательно исследованы у большого числа представителей зеленых водорослей. Эти исследования, в которых использовались электронно-микроскопические и биохимические методы, легли в основу новых идей о классификации зеленых водорослей (Mattox, Stewart, 1984). Кроме того, был сделан вывод об анцестральных формах *Chlorophyta* (Mattox, Stewart, 1977). Авторы предположили, что предками зеленых водорослей были покрытые чешуйками жгутиковые формы, напоминающие современных представителей *Prasinophyceae*.

На основании ультраструктурной организации жгутикового аппарата клетки, тонкого строения монадных форм и подвижных стадий (Stewart, Mattox, 1978), особенностей митоза и цитокинеза (Stewart, Mattox, 1975) была произведена реклассификация зеленых водорослей (Mattox, Stewart, 1984). Отдел *Chlorophyta* был разделен на пять классов (Mattox, Stewart, 1984, p. 41-43, pl. 1). Обсуждаемая нами группа *Charales* была отнесена к классу *Charophyceae* на уровне порядка вместе с порядками *Chlorokybales*, *Zygnematales*, *Klebsormidiales* и *Coleohaetales*. *Charophyceae* в понимании К. Меттокса и К. Стюарта характеризуются следующими общими признаками: 1) образованием кольцевой борозды при делении клеток с сохранением веретена деления, или клеточной пластины (фрагмопласта), 2) унилатеральной системой корневых жгутиков с многослойной структурой, 3) отсутствием ризопласта, 4) наличием субмикроскопических чешуек, покрывающих монадные клетки.

По указанным признакам класс *Charophyceae* наиболее близок к наземным растениям. Эти признаки обнаружены у эмбриофитов и отсутствуют у других зеленых водорослей. Раньше К. Стюарт, К. Меттокс (Stewart, Mattox, 1975), а также другие исследователи (Pickett-Heaps, Marchant, 1972; Pickett-Heaps, 1975) рассматривали эту группу водорослей в качестве одной из двух дивергентных линий эволюции зеленых водорослей. В их работах высказано важное заключение о том, что все существующие ныне зеленые водоросли совместно с наземными растениями являются прямыми потомками одних предков (Pickett-Heaps, 1969; Pickett-Heaps, Marchant, 1972). Класс *Charophyceae* рассматривается как прогрессивная линия эволюции зеленых растений.

Работы К. Меттокса и К. Стюарта, а также другие работы второй половины XX века, несомненно, привели к значительному прогрессу в систематике зеленых водорослей, радикально изменив классификацию, основой которой были морфологические признаки, на классификацию, основанную на эволюционно консервативной ультраструктуре. Классификация указанных авторов была признана большинством фикоологов мира и стала отправной ступенью для молекулярных исследований филогенетических отношений в мире растений. В результате применения методов молекулярной систематики были переоценены гипотезы, сформулированные на основании результатов ультраструктурных исследований, и предложены новые гипотезы, объясняющие филогенетические связи в растительном мире.

### **Концепция *Charales* в свете молекулярно-филогенетических исследований зеленых водорослей**

Молекулярно-филогенетические исследования зеленых водорослей привели к большому прогрессу не только в решении вопросов филогении зеленых растений, но также в разработке их систематики и классификации. Значение молекулярных исследований в решении этих аспектов обсуждено в ряде обзорных работ последних десятилетий (Bremer et al., 1987; Mishler et al., 1994; Friedl, 1997; Chapman et al., 1998; Karol et al., 2001; Масюк, Костиков, 2002 а, б; Chapman, Waters, 2002; Turmel et al., 2002; Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; Lemieux et al., 2007; Qiu, 2008).

Молекулярные исследования зеленых водорослей, а также исследования в этом отношении эмбриофитов, расширили представления о происхождении и эволюции пластид (срвн., Масюк, Костиков, 2002). В результате сделано предположение, что линия зеленых водорослей (эвкариоты, содержащие первичные зеленые пластиды) возникла более 1500 млн лет назад (Yoon et al., 2004), а расхождение их с наземными растениями произошло около 700 млн л.н. (Heckman et al., 2001) или, более вероятно, – 425-490 млн л.н. (Bhattacharya et al., 1996; Sanderson, 2003). Установлено (Karol et al., 2001), что рибосомальная РНК и многие гены пластид являются гомологами у высших растений и *Chlorophyta* s.l.

Многие крупномасштабные ультраструктурно обоснованные гипотезы о филогении зеленых растений были подтверждены молекулярными данными. Однако некоторые связи, обнаруженные в результате молекулярных исследований, не были обнаружены или предсказаны ультраструктурными исследованиями, что свидетельствует о важности молекулярно-генетических исследований в решении проблем филогении зеленых растений.

Недавно на основании анализа обширных литературных источников и собственных молекулярно-филогенетических исследований американские ученые предложили новую, названную ими «рабочую», классификацию зеленых водорослей и наземных растений (Lewis, McCourt, 2004, p. 1541, tabl. 2). В своей классификации L. Lewis и R. McCourt разделили царство *Chlorobionta* на 2 отдела: *Chlorophyta* (зеленые водоросли sensu stricto) и *Charophyta* (харофитные водоросли + эмбриофиты). Порядок *Charales* отнесен к отделу *Charophyta*, подотделу *Streptophytina* и классу *Charophyceae*. Объем порядка *Charales* не изменился. К подотделу *Streptophytina*, наравне с *Charophyceae*, отнесена большая группа высокоорганизованных зеленых автотрофов, которая рассматривается как наземные растения – *Embryophyceae*. Точка зрения указанных авторов относительно харовых водорослей осталась неизменной в обобщенной новой классификации эукариот (Adl et al., 2005).

Кроме того, эти ученые (Lewis, McCourt, 2004) пришли к заключению, что молекулярные данные дают дополнительные, весьма важные сведения для определения классификационных связей зеленых водорослей. В частности, молекулярные данные прояснили взаимоотношения в группе зеленых водорослей и подтвердили включение рода *Mesostigma* (*Mesostigmatophyceae*) в стрепто-фитную линию эволюции, а также позволили предположить, что этот род является сестринским таксоном для всех зеленых водорослей и наземных растений.

Предположение этих ученых о включении *Mesostigma* в стрептофитную линию эволюции подтверждено новыми фундаментальными исследованиями (Lemieux et al., 2007), которые установили единство клады *Mesostigma viride* и *Chlorokybus atmophyticus*, представляющую глубокую ветвь *Streptophyta*, определенную в результате мультигенного анализа (Lemieux et al., 2007, figs. 2 A и 6 A). Lewis и McCourt (2004) также отметили много существенных отличий между молекулярно- и ультраструктурно-обоснованными классификациями. Так, например, только два из пяти классов, предложенных на основании ультраструктурных данных (Mattox, Stewart, 1984), подтверждены молекулярными данными. Это классы *Chlorophyceae* и *Ulvophyceae*. *Prasinophyceae* и *Charophyceae* получили повторно тот же ранг (т.е. были реклассифицированы) (см. выше). Молекулярные данные стали также важным аргументом в определении ранга и места группы *Charales* в качестве сестринской группы к бриофитам (рис. 1).

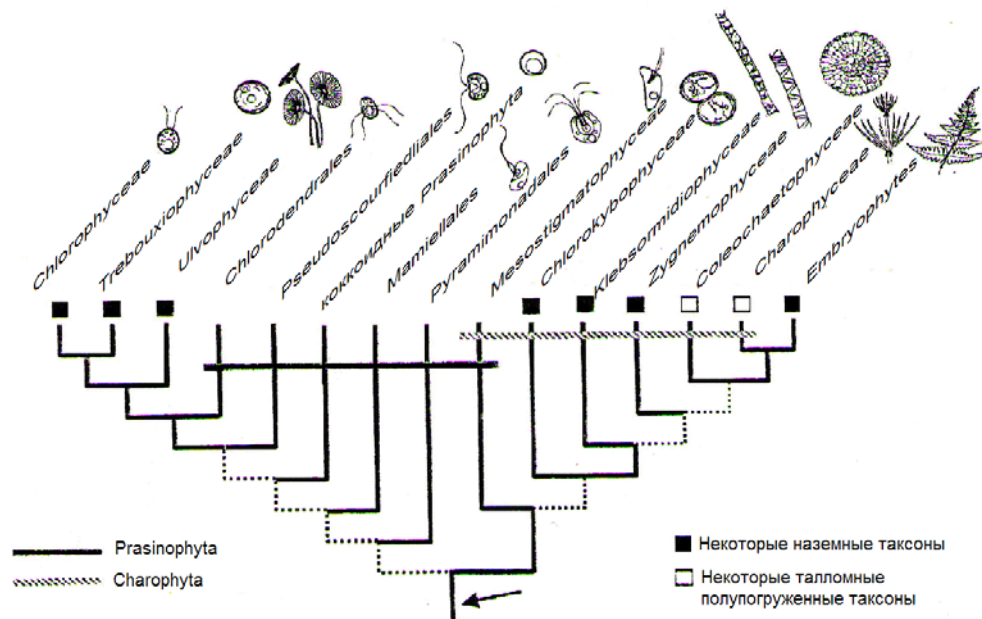


Рис. 1. Обобщенные данные о филогенетических связях у основных линий «зеленых» водорослей, установленных на основании анализов нуклеотидных последовательностей ДНК (4 генов: двух пластидных – *rbcL*, *atpB*, одного митохондриального – *nad5* и ядерного – 18S рДНК). Ветви древа (пунктирная линия) показывают соотношения, которые слабо поддерживаются молекулярными данными. Пунктирные линии внутри харофитных водорослей обозначают недостаточно выясненный участок, основанный на данных Karol et al. (2001). Стрелка внизу древа указывает возможное место *Mesostigma* (Lemieux et al., 2000; Turmel et al., 2000). Квадраты на концах ветвей показывают линии, содержащие некоторые почвенные таксоны (темные квадраты) или таксоны, которые возникли от них (светлые квадраты). Отсутствие квадратов означает, что все таксоны в группе являются водными<sup>2</sup> организмами (согласно Lewis, McCourt, 2004).

### Эволюция и филогенетические связи зеленых водорослей

Согласно обобщенным молекулярно-филогенетическим исследованиям многих авторов (Lewis, McCourt, 2004; Lemieux et al., 2007; Qiu, 2008), эволюция зеленых водорослей происходила в двух направлениях. На кладограмме (см. рис. 1) это отражено двумя большими линиями. Одна линия составляет кладу хлоро-фитов, которая включает большинство таксонов, традиционно называемых зелеными водорослями – *Chlorophyta*. Внутри хлорофитной клады отмечены три хорошо поддерживаемые группы: *Chlorophyceae*, *Trebouxiophyceae* и *Ulvophyceae*.

Другая линия – харофитная кладка включает меньшее число таксонов зеленых водорослей, которые обитают в пресных водах, некоторые в солоноватых, несколько групп живут в почве или на почве и в других воздушных местообитаниях. Они принадлежат к классу *Charophyceae*, которые вместе с наземными растениями (эмбриофиты) формируют зеленую линию растений – *Streptophyta* (Bremer et al., 1987). В

<sup>2</sup> Показана способность к образованию опорных нитей *Chara cf. globularis* Thuill. в воздушной среде в условиях почвенной культуры (Костиков, Тищенко, 2008).



отличие от большого разнообразия наземных растений, только несколько тысяч видов харофициевых водорослей живут в настоящее время. В современном представлении к классу *Charophyceae* принадлежат шесть монофилетических групп *Charophyceae* (Lemieux et al., 2007): 1) *Mesostigmatales*, представленную *Mesostigma viride* Lauterborn (чешуйчатая двужгутиковая одноклеточная водоросль), которая длительное время относилась к *Prasinophyceae* (раннедивергирующей линии *Chlorophyta*) (Melkonian, 1990); 2) *Chlorokybales*, представленную до сих пор единственным видом *Chlorokybus atmophyticus* Geitler; 3) *Klebsormidiales* (3 рода, 45 видов); 4) *Zygnematales* (~ 50 родов, ~ 6000 видов); 5) *Coleochaetales* (3 рода, 20 видов) и 6) *Charales* (6 родов, ~ 450-600 видов или 81 вид) (Wood, Imahori, 1965). Харофитная клада заканчивается группой наземных растений (сравн. рис. 1).

Номенклатурно группа харофитов показывает свое постоянство, изменяя только таксономический ранг. К. Меттокс и К. Стюарт отнесли водоросли этой группы к классу *Charophyceae*, включив в нее кроме традиционного *Charales* и перечисленные выше пять порядков (кроме *Mesostigmatales*) (Mattox, Stewart, 1984). Этот таксономический ряд, без включения в отмеченный класс наземных растений, является парафилетическим. Бремер с соавт. (Bremer et al., 1987) для указанной группы зеленых водорослей, с включением наземных растений, в ранге отдела использовал название *Streptophyta*, хотя К. Джеффри (Jeffrey, 1982) рассматривал его более ограничено, включив в *Streptophyta* только харовые водоросли (*Charales*) и эмбриофиты (архегониатные высшие растения). Л. Люис и Р. Маккоурт (Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004) называют указанные водоросли «харофитными зелеными водорослями» («Charophycean green algae») и харофитной линией («Charophycean lineage»). Последний термин подразумевает харофитные водоросли совместно с наземными растениями.

Третья группа таксонов (см. рис. 1) состоит из *Prasinophyceae*, кажущихся «примитивными» одноклеточными организмами из неясными родственными связями. Предположительно эти таксоны являются вероятными представителями одной или двух важных клад, которые указывают на, возможно, другие, рано отделившиеся от основного ствола зеленые растения (Fawly et al., 2000). К этой группе водорослей принадлежат, по видимому, *Loxophyceae*, *Micromonadophyceae*, *Chlorodendrophyceae*, последний из которых сформирован на основе порядка *Chloro-dendrales* (Масюк, 2006).

Кроме того, из этой группы описан новый класс *Mesostigmatophyceae* (Marin, Melkonian, 1999) с включением в него родов *Mesostigma* и *Chaetosphaeridium*, который рассматривается как новая монофилетическая линия среди *Streptophyta*. Филогенетические связи между этим классом и другими стрептофитовыми водорослями

остались нерешенными по результатам анализа нуклеотидных последовательностей малых субчастиц рРНК (Marin, Melkonian, 1999). Авторы ввели термин «стрептофитная» линия эволюции, рассматривая термин «харофитная линия эволюции» как синоним. Сестринские связи между *Chaetosphaeridium globosum* (Nordst.) Kleb. и *Coleochaetales* установлены исследованиями М. Тюрмеля с соавт. (Turmel et al., 2002), а монофилетичность отмечена для *Charales*, *Coleochaetales*, *Desmidiiales* и *Zygnematales*, в то время как сестринские связи наблюдались для *Desmidiiales* и *Zygnematales*. Несмотря на многочисленные исследования филогенетическая позиция рода *Mesostigma* как базальной клады зеленых водорослей и наземных растений остается дискуссионной (Lemieux et al., 2000; Turmel et al., 2002; Nedelcu et al., 2006). Данные молекулярно-филогенетических исследований иногда показывают неоднозначные результаты при сравнении пластидных и митохондриальных геномов, что приводит к конфликтующим гипотезам относительно предков зеленой группы растений (Nedelcu et al., 2006).

Молекулярные исследования (по результатам мультигенного изучения: ядерного – 18S рДНК, митохондриального – *nad5* и пластидных генов – *rbcL*, *atpB*) подтвердили монофилию группы *Streptophyta* и отдельных порядков *Charophyceae* (напр., *Charales*, *Desmidiiales*, *Mesostigmatales*, *Coleochaetales*) (Karol et al., 2001; Turmel et al., 2002; Гончаров, 2005; Lemieux et al., 2007).

### **Харовые водоросли (*Charales*) как один из возможных предков наземных растений**

Связь между зелеными водорослями и наземными растениями была очевидна для ботаников еще задолго до появления Дарвиновской теории эволюции и гипотез о филогенетических соотношениях растений (Smith, 1950; Prescott, 1951).

Реконструкция широкомасштабных филогенетических взаимоотношений зеленых растений (Mishler, Churchill, 1985; Graham, 1993) была очень важна для расшифровки значительных эволюционных событий: происхождения много-клеточности, разнообразия онтогенеза и завоевание суши. Подобно другим эпохальным эволюционным событиям, начало движения зеленых растений на сушу прошло незамеченным. Возможно, это были зеленые водоросли с относительно простой морфологией клеток, мелких размеров, которые не оставили ископаемых остатков. Это подтверждают современные находки в наземной среде зеленых водорослей. Они обитают на увлажняемых скалах, сырой земле, на листьях и коре деревьев и т.д. Однако разнообразие форм тела (одноклеточность или многоклеточность) и жизненных циклов развития (с одной или двумя свободноживущими

стадиями) у зеленых водорослей служат поводом для появления разных гипотез, согласно которым предков наземных растений следует искать среди разных таксонов водорослей.

Многие исследователи филогенетических связей зеленых водорослей и наземных растений поддерживают мнение о тесных соотношениях зеленых водорослей из харофитной линии с наземными растениями. Возникает вопрос, какие из харофитных (*Charophyceae*) водорослей являются предками наземных растений?

С необычным и относительно сложным талломом и репродуктивными органами *Charales sensu Bold & Wynne* (1985) рассматриваются как потенциальная группа водорослей, тесно связанная с наземными растениями (Graham, 1993). Эта гипотеза подтверждена ультраструктурными и некоторыми молекулярными данными, однако без высокой субстреп-поддержки (Brattacharya, Medlin, 1998; Karol et al., 2001; Turmel et al., 2002; Hall, Delwiche, 2007; Lemieux et al., 2007).

Исследования полного митохондриального генома *Chara vulgaris* L. (Turmel et al., 2003) отчетливо показали родство этой водоросли с наземными растениями, что подтверждает мнение К. Карол с соавт. (Karol et al., 2001) о монофилии *Charales* и наземных растений. Результаты анализа 23 протеин-сиквенсов также подтвердили монофилию *Chara* с наземными высшими растениями (Turmel et al., 2003).

Некоторые авторы предполагают, что *Coleochaete* Grèb. скорее, чем *Charales*, является сестринской группой наземных растений (Pickett-Heaps, 1979; Graham, 1982, 1983; Taylor, 1982; Graham, Wilcox, 1983, Michler, Churchill, 1985; Graham et al., 1991). Среди других признаков многоклеточность мужских гаметагониев и сохранение зиготы в гаметофите, также как и наличие структур, сходных с гаметофитом наземных растений, послужили аргументами для возможных тесных связей *Coleochaete* и эмбриофитов. Однако важным опровержением этого воззрения, является то, что только некоторые виды из рода *Coleochaete* (например, *Coleochaete orientalis*) обладают признаками, указанными выше (Bremer, 1985).

Кроме того, высказано также предположение о представителях *Zygnematoophyceae* в качестве возможных предков наземных растений. В подтверждение эволюционных связей *Zygnematoophyceae* с эмбриофитами проведены исследования по распространению ядерно-кодирующих малых субчастиц рРНК интронов I группы у этих водорослей. Установлено, что интроны данной группы унаследованы от общего предка в ядерно кодирующем регионе рРНК *Zygnematales* (Bhattacharya et al., 1994; Besendahl, Brattacharya, 1999). Поскольку первые представители *Zygnematales* зарегистрированы в середине девона, то 1506 интрон I группы мог быть стабильным компонентом малых субчастиц рРНК кодирующего региона у водорослей этого порядка 350-400 млн лет назад.

Ответ на вопрос, какие из харофитных водорослей являются непосредственными предками наземных растений, зависит от решения филогенетических связей внутри представителей харофитных водорослей. Недавние исследования филогенетических соотношений в этой группе водорослей (Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; Lemieaux et al. 2007; Qiu, 2008) показали, что *Mesostigma viride* в настоящее время рассматривается среди раннедивергентных одноклеточных организмов, тесно связанных с *Chlorokybus atmophyticus*. Они составляют базальную группу для всех других представителей стрептофитной линии эволюции, которая заканчивается наземными растениями, где *Charales* является сестринской группой к наземным растениям (рис. 2).

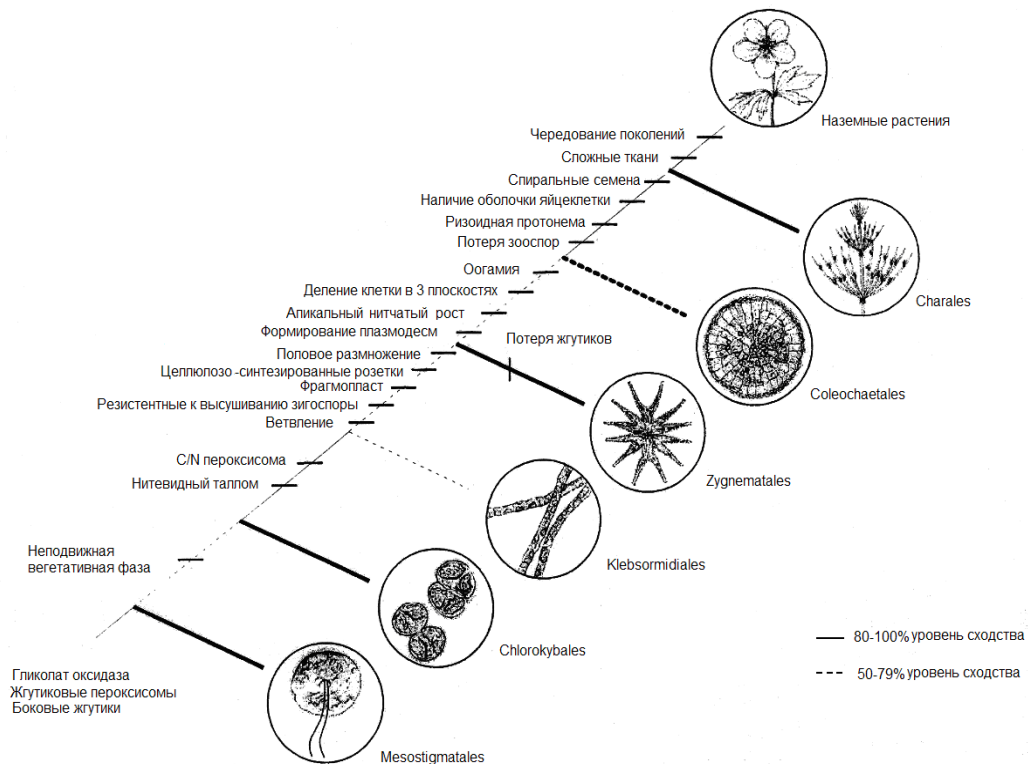


Рис. 2. Филогенетические связи харофитов и наземных растений, базирующиеся на молекулярно-генетических данных. Ствол дерева основан на данных двух пластидных генов (*rbcL* и *atpB*), митохондриального гена (*nad5*) и ядерного гена (18S или малых субъединиц рДНК). Представленная клада является сестринской к другим зеленым водорослям (*Chlorophyta sensu lato*). Лестничная форма дерева не предполагает непереносимое увеличение эволюционной сложности во времени этой линии. Маркировочные черточки на ветвях представляют гипотетические усложнения морфологических, биохимических и ультраструктурных признаков (согласно Karol et al., 2001)

### Филогенетические связи внутри *Charales*

Филогению существующих ныне родов сем. *Characeae* (отдела *Charo-phyta*) изучали Р. Маккоурт с соавт. (Mccourt et al., 1996 а), используя в молекулярных исследованиях пластидный ген *rbcL*. Авторы рассматривали несколько условных гипотез относительно родственных связей между существующими родами, предложенных на основе

кладограмм, побудованих по нуклеотидним послідовностям гена *rbcL* (рис. 3). Одна из двух триб сем. *Characeae*, предложенная Р. Вудом и Имахори (Wood, Imahori, 1965), а именно *Chareae*, состоящая из 4 родов (*Chara* L., *Lamprothamnium* J. Groves, *Nitellopsis* Hu, *Lychnothamnus* Rupr.), строго поддержана как монофилетическая группа (см. рис. 3), тогда как другая триба *Nitelleae*, состоящая из двух родов (*Nitella* C. Agardh, *Tolypella* (A. Braun) A. Braun), оказалась полифилетической. Последняя распадается на две клады. Одна клада с двумя видами рода *Tolypella* является сестринской группой относительно всего порядка *Charales*. Другая, представленная родом *Nitella*, является сестринской к кладе *Chareae*. Однако эти соотношения в большинстве случаев являются слабыми (сравн. рис. 3) на основании исследований гена *rbcL* внутри всего семейства *Characeae* и, возможно, будут изменены при дополнительных исследованиях этой группы растений.

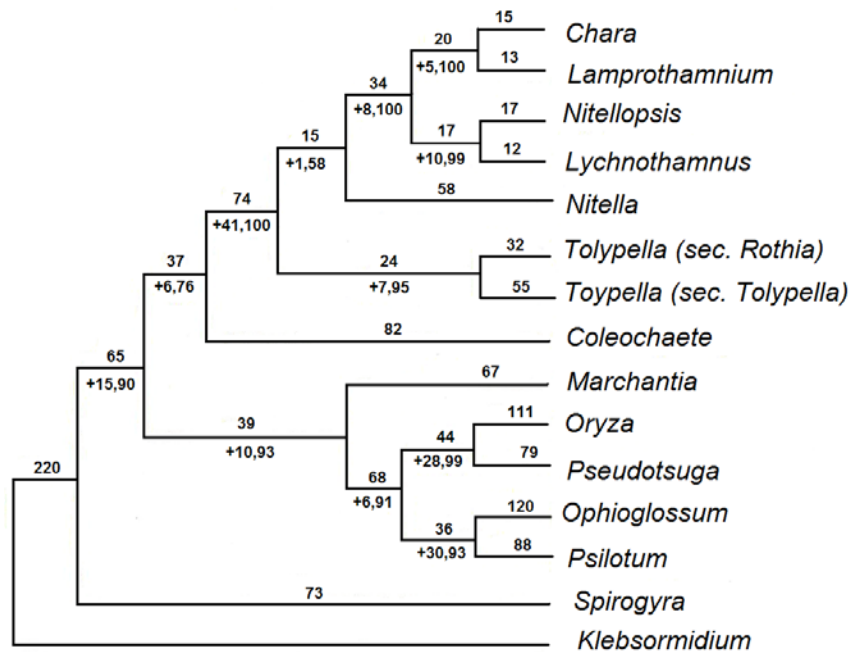


Рис. 3. Филогенетические связи родов *Charales* с другими представителями *Streptophyta*, основанные на результатах кладограмм, построенных по нуклеотидным последовательностям гена *rbcL* (McCourt et al., 1996 a)

Данные анализов пластидного гена *rbcL* в общем конгруэнтны с анализами морфологических признаков, хотя авторы допускают, что филогенетически информативных морфологических признаков недостаточно, чтобы обеспечить крепкую поддержку для морфологически обоснованного филогенетического дерева. Увеличение числа таксонов, внешних к *Charales*, с включением других “зеленых” водорослей стрептофитной линии, а также таксонов хлорофитной линии эволюции водорослей (Charman et al., 1998) (см. рис. 3), не изменили пока заключения о филогенетических связях внутри *Charales* (срвн. McCourt et al., 1996 a).

В филогенетических анализах, основанных на данных нуклеотидных последовательностей ядерного гена 18S рДНК (Chapman et al., 1998, fig. 18.11 и 18.12), *Charales* рассматривается как более продвинутая группа среди харофитных водорослей. Ископаемые остатки *Charales* более тесно связаны с бриофитами, которые первыми возникли в эволюции наземных растений, что можно заключить из топологий деревьев, основанных на последовательностях ядерного гена 18S рДНК (Chapman et al., 1998, fig. 18.11 и 18.12).

### Заключение

Харовые водоросли представляют собой отдельную хорошо очерченную группу древних зеленых растений стрептофитной линии эволюции. В современном понимании эта группа водорослей входит в класс *Charophyceae* (sensu Mattox, Stewart, 1984), к которому кроме *Charales* отнесен еще ряд сравнительно просто организованных групп водорослей (*Chlorokybales*, *Klebsormidiales*, *Coleochaetales*), объединенных на основании общих ультра-структурных признаков, что подтверждено молекулярно-генетическими исследованиями. Вместе с наземными растениями (эмбриофиты) эти водоросли объединены в отдел *Streptophyta* (sensu Bremer et al., 1987), монофилия которого подтверждена в настоящее время.

Согласно новейшим молекулярно-филогенетическим исследованиям и результатам мультигенного изучения: ядерного – 18S рДНК, митохондриального – *nad5* и пластидных генов – *rbcL*, *atpB* (Karol et al., 2001; Turmel et al., 2002; McCourt et al., 2004; Lewis, McCourt, 2004; Гончаров, 2005; Lemieux et al., 2007), а также результатам классических морфолого-ультраструктурных исследований, мы приняли следующую классификационную систему водорослей отдела *Streptophyta* (см. ниже):

### ОТДЕЛ *STREPTOPHYTA*

Класс *MESOSTIGMATOPHYCEAE* Marin et Melkonian

Порядок *MESOSTIGMATALES* Cavalier-Smith emend. Marin et Melkonian

Семейство: *Mesostigmataceae* Marin et Melkonian

Класс *ZYGNEMATOPHYCEAE* Round

Порядок *ZYGNEMATALES* Willi Krieg.

Семейства: *Mesotaeniaceae* Oltm., *Zygnemataceae* Kütz., *Mougeotiaceae* Black. et Tensl.,

*Spirogyraceae* Black. et Tensl.

Порядок *DESMIDIALES* (Menegh.) Pascher

Семейства: *Closteriaceae* Ehrenb. ex A. Pritch., *Gonatozygaceae* (Lütkem.) G.S. West et Fritsch,

*Peniaceae* Haeck., *Desmidiaceae* Ralfs

**Класс CHAROPHYCEAE** Mig. emend. Mattox et Stewart

**Порядок CHLOROKYBALES** Stewart et Mattox

**Семейство: Chlorokybaceae** Rogers, Stewart et Mattox

**Порядок KLEBSORMIDIALES** Stewart et Mattox

**Семейство: Klebsormidiaceae** Stewart et Mattox

**Порядок COLEOCHAETALES Chadeff.**

**Семейство: Coleochaetaceae** (Nägeli) Pringsh.

**Порядок CHAETOSPHAERIDALES** Martin et Melkonian

**Семейство: Chaetosphaeridiaceae** Bourr.

**Порядок CHARALES** Dumort.

**Семейство: Characeae** Gray

Харофитные зеленые водоросли вместе с эмбриофитами представляют собой монофилетическую линию эволюции. Базальную группу этого эволюционного ряда водорослей формируют *Mesostigmatales* и *Chlorokybales*, а самую продвинутую ветвь отражают *Charales*, которые выступают в качестве сестринской группы наземных растений (Lewis, McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; Lemieux et al., 2007; Qiu, 2008).

Несмотря на значительные успехи в изучении филогении харофитов, необходимы дальнейшие молекулярные исследования, в частности по определению их места среди зеленых растений. Основной преградой в решении этого вопроса остается неполнота сравнительных данных, полученных при изучении других растительных групп, вследствие использования в молекулярно-филогенетических исследованиях небольшого числа таксонов, а также данных по одному гену.

*G.M. Palamar-Mordvintseva, P.M. Tsarenko*

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,

2, Tereshchenkovskaya St., 01001 Kiev, Ukraine

#### THE PLACE AND IMPORTANCE OF CHARALES IN SYSTEM OF ORGANIC WORLD

The evolution of *Charales* including its origin and importance in the organic world are discussed. Classification, correlation with other groups of algae and terrestrial plants, importance of molecular and biological researches in establishing the role of *Charales* are presented also.

*Keywords:* Charales, charophytes, classification, evolution, origin.

- Голлербах М.М. Отдел харовые водоросли (Charophyta) // Жизнь растений. Т. 3. – М.: Просвещение, 1977. – С. 338-350.
- Голлербах М.М., Красавина Л.К. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 14. Харовые водоросли. – Л.: Наука, 1983. – 140 с.
- Голлербах М.М., Паламарь-Мордвинцева Г.М. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. IX. Харові водорості. – К.: Наук. думка, 1991. – 194 с.
- Гончаров А.А. Филогенетические связи представителей класса Zygnematorphyseae (Streptophyta): Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Владивосток, 2005. – 39 с.
- Зеров Д.К. Очерк филогении бессосудистых растений. – К.: Наук. думка, 1972. – 320 с.
- Костиков И.Ю., Тищенко О.В. Ортотропный рост талломов Chara cf. globularis Thuill. (Charophyceae) в воздушной среде в условиях почвенной культуры // Альгология. – 2008. – 18, № 4. – С. 357-365.
- Кянсен-Ромашкина Н.П. Палеоэкологические особенности меловых и палеогеновых харофитов // Всесоюз. палеоальг. совещ. (Киев, 17-19 нояб. 1981 г.): Тез. докл. – Киев: Наук. думка, 1981. – С. 99-100.
- Масюк Н.П. Chlorodendrophyceae class nov. (Chlorophyta, Viridiplantae) у флорі України. 1. Обсяг, філогенетичні зв'язки, систематичне положення // Укр. бот. журн. – 2006. – 63, № 5. – С. 601-614.
- Масюк Н.П., Костиков И.Ю. Современные взгляды на положение водорослей в системе органического мира // Альгология. – 2002. – 12, № 2. – С. 151-182
- Масюк Н.П., Костіков І.Ю. Водорості в системі органічного світу. – К.: Академперіодика, 2002. – 178 с.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Красный список водорослей Украины // Альгология. – 2004. – 14, № 4. – С. 399-412.
- Петров Ю.Е. Происхождение, родственные связи и эволюция водорослей // Жизнь растений. Т. 3. – М.: Просвещение, 1977. – С. 351-354.
- Сайдаковский Л.Я. Пермские и триасовые Charophyta Земного шара // Альгология. – 1993. – 3, № 2. – С. 76-82.
- Сайдаковский Л.Я., Шайкин И.М. Стратиграфические значения харофитов Украины // Тектоника и стратиграфия. Вып. 2. – Киев: Наук. думка, 1976. – С. 74-86.
- Adl S.M., Simpson A.G.B., Farmer N.A., Andersen R.A., Anderson O.R. et al. The new higher level classification of Eucaryotes with emphasis on the taxonomy of Protists // J. Eucaryot. Microbiol. – 2005. – 52, N 5. – P. 399-451.
- Agardh C.A. Systema algarum. – Lund: Lit. Berlin., 1824. – 312 p.
- Bold H.C., Wynne M.J. Introduction to the algae. – New Jersey: Prentice-Hall, 1985. – 720 p.



- Braun A., Nordstedt O. Fragmente einer Monographie der Characeen // Abh. König. Akad. Wiss. Berlin, 1882. – 211 S.
- Bhattacharya D., Friedl T., Damberger S. Nuclearencoded rDNA group-I introns: origin and phylogenetic relationships of insertion site lineages in the green algae // Mol. Biol. Evol. – 1996. – 13. – P. 978-989.
- Bhattacharya D., Medlin L. Algal phylogeny and the origin of land plants // Plant Physiol. – 1998. – 116. – P. 9-15.
- Bremer K. Summary of green plant phylogeny and classification // Cladistics. – 1985. – 1. – P. 369-385.
- Bremer K.C., Humphries I., Mishler B.D., Churchill S.P. On cladistic relationship in green plants // Taxon. – 1987. – 36. – P. 339-349.
- Chadefaud M. Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie) // Traité de Botanique Systématique. – Paris: Masson, 1960. – 1018 p.
- Chapman R.L., Waters D.A. Green algae and land plants an answer at last ? // J. Phycol. – 2002. – 38. – P. 237-240.
- Chapman R.L., Buchheim M.A., Delwiche C.F. et al. Molecular systematics of the green algae // The molecular systematics of plants. 2. – Massachusetts: Kluwer Acad. Publ., 1998. – P. 508-540.
- Engler A. Syllabus der Pflanzenfamilien. 7-te Aufl. – Berlin, 1912. – 367 S.
- Fawley M.W., Yun Y., Qin M. Phylogenetic analyses of 18S rDNA sequences reveal a new coccoid lineage of the Prasinophyceae (Chlorophyta) // J. Phycol. – 2000. – 36. – P. 387-393.
- Fott B. Evolutionary tendencies among algae and their position in the plant kingdom // Preslia. – 1965. – 37. – P. 117-126.
- Friedl T. The evolution of the green algae // Plant Syst. Evol. – 1997. – 11. – P. 87-101.
- Fritsch F.E. The structure and reproduction of the algae. I. – Cambridge: Univ. Press, 1935. – 245 p.
- Graham L.E. The occurrence, evolution, and phylogenetic significance of parenchyma in Coleochaete Brèb. // Amer. J. Bot. – 1982. – 69. – P. 447-454.
- Graham L.E. Coleochaete: advanced green alga or primitive embryophyte? // Ibid. – 1983. – 70. – P. 5.
- Graham L.E. Origin of land plants. – New York: John Wiley et Sons, 1993. – 287 p.
- Graham L.E., Delwiche C.F., Mishler B.D. Phylogenetic connections between the “green algae” and the “bryophytes” // Adv. Bryol. – 1993. – 4. – P. 213-244.

Graham L.E., Wilcox L.W. The occurrence and phylogenetic significance of putative placement transfer cells in the green alga *Coleochaete* // *Amer. J. Bot.* – 1983. – 70. – P. 113-120.

Graham L.E., Wilcox L.W. *Algae*. – New Jersey: Prent. Hall, 2000. – 700 p.

Groves J., Bullock-Webster G.R. *The British Charophyta*. – London: Ray Soc., 1920. – Vol. 1. – 141 p.

Groves J., Bullock-Webster G.R. *The British Charophyta*. – London: Ray Soc., 1924. – Vol. 2. – 129 p.

Hall J.D., Delwiche C.F. In the shadow of giants: systematics of the charophyte green algae // *Unravelling the algae: the past, present and future of algal systematics*. – London: Taylor & Francis Group, 2007. – P. 155-169.

Hall J.D., Karol K.G., McCourt R.M., Delwiche C.F. Phylogeny of the conjugating green based on chloroplast and mitochondrial nucleotide sequence data // *J. Phycol.* – 2008. – 44. – P. 467-477.

Heckman D.S., Geiser D.M., Eidel B.R. et al. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants // *Science*. – 2001. – 293. – P. 1129-1133.

Jeffrey C. Kingdoms, codes and classification // *Kew Bull.* – 1982. – 37. – P. 403-416.

Karol K.G., McCourt R.M., Cimino M.T., Delwiche C.E. The closest living relatives of land plants // *Science*. – 2001. – 294. – P. 2351-2353.

Lemieux C., Otis C., Turmel M. Ancestral chloroplast genome in *Mesostigma viride* reveals an early branch of green plant evolution // *Nature*. – 2000. – 403. – P. 649-652.

Lemieux C., Otis C., Turmel M. A clade uniting the green algae *Mesostigma viride* and *Chlorokybus atmophyticus* represents the deepest branch of the Streptophyta in chloroplast genome-based phylogenies // *BMC Biol.* – 2007. – 5, N 2. – P. 1-17.

Lewis L.A., McCourt R.M. Green algae and the origin of land plants // *Amer. J. Bot.* – 2004. – 91, N 10. – P. 1535-1556.

Linnaeus C. *Species plantarum*. – Stockholm: Laurenti Salvii, 1753. – Vol. 1, 2. – 1257 p.

Marin B., Melkonian M. Mesostigmatophyceae, a new class of streptophyte green algae revealed by SSU rRNA sequence comparisons // *Protist*. – 1999. – 150. – P. 399-417.

Mattox K.R., Stewart K.D. Cell division in the scaly green flagellate *Heteromastix angulata* and its bearing on the origin of the Chlorophyceae // *Amer. J. Bot.* – 1977. – 64. – P. 931-945.

Mattox K.R., Stewart K.D. Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology // *Systematics of the green algae*. – London; Orlando: Acad. Press, 1984. – P. 29-72.

McCourt R.M. Green algal phylogeny // *Trends Ecol. Evol.* – 1995. – 10. – P. 159-163.

- McCourt R.M., Delwiche C.F., Karol K.G. Charophyte algae and long plant origins // *Ibid.* – 2004. – 19, N 12. – P. 661-666.
- McCourt R.M., Karol K.G., Guerlisquine M., Feist M. Phylogeny of extant genera in the family Characeae (division Charophyta) based on *rbcL* sequence and morphology // *Amer. J. Bot.* – 1996 a. – 83. – P. 125-131.
- McCourt R.M., Meiers S., Karol K., Chapman R. Molecular systematics of the Charales // *Cytology, genetic and molecular biology of algae.* – 1996 b. – P. 323-336.
- Melkonian M. Flagellar apparatus ultrastructure in *Mesostigma viride* (Prasinophyceae) // *Plant. Syst. Evol.* – 1989. – 164. – P. 93-122.
- Melkonian M. Phylum Chlorophyta. Class Prasinophyceae. – *Handbook of Protoctista.* – Boston: Jones Bart. Publ., 1990. – P. 600-607.
- Migula W. Die Characeen // *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschland, Österreichs und der Schweiz.* 5. – Leipzig, 1897. – 175 S.
- Mishler B.D., Churchill S.P. Transition to a land flora: phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes // *Cladistics.* – 1985. – 1. – P. 305-328.
- Mishler B.D., Lewis L.A., Buchheim M.A. et al. Phylogenetic relationships on the 'green algae' and 'bryophytes' // *Ann. Miss. Bot. Gard.* – 1994. – 81. – P. 451-483.
- Nedelcu A.M., Borza T., Lee R.W. A land plant-specific multigene family in the unicellular *Mesostigma* argues for its close relationship to Streptophyta // *Mol. Biol. Evol.* – 2006. – 23, N 5. – P. 1011-1015.
- Pascher A. Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches // *Beih. Bot. Centr.* – 1931. – 48, Abt. 11. – S. 317-332.
- Pickett-Heaps J.D. The evolution of the mitotic apparatus: an attempt at comparative ultrastructural cytology in the dividing plant cells // *Cytobios.* – 1969. – 1. – P. 257-280.
- Pickett-Heaps J.D. Green algae. Structure, reproduction and evolution in selected genera. – Sunderland (Mass.): Sinauer Ass., 1975. – 606 p.
- Pickett-Heaps J.D. Electron microscopy and the phylogeny of green algae and plants // *Amer. Zool.* – 1979. – 19. – P. 545-554.
- Pickett-Heaps J.D., Marchant H.J. The phylogeny of the green algae: a new proposal // *Cytobios.* – 1972. – 6. – P. 255-264.
- Prescott G.W. History of phycology // *Manual of phycology.* – Waltham (Mass.): Chron. Bot., 1951. – P. 1-11.
- Qiu Y.-L. Phylogenie and evolution of charophytic algae and land plants // *J. Syst. Evol.* – 2008. – 46, N 3. – P. 287-306.

Ray D. *Historia plantarum*. – London, 1686-1704. – Vol. 1-3.

Sanderson M.L. Molecular data from 27 proteins do not support and precambium origin of land plants // *Amer. J. Bot.* – 2003. – 90. – P. 954-956.

Smith G.M. *Cryptogamic botany. I. Algae and fungi*. – New York: McGraw-Hill, 1955. – 546 p.

Stewart K.D., Mattox K.R. Comparative cytology evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organism with chlorophylls “a” and “b” // *Bot. Rev.* – 1975. – 41. – P. 130-135.

Stewart K.D., Mattox K.R. Structural evolution in the flagellated cells of green algae and land plants // *BioSystems*. – 1978. – 10. – P. 145-152.

Taylor T.N. The origin of land plants: a paleobotanical perspective // *Taxon*. – 1982. – 31. – P. 155-177.

Turmel M., Ehara M., Otis C., Lemieux C. Phylogenetic relationships among streptophytes as inferred from chloroplast small and large subunits rRNA gene sequences // *J. Phycol.* – 2002. – 38. – P. 364-375.

Turmel M., Otis C., Lemieux C. The complete mitochondrial DNA sequence of *Mesostigma viride* identifies this green algae as the earliest green plant divergence and predicts a highly compact mitochondrial genome in the ancestor of all green plants // *Mol. Biol. Evol.* – 2000. – 19. – P. 24-38.

Yoon H.S., Hackett J.D., Ciniglia C. et al. A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes // *Ibid.* – 2004. – 21, N 5. – P. 809-818.

Wood R.D., Imahory K. *Monograph of the Characeae. A revision of the Characeae*. – Weinheim: J. Cramer, 1965. – Vol. 1. – 904 p.

*Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M. Place and significance of Charales in the organic world system // Inter. J. Algae. – 2009. – 11, №4. – P. 305-324.*

## Place and significance of *Charales* in the organic world system\*

### ABSTRACT

Evolution of views on the place and significance of *Charales* in the organic world system is discussed. Classifications, their relationships with other groups of algae and land plants, importance of molecular and genetic investigations are considered for establishing the role of *Charophyta* in origin of land plants.

**KEYWORDS:** *Charales*, *Charophyta*, classification, evolution, origin.

### INTRODUCTION

The preparation of the monograph on flora of charophytic algae<sup>1</sup> (*Charales*) of the Ukraine («Algal flora of Ukraine. Streptophytic algae») has generated a need for discussion of a number of problems on this group of algae relative to radical changes in views of phycologists on its role and significance in the organic world system. The main goal of this work was to review the contemporary concept on *Charales* in light of new ideas on phylogeny and evolution of this group of algae.

For a long time (almost up to the late part of the twentieth century) charophytic algae, due to their unusual and relatively complex vegetative and reproductive organs, were considered to be either a separate phylum (division) of algae (*Charophyta*) or the class *Charophyceae* in the division of green algae (*Chlorophyta*) (Migula, 1897; Pascher, 1931; Fritsch, 1935; Chadeaud, 1960; Hollerbakh, 1977; and others). In the 1980's the natural group of green algae was subjected to transformations.

<sup>1</sup> Here and further “charophytic algae” means the order *Charales*.

In contemporary interpretation, this group of algae enters the class *Charophyceae* (sensu Mattox & Stewart, 1984) of the charophytic line of evolution which includes, apart from *Charales*, a number of more simply organized groups of green algae, united on the basis of ultrastructural properties and confirmed by the molecular and genetic evidence, namely: *Chaetosphaeriales*, *Chlorokybales*, *Klebsormidiales*, *Zygnematales*, *Coleo-chaetales* (Mattox & Stewart, 1984; McCourt, 1995; Chapman et al., 1998; Lemieux et al., 2000; Turmel et al., 2000; McCourt et al., 2004; Adl et al., 2005; Lemieux et al., 2007).

As compared to the chlorophytic line of evolution, consisting of the majority of species of the traditional division *Chlorophyta* (hundreds of genera and more than 10,000 species), the charophytic line contains a relatively small number of the existing green algae (about 65 genera

---

\*Originally published in *Algologia*, 2009, 19(2), pp. 117-134

and several thousands of species) which along with half a million species of land plants (embryophytes) compose the division *Streptophyta* (sensu Bremer et al., 1987) or *Charophyta* (sensu Lewis & McCourt, 2004). Apart from the generally acknowledged representatives of charophytic algae and certain “green” filamentous algae, unicellular flagellates (*Mesostigma viride* Lauterborn) are referred to as *Streptophyta* and are considered either in the rank of the class *Mesostigmatophyceae* as a basic form for *Streptophyta* or participate in the splitting of *Chlorophyta* and *Streptophyta* (Turmel et al., 2003). Furthermore, the molecular and genetic investigations have shown that the class *Zygnematophyceae* is a monophyletic group in the composition of streptophytic algae and is well separated from them by phenotypical and genetic synapomorphies (Gontcharov et al., 2001, 2002; Gontcharov, 2005).

The charophytic green algae together with embryophytes constitute a monophyletic line of the evolution of green plants. They possess unique properties not found in green algae of the chlorophytic line of evolution. Evidently, the charophytic algae together with land plants originated from a common ancestor. In recent years, the molecular and genetic studies represent *Charales* as a sister group relative to land plants (Lewis & McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; Lemieux et al., 2007; Qiu, 2008).

#### **Brief characteristic of *Charales* (sensu Hollerbakh, 1977)**

The charophytic algae or stoneworts are very specific large plants differing sharply from all other algae. They resemble certain land plants, such as horsetail or hornwort; however, this is a purely superficial similarity only. The body of charophytes represents a true multicellular thallus, rather complex, and specifically arranged. The external appearance of the thallus is the most characteristic feature of these plants. They have an appearance of either bushy-ramifying filamentous or cauliform green shoots of the articulate and verticillate structure, which are rooted at the bottom of water bodies by fine colorless rhizoids. The structure of reproductive organs in *Charales* forming on “leaves” on the top of nodes is rather specific. Female organ – oogonium and male – antheridium, both are multicellular, in most species they develop on one plant (monecious), but also there are dioecious species as well. Oogonia consist of an egg and its external coat are formed by five narrow cells. Below the oogonium has a unicellular stipe and above – a small corona consisting of five or ten short small cells. Antheridia are globular, formed by eight flat edges fastened between themselves, cells with the processes deviating inside, on which a great number of male generative cells are intricately formed. The structure of reproductive organs of charophytes has no analogues among other groups of plants.

The charophytic algae are widely distributed in freshwater ponds and lakes especially with hard earthy water. Some of them live in marine bays and brackish water basins. There are

also species which dwell only in brackish water, whose salinity does not exceed two-thirds of the sea water salinity. The charophytic algae are not found under typically marine conditions.

Geographic distribution of charophytic algae is very diverse. They are found in water bodies of all continents and in many islands, with the exception of the Antarctic Continent. Although mainly considered plane plants, sometimes *Charophyta* are rather abundant in water bodies of foothills and even in mountains. These are very ancient plants. At present, fossiliferous oogonia and oospores of charophytes, named «gyrogonites», are found on drilling bowels of the earth. The first remains of fossil charophytes have been known since Silurian strata of the Mesozoic era, and their well-retained remains have been found in the Devonian period. They are found in geological layers of the Paleozoic era beginning from Upper Silurian of the Paleozoic up to Anthropogene approximately during 420 mln years. Their development was characterized by stages of active growth (Devonian, Early Triassic, Late Jurassic-Cretaceous, Eocene) and more quiescent development (Kyansen-Romashkina, 1981). The maximal development and diversity of *Charophyta* is observed in the Devonian period. In Late Paleozoic the representatives of two fossil orders disappeared completely and further evolution in the Mesozoic and Cenozoic periods was observed only for species of *Charales*. The most intensive formation of genera in *Charales* and their flourishing took place in the Late Jurassic-Cretaceous period. The dominating position of the family *Characeae* was observed at the boundary of the Mesozoic and Cenozoic periods (Saidakovsky & Shaikin, 1976).

Due to the study of fossil specimens from different countries of the world, approximately 600 species of charophytic algae were described (Saidakovsky, 1993). The contemporary *Charales* are represented by 1 order, 1 (3) families, 6 genera, and 300 (440) species (Hollerbakh, 1977). Thus, the contemporary *Charales*, according to the data of paleontological investigations, are remains of a rather diverse group of plants flourishing in ancient times (Palamar-Mordvintseva & Tsarenko, 2004).

#### **Evolution of views on systematics and classification of *Charales***

*Charales*, as macrophytes, have been known from ancient times. For instance, Ray (1686-1704) in his monograph «History of plants» distinguished a large group of «imperfect» plants, to which he assigned algae, fungi, mosses, and lichens. In the period before Linnaeus they were taken for «higher plants» and were sometimes referred to as the genus *Equisetum*. As an independent group they were first separated under the name *Chara* only in 1719 by the French botanist Vaillant (cit. by Hollerbakh & Krasavina, 1983). This name was preserved by Linnaeus as a generic name in «Species plantarum» (1753). To this genus Linnaeus added four species of *Chara*, which he considered as a special subspecies of algae. In botanical works on the classification of plants the charophytic algae took different places sometimes also among

«higher» plants, especially in the 18<sup>th</sup> century. Agardh (1824) was first to fix the position of *Charales* among algae. In his monograph «Systema algarum» he indicated 12 species of *Charales* among them he set off and created a new genus for them called *Nitella*. A truly scientific elaboration of charophytic algae was performed by Braun from 1834 till 1882 (Braun & Nordstedt, 1882).

From the latter half of the nineteenth century, charophytes were considered as a natural part of green algae, usually in the family rank. In this period and the years that followed more knowledge about algae became available. Botanists came to the conclusion that the term algae combines and unites several independent branches of phylogenesis. A great variety of decisions were accepted as to the position of classification of charophytic algae. Though the overwhelming majority of algologists consider all *Charophyta* to belong to one natural subdivision, ideas about the position and rank of this subdivision in the general classification of algae are still quite diverse. Some algologists considered this group as a monotonous order or class in the division *Chlorophyta*, while others considered them as a special branch of the plant kingdom, assigning them to the division *Charophyta*.

The name *Charophyta* was first used by the known charologist Migula (1897). He considered charophytic algae as a very peculiar group of plants and contrasted them with all other algae referred, on the one hand, to *Thallophyta*, and on the other hand – to *Bryophyta*, considering that *Charophyta* is an intermediate group between the last two groups. In the published report about British charophytes, the name *Charophyta* was also used as a special division of algae (Groves & Bullock-Webster, 1920, 1924). Engler (1912) also assigned charophytic algae to the division *Charophyta* and inserted only *Charales* into this division. The german phycologist Pascher (1931), in his system of the organic world, singled out the division *Charophyta* which together with other divisions were assigned to subkingdom *Plantae euplastideae*. Fritsch (1935) incorporates *Charophyta* into the composition of *Chlorophyceae (Isocontae)*, dividing all known algae into classes. Chadeffaud (1960) considered that all eucaryotic algae should be divided into three large divisions among which the *Chlorophycophyta* division, established by him, consisted of three classes: *Zygothyceae*, *Euchlorophyceae*, and *Charophyceae*. The latter was considered by Chadeffaud in the same volume as *Charophyta* in the system by Pascher.

Fott (1965), similar to Chadeffaud, divided the autotrophic eucaryotes into three divisions, one of which (*Chlorophyta*) enveloped all green plants from algae up to angiosperms with nine classes, three of which belonged to algae: *Chlorophyceae*, *Conjugatophyceae* and *Charophyceae*. Zerov (1972), basing on the the available at that time data about the structure of a cell and the flagellar apparatus, ways of reproduction and biochemical peculiarities of plant organisms, substantiated ten main trunks of evolution – phylum, which he considered in the



classification scheme as divisions. Zerov inserted the thallophytes and vascular leafy plants into the tenth *Chlorophyta* division. He singled out green plants into subdivision *Chlorophycophytina* in the composition of *Chlorophyta*, a division of the green algae. Charophytic algae in the rank of the order *Charales* Zerov assigned to the class *Euchlorophyceae*, subclass *Charophycidae*. This group was considered by Fott in the same volume as by the previous authors.

The known charologist Hollerbakh presented this group of algae as division *Charophyta* (Hollerbakh, 1977; Hollerbakh & Krasavina, 1983; Hollerbakh & Palamar-Mordvintseva, 1991) emphasizing the principal homogeneity in the structure of the vegetative and generative organs in all genera of the contemporary charophytes, the unique characteristics of their organization, ancient origin, and the exceptional peculiarity of their ecology and geographic distribution. He considered *Charales* as a very special branch of plant kingdom, composing an independent division *Charophyta*, and proposed that all contemporary (and certain fossil) species of charophytic algae are rather monotypic and should be united into one class *Charophyceae* and to include one order *Charales* in it. Basing on rather sufficiently substantiated for that time phylogenetic standpoints about common initial ancestor (Hollerbakh & Krasavina, 1983), Hollerbakh considered that *Charales* have passed three independent lines of evolution which reached the contemporary epoch and are worthy of the rank of family. He put forward a system of charophytic algae, in which he included one class *Charophyceae* with one order *Charales* into the division *Charophyta*, which he divided into three families: *Nitellaceae*, *Nitellopsidaceae*, and *Characeae*. As to evolution, charophytic algae were considered as a deadlock branch of evolution which separated early from the common trunk of green plants (Petrov, 1977).

Many European and American phycologists and molecular biologists in their studies of charophytic algae often refer to the monograph by Wood and Imahory (1965), where the author again describes these algae as belonging to the class *Charophyceae* in the division *Chlorophyta*.

In the later part of the twentieth century the systematics of green algae (*Chlorophyta*) was subjected to principal variations both in content and theory. The intensive ultrastructural investigations on green algae introduced fundamental variations into the taxonomy of these organisms as compared to traditional concepts. Comparative goal-directed studies of mitosis and cytokinesis and also of the motional apparatus of a cell have been carried out for almost 30 years (Mattox & Stewart, 1977). The flagellar apparatus of a cell with its basal body and root tubes were thoroughly compared in most representatives of green algae. With the application of the electron microscopic and biochemical methods new views formed the basis of classification of green algae (Mattox & Stewart, 1984). Furthermore, conclusions could be drawn about ancestral forms of *Chlorophyta* (Mattox & Stewart, 1977). The authors supposed flagellate forms

covered with scales and resembling contemporary representatives of *Prasinophyceae* to be ancestors of green algae.

Based on structural changes in the flagellar apparatus of a cell, thin structure of monad forms, and mobile stages (Stewart & Mattox, 1978) peculiarities of mitosis and cytokinesis (Stewart & Mattox, 1975) reclassification of green algae was made (Mattox & Stewart, 1984). The division *Chlorophyta* was divided into five classes (Mattox & Stewart, 1984, p. 41-43, pl. 1). The group *Charales* under discussion was assigned to the class *Charophyceae* at the level of order together with orders *Chlorokybales*, *Zygnematales*, *Klebsormidiales*, and *Coleohaetales*. According to Mattox and Stewart *Charophyceae* are characterized by the following common traits: 1) the formation of annulate furrow on the division of cells with preservation of the maturation spindle or a cell plate (fragmoplast), 2) the unilateral flagellate root system with multilayer structure, 3) the absence of rhizoplast, 4) the presence of submicroscopic scales covering the monad cells.

According to the mentioned traits, the class *Charophyceae* is the most close to land plants. These traits are found in embryophytes and absent in other green algae. Previously, Stewart and Mattox (1975), as well as other researchers (Pickett-Heaps & Marchant, 1972; Pickett-Heaps, 1975), considered this group of algae to be one of the two divergent evolutionary lines of green algae. These authors concluded all existing green algae together with land plants are direct descendants of the same ancestors (Pickett-Heaps, 1969; Pickett-Heaps & Marchant, 1972). The class *Charophyceae* is considered as a progressive line in the evolution of green algae.

Undoubtedly, the investigations by Mattox and Stewart and other works of the late years of the twentieth century made considerable progress in systematics of green algae, having radically changed the classification which was based on vegetative traits for the classification based on the conservative ultrastructure. The classification put forth by the mentioned authors was recognized by a majority of phycologists of the world and initiated the beginning of molecular studies on phylogenetic relationships in the plank kingdom. In the years of molecular systematics hypotheses, formulated on a comparative structure being under study more than 30 years, were reevaluated and new hypotheses which clarified the phylogenetic relationships among the plant kingdom were put forward.

### **Concept *Charales* in light of molecular-biological investigations of green algae**

Molecular-biological investigations of green algae made great progress not only in solving problems in phylogeny of green algae but also in the development of systematics and classification. A significant amount of molecular investigations in the latter part of the 20<sup>th</sup> century and up till now have tried to unravel these aspects and are discussed in a number of review papers (Bremer et al., 1987; Mishler et al., 1994; Friedl, 1997; Chapman et al., 1998; Karol

et al., 2001; Chapman & Waters, 2002; Masyuk & Kostikov, 2002a, b; Turmel et al., 2002; Lewis & McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; Lemieux et al., 2007; Qiu, 2008).

Molecular investigations of green algae and also of embryophytes defined concepts on the origin and evolution of plastids (compare Masyuk & Kostikov, 2002a, b). As a result, an assumption that the line of green algae (eucaryotes containing primary green plastids) appeared more than 1500 mln years ago (Yoon et al., 2004) was made, and their divergence with land plants took place approximately 700 mln years (Heckman et al., 2001), or more probably – 425-490 mln years ago (Bhattacharya et al., 1996; Sanderson, 2003). It is established (Karol et al., 2001), that ribosomal DNA and many genes of plastids are homologists in higher plants and *Chlorophyta* s.l.

Many large-scale ultrastructurally substantiated hypotheses on the phylogeny of green plants were confirmed by molecular data. However, certain relationships revealed by molecular investigations were not observed or predicted by ultrastructural analyses, that evidences for importance of molecular and genetic investigations in solving problems on phylogeny of green plants. Recently, based on the analysis of large amounts of data from the literature and the molecular and genetic investigations of American scientists (Lewis & McCourt, 2004), a new “tentative” classification of green algae and land plants was proposed (Lewis & McCourt, 2004, p. 1541, Table 2). Lewis and McCourt divided the kingdom *Chlorobionta* into two divisions: *Chlorophyta* (the green algae sensu stricto) and *Charophyta* (charophytic algae + embryophytes). The order *Charales* is referred to as the division *Charophyta*, subdivision *Streptophytina*, and class *Charophyceae*. The volume of the order *Charales* was unchanged. A large group of highly organized green autotrophs, considered as land plants (*Embryophyceae*), were assigned together with *Charophyceae* to subdivision *Streptophytina*. In the generalized new classification of eucaryotes the standpoint of the mentioned authors remained unchanged.

The authors (Lewis & McCourt, 2004) concluded that molecular data produce supplementary, rather important evidence, for determination of the classification relationships of green algae. In particular, the molecular data have clarified the relationships in a group of green algae, which made it possible to insert the genus *Mesostigma* (*Mesostigmatophyceae*) into the charophytic line of evolution or to suppose that this genus is a sister taxon for all green algae and land plants.

The assumption made by these scientists on the inclusion of *Mesostigma* into the charophytic line of evolution was confirmed by new fundamental investigations carried out by Lemieux et al. (2007). Lemieux and his team established the unity of clade *Mesostigma viridae* and *Chlorokybus atmophyticus*, which is a deep branch of *Streptophyta* based on phylogeny of the chloroplast genome (Lemieux et al., 2007, Figs 2 A and 6 A). Lewis and McCourt (2004) also revealed many significant differences between the molecular classifications and those

substantiated ultrastructurally. So, for instance, only two out of five classes suggested on the basis of ultrastructural data (Mattox & Stewart, 1984) are confirmed by molecular evidence. These are classes *Chlorophyceae* and *Ulvophyceae*. Many taxa inserted into the class *Trebouxiophyceae* by molecular evidence were not placed into this class based on morphology. *Prasinophyceae* and *Charophyceae* repeatedly received the same rank (and therefore were reclassified) (above). The molecular data have also become an important argument in the determination of rank and place of the group *Charales* as a sister group relative to bryophytes (Figure 1).

### Evolution and phylogenetic relationships of green algae

According to the generalized molecular and biological investigations (Lewis & McCourt 2004; Lemieux et al., 2007; Qiu, 2008), evolution of green algae took place by creating two lines in the cladogram shown in Figure 1. The former is composed in the clade of chlorophytic algae, which includes most taxa traditionally called green algae – *Chlorophyta*. Inside the chlorophytic clade there are three groups: *Chlorophyceae*, *Trebouxiophyceae*, and *Ulvophyceae*.

The latter – the charophytic clade involves a fewer number of taxa of green algae which inhabit fresh waters, some – brackish waters; some groups live in soil or on soil and also in other aerial habitats. They belong to the class *Charophyceae*, which together with land plants (embryophytes) form a green line of plants – *Streptophyta* (Bremer et al., 1987). Contrary to a great diversity of land plants, only several thousands species of *Charo-phyceae* live at present. Six monophyletic groups currently belong to the class *Charo-phyceae* (Lemieux et al., 2007): 1) *Mesostigmatales* (Karol et al., 2001), represented by *Mesostigma viride* Lauterborn (scaly biflagellar unicellular alga), which for a long time was assigned to *Prasinophyceae* (early divergent line of *Chlorophyta*) (Melconian, 1990); 2) *Chlorokybus*, represented till now by sole species *Chlorokybus atmophyticus* Geitler; 3) *Klebsormidiales* (3 genera, 45 species); 4) *Zygnematales* (~ 50 genera, ~ 6000 species); 5) *Coleochaetales* (3 genera, 20 species) and 6) *Charales* (6 genera, about 450-600 species or 81 species) (Wood & Imahory, 1965). The charophytic clade ends by a group of land plants (compare Figure 1).

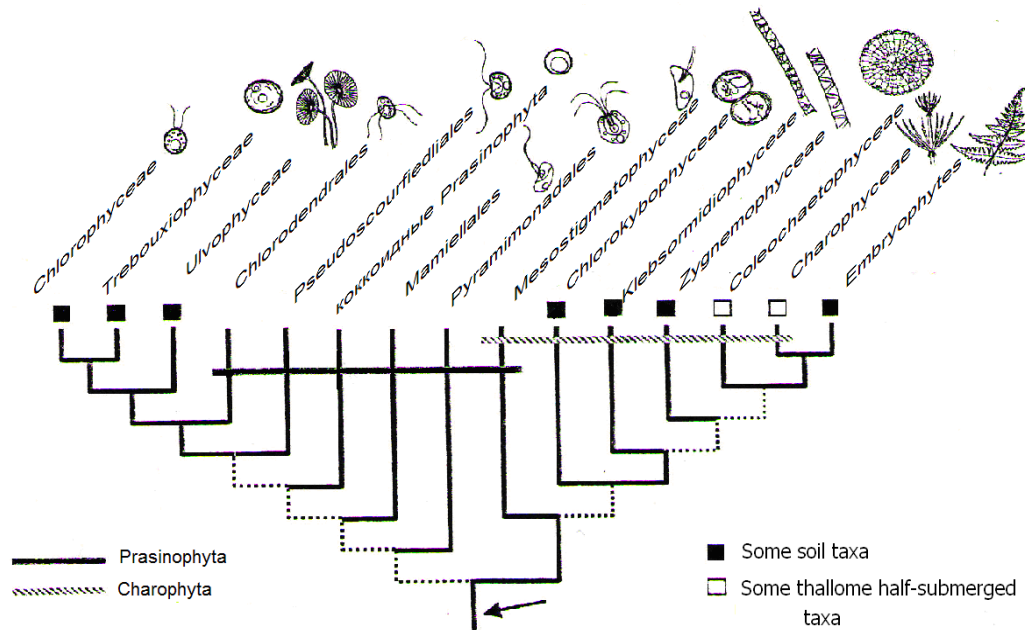


Figure 1. Generalized data on phylogenetic relationships among the main lines of green algae established by analyzing nucleotide sequences of DNA. Branches of a tree (dotted line) show relationships weakly supported by molecular data. Dotted lines inside charophytic algae indicate an insufficiently elucidated site based on the data according to Karol et al. (2001). Arrow at the tree base indicates possible place of *Mesostigma* (Lemieux et al., 2000; Turmel et al., 2000). Squares at the end of branches show lines containing some soil taxa (dark squares) or taxa which appeared from them (light squares). The absence of squares means that all taxa in the group are aquatic<sup>3</sup> organisms (according to Lewis & McCourt, 2004).

As to nomenclature, a group of charophytes shows its constancy, only changing its taxonomic rank. Mattox and Stewart assigned the algae of this group to the class *Charophyceae*. Besides the traditional *Charales*, Mattox and Stewart (1984) placed the abovementioned five orders (except for *Mesostigmatales*) into this class also. This taxonomic series without the inclusion of land plants into the indicated class is paraphyletic. Bremer et al. (1987) used the name *Streptophyta* in the rank of the order for the indicated group of green algae with inclusion of land plants. Jeffrey (1982) examined it with restrictions and placed only *Charales* and embryophytes (archegoniate higher plants) into *Streptophyta*. Lewis and McCourt (2004) called these algae «Charophycean green algae» and «Charophycean lineage». The latter term refers to *Charophyta* together with land plants.

The third group of taxa (Figure 1) consists of *Prasinophyceae*, apparent «primitive» unicellular organisms with unclear relationships. These taxa are supposed to be probable representatives of one or two important clades that may indicate the other green plants which separated early from the main trunk (Fawley et al., 2000). Evidently, *Loxophyceae*,

<sup>1</sup> The ability to form sustained filaments of *Chara cf. globularis* Thuill. in the aerial medium under conditions of soil culture is shown

*Micromonadophyceae*, and *Chlorodendrophyceae* belong to this group of algae, the latter being formed on the basis of the order *Chlorodendrales* (Masyuk, 2006).

Moreover, a new class *Mesostigmatophyceae* from this group along with the incorporation of the genera *Mesostigma* and *Chaetosphaeridium* is described (Marin & Melkonian, 1999) and considered as a new monophyletic line among *Streptophyta*. The phylogenetic relationships between this class and other streptophytic algae remained unsolved because of inconsistencies in the results of the analysis of nucleotide sequences of small subunits of *rRNA* (Marin & Melkonian, 1999). The authors introduced the term «streptophytic» line of evolution and considered the term «charophytic line of evolution» as a synonym. The sister relationships between *Chaetosphaeridium globosum* (Nordst.) Kleb. and *Coleochaetales* were established by Turmel and co-authors (2002), and the monophyletic nature was marked for *Charales*, *Coleochaetales*, *Desmidiiales*, and *Zygnematales*; sister relationships were observed for *Desmidiiales* and *Zygnematales*. In spite of numerous investigations the phylogenetic position of the genus *Mesostigma* as a basal clade of green algae and land plants remains disputable (Lemieux et al., 2000; Turmel et al., 2002; Nedelcu et al., 2006). Sometimes the data of molecular-phylogenetic investigations are ambiguous when comparing plastid and mitochondrial genomes, which leads to discrepancies relative to the ancestors of green groups of plants (Nedelcu et al., 2006).

Molecular investigations (according to the results of multigene studies: nuclear – 18S *rDNA*, mitochondrial – *nad5*, and plastid genes – *rbcL*, *atpB*) confirmed the monophyly of the group *Streptophyta* and certain orders of *Charophyceae* (for instance, *Charales*, *Desmidiiales*, *Mesostigmatales*, and *Coleochaetales*) (Karol et al., 2001; Turmel et al., 2002; Gontcharov, 2005; Lemieux et al., 2007).

### ***Charales* as one of the possible ancestors of land plants**

Botanists have known the interrelationships between the green algae and land plants long before the appearance of the Darwin theory of evolution and hypotheses on phylogenetic relations of plants (Prescott, 1951; Smith, 1955).

Reconstruction of the wide-scale phylogenetic interrelationships of green plants (Mishler & Churchill, 1985; Graham, 1993, Graham et al., 1993) was very important to decipher considerable evolutionary events: the origin of multicellular nature, diversity of ontogenesis, and conquest of land. Similar to other epochal evolutionary events, the beginning of the movement of green plants to land passed unnoticed. It is believed that these were probably green algae with a rather simple morphology of cells, small sizes of which no fossils remained. This is confirmed by present-day findings in the land environment of green algae. They inhabit humid rocks, moist land, leaves, barks of trees, etc. However, the diversity of body shapes (with one or two free-

living stages) in green algae gave rise to different hypotheses of the ancestors of land plants, which can be found among different taxa of algae.

Many researchers of phylogenetic relationships of green algae and land plants consider that green algae from the charophytic line are closely related to land plants. However, questions concerning which *Charophyceae* represent the ancestors of land plants arise. *Charales* sensu Bold & Wynne (1985) with unusual and relatively complex thallus and reproductive organs are considered as possible algae closely related to land plants (Graham, 1993). This hypothesis is confirmed by the ultrastructural and specific molecular data but without strong support (Bhattacharya & Medlin, 1998; Karol et al., 2001; Turmel et al., 2002; Hall & Delwiche, 2007; Lemieux et al., 2007; Hall et al., 2008).

Investigations of the complete mitochondrial genome of *Chara vulgaris* (Turmel et al., 2003) distinctly showed the affinity of this alga with land plants and the results were confirmed by the research of Karol and co-authors (2001) on monophyly of *Charales* and land plants. The results of the analysis of 23 protein-sequences also confirmed the monophyly of *Chara* with higher plants (Turmel et al., 2003).

Other authors suppose that *Coleochaete* Bréb. rather than *Charales* is a sister group relative to the land plants (Picket-Heaps, 1979; Graham, 1982, 1983; Taylor, 1982; Graham & Wilcox, 1983, 2000; Michler & Churchill, 1985). Among other characteristics, the unicellular nature of male gametangia and preservation of zygote in gametophyte and also the presence of structures similar to gametophytes of land plants appeared to be arguments for the possible close relationships of *Coleochaete* and embryophytes. However, the fact that only certain species from the genus *Coleochaete* (for instance, *Coleochaete orientalis*) have characteristics mentioned above is an important denial of this opinion (Bremer, 1985).

Furthermore, an assumption is also advanced about representatives of *Zygnematophyceae* as possible ancestors of land plants. Investigations on the distribution of nuclear-coding small subunits of *rRNA* of group I introns in these algae were performed to confirm the evolutionary relationships of *Zygnematophyceae* with embryophytes. It was established that introns of the given group are inherited from a common ancestor in the nuclear coding region of *Zygnematales rRNA* (Bhattacharya et al., 1994; Besendahl & Bhattacharya, 1999). As the first representatives of *Zygnematales* are registered in the middle of the Devonian period, then the 1505<sup>th</sup> intron of group I could be a stable component of small *rRNA* subunits of the coding region in algae of this order 350-400 mln years ago.

The answer to the question concerning what charophytic algae are direct ancestors of land plants depends on the solution of phylogenetic relations inside representatives of charophytic algae. Recent investigations of phylogenetic relationships in the charophytic group of green algae

(McCourt et al., 2004; Lewis & McCourt, 2004; Lemieux et al., 2007; Qiu, 2008) have shown that, at present, *Mesostigma virides* is considered among the early divergent unicellular organisms closely related to *Chlorokybus atmophyticus*. They constitute a basal group for all other representatives of the chlorophytic line of evolution, which ends with land plants, where *Charales* are a sister group relative to land plants (Figure 2).

### Phylogenetic relationships inside *Charales*

Phylogeny of the existing genera of the family *Characeae* (the division *Charophyta*) has been studied by McCourt and co-authors (1996a, b), who used the plastid gene *rbcL* in molecular and genetic investigations. The authors considered several conditional hypotheses as to relationships between the existing genera, supported by the data of *rbcL*-sequences (Figure 3). One of two tribes of the family *Characeae*, proposed by Wood and Imahori (1965), namely, *Chareae*, consisting of four genera (*Chara* L., *Lamprothamnium* Groves, *Nitellopsis* Hy, *Lychmothamnus* Rupr.), was strictly supported as a monophyletic group (Figure 3), whereas the other tribe *Nitelleae* consisting of two genera, *Nitella* C. Ag. and *Tolypella* (A. Braun) A. Braun), proved to be polyphyletic. The latter genus falls into two clades. The former genus, with two species of *Tolypella*, is a sister group relative to the whole order *Charales*. The latter, represented by the genus *Nitella*, is a sister group to the clade *Chareae*. However, in most cases, these relationships are weakly supported (compare Figure 3) in any topology of *rbcL* inside the whole family *Characeae* and, probably, will be changed during supplementary investigations of this group of plants.

In general, the data of *rbcL*-sequences are congruent with the analyses of morphological traits, though the authors assume that lack of phylogenetically informative morphological traits cannot afford a strong support for the morphologically substantiated phylogenetic tree. An increase in the number of taxa superficially resembling *Charales*, with the insertion of other charophytic green algae and also taxa of the chlorophytic line of algae (Chapman et al., 1998) (Figure 3) till now did not change conclusions on phylogeny inside *Charales* (McCourt et al., 1996a, b).



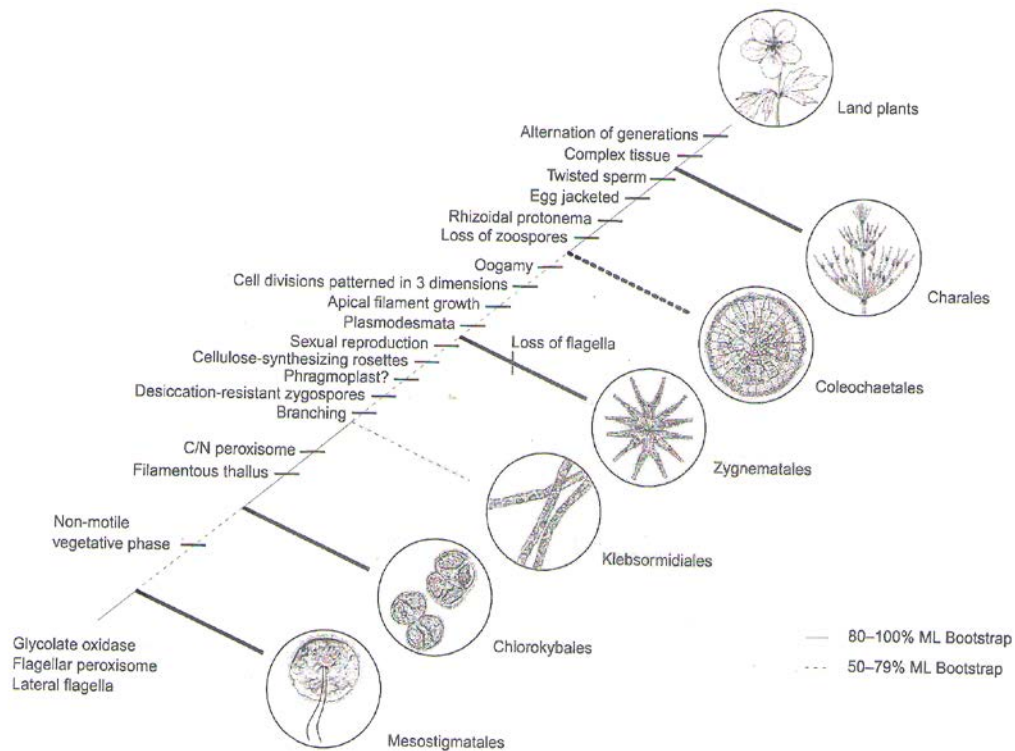


Figure 2. Phylogenetic relationships of charophytes and land plants based on the molecular and genetic data. The tree trunk is based on data of two plastid genes (*rbcL* and *atpB*), mitochondrial gene (*nad5*) and nuclear gene (18S or small subunits of *rDNA*). The clade presented is a sister relative to other green algae (*Chlorophyta* sensu lato). The staircase tree does not suppose an essential increase of the evolutionary complexity in time of this line. Marking dashes on branches are hypothetic complications of morphological, biochemical, and ultrastructural characters (according to Karol et al., 2001)

Figure 3. Phylogenetic relationships among *Charales* with other representatives of *Streptophyta* based on the results of cladogramme plotted by nucleotide sequences of the *rbcL* gene (McCourt et al., 1996a, b)

In the phylogenetic analyses based on the data of sequences 18S *rDNA* (Chapman et al., 1998, figs. 18.11; 18.12), *Charales* is considered as a more advanced group among charophytic green algae. These analyses indicate the antiquity the line *Charales* inside the class *Charophyceae* (sensu Mattox & Stewart, 1984). Fossils of *Charales* are more closely related to bryophytes, which were the first in the evolution of land plants; the topology of trees based on 18S *rDNA* sequences testifying to this fact (Chapman et al., 1998, Figs 18.11 and 18.12).

## CONCLUSIONS

The charophytic algae is a well described group of ancient green algae of the charophytic line of evolution. In modern understanding this group of algae are constituents of the class *Charophyceae* (sensu Mattox & Stewart, 1984), which, besides *Charales*, a number of comparatively simple groups of algae such as *Chlorokybales*, *Klebsormidiales*, *Zygnema-tales*, and *Coleochaetales* are referred to. These groups are combined on the basis of general ultrastructural characteristics. The latter was confirmed by molecular and genetic investigations. Together with land plants (embryophytes) these algae are united into the division *Streptophyta* (sensu Bremer et al., 1987), the monophyly of which is confirmed at present.

According to recent molecular and genetic investigations and the results of multigene studies: nuclear – 18S *rDNA*, mitochondrial – *nad5* and plastid genes – *rbcL*, *atpB* (Karol et al., 2001; Turmel et al., 2002; Lewis & McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; Gontcharov, 2005; Lemieux et al., 2007), and also according to the results of classical morphological and ultrastructural investigations, we adopted the following classification system for algae of the order *Streptophyta* (see below):

DIVISION *STREPTOPHYTA*

Class *MESOSTIGMATOPHYCEAE* Marin et Melkonian

Order *MESOSTIGMATALES* Cavalier-Smith emend. Marin et Melkonian

Family: *Mesostigmataceae* Marin et Melkonian

Class *ZYGNEMATOPHYCEAE* Round

Order *ZYGNEMATALES* Willi Krieg.

Families: *Mesotaeniaceae* Oltm., *Zygnemataceae* Kütz., *Mougeotiaceae* Black. et Tensl.,

*Spirogyraceae* Black. et Tensl.

Order *DESMIDIALES* (Menegh.) Pascher

Families: *Closteriaceae* Ehr. ex A. Pritch., *Gonatozygaceae* (Lütkem.) G.S. West et Fritsch,

*Peniaceae* Haeck., *Desmidiaceae* Ralfs

Class *CHAROPHYCEAE* Mig. emend. Mattox et Stewart

Order *CHLOROKYBALES* Stewart et Mattox

Family: *Chlorokybaceae* Rogers, Stewart et Mattox

Order *KLEBSORMIDIALES* Stewart et Mattox

Family: *Klebsormidiaceae* Stewart et Mattox

Order *COLEOCHAETALES* Chadeff.

Family: *Coleochaetaceae* (Näg.) Pringsh.

Order *CHAETOSPHAERIDALES* Martin et Melkonian

Family: *Chaetosphaeridiaceae* Bourr.

**Order CHARALES** Dumort.Family: *Characeae* Gray

The charophytic green algae together with embryophytes represent a monophyletic line of evolution. The basal group of this evolutionary series of algae is formed by *Mesostigmatales* and *Chlorokybales*, and *Charales*, which are representatives of the most advanced branch and plays a role as a sister group relative to land plants (Lewis & McCourt, 2004; McCourt et al., 2004; Lemieux et al., 2007; Qiu, 2008).

In spite of great achievements, further molecular investigations should be carried out to obtain final results concerning such aspects as deep branches on the life tree of green plants. The main obstacle in solving this problem consists in the incomplete quantity of comparative data obtained from studies of other plant groups because of a small percentage of taxa incorporated into the molecular and genetic investigations and also in the use of data from one gene.

## REFERENCES

- Adl, S.M., A.G.B. Simpson, N.A. Farmer et al. 2005.** The new higher level classification of Eucaryotes with emphasis on the taxonomy of Protists. *J. Eucaryot. Microbiol.* **52**(5): 399-451.
- Agardh, C.A. 1824.** *Systema algarum*. Lit. Berlin, Lund.
- Besendahl, A. & D. Bhattacharya. 1999.** Evolutionary analyses of small-subunit *rDNA* coding regions and the 1506 group I introns of *Zygnematales* (*Charophyceae*, *Streptophyta*). *J. Phycol.* **35**: 560-569.
- Bhattacharya, D., T. Friedl & S. Damberger. 1996.** Nuclearencoded *rDNA* group-I introns: origin and phylogenetic relationships of insertion site lineages in the green algae. *Mol. Biol. Evol.* **13**: 978-989.
- Bhattacharya, D. & L. Medlin. 1998.** Algal phylogeny and the origin of land plants. *Plant Physiol.* **116**: 9-15.
- Bhattacharya, D., B. Surek, M. Rüsing et al. 1994.** Group I introns are inherited through common ancestry in the nuclear-encoded *rRNA* of *Zygnematales* (*Chlorophyta*). *Proc. Nat. Acad. Sci.* **91**: 9916-9920.
- Bold, H.C. & M.J. Wynne. 1985.** *Introduction to the algae*. Prentice-Hall, New Jersey.
- Braun, A. & O. Nordstedt. 1882.** Fragmente einer Monographie der *Characeen*. *Abh. König. Akad. Wiss. Berlin*.
- Bremer, K. 1985.** Summary of green plant phylogeny and classification. *Cladistics* **1**: 369-385.
- Bremer, K.C., I. Humphries, B.D. Mishler & S.P. Churchill. 1987.** On cladistic relationship in green plants. *Taxon* **36**: 339-349.

- Chadefaud, M. 1960.** Les végétaux non vasculaires (Cryptogamie). In: *Traité de Botanique Systématique*. Masson, Paris.
- Chapman, R.L. & D.A. Waters. 2002.** Green algae and land plants an answer at last? *J. Phycol.* **38**: 237-240.
- Chapman, R.L., M.A. Buchheim, C.F. Delwiche et al. 1998.** Molecular systematics of the green algae. Pp. 508-540 in: *The molecular systematics of plants. 2*. Kluwer Acad. Publ., Massachusetts.
- Engler, A. 1912.** *Syllabus der Pflanzenfamilien*. 7-te Aufl. Berlin.
- Fawley, M.W., Y. Yun & M. Qin. 2000.** Phylogenetic analyses of 18S rDNA sequences reveal a new coccoid lineage of the *Prasinophyceae* (*Chlorophyta*). *J. Phycol.* **36**: 387-393.
- Fott, B. 1965.** Evolutionary tendencies among algae and their position in the plant kingdom. *Preslia* **37**: 117-126.
- Friedl, T. 1997.** The evolution of the green algae. *Plant Syst. Evol.* **11**: 87-101.
- Fritsch, F.E. 1935.** *The structure and reproduction of the algae*. I. Univ. Press, Cambridge.
- Gontcharov, A.A. 2005.** *Phylogenetic relationships Zygnematophyceae (Streptophyta)*. Abstr. Dr. Sci. (Biol.) Thesis. Vladivostok. [Rus.]
- Gontcharov, A.A., B. Marin & M. Melkonian. 2001.** *Phylogeny of the Zygnemophyceae (Streptophyta) inferred from SSU rDNA sequence comparison*. Abstr. VII Intern. Phycol. Congr., Thessaloniki, Greece, August 18-25.
- Gontcharov, A.A., B. Marin & M. Melkonian. 2002.** Molecular phylogeny of the conjugating green algae (*Zygnematophyceae*, *Streptophyta*). Abstr. IV Intern. Symp. "Biology and taxonomy of green algae", Smolenitce, Slovakia, June 24-28.
- Graham, L.E. 1982.** The occurrence, evolution, and phylogenetic significance of parenchyma in *Coleochaete* Brèb. *Amer. J. Bot.* **69**: 447-454.
- Graham, L.E. 1983.** *Coleochaete*: advanced green alga or primitive embryophyte? *Amer. J. Bot.* **70**: 5.
- Graham, L.E. 1993.** *Origin of land plants*. John Wiley et Sons, New York.
- Graham, L.E. & L.W. Wilcox. 1983.** The occurrence and phylogenetic significance of putative placement transfer cells in the green alga *Coleochaete*. *Amer. J. Bot.* **70**: 113-120.
- Graham, L.E. & L.W. Wilcox. 2000.** *Algae*. Prent. Hall, New Jersey.
- Graham, L.E., C.F. Delwiche & B.D. Mishler. 1993.** Phylogenetic connections between the "green algae" and the "bryophytes". *Adv. Bryol.* **4**: 213-244.
- Groves, J. & G.R. Bullock-Webster. 1920.** *The British Charophyta*. Vol. 1. Ray Soc., London.

- Groves, J. & G.R. Bullock-Webster. 1924. *The British Charophyta*. Vol. 2. Ray Soc., London.
- Hall, J.D. & C.F. Delwiche. 2007. In the shadow of giants: systematics of the charophyte green algae. Pp. 155-169 in: *Unravelling the algae: the past, present and future of algal systematics*. Taylor & Francis Group, London.
- Hall, J.D., K.G. Karol, R.M. McCourt & C.F. Delwiche. 2008. Phylogeny of the conjugating green based on chloroplast and mitochondrial nucleotide sequence data. *J. Phycol.* **44**: 467-477.
- Heckman, D.S., D.M. Geiser, B.R. Eidel et al. 2001. Molecular evidence for the early colonization of land by fungi and plants. *Science* **293**: 1129-1133.
- Hollerbakh, M.M. 1977. *Charophyta. Life of plants*. Prosveshcheniye Press, Moscow. [Rus.]
- Hollerbakh, M.M. & L.K. Krasavina. 1983. *Charophyta. Key of fresh-water algae of the USSR*. Nauka Press, Moscow. [Rus.]
- Hollerbakh, M.M. & G.M. Palamar-Mordvintseva. 1991. *Charophyta. Key of fresh-water algae of the Ukr. SSR*. Naukova Dumka Press, Kiev. [Ukr.]
- Jeffrey, C. 1982. Kingdoms, codes and classification. *Kew Bull.* **37**: 403-416.
- Karol, K.G., R.M. McCourt, M.T. Cimino & C.E. Delwiche. 2001. The closest living relatives of land plants. *Science* **294**: 2351-2353.
- Kyansen-Romashkina, N.P. 1981. *Paleoecological peculiarities of Cretaceous and Paleogenic charophytes*. All-Union Paleoalg. Conf. (Nov. 17-19, 1981, Kiev). Naukova Dumka Press, Kiev. [Rus.]
- Lemieux, C., C. Otis & M. Turmel. 2000. Ancestral chloroplast genome in *Mesostigma viride* reveals an early branch of green plant evolution. *Nature* **403**: 649-652.
- Lemieux, C., C. Otis & M. Turmel. 2007. A clade uniting the green algae *Mesostigma viride* and *Chlorokybus atmophyticus* represents the deepest branch of the *Streptophyta* in chloroplast genome-based phylogenies. *BMC Biol.* **5**(2): 1-17.
- Lewis, L.A. & R.M. McCourt. 2004. Green algae and the origin of land plants. *Amer. J. Bot.* **91**(10): 1535-1556.
- Linnaeus, C. 1753. *Species plantarum*. Vol. 1, 2. Laurenti Salvii, Stockholm.
- Marin, B. & M. Melkonian. 1999. *Mesostigmatophyceae*, a new class of streptophyte green algae revealed by SSU rRNA sequence comparisons. *Protist* **150**: 399-417.
- Masyuk, N.P. 2006. *Chlorodendrophyceae* class. nov. (*Chlorophyta, Viridiplantae*) in flora of Ukraine. 1. Volume, phylogenetic relationships, taxonomic position. *Ukr. Bot. J.* **63**(5): 601-614. [Ukr.]

- Masyuk, N.P. & I.Yu. Kostikov. 2002a.** Modern concepts position of algae in the system of organic world. *Algologia* **12**(2): 151-182. [Rus.]
- Masyuk, N.P. & I.Yu. Kostikov. 2002b.** *Algae in the system of the organic world.* Akademperiodika Press, Kiev. [Ukr.]
- Mattox, K.R. & K.D. Stewart. 1977.** Cell division in the scaly green flagellate *Heteromastix angulata* and its bearing on the origin of the *Chlorophyceae*. *Amer. J. Bot.* **64**: 931-945.
- Mattox, K.R. & K.D. Stewart. 1984.** Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology. Pp. 29-72 in: *Systematics of the green algae*. Acad. Press, London; Orlando.
- McCourt, R.M. 1995.** Green algal phylogeny. *Trends Ecol. Evol.* **10**: 159-163.
- McCourt, R.M., C.F. Delwiche & K.G. Karol. 2004.** Charophyte algae and long plant origins. *Trends Ecol. Evol.* **19**(12): 661-666.
- McCourt, R.M., K.G. Karol, M. Guerlisquine & M. Feist. 1996a.** Phylogeny of extant genera in the family *Characeae* (division *Charophyta*) based on *rbcL* sequence and morphology. *Amer. J. Bot.* **83**: 125-131.
- McCourt, R.M., S. Meiers, K. Karol & R. Chapman. 1996b.** Molecular systematics of the *Charales*. Pp. 323-336 in: *Cytology, genetic and molecular biology of algae*. SPB Publ., Amsterdam.
- Melconian, M. 1990.** Phylum *Chlorophyta*. Class *Prasinophyceae*. Pp. 600-607 in: *Handbook of Protistata*. Jones Bartlett Publ., Boston.
- Migula, W. 1897.** Die *Characeen*. In: *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora Deutschland*. Österr. Schweiz. 5. Leipzig.
- Mishler, B.D. & S.P. Churchill. 1985.** Transition to a land flora: phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes. *Cladistics* **1**: 305-328.
- Mishler, B.D., L.A. Lewis, M.A. Buchheim et al. 1994.** Phylogenetic relationships on the 'green algae' and 'bryophytes'. *Ann. Miss. Bot. Gard.* **81**: 451-483.
- Nedelcu, A.M., T. Borza & R.W. Lee. 2006.** A land plant-specific multigene family in the unicellular *Mesostigma* argues for its close relationship to *Streptophyta*. *Mol. Biol. Evol.* **23**(5): 1011-1015.
- Pascher, A. 1931.** Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreihen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches. *Beih. Bot. Centr* **48**(11): 317-332.
- Palamar-Mordvintseva, G.M. & P.M. Tsarenko. 2004.** Red list of algae of Ukraine. *Algologia* **14**(4): 399-412. [Rus.]

- Petrov, Yu.E. 1977.** Origin, relationships and evolution of algae. Pp. 351-354 in: *Life of plants*. Vol. 3. Prosveshcheniye Press, Moscow. [Rus.]
- Pickett-Heaps, J.D. 1969.** The evolution of the mitotic apparatus: an attempt at comparative ultrastructural cytology in the dividing plant cells. *Cytobios* **1**: 257-280.
- Pickett-Heaps, J.D. 1975.** *Green algae. Structure, reproduction and evolution in selected genera*. Sin. Ass., Sunderland; Mass.
- Pickett-Heaps, J.D. 1979.** Electron microscopy and the phylogeny of green algae and plants. *Amer. Zool.* **19**: 545-554.
- Pickett-Heaps, J.D. & H.J. Marchant. 1972.** The phylogeny of the green algae: a new proposal. *Cytobios* **6**: 255-264.
- Prescott, G.W. 1951.** History of phycology. In: *Manual of phycology*. Chron. Bot., Waltham; Mass.
- Qiu, Y.-L. 2008.** Phylogeny and evolution of Charophytic algae and land plants. *J. Syst. Evol.* **46**(3): 287-306.
- Ray, D. 1686-1704.** *Historia plantarum*. Vol. 1-3. London.
- Saidakovsky, L.Ya. 1993.** Permian and Triassic *Charophyta* of the Earth. *Algologia* **3**(2): 76-82. [Rus.]
- Saidakovsky, L.Ya. & I.M. Shaikin. 1976.** *Stratigraphic importance of Charophyta in Ukraine*. Pp. 74-86 in: *Tectonica and Stratigraphy*. Issue 2. Naukova Dumka, Press, Kiev. [Rus.]
- Sanderson, M.L. 2003.** Molecular data from 27 proteins do not support and precambium origin of land plants. *Amer. J. Bot.* **90**: 954-956.
- Smith, G.M. 1955.** *Cryptogamic Botany. I. Algae and Fungi*. McGraw-Hill, New York.
- Stewart, K.D. & K.R. Mattox. 1975.** Comparative cytology evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organism with chlorophylls *a* and *b*. *Bot. Rev.* **41**: 130-135.
- Stewart, K.D. & K.R. Mattox. 1978.** Structural evolution in the flagellated cells of green algae and land plants. *BioSystems* **10**: 145-152.
- Taylor, T.N. 1982.** The origin of land plants: a paleobotanical perspective. *Taxon* **31**: 155-177.
- Turmel, M., C. Otis & C. Lemieux. 2000.** The complete mitochondrial DNA sequence of *Mesostigma viride* identifies this green algae as the earliest green plant divergence and predicts a highly compact mitochondrial genome in the ancestor of all green plants. *Mol. Biol. Evol.* **19**: 24-38.

**Turmel, M., M. Ehara, C. Otis & C. Lemieux. 2002.** Phylogenetic relationships among streptophytes as inferred from chloroplast small and large subunits rRNA gene sequences. *J. Phycol.* **38**: 364-375.

**Turmel, M., C. Otis & C. Lemieux. 2003.** The mitochondrial genome of *Chara vulgaris* insignis into the mitochondrial DNA architecture of the last common ancestor of green algae and land plants. *Plant Cell.* **15**: 1888-1903.

**Wood, R.D. & K. Imahory. 1965.** *Monograph of the Characeae. A revision of the Characeae.* Vol. I. Cramer, Weinheim.

**Yoon, H.S., J.D. Hackett & C. Ciniglia et al. 2004.** A molecular timeline for the origin of photosynthetic eukaryotes. *Mol. Biol. Evol.* **21**: 809-818.

**Zerov, D.K. 1972.** *Essay on phylogeny of vascular-free plants.* Naukova Dumka Press, Kiev. [Rus.]



*Царенко П.М., Паламарь-Мордвинцева Г.М., Бобоев М.Т. Х.Х. Хисориеву – 60 лет // Альгология. – 2012. – 22, №2. – С. 221–223.*

### Х.Х. ХИСОРИЕВУ – 60 ЛЕТ

Хикмату Хисориевиту Хисориеву – известному ученому-биологу, одному из ведущих альгологов Центральной Азии, доктору биологических наук, члену-корреспонденту АН Респ. Таджикистан, Лауреату премии им. Е.И. Пашенского, директору Ин-та ботаники, физиологии и генетики растений АН Респ. Таджикистан 5 марта 2012 г. исполнилось 60 лет.

Х.Х. Хисориев известен как крупный специалист в области анатомии филлы, экологии, систематики и географии водорослей. В его научной работе представлены широкий круг проблем по биологическому разнообразию, систематике и таксономии палеофитовых водорослей, эколого-географическим закономерностям их распространения в континентальных водоемах Земного шара и в частности на территории Центральной Азии. Совместно с учениками им обнаружены сотни новых фиторегических таксонов видов водорослей для территории Таджикистана и десятки видов в рифах для территории Центральной Азии. В 1974 г. Х.Х. Хисориев как преуспевающий выпускник кафедры ботаники был рекомендован в очную аспирантуру по специальности «ботаника» в Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного АН Украины. Его научным руководителем был известный украинский альголог д.б.н., профессор Г.М. Паламарь-Мордвинцева.

Первый цикл фундаментально-прикладных исследований Х.Х. Хисориева был посвящен изучению водорослей водоемов общественных сподружений г. Душанбе и их роли в очистке сточных вод, по итогам была защищена кандидатская диссертация. Разработанные им рекомендации по аэротарифлению загрязненных р. Кафирниган городскими сточными водами внесли весомый вклад в комплексе практических работ по природоохранному мероприятию в Таджикистане.

Особые трудности и задачи как исследователя у Х.Х. Хисориева проявились в период, когда он работал научным, а затем ст. научным сотрудником в отделе спорных растений Ин-та ботаники АН Респ. Таджикистан. В это время он вел самостоятельную работу «Эволюционные водоросли (*Evolutionary algae*) Таджикистана».

В 1987 г. Х.Х. Хисориев был направлен в Худжанский ботанический сад Ин-та ботаники АН РГ, где работал до конца 1989 г. Под его руководством в 1989 г. была успешно завершена научная тема «Инвентаризация флоры водорослей Северного Таджикистана».

В конце 1989 г. Х.Х. Хисориев был переведен на преподавательскую работу в Таджикской государственной им. В.И. Ленина на кафедру ботаники. Учебно-методическая работа «Ботаника – растениями таллом», изданная им в 1993 г., стала первым на таджикском языке учебно-практическим пособием по изучению низших растений. Должность доцента кафедры ботаники Х.Х. Хисориев

одновременно совмещал с должностью ведущего научного сотрудника в отделе споровых растений Ин-та ботаники АН РТ и участвовал в подготовке раздела «Водоросли водоемов и почв Таджикистана».

В 1993 г. Х.Х. Хисориев был зачислен в докторантуру и направлен в г. Киев в Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины. В годы докторантуры он сумел обобщить всю мировую литературу (более 950 источников) и многолетние исследования об эвгленофитовых водорослях континентальных водоемов Земного шара. В ряде работ он изложил свое представление о принципах таксономии, классификации, филогении отдела *Euglenophyta* в целом и установлении путей их происхождения (флорогенеза) на территории Центральной Азии. Скорпунезно выполненная Х.Х. Хисориевым монографическая работа об *Euglenophyta* является одной из немногих альгофлористических исследований Центральной Азии.

В октябре 1998 г. Х.Х. Хисориев был избран директором Ин-та ботаники АН РТ, где работает и поныне. С его приходом научная работа института заметно оживилась и за относительно короткий период он сумел заинтересовать и привлечь молодёжь в аспирантуру и докторантуру. Вскоре возобновилось очень важное направление ботанической науки – альгология. Под его руководством защищено 3 кандидатских диссертации и готовится одна. При содействии Х.Х. Хисориева за последние 5 лет сотрудниками его института защищено 2 докторских и 7 кандидатских диссертаций в Новосибирске и Душанбе.

Х.Х. Хисориев является автором около 200 научных работ, опубликованных в отечественных и зарубежных журналах и сборниках. За 10 лет пребывания в Ин-те ботаники НАН Украины (аспирантура, стажировка, докторантура) он прошел хорошую научную школу.

В 1999 и 2000 гг. Х.Х. Хисориев был участником Международного симпозиума «Plant Taxonomy» в Сент-Луисе (США) и XVI Международного Ботанического Конгресса. В 2010-2011 гг. как ведущий специалист в области альгологии был приглашен для исследования биологического разнообразия водорослей пресноводных водоемов Сирии и Ирана.

Х.Х. Хисориев многие годы возглавлял старейшее в Таджикистане ботаническое учреждение – Ин-т ботаники АН РТ, а в марте 2011 г. назначен директором Ин-та ботаники, физиологии и генетики растений АН Респ. Таджикистан. Он является членом Правительственной комиссии Комитета охраны природы при Правительстве Респ. Таджикистан по редким и исчезающим видам, главным редактором журнала «Труды Института ботаники АН РТ», входит в состав редколлегии других журналов – «Известия АН РТ, Отделения биологических и медицинских наук», «Доклады АН РТ», «Вестник Хорезмского госуниверситета».

Х.Х. Хисориев награжден медалью «20-летия Государственной Независимости Республики Таджикистан».

Большое трудолюбие, неиссякаемая творческая энергия, чуткое отношение к людям, высокая требовательность и организованность снискали уважение к нему всех, кому довелось с ним работать.

К своему юбилею Хикмат Хисориевич Хисориев пришел в расцвете творческих сил, с большими творческими замыслами и стремлениями. Нет никакого сомнения в том, что в ближайшие годы им, его сотрудниками и учениками будут сделаны новые научные открытия в познании мира водорослей Центральной Азии.

От всей души желаем Вам, Хикмат Хисориевич, долгих лет, здоровья, счастья и успешной научной деятельности.

*Царенко П.М., д.б.н., профессор, зав. отделом альгологии  
Паламарь-Мордовинцева Г.М., д.б.н., профессор,  
вед. науч. сотр. отдела альгологии,  
Ин-т ботаники им. Н.С. Холодного НАН Украины, Киев*

*Бобоев М.Т., к.б.н., докторант Ин-та ботаники,  
физиологии и генетики растений  
АН Респ. Таджикистан, Душанбе*

**Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Основы альгофлористического районирования континентальных водоемов Украины (на примере десмидиальных и коккоидных зеленых водорослей) // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. IV Междунар. конф. (23–25 мая 2012 г., г. Киев) // Альгология. Suppl. – 2012. – С. 231–233.**

Альгофлористическое районирование относится к одному из важных разделов биогеографии, а именно к флористической географии, основным объектом которой является видовой состав флоры, где все виды, независимо от их обилия и встречаемости, считаются равноценными и отражающими историю ее генезиса. Различие основных сред жизни позволяет подразделять биогеографию на биогеографию суши, моря и континентальных водоемов (Старобогатов, 1982).

Биогеография континентальных вод является относительно молодой и слабо разработанной областью знаний. Биогеография водорослей, особенно пресноводных, в отличие от биогеографии наземных растений и животных, изучена очень слабо (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2010). Единственная попытка осуществить деление поверхности земного шара на флористические регионы проведена В. Кригером в начале XX ст. (Krieger, 1932, 1933) по совокупности десмидиальных водорослей. Он разделил поверхность земного шара на 10 альгофлористических областей, выделив в том числе «Умеренную Евразию». Значение, необходимость и теоретические предпосылки альгофлористического районирования территории Украины обсуждены нами ранее (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 1999).

На оригинальном и литературном материале по флорам десмидиальных и коккоидных зеленых водорослей Украины (Паламарь-Мордвинцева, 1982; Царенко, 1996; Tsarenko, 2011) проведен географический анализ указанных водорослей в континентальных водоемах Украины. Территория Украины охватывает бассейны рек Черного, Азовского и Балтийского морей. Главные речные бассейны образуют реки: Днепр, Южный Буг, Днестр, Сиверский Донец, Десна и отчасти Дунай.

Континентальные водоемы Украины сгруппированы нами по речным бассейнам в восемь крупных альгофлористических регионов. Данные о видовом составе каждого из этих регионов обобщены по флоре десмидиальных водорослей континентальных водоемов Украины (Паламарь-Мордвинцева, 2003, 2005), которую в целом представляют около 600 видов (более 1000 вив. таксонов), принадлежащих к 3 семействам и 30 родам. Сравнительный анализ базовых выделов проведен с учетом внутривидовых таксонов, согласно принятой нами морфологической концепции политипического стандарта вида (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2007). Для анализа флористического сходства/различия избран метод Ф. Престона (Preston, 1962, см. также Старобогатов, 1970).

На основе сравнительного анализа видового состава флор десмидиальных водорослей ряда стран Европы, относящихся к Голарктическому флористическому царству, нами определена Европейская альгофлористическая область, которая подразделена на 3 подобласти: Арктическая, Среднеевропейская и Средиземноморская. Территория Украины относится к двум альгофлористическим подобластям: Среднеевропейской и Средиземноморской и одной Восточно-Европейской провинции.

Значительная неоднородность флоры десмидиальных водорослей континентальных водоемов Украины позволяет выделить здесь восемь крупных альгохорионов разного ранга: пять подпровинций (коэффициент различия по Престону - 0,62-0,88) - Припятско-Деснянское Полесье, Среднеднепровская, Днепровско-Причерноморская, Восточные Карпаты и Горный Крым, которые объединяют 10 округов (коэффициент различия - 0,48-0,60) - Верхне-Бугский, Волынский, Житомирский, Киевский, Деснянский, Бугско-Днестровский, Днестровско-Днепровский, Левобережно-Днепровский, Днепровско-Сиверскодонецкий и Причерноморско-Приазовский округ. Более дробное деление территории Украины на альгофлористические районы разрабатывается.

**Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Принципы альгофлористического районирования пресных вод Украины // Альгология. – 2014. – 24, №3. – С. 237-243.**

УДК 582.267

**Г.М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА, П.М. ЦАРЕНКО**

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,

ул. Терещенковская, 2, 01601 Киев, Украина

e-mail: pmlar@ukr.net

**ПРИНЦИПЫ АЛЬГОФЛОРИСТИЧЕСКОГО РАЙОНИРОВАНИЯ  
ПРЕСНЫХ ВОД УКРАИНЫ**

Рассмотрены общие подходы и критерии флористического районирования. Предложены принципы альгофлористического районирования Украины (на примере флоры десмидиальных водорослей), а также вариант деления территории. Дана характеристика альгофлористических хорпонов до района Припятско-Деснянской альгофлористической подпровинции включительно.

**Ключевые слова:** районирование, принципы, альгофлора, водоросли, Украина.

Альгофлористическое районирование является надежным источником информации о распространении видов водорослей для обоснования природоохранных мероприятий по сохранению и защите биологического разнообразия. Процесс районирования есть конечным этапом биогеографических исследований, заключающийся в делении суши, моря и пресных водоемов Земли на участки (выделы), которые характеризуются определенными наборами живых организмов или взаимоотношениями между ними (Старобогатов, 1970, 1982; Толмачев, 1974, 1986; Тахтаджян, 1978; Малышев, 2002; Воронов и др., 2002; Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2010).

Вопросам районирования организмов пресных вод уделялось очень мало внимания. Они посвящены главным образом районированию фауны, например рыб пресных вод Евразии и Северной Америки (Берг, 1912–1949), пресноводных моллюсков земного шара (Старобогатов, 1970), а также фауне макробентоса пресных вод Евразии (Чертопруд, 2010) и т.д.

Несмотря на то, что биогеография пресных вод сравнительно молодая область знаний, фаунистическая её часть отмечена заметными успехами. Биогеография же водорослей, особенно пресноводных, слабо изучена. Первая схема флористического районирования континентальных водоемов земного шара выполнена В. Кригером (Krieger, 1932, 1933) по десмидиальным водорослям (*Desmidiaceae*). Он разделил поверхность планеты на 10 альгофлористических областей. Спустя много лет был проведен детальный анализ кригеровских регионов на основе ясно очерченных («clear-cut») таксонов этих водорослей (Soesel, 1996), в результате чего подтверждена обоснованность 8 регионов, кроме «Евразии» и «Циркумполярного региона».

Для установления хориономического статуса территории Украины необходимо было определить основные закономерности распространения *Desmidiaceae* в пресных водоемах ряда стран Европы на основе сравнительного анализа их фло-

© Г.М. Паламарь-Мордвинцева, П.М. Царенко, 2014

*Г.М. Паламарь-Мордвинцева, П.М. Царенко*

ристических списков (соответствующие сводки и отдельные работы). Этот анализ позволил выявить две особенности распространения видов данной группы водорослей на территории Европы – отчетливое проявление закона широтной зональности и закона провинциальности, который утверждает значение аazonальных факторов в распределении качественных и количественных показателей флор. Исходя из этого, мы предложили рассматривать территорию всей Европы (в пределах физико-географического районирования) как Европейскую альгофлористическую область Голарктического царства. Эта область подразделяется на 3 альгофлористические подобласти: Арктическую, Среднеевропейскую и Средиземноморскую. Перед нами стояла задача – построить схему альгофлористического районирования территории Украины.

В работе использованы данные о видовом составе флоры десятичных водорослей, обобщенные в двух выпусках флоры Украины (Паламарь-Мордвинцева, 2003, 2005), а также дополнительные материалы других исследователей (Герасимова, 2006; Петлеванный, 2006; Лилицкая, 2012; Капустин, Царенко, 2013; Белоус и др., 2013; и др.). Для выявления особенностей данной флоры проведен сравнительный анализ с одноименными флорами других, достаточно полно изученных территорий, сопредельных с Украиной: Беларуси (Михеева, 1999), Польши (Siccińska, Wołowski, 2003), Прибалтики (Литвы, Латвии, Эстонии) и Ладога-Ильменского флористического района Российской Федерации (Косинская, 1960; Кываск, 1965; Мордвинцева, 1982).

Принципы и методы флористического районирования рассматриваются во многих работах ботаников-географов (Толмачев, 1974, 1986; Тахтаджян, 1978; Юрцев и др., 1991; Мальшев, 2002; Воронов и др., 2002; и др.). Их мы принимаем в качестве парадигмы при альгофлористическом районировании Украины. В основу этого районирования положен закон широтно-климатической зональности в распространении водорослей, который является одним из важных современных законов биогеографии (Докучаев, 1899; Толмачев, 1974). Этот закон отчетливо проявляется в распределении флористических комплексов водорослей континентальных водоемов (Ролл, 1957; Попова, 1964; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Хисориев, 1996; Царенко, 1996). Сущность флористического районирования заключается в выявлении своеобразия флор хозяйственно-экономических единиц, причин этого своеобразия и установлении их границ. Для установления участков районирования и сопоставления флор используются два подхода, дополняющих друг друга. Один из них предусматривает сравнение ареалов видов, что позволяет установить приуроченность таксонов к определенным частям исследованной территории. Второй подход заключается в сопоставлении списков флор, что позволяет оценить положительные особенности флор (присутствие определенных таксонов) и отрицательные (отсутствие ряда таксонов). Оба эти подхода использованы в нашей работе в равной степени. Третьим, основным критерием альгофлористического районирования территории Украины является бассейновый подход, в основу которого положены понятия речных бассейнов основных водотоков страны. Характерной особенностью территории Украины является также принадлежность этих водотоков к бассейнам Черного, Азовского и отчасти Балтийского морей. Континентальные водоемы Украины сгруппированы нами по принадлежности к бассейнам крупнейших рек страны согласно принципу широтной зональности в распространении исследованных водорослей. Деление территории Украины

## Принципы альгофлористического районирования

проведено с учетом ландшафтно-гидрологического районирования ее пресных вод (Гребінъ, 2008).

При анализе флоры каждого участка мы провели обобщающее сравнение списков видов, чтобы установить особенности видовой разнообразия, выделить специфические виды для каждой флоры и общие виды для сравниваемых флор. Среди специфических видов (таксонов) установлены также флагманские («flagships taxa») (Tyler, 1996, p. 130) – отчетливо выделяющиеся таксоны. Кроме того, для сравнения флор использован метод Престона (Preston, 1962; Малышев, 2002), Z-индекс различия которого применим для оценки разновеликих флор. В каноническом уравнении Престона учитывается неравенство флор по видовому богатству и подчеркивается значение их изоляции.

При анализе флоры *Desmidiaceae* Украины на основании оригинальных и литературных данных (Паламарь-Мордвинцева, 1982) установлен её видовой состав, систематические, флористические, эколого-географические особенности, степень оригинальности, а также связи со смежными и отдаленными территориями. В результате этих исследований в Украине обнаружено 594 вида (984 ввт) десмидиальных водорослей. Они принадлежат к 4 семействам и 30 родам. Систематическая структура флоры Украины характеризуется преобладанием рода *Cosmarium* Corda ex Ralfs. Существенное значение принадлежат также родам *Staurastrum* Meyen emend. Pal.-Mordv. и *Closterium* Nitzsch ex Ralfs. На долю этих трех родов приходится от 59 до 68 % видовой состава данной флоры. В то же время наблюдаются некоторые различия между этими соотношениями, которые подчиняются определенным географическим закономерностям. Прежде всего, преобладание указанных родов в составе флоры наблюдается с севера на юг. В Украинском Полесье они составляют 59 % всей флоры, в Лесостепи – 61,4 %, в Степи – 68 %. И наоборот, постепенно, с севера на юг уменьшается общая значимость родов *Euastrum* Ehrenb. ex Ralfs, *Staurodesmus* Teiling ex Compere, *Cosmoastrum* Pal.-Mordv. ex Pal.-Mordv., *Raphidiastrum* (W.B. Turgay) Pal.-Mordv. ex Pal.-Mordv., *Spondylosium* Bréb. ex Kütz. и увеличивается значимость *Micrasterias* Bréb. ex Ralfs и *Penium* C. Agardh ex Ralfs. Очевидно, в данном случае проявляется закон широтной зональности.

Распределение видов *Desmidiaceae* на территории Украины крайне неравномерно. Наибольшее их число обнаружено в Украинском Полесье (548), немного меньше в Лесостепи (422) и почти вдвое меньше в степной зоне (220). Горные районы Украины по видовому составу десмидиальных резко отличаются друг от друга, а также от флор равнинной части Украины. Во флоре Крыма обнаружено всего 53 вида (Горный Крым 43 вида), а Украинских Карпат – 288 видов. Такое распределение видов типично для флоры Украины. Специфическую часть представляют также эндемичные виды десмидиальных, их обнаружено 25 видов (33 ввт), что составляет 4,2 % данной флоры.

Сравнительный анализ флор *Desmidiaceae* достаточно полно изученных территорий, смежных с Украиной (Беларусь, Польша, страны Прибалтики и Ладого-Ильменский р-н РФ), и систематической структуры подтверждает их определенное сходство и существенные различия. Сравнение флор по методу Престона показывает, что все полученные значения коэффициентов различия ( $Z = 0,65; 0,60; 0,48; 0,54$  соответственно) свидетельствуют о единстве сравниваемых территорий и определенной изоляции флоры Украины от смежных с ней флор. А в целом, их можно рассматривать как хормонимические единицы



*Г.М. Паламарь-Мордвицева, П.М. Царенко*

общей провинции (с определенной долей своеобразия флоры Прибалтийского региона), а именно – Восточноевропейской альгофлористической провинции.

По результатам ботанико-географического анализа, флора десмидиальных водорослей Украины представлена 8 географическими элементами. Распределение их по различным частям территории Украины указывает на проявление широтной зональности в распространении видов, особенно в её равнинной части. Наблюдается уменьшение бореальных и неморальных элементов флоры с севера на юг и увеличение мультирегионального элемента в степной зоне.

Флористические и географические особенности распределения и распространения видов десмидиальных положены в основу разграничения территории Украины как составляющей Восточноевропейской альгопровинции на альгохорроны различного ранга по совокупности видов, набору специфических родов, видов и соотношений между ними, а также с учетом бассейнового принципа и их гидрологических особенностей, на 5 подпровинций: Припятско-Деснянскую, Средне-Днепровскую, Днепровско-Причерноморскую, Украинские Карпаты и Горный Крым. Эти подпровинции подразделяются на 15 округов и 18 флористических районов. Приводим в качестве примера характеристику первой подпровинции.

#### **Припятско-Деснянская альгофлористическая подпровинция**

Занимает большую часть территории Украинского Полесья и в основном соответствует *Гидрологической зоне усиленного увлажнения* (Гребінъ, 2008). Включает бассейны правых притоков Припяти и бассейн Десны. Характерной особенностью региона является наличие озер, болот и заболоченных участков. Большинство речных долин имеет широкую, часто заболоченную пойму и низкие берега. Эти условия благоприятны для жизнедеятельности десмидиальных водорослей. В Припятско-Деснянской подпровинции обнаружено 548 видов *Desmidiaceae*, представленных 648 внутривидовыми таксонами, включая номенклатурный тип вида. Они относятся к 4 семействам и 25 родам. Из известных для Украины 30 родов десмидиальных в этой подпровинции не обнаружены виды только из 5 родов: *Cylindriastrum* Pal.-Mordv. ex Pal.-Mordv., *Genicularia* De Bary, *Groenbladia* Teiling, *Oocardium* Nägeli и *Triploceras* Bailey. На первом месте по числу таксонов находится род *Cosmarium* (283), почти в равной степени отмечены *Closterium* (71) и *Staurastrum* (73), что составляет 62,42 % всей флоры. Заметная роль в составе флоры региона принадлежит также родам *Euastrum* (47 такс.), *Staurodesmus* (36), *Cosmoastrum* (31), *Micrasterias* (30), *Xanthidium* Ehm. ex Ralfs (22) и *Actinotaenium* Teiling (13 такс.). Отличительным признаком региона является присутствие видов двух редких родов из семейства *Desmidiaceae* – *Cosmocladium* Gréb. emend. Heimann и *Heimansia* Coesel. Исключительно в этой подпровинции отмечены 2 вида рода *Cosmocladium* (*C. saxonicum* de Bary и *C. tumidum* Johnson) и представитель рода *Heimansia* (*H. pusillum* (Hilse) Coesel). Здесь обитают эндемичные таксоны *Cosmarium turskii* Pal.-Mordv. и *C. subcosmetum* Pal.-Mordv. Флора десмидиальных региона характеризуется своеобразным набором видов. Так, из 684 таксонов, обнаруженных в подпровинции, 309 (45,1 %) характерны только для нее (*Closterium spetsbergense* Borge, *C. porrectum* Nordst., *Pleurotaenium eugeneum* (Turner) West et G.S. West, *P. nodosum* (Bailey) Lundell, *Actinotaenium rufescens* (Cleve) Teiling и др., а также флагманский таксон *Cosmarium tesellatum* (Delp.) Nordst.).

*Принципы альгофлористического районирования*

Эта подпровинция подразделяется на 2 округа: Припятьско-Днепровский и Деснянский, для которых также установлены характерные виды. Границей между ними является р. Днепр. Оба округа разделяются на 7 альгофлористических районов. Из них Шатский, Вольнский, Ровенский, Убортско-Тетеревский и Тетеревско-Днепровский относятся к первому округу, а Верхне-деснянский и Черниговский – ко второму.

Остальные 4 альгокорны охарактеризованы по такому же плану, как и Припятьско-Деснянская подпровинция\*.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоус Е.П., Лишцкая Г.Г., Кривенда А.А. Сезонная изменчивость фитопланктона верхнего участка реки Южный Буг (Украина) // *Альгология*. – 2012. – 23(1). – С. 53–64.
- Бере Л.С. Рыбы // *Фауна России и сопредельных стран*. – 1912. – 3(1). – 336 с.; 1914. – 3(2). – С. 377–704.
- Бере Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. – М.: Изд-во АН СССР, 1949. – Т. 3. – С. 926–1282.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Кривошукций А.Д., Мило Е.Г. Биогеография с основами экологии. – М.: Высш. шк., 2002. – 342 с.
- Герасимова О.В. Видовой состав водорослей водоемов разного типа Днепровско-Ореховского природного заповедника (Украина) // *Альгология*. – 2006. – 16(1). – С. 92–104.
- Гребін В.В. Ландшафтно-гідрологічний аналіз та його застосування для дослідження території України // *Гідрол., гідрохім. і гідроеколог.* – 2008. – 14. – С. 46–55.
- Докучаев В.В. К изучению о зонах природы // *Зап. Импер. Санкт-Петерб. имперал. общ-ва*. – 1899. – 37(1). – С. 145–158.
- Кавушкін Д.О., Царенко П.М. Водорості Поліського природного заповідника // *Фіторізноманія Поліського природного заповідника: водорості, мохолодібні, судинні рослини* (Ред. О.О. Орлов). – К.: НВП Інтерсервіс, 2012. – С. 15–95.
- Косинская Е.К. Десмидиевые водоросли. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 706 с. – (Флора споровых растений СССР. Т. 5, вып. 1).
- Кываск О.В. Десмидиевые водоросли Эстонской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тарту, 1965. – 35 с.
- Лишцкая Г.Г. *Desmidiaceae* Rovén (*Streptophyta*) некоторых водоемов Киева (Украина) // *Альгология*. – 2012. – 22(2). – С. 175–189.
- Мальшев Л.И. Моделирование флористического деления Европы с помощью кластерного анализа // *Ботан. журн.* – 2002. – 87(7). – С. 16–22.
- Михеева Г.М. Альгофлора Беларуси. Таксономический каталог. – Минск: БГУ, 1999. – 396 с.
- Паламар-Мордашницова Г.М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР (морфология, систематика, филогения, пути эволюции, флора и географическое распространение). – Киев: Наук. думка, 1982. – 229 с.
- Паламар-Мордашницова Г.М. Флора водорослей континентальных водоемов Украины. Десмидиевые водоросли. Вып. 1, ч. 1. – Киев: Академперіодика, 2003. – 354 с.
- Паламар-Мордашницова Г.М. Флора водорослей континентальных водоемов Украины. Десмидиевые водоросли. Вып. 1, ч. 2. – К.: Наук. думка, 2005. – 573 с.

\*Полный текст альгофлористического районирования пресных вод Украины, включая таблицы, рисунки и карту, находится в печати.

*Г.М. Паламарь-Мордвинцева, П.М. Царенко*

- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М.* Биogeография водорослей Украины, ее особенности, проблемы и перспективы // *Альгология*. – 2010. – 20(3). – С. 235–280.
- Петлявинский О.А.* Характерные особенности *Chlorophyta* водоемов Донецко-Приазовской степи (Украина) // Там же. – 2006. – 16(1). – С. 105–129.
- Полова Т.Г.* Опыт характеристики водорослевого населения Западной Сибири по широтным зонам // *Водоросли и грибы Западной Сибири*. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1964. – Ч. 1. – С. 21–24.
- Ролл Я.В.* Развитие гидробиологической науки на Украине за 40 років Радянської влади // *Развитие науки в УРСР за 40 років*. – К.: Вид-во АН УРСР, 1957. – С. 340–353.
- Старобогатов Я.И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. – Л.: Наука, 1970. – 340 с.
- Старобогатов Я.И.* Проблемы минимального выдела в биогеографии и ее приложение к фаунистической (фауногеометической) зоогеографии моря // *Морская биогеография*. – М.: Наука, 1982. – С. 12–18.
- Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли. – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
- Толмачев А.И.* Введение в географию растений. – Л.: ЛГУ, 1974. – 244 с.
- Толмачев А.И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1986. – 196 с.
- Хисориев Х.* *Euglenophyta* континентальных водоемов земного шара // *Альгология*. – 1999. – 9(3). – С. 109–114.
- Царенко П.М.* Хлорококкові водорості (*Chlorococcales*, *Chlorophyta*) водойм України (флора, морфологія, екологія, основні напрямки еволюції та принципи систематики): Автореф. ... дис. д-ра біол. наук. – Київ, 1996. – 45 с.
- Чертопруд М.В.* Биогеографическое районирование пресных вод Евразии по фауне макробентоса. // *Журн. общ. биол.* – 2010. – 71(2). – С. 144–162.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.В.* Основные понятия и термины флористики. – Пермь: Перм. ун-т, 1991. – 80 с.
- Coccol P.F.M.* Biogeography of desmids // *Hydrology*. – 1996. – 339. – P. 41–53.
- Krieger W.* Die Desmidiaceen der Deutschen Limnologischen Sunda-Expedition // *Arch. Hydrobiol.* – 1932. – 11. – S. 129–170.
- Krieger W.* Die Desmidiaceen Europas // *Rabenhorst's Kryptogamen Flora*. – 1933. – 13, 1 Abt., Lief. 1. – S. 1–224.
- Preston F.W.* The canonical distribution commonness and rarity // *Ecology*. – 1962. – 43(2). – P. 185–215; (3). – P. 410–471.
- Sieminska J., Wołowski K.* Catalogue of polish prokaryotic and eukaryotic algae. – Krakow: W. Szafer Inst. Bot., 2003. – 251 p.
- Tyler A.* Endemism in freshwater algae with special reference to the Australian region // *Hydrobiologia*. – 1996. – 336. – P. 127–175.

Підписав в печать С.П. Вассер

*G.M. Palamar-Mordvintseva, P.M. Tsarenko*

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

2, Tereshchenkovskaya St., 01601 Kiev, Ukraine e-mail: ptar@ukr.net

#### PRINCIPLES OF ALGOFLORESTIC ZONING OF FRESH WATERS OF UKRAINE

General approaches and criteria of floristic zoning are discussed. Principles of algofloristic zoning of Ukraine (on the example of desmidian flora) are suggested. Version of the detailed zoning (up to the district) of the algofloristic subprovince Pripyatko-Desnyanska is presented.

**Key words:** algoflora, zoning of Ukraine, criteria, algae.

*Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М.* Альгофлористическое районирование Украины // Альгология. – 2015. – 25, №4. – С. 355-395.

**Г.М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА, П.М. ЦАРЕНКО**

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,  
ул. Терещенковская, 2, Киев 01001, Украина

## **АЛЬГОФЛОРИСТИЧЕСКОЕ РАЙОНИРОВАНИЕ УКРАИНЫ**

Проанализированы общие подходы и критерии флористического районирования. Предложены основные принципы и критерии альгофлористического районирования Украины, а также вариант разграничения данной территории. Обсуждены основные параметры таксономического и флористического разнообразия десмидиальных и коккоидных зеленых водорослей континентальных водоемов Украины, а также основные закономерности их регионального географического распространения и распределения. По результатам альгофлористического изучения флоры Украины (на примере указанных групп водорослей), а также сравнительных исследований флор ряда стран Европы установлен альгофлористический статус территории Украины как части альгофлористической Восточноевропейской провинции и осуществлено её деление на 5 альгофлористических подпровинций, 16 округов и 26 флористических районов. Приведена характеристика альгофлористических хортонов до района включительно (на примере Припятско-Деснянской альгофлористической подпровинции).

**Ключевые слова:** Украина, районирование, критерии, принципы, альгофлора, водоросли.

### **Введение**

Процесс естественного районирования рассматривается как конечный этап биогеографических исследований, заключающийся в делении суши, моря и пресных водоемов Земли на участки, обладающие внутренним единством и своеобразными чертами природно-территориальных комплексов с исторически сложившимися наборами живых организмов, связанных между собой определенными отношениями (Старобогатов, 1970, 1982; Толмачев, 1974, 1986; Тахтаджян, 1978; Мальшев, 2002; Воронов и др., 2002; Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2010). Соответственно, альгофлористическое районирование базируется на делении определенной территории по критериям физико-географических, зонально-климатических и азональных характеристик с вычленением конкретных сообществ и характерных видов водорослей.

В настоящее время активно используются различные подходы к районированию определенных природных и административных территорий (отдельных природно-климатических зон, континентов, стран и их регионов). В частности, применяются физико-географические, биогеографические, ландшафтно-гидрологические, экономические, флористико-географические, геоботанические, гидрологические, общезкологические, агроэкологические и другие подходы, а также

© Г.М. Паламарь-Мордвинцева, П.М. Царенко, 2015

отдельные критерии. Вычленение конкретных регионов суши или акваторий (континентальных или океанических) проводят с учетом указанных подходов и дополнительных критериев с использованием разнообразных характеристик.

Альгофлористическое районирование Земли не проведено до сих пор. Однако широтно-зональное фитогеографическое районирование Мирового океана (в особенности нотальной и антарктической зон) признано фикологами и используется при альгофлористических или альгогеографических анализах и обобщениях (Зинова, 1962, 1966, 1969, 1974; Перестенко, 1972, 1974, 1982; Виноградова, 1984; Setchell, 1915, 1920; Tseng, Chang, 1959; Taylor, 1960; Tseng, 1963; и др.). В то же время степень разработки вопросов районирования организмов пресных вод или их биогеографических особенностей остается очень низкой (Kristiansen, 1996; Protist ..., 2009; Vadonmellinger et al., 2008). Имеющиеся данные посвящены в основном районированию фауны, например рыб пресных вод Евразии и Северной Америки (Берг, 1912, 1914, 1949), пресноводных моллюсков земного шара (Старобогатов, 1970), а также фауне макробентоса пресных вод Евразии (Чертопруд, 2010) и т.д. Биогеография же водорослей, особенно пресноводных, остается слабо изученной (Foissner, 2006; Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2010, 2014; Biogeography ..., 2011). Имеющиеся данные подтверждают существование различий в составе сообществ некоторых достаточно полно изученных таксономических групп водорослей (в частности, десмидиальных, эвгленофитовых и диатомовых, коккоидных зеленых и некоторых родов зеленых жгутиковых) в различных флористических регионах, а также областях мира (Паламарь-Мордвинцева, 1982, 1989; Царенко, 1996; Хисориев, 1999, 2014; Куликовский, Кузнецова, 2014; Komárek, Comas, 1984; Kociolek, Spalding, 2000; Foissner, 2006; Coesel, Krienitz, 2008).

Первая схема альгофлористического районирования континентальных водоемов Земного шара предложена В. Кригером по десмидиальным водорослям (*Desmidiaceae*) (Krieger, 1932, 1933). Он разделил поверхность планеты на 10 альгофлористических областей (1. Умеренная Евразия, 2. Циркумполярный регион, 3. Восточная Азия, 4. Индо-Малайзия / Северная Австралия, 5. Новая Зеландия / Южная Австралия, 6. Южная Африка, 7. Экваториальная Африка, 8. Северная Америка, 9. Тропическая часть Северной Америки и 10. Экстратропическая Южная Америка), без детального описания и характеристики каждой из них. Однако анализ названных В. Кригером регионов на основе ясно очерченных («clear-cut») таксонов этой группы водорослей был проведен лишь более полувека спустя (Coesel, 1996). Подтверждена обоснованность восьми из них, кроме Умеренной Евразии и Циркумполярного региона. Многочисленные флористические работы исследователей из разных стран дали богатый материал для географического анализа и позволили приблизиться к формированию обоснованных естественных альгологических выделов и более детальной разработке альгофлористического районирования отдельных территориальных образований.

Для установления хориономического статуса территории Украины ранее нами были определены основные закономерности распространения наиболее детально изученных в пресных водоемах ряда стран Европы групп водорослей: *Desmidiaceae* и коккоидных зеленых («*Chlorococcales* s.l.») (Паламарь-Мордвинцева, 1982; Царенко, 1996, 1998, 2000; Царенко и др., 1998; Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2005, 2014; Tsarenko, 2011). Этот анализ позволил выявить две

особенности распространения видов данных групп водорослей на территории Европы – отчетливое проявление закона широтной зональности и закона провинциальности, который подтверждает значение азональных факторов в распределении качественных и количественных показателей флор. Исходя из этого, нами предложено рассматривать территорию всей Европы (в пределах физико-географического районирования) как Европейскую альгофлористическую область Голарктического царства (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2012a). Эта область делится на три альгофлористические подобласти: Арктическую, Среднеевропейскую и Средиземноморскую, к двум последним относится территория Украины. В предложенном варианте имеются некоторые расхождения с гидроэкологическим районированием (по особенностям рек и озер) Европы (на базе европейской Водно-Рамочной Директивы (2006), в котором определены 25 экорегионов. Территория Украины относится к трем из них (Восточные [Европейские] равнины, Понтийская провинция и Карпаты).

Необходимость альгофлористического районирования территории Украины обусловлена следующими предпосылками: 1) альгофлора Украины в настоящее время изучена в отношении некоторых групп водорослей достаточно полно и детально, что подтверждается наличием фундаментальных серий определителей, монографических сводок и чеклистов (Разнообразие ..., 2000; *Algae of Ukraine* ..., 2006, 2009, 2011, 2014); 2) определена хоролого-географическая специфика отдельных таксономических групп регионального масштаба в изучаемой флоре и в мире; 3) характер разнообразия и особенности распространения видового состава водорослей определяют необходимость разграничения территории Украины на естественные альгофлористические единицы – альгохорионы.

Альгофлора Украины (с учетом пресноводных, морских, почвенных и аэрофитных форм водорослей) насчитывает в настоящее время более 5200 видов водорослей, представленных 6300 внутривидовыми таксонами (ввт), включая номенклатурный тип вида, которые относятся к 968 родам и 14 отделам. Она охватывает более 42 % видового состава общемировой континентальной флоры водорослей и около 10 % альгофлоры планеты (Царенко, Вассер, 2000). Эти материалы послужили основой для создания системы альгохорионов Украины и разработки альгофлористического районирования ее территории. Ранее для выявления географических закономерностей распределения видового состава альгофлоры предпринимались попытки использования ботанико-географического (Паламарь-Мордвинцева, 1982, 2003, 2005; Паламарь-Мордвинцева, Петльованій, 2009) и физико-географического районирования Украины (Ветрова, 1986, 1993, 2004; Царенко, 1996; Коваленко, 2009а, б). Однако сравнительный анализ выявил определенное несоответствие принятых территориальных выделов (Физико-географическое..., 1968), поэтому и возникла необходимость в разработке подходов и критериев для создания альгофлористического районирования Украины с учетом особенностей распределения и экологического своеобразия водорослевых организмов (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 1999, 2005, 2012а, б). До сих пор не известны также факты прямой зависимости или приуроченности распространения и распределения водорослей от видового состава сосудистых растений или конкретных индивидуальных природных комплексов на уровне ландшафтов, лежащие в основе ботанико-

географического или физико-географического районирования территории и с учетом специфики водной среды как основной среды обитания водорослей. Наряду с этим известны данные об ассоциативной связи почвенных водорослей с отдельными представителями сосудистых растений доминирующего типа растительности, однако они вряд ли могут быть экстраполированы на закономерности распределения водорослей в целом или использованы для регионального альгофлористического районирования Украины. Не вполне пригодными для этой цели оказались также гидрологические показатели типа внутригодового стока или синхронности колебаний речного стока водотоков Украины (Лобода, 2005), в то время как схема районирования на основе ландшафтно-гидрологического подхода (Гребінь, 2009) рассматривается нами как наиболее приемлемая. Она основана на типах ландшафта и гидрологических критериях, а также изучении водной составляющей геосистемы, но в ней не учтена специфика распределения и распространения биоты, в частности водорослевых организмов и их эколого-географическая характеристика. Целью нашей работы было определение формирования схемы альгофлористического районирования территории Украины.

### Материалы и методы

Для разработки схемы альгофлористического районирования нами использованы данные о видовом составе, распространении и экологических особенностях представителей десмициальных и коккоидных зеленых водорослей водоемов Украины.

В работе использованы сведения о видовом составе флоры десмициальных водорослей, обобщенные в двух выпусках флоры Украины (Паламарь-Мордвинцева, 2003, 2005) и аналитические материалы по флоре коккоидных зеленых водорослей упомянутой территории (Царенко, 1996, 1998, 2000; Царенко и др., 1998; Тзягенько, 2011), а также публикации других исследователей (Герасимова, 2005; Петлеванний, 2006; Бутова, Жежера, 2012; Лылицкая, 2012; Капустин, Царенко, 2013; Капустин, Царенко, 2013; Белоус и др., 2013; и др.). Для выявления особенностей данной альгофлоры нами проведен сравнительный анализ с флорами водорослей достаточно полно изученных территорий, сопредельных с Украиной: Беларуси (Михеева, 1999), Венгрии (Bartha et al., 1976), Молдовы (Обух, 1978), Польши (Sieminska, Wolowski, 2003), Словакии (Hindák, Hindáková ..., 1998), Прибалтийского региона (Литвы, Латвии, Эстонии) и Ладого-Ильменского флористического района Российской Федерации (Косинская, 1960; Кываск, 1965; Паламарь-Мордвинцева, 1982).

**Принципы альгофлористического районирования.** Принципы и методы флористического районирования рассматриваются во многих работах ботаников-географов (Лавренко, 1936; Толмачев, 1974, 1986; Тахтаджян, 1978; Юрцев и др., 1991; Мальшев, 2002; Воронов и др., 2002; Камелин, 2012; и др.). Их мы принимаем в качестве парадигмы при альгофлористическом районировании Украины. В его основу положен закон широтно-климатической зональности в распространении водорослей, который является одним из важных законов биогеографии (Докучаев, 1899; Толмачев, 1974). Этот закон отчетливо проявляется в распределении флористических комплексов водорослей континентальных водоемов (Ролл, 1957; Попова, 1964; Паламарь-Мордвинцева, 1982;

Царенко, 1996; Хисориев, 1997). Сущность флористического районирования заключается в выявлении своеобразия флор хориономических единиц, причин этого своеобразия и установлении их границ. Для выделения участков районирования и сопоставления флор используются два подхода, дополняющие друг друга. Один из них предусматривает сравнение ареалов видов, что позволяет установить приуроченность таксонов к определенным частям исследованной территории. Вторым подходом является сопоставление видового состава флор, что позволяет оценить их положительные (присутствие определенных таксонов) и отрицательные (отсутствие ряда таксонов) особенности. Оба эти подхода использованы в нашей работе в равной степени. Третьим, основным критерием альгофлористического районирования территории Украины является бассейновый подход, в основу которого положено представление о речных бассейнах основных водотоков страны как совокупности разных типов ландшафтов, каждый из которых привносит качественный и количественный вклад в формирование и трансформацию гидрологических явлений и процессов (Гребінь, 2009), существенно влияющих на альгофлористические комплексы. Характерной особенностью территории Украины является также принадлежность этих водотоков к бассейнам Черного, Азовского и отчасти Балтийского морей. Континентальные водоемы Украины сгруппированы нами по признаку принадлежности к бассейнам крупнейших рек страны (с учетом их морских бассейнов) и в соответствии с принципом широтной зональности в распространении исследованных групп водорослей. Деление территории Украины проведено с учетом подходов ландшафтно-гидрологического или гидрографического районирования ее пресных вод и территории, а также положений Водно-рамочной директивы Европейского Союза (Гребінь, 2009; Гребінь та ін., 2013).

При анализе флоры каждого участка нами проведено сравнение списков видового состава водорослей для установления особенностей этого разнообразия, выявления специфических видов и родов, а также определения их соотношения для каждой флоры и общих таксонов для сравниваемых флор. Среди специфических видов (таксонов) установлены также дифференциальные, флагманские («*flagships taxa*» – Tyler, 1996, p. 130) – отчетливо выделяющиеся таксоны с особо значимыми морфологическими признаками и встречающиеся только на определенной территории. Мы считаем этот термин довольно удачным и используем выбранные нами флагманские таксоны не в качестве показателей эндемизма флоры десмидиальных и коккондных Украины, а в качестве показателей особенностей выделяемых альгохорионов.

Сравнительно-флористический анализ осуществлен с использованием ряда методов и приемов сравнительной флористики (Шмидт, 1980). Например, использовали данные о структуре ведущих семейств и родов, их количественные соотношения, коэффициенты флористической общности Жаккара и коэффициент Кендэла для корреляции рангов на уровне родов (Паламарь-Мордвинцева, 1982). Кроме того, применен метод Престона (Preston, 1962; Мальшев, 1999, 2002), индекс различия  $Z$  которого используется для оценки разновеликих флор, с учетом неравенства флор по видовому богатству и значения их изоляции. Критическая (пороговая) величина различия флор –  $Z = 0,270$ .



## Результаты и обсуждение

При анализе флоры *Desmidiaceae* Украины на основании оригинальных и литературных данных (Паламарь-Мордвинцева, 1982) установлен её видовой состав, систематические, флористические, эколого-географические особенности, степень оригинальности, а также связи со смежными и отдаленными территориями. В результате этих исследований в Украине обнаружено 597 видов (987 ввт) десмидиальных водорослей из 4 семейств и 30 родов. Систематическая структура флоры десмидиальных Украины характеризуется преобладанием рода *Cosmarium* Corda ex Ralfs, существенную роль играют также роды *Staurastrum* Meyen emend. Pal.-Mordv. и *Closterium* Nitzsch ex Ralfs. На составляющую этих трех родов приходится от 59 до 68 % видового состава данной флоры, причем различия их долей в родовом спектре подчиняются определенным географическим закономерностям. Прежде всего, наблюдается увеличение значения указанных родов в сложении флоры в направлении с севера на юг. В Украинском Полесье они составляют 59 % всей флоры, в Лесостепи – 61 %, а в Степи – 68 %. В то же время общая значимость родов *Euastrum* Ehrenb. ex Ralfs, *Staurodesmus* Teiling ex Compere, *Cosmoastrum* Pal.-Mordv. ex Pal.-Mordv., *Spondylosium* Bréb. ex Kütz. постепенно уменьшается с севера на юг, а значимость *Micrasterias* Bréb. ex Ralfs и *Penium* C. Agardh ex Ralfs увеличивается. Очевидно, в данном случае проявляется закон широтной зональности.

Аналогичные закономерности и характер распределения отмечены для коккоидных зеленых водорослей флоры Украины, которая включает 638 видов (691 ввт) этих водорослей (Царенко, 1996; Algae ..., 2011). В целом, флора коккоидных зеленых водорослей Украины характеризуется высоким уровнем видового разнообразия, ограниченным количеством ведущих семейств (*Scenedesmales* – 35 %, *Oocystaceae* – 12,4 %, *Selenastraceae* – 10,5 %, при существенной роли семейства *Characiaceae*) и родов *Desmodesmus* (Chodat) An et al., *Oocystis* A. Braun, *Characium* A. Braun, *Coelastrum* Nägeli, *Monoraphidium* Komark.-Legn., *Lagerheimia* Chodat, *Kirchneriella* Schmidle и др., с резко выраженной доминирующей ролью рода *Desmodesmus* (Царенко, 1996, 1998, 2000). Она объединяет более половины состава флоры коккоидных зеленых водорослей Голарктики (54 % общего видового и 80 % родового состава). Видовое разнообразие этой группы водорослей в водоемах Украины уменьшается в направлении от Лесостепи к югу (из-за повышения минерализации природных вод), а также от Лесостепи к северу и в горных регионах – Украинские Карпаты, Горный Крым – за счет снижения степени минерализации и уровня трофности водоемов (Царенко, 1996, 1998).

Основными факторами, способствующими развитию коккоидных зеленых водорослей в водоемах Украины, являются отсутствие ускоренного стока, умеренная минерализация воды и повышенное содержание биогенных элементов. Коккоидные зеленые водоросли имеют довольно низкую численность и видовое разнообразие в олиготрофных водоемах бореальной и неморальной зон, возрастающую в направлении от олиготрофных к эвтрофным водоемам, от слабо или сильно к умеренно минерализованным (3–6 тыс. мг/л). Только в эвтрофных непроточных водоемах или водоемах с замедленным стоком они нередко достигают высоких показателей численности и биомассы и играют ведущую роль в фитопланктоне.

Распределение видов *Desmidiiales* на территории Украины также крайне неравномерно. Наибольшее число видов обнаружено в водоемах равнинных территорий – Украинском Полесье (443), почти равнозначное – в Лесостепи (439) и более чем вдвое меньшее – в степной зоне (220). Горные районы Украины по качественному и количественному составу видов десмидиальных резко отличаются между собой, а также от равнинной части Украины (Паламарь-Мордвинцева, 1982, 2003, 2005). Во флоре Горного Крыма обнаружено только 73 вида, а в Украинских Карпатах 287 видов. Такое распределение видов типично для флоры десмидиальных Украины, учитывая природные особенности её территории.

Сравнительный анализ флор десмидиальных достаточно полно изученных территорий, смежных с Украиной (Беларусь, Польша, страны Прибалтики и Ладого-Ильменский р-н РФ), и их систематической структуры подтверждает определенное сходство и существенные различия между ними. Сравнение этих флор по методу Престона показывает, что все полученные значения коэффициентов различия ( $Z = 0,65; 0,60; 0,48; 0,54$  соответственно) свидетельствуют об общем единстве сравниваемых территорий и определенном своеобразии флоры Украины. В целом, их можно рассматривать как хориономические единицы общей Восточноевропейской альгофлористической провинции (с определенной долей изоляции флоры Прибалтийского региона). Наряду с этим, отмечено сходство флор коккоидных зеленых водорослей некоторых стран Евразийского региона (Украина, Венгрия, Испания, Словакия, Узбекистан), из которых наиболее тесные корреляционно-флористические связи (коэф. Кендела – 0,85) обнаружены для флор Украина-Венгрия (Царенко, 1996, 2000). Однако четверть видов данной флоры коккоидных зеленых водорослей Украины (25,5 %) имеет строго ограниченное распространение на территории страны и встречается лишь в водоемах Европы.

По результатам ботанико-географического анализа, флора десмидиальных водорослей Украины представлена 8 географическими элементами. Распределение их по различным частям территории Украины указывает на проявление широтной зональности в распространении видов, особенно в её равнинной части. Наблюдается уменьшение бореальных и неморальных элементов флоры с севера на юг и увеличение мультирегионального элемента в степной зоне. Значительное место в составе флоры десмидиальных водорослей Украины занимают три географических элемента: бореальный, мультирегиональный и неморальный, а среди флоры коккоидных зеленых водорослей Украины – мультизональный, неморальный и эвриголарктический. Высокий процент бореальных, а также бореально-арктических элементов во флоре десмидиальных позволяет предположить аллохтонное происхождение данной флоры, сложившейся в результате проникновения более северных миграционных элементов (Паламарь-Мордвинцева, 1982). В то же время, повышенное содержание неморальных, а также эвриголарктических видов во флоре коккоидных зеленых водорослей Украины свидетельствует о миграционно-автохтонном происхождении данной флоры, которая сформировалась на базе остатков третичной флоры, и миграционном распространении бореально-неморального комплекса видов (Царенко, 1996, 1998). Уровень эндемичности (по условно эндемичным таксонам) среди флоры коккоидных зеленых водорослей Украины составляет только 3,9 % (общего их состава на данной территории) – 27 видовых и ввт, а среди флоры десмидиальных – 3,2 % (общего состава *Desmidiiales* данной территории) – 25 видов

(33 ввт). Сравнительно невысокий процент эндемичных таксонов последней группы водорослей в альгофлоре Украины указывает на относительную молодость исследованной флоры, сформировавшейся, вероятно, в послеледниковый период в результате проникновения на территорию элементов географически смежных флор, особенно в равнинную часть (Паламарь-Мордвинцева, 1982; Algae ..., 2006).

#### Альгофлористическое районирование Украины<sup>1</sup>

В основу разграничения территории Украины, являющейся частью Восточно-европейской альгофлористической провинции, на альгохорионы разного ранга положены флористические и географические особенности распределения и распространения видов десмидиальных и коккоидных зеленых водорослей. По совокупности специфических родов и видов, а также соотношений между ними и характерной представленности видов для каждого из них (с учетом гидрологического районирования Украины) выделено пять подпровинций: I. Припятско-Деснянская, II. Среднеднепровская, III. Днепровско-Причерноморская, IV. Днестровско-Дунайская, V. Горнокрымская (см. карту-схему). Распределение видового состава десмидиальных между этими альгохорионами приведено в табл. 1.

Таблиця 1

Распределение видового состава по альгофлористическим подпровинциям

Таксон	Подпровинция				
	Припятско-Деснянская	Среднеднепровская	Днепровско-Причерноморская	Днестровско-Дунайская	Горнокрымская
<i>Gonatozygaceae</i>	—	1 (1)	—	—	—
<i>Genicularia</i> De Bary	—	1 (1)	—	—	—
<i>Gonatozygon</i> De Bary	4 (5)	3 (3)	1 (1)	2 (2)	—
<i>Closteriaceae</i>					
<i>Closterium</i> Nitzsch ex Ralfs	57 (71)	68 (74)	43 (44)	51 (61)	18 (28)
<i>Peniaceae</i>					
<i>Penium</i> Bréb. ex Ralfs	7 (7)	12 (12)	7 (7)	10 (13)	—
<i>Desmidiaceae</i>					
<i>Actinotaenium</i> (Nägeli)					
<i>Teiling</i>	13 (13)	7 (7)	—	10 (12)	2 (3)
<i>Bambusina</i> Kütz. ex Kütz.	1 (2)	1 (1)	—	1 (1)	—
<i>Cosmarium</i> Corda ex Ralfs	149 (283)	161 (224)	82 (85)	98 (135)	43 (50)
<i>Cosmoastrum</i> Pal.-Mordv. ex Pal.-Mordv.	21 (31)	20 (28)	8 (8)	17 (20)	—
<i>Cosmocladium</i> Bréb. emend. Heimans	2 (2)	1 (1)	—	—	—
<i>Cylindrocapsa</i> (W.B. Tuzet) Pal.-Mordv. ex Pal.-Mordv.	—	2 (3)	—	3 (4)	—
<i>Desmidium</i> C. Agardh ex Ralfs	5 (6)	4 (7)	3 (3)	1 (1)	—
<i>Docidium</i> Bréb. ex Ralfs	2 (2)	2 (2)	1 (1)	1 (1)	—
<i>Euastrum</i> Ehrenb. ex Ralfs	29 (47)	29 (44)	10 (12)	24 (35)	—
<i>Haplotaenium</i> Bando	2 (5)	2 (5)	2 (2)	2 (3)	1 (1)

<i>Heimansia</i> Coesel	1 (1)	—	1 (1)	—	—
<i>Hyalotheca</i> Ehrenb. ex Ralfs	2 (3)	3 (5)	3 (3)	2 (3)	—
<i>Micrasterias</i> C. Agardh ex Ralfs	25 (30)	20 (34)	10 (12)	8 (18)	—
<i>Octacanthium</i> (Haug.) Compere	2 (3)	2 (2)	1 (1)	2 (2)	—
<i>Onychonema</i> Wallich.	3 (3)	1 (1)	—	—	—
<i>Oocardium</i> Nägeli	—	—	—	—	1 (1)
<i>Pachyphorium</i> Pal.-Mordv.	3 (3)	1 (1)	—	—	—
<i>Pleurotaenium</i> Nägeli	7 (11)	9 (15)	2 (4)	2 (3)	2 (2)
<i>Raphidiastrum</i> (W.B. Turner) Pal.-Mordv. ex Pal.-Mordv.	9 (11)	10 (11)	2 (2)	7 (7)	1 (1)
<i>Sphaerocosma</i> Corda ex Ralfs	4 (6)	3 (3)	2 (2)	—	—
<i>Spondylosium</i> Bréb. ex Kütz.	6 (7)	3 (3)	1 (1)	2 (2)	—
<i>Staurastrum</i> Meyen emend. Pal.-Mordv.	49 (73)	35 (55)	25 (31)	24 (26)	4 (5)
<i>Staurodesmus</i> Teiling ex Compere	24 (36)	24 (31)	10 (12)	13 (13)	1 (1)
<i>Teilingia</i> Bourg.	3 (4)	2 (2)	1 (1)	2 (3)	—
<i>Tetmemorus</i> Ralfs ex Ralfs	3 (5)	4 (7)	—	3 (6)	—
<i>Triploceras</i> Bailey	—	1 (1)	—	—	—
<i>Xanthidium</i> Ehrenb. ex Ralfs	10 (22)	10 (13)	5 (6)	4 (5)	—
<b>Всього видів (ввт)</b>	<b>443 (691)</b>	<b>439 (594)</b>	<b>220 (238)</b>	<b>287 (376)</b>	<b>73 (92)</b>

### І. Припятско-Деснянська альгофлористическа підпровінція

Занимає більшу частину території Українського Полісся і в основному відповідає по своїм границям *Зоні змішаних лісів України – Поліського краю* (Маринич, 2004) або *Гідрологічній зоні посиленого зволоження* (Гребінь, 2008). Вона включає басейни правих притоків р. Припять і басейн р. Десни (с суббасейном р. Сейм). Її південна границя з заходу на схід проходить по лінії міст Устилуг, Володимир-Волинський, Киверці, Корець, Шепетівка, Житомир, Корнин, Фастів, Київ (південна границя), Бровари, Нежин, Борзна, Конотоп, Буринь, Нов. Вирки. Ця підпровінція ділиться на 2 альгофлористических округів по лінії лівобережного розмежування суббасейнів Дніпра і Десни: *Припятсько-Дніпровський* і *Деснянський округ*. Більша частина цієї зони представляє собою рівнину, значительна частина якої являється піщаною низиною річкової і водно-льодовикової походження з піщаними грядками, валами і дюнами. Характерною особливістю Поліського краю є також наявність озер, боліт і заболочених ділянок. Більшість річкових долин має широкую, часто заболочену пойму і низькі береги, що сприятливо для розвитку десмідиальних і коккоїдних зелених водоростей.

В Припятсько-Деснянській підпровінції виявлено 443 види (691 ввт) водоростей порядку *Desmidiaceae*. Вони належать до 4 родин і 26 родів. З відомих для України 30 родів цього порядку в цій підпровінції не виявлені види 4 родів: *Cylindriastrum*, *Genicularia*, *Oocardium* і *Triploceras*. На першому місці за кількістю таксонів знаходиться рід *Cosmarium* (283 ввт), далі однакові позиції займають роди *Closterium* (71) і *Staurastrum* (73) – це 61,9 % видового складу десмідиальних. Важливу роль у флорі підпровінції грають роди *Euastrum* (47 такс.), *Staurodesmus* (36), *Cosmoastrum* (31), *Micrasterias* (30), *Xanthidium* (22), *Actinotaenium* (13 ввт). Відмінною рисою регіону є наявність двох рідких родів – *Cosmocladium* і *Heimansia* з родини *Desmidiaceae*.

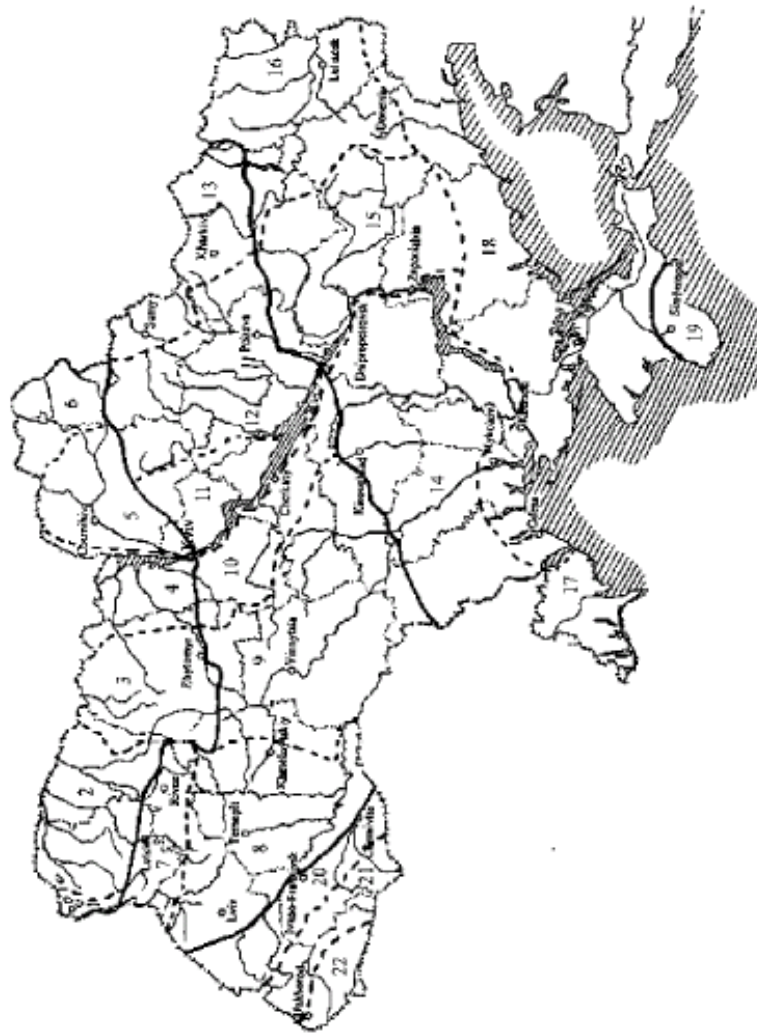
Припятско-Деснянская подпровинция: Припятско-Днепровский альгофлористический округ (1 – Уборватский, 2 – Верхнеприпятский, 3 – Уборватско-Словечанский, 4 – Тетеревско-Днепровский районы) и Деснянский альгофлористический округ (5 – Центральнодеснянский, 6 – Верхнедеснянский районы).

Среднеднепровская альгофлористическая подпровинция: Левобережно-Днепровский округ (7 – Вольно-Опольский, 8 – Днепровский районы), Правобережно-Днепровский (9 – Верхнеожитобуский, 10 – Среднеднепровский районы) и Левобережно-Днепровский (11 – Центральноднепровский, 12 – Полтавохорватинский и 13 – Верхнеднепровский районы).

Днепровско-Причерноморская альгофлористическая подпровинция: 14 – Нижнеднепровско-Днепровский, 15 – Днепровско-Самарский, 16 – Среднеднепровско-Одесский, 17 – Придубнайский и 18 – Причерноморско-Правозовский округа.

Горнокарпато-альгофлористическая подпровинция (19): Предкарпатский, Горнокарпатский и Южнокарпатский округа.

Днепровско-Дунайская альгофлористическая подпровинция: 20 – Днепровско-Пруцкий, 21 – Центральнокарпатский и 22 – Тисо-Леторический округа.



Карта-схема альгофлористического районирования Украины. Европейская альгофлористическая область, Восточно-европейская альгофлористическая провинция

В этой подпровинции обнаружены таксоны, которые могут рассматриваться как условные эндемики – *Staurastrum cyclacanthum* West et G.S. West var. *dissimile* Pal.-Mordv. и var. *brevissimum* Pal.-Mordv., *S. subcruciatum* Cooke et Wills var. *demissum* Pal.-Mordv., *Cosmoastrum setigerum* (Cleve) Pal.-Mordv. var. *apertum* Pal.-Mordv., *Cosmariium turskii* Pal.-Mordv., *C. subcosmetum* Pal.-Mordv. (рис. 1, 4, флагманский таксон). Из 690 обнаруженных здесь таксонов 309 (44,8 %) являются специфическими для данной территории, например, *Closterium spetsbergense* Borge, *C. porrectum* Nordst., *Actinotaenium tesellatum* (Delpon) Pal.-Mordv. (рис. 1, 2), *Pleurotaenium eugeneum* (Tur.) West et G.S. West, *P. tridentulum* (Wolle) West (рис. 1, 6), *P. nodosum* (Bailey) P. Lundell, *Actinotaenium rufescens* (Cleve) Teiling и др.

Характерной особенностью этой подпровинции является присутствие родов *Dispora* Printz, *Dictyochloris* Vischer ex R.C. Starr, *Euastropsis* Lagerh., *Radiophilum* Schmidle и *Schizochlamydeella* Korschikov из группы коккондных зеленых водорослей (Tsarenko, 2011).

Припятско-Деснянская подпровинция делится на 2 округа: Припятско-Днепровский и Деснянский (см. карту-схему). Их разделяет левобережная граница бассейна р. Днепр (линия разграничения суббассейнов р. Днепр и р. Десна) в пределах Припятско-Деснянской подпровинции.

#### 1. Припятско-Днепровский альгофлористический округ

Занимает преимущественно правобережную (относительно р. Днепр) часть Припятско-Деснянской подпровинции в Украинском Полесье. Округ охватывает верховье р. Припять (до государственной границы Украины) и бассейны рек Выгжевка, Турья, Стоход, среднего и нижнего течения рек Стыр, Горьнь и Случ, бассейны Уборти и Ужа, а также среднего и нижнего течения р. Тетерев. Здесь обнаружено 372 таксона десмидиальных из 24 родов. Из 30 известных для всей территории Украины родов 6 здесь отсутствуют. В этом округе обнаружено 122 специфических таксона десмидий (32,8 %) и 52 таксона коккондных зеленых водорослей (8,1 %). Среди них *Heimansia pusillum*, *H. tumidum*, *Docidium undulatum* Bailey (рис. 1, 5), *Pleurotaenium tridentulum* (Wolle) West (рис. 1, 6), *P. eugeneum* (Tur.) West et G.S. West, *P. truncatum* (Bréb.) Nägeli var. *farquharsonii* (Roy) West et G.S. West, *Cosmoastrum oligacanthum* (Bréb.) Pal.-Mordv., *Coenocystis reniformis* Korschikov, *Desmodesmus communis* var. *polisicus* P. Tsarenko et E. Hegew., *D. lunatus* (West et G.S. West) E. Hegew., *D. tropicus* (Crow) E. Hegew., *D. multivariabilis* var. *turskensis* P. Tsarenko et E. Hegew., *Scenedesmus polessicus* P. Tsarenko и др. Это редкие таксоны, встречающиеся в Украине в нескольких экземплярах в характерных для них местообитаниях.

#### 2. Деснянский альгофлористический округ

Занимает левобережную относительно Днепра часть Днепровско-Припятской подпровинции и включает бассейны р. Десны и ее притоков. Округ богаче предыдущего округа: на его территории обнаружено 454 таксона десмидий, которые относятся к 23 родам. Здесь отсутствуют 7 родов из 30 известных в Украине. В округе обнаружено 204 специфических таксона десмидиальных (44,9 %). Среди специфических видов округа представлены *Actinotaenium clevei* (P. Lundell) Teiling, *A. cruciferum* (De Bary) Teiling, *Cosmoastrum coarctatum* (Bréb.) Pal.-Mordv., *C. pilosellum* West et G.S. West, *C. setigerum* (Cleve) Pal.-Mordv., *Raphidiastrum cristatum* (Nägeli) Pal.-Mordv., *Cosmariium subquadrans* West et G.S. West, *Staurastrum affine* West et G.S. West, *S. besseri* Wołosz. (рис. 1, 3), *S. proboscideum* Bréb. ex Ralfs и др.

Число общих таксонов обоих округов составило 250, а коэффициент различия  $Z = 0,468$ , что подтверждает их обособленность. Эти два округа делятся на 6 альгофлористических районов. Свитязский, Верхнеприпятский, Убортско-Тетеревский и Тетеревско-Днепровский относятся к первому округу, а Центрально-Деснянский и Верхнедеснянский – ко второму. Сравнение флор десмициальных каждого из этих районов приведено в табл. 2.

1. Свитязский альгофлористический район. Занимает самую западную часть Припятско-Днепровского округа в междуречьях бассейнов рек Припять и Выжевка. Здесь расположен Шацкий природный национальный парк, где тесно взаимосвязаны лесные, озерные и болотные экосистемы. Он характеризуется уникальными полесскими ландшафтами, редкими видами флоры и фауны, среди которых встречаются реликтовые виды (Стойко та ін., 1986). Территория района представляет собой задровую равнину с уклоном на север, образовавшуюся во время Днепровского оледенения. Здесь имеется множество озер (более 22), среди которых по занимаемой площади и глубине выделяются Свитязь, Пулеметское, Луки, Люшмер. Формирование флористических комплексов десмици в этих озерах носит островной характер, в результате чего наборы видов в каждом озере существенно отличаются (Паламарь-Мордвинцева и др., 2008). В межозерных пространствах много болот, преимущественно эвтрофных, питающихся почвенными водами, богатыми минеральными солями. Здесь обнаружено 178 таксонов десмици, из которых 120 (67,4 %) являются специфичными для данного района. К ним относятся *Staurostrum anatinum* Cooke et Wille, *S. bicornе* Hauptfl., *S. boreale* West et G.S. West, *S. chaetoceros* (Schröder) G.M. Sm., *S. leptocladum* Nordst. var. *cornutum* Wille, *Cosmarium subcosmetum* Pal.-Mordv. (рис. 1, 4, флагманский таксон) и др. Шацкие озера характеризуются богатством харальных водорослей (*Charales*). В 19 исследованных озерах региона обнаружено 17 видов харовых водорослей (Борисова, Гончаренко, 2011). В большинстве этих озер преобладают атлантические виды, например *Chara aspera* и *Nitella sincarpa*, предпочитающие нейтральные или щелочные воды, что свидетельствует о влиянии балтийских вод на данный альгофлористический район. Присутствие этих видов в Шацком альгорайоне также является его отличительной особенностью.

Таблица 2

Сравнительные характеристики альгофлористических районов  
Припятско-Деснянской подпровинции

Район	Число таксонов в районе	Число общих таксонов для обоих районов	Коэффициенты различия $Z$ по Престону
Свитязский	178	58	0,686
Верхнеприпятский	117		
Свитязский	178	84	0,680
Убортско-Тетеревский	239		
Свитязский	178	32	0,823
Тетеревско-Днепровский	108		
Свитязский	178	80	0,740
Верхнедеснянский	327		
Свитязский	178	78	0,493
Центральнедеснянский	246		

2. Верхнеприпятский (=Волиньский) альгофлористический район занимает территорию бассейнов рек Стохид, Стыр, Турья, Горынь (к востоку от р. Турья в пределах Припятско-Днепровского округа). Северная часть района представляет собой низменность, богатую лесами, болотами и озерами. Здесь обнаружено 117 таксонов десмидий, из них 59 (около 50 %) специфических таксонов. К ним относятся *Staurastrum bacillare* Bréb., *S. brachiatum* Ralfs, *S. chaetopus* Hinode, *S. cyclacanthum* var. *brevissimum* Pal.-Mordv., *Cosmarium ovale* Ralfs (рис. 1, 8), *C. turskii* Pal.-Mordv. и др.

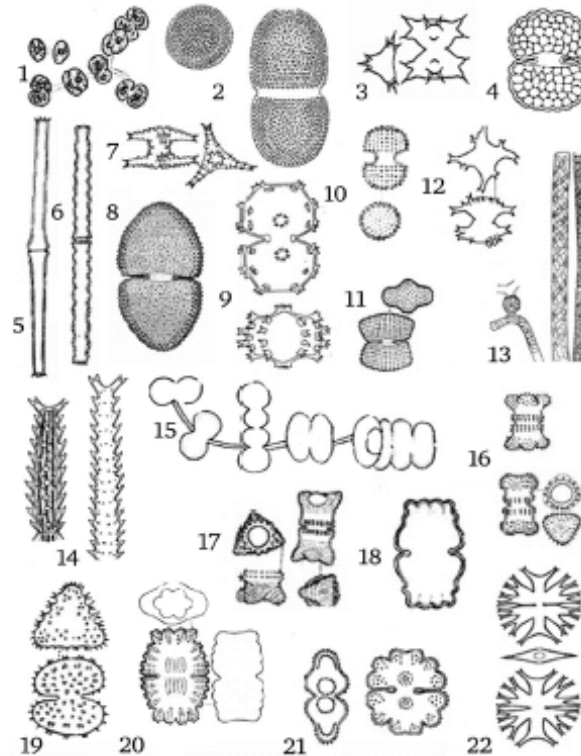


Рис 1. Специфические виды альгохоризонов флоры Украины: 1 – *Cosmocladium saxonicum* De Bary; 2 – *Actinotaenium tessellatum* (Delponte) Pal.-Mordv.; 3 – *Staurastrum besseri* Wolosz.; 4 – *Cosmarium subcosmetum* Pal.-Mordv.; 5 – *Docidium undulatum* Bailey; 6 – *Pleurotaenium tridentulum* (Wolle) West; 7 – *Staurastrum cyclacanthum* var. *dissimile* Pal.-Mordv.; 8 – *Cosmarium ovale* Ralfs; 9 – *Xanthidium armatum* (Bréb.) Rabenh.; 10 – *Cosmarium isthmiunum* West; 11 – *C. biretum* Bréb. ex Ralfs; 12 – *Staurastrum controversum* Bréb.; 13 – *Genicularia spirotaenia* De Bary; 14 – *Triploceras gracile* Bailey; 15 – *Heimansia tunida* (L.N. Johnson) Coesel; 16 – *Cylindriastrum capitulum* (Bréb.) Pal.-Mordv.; 17 – *Cylindriastrum pileotatum* (Bréb.) Pal.-Mordv.; 18 – *Cosmarium holmiense* P. Lundell; 19 – *Cosmoastrum scabrum* (Bréb.) Pal.-Mordv.; 20 – *Cosmarium hexalobum* Nordst.; 21 – *Euastrum spinulosum* Delponte; 22 – *Micrasterias radiata* Hassall

3. Убортско-Словечанский альгофлористический район. Занимает суббассейн рек Ствига и Уборть, верхнее течение р. Словечна (бассейн р. Припять), а также р. Уж (верхнее и среднее течения) с притоками рек Норин, Жерив, Ирша и верхнее-среднее течение р. Тетерев (бассейн р. Днепр). Северная часть альго-



района розположена на Словечанско-Овручком краї, де протікають річки Словечна, Норин, Жерив. Відзначається від попередніх районів більш багатим набором видів десмидіальних водоростей (239 вв). Специфічними для Убортсько-Словечанського району є 167 таксонів, або 69,8 %. До них належать *Closterium toxon* W. West, *C. pusillum* Hantzsch, *Cosmarium abbreviatum* Racib., *C. brebissonii* Menegh., *C. contractum* Kirchn., *C. cucumis*, *C. dovrense* Nordst., *Euastrum jeneri* W. Archer, *E. ampullaceum* Ralfs, *Xanthidium armatum* (Bréb.) Rabenh. (рис. 1, 9), *Staurastrum controversum* Bréb. (рис. 1, 12), *S. furcatum* (Ehrenb.) Bréb., *S. manfeldtii* Delpronte, *S. oxyacanthum* W. Archer і др.

4. Тетеревсько-Дніпровський альгофлористический район. Займає площу безсейнових притоків Дніпра: Ужа, Тетерева, Здвижа і Ирпеня. Порівняно з попереднім районом він значно бідніший: тут виявлено 108 таксонів десмидій, з яких загальних – 45. Специфічних таксонів – 63, що становить 58,3 %. До них належать *Penium phymatosporum* Nordst., *Closterium acutum* Bréb. ex Ralfs f. *acutum*, *C. pseudolunula* Borge, *C. incurvum* Bréb., *C. braunii* Reinsch, *Pleurotaenium trabecula* var. *maximum* (Reinsch) Y.V. Roll, *Tetmemorus laevis* (Kütz.) ex Ralfs var. *laevis*, *Cosmoastrum muricatum* (Bréb. ex Ralfs) Pal.-Mordv., *Cosmarium isthmium* West (рис. 1, 10), *C. kazanowskii* Wolosz. і др.

5. Центральодеснянський альгофлористический район. Піднімається вгору на північний-схід по лінії міст Бровари, Ічня, Бахмач, Конотоп, Ворожба до державної межі України, по більшій частині в межах Чернігівської обл., займає площу басейну нижнього течения р. Десни і її притоків: Остер, Трубіж, Сейм і, частково, р. Удай. Відзначається багатством десмидій порівняно з іншими альгофлористическими районами (327 таксонів). В цьому і попередньому районах виявлено порівняно невелике число загальних таксонів десмидій (73). Специфічних для цього району таксонів виявлено 254, що становить 77,6 %. До них належать *Penium cylindrus* (Ehrenb.) Bréb. ex Ralfs, *Closterium libellula* G.W. Focke, *C. aciculare* T. West, *C. tumidum* Johns., *Pleurotaenium baculoides* (Roy et Bisset) Playfair, *P. ehrenbergii* (Bréb.) De Bary, *Actinotaenium clevei*, *Tetmemorus granulatus* (Bréb.) ex Ralfs, *Cosmarium asphaerosporum* Nordst. і др.

6. Верхньодеснянський альгофлористический район. Займає північно-східну частину Деснянського округу і включає верхнє течения Десни і її притоків (рік Снов, Сейм, Івотка і др.) в межах північної частини Чернігівської (міста Новгород-Сіверський, Холми, Короп) і Сумської (Хутір Михайлівський, Шостка, Глухів, Кролевець, Путивль) областей. Він значно бідніший попереднього району за кількістю таксонів десмидій (всього 246). З них загальних з попереднім районом – 80 таксонів. Специфічних таксонів для цього району виявлено 166, що становить 67,4 %. В їх числі: *Penium silvae-nigrae* Raban., *Closterium littorale* Gay, *C. delpontei* (G.A. Klebs) Wolle, *Actinotaenium diplosporum* (P. Lundell) Teiling, *Cosmoastrum coarctatum* (Bréb.) Pal.-Mordv., *Cosmarium abruptum* P. Lundell, *C. bireme* Nordst., *C. biretum* Bréb. ex Ralfs (рис. 1, 11) і др.

## II. Середньодніпровська альгофлористическа підпровінція

Займає більшу частину території Лесостепної зони України і збігається з межами Гідрологічної зони достатньої вологості (Гребінь, 2008). Починає

от западной границы Украины она включает нижнее и среднее течение рек Западный Буг, Стыр, Горынь, р. Вилия в районе Кременецких гор, бассейн Южного Буга с его правыми (Згар, Рив, Савранка и др.) и левыми (Синица, Ятро, Большая Высь, Горный Тикич и др.) притоками, а также левыми притоками Днестра (Гнилая Липа, Золотая Липа, Стрипа, Серет, Збруч, Смотрич, Лядова, Немия, Мурафа и др.). В северной части подпровинции, далее на восток от границ предыдущей подпровинции, расположены: низовье р. Случь, ее приток р. Хомора, низовья рек Тетерев и Ирпень, реки Стугна, Тясмин, Ольшанка, Каневское вдхр., р. Рось с ее притоками, далее на северо-восток – Кремерчугское вдхр., реки Днепр, Грубеж, Сула, Супой, Удай, Псел и его притоки (Хорол, Говтва и др.), р. Ворскла с притоками Коломак, Мерло, Ворсклица, р. Орчик (приток р. Ориль), верхние притоки р. Сиверский Донец (Мож, Уда, Харьков, Большой Бурлук, верховье р. Оскол и др.), а также Печенежское вдхр. Территория подпровинции характеризуется разной степенью заболоченности, что отражается на количественном и качественном составе десмидиальных водорослей. Южная граница подпровинции с запада на восток проходит по линии Добромьль–Ходоров–Рогатин–Чортков–Каменец–Подольский–Ямполь–Балта–Первомайск и далее на северо-восток по линии Новоукраинка–Александрия–Кировоград–Знаменка–Кременчуг–Красноград – Балаклея–Купянск до государственной границы Украины.

В этой подпровинции обнаружено 430 видов (551 ввт) десмидий. Они относятся к 4 семействам и 28 родам. Здесь отсутствуют представители рода *Oocardium*. Ведущее место в данной флоре занимают роды *Cosmarium* (224 таксона), *Closterium* (74), *Staurastrum* (55), *Euastrum* (44), *Staurodesmus* (31), *Micrasterias* (34), *Cosmoastrum* (28 таксонов). Они объединяют 78,4 % видового состава представителей данной группы. Коккоидные зеленые водоросли представлены 320 видами (353 ввт). Свообразие данной подпровинции формируют роды *Cecidochloris* Skuja, *Chlorangiella* De Toni, *Dicranochaete* Hieron., *Floydiella* Friedl et O'Kelly, *Hormotila* Borzi, *Hormotilopsis* Trainor et H.C. Bold, *Nautococcus* Korschikov, *Planophila* Gerneck, *Rhopalosolen* Fott и др.

Подпровинция выделяется среди других альгофлористических подпровинций наличием 4 очень редких родов десмидиальных водорослей. Один из них, род *Genicularia*, относится к семейству *Gonatozygaceae*. В Украине обнаружен только один вид этого рода (*Genicularia spirotaenia* De Bary) в сфагновых болотах Яворовского р-на, Львовской обл. Он является флагманским видом для этого региона (рис. 1, 13). В этой подпровинции обнаружены также 2 вида очень редкого в Украине рода *Cylindriastrum* из семейства *Desmidiaceae*, виды которого выявлены в окрестностях г. Львова, а также в Украинских Карпатах. Этот род насчитывает всего 5 видов во всем мире. Они встречаются очень редко и распространены в арктических и альпийских регионах Голарктики. Третий редкий род, *Triploceras*, также относящийся к семейству *Desmidiaceae*, представлен в Украине одним видом – *Triploceras gracile* Bailey, который также считается флагманским для этого флористического региона (рис. 1, 14). Он обнаружен в окрестностях г. Харькова. По данным В. Кригера (Krieger, 1937), род включает 6 видов. Они встречаются главным образом в северных районах Голарктики, а также в некоторых палеотропических регионах. Четвертый род – *Heimansia* из семейства *Desmidiaceae*, также очень редкий таксон. Известно лишь 2 вида данного рода. Один из них, *H. tumida* (L.N. Johnson) Coesel (= *Cosmocladium tumidum* Johns. (рис. 1, 15),

обнаружен недавно в окрестностях г. Кнева, в правобережной его части (Дылицкая, 2012).

При сравнении флористических списков десмидий Среднеднепровской и Припятско-Деснянской подпровинций установлено 182 специфических таксона, что составляет 33 %. Это такие виды, как *Penium didymocarpum* P. Lundell, *Closterium rugosum* Gutw., *Cosmoastrum asperum* (Bréb.) Pal.-Mordv., *Cosmarium adaxum* West, *C. anceps* P. Lundell, *C. arnellii* Boldt, *C. bigemma* Racib., *C. capitulum* Roy et Bisset, *C. variolatum* P. Lundell, *Staurastrum franconicum* Reinsch, *S. furcatum* (Ehrenb. ex Ralfs) Bréb. var. *renardii* (Reinsch) Nordst. и др.

В пределах Среднеднепровской подпровинции выделяются три округа: Левобережно-Днестровский, Правобережно-Днепровский и Левобережно-Днепровский. Сопоставление этих округов по коэффициенту различия Престона показало следующие:  $Z = 0,88$ ,  $Z = 0,64$ ,  $Z = 0,70$  соответственно.

#### 1. Левобережно-Днестровский альгофлористический округ

Занимает западную часть Днестровско-Днепровской альгофлористической подпровинции. Расположен на Вольно-Подольском плато и Верхне-Бужской низменности. Охватывает среднее и нижнее течение рек Западный Буг, Стырь, Горынь, Случ, а также притоки Южного Буга (р. Бужак и др.), левых притоков Днестра (Гнилая Липа, Золотая Липа, Стрипа, Серет, Збруч до р. Ушица и сама Ушица) и Днестровское вдхр. Территория округа характеризуется хорошо развитой речной сетью и наибольшей заболоченностью по сравнению с другими двумя округами. Наиболее заболочена северная часть округа (бассейн р. Стырь).

В округе обнаружено 260 видов десмидий, представленных 376 ввт. Они относятся к 4 семействам и 25 родам порядка *Desmidiiales*. Здесь отсутствуют роды *Cosmocladium*, *Heimansia*, *Oocardium*, *Pachyphorium* и *Triploceras*. Первое место по числу видов занимает род *Cosmarium* – 107 видов (159 ввт), второе – род *Closterium* 37 (52 ввт) и третье место род *Staurastrum* – 19 (21 ввт). На их долю приходится 62,7 % видовой состава данной флоры. Значительное место занимают также роды *Cosmoastrum* 18 видов (25 ввт), *Euastrum* – 17 (30) и *Micrasterias* – 9 (13).

Отличительным признаком флоры десмидий округа является наличие редкого в Украине рода *Genicularia*, представленного одним видом – *G. spirotaenia* De Bary, а также рода *Cylindriastrum*, представленного видами *C. capitulum* (Bréb.) Pal.-Mordv. (рис. 1, 16) и *C. pileolatum* (Bréb.) Pal.-Mordv. (рис. 1, 17). Кроме того, к специфическим таксонам десмидий округа относятся *Penium didymocarpum* P. Lundell, *Closterium baillyanum* Bréb., *C. braunii* Reinsch, *Cosmoastrum saxonicum* (Bulnh.) Pal.-Mordv., *Cosmarium anceps* P. Lundell, *C. hexalobum* Nordst., *C. holmiense* P. Lundell (рис. 1, 18) и др.

Округ делят на 3 альгофлористических района: Вольно-Опольевский, Днестровский и Верхне-Южнобугский (Западный). При их сопоставлении по методу Престона получены следующие значения коэффициентов различия: Вольнский и Днестровский  $Z = 0,639$ , Вольно-Опольевский и Верхнеюжнобугский  $Z = 632$ , Днестровский и Верхнеюжнобугский  $Z = 474$ .

1. Вольно-Опольевский альгофлористический район. Занимает северную часть Левобережно-Днестровского округа и охватывает верховья бассейна Западного Буга, Стыра и Горыни, расположенные на Вольнской возвышенности до линии р. Корчик (южная притока р. Случ). Здесь обнаружено 102 вида (112 ввт) десмидий. Они принадлежат к 16 родам, т.е. почти половина украинских родов десмидий в этом флористическом районе отсутствует, что придает особое своеобразие его флоре.

Большинство видов в этом районе относятся к роду *Cosmarium* (40 видов), на втором месте род *Staurastrum* (14 видов), на третьем – род *Cosmoastrum* (9), четвертое место делят роды *Stauroidesmus* и *Closterium* (по 8 видов каждый). Таким образом, район отличается от других альгорайонов данного округа своеобразной родовой структурой флоры десмидий, соотношением родов и отсутствием значительной части родового спектра десмидий Украины. По сравнению со вторым альгорайоном этого округа, он характеризуется только 22 специфическими таксонами десмидий, что составляет 19,6 %. К специфическим видам района относятся *Actinotaenium cucurbitinum* (Bisset) Teiling, *A. rufescens* (Cleve) Teiling, *Raphidiastrum granulosum* (Ehrenb.) Pal.-Mordv., *R. pungens* (Bréb.) Pal.-Mordv., *Cosmoastrum pyramidatum* (West) Pal.-Mordv., *C. scabrum* (Bréb.) Pal.-Mordv. (рис. 1, 19), *C. teliferum* (Ralfs) Pal.-Mordv. и др.

2. Днестровский альгофлористический район занимает большую часть территории Левобережно-Днестровского округа и расположен в западной части Ростоцко-Опольской возвышенности. Охватывает бассейн Западного Буга, нижнее течение Стыра, а также бассейн левых притоков р. Днестр до р. Стрыпа включительно. Территория характеризуется значительным расчленением рельефа и высоким развитием речной сети. Здесь обнаружено почти втрое больше таксонов десмидий – 249 видов (332 ввт) по сравнению с предыдущим альгорайоном. Они относятся к 4 семействам и 25 родам. Территория альгорайона отличается высокой степенью оводненности и заболоченности, что является благоприятными условиями для произрастания десмидий. Наиболее богат видами род *Cosmarium* – 97 видов (129 ввт), второе место занимает род *Closterium* – 37 видов (52 ввт), третье место – род *Staurastrum* – 19 (27 ввт). Значительную роль в сложении данной флоры играют роды *Euastrum* – 17 (22), *Micrasterias* – 11 (17) и *Stauroidesmus* – 10 (14). По сравнению с предыдущим районом, здесь намного выше число специфичных таксонов десмидий (252), в их числе *Closterium jenneri* var. *robustum* G.S. West, *Cosmoastrum asperum*, *C. saxonicum*, *Stauroidesmus spetsbergensis* var. *florinia* Teiling, *Euastrum pulchellum* var. *retusum* West et G.S. West, *E. gemmatum* var. *monocylum* Nordst., *E. verrucosum* var. *coarctatum* Delpon, *Cosmarium anceps* P. Lundell, *C. annulatum* (Nägeli) De Bary, *C. capitulum* Roy et Bisset, *C. hexalobum* Nordst. (рис. 1, 20) и др.

Наряду с указанными выше районами, потенциально возможным альгохорионом представляется еще один – *Верхнеюжнобугский*. Он расположен на Подольской возвышенности и занимает бассейны левых притоков среднего течения р. Днестр (Серет, Збруч, Ушица и др.), а также верховья Южного Буга и реки Случ, Бужак и Хомора, значительно уступает предыдущему альгорайону по числу видов и родов десмидий. Здесь обнаружено всего 132 вида (152 ввт), принадлежащих к 17 родам, т.е. отсутствуют виды 13 родов. На первом месте по числу таксонов находится род *Cosmarium* – 58 видов (71 ввт), на втором – *Closterium*: 27 (28), на третьем – *Euastrum*: 10 (13), в отличие от предыдущего альгорайона, род *Staurastrum* – 9 (10) занимает лишь четвертое место. Специфических таксонов для данного района сравнительно мало, всего 24. К ним относятся *Closterium ehrenbergii* var. *podolicum* Gutw., *Pleurotaenium ehrenbergii* var. *elongatum* West, *Euastrum spinulosum* Delpon (рис. 1, 21), *Cosmarium arnellii* Boldt, *C. bigemma* Racib., *C. nymannyanum* Grunow, *C. quasillus* P. Lundell, *C. raciborskii* Lagerh. и др.

#### 2. Правобережно-Днепровский альгофлористический округ

Занимает значительную часть Правобережья Днепра, частично расположен на юго-востоке Подольской, но в основном на Приднепровской возвышенности. Включает бассейны коротких левых притоков Днестра (реки Лядова, Немня,

Мурафа и др.) и бассейн Южного Буга с его правыми и левыми притоками (реки Кодыма, Савранка, Згар, Синица, Синюха, Ятро, Большая Высь, Горный Тикич и др.), а также притоки Днепра (верховья Тетерева, Ирпеня) и реки Ступна, Рось, Тясмин с притоками до Каневского и Кременчугского водохранилищ. Этот округ частично совпадает с Днестровско-Днепровской гидрологической провинцией, которая делится на 2 гидрологических района: Подольско-Приднепровский и Центрально-днепровский. Характеризуется значительно меньшей заболоченностью территории (1–10 %) по сравнению с предыдущим. Здесь обнаружено значительно меньше видов десмидий, чем в предыдущем округе, а именно 109 видов, представленных 125 ввт. Они принадлежат к 16 родам десмидий, среди которых по числу видов преобладает род *Cosmarium* – 55 (67 ввт). На втором месте по числу видов находится род *Closterium* – 21 вид (22 ввт), на третьем – *Staurastrum* – 9 видов (11 ввт). Эти три рода вместе составляют 80 % видов данной флоры. Такие соотношения ведущих родов являются обычными (закономерными) для большинства флор Циркумбореальной флористической области, особенно её северных территорий. По сравнению с предыдущим округом этот округ существенно отличается отсутствием многих родов, и соответственно, многих видов, а также своеобразным комплексом видов, присущих только этому региону. В рассматриваемом округе обнаружен редко встречающийся род *Heimansia*, представленный одним видом – *H. tumida*, о чем уже упоминалось выше. Сравнение видовых списков десмидий обоих округов выявило только 61 общий таксон, а 64 таксона, или 51,2 %, являются специфичными для этого округа, т.е. уровень своеобразия округа довольно высокий. К специфическим относятся, прежде всего, недавно описанный новый для науки вид *Cosmarium cyaneilacustre* Lilitcka (Лилицкая, 2012; с. 180, рис. 1, 2), обнаруженный в правобережной части г. Киева, а также ряд таксонов, характерных для этого региона: *Cosmarium angulosum* Bréb., *C. circulare* Reinsch, *Closterium kuetzingii* Bréb., *C. libellula* Focke, *C. praelongum* Bréb., *C. incurvum* Bréb., *Staurastrum gemelliparum* Nordst., *Micrasterias crux-melitensis* (Ehrenb.) Hassall, *M. radiata* Hassall (рис. 1, 22), *Staurodesmus cuspidatus* (Bréb.) Teiling и др.

Данный округ разделен нами на 2 альгофлористических района: **Верхне-южнобугский** и **Среднеднепровский**. Первый альгорайон включает бассейны коротких левых притоков Днестра, перечисленных выше, и бассейн Южного Буга. Второй альгорайон в основном занимает площадь Киевской возвышенности и включает притоки центральной части Днепра (верховья рек Тетерев, Ирпень и бассейн р. Рось) до побережья Каневского и Кременчугского водохранилищ.

Результаты современных исследований десмидиальных водорослей этого региона не позволяют дать детальную флористическую характеристику этих хорнионов и это должно стать задачей дальнейших исследований.

### 3. Левобережно-Днепровский альгофлористический округ

Занимает Приднепровскую низменность, Полтавскую равнину и отроги Среднерусской возвышенности. Здесь расположены бассейны левобережных притоков Днепра (реки Трубеж, Недра, Супой, Сула, Псёл, Ворскла и верховья Сиверского Донца и их притоки: Оржица, Удай, Ромен, Хорол, Говтва, Коломак, Мерля, Ворсклица, Уда, Лопань, Большой Бурлук и др. Этот округ сравнительно богаче предыдущего. На его территории обнаружено 266 видов (321 ввт), которые относятся к 4 семействам и 25 родам десмидиальных водорослей. Отсутствуют виды рода *Genticularia* из семейства *Gonatozygaceae*, а также виды четырех родов из семейства *Desmidiaceae*: *Cylindriastrum*, *Heimansia*, *Oocardium*. Как и в ранее

упомянутых округах, здесь преобладают виды рода *Cosmarium* – 88 видов (115 ввт), на втором месте род *Closterium* – 53 (57), третье место делят *Staurastrum* – 24 (28) и *Euastrum* – 22 (29). Довольно разнообразны роды *Staurodesmus* – 11 (11), *Micrasterias* – 9 (12), *Cosmoastrum* – 8 (10) и *Raphidiastrum* – 8 (8). Такое соотношение указанных родов является отличительным признаком этого альгофлористического округа по сравнению с двумя другими округами *Среднеднепровской* подпровинции. Отличительным признаком данного округа является присутствие очень редкого рода *Triploceras*, представленного *T. gracile* Bailey (рис. 1, 14). Для этого округа характерны 155 специфических таксонов, что составляет 48,2 % общего числа таксонов альгохортона. К ним относятся: *Penium exiguum* West, *Docidium undulatum* Bailey, *Closterium capillare* Delponde, *C. arnoldianum* Y.V. Roll, *C. nasutum* Nordst., *C. laterale* Nordst., *Tetmemorus laevis* (Kütz.) Ralfs, *Actinotaenium capax* (Joshua) Teiling, *Micrasterias arcuata* Bailey (рис. 2, 1), *M. brachyptera* P. Lundell и др. Эти таксоны являются редкими и характерными для данного округа. Его предварительно можно разделить на три альгофлористических района: **Центральноеднепровский, Полтавско-равнинный и Верхнесиверскодонецкий**. Ниже мы приводим их характеристику. К сожалению, для подтверждения этих районов нет достаточного количества данных о флоре десмидиальных водорослей.

а) *Центральноеднепровский* район расположен на Приднепровской низменности и охватывает бассейны левых притоков Днепра (Трубеж, Случ, Оржица, начало Сулы, Удай, Псел до впадения в неё р. Хорол и ее суббассейн). Восточная граница этого района проходит по линии городов Бахмач, Прилуки, Пирятин и Хорол.

б) *Полтавско-равнинный* альгорайон расположен на Полтавской равнине и охватывает на севере территории от южной границы бассейна реки Сейм, а также реки Сула, Ромен, бассейн центрального и верхнего течения р. Восклы и её притоки (Коломак, Мерля и др.) до государственной границы Украины включительно.

в) *Верхнесиверскодонецкий* альгорайон включает верховье Сиверского Донца с его притоками (Мож, Уда, Лопань, Харьков, Великий Бурлук, среднее течение р. Оскол, Печенежское вдхр.).

### III. Днепровско-Причерноморская альгофлористическая подпровинция

Подпровинция в основном соответствует степной зоне в границах *Гидрологической зоны недостаточной водности* (Гребинь, 2008) и включает бассейны нижнего течения Южного Буга, Днепра и Сиверского Донца. Реки имеют широкие долины, болота (основные места обитания десмидий), которые расположены только в затоках рек, особенно в понижениях Днепра и Днестра. Эта подпровинция значительно беднее десмидиальными водорослями по сравнению с двумя предыдущими подпровинциями. Здесь обнаружено 220 видов (237 ввт), которые относятся к 21 роду и 4 семействам десмидий. В отличие от двух предыдущих подпровинций здесь отсутствуют характерные для них 8 родов из семейства *Desmidiaceae*, а именно: *Actinotaenium*, *Bambusina*, *Cylindriastrum*, *Oocardium*, *Pachyphorium*, *Tetmemorus*, *Triploceras* и один род из семейства *Gonatozygaceae* – *Genicularia*. Наибольшее число видов относится к роду *Cosmarium* – 82 вида (85 ввт), на втором месте род *Closterium* – 43 (44), на третьем – *Staurastrum* – 25 (31). Эти три рода составляют основу флористического богатства десмидий региона. Значительную роль в этом регионе играют роды *Staurodesmus* – 10 (12), *Euastrum* – 10 (12), *Micrasterias* – 10 (12), *Cosmoastrum* – 8 (8). В общем, эта подпровинция характеризуется бедным

видовым составом десмидий, что вполне закономерно, так как природные условия её территории неблагоприятны для обитания этих водорослей. Отличительными признаками подпровинции являются присутствие здесь редкого рода *Heimansia*, представленного видом *H. tumida*, обнаруженного также в Припятско-Деснянской подпровинции, что свидетельствует о дизъюнктивном ареале данного вида на территории Украины, а также редкого вида *H. pusillum* Hilse, обнаруженного на побережье Черного моря в Одесской обл. и в понижениях р. Днепр в Херсонской обл. (Срединский, 1873). В подпровинции выявлено 57 специфических таксонов десмидий, среди которых имеются также флагманские виды, что составляет 24 % видового состава. К специфическим таксонам подпровинции относятся: *Closterium libellula* var. *interruptum* (West et G.S. West) Donat, *C. acutum* var. *linea* (Perty) West et G.S. West, *C. pusillum* Hantzsch, *Pleurotaenium tridentulum* (Wolle) West, *Cosmarium logiense* Bisset (рис. 2, 2), *C. cyclicum* P. Lundell (рис. 3, 2), *C. dentiferum* Corda, *C. lundellii* Delponate (рис. 2, 4), *C. pokornyuanum* (Grudow) West et G.S. West, *C. polygonum*, флагманский таксон *Staurastrum ucrainicum* Pal.-Mordv. (рис. 2, 3) и др.

Характерной особенностью этой подпровинции является присутствие родов *Chlorophyseta* Pascher, *Dicloster* C.C. Jao, Wei et Hu, *Echinocoleum* C.C. Jao et Lee, *Echinospaerella* G.M. Sm., *Echinospaeridium* Lemmerm., *Sphaeroplea* C. Agardh, *Tetracladus* Swireako из группы коккоидных зеленых водорослей (Tsarenko, 2011).

Эта подпровинция делится на пять округов: Нижнеднепровско-Днепровский, Днепровско-Самарский, Среднесиверскодонешский, Придунайский и Причерноморско-Приазовский.

#### 1. Нижнеднепровско-Днепровский альгофлористический округ

Занимает правобережную часть Днепровско-Причерноморской подпровинции относительно р. Днепр и включает нижнее течение р. Южный Буг, а также бассейны рек Большой и Средний Куальник, Тилигул, Чичиклин, Ингул и Ингулец с притоками Саксагань и Базавлук, а также правобережье Днепро-дзержинского, Днепровского и Каховского водохранилищ. Здесь обнаружено всего 80 видов десмидий, представленных 82 ввт, которые относятся к 3 семействам и 14 родам, т.е. 16 родов десмидий, обнаруженных в Украине, отсутствуют в этом округе. Наибольшее число видов относится к роду *Cosmarium* (42 вида, 53 %), на втором месте род *Closterium* (16 видов, 20,2 %), на третьем – *Staurastrum* (11 видов, 13,9 %). Такие показатели закономерны для данного региона, так как условия жизни здесь непригодны для обитания многих видов десмидий. Отличительным признаком округа является наличие редкого рода *Heimansia* с видом *H. pusilla* и ряда специфических видов, обнаруженных только в этом округе. К ним относятся: *Cosmarium lundellii* Delponate (рис. 2, 4), *C. polygonum* (Nägeli) W. Archer in Pritch., *C. truncatellum* (Perty) Rabenh., *C. cyclicum* P. Lundell (рис. 2, 5), *C. dentiferum* Corda ex Nordst., *Staurastrum tenuissimum* West et G.S. West, а также эндемичный вид *S. ucrainicum* (рис. 2, 3), обнаруженный в низовье р. Днепр, в озере Стеблевском в окрестностях г. Херсона.

В пределах округа мы выделяем одноименный альгофлористический район – Нижнеднепровско-Днепровский.

#### 2. Днепровско-Самарский альгофлористический округ

Занимает левобережную часть Днепровско-Причерноморской альгофлористической подпровинции, расположенную ближе к Днепру, и включает

нижнее течение реки, бассейны ее левых притоков Ориль и Самары, а также их притоков (Вовча, Бык, Гайчур и др.). В северной части округа находится Приднепровская низменность, по которой проходит водоканал Днепр-Донбас, а также Краснопавловское, Днепровское водохранилища и Каховский водоканал.

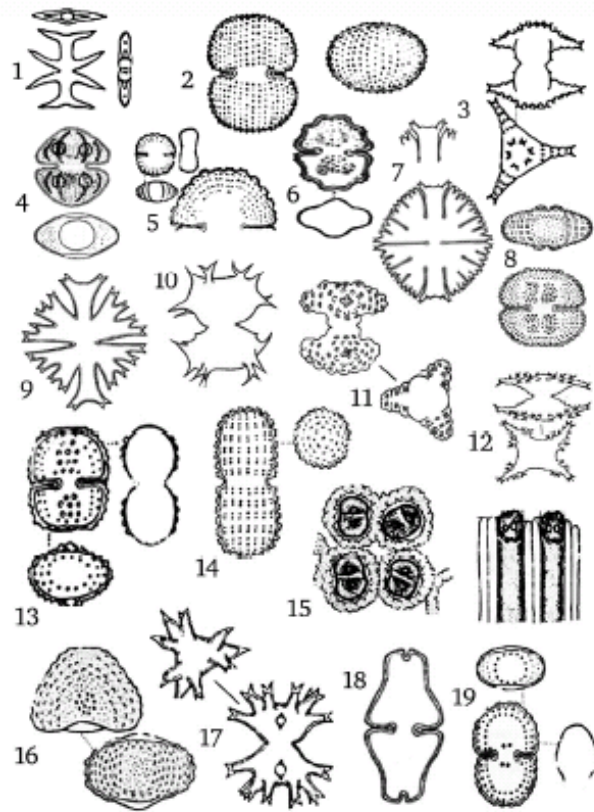


Рис. 2. Специфические виды альгохордионов флоры Украины: 1 – *Micrasterias arcuata* Bailey; 2 – *Cosmarium logiense* Bisset; 3 – *Staurastrum ucrainicum* Pal.-Mordv.; 4 – *Cosmarium lundellii* Delaponte; 5 – *Cosmarium cyclicum* P. Lundell; 6 – *Cosmarium alatum* Kirchn.; 7 – *Micrasterias fimbriata* Ralfs; 8 – *Cosmarium didymoprotusum* West et G.S. West; 9 – *Micrasterias crux-melitensis* (Ehrenb.) Hassall ex Ralfs; 10 – *Raphidiastrum quadrispinatum* (Turn.) Pal.-Mordv.; 11 – *Staurastrum carpaticum* Pal.-Mordv.; 12 – *Staurastrum woronichinii* Pal.-Mordv.; 13 – *Cosmarium anisochondrum* Nordst.; 14 – *Cosmarium elegantissimum* P. Lundell; 15 – *Cosmarium hornavanense* var. *alpinum* (Schmidle) Messik; 16 – *Staurastrum subarmigesum* Roy et Bisset; 17 – *Euastrum obesum* Joshua var. *subangulare* West et G.S. West; 18 – *Oocardium stratum* Nägeli; 19 – *Cosmarium didymochondrum* Nordst.

В округе обнаружено почти вдвое больше видов десмидиальных водорослей по сравнению с предыдущим округом, а именно 142 вида (158 ввт). Они принадлежат к 4 семействам и 19 родам десмидиальных водорослей. Как и в предыдущем округе, здесь преобладает род *Cosmarium* – 46 видов (49 ввт), второе место занимает *Closterium* – 29 (38), третье – *Staurastrum* – 13 (14) видов.



В общем они составляют 61,7 % видов данной флоры. Характерным признаком округа является сравнительно небольшая разница между числом видов рода *Cosmarium* и рода *Closterium*. Довольно разнообразно здесь представлены роды *Euastrum* – 10 видов (12 ввт), *Micrasterias* – 10 (12), *Staurodesmus* – 8 (8), *Penium* – 7 (7), *Cosmoastrum* – 6 (6) и *Xanthidium* – 5 (6).

По сравнению с предыдущим округом соотношение этих родов в данном округе иное, особенно в его южной части, что является его отличительным признаком. Особенностью округа является также набор специфических для него видов: *Cosmarium alatum* Kirchn. (рис. 2, 6), *C. angulosum* Bréb., *C. cookeanum* Alexenko, *C. granulatum* West, *C. perforatum* P. Lundell, *C. praecisum* Borge, *Euastrum incrassatum* Nordst., *Micrasterias decemdentata* (Nägeli) W. Archer, *M. papillifera* Bréb., *M. fimbriata* Ralfs (рис. 2, 7), *Teilingia excavata* (Ralfs) Bourg., а также *Penium cylindrus* (Ehrenb.) Bréb. ex Ralfs, *Pleurotaemium tridentulum* (Wolle) W. West, *Spondylosium pulchrum* (Bailey) W. Archer, *Cosmarium cookeanum* Alexenko, *C. didymoprotusum* West et G.S. West (рис. 2, 8), *C. isthmochondrium* Nordst. и др.

В пределах округа мы выделяем одноименный альгофлористический район – Днепроовско-Самарский.

### 3. Среднесиверскодонекский альгофлористический округ

Занимает более восточную часть Днепроовско-Причерноморской альгофлористической подпровинции, расположенную в основном на территории Донецкого Кряжа (Древняя складчатая возвышенность) в бассейне Сиверского Донца и его притоков (Казенный Торец, Бахмут, Лугань и др.). Характеризуется богатством видов порядка *Desmidiaceae* среди зеленых водорослей (Петлеванний, 2006). Здесь обнаружено 134 вида (167 ввт), которые относятся к 3 семействам и 19 родам. Наиболее богаты видами роды *Cosmarium* – 52 вида (67 ввт), *Closterium* – 27 (37), *Staurastrum* – 16 (17) и *Cosmoastrum* – 8 (11). Вместе они составляют 55,3 % видов региона. Характерным отличием региона является присутствие 34 специфических видов. К ним относятся виды, обнаруженные впервые для территории Украины, а также на территории Днепроовско-Причерноморской подпровинции (Петлеванний, 2006). Это *Cosmarium anceps*, *C. broomei* Thwait., *C. hammeri* Reinsch, *C. hornavanense* Gutw. var. *alpinum* (Schmidle) Messik. (рис. 2, 15), *C. margaritatum* (P. Lundell) Roy et Bisset и др.

### 4. Причерноморско-Приазовский альгофлористический округ

Расположен вдоль побережья Черного и Азовского морей (Причерноморские и Приазовские лиманы) и в низовьях р. Днепр. Занимает территорию Причерноморской низменности, включая северную часть Крымского п-ова. Затопленные устья рек здесь превращены в лиманы, которые могут быть открытыми со стороны моря (Днепроовско-Бужский), почти отделенными от моря пересыпями (Днепровский), или замкнутыми, по сути превратившимися в озера (Молочный, Тилигульский, Куяльницкий, Хаджибейский). Для побережья Азовского моря характерны песчаные косы (Бердянская, Обиточная и др.), а для западной части – целая система мелких заливов (Сиваш и др.). В этом округе по сравнению с предыдущим обнаружено значительно меньше видов десмидий. Бедность видового состава десмидиальных в низовьях Днепра отмечали авторы, изучавшие водоросли в бассейне этой реки. Как указывал Д.А. Свиренко (1927), особенно велика эта бедность в самом Днепре, немного богаче

десмидиями его притоки и озера. Всего этим автором обнаружено 16 видов, из них в Днепре – 1, в притоках – 5 и в озерах – 14 видов. В материалах Я.В. Ролла (1953) по фитопланктону дельтовой части Днепра приведено только 8 видов десмидий для всей дельтовой части Днепра, в т.ч. для Днепра – 4 вида, а для притоков – 7. В настоящее время для округа указывается 81 вид (83 ввт) из 3 семейств и 15 родов десмидий. Распределение этих видов между родами и соотношения основных родов, слагающих флору данного региона, типично для всей Украины. Первое место занимает род *Cosmarium* – 43 вида (53,7 %), на втором месте *Closterium* – 12 видов (15 %), на третьем – *Staurastrum* – 10 видов (12,5 %). Большинство видов десмидий округа относятся к мультирегиональному географическому элементу флоры, как и во всей Днепро-Причерноморской подпровинции. Поэтому специфических таксонов здесь сравнительно немного. К ним относятся, прежде всего, эндемичный вид *Staurastrum ucrainicum* (рис. 2, 3), обнаруженный в окрестностях г. Херсона в оз. Стеблевском, а также таксоны: *Staurodesmus pachyrhynchus* (Nordst.) Teiling, *Euastrum spinulosum* Delpronte (рис. 1, 21), *Micrasterias crux-melitensis* (Ehredab.) Hassall ex Ralfs (рис. 2, 9) и др.

Специфика флоры десмидий региона состоит не только в бедности флористического состава, но и в определенном однообразии их систематической структуры. В некоторых водоемах (озера, пруды) нижнего бассейна Днепра, а также в лиманах обитают главным образом формы десмидий, которые развиваются в зарослях макрофитов, поэтому в основном это виды родов *Cosmarium*, *Closterium* и *Staurastrum*. Причиной такого однообразия состава десмидиальных в низовьях Днепра и в лиманах может быть особый гидрологический режим водоемов. В частности, в период наибольшей вегетации рН воды достигает 10, в то время как большинство видов и родов этих водорослей приурочены к кислым водам. Другой гидрологической особенностью низовьев Днепра является повышение солености воды при нагонах морской воды (под действием ветра), что отрицательно сказывается на жизнедеятельности большинства видов данной таксономической группы. Этот округ совпадает с одноименным альгофлористическим районом.

#### IV. Днестровско-Дунайская (=Украинские Карпаты) альгофлористическая подпровинция

Карпаты делятся на Западные, Восточные и Южные (Чопик, 1976). По флористическому районированию областей Земли А.Л. Тахтаджяна (1978), Карпаты относятся к Центральноевропейской провинции Циркумбореальной области. Украинские Карпаты (иногда их называют Лесистые Карпаты) занимают часть Восточных Карпат в пределах территории Украины. Горные хребты Карпат сложены главным образом однообразными флишевыми толщами мелового и палеогенового возраста, они легко поддаются разрушению, что является причиной сглаженности горных хребтов, отсутствия резких гребней и пиков (Бондарчук, 1956; Кострицкий, 1968). По гидрологическому районированию территории Украины, Украинские Карпаты относятся к *Гидрологической стране Украинских Карпат* (Гребінь, 2009), которая охватывает территорию Закарпатской, Ивано-Франковской, Черновицкой и частично Львовской областей. Эта страна включает бассейн р. Тисы с её притоками (Теребля, Река,

Боржава), рек Латорицы с Ужем, Прута с правыми притоками рек Черемош и Серет, а также верхнее и среднее течение правых коротких притоков Днестра (Ломница, Черемош и др.) Все эти реки имеют паводковый режим, где часто идут проливные дожди, паводки сопровождаются селевыми потоками. Из-за такого гидрологического режима десмидии в реках не произрастают. Основными их местообитаниями в Украинских Карпатах являются болота и озера. По характеру растительного покрова болота Украинских Карпат делятся на три типа (Брадис и др., 1956; Андриенко, 1968), а в зависимости от происхождения и путей развития — на 4 группы (Андриенко, 1971). Исследованные озера Украинских Карпат также очень разнообразны. Они отличаются по происхождению, глубине, занимаемой площади, высшей водной растительности и по высоте над уровнем моря (Бондарчук, 1956; Миллер, 1964). Специальные детальные исследования водорослей разных типов болот и озер выявили существенные различия в составе десмидий этих местообитаний (Паламарь-Мордвинцева, 1978а, б, 1982).

Альгофлористическую подпровинцию *Днестровско-Дунайскую* (= *Украинские Карпаты*) мы принимаем в пределах *Гидрологической страны Украинских Карпат* (Гребінь, 2009). В этой подпровинции обнаружено 287 (374 ввт) видов десмидиевых водорослей. Они относятся к 3 семействам и 22 родам. Здесь отсутствуют виды родов семейств *Gonatozygaceae* (*Genicularia*) и *Desmidiaceae* (*Heimansia*, *Cosmocladium*, *Onychonema*, *Oocardium*, *Pachyphorium*, *Sphaerogozma*, *Triploceras*).

Распределение видов десмидий в подпровинции по родам следующее: первое место по числу видов занимает род *Cosmarium* — 98 видов (135 ввт), второе — *Closterium* — 51 (61), третье — *Euastrum* — 24 (35), в то время как род *Staurastrum* — только четвертое место в данной флоре — 24 вида (26 ввт), что является отличительным признаком этого региона. Существенная роль здесь принадлежит родам *Cosmoastrum* — 17 видов (20 ввт), *Staurodesmus* — 13 (13), *Penium* — 10 (13), *Micrasterias* — 8 (18) и *Raphidiastrum* — 7 (7). Обнаружено незначительное число видов рода *Xanthidium* — 4 вида (5 ввт). Соотношение этих родов своеобразно и хорошо характеризует указанный регион. Для этой подпровинции установлено 102 специфических таксона десмидий, что составляет 27,5 % всего числа таксонов. В частности, к ним относится редкий вид *Cylindriastrum merianii* (Reinsch) Pal.-Mordv., обнаруженный в Украине только в Карпатах. Обычно он распространен в странах Голарктики в горных районах. Кроме того, из этого же рода в Украинских Карпатах выявлены еще три редких таксона: *C. capitulum*, *C. pileolatum* var. *pileolatum* и *C. pileolatum* var. *crisatum*, обнаруженные также в окрестностях Львова и Тернополя в пределах Среднеднепровской подпровинции. Таким образом, Днестровско-Дунайская подпровинция отличается присутствием четырех из пяти известных во всем мире таксонов этого редкого рода. К специфическим таксонам региона относятся *Penium borgeanum* Skuja, *P. spinospermum* Jochua, *Closterium baillyanum* var. *alpinum* (Viret) Grönbl., *Actinotaenium palangula* (Bréb. ex Ralfs) Teiling ex Růžicka et Pouzar, *Raphidiastrum quadrispinatum* (Turm.) Pal.-Mordv. (рис. 2, 10), *Euastrum obesum* Jochua, *E. montanum* West et G.S. West, *E. subalpinum* Messik., *M. rotata* var. *carpatica* Pal.-Mordv., *Hyalotheca dissiliens* var. *tatica* Racib., *Cosmarium hornavanense* var. *alpinum* (Schmidle) Messik., *C. costatum* var. *tatrense*, *C. cyclicum* var. *arcticum* Nordst., *C. ralfsii*

var. *alpinum* Racib, *Staurastrum carpaticum* Pal.-Mordv. (рис. 2, 11), *S. woronichinii* Pal.-Mordv. (рис. 2, 12) и др.

Своеобразие данной подпровинции формируют роды коккондных зеленых водорослей *Botryokoryne* Reisinger, *Gloeococcus* A. Braun, *Parachlorella* Krienitz et al., *Podohedra* Düringer, *Trochisciopsis* Vinantzer и др.

Эта подпровинция делится на три альгофлористических округа: *Днестровско-Прутский*, *Центральнокарпатский* и *Тисо-Латорицкий*. Распределение видов десмидий по трем указанным округам крайне неравномерно. Наибольшее число видов обнаружено в *Центральнокарпатском* округе (282), значительно меньше – в *Днестровско-Прутском* (42) и совсем немного – в *Тисо-Латорицком* округе (8). Последние два округа требуют дальнейших детальных исследований десмидий. Хотя природные условия этих округов неблагоприятны для обитания *Desmidiaceae*, дополнительные исследования анализируемых регионов смогут дополнить сведения об их видовой составе, дать более обстоятельную характеристику и уточнить флористические районы.

#### 1. Центральнокарпатский альгофлористический округ

Занимает высокогорную часть Днестровско-Дунайской подпровинции. К высокогорью относят территорию, расположенную на 50–100 м выше современной верхней границы леса (Чопик, 1976). Высокогорье разделяют на 2 пояса: субальпийский и альпийский. В этом округе обнаружено 282 вида десмидий, представленных 367 ввт, включая номенклатурный тип вида. Они принадлежат к 3 семействам и 20 родам. На первом месте находится род *Cosmarium* – 88 видов (120 ввт), на втором – *Closterium* – 47 (58), на третьем – *Euastrum* – 26 (34), на четвертом – *Staurastrum* – 25 (28). Значительное место занимают роды *Cosmoastrum* – 17 (23), *Staurodesmus* – 17 (19), *Raphidiastrum* – 12 (14), *Actinotaenium* – 10 (15) и *Penium* – 11 (13). Отличительными признаками округа являются состав и соотношение родов, а также набор из 98 специфических видов и разновидностей десмидий, например: *Penium exiguum* var. *capitatum* (Y.V. Roll) Kossinsk., *Closterium abruptum* West, *Staurodesmus boergesenii* (Messik.) Croasdale et Grönblad, *Euastrum obesum* var. *subangulare* West et G.S. West, *E. subalpinum* var. *quadratum* Skuja, *E. tuddalense* Ström, *Cosmarium anisochondrum* Nordst. (рис. 2, 13), *C. bipunctatum* Börgesen, *C. cyclicum* var. *arcticum* Nordst. и др.

В этом округе мы рассматриваем три альгофлористических района: *Горганский*, *Свидовецкий* и *Черногорский*. Они представляют собой целостную территорию, но отличаются географическим положением, рельефом, гидрографией и геологическим строением (Цысь, 1968). Эти особенности сказываются на условиях развития и существовании десмидий, обуславливая их своеобразие для каждого альгофлористического района.

1. *Горганский альгофлористический район*. Занимает субальпийскую и альпийскую части горного хребта Горганы. Расположен между Ужокским и Яблоницким (Ясинским) перевалами в Украине. Здесь обнаружено наибольшее число видов десмидий (172 вида, 204 ввт) по сравнению с двумя другими альгофлористическими районами данного округа. Они относятся к 3 семействам и 19 родам, отсутствуют 11 родов. Первое место по числу видов занимает род *Cosmarium* – 54 вида (31,4 %), второе – *Closterium* – 41 (23,8 %), на третьем месте – род *Euastrum* – 13 (7,6 %). Довольно разнообразны роды *Cosmoastrum* –

10 (13 ввт), *Staurastrum* – 10 (12) и *Penium* – 9 (11). Набор и соотношение этих родов является отличительным признаком данного альгофлористического района. Он отличается также наибольшим числом специфических таксонов (97 ввт), что составляет 47,5 %. Среди них редкие для Карпат и для флоры Украины таксоны – *Closterium costatum* Corda ex Ralfs, *C. turgidum* Ehrenb. ex Ralfs, *Actinotaenium palangula*, *Cylindriastrum merianii*, *C. pileolatum*, *Raphidiastrum monticulosum* (Bréb.) Pal.-Mordv., *Cosmarium elegantissimum* P. Lundell (рис. 2, 14), *C. geometricum* West et G.S. West, *C. hornavanense* Gutw. var. *alpinum* (Schmidle) Messik. (рис. 2, 15), *C. isthmochondrum* Nordst., *C. nasutum* Nordst. var. *nasutum* f. *granulatum* Nordst., *C. pokornyanum* (Grucow) West et G.S. West, *Euastrum dubium* var. *snowdoniense* (Turner) West et G.S. West и др.

2. Свидовецкий альгофлористический район. Расположен в районе горного хребта Свидовец в Закарпатской обл. Сложен песчано-глинистыми отложениями, среди них довольно распространены выходы известняков, что негативно сказывается на развитии десмидиальных водорослей. Склоны хребта до высоты 1600 м покрыты смешанными и хвойными лесами, выше расположены альпийские луга.

Здесь обнаружено наименьшее количество видов десмидий по сравнению с двумя другими альгофлористическими районами данного округа: 95 видов (105 ввт), которые принадлежат к 3 семействам и 17 родам. Отсутствуют 13 родов, что связано с распространением в этом регионе известняков, негативно влияющих на развитие десмидий. Соотношение между родами следующее: на первом месте находится род *Cosmarium* – 18 видов (20 ввт), второе место разделяют два рода: *Closterium* – 12 (15) и *Cosmoastrum* – 12 (12) и на третьем – род *Euastrum* – 11 (12). Хорошо представлены также роды *Penium* – 10 видов (11 ввт), *Staurodesmus* – 7 (7), *Actinotaenium* – 6 (8) и *Staurastrum* – 6 (6). Таким образом, соотношение родов десмидий в этом регионе своеобразно. Имеются небольшие разрывы между количественными показателями ведущих родов, что также является отличительным признаком района. В Свидовецком районе отмечено только 25 специфических видов и разновидностей, например: *Penium borgeanum* Skuja, *Closterium idiosporum* West et G.S. West, *C. acutum* Bréb. ex Ralfs, *Haplotaenium minutum* var. *gracile* (Wille) Pal.-Mordv., *Actinotaenium globosum* K. Först. ex Compère, *A. cruciferum* (De Bary) Teiling, *Cosmoastrum glaber* (Ehrenb.) Teiling, *Raphidiastrum simonyi* (Heim.) Pal.-Mordv., *Staurastrum subarnigerum* Roy et Bisset (рис. 2, 16), *Cosmarium pseudoquinarium* Hirano и др.

3. Черногорский альгофлористический район. Занимает площадь горного массива Черногора (Черные Горы), расположенного в юго-восточной части Украинских Карпат в Закарпатской и Ивано-Франковской областях. Это наиболее высокий в Украинских Карпатах горный массив высотой 1800–2000 м (г. Говерла 2061 м), рельеф среднегорный, крупносклонный и альпийский со следами древнего оледенения, сложен глинистыми сланцами, песчаниками и мергелями.

Здесь обнаружено 118 видов десмидий, представленных 130 ввт, включая номенклатурный тип вида. Они относятся к 3 семействам и 17 родам. По числу видов на первом месте род *Cosmarium* – 29 (30), на втором – *Euastrum* – 20 (26) и на третьем – *Closterium* – 15 (17). Они составляют 54,2 % состава данной флоры. Значительная роль принадлежит родам: *Cosmoastrum* – 9 видов (9 ввт)

*Staurodesmus* – 9 (9), *Staurastrum* – 8 (9), *Penium* – 5 (5). Обнаружено также 42 специфических вида – 32,5 % состава данной флоры. Район отличается наличием очень редких для флоры Украины, видов, таких как *Euastrum obesum* Joshua var. *obesum* и *E. obesum* var. *subangulare* West et G.S. West (рис. 2, 17), обнаруженных в оз. Несамовитом (Надворнянский р-н, Ивано-Франковская обл.), а также в оз. Бребенескул на высоте 1801 м (Черногора). Кроме того, к специфическим видам относятся *Closterium delponteii* (G.A. Klebs) Wolle, *Cosmoastrum turgescens* (De Not.) Pal.-Mordv., *Staurastrum carpaticum* Pal.-Mordv. (рис. 2, 11), *S. woronichinii* Pal.-Mordv. (рис. 2, 12), *Micrasterias conferta* P. Lundell, *Cosmarium petsamoense* Cedergr., *C. ralfsii* var. *alpinum* Rasch. и др.

#### V. Горнокрымская альгофлористическая подпровинция

Южный берег Крыма относится к Средиземноморской области, Крымско-Новороссийской провинции, в которую входит Южный Крым – узкая прибрежная полоса южного склона первой гряды Крымских гор от Севастополя до Феодосии, ограниченная с севера высокогорьями Яйлы (Тахтаджян, 1978). По ботанико-географическому районированию территории СССР (Федоров, 1974), полуостров Крым выделяется в отдельный ботанико-географический район. По альгофлористическому районированию Украины выделяем горную южную часть Крыма в качестве подпровинции под названием *Горнокрымская*.

По гидрологическому районированию эта часть Крыма выделяется как *Гидрологическая страна Горного Крыма*, которая совпадает с *Горнокрымской областью повышенной водности* (Гребинь, 2008). Самые большие реки этой гидрологической страны (Альма, Кача, Бельбек, Черная, Авунда и др.) берут начало на склонах Главного хребта Крымских гор и носят горный характер. Гидрологический режим рек непостоянен. Они часто пересыхают, а зимой и весной нередко бывают паводки, которые иногда сопровождаются селевыми потоками. Альгофлористическую подпровинцию *Горнокрымскую* мы принимаем в границах *Гидрологической страны Горного Крыма*.

Яйлинские массивы сложены мощной толщей крепких светлых известняков, характернейшей их особенностью является сильное развитие карстовых форм. На поверхности яйлинских массивов отсутствуют ручьи, т.к. влага от дождей и снега уходит в глубь известняковой толщи, выходя на поверхность в виде многочисленных родников. Главная гряда круто обрывается на юге, образуя узкую полосу шириной от 2 до 8 км, которая называется *Южным берегом Крыма*. На главной гряде Крымских гор берут начало реки, текущие на север. Наиболее крупные из них Черная, Бельбек, Кача, Альма, Салгир, Кучук-Карасу, Биюк-Карасу, Индол. *Южный берег* дренируют небольшие речки или короткие горные потоки, большую часть года сухие, некоторые образуют водопады (р. Учан-Су возле Ялты). Питание рек снеговое и дождевое (Кострицкий, 1968). Растительность Крыма очень богата и своеобразна. Флора содержит более 2000 видов, из которых многие являются очень древними реликтами третичного периода. *Южный берег* имеет наиболее богатую растительность средиземного характера.

В противоположность богатству наземных растений этого региона, альгофлористическая подпровинция *Горнокрымская* характеризуется крайней бедностью десмидиальных водорослей. Здесь обнаружено всего 73 вида

десмидій (92 ввг). Они принадлежат к 2 семействам (*Closteriaceae* и *Desmidiaceae*) и 9 родам (табл. 3). Более половины обнаруженных видов относятся к роду *Cosmarium* – 43 вида (50 ввг), что составляет 58,9 %, на втором месте находится род *Closterium* – 18 (28) – 24,1 %, а это 80,1 % состава десмидий региона. На долю остальных 4 родов приходится около 20 %. Отсутствуют виды семейств *Peniaceae* и *Gonatozygaceae*, а также виды большинства родов, распространенных в других регионах Украины. Такая бедность подпровинциальных десмидий не случайна. Она обусловлена указанными выше физико-географическими особенностями региона (в частности, сухостью климата и широким распространением известняков). Однако несмотря на бедность их видового состава, этот регион вполне заслуживает выделения в альгохорон довольно высокого ранга. Прежде всего следует указать на присутствие очень редкого рода *Oocardium* из семейства *Desmidiaceae*, который во всем мире представлен одним видом – *O. stratum* Nägeli (рис. 2, 18). Он обитает в основном на влажных скалах, камнях горных рек и водопадов и распространен в горных районах многих стран Голарктики, а также в Индии и на Кубе. В данной под-провинции вид обнаружен на влажных скалах водопада Учан-Су и в р. Альма. В этом же водопаде обнаружены редкие виды *Cosmarium tumens* Nordst. и *Actinotaenium globosum*. Первый распространен в горных районах стран Голарктики (Англия, Германия, Узбекистан, Китай, Эстония, Восточная Сибирь, Кавказ, о-в Шпицберген), второй – на северо-западе Российской Федерации и в Тюменской и Амурской областях, а также в Туркмении. Кроме того, в этом регионе обнаружен ряд специфических для него видов (например, *Staurastrum paradoxum* Meyen var. *nodulosum* West, *Cosmarium abbreviatum* Racib. var. *minus* (West et G.S. West) Willi Krieg. et Gerloff, флагманский таксон *C. didymochondrum* Nordst. (рис. 2, 19), *C. pokornyianum* var. *taylorii* Grönblad, *C. pseudopyramidatum* var. *extensum* (Nordst.) Willi Krieg. et Gerloff, *C. tetragonum* (Nägeli) W. Archer, флагманский таксон *C. tauricum* Pal.-Mordv., а также недавно впервые обнаруженные в Украине *C. angulare* Johnson и *C. netzerianum* Schmidle (Лилницкая, 2012).

Характерной особенностью подпровинции является также присутствие родов *Chlorosarcina* Gerneck emend. Vischer, *Pseudospon-giococcum* B.V. Gromov et Mamkaeva из группы коккоидных зеленых водорослей (Tsarenko, 2011).

Эта подпровинция делится (предварительно) на 3 округа: Предгорнокрымский, Горнокрымский и Южнокрымский. Распределение видов десмидий по этим округам представлено в табл. 3. Они являются одноименными альгофлористическими районами. Такая бедность состава десмидий региона является его отличительной особенностью. Другие группы водорослей, в частности *Charales*, довольно широко распространены в этом регионе.

По нашим данным (Паламарь Мордвинцева, 1998), список харофитов на то время насчитывал 16 видов из 3 родов, что составляло более половины видов, известных во всей Украине. Среди них обнаружены роды и виды, характерные только для этого региона, например рода *Lamprothamnium* и *Tolypella*. Виноградова О.Н. (1994), изучавшая цианопрокариоты Горного Крыма, обнаружила 187 видов этих водорослей, что значительно превышает показатель, указанный для равнинной части Украины. Причем число космополитов среди

обнаруженных видов составляет всего 37 %, тогда как 63 % видов имеют ограниченный ареал, из которых 31 вид является редким для территории Украины. Эти данные также указывают на своеобразие этого альгохортона.

Таблица 3

Систематический состав и распределение *Desmidiaceae* в подпровинциях Горнокрымская

Таксон	Горнокрымская подпровинция	Предгорнокрымский округ	Горнокрымский округ	Южнокрымский округ
<i>Closteriaceae</i>				
<i>Closterium</i>	18(28)	3 (3)	16 (22)	2 (2)
<i>Desmidiaceae</i>				
<i>Actinotaenium</i>	2 (3)	—	2 (3)	—
<i>Cosmarium</i>	43 (50)	6 (6)	21 (27)	15(16)
<i>Haplotaenium</i>	1 (1)	—	—	1 (1)
<i>Oocardium</i>	1 (1)	—	1 (1)	—
<i>Pleurotaenium</i>	2 (2)	2 (3)	2 (2)	—
<i>Raphidiastrum</i>	1 (1)	—	—	1 (1)
<i>Staurastrum</i>	4 (5)	11 (12)	1 (1)	2 (2)
<i>Staurodesmus</i>	1(1)	—	—	1 (1)
<b>Всего видов (ввт)</b>	<b>73 (92)</b>	<b>11 (12)</b>	<b>45 (56)</b>	<b>22 (23)</b>

### Заключение

Потенциальная уязвимость сообществ водорослей, а также возможные негативные последствия их обеднения и исчезновения определяют необходимость их охраны. Флористическое районирование должно облегчить разработку природоохранной стратегии, направленной на их сохранение. Это обстоятельство послужило главным мотивом, побудившим нас заняться вопросом альгофлористического районирования Украины. Большое значение имело также наличие достаточного объема данных о разнообразии отдельных систематических групп водорослей в виде определителей, монографий, флор и др., которые стали основой для создания системы альгохортонов Украины.

Объектом альгофлористического районирования Украины избраны десмидиальные (*Desmidiaceae*) и коккоидные зеленые водоросли. Они широко распространены в континентальных водоемах земного шара и благодаря своим морфолого-биологическим особенностям сравнительно хорошо изучены в биогеографическом плане. Указанные группы водорослей Украины сгруппированы нами в соответствии с зонально-бассейновым принципом деления территории и с учетом широтной зональности их распространения. Значительная неоднородность альгофлор различных частей Украины и особенности распространения десмидиальных и коккоидных зеленых водорослей позволили разделить её территорию на 5 альгофлористических подпровинций: I. Припятско-Деснянскую, II. Среднеднепровскую, III. Днепровско-Причерноморскую, IV. Днестровско-Дунайскую и V. Горнокрымскую. Эти подпровинции разделены на 15 округов и 23 флористических района.



Проведенное районирование на основе одной или нескольких групп водорослей позволяет выявлять и прогнозировать состав или свойства водорослей тех районов, которые еще не изучены или изучены недостаточно. Мы полагаем, что на основании районирования территории Украины по отдельным достаточно полно изученным группам водорослей можно выявить общие закономерности распространения видового состава и экстраполировать полученные результаты на другие группы этих организмов.

Как всякая первая попытка, представленное альгофлористическое районирование не является окончательным. Оно должно стать объектом дальнейшего уточнения и усовершенствования, а также поводом для дискуссии о принципах и подходах к разработке альгогеографических схем.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андрієнко Т.Л.* Болота Горган // Укр. ботан. журн. – 1968. – 25(1). – С. 67–72.
- Андрієнко Т.Л.* Шляхи розвитку боліт Українських Карпат // Укр. ботан. журн. – 1971. – 28(3). – С. 362–367.
- Белоус Е.П., Дилицкая Г.Г., Кривенда А.А.* Сезонная изменчивость фитопланктона верхнего участка реки Южный Буг (Украина) // Альгология. – 2013. – 23(1). – С. 53–64.
- Берг Л.С.* Рыбы (*Marsipobranchii* и *Pisces*). – С.Пб., 1912. – 336 с. – (Фауна России и сопредельных стран. Т. 3, вып. 1).
- Берг Л.С.* Рыбы (*Marsipobranchii* и *Pisces*). – С.Пб., 1914. – С. 337–704. – (Фауна России и сопредельных стран. Т. 3, вып. 2).
- Берг Л.С.* Очерки по истории русских географических открытий. 2-е изд. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 358 с.
- Бондарчук В.Г.* Радянські Карпати. – К.: Рад. шк., 1956. – 180 с.
- Борисова О.В., Гончаренко В.* Розподіл видів *Charales* в озерах Волинського Полісся (Україна) // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біол. – 2011, вип. 57. – С. 94–101.
- Брадис Е.М.* О классификации растительности болот Украинской ССР // Укр. ботан. журн. – 1956. – 53(3). – С. 3–15.
- Бурова О.В., Жежера М.Д.* Водорості Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський» / За ред. П.М. Царенка. – Суми: Універ. книга, 2012. – 209 с.
- Ветрова З.И.* Эвгленофитовые водоросли / Отв. ред. Н.В. Кондратьева. – Киев: Наук. думка, 1986. – 348 с. – (Флора водорослей континентальных водоемов Украинской ССР. Вып. 1, ч. 1).
- Ветрова З.И.* Эвгленофитовые водоросли / Отв. ред. Н.В. Кондратьева. – Киев: Наук. думка, 1993. – 260 с. – (Флора водорослей континентальных водоемов Украины. Вып. 1, ч. 2).
- Ветрова З.И.* Эвгленофитовые водоросли. Вып. 2 / Отв. ред. С.Я. Кондратюк. – Киев; Тернополь: Лілея, 2004. – 272 с.
- Виноградова О.Н.* Синезеленые водоросли Горного Крыма: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Киев, 1984. – 25 с.
- Водна Рамкова Директива ЄС 2000/60/ЄС.* Основні терміни та їх визначення. – Київ, 2006. – 240 с.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Криволицкий А.Д., Мало Е.Г.* Биогеография с основами экологии. 4-е изд. – М.: Высш. шк., 2002. – 342 с.
- Герасимова О.В.* Рідкіє види водорослей водоемов Дніпровсько-Орельського природного заповідника (Україна) // Альгологія. – 2005. – 15(4). – С. 451–458.

- Герасимова О.В.* Видовой состав водорослей водоемов разного типа Днепровско-Орельского природного заповедника (Украина) // Альгология. – 2006. – 16(1). – С. 92–104.
- Гребінь В.В.* Ландшафтно-гідрологічний аналіз та його застосування для дослідження території України // Гідролог., гідрохім. і гідроекол. – 2008. – 14. – С. 46–55.
- Гребінь В.В.* Пропозиції щодо схеми ландшафтно-гідробіологічного районування території України // Гідролог., гідрохім. і гідроекол. – 2009. – 17. – С. 26–39.
- Гребінь В.В., Мокін В.Б., Сташук В.А., Хільчевський В.К., Яцок М.В., Чумнар'єв О.В., Крижановський Є.М., Бабчук В.С., Ярошевич О.Є.* Методики гідрографічного та водогосподарського районування території України відповідно до вимог Водної Рамкової Директиви Європейського Союзу. – Київ: Інтерпрес Лтд., 2013. – 55 с.
- Докучаев В.В.* К изучению о зонах природы // Зап. Импер. Санкт-Петерб. минерал. об-ва. – 1899. – 37(1). – С. 145–158.
- Жежера М.Д.* Chlorophyta некоторых водоемов Левобережного Полесья (Украина) // Альгология. – 2009. – 19(4). – С. 380–389.
- Зинова А.Д.* К вопросу о фитогеографическом (зональном районировании) прибрежной полосы Мирового океана: Тез. докл. конф. по совместным исслед. фауны и флоры. – Ленинград, 1962. – С. 1–11.
- Зинова А.Д.* Фитогеографическое районирование Южного океана (по фибентосу) // Атлас Антарктики. – Л.: Наука, 1966. – Вып. I, карта 129, V.
- Зинова А.Д.* Флора водорослей-макрофитов Антарктики и Субантарктики // Атлас Антарктики. – Л.: Наука, 1969. – Вып. II. – С. 492–496.
- Зинова А.Д.* Состав и фитогеографическое деление арктической водорослевой флоры // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана: Тез. совещ. (Ленинград, 18–21 нояб. 1974 г.). – Л., 1974. – С. 12–13.
- Камелин Р.В.* Флористическое районирование суши: новые решения некоторых проблем // Ботан. журн. – 2012. – 97(12). – С. 1481–1488.
- Какустин Д.А., Царенко П.М.* Водоросли водоемов Полесского природного заповедника (Украина) // Альгология. – 2013. – 23(1). – С. 82–95.
- Какустин Д.А., Царенко П.М.* Водорості Поліського природного заповідника // Фіторізноманіття Поліського природного заповідника: водорості, мохоподібні, судинні рослини. – К.: Інтерсервіс, 2013. – С. 15–96; 216–234.
- Коваленко О.В.* Синьозелені водорості. Вип. 1. Пор. Хроококальні (*Chroococcales*). – К.: Арістей, 2009а. – 388 с. – (Флора водоростей України. Т. I).
- Коваленко О.В.* Синьозелені водорості. Вип. 1. Пор. Хроококальні. 2-е вид. – К.: Ін-т бот. ім. М.Г. Холодного НАН України, 2009б. – 397 с. – (Флора водоростей України. Т. I, вип. 1, 2-е вид.).
- Косинская Е.К.* Десmidiевые водоросли. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 706 с. – (Флора споровых растений СССР. Т. 5, вып. 1)
- Кострицкий М.Е.* Горный Крым. Общий обзор // Физико-географическое районирование Украинской ССР. – Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1968. – С. 637–641.
- Куликовский М.С., Кузнецова И.В.* Биогеография пресноводных *Bacillariophyta*. Основные концепции и подходы // Альгология. – 2014. – 24(2). – С. 125–146.
- Кываск О.В.* Десmidiевые водоросли Эстонской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Тарту, 1965. – 35 с.
- Лавренко Е.М.* Характеристика ботанико-географических районов УССР // Флора УРСР. Т. 1. – Киев: Изд-во АНУ, 1936. – С. 11–33.

- Лилицкая Г.Г. Desmidiaceae Round (Streptophyta) некоторых водоемов Кнева (Украина) // Альгология. – 2012. – 22(2). – С. 175–189.*
- Лобода Н.С. Розрахунок та узагальнення характеристик річного стоку річок України в умовах антропогенного впливу. – Одеса: Екологія, 2005. – 208 с.*
- Мальшев Л.И. Основы флористического районирования // Ботан. журн. – 1999. – 84(1). – С. 3–14.*
- Мальшев Л.И. Моделирование флористического деления Европы с помощью кластерного анализа // Ботан. журн. – 2002. – 87(7). – С. 16–23.*
- Маринич О.М. Україна. Фізико-географічне районування // Загальногеографічний атлас України. – К.: Новий друк, 2004. – С. 14–15.*
- Михеева Г.М. Альгофлора Беларуси. Таксономический каталог. – Минск: БГУ, 1999. – 396 с.*
- Миллер Г.П. Льодовикові озера Чорногори // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Геогр. – 1964. – (2). – С. 44–52.*
- Обух П.А. Хлорококковые водоросли Молдавии. Состав, таксономия, распространение и влияние на них некоторых антропогенных факторов. – Кишинев: Штиинца, 1978. – 98 с.*
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Анализ флоры Desmidiaceae Украинских Карпат // Укр. ботан. журн. – 1978а. – 35(1). – С. 29–38.*
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Розподіл Desmidiaceae в болотах Українських Карпат // Укр. ботан. журн. – 1978б. – 35(2). – С. 135–141.*
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР (морфология, систематика, филогения, пути эволюции, флора и географическое распространение). – Киев: Наук. думка, 1982. – 239 с.*
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Вопросы географии водорослей // Водоросли: Справочник / Под общ. ред. С.П. Вассера. – Киев: Наук. думка, 1989. – С. 130–136.*
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Charophyta Крымского полуострова (Украина) // Альгология. – 1998. – 8(1). – С. 14–22.*
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Десмидиевые водоросли. – Киев: Академперіодика, 2003. – 354 с. – (Флора водорослей континентальних водоемов України. Вип 1, ч. 1).*
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Десмидієві водорості. – К.: Наук. думка, 2005. – 573 с. – (Флора водоростей континентальних водойм України. Вип. 1, ч. 2).*
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Петльованій О.А. Стрептофітові водорості. Родина мезотенієві. – К.: Велес, 2009. – 158 с. – (Флора водоростей України. Т. 12, вип. 1).*
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Теоретичне предпосилки альгофлористического районирования Украины // Альгология. – 1999. – 9(2). – С. 107–109.*
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. К вопросу об альгофлористическом районировании Украины // Актуальные проблемы современной альгологии: Мат. III Междунар. конф. (Харьков, 20–23 апр. 2005 г.). – Харьков: ХНУ, 2005. – С. 116–117.*
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Биogeография водоростей Украины, ее особенности, проблемы и перспективы // Альгология. – 2010. – 20(3). – С. 235–280.*
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Теоретичні основи та рекомендації до написання «Флори водоростей України». – К., 2012а. – 140 с.*
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Основы альгофлористического районирования континентальных водоемов Украины (на примере десмидиальных и кокконидных зеленых водорослей: Тез. докл. IV Междунар. конф. (Киев, 23–25 мая 2012 г.) // Альгология. Спец. вып. – 2012б. – С. 231–233.*

- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М.* Принципы альгофлористического районирования пресных вод Украины // Альгология. – 2014. – 24(3). – С. 237–243.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Шиндановина И.П., Белоус Е.П.* Видовое разнообразие *Desmidiaceae* Шацкого национального природного парка (Украинское Полесье) // Альгология. – 2008. – 19(1). – С. 83–90.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Крахмальний А.Ф., Петлеваний О.А., Панина З.А.* *Desmidiaceae* // Разнообразие водорослей Украины. – Киев, 2000. – С. 230–266.
- Перестенко Л.П.* Эколого-географический обзор флоры водорослей залива Посыета (Японское море): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Ленинград, 1972. – 28 с.
- Перестенко Л.П.* Фитогеографические границы в северной части Тихого океана: Тез. докл. всесоюз. совещ. по морской альгологии – макрофитобентосу. – Москва, 1974. – С. 99–102.
- Перестенко Л.П.* О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // Морская биогеография. – М.: Наука, 1982. – С. 99–113.
- Петлеваний О.А.* Характерные особенности *Chlorophyta* водоемов Донецко-Приазовской степи (Украина) // Альгология. – 2006. – 16(1). – С. 105–129.
- Полова Т.Г.* Опыт характеристики водорослевого населения Западной Сибири по широтным зонам // Водоросли и грибы Западной Сибири. – Новосибирск: Ред.-изд. отд. СО АН СССР, 1964. – Т. 1. – С. 21–24.
- Разнообразие водорослей Украины /* Ред. С.П. Вассер, П.М. Царенко. – Киев: Академперіодика, 2000. – 310 с.
- Ролл Я.В.* Розвиток гідробіологічної науки на Україні за 40 років Радянської влади // Розвиток науки в УРСР за 40 років. – К.: Вид-во АН УРСР, 1957. – С. 340–353.
- Ролл Я.В., Каштанова А.Е.* Фитопланктон нижнего Днепра на участке Никополь – устье Днепра, его притоков и кутов // Тр. Ин-та гидробиол. АН УССР. – 1953. – (31). – С. 32–41.
- Свіренко Д.О.* Альгологічне дослідження цікавого купиння коло Дніпропетровська // Зб. праць Дніпр. біол. ст. АН УРСР. – 1927. – Ч. 2. – С. 429–468.
- Срединский Н.К.* Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии // Зап. Новорос. об-ва естествоиспыт. – 1872–1873. – 2. – С. 17–132.
- Старобогатов Я.И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. – Л.: Наука, 1970. – 372 с.
- Старобогатов Я.И.* Проблема минимального выдела в биогеографии и ее приложение к фаунистической (фауногенетической) зоогеографии моря // Морская биогеография: предмет, методы, принципы районирования. – М.: Наука, 1982. – С. 12–18.
- Стойко С.М., Яценко П.Т., Жижин М.П.* Шацкий природный национальный парк. – Львів: Каменяр, 1986. – 48 с.
- Тахтаджян А.Л.* Флористические области Земли (Floristic regions of the World). – Л.: Наука, 1978. – 247 с.
- Толмачев А.И.* Введение в географию растений. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. – 244 с.
- Толмачев А.И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. – Новосибирск: Наука, 1986. – 197 с.
- Федоров А.А.* Фитохорны европейской части СССР // Флора европейской части СССР. – Л.: Наука, 1974. – Т. 4. – С. 10–27.
- Физико-географическое районирование Украины /* Под ред. В.П. Попова, А.И. Маринича, А.И. Ланько. – Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1968. – 684 с.

- Хисориев Х. Эвгленофитовые водоросли (*Euglenophyta*) водоемов Средней Азии (морфология, систематика, филогения, флора, экология, географическое распространение и основные черты флорогенеза): Автореф. ... дис. докт. биол. наук. – Киев, Ин-т ботаники, 1997. – 48 с.
- Хисориев Х. *Euglenophyta* континентальных водоемов Земного шара // Альгология. – 1999. – 9(3). – С. 104–114.
- Хисориев Х. О некоторых особенностях эндемизма флоры *Euglenophyta* // Альгология. – 2014. – 24(3). – С. 255–259.
- Царенко П.М. Хлорококкові водорості (*Chlorococcales, Chlorophyta*) водойм України (флора, морфологія, екологія, основні напрями еволюції та принципи систематики): Автореф. ... дис. докт. биол. наук. – Киев, 1996. – 45 с.
- Царенко П.М. Флора хлорококковых водорослей (*Chlorococcales, Chlorophyta*) Украины // Альгология. – 1998. – 8(2). – С. 187–200.
- Царенко П.М. Закономерности распределения *Chlorococcales* региональных флор Земного шара // Альгология. – 2000. – 10(1). – С. 67–81.
- Царенко П.М., Вассер С.П. Краткий анализ альгофлоры Украины // Разнообразие водорослей Украины // Альгология. – 2000. – 10(4). – С. 6–18.
- Царенко П.М., Петлеваний О.А. Дополнение к «Разнообразию водорослей Украины». – Киев: Ин-т бот., 2001. – 130 с.
- Царенко П.М., Паламарь-Мордвинцева Г.М., Вассер С.П. Разнообразие водорослей Украины (предварительные данные) // Альгология. – 1998. – 8(3). – С. 227–241.
- Царенко П.М., Михайлюк Т.І., Демченко Е.М., Петлеваний О.А. Водорості. Анотований список водорослей // Заказник «Любче». Природні умови, біорізноманітність, збереження й управління. – Киев, 2001. – С. 27–30, 125–155.
- Цысь П.Н. Украинские Карпаты // Фито-географическое районирование Украинской ССР. – Киев: Изд-во КГУ, 1968. – С. 569–634.
- Чертопруд М.В. Биogeографическое районирование пресных вод Евразии по фауне макробентоса // Журн. общ. биол. – 2010. – 71(2). – С. 144–162.
- Чолик В.І. Високогірна флора Українських Карпат. – К.: Наук. думка, 1976. – 269 с.
- Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. – Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1980. – 176 с.
- Юрцев Б.А., Камелин Р.Б. Основные понятия и термины флористики. – Пермь, 1991. – 80 с.
- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Vol. 1. Cyanoprocarvota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta and Rhodophyta* / Eds P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. – Ruggell: Gantner Verlag K.-G., 2006. – 755 p.
- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Vol. 2. Bacillariophyta* / Eds P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. – Ruggell: Gantner Verlag K.-G., 2009. – 413 p.
- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Vol. 3. Chlorophyta* / Eds: P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. – Ruggell: Gantner Verlag K.-G., 2011. – 513 p.
- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Vol. 4. Charophyta* / Eds: P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. – Ruggell: Gantner Verlag K.-G., 2014. – 703 p.
- Bartha Z., Felföldy L., Hajdu L., Horáth K., Kiss K.T., Schmidt A., Tamás G., Uherkovich G., Vörös L. A zöldalgák (*Chlorococcales*) rendjének ishatározója // Vizüg. Hidrobiol. – 1976. – 4. – P. 1–343.

- Biogeography of microscopic organisms: is everything small everywhere?* / Ed. D. Fontanello. – Cambridge; New York: Cambridge Univ. Press, 2011. – 365 p.
- Coesel P.F.M.* Biogeography of diatoms // *Hydrology*. – 1996. – 339. – P. 41–53
- Coesel P.F.M., Krienitz L.* Diversity and geographic distribution of diatoms and other coccolid green algae // *Biodiver. Conserv.* – 2008. – 17. – P. 381–392.
- Foissner W.* Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review emphasizing protists // *Acta Protozool.* – 2006. – 45. – P. 111–136.
- Hindák F., Hindáková A.* Sinice/Cyanobacterie a riasy // *Zoznam nižších a vyšších rastlin Slovenska: Checklist of non-vascular and vascular plants of Slovakia*. – Bratislava: VEDA, 1998. – P. 11–100.
- Kociolek J.P., Spaulding S.A.* Freshwater diatom biogeography // *Nova Hedw.* – 2000. – 71(1/2). – P. 223–241.
- Komárek J., Comas A.* Areas of distribution of coccal green algae in relation to the algal flora of Cuba // *Phycol. Lat.-Amer.* – 1984. – 2. – P. 133–167.
- Krieger W.* Die Desmidiaceen der Deutschen limnologischen Snada-Expedition // *Arch. Hydrobiol.* – 1932. – 11. – S. 129–130.
- Krieger W.* Die Desmidiaceen Europas // *Rabenhorst's Kryptogamen Flora*. – 1933. – 13, 1 Abt., 1 Teil, Lief. 1. – S. 1–224. – Lief. 4. – S. 537–712.
- Krieger W.* Die Desmidiaceen Europas mit Berücksichtigung der aussereuropäischen Arten // *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Conjugatae. Die Desmidiaceen*. – Leipzig: Acad. Verlag, 1937. – 712 p.
- Kristiansen J.* Biogeography of freshwater algae – conclusions and perspectives // *Hydrobiology*. – 1996. – 336. – P. 159–161.
- Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M.* Biogeography of algae of Ukraine // *Int. J. Algae*. – 2011. – 21(4). – P. 305–324.
- Preston F.W.* The canonical distribution commonness and rarity // *Ecology*. – 1962. – 43(2). – P. 185–215; 43(3). – P. 410–431.
- Protist diversity and geographical distribution / Topics in biodiversity and conservation*. – 2009. – 8. – P. 193–209.
- Setchell W.A.* The law of temperature connected with distribution the marine algae // *Ann. Missouri Bot. Gard.* – 1915. – 2. – P. 287–305.
- Setchell W.A.* The temperature interval in the geographical distribution of marine algae // *Science*. – 1920. – 52(1339). – P. 187–190.
- Siemńska J., Wołowski K.* Catalogue of Polish prokaryotic and eukaryotic algae. – Krakow: In-te Bot., 2003. – 251 p.
- Takhtajan A.* Floristic regions of the World. – Berkeley, 1986. – 522 p.
- Taylor W.R.* Marine Algae of the Eastern Tropical and Subtropical Coasts of the Americas. – Toronto: Univ. Michigan Press., 1960. – 870 p.
- Tsarenko P.M.* *Sphaeropleales* // *Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Vol. 3. Chlorophyta* / Eds P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. – Ruggell: Gantner Verlag K.-G., 2011. – P. 280–355.
- Tseng C.K.* Some problems concerning analytical studies of marine algal flora // *Oceanol. Limnol. Sin.* – 1963. – 5(4). – P. 288–304.
- Tseng C.K., Chang C.F.* On the regional division of the marine algal flora of the Western North Pacific // *Oceanol. Limnol. Sin.* – 1959. – 2(4). – P. 244–277.

- Tyler A. Endemism in freshwater algae with special reference to the Australia // *Hydrobiologia*. – 1996. – 336. – P. 127–135.
- Vanormellinger P., Verleyen E., Vyverman W. The diversity and distribution of diatoms: from cosmopolitanism to narrow endemism // *Biodiver. Cons.* – 2008. – 17. – P. 393–405.
- Woloszynska J. Glony okolic Kijowa // *Rozpr. Wydz. mat.-przyrod. Polak. Akad. Umiej.* – 1921. – Ser. III. 20. – S. 127–140.

Поступила 26 февраля 2015 г.

Подписала в печать О.Н. Віснюградова

## REFERENCES

- Algae of Ukraine: Diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*, Vol. 1, Cyanoprocarvota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta and Rhodophyta, P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo (Eds), Gantner Verlag K.-G., Ruggell, 2006, 755 p.
- Algae of Ukraine: Diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*, Vol. 2, Bacillariophyta, P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo (Eds), Gantner Verlag K.-G., Ruggell, 2009, 413 p.
- Algae of Ukraine: Diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*, Vol. 3, Chlorophyta, P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo (Eds), Gantner Verlag K.-G., Ruggell, 2011, 513 p.
- Algae of Ukraine: Diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*, Vol. 4, Charophyta, P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo (Eds), Gantner Verlag K.-G., Ruggell, 2014, 703 p.
- Andriyenko T.L., *Ukr. Bot. J.*, 1968, 25(1):67-72.
- Andriyenko T.L., *Ukr. Bot. J.*, 1971, 28(3):362-367.
- Bartha Z., Felföldy L., Hajdu L., Horáth K., Kiss K.T., Schmidt A., Tamás G., Uherkovich G., Vörös L., *Vizsg. Hidrobiol.*, 1976, 4:1-343.
- Belons E.P., *Algologia*, 2013, 23(1):53-64.
- Berg L.S., *Ocherki po istorii russkikh geograficheskikh otkrytiy*, 2-e izd. (*Sketches on history of the Russian geographical discoveries*, 2<sup>nd</sup> issue), AN SSSR Press, Moscow, Leningrad, 1949, 358 p. (In Rns.)
- Berg L.S., *Ryby (Marsipobranhii i Pisces)*, *Fauna Rossii i sopredelnykh stran (Fishes (Marsipobranhii and Pisces), Fauna of Russia and the adjacent countries)*, Vol. 3, issue 1, Saint-Petersburg, 1912, 336 p. (In Rns.)
- Berg L.S., *Ryby (Marsipobranhii i Pisces)*, *Fauna Rossii i sopredelnykh stran (Fishes (Marsipobranhii and Pisces), Fauna of Russia and the adjacent countries)*, Vol. 3, issue 2, Saint-Petersburg, 1914, 704 p. (In Rns.)
- Biogeography of microscopic organisms: is everything small everywhere?*, D. Fontanello (Ed.), Cambridge Univ. Press, Cambridge, New York, 2011, 365 p.
- Bondarchuk V.G., *Radyanski Karpaty (The Soviet Carpathians)*, Rad. School Press, Kiev, 1956, 180 p. (In Ukr.)
- Borisova O.V. and Goncharenko V., *Visn. Lviv. Univ.*, Ser. Biol., 2011, 57:94-101.
- Bradis E.M., *Ukr. Bot. J.*, 1956, 53(3):3-15.
- Burova O.V. and Zhezhera M.D., *Vodorosti Natsionalnogo prirodnoho parku Desnyansko-Starogutskiy (Algae of National Natural Park «Desnyansko-Starogutsky»)*, P.M. Tsarenko, (Ed.), Univ. Book, Sumi, 2012, 209 p. (In Ukr.)
- Chertoprud M.V., *J. General. Biol.*, 2010, 71(2):144-162.
- Chopik V.I., *Visokogirna flora Ukrayinskikh Karpat (Mountain flora of the Ukrainian Carpathians)*, Nauk. Dumka Press, Kiev, 1976, 269 p. (In Ukr.)

- Coesel P.F.M., *Hydrology*, 1996, 339:41-53.
- Coesel P.F.M. and Krienitz L., *Biodiver. Conserv.*, 2008, 17:381-392.
- Dokuchaev V.V., *Notes Imper. Sanct-Petersb. Mineral. Soc.*, 1899, 37(1):145-158.
- Fedorov A.A., *Flora evropeyskoy chasti SSSR (Flora of the European part of the USSR)*, Vol. 4, Book Press, Leningrad, 1974, pp. 10-27 (In Rus.)
- Fiziko-geograficheskoe rayonirovanie Ukrainy (Physiographic division into districts of Ukraine)*, V.P. Popova, A.I. Marinicha, and A.I. Lanko (Eds), State Univ. Press, Kiev, 1968, 684 p. (In Rus.)
- Foissner W., *Acta Protozool.*, 2006, 45:111-136.
- Gerasimova O.V., *Algologia*, 2005, 15(4):451-458.
- Gerasimova O.V., *Algologia*, 2006, 16(1):92-104.
- Grebini V.V., *Hydrology, hydrochem. and Hydroecol.*, 2008, 14:46-55.
- Grebini V.V., *Hydrology, hydrochem. and Hydroecol.*, 2009, 17:26-39.
- Grebini V.V., Mokin V.B., Stashnik V.A., Khilchevsky V.K., Yatsynk M.V., Chummariov O.V., Kryzhanovskiy E.M., Babchuk V.S., Yaroshevich O.E., *Metodyky gidrografichnogo ta vodogospodarskogo rayonuvannya terytoriyi Ukrainy vidpovidno do vymog Vodnoyi Ramkovoyi Dyrektyvy Yevropeyskogo Soyuzu (Methods of the hydrographical and aquicultural districting of territory of Ukraine are in accordance with the requirements of Water Scope Directive of European Union)*, Interpres Ltd., Kiev, 2013, 55 p. (In Ukr.)
- Hindák F. and Hindáková A., *Zoznam nižších a vyšších rastlín Slovenska: Checklist of non-vascular and vascular plants of Slovakia (List of lower and higher plants of Slovakia: Checklist of non-vascular and vascular plants of Slovakia)*, VEDA, Bratislava, 1998, pp. 11-100. (In Czech.)
- Karmelin R.V., *Bot. J.*, 2012, 97(12):1481-1488.
- Kapustin D.A. and Tsarenko P.M., *Algologia*, 2013, 23(1):82-95.
- Kapustin D.A. and Tsarenko P.M., *Fitoriznomanitya Poliskogo prirodnogo zapovidnyka: vodorosti, mokhopodibni, sudynni roslyny (Phytobiodiversity of the Polissya Natural Reserve: algae, vascular plants, bryophytes)*, Interservis Press, Kiev, 2013, pp. 15-96; 216-234 (In Ukr.)
- Khisoriev Kh., *Evglenofitovye vodorosli (Euglenophyta) vodoemov Sredney Azii (morfologiya, sistematika, filogeniya, flora, ekologiya, geograficheskoe rasprostranenie i osnovnye cherty florogeneza)*, Avtoref. ... dis. dokt. biol. nauk (Euglenophyta of reservoirs of Central Asia (morphology, systematization, filogeniye, flora, ecology, geographical distribution and main lines of a florogeneza), Abstr. Dr. Sci. (Biol.) Thesis, Kiev, 1997, 48 p. (In Rus.)
- Khisoriev Kh., *Algologia*, 1999, 9(3):104-114.
- Khisoriev Kh., *Algologia*, 2014, 24(3):255-259.
- Kociolek J.P. and Spanaling S.A., *Nova Hedw.*, 2000, 71(1/2):223-241.
- Komárek J. and Comas A., *Phycol. Lat.-Amer.*, 1984, 2:133-167.
- Kosinskaya E.K., *Flora sporovykh rasteniy SSSR. T. 5, Vyp. 1 (Flora spore plants of the USSR, Vol. 5, issue 1)*, Acad. Sci. Press, Moscow, Leningrad, 1960, 706 p. (In Rus.)
- Kostritskiy M.E. *Fiziko-geograficheskoe rayonirovanie Ukrainskoy SSR (Physical and geographical districting of Ukrainian SSR)*, Univ. Press, Kiev, 1968, pp. 637-641 (In Rus.)
- Kovalenko O.V., *Sinozeleni vodorosti, Vyp. 1. Por. Khrookokalni (Chroococcales) (Bluegreen algae, Issue 1, Chroococcales)*, Aristey Publ., Kiev, 2009a, 388 p. (Flora of algae of Ukraine, Vol. I). (In Ukr.)
- Kovalenko O.V., *Sinozeleni vodorosti, Vyp. 1. Por. Khrookokalni, 2-e vid. (Bluegreen algae, Issue 1, Chroococcales, 2<sup>nd</sup> ed.)*, Aristey Publ., Kiev, 2009b, 397 p. (Flora of algae of Ukraine) (In Ukr.)
- Krieger W., *Hydrobiol. J.*, 1932, 11:129-130.



- Krieger W., *Rabenhorst's Kryptogamen Flora*, 1933, 13(1), Lief. 1:1-224; Lief. 4:537-712.
- Krieger W., *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Osterreich und der Schweiz. Conjugatae. Die Desmidiaceen*, Acad. Verlag, Leipzig, pp. 1-712, 1937.
- Kristiansen J., *Hydrobiol. J.*, 1996, 336:159-161.
- Kulikovskiy M.S. and Kuznetsova I.V., *Algologia*, 2014, 24(2):125-146.
- Kyvask O.V., *Desmidievye vodorosli Estonskoy SSR*. Avtoref. Diss. kand. biol. nauk (*Desmidiales of Estonian Soviet Socialist Republic*), Abstr. Dr. Sci. (Biol.) Thesis, Tartu, 1965, 35 p. (In Rus.)
- Lavrenko E.M., *Flora URSS*, T. 1 (*Flora of Ukrainian*, Vol. 1), Acad. Sci. Publ., Kiev, 1936, pp. 11-33.
- Lilitskaya G.G., *Algologia*, 2012, 22(2):175-189.
- Loboda N.S., *Rozrakhunok ta uzagalnennya kharakteristik richnogo stoku richok Ukrayiny v umovakh antropogennogo vplyvu (Calculate and summarize the characteristics of annual runoff Ukraine in conditions of anthropogenic influence)*, Ecology Publ., Odessa, 2005, 208 p. (In Ukr.)
- Malyshev L.I., *Bot. J.*, 2002, 87(7):16-23.
- Malyshev L.I., *Bot. J.*, 1999, 84(1):3-14.
- Marinich O.M., *Zagalnogeografichnyy atlas Ukrayiny (General geographic atlas of Ukraine)*, New Print, Kiev, 2004, pp. 14-15. (In Ukr.)
- Mikheeva G.M., *Algoflora Belarusi. Taksonomicheskyy katalog (The alga flora of Belarus. Taxonomic catalog)*, Belarus State Univ. Publ., Minsk, 1999, 396 p.
- Müller G.P., *Visn. Lviv. un-tu. Ser. Geogr.*, 1964, (2):44-52.
- Obukh P.A., *Khlorokokkovyye vodorosli Moldavii. Sostav, taksonomiya, rasprostraneniye i vliyaniye na nikh nekotorykh antropogennykh faktorov (Chlorococcales of Moldova. Structure, taxonomy, distribution and influence on them of some anthropogenous factors)*, Shtiintsa Publ., Kishinev, 1978, 98 p. (In Rus.)
- Palamar-Mordvintseva G.M., *Ukr. Bot. J.*, 1978, 35(1):29-38.
- Palamar-Mordvintseva G.M., *Algologia*, 1998, 8(1):14-22.
- Palamar-Mordvintseva G.M., *Desmidievye vodorosli Ukrainskoy SSR (morfologiya, sistematika, filogeniya, puti evolyutsii, flora i geograficheskoe rasprostraneniye) (Desmidiales of Ukrainian Soviet Socialist Republic (morphology, systematization, phylogeny, ways of evolution, flora and geographical distribution))*, Nank. dumka Press., Kiev, 1982, 239 p. (In Rus.)
- Palamar-Mordvintseva G.M., *Desmidiyevi vodorosti (Desmidiales)*, Akademiya Publ., Kiev, 2003, 354 p. (*Flora vodorosley kontynentalnykh vodoemov Ukrainy. Vyp. 1, ch. 1. (Flora of continental algae ponds of Ukraine, Issue 1, pt 1)*). (In Rus.)
- Palamar-Mordvintseva G.M., *Desmidiyevi vodorosti (Desmidiales)*, Nank. dumka Press., Kiev, 2005, 573 p. (*Flora vodorostey kontynentalnykh vodoym Ukrayiny, Vyp. 1, ch. 2. (Flora of continental algae ponds of Ukraine, Issue 1, pt 2)*). (In Ukr.)
- Palamar-Mordvintseva G.M., *Ukr. Bot. J.*, 1978b, 35(2):135-141.
- Palamar-Mordvintseva G.M., *Vodorosli: Spravochnik, Pod obshch. red. S.P. Wassera (Algae: Handbook, S.P. Wasser (Ed.))*, Nank. dumka Press, Kiev, 1989, pp. 130-136. (In Rus.)
- Palamar-Mordvintseva G.M., Krakhmalnyy A.F., Petlevanny O.A., Panina Z.A., *Raznoobrazie vodorosley Ukrainy (Diversity of algae of Ukraine)*, Kiev, 2000, pp. 230-266.
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Petlovany O.A., *Streptophyta. Rodyna mezoteniyevi (Streptophyta. Mesoteniaceae)*, Veles Publ., Kiev, 2009, p. 158. (*Flora vodorostey Ukrayiny, T. 12, Vyp. 1. (Flora of algae of Ukraine, Vol. 12, Issue 1)*). (In Ukr.)
- Palamar-Mordvintseva G.M., Shindanovina I.P., and Belous E.P., *Algologia*, 2008, 19(1):83-90.
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., *Int. J. Algae*, 2011, 21(4):305-324.

- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., *Teoretychni osnovy ta rekomendatsiyi do napyssannya «Flory vodorostey Ukrayiny» (Theoretical basis and guidelines for writing «Flora algae of Ukraine»)*, Kiev, 2012a, 140 p. (In Ukr.)
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., *Algologia*, 2010, 20(3):235-280.
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., *Aktualnye problemy sovremennoy algologii: Mat., III Mezhdunar. konf. (Actual problems of modern algology: Materials of III Intern. conf.)*, Khark. Natl. Univ. Press, Kharkov, 2005, pp. 116-117. (In Rus.)
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., *Algologia*, Spec. issue, 2012, pp. 231-233.
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., *Algologia*, 2014, 24(3):237-243.
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., *Algologia*, 1999, 9(2):107-109.
- Perestenko L.P., *Ekologo-geograficheskiy obzor flory vodorosley zaliva Poseta (Yaponskoe more): Avtoref. dis. ... kand. biol. nauk (Ecological and geographical review of algae flora of Posyet Bay (Sea of Japan), Abstr. Dr. Sci. (Biol.) Thesis, Leningrad, 1972, 28 p. (In Rus.)*
- Perestenko L.P., *Fitogeograficheskie granitsy v severnoy chasti Tikhogo okeana: Tez. dokl. vsesoyuz. soveshch. po morskoy algologii makrofitobentosu (Phytogeographical boundaries in northern part of the Pacific Ocean: Materials of meeting on sea algology to a macrophytobenthos)*, Moscow, 1974, pp. 99-102. (In Rus.)
- Perestenko L.P., *Morskaya biogeografiya (Sea biogeographic)*, Nauka Publ., Moscow, 1982, pp. 99-113. (In Rus.)
- Petlevannyy O.A., *Algologia*, 2006, 16(1):105-129.
- Popova T.G., *Vodorosli i griby Zapadnoy Sibiri (Algae and mushrooms of Western Siberia)*, Nauka Publ., Novosibirsk, 1964, Vol. 1, pp. 21-24. (In Rus.)
- Preston F.W., *Ecology*, 1962, 43(2):185-215; 43(3):410-431.
- Protist diversity and geographical distribution in: Topics in biodiversity and conservation*, 2009, Vol. 8, pp. 193-209.
- Raznobraziye vodorosley Ukrainy*, Red. S.P. Wasser, P.M. Tsarenko (Algae diversity of Ukraine, S.P. Wasser, P.M. Tsarenko (Eds), Akademiya Nauk Ukrainy, Kiev, 2000, 310 p. (In Rus.)
- Roll Ya.V., *Rozvitok nauki v URSSR za 40 rokov (The development of science in the USSR for 40 years)*, Acad. Sci. Publ., Kiev, 1957, pp. 340-353. (In Ukr.)
- Roll Ya.V. and Kashtanova A.E., *Trudy. In-ta gidrobiol. AN USSR*, 1953, (31):32-41.
- Setchell W.A., *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 1915, 2:287-305.
- Setchell W.A., *Science*, 1920, 52(1339):187-190.
- Shmidt V.M., *Statisticheskie metody v sravnitelnoy floristike (Statistical methods in comparative floristics)*, Leningr. Univ. Press, Leningrad, 1980, 176 p. (In Rus.)
- Siemińska J. and Wolowski K., *Catalogue of Polish prokaryotic and eukaryotic algae*, In-te Bot., Krakow, 2003, 251 p.
- Sredinskiy N.K., *Zapiski Novoros. ob-va estestvoispyt.*, 1872-1873, 2:17-132.
- Starobogatov Ya.I., *Fauna molhyskov i zoogeograficheskoe rayonirovanie kontinentalnykh vodoemov zemnogo shara (Fauna of mollusks and zoogeographical zoning of continental reservoirs of the globe)*, Nauka Publ., Leningrad, 1970, 372 p. (In Rus.)
- Starobogatov Ya.I., *Morskaya biogeografiya: predmet, metody, printsipy rayonirovaniya (Sea biogeography: subject, methods, principles of division into districts)*, Nauka Press, Moscow, 1982, pp. 12-18. (In Rus.)
- Stoyko S.M., Yashchenko P.T., and Zhizhin M.P., *Shatskiy pryrodnyi natsionalnyi park (Shatsky National Natural Park)*, Kamenyar Press, Lviv, 1986, 48 p. (In Ukr.)
- Svirentko D.O., *Zb. prats Dnipr. biol. st. AN URSSR*, 1927, 2:429-468.

- Takhtadzhyan A.L., *Floristicheskie oblasti Zemli (Floristic regions of the World)*, Nauka Publ., Leningrad, 1978, 247 p. (In Rus.)
- Takhtajan A., *Floristic regions of the World*, Univ. of California Press, Berkeley, 1986, 522 p.
- Taylor W.R., *Marine Algae of the Eastern Tropical and Subtropical Coasts of the Americas*, Univ. Michigan Press., Toronto, 1960, 870 p.
- Tolmachev A.I., *Metody sravnitel'noy floristiki i problemy florogeneza (Methods of comparative floristics and problems of a florogeneza)*, Nauka Publ., Novosibirsk, 1986, 197 p. (In Rus.)
- Tolmachev A.I., *Vvedenie v geografiyu rasteniy (Introduction to geography of plants)*, Leningr. Univ. Press, Leningrad, 1974, 244 p. (In Rus.)
- Tsarenko P.M., *Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*. Vol. 3, *Chlorophyta*, P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo (Eds), A.R.A. Gantner Verlag, K.-G., Ruggell, 2011, pp. 280-355.
- Tsarenko P.M., *Algologia*, 1998, 8(2):187-200.
- Tsarenko P.M., *Khlorokokovi vodorosti (Chlorococcales, Chlorophyta) vodoym Ukrayiny (flora, morfologiya, ekologiya, osnovni napryamky evolyutsiyi ta pryntsyipy systematyky)*, Avtoref. diss. dokt. biol. nauk (*Chlorococcales, Chlorophyta water of Ukraine (flora, morphology, ecology, the main principles of evolution and systematics)*), Abstr. Dr. Sci. (Biol.) Thesis, Kiev, 1996, 45 p. (In Ukr.)
- Tsarenko P.M., *Algologia*, 2000, 10(1):67-81.
- Tsarenko P.M., Mikhaylyuk T.I., Demchenko E.M., Petlovannyy O.A., *Zakaznik «Lyubche». Prirodni umovy, bioriznomanitnist, zberezhennya y upravlinnya (Reserve «Lubcha». The natural conditions, biodiversity, conservation and management)*, Kiev, 2001, pp. 27-30, 125-155. (In Ukr.)
- Tsarenko P.M., Palamar-Mordvintseva G.M., and Wasser S.P., *Algologia*, 1998, 8(3):227-241.
- Tsarenko P.M. and Petlovannyy O.A., *Dopolnenie k «Raznobraziyu vodorosley Ukrainy» (Addition to «Algae diversity of Ukraine»)*, In-t bot., Kiev, 2001, 130 p. (In Rus.)
- Tsarenko P.M. and Wasser S.P., *Algologia*, 2000, 10(4):6-18.
- Tseng C.K., *Oceanol. Limnol. Sin.*, 1963, 5(4):288-304.
- Tseng C.K. and Chang C.F., *Oceanol. Limnol. Sin.*, 1959, 2(4):244-277.
- Toys P.N., *Fiziko-geograficheskoe rayonirovanie Ukrainskoy SSR (Physiographic zoning into districts Ukrainian Soviet Socialist Republic)*, Kiev State Univ. Publ., Kiev, 1968, pp. 569-634. (In Rus.)
- Tyler A., *Hydrobiologia*, 1996, 336:127-135.
- Vanormellinger P., Verleyen E., and Vyverman W., *Biodiver. Cons.*, 2008, 17:393-405.
- Vetrova Z.I., *Evglenofitovye vodorosli*, Otv. red. N.V. Kondrateva (*Euglenophyta*, N.V. Kondratyeva (Ed.), Nauk. dumka Publ., Kiev, 1986, 348 p. (Flora vodorosley kontinentalnykh vodoemov Ukrainskoy SSR. Vyp. 1, ch. 1). (*Flora of continental algae water bodies of Ukraine*, Issue 1, pt 1) (In Rus.)
- Vetrova Z.I., *Evglenofitovye vodorosli*, Otv. red. N.V. Kondrateva (*Euglenophyta*, N.V. Kondratyeva (Ed.), Nauk. dumka Publ., Kiev, 1993, 260 p. (Flora vodorosley kontinentalnykh vodoemov Ukrainy. Vyp. 1, ch. 2). (*Flora of continental algae water bodies of Ukraine*, Issue 1, pt 2) (In Rus.)
- Vetrova Z.I., *Evglenofitovye vodorosli*, Vyp. 2 Otv. red. S.Ya. Kondratynk (*Euglenophyta*, S.Ya. Kondratynk (Ed.), Lileya Press, Kiev, Ternopol, 2004, 272 p. (In Rus.)
- Vinogradova O.N., *Sinezelenye vodorosli Gornogo Kryma*, Avtoref. diss. kand. biol. nauk (*Cyanophyta of Mounting Crimea*), Abstr. Dr. Sci. (Biol.) Thesis, Kiev, 1984, 25 p. (In Rus.)

- Vodna Ramkova Direktiva YeS 2000/60/YeS. Osnovni termini ta yikh vyznachennya (Water Framework Directive YeS 2000/60/YeS. Basic Terms and Definitions)*, Kiev, 2006, 240 p. (In Ukr.)
- Voronov A.G., Drozdov N.N., Krivolutskiy A.D., and Myalo E.G., *Biogeografiya s osnovami ekologii*, 4-e izd. (*Biogeography with fundamentals of ecology*, 4<sup>th</sup> ed.), Vyssh. shkola Press, Moscow, 2002, 342 p. (In Rus.)
- Woloszynska J., *Rozpr. Wydz. mat.-przyrod. Polsk. Akad. Umiej.*, 1921, Ser. III, 20:127-140.
- Yurtsev B.A. and Kamelin R.B., *Osnovnye ponyatiya i terminy floristiki (Basic concepts and terms of floristics)*, Perm, 1991, 80 p.
- Zhezhera M.D., *Algologia*, 2009, 19(4):380-389.
- Zinova A.D., *Atlas Antarktiki (Atlas of Antarctic)*, Nauka Press, Leningrad, 1966, Issue I, map 129, V. (In Rus.)
- Zinova A.D., *Atlas Antarktiki (Atlas of Antarctic)*, Nauka Press, Leningrad, 1969, Issue II, pp. 492-496. (In Rus.)
- Zinova A.D., *Konferenciya po sovmestnym issledovaniyam fauny i flory (Conference on joint researches of flora and fauna)*, Leningrad, 1962, pp. 1-11. (In Rus.)
- Zinova A.D., *Gidrobiologiya i biogeografiya shelfov kholodnykh i umerennykh vod Mirovogo okeana: Tez. soveshch. (Hydrobiology and biogeography of shelves of cold and moderate waters of the World Ocean: Materials of Conference)*, Leningrad, 1974, pp. 12-13. (In Rus.)

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2015, 25(4):355-395

<http://dx.doi.org/10.15407/alg25.04.355>

*G.M. Palamar-Mordvintseva, P.M. Tsarenko*

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

2, Tereshchenkivska St., Kiev 01004, Ukraine

e-mail: ptsar@ukr.net

#### ALGOFLORISTIC ZONING OF UKRAINE

General approaches and criteria of the floristical zoning are analyzed. Basic principles and criteria for the algofloristic zoning of Ukraine are proposed. A variant of the delimitation of this territory is given. Main characteristics of the taxonomical and floristical diversity of the dearmidian and green coccoid algae from Ukrainian continental freshwaters are discussed. Basic patterns of the regional distribution of these groups of algae are also considered. Algofloristic status of the territory of Ukraine is given according to the results of algofloristic studies of Ukraine (on the example of aforementioned groups of algae) and comparative studies of the floras of several European countries. We consider it as a part of algofloristic Eastern European province and divide onto 5 algofloristic subprovinces, 16 regions and 26 floristic districts. Characterization of different algofloristic chorions – up to the locality – is given (on the example of Pripjat-Deana algofloristic subprovince).

**Key words:** algae, flora, Ukraine, zoning, criteria, principles.

*Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M. Algofloristic Zoning of Ukraine // Inter. J. Algae. – 2015. – 17, №4. – P. 303-338.*

## **Algofloristic Zoning of Ukraine\***

**G.M. Palamar-Mordvintseva & P.M. Tsarenko**

*N.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine,  
2, Tereshchenkovskaya St., Kiev 01004, Ukraine  
e-mail: ptsar@ukr.net*

**ABSTRACT:** General approaches and criteria of the floristic zoning are analyzed. Basic principles and criteria for the algofloristic zoning of Ukraine are proposed. A variant of the delimitation of its territory is given. Main characteristics of the taxonomic and floristic diversity of the desmuidian and green coccoid algae from Ukrainian fresh waters are discussed. Basic patterns of the regional distribution of these algal groups are also presented. Algofloristic status of the territory of Ukraine is given according to the results of algological studies of Ukraine (with reference to desmids and coccoid chlorophytes) and comparative analysis of the several European countries floras. The territory of Ukraine we considered the East European Algofloristic Province; subdivided into 5 algofloristic subprovinces, 16 algofloristic districts and 26 algofloristic areas. Characterization of different algofloristic chorions up to the AF area is given (with reference to the Prypiat-Desna Algofloristic Subprovince).

**KEY WORDS:** algae, flora, Ukraine, zoning, criteria, principles.

### **INTRODUCTION**

The process of delimitation of natural areas on the Earth (within the limits of the land, sea, and fresh water bodies) is a final step of biogeographical studies. Such areas must have an inner unity and peculiar features of natural-territorial complexes with historically developed sets of organisms, linked by certain relations (Starobogatov, 1970, 1982; Tolmachev, 1974; 1986; Takhtajan, 1986; Malyshev, 2002; Voronov et al., 2002; Palamar-Mordvintseva and Tsarenko, 2010). Accordingly, algofloristic (AF) zoning aims to divide the territory according to certain criteria of physiographic, zonal-climatic, and azonal features with differentiation in communities and specific species of algae.

At present, different approaches to differentiation of certain natural and administrative areas (climatic zones, continents, countries, and regions) are used. They include

---

\* Originally published in *Algologia*, 2015, 25(4), pp. 355–395

physiographic, biogeographical, landscape-hydrological, economic, floristic-geographical, geobotanical, hydrological, general ecological, agro-ecological and other approaches, as well as other criteria. Delimitation of certain land or water areas (continental and oceanic) is based on these approaches and additional criteria, using a variety of characteristics.

Algofloristic zoning of the Earth has not been done until now. However, latitude-zonal phytogeographical zoning of the oceans (especially in Southern and Antarctic zones) is recognized by phycologists and used in algofloristic-geographical analysis (Setchell, 1915, 1920; Tseng and Chang, 1959; Taylor, 1960; Zinova, 1962, 1966, 1969, 1974; Tseng, 1963; Perestenko, 1972, 1974, 1982; etc.). At the same time, the degree of development of zoning of freshwater organisms or their biogeographical features remains very low (Kristiansen, 1996; Kociolec and Spalding, 2000; Vanormellinger et al., 2008; Protist ..., 2009). Several attempts were focused on the zoning of the fauna, for example, of the freshwater fishes of Eurasia and North America (Berg, 1912, 1914, 1949), freshwater mollusks of the Earth (Starobogatov, 1970), and fauna of macrobenthos of fresh water bodies of Eurasia (Chertoprud, 2010), etc. Biogeography of algae, especially freshwater, is still poorly studied (Foissner, 2006; Palamar-Mordvintseva and Tsarenko, 2010, 2011, 2014; Fontanello, 2011). Available data confirm the existence of differences in the composition of algal communities of adequately studied groups (particularly desmids, euglenophytes, diatoms, coccoid greens, and some genera of green flagellates) in different floristic regions and areas of the world (Palamar-Mordvintseva, 1982, 1989; Komárek and Comas, 1984; Tsarenko, 1996; Khisoriev, 1999, 2014; Kociolec and Spalding, 2000; Foissner, 2006; Coesel and Krienitz, 2008; Kulikovskiy and Kuznetsova, 2014).

Krieger (1932, 1933) with reference to *Desmidiaceae* proposed the first scheme of AF division of continental water bodies globally. He divided the surface of the planet into 10 AF areas (1. Temperate Eurasia, 2. Circumpolar Region, 3. Eastern Asia, 4. Indo-Malaysia / Northern Australia, 5. New Zealand / South Australia, 6. South Africa, 7. Equatorial Africa, 8. North America, 9. The tropical part of North America, and 10. Extra-Tropical South America) without detailed descriptions and specifications for each of them. Only half a century later, these regions were analyzed based on clearly defined («clear-cut») taxa of this group of algae (Coesel, 1996). The author confirmed the validity of eight of them, except for Temperate Eurasia and the Circumpolar Region. Numerous floristic studies of researchers from different countries gave rich material for geographical analysis and allowed the elaboration of the scheme of natural algological allotments and a more detailed AF division of certain territories to unfold.

To determine the chorionomic status of the territory of Ukraine, first we identified the main regularities of distribution of the groups of algae, most thoroughly studied in the fresh waters of several European countries: *Desmidiaceae* and coccoid greens (*Chlorococcales* s.l.) (Palamar-Mordvintseva, 1982; Tsarenko, 1996, 1998, 2000; Tsarenko et al., 1998; Palamar-Mordvintseva and Tsarenko, 2005, 2014; Tsarenko, 2011). This analysis revealed two

peculiarities of the distribution of species of these groups of algae in Europe: a clear compliance with laws of latitudinal zoning and provinciality. This confirms the importance of azonal factors in the formation of qualitative and quantitative indicators of floras. On this basis, we proposed to consider the territory of Europe (within the physiographic limits) as the European Algo floristic Region of Holarctic Kingdom (Palamar-Mordvintseva and Tsarenko, 2012a). This region is divided into three algo floristic subregions: Arctic, Central European, and the Mediterranean; the latter two include (among other countries) the territory of Ukraine. The proposed version has some differences with the hydroecological zoning of Europe based on the EU Water-Framework Directive (2006), identifying 25 ecoregions. The territory of Ukraine belongs to three of them [the Eastern (European) plains, Pontic province, and Carpathians].

The necessity of algo floristic zoning for the territory of Ukraine determines the following preconditions:

- 1) algal flora of Ukraine is quite fully studied (concerning some groups of algae) and is described in a fundamental series of identification manuals, monographs, and checklists (Palamar-Mordvintseva et al., 2000; *Algae of Ukraine ...*, 2006, 2009, 2011, 2014);
- 2) horological and geographical specificity of selected taxonomic groups of algae was identified on a regional and world scale;
- 3) peculiarities of diversity and distribution of the species composition of algae demand differentiation of the territory of Ukraine on natural algo floristic units: algo chorions.

Algal flora of Ukraine (including freshwater, marine and terrestrial habitats) currently incorporates more than 5,200 species of algae represented by 6,300 infraspecific taxa (i.s.t.), which belong to 968 genera and 14 divisions of algae. It covers more than 42% of the species composition of the global continental flora of algae and of about 10% of the global algal diversity (Tsarenko and Wasser, 2000). These materials we used for elaboration of the system of algo chorions of Ukraine and development of AF zoning of Ukraine.

Previously, to identify geographical regularities of the distribution of algal species of the country some attempts have been made to use phytogeographical (Palamar-Mordvintseva, 1982, 2003, 2005; Palamar-Mordvintseva and Petlevanniy, 2009) or physiographic zoning of Ukraine (Vetrova, 1986, 1993, 2004; Tsarenko, 1996; Kovalenko, 2009). However, a comparative analysis revealed a certain discrepancy of accepted (Popov et al., 1968) territorial units, therefore, there was a need to develop approaches and criteria for a algo floristic zoning of Ukraine, taking into account the peculiarities of the distribution and ecological uniqueness of algae (Palamar-Mordvintseva and Tsarenko, 1999, 2005, 2012a, b). The facts concerning linear dependence or limitation of algal distribution by certain vascular plants or specific landscapes are still unknown; however, they are used in phytogeographical or physiographical schemes ignoring the aquatic environment as the primary habitat of algae. Some data are known concerning the association of soil algae with

the vascular plants of the local dominant type of vegetation, but they can hardly be extrapolated to the patterns of distribution of algae as a whole or used for regional algofloristic zoning of Ukraine. The hydrological parameters such as intra-annual flow, synchronous oscillations of river flow of Ukrainian water bodies (Loboda, 2005), were not suitable for this purpose.

In our opinion, the zoning scheme based on the landscape-hydrological approach (Grebini, 2009) is the most acceptable for our purpose. It relies on the types of landscapes and hydrological criteria, as well as on the study of the aquatic component of the geosystem, but it does not take into account the specifics of the distribution of the biota, in particular, algae and their ecological and geographical characteristics. The aim of our study was to elaborate on the scheme of the algofloristic zoning of the territory of Ukraine.

#### **MATERIALS AND METHODS**

For the development of AF zoning scheme, we used data on species composition, distribution, and ecological peculiarities of desmidial and coccoid green algae of water bodies of Ukraine summarized in two issues of the Flora of Ukraine (Palamar-Mordvintseva, 2003, 2005), analytical publications on coccoid chlorophytes of Ukraine (Tsarenko, 1996, 1998, 2000, 2011; Tsarenko et al., 1998), and some others (Gerasimova, 2005, 2006; Petlevanniy, 2006; Burova and Zhezhera, 2012; Lilitskaya, 2012; Kapustin and Tsarenko, 2013; Belous et al., 2013; etc.). Peculiar features of the algal flora were revealed due to a comparative analysis of Ukrainian data with those from adjacent countries and some regions with adequately studied composition of algae: Belarus (Mikheeva, 1999), Hungary (Bartha et al., 1976), Moldova (Obukh, 1978), Poland (Sieminska and Wolowski, 2003), Slovakia (Hindák and Hindáková, 1998), Baltic countries (Lithuania, Latvia, Estonia), and Ladoga-Ilmen Floristic Region of Russia (Kosinskaya, 1960; Kyvask, 1965; Palamar-Mordvintseva, 1982).

**Principles of algofloristic zoning.** Principles and methods of floristic zoning are discussed in many publications concerning botanical geography (Lavrenko, 1936; Tolmachev, 1974, 1986; Takhtajian, 1986; Yurtsev and Kamelin, 1991; Malyshev, 2002; Voronov et al., 2002; Kamelin, 2012; etc.). We accept them as a paradigm to algofloristic zoning of Ukraine. It is based on the law of latitudinal-climatic zonation in distribution of algae, one of the most important laws of biogeography (Dokuchaev, 1899; Tolmachev, 1974). This law is clearly manifested in the distribution of floristic complexes of algae in continental reservoirs (Roll, 1957; Popova, 1964; Palamar-Mordvintseva, 1982; Tsarenko, 1996; Khisoriev, 1997). The aim of floristic zoning is to reveal specificity of the chorionomic units of the flora, the reasons for this specificity and delimitation of their boundaries. Two approaches complementing each other are used for this purpose. One involves the comparison of species ranges, which allows researchers to find the



confinement of taxa to certain areas of studied territory. Another uses the comparison of the species composition of the floras to evaluate positive (presence of certain taxa) and negative (lack of a number of taxa) features. Both of these approaches we used in our work. The main criterion of AF zoning of Ukraine is a basin approach, which considers the main river basins of the country as a combination of different types of landscapes. Each of them brings a qualitative and quantitative contribution to the formation and transformation of hydrological phenomena and processes (Grebin, 2009) significantly affecting the algofloristic complexes. A peculiar feature of the territory of Ukraine is the belonging of its water bodies to the basins of three seas: the Black, the Azov, and in part, the Baltic seas. We grouped continental water bodies of Ukraine on the basis of their affiliation to the river basins, taking into account their sea basins, and in accordance with the principle of latitudinal zonation in distribution of studied groups of algae. The division of the territory of Ukraine was carried out taking into account the landscape and hydrological approaches, hydrographic zoning of fresh waters and territory of the country, as well as the provisions of the Water Framework Directive of the EU (Grebin, 2009; Grebin et al., 2013).

Analysis of the flora of each area included a comparison of the lists of algal species aimed in revealing specific taxa (genera and species), their ratio in each flora, and common taxa of compared floras. Among the specific species (taxa) the differential, or "flagship" (Tyler, 1996, p. 130), taxa are distinguished: clearly identified taxa characterized by particular morphological features and found only in a particular area. We accept this term as quite successful; however, we will use selected flagship taxa not as indicators of endemism of flora of desmidial or coccoid green algae of Ukraine, but as indicators of identified allocated algochorions.

A comparative floristic analysis was carried out using a number of methods of comparative floristics (Shmidt, 1980): the structure of the leading families and genera, their quantitative ratios, Jaccard coefficient of floristic resemblance, Candall coefficient of rank correlation at the genus level (Palamar-Mordvintseva, 1982). In addition, the method of Preston (Preston, 1962; Malyshev, 1999, 2002) was applied: its coefficient of difference  $Z$  is used to evaluate the different-sized floras in terms of species richness and value of their isolation. Critical (threshold) value of difference between floras is  $Z = 0.270$ .

## RESULTS AND DISCUSSION

Analysis of the flora of *Desmidiaceae* of Ukraine based on original and literature data (Palamar-Mordvintseva, 1982) concerning species diversity, taxonomic, floristic, ecological and geographical features, the degree of originality, as well as relationships with the adjacent and distant territories. In total, there were 597 species (987 i.s.t.) in Ukraine of desmidial algae from 4 families and 30 genera. Taxonomic structure of desmidial flora is

characterized by the dominance of genus *Cosmarium* Corda ex Ralfs with a sufficient role of genera *Staurastrum* Meyen emend. Pal.-Mordv. and *Closterium* Nitzsch ex Ralfs. The share of these three genera accounts for 59 to 68% of the species composition of the flora, and the variations of their shares in the generic spectrum subject to certain geographical regularities. First of all, the values of these genera in the composition of the flora increase from north to south. In Ukrainian Polissya they compose 59% of the flora, in Forest-Steppe 61%, and in the Steppe they share 68%. At the same time, the shares of genera *Euastrum* Ehrenb. ex Ralfs, *Staurodesmus* Teiling ex Compere, *Cosmoastrum* Pal.-Mordv. ex Pal.-Mordv., and *Spondyliosium* Bréb. ex Kütz. gradually decrease from north to south, and the shares of *Micrasterias* Bréb. ex Ralfs and *Penium* C. Agardh ex Ralfs increase. Obviously, in this case, the law of latitudinal zonation is manifested. Similar regularities and the distribution pattern are marked for coccoid green algae of the flora of Ukraine, which includes 638 species (691 i.s.t.) of these algae (Tsarenko, 1996; Algae ..., 2011). The main features of the flora of coccoid green algae of Ukraine include high species diversity, a limited number of leading families [*Scenedesmaceae* – 35%, *Oocystaceae* – 12.4%, *Selenastraceae* – 10.5%, with a notable role of family *Characiaceae*] and genera (*Desmodesmus* (Chodat) An et al., *Oocystis* A. Braun, *Characium* A. Braun, *Coelastrum* Nägeli, *Monoraphidium* Komark.-Legn., *Lagerheimia* Chodat, *Kirchmeriella* Schmidle et al., and clear dominance of genus *Desmodesmus* (Tsarenko, 1996, 1998, 2000). Ukrainian flora contains more than half of coccoid green algae of Holarctic (54% of species and 80% of genera). Their diversity decrease in water bodies of Ukraine from Forest-Steppe to the south (due to the rising mineralization of natural waters), and also from Forest-Steppe northward and in mountainous areas: Ukrainian Carpathians, Mountain Crimea due to a lowering of mineralization and trophity of water bodies (Tsarenko, 1996, 1998).

The basic factors contributing to the development of coccoid green algae in water bodies of Ukraine are the lack of rapid runoff, moderate mineralization of the water, and the high content of nutrients. Coccoid green algae are poor in number and species diversity in oligotrophic waters of the boreal and nemoral zones increasing in the direction from oligotrophic to eutrophic water bodies, from weak or strong-to-moderately mineralized (3–6 thousand mg/L). Only in the eutrophic stagnant water bodies, they often reach high levels of number and biomass, and play a leading role in the phytoplankton.

The distribution of species of *Desmidiaceae* on the territory of Ukraine is also very uneven. The greatest number of species found in the waters of plain areas: Ukrainian Polissya (443), Forest-Steppe (439), and more than half (220) in the Steppe. The mountain areas of Ukraine for qualitative and quantitative composition of desmids differ sharply both among themselves and from the plain part of Ukraine (Palamar-Mordvintseva, 1982, 2003, 2005). The flora of the Crimean Mountains has only 73 species; for Ukrainian Carpathians

287 species are cited. Such distribution of species is typical for the flora of desmids of Ukraine, taking into account the natural features of its territory.

A comparative analysis of floras of desmids of fully studied areas adjacent to Ukraine (Belarus, Poland, the Baltic countries, and Ladoga-Ilmensky district of the Russian Federation) and their systematic structure demonstrates certain similarities and significant differences between them.

A comparison of these floras by Preston's method testifies that values of the coefficients of difference ( $Z = 0.65; 0.60; 0.48; 0.54$ , respectively) show an overall unity of the compared territories and certain uniqueness of the flora of Ukraine compared to allied floras. In general, these floras can be regarded as units of the chorionomic Eastern European Algofloristic Province (with a certain degree of isolation of the Baltic region's flora). At the same time, we noted the similarity of the coccoid green algae floras in some countries of the Eurasia (Ukraine, Hungary, Spain, Slovakia, and Uzbekistan), of which the closest correlation-floristic relationships (Candell's coefficient 0.85) we found for the flora Ukraine and Hungary (Tsarenko, 1996, 2000). However, a quarter of the species of coccoid green algae of Ukraine (25.5%) has a strictly limited distribution in the country and is found only in the waters of Europe.

Phytogeographical analysis of the flora of desmidial algae of Ukraine revealed eight geographical elements. Their distribution in different parts of the territory of Ukraine indicates a latitudinal zoning in the distribution of species, especially in its plain part. There has been a decrease in the boreal and nemoral elements of flora from north to south and increasing of multiregional element in the steppe zone. Three geographical elements: boreal, multiregional, and nemoral play significant roles in the desmidian flora of Ukraine; in the case of coccoid green algae, they are multizonal, nemoral, and euriholarctic geographical elements. A high percentage of boreal and boreal-Arctic elements in the flora of desmids suggests its allochthonous origin due to the penetration of the more northern migrational elements (Palamar-Mordvintseva, 1982).

At the same time, an increased number of nemoral, and euriholarctic species in the flora of coccoid green algae of Ukraine testifies to the migration-autochthonous origin of the flora, which was formed on the basis of the remnants of Tertiary flora and migratory distribution of the boreal-nemoral complex of species (Tsarenko, 1996, 1998). The level of endemism (on conditional endemic taxa) among coccoid green algae of Ukraine is only 3.9% of the total number of species in the territory (27 taxa), and among the desmids it is 3.2% (25 species, 33 i.s.t.). The relatively low percentage of endemic taxa of the last group of algae in the algal flora of Ukraine points to the relative youth of the studied flora formed obviously in the post-glacial period due to the penetration of elements of adjacent floras, especially in the plains (Palamar-Mordvintseva, 1982; Algae ..., 2006).

Algofloristic zoning of Ukraine<sup>1</sup>

The delineation of the territory of Ukraine as a part of the East European Algofloristic Province into algochorions of different ranks was carried out using floristic and geographical peculiarities of the distribution of desmids and coccoid green algae. Five algofloristic subprovinces (AFS) were described by the combination of specific genera and species, their interrelations, and the set of species characteristic for each AFS (taking into account hydrological zoning of Ukraine): I. Prypiat-Desna, II. Middle Dnieper, III. The Black Sea-Dnieper, IV. Dniester and the Danube, V. Mountain Crimea (Schematic map). The sets of desmids for each algochorion is given in Table 1.

TABLE 1: The distribution of desmids in algofloristic subprovinces of the East European Algofloristic Province

Taxon	Subprovince				
	Prypiat-Desna	Middle Dnieper	The Black Sea-Dnieper	Dniester and the Danube	Mountain Crimea
<i>Gonatozygaceae</i>					
<i>Genicularia</i> De Bary	–	1 (1)	–	–	–
<i>Gonatozygon</i> De Bary	4 (5)	3 (3)	1 (1)	2 (2)	–
<i>Closteriaceae</i>					
<i>Closterium</i> Nitzsch ex Ralfs	57 (71)	68 (74)	43 (44)	51 (61)	18 (28)
<i>Peniaceae</i>					
<i>Penium</i> Bréb. ex Ralfs	7 (7)	12 (12)	7 (7)	10 (13)	–
<i>Desmidiaceae</i>					
<i>Actinotaenium</i> (Nägeli) Teiling	13 (13)	7 (7)	–	10 (12)	2 (3)
<i>Bambusina</i> Kütz. ex Kütz.	1 (2)	1 (1)	–	1 (1)	–
<i>Cosmarium</i> Corda ex Ralfs	149 (283)	161 (224)	82 (85)	98 (135)	43 (50)
<i>Cosmoastrum</i> Pal.-Mordv. ex Pal.-Mordv.	21 (31)	20 (28)	8 (8)	17 (20)	–
<i>Cosmocladium</i> Bréb. emend.					
<i>Heimans</i>	2 (2)	1 (1)	–	–	–
<i>Cylindriastrum</i> (W.B. Turner)					
Pal.-Mordv. ex Pal.-Mordv.	–	2 (3)	–	3 (4)	–
<i>Desmidium</i> C. Agardh ex Ralfs	5 (6)	4 (7)	3 (3)	1 (1)	–
<i>Docidium</i> Bréb. ex Ralfs	2 (2)	2 (2)	1 (1)	1 (1)	–

<sup>1</sup> An extended version of algofloristic zoning scheme will be presented in a special publication.

## Algofloristic Zoning of Ukraine

<i>Euastrum</i> Ehrenb. ex Ralfs	29 (47)	29 (44)	10 (12)	24 (35)	–
<i>Haplotaenium</i> Bando	2 (5)	2 (5)	2 (2)	2 (3)	1 (1)
<i>Heimania</i> Coesel	1 (1)	–	1 (1)	–	–
<i>Hyalothea</i> Ehrenb. ex Ralfs	2 (3)	3 (5)	3 (3)	2 (3)	–
<i>Microsterias</i> C. Agardh ex Ralfs	25 (30)	20 (34)	10 (12)	8 (18)	–
<i>Octacanthium</i> (Hansg.) Compere	2 (3)	2 (2)	1 (1)	2 (2)	–
<i>Orychonema</i> Wallich	3 (3)	1 (1)	–	–	–
<i>Oocardium</i> Nägeli	–	–	–	–	1 (1)
<i>Pachyphorium</i> Pal.-Mordv.	3 (3)	1 (1)	–	–	–
<i>Pleurotaenium</i> Nägeli	7 (11)	9 (15)	2 (4)	2 (3)	2 (2)
<i>Raphidiastrum</i> (W.B. Turner) Pal.-Mordv. ex Pal.-Mordv.	9 (11)	10 (11)	2 (2)	7 (7)	1 (1)
<i>Sphaerocosma</i> Corda ex Ralfs	4 (6)	3 (3)	2 (2)	–	–
<i>Spongylosium</i> Ereb. ex Kütz.	6 (7)	3 (3)	1 (1)	2 (2)	–
<i>Staurastrum</i> Meyen emend. Pal.-Mordv.	49 (73)	35 (55)	25 (31)	24 (26)	4 (5)
<i>Staurodesmus</i> Teiling ex Compere	24 (36)	24 (31)	10 (12)	13 (13)	1 (1)
<i>Teilingia</i> Bourr.	3 (4)	2 (2)	1 (1)	2 (3)	–
<i>Tetmemorus</i> Ralfs ex Ralfs	3 (5)	4 (7)	–	3 (6)	–
<i>Triploceras</i> Bailey	–	1 (1)	–	–	–
<i>Xanthidium</i> Ehrenb. ex Ralfs	10 (22)	10 (13)	5 (6)	4 (5)	–
<b>Total species (i.s.t.)</b>	<b>443 (691)</b>	<b>439 (594)</b>	<b>220 (238)</b>	<b>287 (376)</b>	<b>73 (92)</b>

## I. The Prypiat-Desna AFS

The subprovince occupies most of the territory of Ukrainian Polissya and corresponds to the borders of *Forest zone of Ukraine* (Marynych, 2004) or *Hydrological zone of enhanced humidification* (Grebini, 2008). It includes basins of right tributaries of the Prypiat River and the basin of the Desna (with sub-basin of Sejm River). Its southern border runs west to east through the towns Ustilug, Vladimir-Volynsky, Kivertsi, Koretz, Shepetivka, Zhytomir, Cornyn, Fastiv, Kyiv (southern boundary), Brovary, Nezhyn, Borzna, Konotop, Buryn, and New Vyrki. This subprovince is divided into two algofloristic districts (AFD) along the line of the left bank delineation of the Dnieper and Desna sub-basins: the Prypiat-Dnieper and Desna. Most of this territory is a plain, sandy lowland of river and glacial origin with sandy ridges and dunes. A characteristic feature of Polissya is the presence of lakes, marshes, and wetlands. Most of the river valleys have a wide, often swampy floodplain and low banks, favorable for desmids and coccoid green algae. In the Prypiat-Desna AFS 443 species (691 i.s.t.) of order *Desmidiiales* are known. They belong to four families and 26 genera. From the known for Ukraine 30 genera of this order, representatives of 4 genera are not found in this AFS: *Cylindriastrum*, *Genticularia*, *Oocardium*, and *Triploceras*. Genus *Cosmarium* (283 i.s.t.) leads in species diversity

followed by genera *Closterium* (71) and *Staurastrum* (73): together they share 61.9% of species composition of desmids. In the flora of the subprovince, notable positions belong to *Euastrum* (47 i.s.t.), *Staurodesmus* (36), *Cosmoastrum* (31), *Micrasterias* (30), *Xanthidium* (22), and *Actinotaenium* (13). The hallmark of the AFS is the presence of two rare genera, *Cosmocladium* and *Heimansia*, from family *Desmidiaceae*. In this subprovince the taxa, which may be regarded as conditional endemics, were revealed: *Staurastrum cyclacanthum* West et G.S. West var. *dissimile* Pal.-Mordv. and var. *brevissimum* Pal.-Mordv., *S. subcruciatum* Cooke et Wills var. *demissum* Pal.-Mordv., *Cosmoastrum setigerum* (Cleve) Pal.-Mordv. var. *apertum* Pal.-Mordv., *Cosmarium turskii* Pal.-Mordv., and *C. subcosmetum* Pal.-Mordv. (Fig. 1, 4, flagship taxon). Among 690 taxa revealed here, 309 (44.8%) are specific for this territory. They include *Closterium spetsbergense* Borge, *C. porrectum* Nordst., *Actinotaenium tesellatum* (Delponte) Pal.-Mordv. (Fig. 1, 2), *Pleurotaenium eugenseum* (Turn.) West et G.S. West, *P. tridentulum* (Wolle) West (Fig. 1, 6), *P. nodosum* (Bailey) P. Lundell, *Actinotaenium rufescens* (Cleve) Teiling, etc.

A peculiar feature of this subprovince is the presence of genera *Dispora* Printz, *Dictyochloris* Vischer ex R.C. Starr, *Euastropsis* Lagerh., *Radiophilum* Schmidle, and *Schizochlamydes* Korschikov from the group of coccooid green algae (Tsarenko, 2011).

As mentioned above, the Prypiat-Desna AFS divides into two AFD: *Prypiat-Dnieper* and *Desna* (Schematic map). They are delineated by a left bank boundary of the Dnieper basin (the borderline of sub-basins of the Dnieper and Desna) in the limits of the Prypiat-Desna AFS.

### 1. The Prypiat-Dnieper AFD

The district predominantly occupies a right-bank (in relation to the Dnieper) part of the Prypiat-Desna AFS in Ukrainian Polissya. It covers the upper reaches of the Prypiat (up to the state border of Ukraine) and basins of the rivers Vyzhevka, Turia, Stokhid, middle and lower portions of the rivers Styr, Goryn, Sluch, the basins of Ubort and Uzh, as well as middle and lower reaches of the Teteriv River. A total of 372 taxa of desmids from 24 genera were recorded in the water bodies of the district. Six from 30 genera known in Ukraine are absent here. In this district we found 122 specific taxa of desmids (32.8%) and 52 taxa of coccooid green algae (8.1%). Among them *Heimansia pusillum*, *H. tumidum*, *Docidium undulatum* Bailey (Fig. 1, 5), *Pleurotaenium tridentulum* (Wolle) West (Fig. 1, 6), *P. eugenseum* (Turn.) West et G.S. West, *P. truncatum* (Bréb.) Nägeli var. *farquharsonii* (Roy) West et G.S. West, *Cosmoastrum oligacanthum* (Bréb.) Pal.-Mordv., *Coenocystis reniformis* Korschikov, *Desmodesmus communis* var. *polissicus* P. Tsarenko et E. Hegew., *D. lunatus* (West et G.S. West) E. Hegew., *D. tropicus* (Crow) E. Hegew., *D. multivariabilis* var. *turskensis* P. Tsarenko et E. Hegew., *Scenedesmus polessicus* P. Tsarenko, etc. They are noteworthy taxa recorded in Ukraine as single specimens in very special habitats.



Schematic map of the algofloristic zoning of Ukraine

**European Algofloristic Region, East European Algofloristic Province.** Prypiat-Desna subprovince: *Prypiat-Dnieper algofloristic district* (1 – Svitiaz area, 2 – Upper Prypiat area, 3 – Ubort-Slovechany area, 4 – Teteriv-Dnieper area) and *Desna algofloristic district* (5 – Central Desna area, 6 – Upper Desna area).

**Middle Dnieper algofloristic subprovince:** *Left-Bank-Dniester district* (7 – Volyn-Opolie area, 8 – Dniester area), *Right-Bank-Dnieper district* (9 – Upper South Boug area, 10 – Middle Dnieper area), and *Left-Bank-Dnieper district* (11 – Central Dnieper area, 12 – Poltava Plain area and 13 – Upper Siversky Donets area).

**Dnieper – Black Sea algofloristic subprovince:** 14 – *Lower Dniester-Dnieper district*, 15 – *Dnieper-Sanara district*, 16 – *Middle Siversky Donets district*, 17 – *Danubian district*, and 18 – *Black Sea and Azov district*.

**Mountain Crimea algofloristic subprovince (19):** *Foothill Crimea district*, *Mountain Crimea district* and *South Crimea district*.

**Dniester –Danube algofloristic subprovince:** 20 – *Dniester-Prut district*, 21 – *Central Carpathians district*, and 22 – *Tyza-Latorytsia district*

## 2. The Desna AFD

This district occupies part of the left bank (in relation to the Dnieper) of the Prypiat-Desna AFS and includes basins of the Desna River and its tributaries. It is richer in desmids compared to previous districts: 454 taxa from 23 genera, 7 genera from 30 known in Ukraine are absent. In the district, 204 specific taxa of desmids were recorded (44.9%). They include *Actinotaenium clevei* (P. Lundell) Teiling, *A. cruciferum* (De Bary) Teiling, *Cosmoastrum coarctatum* (Bréb.) Pal.-Mordv., *C. pilosellum* West et G.S. West, *C. setigerum* (Cleve) Pal.-Mordv., *Raphidiastrum cristatum* (Nägeli) Pal.-Mordv., *Cosmarium subquadrans* West et G.S. West, *Staurastrum affine* West et G.S. West, *S. besseri* Wolosz. (Fig. 1, 3), *S. proboscideum* Bréb. ex Ralfs, etc.



FIG. 1: 1 – *Cosmocladium saxonicum* De Bary; 2 – *Actinotaenium tessellatum* (Delponte) Pal.-Mordv.; 3 – *Staurastrum besseri* Wolosz.; 4 – *Cosmarium subcosmetum* Pal.-Mordv.; 5 – *Docidium undulatum* Bailey; 6 – *Pleurotaenium tridentatum* (Wolle) West; 7 – *Staurastrum cyclacantum* var. *dis simile* Pal.-Mordv.; 8 – *Cosmarium ovale* Ralfs; 9 – *Xanthidium armatum* (Bréb.) Rabenh.; 10 – *Cosmarium isthmium* West; 11 – *Cosmarium biretum* Bréb., 12 – *Staurastrum controversum* Bréb.; 13 – *Genicularia spirotaenia* De Bary; 14 – *Triploceras gracile* Bailey; 15 – *Cosmocladium tumidum* Johnson; 16 – *Cylindriastrum capitulum* (Bréb.) Pal.-Mordv.; 17 – *Cylindriastrum pileotatum* (Bréb.) Pal.-Mordv.; 18 – *Cosmarium holmiense* P. Lundel; 19 – *Cosmoastrum scabrum* (Bréb.) Pal.-Mordv.; 20 – *Cosmarium hexalobum* Nordst.; 21 – *Euastrum spinulosum* Delponte; 22 – *Micrasterias radiata* Hassall



Desmids, represented by 250 taxa, are common for both AFDs. A coefficient of difference ( $Z = 0.468$ ) confirms their separateness. These two districts are divided into six algofloristic areas (AFA). Svitiyaz AFA, the Upper Prypiat AFA, the Ubort-Teteriv AFA and the Teteriv-Dnieper AFA belong to the first district, and areas of the Central and Upper Desna to the second. A comparison of desmidial floras of each of these areas is given in Table 2.

TABLE 2: Comparative characteristics of algofloristic areas of the Prypiat-Desna Algofloristic Subprovince

Algofloristic area	Number of taxa in the area	Number of common taxa for both area	Preston's coefficient of difference Z
Svitiyaz	178	58	0.686
Upper Prypiat	117		
Svitiyaz	178	84	0.680
Ubort-Teteriv	239		
Svitiyaz	178	32	0.823
Teteriv-Dnieper	108		
Svitiyaz	178	80	0.740
Upper Desna	327		
Svitiyaz	178	78	0.493
Central Desna	246		

*Svitiyaz AFA* covers the most western part of the Prypiat-Dnieper district in the interfluvies of basins of the Pripyat and Vyzhevka. The Shatsky National Nature Park is situated here, protecting forest, lake, and wetland ecosystems. It is characterized by unique Polissya landscapes and rare species of flora and fauna, including relicts (Stoiko et al., 1986). Territory of the area is an outwash plain inclining to the north, formed during the Dnieper glaciation. There are many lakes (more than 22); the largest and deepest are Svityaz, Pulemetske, Luka, and Lyutsimer. The formation of floristic complexes of desmids in these lakes has an insular character, resulting in a set of species substantially different in each lake (Palamar-Mordvintseva et al., 2008). The spaces between lakes are covered by marshes, mainly eutrophic, and are fed by soil waters rich in mineral salts. Desmids (178 taxa) were found here, of which 120 (67.4%) are specific for this area. They include *Staurastrum anatinum* Cooke et Wille, *S. bicornis* Hauptfl., *S. boreale* West et G.S. West, *S. chaetoceros* (Schröder) G.M. Sm., *S. leptocladum* Nordst. var. *cornutum* Wille, *Cosmarium subcosmetum* Pal.-Mordv. (Fig. 1, 4, flagship taxon), etc. Shatsk lakes are rich in species of Charales. In 19 studied lakes of this area 17 species of Charales were recorded (Borisova and

Goncharenko, 2011). In most of these lakes, Atlantic species such as *Chara aspera* and *Nitella sincarpa* dominate; they prefer neutral or alkaline water, which indicates the influence of the Baltic waters on the algofloristic area. The presence of these species in the Shatsk area is its peculiarity as well.

**The Upper Prypiat (= Volyn) AFA.** This area covers territory of basins of the rivers Stokhid, Styr, Turia, and Goryn (eastward of the Turia River within the Prypiat-Dnieper district). The northern part of area is lowland, rich in forests, swamps, and lakes. Desmids (117 taxa) were recorded here: 59 of them (50%) are specific taxa including *Staurastrum bacillare* Bréb., *S. brachianum* Ralfs, *S. chaetopus* Hinode, *S. cyclacanthum* var. *brevissimum* Pal.-Mordv., *Cosmarium ovale* Ralfs (Fig. 1, 8), *C. tarskii* Pal.-Mordv., etc.

**The Ubort-Slovechna AFA** occupies sub-basins of the rivers Stviga and Ubort, upper portion of the river Slovechna (Prypiat River basin), upper and middle flow of the Uzh River with tributaries of the rivers Norin, Zheriv, Irsha, and the upper and middle flow of the Teteriv River (the Dnieper basin). Northern part of this algological area is located on the Slovechansko-Ovrutsky Ridge, where the rivers Slovechna, Norin, and Zheriv flow. It differs from the previous areas in much richer combination of desmidian species (239 i.s.t.). Desmids are represented by 167 taxa, or 69.8% are specific for this area: *Closterium toxon* W. West, *C. pusillum* Hantzsch, *Cosmarium abbreviatum* Racib., *C. brebissonii* Menegh., *C. contractum* Kirchn., *C. cucumis*, *C. dovrense* Nordst., *Euastrum jenneri* W. Archer, *E. ampullaceum* Ralfs, *Xanthidium armatum* (Bréb.) Rabenh. (Fig. 1, 9), *Staurastrum controversum* Bréb. (Fig. 1, 12), *S. furcatum* (Ehrenb.) Bréb., *S. manfeldtii* Delpon, *S. oxyacanthum* W. Archer, etc.

**The Teteriv-Dnieper AFA.** Occupied territory of the Dnieper tributaries (Uzh, Teteriv, Zdvizh, and Irpin) basins. Compared to the previous area it is much poorer: 108 taxa of desmids, among them 45 common, 63 taxa (58.3%) we consider specific for this area. Among them, *Penium phymatosporum* Nordst., *Closterium acutum* (Lyngh.) Bréb. f. *acutum*, *C. pseudolumula* Borge, *C. incurvum* Bréb., *C. braunii* Reinsch, *Haplotaenium trabecula* f. *maxima* (Reinsch) Y.V. Roll, *Tetmemurus laevis* (Kütz.) Ralfs var. *laevis*, *Cosmoastrum muricatum* (Bréb.) Pal.-Mordv., *Cosmarium isthmium* West (Fig. 1, 10), and *C. kasanowskii* Wolosz. et al.

**The Central Desna AFA.** It is situated to the northeast along the line of towns Brovary, Ichnia, Bakhmach, Konotop, and Vorozhba to the state border Ukraine, mostly within the Chernigiv Region. It covers an area of the lower reaches of the Desna basin with its tributaries: Oster, Trubizh, the Sejm and, in part, Uday. This area is rich in desmids compared with other alfloristic areas (327 taxa). In this and the preceding areas, a relatively small number of common taxa of desmids were recorded (73). Specific to this area are 254 taxa, representing 77.6%. They include *Penium cylindrus* (Ehrenb.) Bréb. ex Ralfs, *Closterium libellula* Focke, *C. aciculare* T. West, *C. tumidum* Johns., *Pleurotaenium*

*baculoides* (Roy et Bisset) Playfair, *P. ehrenbergii* (Bréb.) De Bary, *Actinotaenium clevei*, *Tetmemorus granulatus* Ralfs, *Cosmarium asphaerosporum* Nordst., etc.

The *Upper Desna AFA* in the northeastern part of the Desna district includes the upper flow of the Desna River and its tributaries (rivers Snov, Seim, Ivotka, etc.) in the northern part of Chernigiv (towns Novgorod-Siversky, Holny, and Korop) and Sumy (Khutor Mikhailovsky, Shostka, Glukhov, Krolevets, and Putyvl) regions. This area is much poorer in desmids compared to the aforementioned: 246 taxa, of which 80 taxa are common with the previous area. Specific to this area are 166 taxa (67.4%) including *Penium silvae-nigrae* Raban., *Closterium littorale* Gay, *C. delpontei* (G.A. Klebs) Wolle, *Actinotaenium diplosporum* (P. Lundell) Teiling, *Cosmoastrum coarctatum* (Bréb.) Pal.-Mordv., *Cosmarium abruptum* P. Lundell, *C. bireme* Nordst., *C. birem* Bréb. (Fig. 1, II), etc.

## II. The Middle Dnieper AFS

This subprovince occupies most of the territory of *Forest-Steppe zone of Ukraine* and coincides with limits of the *Hydrological zone of sufficient water availability* (Grebin, 2008). Starting from the western border of Ukraine, it includes lower and middle flow of the rivers Western Bug, Styr, Goryn, Viliya in Kremenets mountains, basin of the Southern Bug with its right (Zgar, Reeve, Savranka, etc.) and left (Tit, Yatro, Velyka Vys, Girsky Tikich, etc.) inflows, and also left tributaries of the Dniester (Gnyla Lypa, Zolota Lypa, Stripa, Seret, Zbruch, Smotrych, Liadova, Nemia, Murafa, etc.). In the northern part of the subprovince and eastward from the previous subprovince boundaries the lower reaches of the Sluch River and its tributary Homora are located, as well as lower reaches of the rivers Ipin, Teteriv, Stugna, Tyasmin, Olshanka, Kaniv Reservoir, the Ros River and its tributaries. Further to the northeast are Kremenchuk Reservoir, rivers Dnipro, Trubizh, Sula, Supiy, Uday, Psel, and its tributaries (Horol, Govtva, etc.), Vorskla with tributaries Kolomak, Merlia, Vorsklytsia, and Orchik (tributary of the Oril River), the upper tributaries of the Siversky Donets (Mozh, Uda, Kharkiv, and Velyky Burluk), the upper reaches of Oskol, and Pecheniz'ke Reservoir. For this territory the phenomenon of waterlogging effect the composition and number of desmids. The southern boundary of the subprovince from west to east follows the line Dobromyl-Khodoriv-Rogatyn-Chortkiv-Kamin-Podilsky-Yampil-Balta-Pervomaisk and further to the northeast along the line Novoukrainka-Aleksandria-Kirovograd-Znamenka-Kremenchuk-Krasnograd-Balakleya-Kupiansk up to the state border of Ukraine.

In this subprovince, 430 species (551 i.s.t.) of desmids were recorded. They belong to 4 families and 29 genera; genus *Oocardium* was not found. Genera *Cosmarium* (224 taxa), *Closterium* (74), *Staurastrum* (55), *Euastrum* (44), *Staurodesmus* (31), *Micrasterias* (34), *Cosmoastrum* (28) lead in species diversity. Together they incorporate 78.4% of species

composition of this group. Coccoid green algae are represented by 320 species (353 i.s.t.). The genera *Cecidochloris* Skuja, *Chlorangiella* De Toni, *Dicranochaete* Hieron., *Floydiella* Friedl et O'Kelly, *Hormotila* Borzi, *Hormotilopsis* Trainor et H.C. Bold, *Nautococcus* Korschikov, *Planophila* Gerneck, *Rhopalosolen* Fott, and others bring originality to this subprovince.

A special feature of this AFS is the presence of four very rare genera of desmids. One of them is *Genicularia* from the family *Gonatozygaceae*. In Ukraine, only one species from this genus (*Genicularia spirotaenia* De Bary) was found in sphagnum bogs of Yavoriv District of the Lviv region. It is a flagship taxon for this territory (Fig. 1, 13). In vicinities of Lviv and in Ukrainian Carpathians two species of noteworthy genus *Cylindriastrum* from *Desmidiaceae* were revealed. In the world, five species of this genus are known; all of them rarely occur in the Arctic and Alpine areas of Holarctic. The third rare genus, *Triploceras*, also from family *Desmidiaceae*, is represented in Ukraine by one species, *Triploceras gracile* Bailey, which is also the flagship taxon for this algofloristic region (Fig. 1, 14). It was found near Kharkiv. According to Krieger (1937), the genus includes six species. They are mainly found in northern areas of Holarctic and in some paleotropic regions. The fourth genus *Heimansia* of the family *Desmidiaceae*, is also very rare taxon. Only two species are known worldwide, one of them, *H. tumida* (L.N. Johnson) Coesel (= *Cosmocladium tumidum* Johns. (Fig. 1, 15) recently was discovered in the vicinity of the right bank of Kyiv (Lilitskaya, 2012).

A comparison of the list of desmids of the Middle Dnieper AFS with those of the Prypiat-Desna AFS revealed 182 specific taxa of desmids or 33% of their flora. Among them, *Penium didymocarpum* P. Lundell, *Closterium pygmaeum* Gutw., *Cosmoastrum asperum* (Bréb.) Pal.-Mordv., *Cosmarium adoxum* West, *C. anceps* P. Lundell, *C. arnellii* Boldt, *C. bigemma* Racib., *C. capitulum* Roy et Bisset, *C. variolatum* P. Lundell, *Staurastrum franconicum* Reinsch, *S. renardii* Reinsch, and others.

The Middle Dnieper AFS is subdivided in three districts: *Left-Bank-Dniester*, *Right-Bank-Dnieper*, and *Left-Bank-Dnieper*. A comparison of these districts by Preston's coefficient of difference showed the next values:  $Z = 0.88$ ,  $Z = 0.64$ ,  $Z = 0.70$ , accordingly.

### 1. The Left-Bank-Dniester AFD

This area occupies the western part of the Dniester-Dnieper AFS in the Volyn-Podillia Plateau and the Upper Boug lowlands. It covers middle and lower reaches of the rivers Western Bug, Styr, Goryn, Shuch, as well as tributaries of the Southern Boug (Buzhak and others), left tributaries of the Dniester River (Gnyla Lypa, Zolota Lypa, Strypa, Seret, Zbruch up to the Ushytsya River and Ushytsya itself), and Dniester Reservoir. The area of the district is characterized by a well-developed river network and the largest level of waterlogging compared with the other two districts. The northern part of the AFD (Styr River basin) is the richest in swamps.

In the district, 260 species of desmids (376 i.s.t.) were recorded. They belong to 4 families and 25 genera of order *Desmidiaceae*. Genera *Cosmocladium*, *Heimansia*, *Oocardium*, *Pachyphorium*, and *Triploceras* are absent. *Cosmarium* leads in species richness (107 species with 159 i.s.t.) followed by *Closterium* (37/52 i.s.t.) and *Staurastrum* (19/21 i.s.t.). They accounted for 62.7% of the species composition of the flora. An important place is also occupied by genera *Cosmoastrum* (18 species, 25 i.s.t.), *Euastrum* (17/30), and *Microasterias* (9/13).

A peculiar feature of the desmidian flora of this district is the presence of rare genera *Genicularia* in Ukraine (with species *G. spirotaenia* Debarry), and *Cylindriastrum* with two species: *C. capitulum* (Bréb.) Pal.-Mordv. (Fig. 1, 16) and *C. pileolanum* (Bréb.) Pal.-Mordv. (Fig. 1, 17). Specific taxa of desmids in the district also include *Penium didymocarpum* P. Lundell, *Closterium baillyanum* Bréb., *C. braunii* Reinsch, *Cosmoastrum saxonicum* (Bulnh.) Pal.-Mordv., *Cosmarium anceps* Lundell, *C. hexalobum* Nordst., *C. holmiense* Lundell (Fig. 1, 18), and several others.

The district consists of three AFAs: *Volyn-Opolie*, *Dniester*, and *Upper South Boug* (Western). A comparison of these districts by Preston's coefficient of difference showed the next values: *Volyn-Opolie* and *Dniester*  $Z = 0.639$ , *Volyn-Opolie* and *Upper South Boug*  $Z = 0.632$ , *Dniester* and *Upper South Boug*  $Z = 0.474$ .

**Volyn-Opolie AFA.** It occupies the northern part of the Left-Bank-Dniester district and covers the upper portions of the Western Bug, Styr and Goryn basins located on the Volyn Upland along the line of the Korchik River (southern tributary of the Sluch). Desmids are represented here by 102 species (112 i.s.t.) from 16 genera, i.e., almost a half of Ukrainian genera of desmids are absent. Most diverse in terms of species is *Cosmarium* (40 species), followed by *Staurastrum* (14 species), *Cosmoastrum* (9), *Staurodesmus* and *Closterium* (8 species each). Thus, this area differs from other AF areas of this district in peculiar generic structure of desmid flora, the ratio of genera, and the lack of a significant part of the generic spectrum of desmids of Ukraine. It is characterized by only 22 specific taxa of desmids, which is 19.6%. Specific species of the area are *Actinotaenium cucurbitinum* (Bisset) Teiling, *A. rufescens* (Cleve) Teiling, *Raphidiastrum granulatum* (Ehrenb.) Pal.-Mordv., *R. pungens* (Bréb.) Pal.-Mordv., *Cosmoastrum pyramidatum* (West) Pal.-Mordv., *C. scabrum* (Bréb.) Pal.-Mordv. (Fig. 1, 19), *C. teliferum* (Ralfs) Pal.-Mordv., and some others.

**The Dniester AFA.** It occupies most of the territory of the Left-Bank Dniester AFD located in the western part of the Rostotko-Opolie Hills. The area covers the Western Boug basin, lower portion of the Styr, and the basin of left tributaries of the Dniester to the Strypa inclusive. The area is characterized by considerable dismemberment of the relief and high development of the river network. In this AFA nearly three times more taxa of desmids were found (249 species, 332 i.s.t.) than from the previous area. They belong to 4 families and 25 genera. The territory of the area has a high degree of hydration and wetlands favorable for the

growth of desmids. Among genera, *Cosmarium* is the richest (97 species with 129 i.s.t.), *Closterium* ranks second (37/52 i.s.t.), and *Staurastrum* is the third (19/27 i.s.t.). A significant role in this flora belongs also to genera *Euastrum* (17/22), *Micrasterias* (11/17), and *Staurodesmus* (10/14). Compared to the previous area, the number of specific taxa is much higher (252); among them *Closterium jenneri* var. *robustum* G.S. West, *Cosmoastrum asperum*, *C. saxonicum*, *Staurodesmus spetsbergensis* var. *florinia* Teiling, *Euastrum pulchellum* var. *retusum* West et G.S. West, *E. gemmatum* var. *monocylum* Nordst., *E. verrucosum* var. *coarctatum* Delponte, *Cosmarium anceps* P. Lundell, *C. annulatum* (Nägeli) De Bary, *C. capitatum* Roy et Bisset, *C. hexalobum* Nordst. (Fig. 1, 20), and others.

Along with the abovementioned areas, another one allochorion is potentially possible: the *Upper Southern Boug AFA*. It is located on Podolsk Highland and occupies basins of the left tributaries of Dniester middle flow (the rivers Seret, Zbruch Ushytsya, etc.), as well as the upper reaches of the Southern Boug and the rivers Sluch, Buzhak, and Homora. This area is much poorer in terms of desmids diversity: 132 species (152 i.s.t.), belonging to 17 genera, i.e., 13 genera of Ukrainian flora are absent. In the genus *Cosmarium* leads in species number (58/71 i.s.t.), the next is *Closterium* (27/28); Unlike the previous AF area *Euastrum* ranks third (10/13) and *Staurastrum* with nine species (10 i.s.t.) is only fourth. For this area only 24 specific taxa were fixed including *Closterium ehrenbergii* var. *podolicum* Gutw., *Pleurotaenium ehrenbergii* var. *elongatum* West, *Euastrum spinulosum* Delponte (Fig. 1, 21), *Cosmarium arnellii* Boldt, *C. bigemma* Racib., *C. rymannyanum* Grunow, *C. quasillus* P. Lundell, *C. raciborskii* Lagerh., etc.

## 2. The Right Bank Dnieper AFD

It occupies a considerable part of the right bank of the Dnieper, partially located in southeast Podillya, but mainly in the Dnieper Upland. The AFD includes basins of short left tributaries of the Dniester (the rivers Liadova, Nemia, Murafa, etc.) and the Southern Bug basin with its left and right tributaries (Kodyma, Savranka, Zgar, Synytsia, Syniukha, Yatro, Velyka Vys, Gursky Tikich, etc.) as well as the tributaries of the Dnieper (upper reaches of the Teteriv and Irpin) and the rivers Stugna, Ros, Tyasmin with tributaries up to Kaniv and Kremenchuk reservoirs. This district partially overlaps with the Dniester-Dnieper hydrological province, which is divided into two hydrological areas: Podillya-Dnieper and Central Dnieper. It is characterized by a much smaller waterlogging of the territory (1–10%), compared to the previous district, and significantly fewer number of species of desmids: 109 species represented by 125 i.s.t. They belong to 16 genera, among which *Cosmarium* is the richest (55 species with 67 i.s.t.). The second in species number genus is *Closterium* (21/22 i.s.t.); the third is *Staurastrum* (9/11 i.s.t.). These three genera together account for 80% of the desmidian species of the district flora. Such a ratio of

leading genera is common (natural) for the majority of floras of Circumboreal Floristic Region, especially its northern territories.

Compared to the previous district, the Right Bank Dnieper AFD essentially differs by the absence of many genera, and thus, many species, and by the peculiar complex of species. In this district the noteworthy genus *Heimansia*, represented by a single species *H. tumida* was found, as we mentioned above. A comparison of the lists of desmids of both districts revealed only 61 common taxon; 64 taxa, or 51.2%, are specific to the districts, i.e., the level of distinctiveness of the districts is quite high. The specific species includes, first, the recently described *Cosmarium cyaneilacustre* Lilit. (Lilitskaya, 2012; p. 180, Fig. 1, 2), found in the right bank part of Kyiv, and also the number of taxa typical for this territory: *Cosmarium angulosum* Bréb., *C. circulare* Reinsch, *Closterium kuetzingii* Bréb., *C. libellula* Focke, *C. praelongum* Bréb., *C. incurvum* Bréb., *Staurastrum gemelliparum* Nordst., *Micrasterias crux-melitensis* (Ehrenb.) Hassall, *M. radiata* Hassall (Fig. 1, 22), *Staurodesmus cuspidatus* (Bréb.) Teiling, and several others.

We divide this district into two AFA: the *Upper South Boug* and the *Middle Dnieper*. The first district covers basins of short right tributaries of the Dniester, listed above, and the South Boug basin. Second AFA area mainly occupies Kiev Upland and includes tributaries of the Dnieper central portion (upper riches of the rivers Teteriv, Irpin, and basin of the Ros River) to the coast of the Kaniv and Kremenchuk reservoirs. The results of studies done up until now of desmidial algae in this region do not include details of algofloristic features of these chorions, and it should be the task of future research.

### 3. Left Bank Dnieper AFD

It occupies the Dnieper Lowland, Poltava Plain, and foothills of Mid-Russian Upland. Here are the basins of left bank tributaries of the Dnieper: Trubezh, Nedra, Supiy, Sula, Psel, Vorskla, the upper riches of Siversky Donets, and their tributaries (Orzhitsa, Uday, Romen, Khorol, Govtva, Kolomak, Merlia, Vorsklytsia, Uda, Lopan, Velykiy Burluk, etc.). This district is relatively richer than the previous one: 266 species (321 i.s.t.) were recorded referring to the 4 families and 25 genera of desmidial algae. There are no species of the genus *Genicularia* of the family *Gonatozygaceae*, and species of the genera of *Desmidiaceae*: *Cylindriastrum*, *Heimansia*, and *Oocordium*. Like in the aforementioned AFD, the most diverse genus is *Cosmarium* (88 species with 115 i.s.t.), followed by *Closterium* (53/57), *Staurastrum* (24/28), and *Euastrum* (22/29). Other quite diverse genera are *Staurodesmus* (11/11), *Micrasterias* (9/12), *Cosmoastrum* (8/10), and *Raphidiastrum* (8/8). Such a ratio of the leading genera is a peculiar feature of this AFD compared to other districts of the Middle Dnieper AFS. The peculiarity of this district is the presence of an extremely rare genus *Triploceras*, represented by species *Triploceras gracile* Bailey (Fig. 1, 14). For this AFD, 155 species are specific; it comprises 48.2% of total species diversity of the district. They

include *Penium exiguum* West, *Docidium undulatum* Bailey, *Closterium capillare* Delponte, *C. arnoldianum* Y.V. Roll, *C. nazutum* Nordst., *C. laterale* Nordst., *Tetmemorus laevis* (Kütz.) Ralfs, *Actinotaenium capax* (Joshua) Teiling, *Microsterias arcuata* Bailey (Fig. 2, 1), *M. brachyptera* P. Lundell, and some others. The district was previously divided into three algofloristic areas: Central Dnieper AFA, Poltava Plain AFA, and Upper Siversky Donets AFA. Below are their characteristics. Unfortunately, we do not have enough data on the flora of desmidial algae to confirm these areas.



FIG. 2: 1 – *Microsterias arcuata* Bailey; 2 – *Cosmarium logiense* Bisset; 3 – *Staurastrum ucrainicum* Pal.-Mordv.; 4 – *Cosmarium lundellii* Delponte; 5 – *Cosmarium cyclicum* P. Lundell; 6 – *Cosmarium alanum* Kirchn.; 7 – *Microsterias fimbriata* Ralfs; 8 – *Cosmarium dichomprotopicum* West et G.S. West; 9 – *Microsterias crux-melitensis* (Ehrenb.) Hassall; 10 – *Raphidiastrum quadrispinatum* (Turn.) Pal.-Mordv.; 11 – *Staurastrum carpaticum* Pal.-Mordv.; 12 – *Staurastrum woronichinii* Pal.-Mordv.; 13 – *Cosmarium anisochondrium* Nordst.; 14 – *Cosmarium elegantissimum* P. Lundell; 15 – *Cosmarium hornavanense* var. *alpinum* (Schmidle) Messik; 16 – *Staurastrum subarmigesum* Roy et Bisset; 17 – *Euastrum obacum* Joshua var. *subangulare* West et G.S. West; 18 – *Oocardium stratum* Nägeli; 19 – *Cosmarium dichomochondrium* Nordst.



a) The *Central Dnieper AFA* is located at Dnieper Lowland and covers basins of the Dnieper left tributaries (Trubizh, Sluch, Orzhytsia, upper portion of the Sula River, Udai, Psyol to the confluence of the Horol River and its sub-basin). The eastern boundary of the area passes through towns Bakhmach, Priluki, Pyriatyn, and Khorol;

b) the *Poltava Plain AFA* on the Poltava Plain covers the territory from the southern boundary of the Seim River basin, and also the rivers Sula, Romen, the basin of central and upper reaches of the Voskla and its tributaries (Kolomak, Merlia, etc.) up to the state border of Ukraine inclusively;

c) the *Upper Siversky Donets AFA* includes upper reaches of the Siversky Donets and its tributaries (Mozh, Uda, Lopan, Kharkiv, Velykiy Burluk, middle portion of the Oskol River and Pecheniz'ke Reservoir).

### III. The Dnieper-Black Sea AFS

The subprovince corresponds to the Steppe zone within the boundaries of the *Hydrological zone of insufficient water availability* (Grebin, 2008) and includes the lower reaches of the basins of the Southern Bug, Dnipro, and Siversky Donets. The rivers have broad valleys. The swamps (main habitats of desmids) are located only in the river's bays, especially in the depressions of the Dnieper and Dniester. This subprovince is much poorer in the desmidial algae compared to the previous two AFSs: 220 species representing 237 i.s.t. were found, belonging to 21 genera and 4 families of desmids. Unlike the previous two AFSs, eight genera of the family Desmidiaceae (*Actinotaenium*, *Bambusina*, *Cylindriastrum*, *Groenbladia*, *Oocardium*, *Pachyphorium*, *Tetmemorus*, and *Triploceras*) and one genus (*Genicularia*) of *Gonatozygaceae* were not found here. *Cosmarium* traditionally is the richest (82 species, 85 i.s.t.), *Closterium* ranks second (43/44), and *Staurastrum* is the third (25/31). These three genera form the basis of floristic richness of desmids in the region. A significant role is played also in genera *Staurodesmus* (10/12), *Euastrum* (10/12), *Micrasterias* (10/12), and *Cosmoastrum* (8/8). In general, this subprovince has poor species composition of desmids due to unfavorable environmental conditions of the territory. The distinguishing features of this AFS are the rare genus *Heimansia* with species *H. tumida*, also found in the Prypiat-Desna AFS (it indicates an expansion of the range of this species on the territory of Ukraine), and noteworthy *H. pisillum* Hilse, which was cited from the Black Sea coast in the Odessa region and from the Dnieper depressions in the Kherson Region (Sredinsky, 1873). In this subprovince 57 specific (including flagship) taxa of desmids were discovered, representing 24% of total species composition.

They include *Closterium libellula* var. *interruptum* (West et G.S. West) Donat, *C. acutum* var. *linea* (Perty) West et G.S. West, *C. pusillum* Hantzsch, *Pleurotaenium*

*tridentulum* (Wolle) West, *Cosmarium logiense* Bisset (Fig. 2, 2), *C. cyclicum* P. Lundell (Fig. 3, 2), *C. dentiferum* Corda, *C. lundellii* Delponte (Fig. 2, 4), *C. pokornyianum* (Grunow) West et G.S. West, *C. polygonum*, flagship taxon *Staurastrum ucrainicum* Pal.-Mordv. (Fig. 2, 5), and some others.

Another peculiarity of this AFS is the presence of genera *Chlorophysema* Pascher, *Dicloster* C.C. Jao, Wei et Hu, *Echinocoleum* C.C. Jao et Lee, *Echinospaerella* G.M. Sm., *Echinospaeridium* Lemmerm., *Sphaeroplea* C. Agardh, and *Tetracladus* Swirenko from coccoid green algae (Tsarenko, 2011).

This subprovince divides into five algofloristic districts: Lower Dniester-Dnieper, Dnieper-Samara, Middle Siversky Donets, Danubian, and Black Sea-Azov.

### 1. The Lower Dniester -Dnieper AFD

It covers the right bank (relative to the Dnieper) part of the AFS: the lower part of the South Boug River, the basins of the rivers Velykiy and Seredniy Kuyalnik, Tiligul, Chichiklin, Ingul and Ingulets with tributaries Bazavluk and Saksagan, as well as the right bank of the Dniprodzerzhinsk, Dnieper and Kakhovka reservoirs. Only 80 species of desmids, represented by 82 i.s.t. are cited for this AFD. They belong to 3 families and 14 genera, i.e., 16 genera of desmids, found in Ukraine, are absent in this district. The greatest number of species belongs to the genus *Cosmarium* (42 species or 53%), followed by *Closterium* (16/20.2%), and *Staurastrum* (11/13.9%). These data are not unusual for this territory, since the environmental conditions here are not suitable for many species of desmids. The peculiar feature of the AFD is the presence of rare genus *Heimansia* with species *H. pusilla* and a number of specific species found only in this district: *Cosmarium lundellii* Delponte (Fig. 2, 4), *C. polygonum* (Nägeli) W. Archer in Pritch., *C. truncatellum* (Perty) Rabenh., *C. cyclicum* P. Lundell (Fig. 2, 5), *C. dentiferum* Corda ex Nordst., *Staurastrum tenuissimum* West et G.S. West, and endemic species *S. ucrainicum* Pal.-Mordv. (Fig. 2, 3), recorded in the mouth area of the Dnieper, in Steblivske Lake near Kherson. In this AFD we separate the same name area: the *Lower Dniester-Dnieper AFA*.

### 2. The Dnieper-Samara AFD

It occupies the left bank of the Dnieper -Black Sea AFS, located closer to the Dnieper, and includes the lower reaches of the river basins of its left tributaries Oril and Samara, as well as their tributaries (Vovcha, Byk, Gaychur, etc.). In the northern part of the district, the Dnieper Lowland is situated with the Dnipro-Donbas and Kakhovka water canals and Krasnopavlovsky and Dnieper reservoirs. In this district nearly twice as many species of desmids were found compared with the previous district: 142 species (158 i.s.t.). They belong to 4 families and 19 genera of *Desmidiaceae*. Like in the previous district, it is dominated by the genus *Cosmarium* (46 species (49 i.s.t.), followed by *Closterium* (29/38)

and *Staurastrum* (13/14) species. Together they make up 61.7% of the desmid species of flora. A characteristic feature of this AFD is a relatively small difference between the number of species of *Cosmarium* and *Closterium*. Quite diverse are genera *Euastrum* (10 species, 12 i.s.t.), *Micrasterias* (10/12), *Staurodesmus* (8/8), *Penium* (7/7), *Cosmoastrum* (6/6), and *Xanthidium* (5/6). The ratio on named genera in this district strongly differs from the previous district, especially in its southern part, which is the hallmark of the region. A set of specific species is also different: *Cosmarium alatum* Kirchn. (Fig. 2, 6), *C. angulosum* Bréb., *C. cookeanum* Alexenko, *C. granulatum* West, *C. perforatum* P. Lundell, *C. praecisum* Borge, *E. incrassatum* Nordst., *Micrasterias decemdentata* (Nägeli) W. Archer, *M. papillifera* Bréb., *M. fimbriata* Ralfs (Fig. 2, 7), *Teilingia excavata* (Ralfs) Bourr., а також *Penium cylindricum* (Ehrenb.) Bréb. ex Ralfs, *Pleurotaemium tridentatum* (Wolle) W. West, *Sponchylodium pulchrum* (Bailey) W. Archer, *Cosmarium cookeanum* Alexenko, *C. dichmopronotum* West et G.S. West (Fig. 2, 8), *C. ischnochondrium* Nordst., etc. The district coincides with the eponymous Dnieper-Samara AF area.

### 3. The Middle Siverskyi Donets AFD

It occupies the eastern part of the Dnieper-Black Sea AFS, mainly covering the territory of Donets Ridge (Ancient Fold Elevation) in the basin of the Siverskyi Donets and its tributaries (Kozenyi Torets, Bakhmut, Lugan, etc.). It is characterized by species richness of *Desmidiaceae* compared to other taxonomic groups of green algae (Petlevannyi, 2006): 134 species (167 i.s.t.) from 3 families and 19 genera. The richest genera are *Cosmarium* (52 species, 67 i.s.t.), *Closterium* (27/37), *Staurastrum* (16/17), and *Cosmoastrum* (8/11). Together, they share 55.3% of the species in the district. 34 specific species are recorded, among them both the taxa first cited for Ukraine and first discovered on the territory of Dnieper-Black Sea AFS: *Cosmarium anceps*, *C. broomei* Thwait., *C. hammeri* Reinsch, *C. horna-vanense* Gutw. var. *alpinum* (Schmidle) Messik. (Fig. 2, 15), *C. margaritanum* (P. Lundell) Roy et Bisset, etc.

### 4. The Black Sea-Sea of Azov AFD

This district is located along the coast of the Black and Azov seas (the Black Sea and estuaries of the Sea of Azov) and in the Lower Dnieper. It occupies the territory of the Black Sea lowlands, including the northern part of the Crimean Peninsula. Flooded river mouths form estuaries, which can be opened from the seaside (Dnieper – Boug Estuary), almost separated from the sea by siltings (Dniester Estuary), or closed, in fact, turned into a lake (Molochny, Tiligulsky, Kuyal'nitsky, and Khadzhibei estuaries). The Sea of Azov coast is characterized by sand bars (Berdyansk, Obitochnaya, etc.); in the western part, a system of small bays (Sivash and others) was formed.

In this district, compared to the previous a significantly fewer number of desmid species was found. Many authors noted low species diversity of desmids in the Lower Dnieper. For example, Svirenko (1927) wrote that the Dnieper is much poorer in desmids compared to its tributaries and lakes. Among 16 species of desmids discovered by him, one species was found in the Dnieper, 5 in the tributaries, and 14 species in the lakes. Roll (1953) cited only eight species of desmids for phytoplankton of the whole Dnieper delta, including four species from the Dnieper, and seven species from its tributaries. Currently, 81 species of desmids (83 i.s.t.) are known here, belonging to 3 families and 15 genera. The distribution of these species between genera, and the ratio of main genera composing the flora of this region is typical for the whole Ukraine. *Cosmarium* ranks first with 43 species (53.7%), the second is *Closterium* (12 species or 15%), and the third is *Staurastrum* (10/12.5%). Most species of desmids in this district belong to a multiregional geographical element of flora, as in the whole Dnieper-Black Sea subprovince. Therefore, the specific taxa are relatively few. These include, first, endemic species *Staurastrum ucrainicum* Pal.-Mordv. (Fig. 2, 3), recorded in Steblivske Lake near Kherson, and such taxa as *Staurodesmus pachyrhynchus* (Nordst.) Teiling, *Euastrum spinulosum* Delponte (Fig. 1, 21), *Micrasterias crux-melitensis* (Ehrenb.) Hassall ex Ralfs (Fig. 2, 9), and some others.

Specificity of desmidian flora of the region is not only in poor species diversity, but also in a certain monotony of their taxonomic structure. In some water bodies (lakes, ponds) of the Lower Dnieper basin, as well as in estuaries desmids mainly occur inhabiting macrophytes, mainly the species of the genera *Cosmarium*, *Closterium*, and *Staurastrum*. The reason for such monotony, probably, is the hydrological regime of water bodies: in the period of most active vegetation, the pH of the water may reach 10, while the majority of species and genera of desmids are confined to acidic waters. Another hydrological feature of the Lower Dnieper is the rise of water salinity due to wind surge of seawater negatively affecting most species of desmids. This district coincides with the same name as the AF area.

#### IV. Dniester-Danube (= Ukrainian Carpathians) AFS

Carpathian Mountains are divided into Western, Eastern, and Southern Carpathians (Chopyk, 1976). According to Takhtajan's (1986) Floristic Regions of the World, Carpathians belong to the Central European province of the Circumboreal region. Ukrainian Carpathians (sometimes called Wooden Carpathians) occupy part of the Eastern Carpathians in the territory of Ukraine. The mountain ranges of the Carpathians are composed mainly of uniform, easily destroyed flysch sequences of Cretaceous and Paleogene; that is why these mountain ranges do not have sharp ridges and peaks (Bondarchuk, 1956; Kostritskiy, 1968). According to hydrological zoning of Ukraine,

Ukrainian Carpathians belong to *Hydrological Country of Ukrainian Carpathians* (Grebín, 2009), which covers the territory of Transcarpathian, Ivano-Frankivsk, Chernivtsi, and the Lviv regions partially. The country includes the basin of Tisza River with its tributaries (Tereblya, Reka, and Borzhava), the rivers Latorica, Uzh, Prut, the right tributaries of the rivers Cheremosh and Siret, and upper and middle portions of right tributaries of the Dniester (Lomnica, Cheremosh, etc.) All of these rivers have flood regimes; in the heavy rain periods, floods are accompanied by mudflows. Such a hydrological regime of rivers is unfavorable for desmids. The main habitats of desmids in the Ukrainian Carpathians are the swamps and lakes. Depending on vegetation, swamps of Ukrainian Carpathians were divided into three types (Bradis et al., 1956; Andrienko, 1968), and depending on the origin and development – in four groups (Andrienko, 1971). The lakes of Ukrainian Carpathians are also very diverse. They differ in the origin, depth, area, aquatic vegetation and altitude (Bondarchuk, 1956; Miller, 1964). A special detailed study of algae in swamps and lakes of different types have revealed significant differences in the composition of desmids (Palamar-Mordvintseva, 1978a, b, 1982).

The Dniester-Danube (= Ukrainian Carpathians) AFS we accept within the *Hydrological Country of Ukrainian Carpathians* (Grebín, 2009). In this subprovince, 287 species (374 i.s.t.) of desmids were recorded from 3 families and 22 genera. Genera from families *Gonatozygaceae* (*Genicularia*) and *Desmidiaceae* (*Heimansia*, *Cosmocladium*, *Heimansia*, *Orychonema*, *Oocardium*, *Pachyphorium*, *Sphaerosozma*, and *Triploceras*) were not found here.

In the flora of subprovince genus *Cosmarium* leads in diversity (98 species with 135 i.s.t.), second place belongs to *Closterium* (51/61), and *Euastrum* occupies third position (24/35). Genus *Staurastrum* is only the fourth (24 species/26 i.s.t.), which is a hallmark of this region. An important role here belongs to the genera *Cosmoastrum* (17/20 i.s.t.), *Staurodesmus* (13/13), *Penium* (10/13), *Micrasterias* (8/18), and *Raphidiastrum* (7/7). Genus *Xanthidium* is represented by four species (5 i.s.t.) only. The ratio of these genera is peculiar and well characterized the region. For this subprovince, 102 specific taxa of desmids are found, representing 27.5% of the total number of taxa. In particular, these include rare species *Cylindriastrum merianii* (Reinsch) Pal.-Mordv., recorded in Ukraine only in Carpathians. It is common in mountainous areas of the Holarctic. Another three noteworthy taxa from the same genus were found in Ukrainian Carpathians: *C. capitulum*, *C. pileolatum* var. *pileolatum*, and *C. pileolatum* var. *crisatum*. They also were recorded in vicinities of Lviv and Ternopil in the Middle Dnieper AFS. Thus, the Dniester-Danube subprovince is characterized by the presence of four from the five known taxa of this rare genus. Specific taxa of the region include *Penium borgeanum* Skuja, *P. spinospermum* Jochua, *Closterium baillyanum* var. *alpinum* (Viret) Grönb., *Actinotaenium palangula* (Bréb. ex Ralfs) Teiling ex Růžicka et Pouzar, *Raphidiastrum quadrispinatum* (Turn.) Pal.-Mordv.

(Fig. 2, 10), *Euastrum obesum* Jochua, *E. montanum* West et G.S. West, *E. subalpinum* Messik., *Micrasterias rotata* var. *carpatica* Pal.-Mordv., *Hyalotheca dissiliens* var. *tatrica* Racib., *Cosmarium hornavanense* var. *alpinum* (Schmidle) Messik., *C. costatum* var. *tatrense*, *C. cyclicum* var. *arcticum* Nordst., *C. ralfsii* var. *alpinum* Racib., *Staurastrum carpaticum* Pal.-Mordv. (Fig. 2, 11), *S. woronichinii* Pal.-Mordv. (Fig. 2, 12), etc. Peculiar features of this subprovince are genera of coccoid green algae *Botryokoryne* Reisingl, *Gloeococcus* A. Braun, *Parachlorella* Krienitz et al., *Podohedra* Düringer, *Trochisciopsis* Vinantzer, etc. This subprovince is divided into three algofloristic districts: the Dniester-Prut, Central Carpathians, and Tysa-Latorytsia.

The distribution of species of desmids in these districts is extremely uneven. The greatest number of species is found at the Central Carpathians district (282), considerably less in the Dniester-Prut (42), and very little in the Tysa-Latorytsia district (8). The last two districts require further detailed investigations of desmids. Although the natural conditions here are unfavorable for this group of algae, a future special study of the region will adjust their species composition and give more data for descriptions of floristic areas.

#### 1. Central Carpathians AFD

It occupies the highland part of the Dniester-Danube AFS. The highland includes an area located at 50–100 m above the modern upper boundary of forest (Chopyk, 1976). The highland is divided into two zones: the subalpine and alpine. In this district, 282 species of desmids are found, represented by 367 i.s.t., including the nomenclature type of species. They belong to 3 families and 20 genera. The richest in species genus is *Cosmarium* (88 species, 120 i.s.t.), and it is followed by *Closterium* (47/58), *Euastrum* (26/34), and *Staurastrum* (25/28). Very diverse genera of this district are also *Cosmoastrum* (17/23), *Staurodesmus* (17/19), *Raphidiastrum* (12/14), *Actinotaenium* (10/15), and *Penium* (11/13). Distinctive features of the district are structure and the ratio of genera, as well as a set of 98 specific taxa of desmids, for example: *Penium exiguum* var. *capitatum* (Y.V. Roll) Kossinsk., *Closterium abruptum* West, *Staurodesmus boergesenii* (Messik.) Croasdale et Grönblad, *Euastrum obesum* var. *subangulare* West et G.S. West, *E. subalpinum* var. *quadratum* Skuja, *E. tuddalense* Ström, *Cosmarium anisochondrum* Nordst. (Fig. 2, 13), *C. bipunctatum* Börgesen, *C. cyclicum* var. *arcticum* Nordst., and several others.

In this district, we consider three algofloristic areas: Gorgany, Svydovets, and Chorna Gora. They represent the integrity of the territory, but differ in geographical location, topography, hydrography, and geology (Tsys, 1968). These features affect conditions of development of desmids. As a result, each algofloristic area has peculiar composition of desmids.

**Gorgany AFA.** It occupies subalpine and alpine parts of the Gorgany ridge between Uzhoksky and Yablonitsky (Yasinsky) passes. The greatest number of desmid species (172

species, 204 i.s.t.) was found here compared with the other two AF areas of this district. They belong to 3 families and 19 genera; 11 genera are absent. *Cosmarium* takes first place in number of species: 54 species (31.4%), *Closterium* is second (41, or 23.8%), *Euastrum* in third place with 13 species (7.6%). Diverse genera are also *Cosmoastrum* (10 species, 13 i.s.t.), *Staurastrum* (10/12), and *Penium* (9/11). The combination and ratio of genera is the hallmark of the AF area. It also has the largest number of specific taxa (97 i.s.t.), which amounts to 47.5%. Among them, the following are rare for the Carpathians and the flora of Ukraine taxa: *Closterium costatum* Corda ex Ralfs, *C. turgidum* Ehrenb. ex Ralfs, *Actinotaenium palangula*, *Cylindriastrum merianii*, *C. pileolatum*, *Raphidiastrum monticulosum* (Bréb.) Pal.-Mordv., *Cosmarium elegantissimum* P. Lundell (Fig. 2, 14), *C. geometricum* West et G.S. West, *C. hornavanense* Gutw. var. *alpinum* (Schmidle) Messik. (Fig. 2, 15), *C. isthmochondrium* Nordst., *C. nasutum* Nordst. f. *granulatum* Nordst., *C. pokornyianum* (Grunow) West et G.S. West, *Euastrum dubium* var. *snovdoviense* (Turner) West et G.S. West, and some others.

*Svydovets AFA* is situated near Svydovets mountain ridge in Transcarpathian Region. The ridge is composed of sand and clay deposits. Limestone outcrops are common, negatively affecting the development of desmidial algae. Mixed and coniferous forests cover the slopes of the ridge up to a height of 1,600 meters; higher alpine meadows are located. The smallest number of desmid species was found in Svydovets compared with the other two algofloristic areas of this district: 95 species (105 i.s.t.), from 3 families and 17 genera. Thirteen genera of Ukrainian flora were not found here, probably, due to the presence of limestones. Among revealed genera *Cosmarium* ranks first: 18 species (20 i.s.t.) followed by *Closterium* (12/15), *Cosmoastrum* (12/12), and *Euastrum* (11/12). Quite diverse are genera *Penium* (10 species/11 i.s.t.), *Staurodesmus* (7/7), *Actinotaenium* (6/8), and *Staurastrum* (6/6). Thus, the ratio of desmids genera in the region is peculiar. There are small gaps between quantitative indicators of leading genera, which is also a hallmark of the area. In Svydovets area only 25 specific species and varieties are noted, for example, *Penium borgeanum* Skuja, *Closterium idiosporum* West et G.S. West, *C. acutum* (Lyngb.) Bréb., *Haplotaenium minutum* var. *gracile* (Wille) Pal.-Mordv., *Actinotaenium globosum* K. Först. ex Compère, *A. cruciferum* (De Bary) Teiling, *Cosmoastrum glaber* (Ehrenb.) Teiling, *Raphidiastrum simonyi* (Heim.) Pal.-Mordv., *Staurastrum subarmigerum* Roy et Bisset (Fig. 2, 16), *C. pseudoquinarium* Hirano, etc.

*Chorna Gora AFA* occupies Chorna Gora Massif (Black Mountains) situated in the southeastern part of the Ukrainian Carpathians in Transcarpathian and Ivano-Frankivsk regions. It is the highest mountain massif of the Ukrainian Carpathians (1800–2000 m, Mount Goverla is 2061 m). The relief is middle mountainous, alpine, with traces of ancient glaciation, composed of clay shales, sandstone and marl.

In the area, 118 species of desmids (130 i.s.t.) are found belonging to 3 families and 17 genera. Genus *Cosmarium* leads in species number (29/30), *Euastrum* (20/26) ranks second, and *Closterium* – third (15/17); together they incorporate 54.2% of the total number of desmidian species of the area. Other relatively rich genera are *Cosmoastrum* (9 species/9 i.s.t.), *Staurodesmus* (9/9), *Staurastrum* (8/9), and *Penium* (5/5). Forty-two species (or 32.5%) are specific for the flora. Noteworthy taxa for Ukraine were revealed: *Euastrum obesum* Joshua var. *obesum* and *E. obesum* var. *subangulare* West et G.S. West (Fig. 2, 17). They were found in Nesamovyte Lake (Nadvimiansky Dist, Ivano-Frankivsk Region.), and in lake Brebeneskul at an altitude of 1801 m (Chorna Gora). In addition, specific taxa include *Closterium delpontei* (G.A. Klebs) Wolle, *Cosmoastrum turgescens* (De Not.) Pal.-Mordv., *Staurastrum carpaticum* Pal.-Mordv. (Fig. 2, 11), *S. woronichinii* Pal.-Mordv. (Fig. 2, 12), *Micrasterias conferta* P. Lundell, *Cosmarium petsamoense* Cedercr., *C. ralfsii* var. *alpinum* Racib., etc.

#### V. Mountain Crimea AFS

The Southern coast of Crimea belongs to the Mediterranean region, Crimean and Novorossiysk Province, which includes the Southern Crimea: narrow coastal strip of the southern slope of the first ridge of Crimean mountains from Sevastopol to Feodosiya, bounded on the north by Yayla highlands (Takhtajan, 1986). According to phytogeographical zoning (Fedorov, 1974), the Crimean Peninsula forms a separate phytogeographical area. In the scheme of algofloristic zoning of Ukraine we consider the mountainous southern part of the peninsula as a subprovince named *Mountain Crimea*.

In hydrological zoning, this territory is the *Hydrological Country of Mountain Crimea* coinciding with *Mountain Crimea Region of Increased Humification* (Grebun, 2008). The largest rivers of this hydrological country (Alma, Kacha, Belbek, Chorna, Avunda, etc.) originate on the slopes of the Main Ridge of Crimean Mountains and have a mountainous character. The hydrological regime of the rivers is unstable. They often dry up; floods, sometimes with mudslides, are often in winter and spring. The algofloristic subprovince *Mountain Crimea* are within the boundaries of the *Hydrological Country of Mountain Yayla*.

Mountains of the Main Ridge (Yayla) are composed of a thick layer of strong light limestones; their typical feature is the strong development of karst forms. There are no streams on the surface of Yayla, as rain and snow water goes deep into the limestone strata, coming to the surface in the form of numerous springs. Main Ridge abruptly ends to the south, forming a narrow band from 2 to 8 km wide called *the Southern Coast of Crimea*. Rivers originate from the Yayla flow northward. The largest of them are Chornaya, Belbek, Kacha, Alma, Salgir, Kuchuk-Karasu, Biyuk-Karasu, and Indol. In the Southern Coast only



small rivers or short mountain streams, dry most of the year, are present; some of them form waterfalls (Uchan-Su River near Yalta). The rivers are fed by snow and rain (Kostritskiy, 1968). Plant cover of the Crimea is extremely rich and diverse. Flora includes more than 2,000 species, many of which are very ancient relicts of the Tertiary period. The South Coast has the rich vegetation of Mediterranean type.

In contrast to the richness of land plants in the region, Mountain Crimea AFS is characterized by low species diversity of desmidial algae: only 73 species (92 i.s.t.). They belong to two families (*Closteriaceae* and *Desmidiaceae*) and nine genera (Table 3). More than half of these species belong to the genus *Cosmarium*: 43 species (50 i.s.t.), which is 58.9%, in second place is the genus *Closterium*: 18 (28) or 24.1%; together they share 80.1% of the total desmids in the subprovince. The remaining four genera account for about 20%. Species of families *Peniaceae* and *Gonatozygaceae* were not found, as well as most of the genera recorded in other parts of Ukraine. Such low species diversity of desmids in this subprovince is not accidental. It is due to the aforementioned physiographic features of the region (in particular, the dry climate and the prevalence of limestones). However, despite low species diversity, this region deserves the description as algochorion of high rank. First of all, because of the presence of the very rare genus *Oocardium* from *Desmidiaceae*, it is known in the whole world by only one species: *O. stratum* Nägeli (Fig. 2, 18). The species inhabits mainly wet rocks, the stones of mountain rivers and waterfalls, and is common in mountainous areas of many countries of the Holarctic, as well as India and Cuba. In AFS *O. stratum* was found on wet rocks of waterfall Uchan-Su and in the Alma River. In this waterfall other rare species, *Cosmarium tumens* Nordst. and *Actinotaenium globosum*, were recorded. The first is common in the mountainous areas of the Holarctic (Great Britain, Germany, Estonia, Shpitsbergen, Uzbekistan, China, Eastern Siberia, the Caucasus), the second was recorded in the northwest of the Russian Federation and in the Tyumen and Amur regions, as well as in Turkmenistan. Furthermore, in this region we propose a number of a specific species (e.g., *Staurostrum paradoxum* Meyen var. *nodulosum* West, *Cosmarium abbreviatum* Racib. var. *minus* (West et G.S. West) Willi Krieg. et Gerloff, flagship taxon *C. didymochondrium* Nordst. (Fig. 2, 19), *C. pokornyianum* var. *taylorii* Grönbl., *C. pseudo-pyramidatum* var. *extensum* (Nordst.) Willi Krieg. et Gerloff, *C. tetragonum* (Nägeli) Archer, flagship taxon *C. tauricum* Pal.-Mordv., and the recently found in Ukraine, *C. angulare* Johnson and *C. netzerianum* Schmidle (Lilitskaya, 2012).

In addition, a peculiar feature of this subprovince is the presence of genera from the group of coccoid green algae: *Chlorosarcina* Gerneck emend. Vischer and *Pseudospongiococcum* B.V. Gromov et Mamkaeva (Tsarenko, 2011).

This AFS is divided (tentatively) into three districts: Foothill Crimea, Mountain Crimea and Southern Crimea. The distribution of desmids in these districts is presented in Table 3.

**TABLE 3:** Taxonomic composition and distribution of *Desmidiaceae* in Mountain Crimea alcohoriions

Taxon	Mountain Crimea Subprovince	Foothill Crimea District	Mountain Crimea District	Southern Crimea District
<i>Closteriaceae</i>				
<i>Closterium</i>	18 (28)	3 (3)	16 (22)	2 (2)
<i>Desmidiaceae</i>				
<i>Actinotaenium</i>	2 (3)	-	2 (3)	-
<i>Cosmarium</i>	43 (50)	6 (6)	21 (27)	15 (16)
<i>Haplotaenium</i>	1 (1)	-	-	1 (1)
<i>Oocardium</i>	1 (1)	-	1 (1)	-
<i>Pleurotaenium</i>	2 (2)	2 (3)	2 (2)	-
<i>Raphidiastrum</i>	1 (1)	-	-	1 (1)
<i>Staurastrum</i>	4 (5)	11 (12)	1 (1)	2 (2)
<i>Staurodesmus</i>	1 (1)	-	-	1 (1)
<b>Total species (i.s.t.)</b>	<b>73 (92)</b>	<b>11 (12)</b>	<b>45 (56)</b>	<b>22 (23)</b>

The districts are also algofloristic areas of the same name. The paucity of desmids in the region is its distinctive feature. Other groups of algae, in particular *Charales*, are quite common here. According to our data (Palamar-Mordvintseva, 1998), the list of charophytes at that time consisted of 16 species from 3 genera, representing more than half of the species known in Ukraine. Among them are genera and species unique to the region, for example, genera *Lamprothamnium* and *Tolypella*. Vinogradova (1994), studying cyanoprokaryotes of Mountain Crimea, discovered 187 species; species with cosmopolitan type of a distribution sharing only 37%, whereas 63% of the species have a limited range, 31 species are rare for the territory of Ukraine. These data on *Cyanoprokaryota* of the Crimean Mountains also demonstrate the peculiar features of this algohorion.

#### CONCLUSIONS

The potential vulnerability of communities of algae, as well as the possible negative effects of their depletion and extinction rule the necessity of their protection. Floristic zoning should facilitate the development of the strategy of their conservation. This was the main motive for us to develop the scheme of AF zoning of Ukraine. The availability of sufficient data on the diversity of some taxonomic groups of algae represented in the identification

manuals, monographs, floras, etc. was also important. These data served as the basis for the delineation of alcohotions of Ukraine.

For the elaboration of the scheme of algo floristic zoning of Ukraine, we selected desmids (*Desmidiaceae*) and coccoid green algae. They are widely distributed in the continental waters of the globe and, due to their morphological and biological characteristics are relatively well studied in terms of biogeography. We grouped them in accordance with the zonal-basin principle of dividing the territory and taking into account the latitudinal zonation of their distribution. Significant heterogeneity of algal flora of various parts of Ukraine and peculiarities of distribution of desmids and coccoid green algae were considered in dividing its territory into five algo floristic subprovinces: I. The Prypiat-Desna; II. The Middle Dnieper; III. The Dnieper-Black Sea; IV. The Dniester-Danube and V. Mountain Crimea. These subprovinces were subdivided into 15 districts and 23 floristic regions.

Zoning used data on one or more groups of algae, which can allow the detection and prediction of the composition and properties of algae in the unstudied or incomplete studies of areas. We believe that based on the proposed zoning of the territory of Ukraine it will be possible to identify common patterns of distribution of species and to extrapolate the results to other groups of organisms.

As a first attempt representing the schematic view of algo floristic zoning this is not the final attempt. The data should be subjected to further refinement and improvement, as well as new principles and approaches to developing algo geographical schemes should be considered.

#### REFERENCES

- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*, Eds P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo, A.R.A. Gantner Verlag K.-G., Ruggell, 2006, Vol. 1, *Cyanoprokaryota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta and Rhodophyta*; 2009, Vol. 2, *Bacillariophyta*; 2011, Vol. 3, *Chlorophyta*; 2014, Vol. 4, *Charophyta*.
- Andrienko T.L., Marshes of Gorgany, *Ukr. Bot. J.*, 25(1):67-72, 1968.
- Andrienko T.L., Ways of development of marshes of Ukrainian Carpathians, *Ukr. Bot. J.*, 28(3):362-367, 1971.
- Bartha Z. Felföldy L., Hajdu L. et al., A zöldalgák (*Chlorococcales*) rendjének ismertetése, *Vizg. Hidrobiol.*, 4: 1-343, 1976.
- Belous E.P., Lilitskaya G.G., and Krivenda A.A., Seasonal variability of phytoplankton of the upper site of the Southern Boug River (Ukraine), *Algologia*, 23(1):53-64, 2013.
- Berg L.S., *Essays on history of Russian geographical discoveries*, 2-nd ed., AN SSSR Press, Moscow, Leningrad, 1949. [Rus.]
- Berg L.S., Fishes (*Marsipobranchii* and *Pisces*), in: *Fauna of Russia and adjacent countries*, Vol. 3, issue 1, Sanct-Petersburg, 1912. [Rus.]

*Palamar-Mordvintseva & Tsarenko*

- Berg L.S., Fishes (*Marsipobranchii* and *Pisces*), in: *Fauna of Russia and adjacent countries*, Vol. 3, issue 2, Sanct-Petersburg, 1914. [Rus.]
- Bondarchuk V.G., *Radianski Karpaty*, Rad. Shkola Press, Kiev, 1956. [Ukr.]
- Borisova O.B. and Goncharenko V., Distribution of species of *Chara*les in lakes of Volyn Polissya (Ukraine), *Visn. Lviv Univ.*, Issue 57, ser. Biol.: 94-101, 2011.
- Bradis E.M., Classification of swamp vegetation of Ukrainian SSR, *Ukr. Bot. J.*, 53(3):3-15, 1956.
- Burova O.V. and Zhezhera M.D., *Algae of Desniansko-Sturoguzsky National Nature Park*, Univ. Kniga Press, Sunny, 2012. [Ukr.]
- Chertoprud M.V., Biogeographical zoning of fresh waters of Europe using fauna of macrobenthos, *J. Obshch. Biol.*, 71(2):144-162, 2010.
- Chopyk V.I., *Alpine flora of Ukrainian Carpathians*, Nauk. Dumka Press, Kiev, 1976. [Ukr.]
- Coesel P.F.M., Biogeography of desmids, *Hydrology*, 339:41-53, 1996.
- Coesel P.F.M. and Krienitz L., Diversity and geographical distribution of desmids and other coccoid green algae, *Biodiver. Conserv.*, 17:381-392, 2008.
- Dokuchaev V.V., To the study of the nature areas, *Zap. Imper. St.-Pb. Mineral. Obshch.*, 37(1):145-158, 1899.
- Fedorov A.A., Phytochoria of the European part of the USSR, in: *Flora of the European part of the USSR*, Vol. 4, Nauka Press, Leningrad, 10-27, 1974.
- Foissner W., Biogeography and dispersal of microorganisms: a review emphasizing protists, *Acta Protozool.*, 45:111-136, 2006.
- Fontanello D., *Biogeography of microscopic organisms: is everything small everywhere?*, Cambridge Univ. Press, Cambridge, New York, 2011.
- Gensimova O.V., Rare species of algae of water bodies of the Dniipro-Oril Nature Reserve (Ukraine), *Algologia*, 15(4):451-458, 2005.
- Gensimova O.V., Species composition of algae in water bodies of various types of the Dniipro-Oril Nature Reserve (Ukraine), *Algologia*, 16(1):92-104, 2006.
- Grebin V.V., Landscape-hydrological analysis and its application for study of the territory of Ukraine, *Hydrolog., Hydrochem. and Hydroecol.*, 14:46-55, 2008.
- Grebin V.V., Proposals concerning the scheme of Landscape-hydrobiological zoning of the territory of Ukraine, *Hydrolog., Hydrochem. and Hydroecol.*, 17:26-39, 2009.
- Grebin V.V., Mokin V.B., Stachuk V.A. et al., *Methods of hydrographic zoning and water management of Ukraine in accordance with the requirements of the Water Framework Directive of the European Union*, Interpress Ltd., Kiev, 2013. [Ukr.]
- Hindák F. and Hindáková A., Sinice/Cyanobacterie a riasy, in: *Zoznam nittich a vyttich rastlin Slovenska: Checklist of non-vascular and vascular plants of Slovakia*, VEDA, Bratislava, pp. 11-100, 1998.
- Kamelin R.V., Floristic zoning of the land: new solutions of certain problems, *Bot. J.*, 97(12):1481-1488, 2012.
- Kapustin D.A. and Tsarenko P.M., Algae of water bodies of Polissya Nature Reserve (Ukraine), *Algologia*, 23(1):82-95, 2013.

*Algofloristic Zoning of Ukraine*

- Khisoriev K., *Euglenophytes (Euglenophyta) of Central Asia water bodies (morphology, systematics, phylogeny, flora, ecology, geographical distribution and main features of florogenesis)*, Abstr. Dr. Sci. (Biol.) Thesis, Kiev, 1997. [Rus.]
- Khisoriev K., *Euglenophyta of continental water bodies of the Globe*, *Algologia*, 9(3):104-114, 1999.
- Khisoriev K., On some peculiarities of flora of *Euglenophyta* endemism, *Algologia*, 24(3):255-259, 2014.
- Kociolec J.P. and Spaniding S.A., Freshwater diatom biogeography, *Nova Hæbe.*, 71(1/2):223-241, 2000.
- Komárek J. and Comas A., Areas of distribution of coccal green algae in relation to the algal flora of Cuba, *Phycol. Lat.-Amer.*, 2:133-167, 1984.
- Kosinskaya E.K., Desmidiaceae algae, in: *Flora of spore plants of the USSR*, Vol. 5, issue 1, AN SSSR Press, Moscow, Leningrad, 1960. [Rus.]
- Kostritskiy M.E., Mountain Crimea. General review, in: *Physiographic zoning of Ukrainian SSR*, Kiev Univ. Press, Kiev, pp. 637-641, 1968. [Rus.]
- Kovalenko O.V., *Cyanoprokaryota. Order Chroococcales*, in: *Flora of algae of Ukraine*, Vol. I, issue 1, M.G. Kholodny Inst. Bot., Kiev, 2009. [Ukr.]
- Krieger W., Die Desmidiaceen der Deutschen limnologischen Sunda-Expedition, *Arch. Hydrobiol.*, 11:129-130, 1932.
- Krieger W., Die Desmidiaceen Europas, in: *Rabenhorst's Kryptogamen Flora*, Bd 13, 1 Abt., 1 Teil, Lief. 1, pp. 1-224; Lief. 4, pp. 537-712, Acad. Verlag., Leipzig, 1933.
- Krieger W., Die Desmidiaceen Europas mit Berücksichtigung der aussereuropäischen Arten, in: *Rabenhorst's Kryptogamen-Flora von Deutschland, Österreich und der Schweiz. Conjugatae. Die Desmidiaceen*, Acad. Verlag., Leipzig, pp. 1-712, 1937.
- Kristiansen J., Biogeography of freshwater algae - conclusions and perspectives, *Hydrobiology*, 336:159-161, 1996.
- Kulikovskiy M.S. and Kuznetsova I.V., Biogeography of freshwater *Bacillariophyta*. Main concepts and approaches, *Int. J. Algae*, 16(3):207-228, 2014.
- Kyvask O.V., *Desmidial algae of Estonian SSR*, Abstr. Ph.D. (Biol.) Thesis, Tartu, 1965.
- Lavrenko E.M., Characteristics of botanical-geographical areas of UkrSSR, in: *Flora of UkrSSR*, Vol. 1, Acad. Sci. Ukr. Press, Kiev, pp. 11-33, 1936. [Rus.]
- Lilitskaya G.G., *Desmidiales Round (Streptophyta) of some reservoirs of Kiev (Ukraine)*, *Int. J. Algae*, 14(3): 323-336, 2012.
- Loboda N.S., *The calculation and generalization the characteristics of annual river runoff Ukraine in conditions of anthropogenic influence*, Ecologia Press, Odesa, Kiev, 2005. [Ukr.]
- Malyshev L.I., Fundamentals of floristic zoning, *Bot. J.*, 84(1):3-14, 1999.
- Malyshev L.I., Modelling of floristic division of Europe by means of cluster analysis, *Bot. J.*, 87(7):16-23, 2002.
- Marynych O.M., Ukraine. Physiographical zoning, in: *Geographical atlas of Ukraine*, Novy Druk Press, Kiev, pp. 14-15, 2004. [Ukr.]
- Mikheeva G.M., *Algoflora of Belarus. Taxonomic catalogue*, BGU Press, Minsk, 1999. [Rus.]
- Miller G.P., Glacial lakes of Chornogora, *Vіst. Lviv Univ. Ser. Geogr.*: 44-52, 1964.

*Palamar-Mordvintseva & Tsarenko*

- Obukh P.A., *Chlorococcal algae of Moldavia. Composition, taxonomy, distribution and effect of certain antropogenous factors*, Shtiintsa Press, Chiinău, 1978. [Rus.]
- Palamar-Mordvintseva G.M., Analysis of flora of *Desmidiaceae* of Ukrainian Carpathians, *Ukr. Bot. J.*, 35(1): 29-38, 1978a.
- Palamar-Mordvintseva G.M., Distribution of *Desmidiaceae* in swamps of Ukrainian Carpathians, *Ukr. Bot. J.*, 35(2):135-141, 1978b.
- Palamar-Mordvintseva G.M. *Desmidial algae of Ukrainian SSR (morphology, systematic, phylogeny, ways of evolution, flora and geographical distribution)*, Nauk. Dumka Press, Kiev, 1982. [Rus.]
- Palamar-Mordvintseva G.M., Problems of geography of algae, in: *Algae: Reference book*, Nauk. Dumka Press, Kiev, pp. 130-136, 1989. [Rus.]
- Palamar-Mordvintseva G.M., *Charophyta* of Crimean Peninsula (Ukraine), *Algologia*, 8(1):14-22, 1998.
- Palamar-Mordvintseva G.M., Desmidial algae, in: *Flora of algae of continental water bodies of Ukraine*, Issue 1, pt 1, Academperiodica Press, Kiev, 2003. [Rus.]
- Palamar-Mordvintseva G.M., Desmidial algae, in: *Flora of algae of continental water bodies of Ukraine*, Issue 1, pt 2, Nauk Dumka Press, Kiev, 2005. [Ukr.]
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Petlevanyyi O.A., *Streptolyta*. Family *Mesoteniaceae*, in: *Flora of algae of Ukraine*, Vol. 12, issue 1, Veles Press, Kiev, 2009. [Ukr.]
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., The theoretical prerequisites of algofloristic zoning of Ukraine, *Algologia*, 9(2):107-109, 1999.
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., On the problem of algofloristic zoning of Ukraine, in: *Actual problems of modern algology: Abstracts*, Kharkiv Nat. Univ. Press, Kharkiv, pp. 116-117, 2005. [Rus.]
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., Biogeography of algae of Ukraine, its peculiarities, problems and perspectives, *Algologia*, 20(3):235-280, 2010.
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., Biogeography of algae of Ukraine, *Int. J. Algae*, 21(4):305-324, 2011.
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., *Theoretical basis and recommendations for writing of "Flora of algae of Ukraine"*, Kiev, 2012a. [Ukr.]
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., *Basic principles of algofloristic zoning of continental water bodies of Ukraine (with reference to desmidial and coccoid green algae: Abstr. IV Int. Conf. (Kiev, May 23-25, 2012), Algologia, Spec. issue, pp. 231-233, 2012b.*
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., Principles of algofloristic zoning of fresh water bodies of Ukraine, *Algologia*, 24(3):237-243, 2014.
- Palamar-Mordvintseva G.M., Krakhmalnyi A.F., Petlevanyyi O.A. et al., *Desmidiaceae* in: *Diversity of algae of Ukraine*, Kiev, pp. 230-266, 2000. [Rus.]
- Palamar-Mordvintseva G.M., Shyndanovina I.P., and Belous E.P., Species diversity of *Desmidiaceae* of Shatsk National Nature Park (Ukrainian Polissya), *Algologia*, 19(1):83-90, 2008.
- Perestenko L.P., *Ecological and geographical survey of the flora of algae Pos'eta Bay (the Sea of Japan)*, Abstr. Ph.D. (Biol.) Thesis, Leningrad, 1972. [Rus.]

- Perestenko L.P., *Phytogeographical borders of the North Pacific*: Abstracts, Moscow, pp. 99-102, 1974. [Rus.]
- Perestenko L.P., Principles of zonal biogeographical zoning of the World Ocean shelf and the system of zones, in: *Marine biogeography*, Nauka Press, Moscow, pp. 99-113, 1982.
- Petlevanyyi O.A., Peculiar features of *Chlorophyta* of water bodies of Donetsk-Prizovsk Steppe (Ukraine), *Algologia*, 16(1):105-129, 2006.
- Popov V.P., Marynych A.I., and Lanko A.I., *Physiographic zoning of Ukraine*, Kiev Univ. Press, Kiev, 1968. [Ukr.]
- Popova T.G., The experience of characteristics of the algal population of Western Siberia according to latitudinal zones, in: *Algae and fungi of Western Siberia*, Vol. 1, SB AS USSR, Novosibirsk, pp. 21-24, 1964. [Rus.]
- Preston F.W., The canonical distribution commonness and rarity, *Ecology*, 43(2):185-215; 43(3):410-431, 1962.
- Protist diversity and geographical distribution, in: *Topics in biodiversity and conservation*, 8:193-209, 2009.
- Roll J.V., The progress of hydrobiological science in Ukraine after 40 years of Soviet power, in: *The progress of science in Ukraine during 40 years*, AN USSR Press, Kiev, pp. 340-353, 1957.
- Roll J.V. and Kashtanova A.E., Phytoplankton of lower portion of Dnipro at the site Nikopol – the mouth of Dnipro, its tributaries and osbows, *Trudy Inst. Hydrobiol. ANUSSR*, (31):32-41, 1953.
- Setchell W.A., The law of temperature connected with distribution the marine algae, *Ann. Missouri Bot. Gard.*, 2:287-305, 1915.
- Setchell W.A., The temperature interval in the geographical distribution of marine algae, *Science*, 52(1339):187-190, 1920.
- Shmidt V.M., *Statistical methods in comparative floristics*, Leningrad Univ. Press, Leningrad, 1980. [Rus.]
- Sieminska J. and Wolowski K., *Catalogue of Polish prokaryotic and eukaryotic algae*, Inst. Bot., Krakow, 2003.
- Starobogatov Y.I., *Fauna of molluscs and zoogeographical zoning of continental water bodies of the Globe*, Nauka Press, Leningrad, 1970. [Rus.]
- Starobogatov Y.I., The problem of the minimum allotment in biogeography and its application to the faunistic (immogenetic) zoogeography of the sea, in: *Marine biogeography: subject, methods, principles of zoning*, Nauka Press, Moscow, pp. 12-18, 1982. [Rus.]
- Stoiko S.M., Yaschenko P.T., and Zhyzhyn M.P., *Shatsk National Nature Park*, Kameniar Press, Lvov, 1986. [Ukr.]
- Svirenko D.O., Algological study of interesting aquatics near Dnipropetrovsk, *Zb. Prats Dnipr. Biol. St. AN URSSR* 2:429-468, 1927.
- Takhtajan A. *Floristic regions of the World*, Univ. California Press, Berkeley, 1986.
- Taylor W.R., *Marine Algae of the Eastern Tropical and Subtropical Coasts of the Americas*, Univ. Michigan Press, Toronto, 1960.
- Tolmachev A.I., *Introduction to the geography of plants*, Leningrad Univ. Press, Leningrad, 1974. [Rus.]
- Tolmachev A.I., *Methods of comparative floristics and problems of florogenesis*, Nauka Press, Novosibirsk, 1986. [Rus.]
- Tsarenko P.M. and Wasser S.P., Brief analysis of algal flora of Ukraine, *Algologia*, 10(4):6-18, 2000.

*Palamar-Mordvintseva & Tsarenko*

- Tsarenko P.M., *Chlorococcal algae (Chlorococcales, Chlorophyta) of the water bodies of Ukraine (flora, morphology, ecology, main trends of evolution and principles of systematics)*, Dr.Sci. (Biol.) Thesis, Kiev, 1996. [Ukr.]
- Tsarenko P.M., Flora of chlorococcal algae (*Chlorococcales, Chlorophyta*) of Ukraine, *Algologia*, 8(2):187-200, 1998.
- Tsarenko P.M. The regularities of the distribution of *Chlorococcales* in regional floras of the Globe, *Algologia*, 10(1):67-81, 2000.
- Tsarenko P.M., *Sphaeropleales*, in: *Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*, Vol. 3, *Chlorophyta*, Gantner Verlag K.-G., Ruggell, pp. 280-355, 2011.
- Tsarenko P.M. and Wasser S.P., Brief analysis of algal flora of Ukraine, *Algologia*, 10(4):6-18, 2000.
- Tsarenko P.M. and Wasser S.P., *Diversity of algae of Ukraine*, Academperiodica Press, Kiev, 2000. [Rus.]
- Tsarenko P.M., Palamar-Mordvintseva G.M., and Wasser S.P., Diversity of algae in Ukraine (preliminary data), *Algologia*, 8(3):227-241, 1998.
- Tseng C.K., Some problems concerning analytical studies of marine algal flora, *Oceanol. Limnol. Sin.*, 5(4):288-304, 1963.
- Tseng C.K. and Chang C.F., On the regional division of the marine algal flora of the Western North Pacific, *Algologia*, 2(4):244-277, 1959.
- Tsys P.N., Ukrainian Carpathians, in: *Physiographic zoning of Ukrainian SSR*, Kiev, Gos. Univ. Press, Kiev, pp. 569-634, 1968. [Ukr.]
- Tyler A., Endemism in freshwater algae with special reference to the Australia, *Hydrobiologia*, 336:127-135, 1996.
- Vanormellinger P., Verleyen E., and Vyverman W., The diversity and distribution of diatoms: from cosmopolitanism to narrow endemism, *Biodiver. Cons.*, 17:393-405, 2008.
- Vetrova Z.I., *Euglenophyta*, in: *Flora of algae of continental water bodies of Ukrainian SSR*, Issue 1, Nauk. Dumka Press, Kiev, Pt 1, 1986; Pt 2, 1993.
- Vetrova Z.I., *Euglenophyta*, Issue 2, Lileya Press, Kiev, Ternopol, 2004. [Rus.]
- Vinogradova O.N., *Blue-green algae of Mountain Crimea*, Abstr. Ph.D. (Biol.) Thesis, Kiev, 1994. [Rus.]
- Voronov A.G., Drozdov N.N., Krivolutskiy D.A., and Mialo E.G., *Biogeography with the basics of ecology*, 4<sup>th</sup> ed., Vyshch. Shkola Press, Moscow, 2002. [Rus.]
- Water Framework Directive EU 2000/60/EC*, Basic terms and their definitions, Kiev, 2006. [Ukr.]
- Yurtsev B.A. and Kamelin R.B., *Basic concepts and terms of floristics*, Perm, 1991. [Rus.]
- Zinova A.D., *On the problem of phytogeographical zoning of the coastal strip of the World Ocean*: Abstracts, Leningrad, pp. 1-11, 1962. [Rus.]
- Zinova A.D., Phytogeographical zoning of Southern Ocean (with reference to phytobenthos), in: *Atlas of Antarctic*, Issue 1, map 129, V, Nauka Press, Leningrad, 1966. [Rus.]
- Zinova A.D., Flora of algae-macrophytes of Antarctic and Subantarctic, in: *Atlas of Antarctic*, Issue 2, Nauka Press, Leningrad, pp. 492-496, 1969. [Rus.]
- Zinova A.D., Composition and phytogeographical division of Arctic algal flora, in: *Hydrobiology and biogeography of shelves in cold and temperate waters of the oceans*: Abstracts, Leningrad, pp. 12-13, 1974.

<http://dx.doi.org/10.15407/alg25.04.355>



*Паламар - Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Харофітні водорості: питання еволюції та філогенії. — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73, № 2. — С. 163—177.*

doi: 10.15407/ukrbotj73.02.163

Г.М. ПАЛАМАР-МОРДВИНЦЕВА, П.М. ЦАРЕНКО

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна

## ХАРОФІТНІ ВОДРОСТІ: ПИТАННЯ ЕВОЛЮЦІЇ ТА ФІЛОГЕНІЇ

Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M. **Charophytic algae: issues of evolution and phylogeny.** Ukr. Bot. J., 2016, 73(2): 163—177.

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine  
2, Tereshchenkivska Str., Kyiv, 01004, Ukraine

**Abstract.** Results of various approaches to study of phylogeny of charophytes and their probable phylogenetic affinity with some taxonomic groups of vascular plants are analyzed. The data on phylogenetic reconstruction of this group and some peculiarities of its phylogenesis and evolution are based on the results of molecular biological studies. The issues of forming multicellularity and gravitropism of charophytic algae as well as the significance of these processes for the origin of land plants are discussed. It is demonstrated the differences in perceptions regarding phylogenetic relationships of different representatives of *Charophyta* on molecular-genetic data with classical morphological and cytological characteristics as well as the ambiguity in dealing with issues on relationships within this group of plants. Information of modern ideas on the importance and *Charophyta* place in establishing the kingdom of plants and their ancestral forms and relationships with other taxa are summarized. Results of paleontological research of charophytes are discussed and history of taxonomic groups of *Charales* is analyzed.

**Keywords:** charophytic algae, streptophytic line of evolution, phylogenesis, gravitropism, multicellularity, paleontological research

### Вступ

Харофітні водорості — чисельна (за сучасних уявлень), доволі давня монофілетична група фрагмопластної, стрептофітової лінії еволюції рослин (*Chloroplastida*), що відмежувалася від хлорофітної лінії ще понад 450 млн років. Вона близькоспоріднена з вищими рослинами й об'єднує нині одно- та багатоклітинні, моноцитні та ценоцитні організми з різною морфологічною структурою талому. Ці організми характеризуються наявністю багатьох морфолого-цитологічних ознак, однотипних з іншими представниками *Streptophyta*, що зростають у водному, аерофітному середовищах і в ґрунті. Класичні уявлення про безпосередні родинні зв'язки харальних водоростей (*Charales*) із вищими споровими рослинами (гетероморфна зміна поколінь, гетеротрихальна будова зі здатністю формувати паренхіматозні диски, оогонії з трихогіною, архегонійподібна будова оогоніїв із заплідненими яйцеклітинами) чи розгляд цієї групи як прямих предків судинних рослин не під-

твердилися за результатами молекулярно-біологічних досліджень. Разом з тим немає єдиної думки щодо конкретної таксономічної сестринської групи, яка філогенетично пов'язана з іншими рослинами. Зокрема, якщо ймовірним анцестральним представником *Chloroplastida* за хлоропластними генами вважали зелену джгутикову водорость *Mesostigma viride* Lauterborn (Bhattacharia et al., 1998; Lemieux et al., 2000; Lemieux, Otis et al., 2007; Rodriguez-Ezpeleta et al., 2007), а кладу з *M. viride* та *Chlorokybus atmophyticus* Geitler як сестринську до всіх стрептофітів (Lemieux et al., 2007), то філогенетичну лінію ембріофітів виводять тепер від різних таксономічних груп харофітів — *Zygnematales/Zygnematophyceae* (Turmel et al., 2006; Wodniok et al., 2011; Timme et al., 2012; Zong et al., 2013; Ruhfel et al., 2014), *Coleochaetales* (Turmel, Gagnon et al., 2009; Turmel, Otis et al., 2009) або *Coleochaetales* + *Zygnematales* (Finet et al., 2012; Laurin-Lemay et al., 2012; Zong et al., 2015).

Метою цієї роботи є узагальнення відомостей та аналіз результатів сучасних досліджень у напрямку філогенетичних реконструкцій харофітних зелених водоростей, а також висвітлення значущості нових

© Г.М. ПАЛАМАР-МОРДВИНЦЕВА, П.М. ЦАРЕНКО, 2016

філогенетичних гіпотез про деякі ключові аспекти еволюції рослин. Особливо це стосується здобутків молекулярно-біологічних досліджень, розкриття особливостей життєвих циклів, виникнення багатоклітинності та гравітропізму, а також досягнень молекулярної фізіології та пізнання еволюції геному. Ці завдання пов'язані з підготовкою флори харофітних водоростей України й аналізом різних аспектів, що стосуються цієї групи рослин. Місце та значення харофітних водоростей у системі органічного світу обговорено нами в попередній статті (Palamar-Mordvintseva, Tsarenko, 2009), а питання еволюції та філогенетичних зв'язків частково висвітлені в іншій публікації (Palamar-Mordvintseva, Tsarenko, Barinova, 2015).

**Філогенез харофітних водоростей.** З'ясування філогенетичних зв'язків організмів було визнано головною метою біології після оприлюднення теорії Ч. Дарвіна про їхню еволюцію (Darwin, 1859). Поява наземних рослин (ембріофітів) стала одним із найвеличніших явищ в історії живого, зумовленим незворотним еволюційним процесом становлення життя на Землі. Розробка кладистичних принципів (Henning, 1966) і наукові здобутки 1960–1970-х років (Pickett-Heaps, 1967, 1975; Pickett-Heaps, Marchant, 1972; Marchant, Pickett-Heaps, 1973), що окреслили чіткі концептуальні рамки для розкриття співвідношень між організмами, а також формальне виокремлення харофітних водоростей у сучасному широкому розумінні обсягу групи та її діагностичних ознак, які базуються на особливостях клітинного поділу й ультраструктурі джгутикового апарату (Mattox, Stewart, 1984), внесли суттєвий вклад у сучасну систематику, обґрунтувавши чітку філогенетичну основу для різних груп водоростей. Розвиток філогенетичних досліджень став імпульсом для вивчення історичних механізмів і самих процесів еволюційних подій за допомогою формулювання гіпотез еволюційних моделей великих клад організмів.

Хоча ранні морфологічні кладистичні дослідження були вагомим внеском у систематику, хибна інтерпретація особливостей гомоплазії та їхня недооцінка призвели до формулювання деяких некоректних гіпотез. Однак спростуванню цих тверджень сприяло поглиблене вивчення складу РНК і ДНК та застосування автоматизованої методики його опрацювання. Це дало змогу системніше використовувати структурні особливості гена, однієї чи кількох клітинних субодиниць або групи орга-

нізмів. У результаті отримано докази до конкретних філогенетичних схем (Delsuc et al., 2003; Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009; Gontcharov, 2009; Finet et al., 2010; Zong et al., 2013, 2015). Окрім того, використання високорозвиненої методики секвенування, збільшення кількості досліджених таксонів сприяли кращому розумінню й оцінці значущості філогенетичних досліджень (Brinkmann, Philippe, 2008). Послідовники традиційної морфолого-цитологічної систематики залучають усю сукупність результатів новітніх філогенетичних досліджень для пізнання еволюційних процесів.

За сучасними даними, «зелені рослини» — *Chloroplastida* (Levis, McCourt, 2004; Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009; Gontcharov, 2009; Finet et al., 2010; Adl et al., 2012; Leliaert et al., 2012) об'єднують усі «зелені» водорості (представників «зеленої» філи еволюції) разом із наземними рослинами (ембріофітами). Вони є монофілетичною групою організмів із анцестральними зеленими джгутиконосцями (АЗД) в основі та із надзвичайним розмаїттям їхньої морфології, будови клітин, життєвого циклу, репродукції та біохімії (рис. 1).

«Зелені рослини» рано розділилися на дві еволюційні філи (лінії): 1) зелені водорості (*Chlorophyta*) і 2) стрептофіти (*Streptophyta*): харофітні водорості (*Charophyta*) та ембріофіти (*Embryophyta*). Цей поділ відбувся близько 725–1200 млн років тому (Hedges et al., 2004; Yoon et al., 2004; Zimmer et al., 2007). Порівняно з хлорофітною лінією еволюції, яка охоплює більшість видів традиційного відділу *Chlorophyta* (сотні родів і понад 10000 видів), у стрептофітній лінії відносно мало зелених харофітних водоростей (близько 65 родів і декілька тисяч видів), котрі разом із майже півмільйоном видів наземних рослин (ембріофітів) формують групу *Streptophyta* (sensu Bremer et al., 1987), або *Charophyta* (sensu Levis et McCourt, 2004).

Заселення наземних місцезростань нащадками харофітних водоростей відбулося близько 450–470 млн років тому і стало надзвичайною подією в еволюції життя на Землі (Graham, 1993; Kenrick, Crane, 1997; Bateman et al., 1998).

Усередині харофітних зелених водоростей виділяють 6 виразних морфологічних груп (рис. 1): 1) флагелятна (*Mesostigmatophyceae*), 2) сарциноїдна чи пакетоподібна (плеврококоїдна) (*Chlorokybophyceae*), з елементами галузнення (*Interfilum* Chodat, зрідка *Klebsormidium* P.C. Silva, Mattox & Blackwell), 3) нитчаста (нероз-

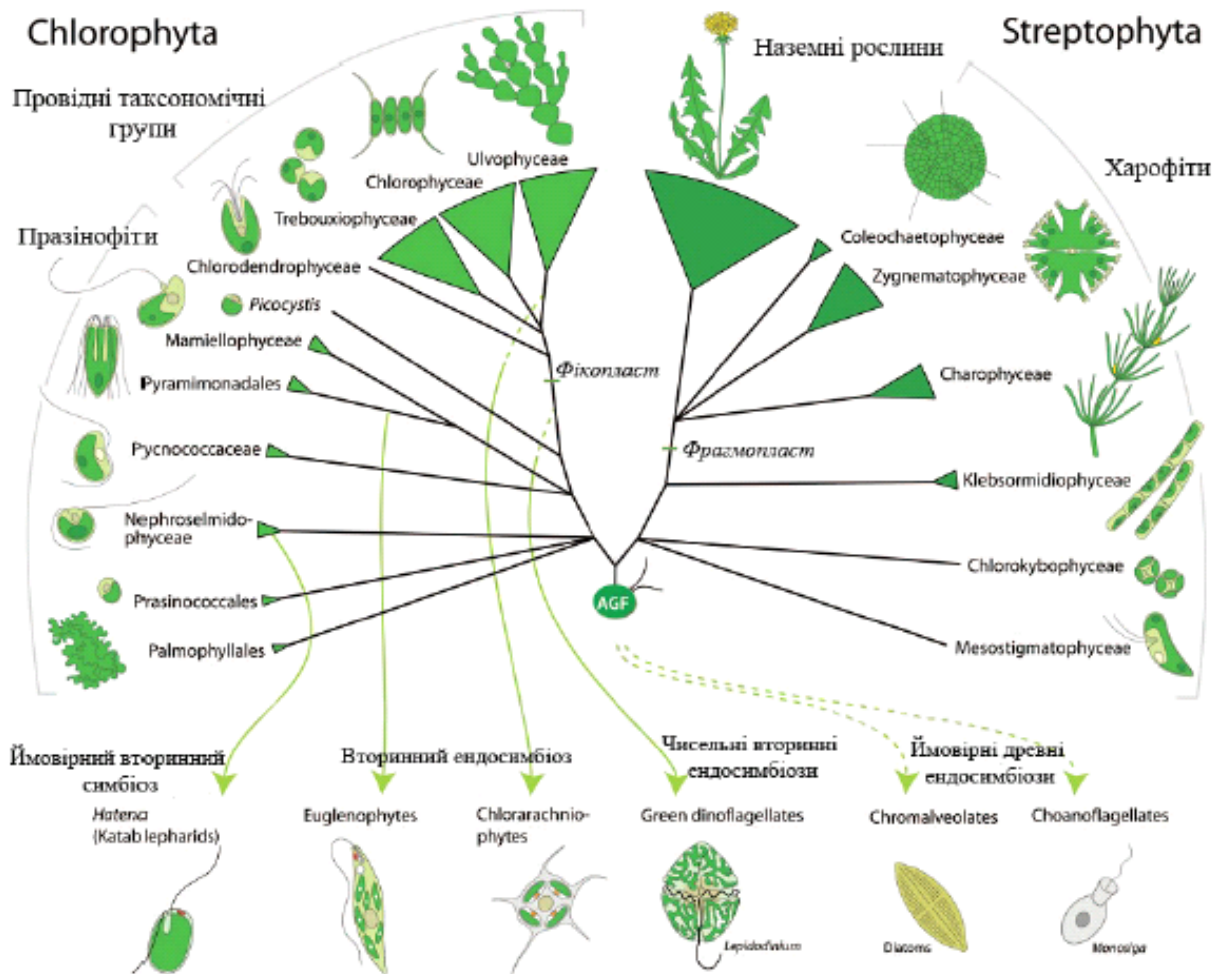


Рис. 1. Дерево філогенетичних зв'язків таксономічних груп водоростей зеленої лінії: еволюція (верхня частина рисунка) та поширення її генів серед інших еукаріотів (за Leliaert et al., 2012)

Fig. 1. The tree of phylogenetic relationships among taxonomic groups of algae on the green line of evolution (top of the figure) and its spread among other eukaryotic genes (after Leliaert et al., 2012)

галужена) (*Klebsormidiophyceae*), 4) кон'югатна (*Zygnematales* — статеві репродукція у вигляді кон'югації, загальна відсутність рухливих клітин) і дві, морфологічно складніші групи, — 5) *Coleochaetophyceae* і 6) *Charophyceae*. Вони характеризуються багатоклітинністю (з плазмодесмами) або паренхімоподібною тканиною талому, інколи розгалуженими гілками, апікальним ростом та оогамною статевію репродукцією. З'ясовано, що *Mesostigma viride* формує одну кладу з *Chlorokybus atrophyticus*, утворюючи ранню дивергентну лінію харофітних водоростей (Lemieux et al., 2007; Rodrigues-Espeleto et al., 2007; Qiu, 2008; Becker,

Marin, 2009). Однак досі залишається актуальним питання щодо групи водоростей, яка є сестринською до ембріофітів.

У багатьох ілюстрованих побудовах еволюції харофітних водоростей і наземних рослин часто харальні (*Charales*) водорості виступають як їхня сестринська група (Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009). Раніше, через своєрідний і порівняно складний талом й особливості репродуктивних органів, харальні розглядали як потенційну групу водоростей, щільно пов'язану з наземними рослинами (Boldt, Wynne, 1985). Ця гіпотеза була підтримана певними ультраструктурними (McCourt et al., 1996) і мо-

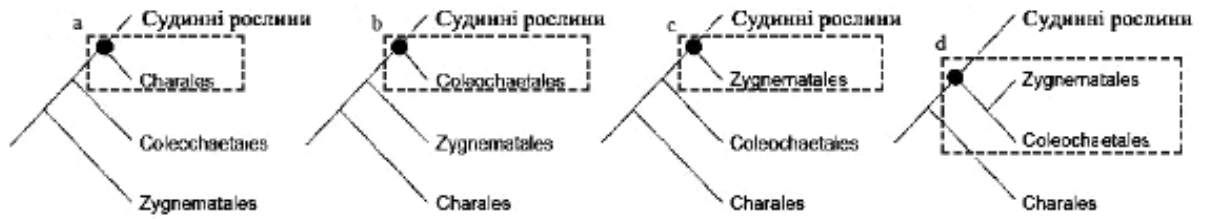


Рис. 2. Схематичне відображення поглядів на філогенетичну спорідненість окремих таксономічних груп харофітів із судинними рослинами за результатами морфологічних (а) і молекулярно-генетичних (b–d) досліджень (за Zong et al., 2015)

Fig. 2. Schematic reflection of views on phylogenetic relations of certain taxonomic groups of charophytes with vascular plants according to the results of morphological (a) and molecular (b–d) studies (after Zong et al., 2015)

лекулярно-філогенетичними даними (Karol et al., 2001; McCourt et al., 2004). Філогенетичне дерево стрептофітів, побудоване на основі сумісних аналізів чотирьох генів від трьох геномів (ядерного — 18S рДНК, хлоропластного — *atpB* і *rbcL*, а також мітохондріального — *NADS*), виразно показало, що харальні є сестринською групою наземних рослин, а їхнє співвідношення мало високу бутстреп-підтримку. Близький зв'язок харальних із наземними рослинами добре збігався з традиційною гіпотезою про напрямок еволюції морфологічних, ультраструктурних і біохімічних ознак у водоростей, які призвели до виходу рослин на сушу й успішно її заселили (McCourt et al., 2004).

Однак у сучасному філогенетичному аналізі *Coleochaetales* і *Zygnematales* також характеризуються як філогенетично споріднені групи з наземними рослинами (рис. 2).

Ультраструктурні дослідження виявили у *Zygnematales* поділ клітин за типом фрагмопласта, що зблизило їх із харальними (*Charales*) та колеохетальними (*Coleochaetales*) водоростями, а також з наземними рослинами (Mattox, Stewart, 1974; Pickett-Heaps, 1975). Подальші біохімічні та молекулярні дослідження встановили, що *Zygnematophyceae* є однією з просунутих груп харофітних водоростей, хоча жодна з отриманих топологій не мала високої або належної статистичної підтримки. Проте філогенетичні аналізи нуклеотидних послідовностей ядерного рибосомного 18S рДНК і хлоропластного *rbcL* генів поставили під сумнів сестринство харальних і наземних рослин (Turmel et al., 2002). Аналізи 76 хлоропластних генів несподівано показали, що кон'югати (*Zygnematophyceae*) є сестринською групою наземних рослин (Gontcharov, 2008, 2009). Розміщення на філогенетичному де-

реві *Zygnematophyceae* переконливо підтверджене високими значеннями бутстрепа, порядком розташування генів у хлоропластному геномі, його генним та інтронним складом і синапоморфними інделами в кодуючих ділянках (Turmel et al., 2005, 2007; Adam et al., 2007). На думку деяких дослідників (Gontcharov, 2008, 2009), такий результат практично неможливо пояснити з позицій традиційних поглядів на хід еволюції у стрептофітів. Представники родів *Coleochaete* Bréb. і *Chara* L. мають складнішу, ніж у кон'югатів, структуру талому, механізм поділу клітин та інші фенотипічні ознаки, спільні з наземними рослинами (McCourt et al., 2004).

Питання щодо походження та ранніх родинних відносин наземних рослин намагалися також вирішити за принципом мультигенного філогенетичного аналізу з використанням великого набору окремих генів і морфологічних ознак, які підтверджують деталізовані філогенетичні зв'язки серед рослин (Finet et al., 2010). Було відібрано збільшене число доступних спеціальних секвентів (ESTs) і зразки різних генів від значної кількості таксонів (77 ядерних генів від 77 різних таксонів), а також нові транскриповані дані піросеквентів у п'яти підібраних видів харофітних водоростей, що виявляють найбільшу спорідненість із наземними рослинами. Філогенетичний аналіз цих мультигенних даних засвідчив *Coleochaetales* як близького родича наземних рослин (бутстреп-підтримка = 91). Автори вперше використали сайт («site»)-гетерогенну модель еволюції (CAT), яка показала найкращі результати (96,39). Філогенетична гілка *Coleochaete*, як сестринська група наземних рослин, виявилася надзвичайно стійкою в цих аналізах, а зазначений рід — надійним модельним і таксономічним об'єктом. Автори підкреслюють,

що види роду *Coleochaete* мають багато спільних морфологічних ознак із наземними рослинами, зокрема комплексну тривимірну організацію тіла та паренхімоподібну тканину тощо. Ультраструктурні дослідження показали, що цитокінез клітин у представників цього роду відбувається за типом фрагмопласта, який дуже подібний до аналогічного в наземних рослин, а ультраструктура клітинних волосків у видів роду схожа з такою у ризоїдів печіночників. Їх розглядають як гомологічні структури (Graham et al., 2012). Окрім того, клітини *Coleochaete* містять пероксисоми ензимного складу, властивого наземним рослинам, які відсутні в інших водоростей, а в клітинні оболонки входять речовини, подібні до лігніну, що за хімічною структурою наближаються до таких у мохів і печіночників (Graham et al., 2012). Сестринське місце колеохет щодо судинних рослин, можливо, ґрунтується і на результатах палеонтологічних досліджень. Наприклад, порівняльні аналізи сучасних колеохет із викопними представниками роду *Parka* Fleming з пізнього силуру — раннього девону на основі двох структур генеративних органів й екології підтвердили, що вони можуть бути родоначальною групою *Charophyta* (Niclas, 1979). Інтрони мітохондріальних генів *nad5*, виявлені в *Coleochaete orbicularis* E.G. Pringsh., *Sphagnum* L. і *Marchantia* L., не знайдені в інших харофітів і в деяких ембріофітів; це, можливо, їхня вторинна втрата протягом еволюції. Два порядки (*Mesostigmatales* і *Chlorokybales*), за оцінками цих авторів (Graham et al., 2012), не утворюють верхівкову кладу в більшості аналізів, на противагу філогенетичним схемам, заснованим на хлоропластному геномі. Автори цієї роботи вважають, що місце *Mesostigmatales* як термінальної групи до інших харофітів підтримується наявністю в них вегетативної рухливої стадії, але в майбутніх аналізах необхідно з'ясувати позицію цих двох груп. Порівняльні результати дослідження демонструють *Mesostigmatales*, *Chlorokybales* і *Klebsormidiales* як ранні дивергентні харофітні лінії. У них виявлена конгруентність з ядерною локалізацією гена *tufA* у пізньодивергентних харофітних ліній і наземних рослин. Несподіваним у цих дослідженнях виявилось групування представників *Zygnematales* з *Chaetosphaeridium*, які були формально зближені з *Coleochaetales*.

Нещодавно група дослідників намагалася з'ясувати величину потенційного ефекту «залучення довгих гілок» («long-branch attraction») для побу-

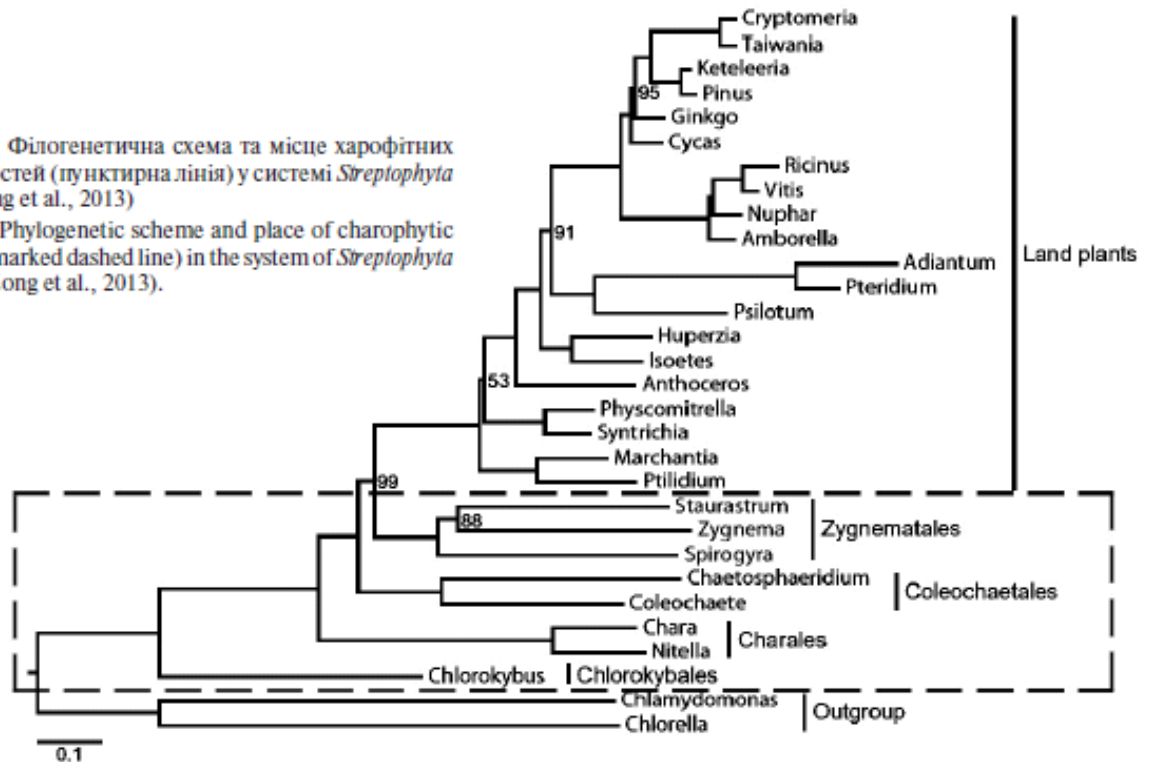
дови філогенетичних реконструкцій. З цією метою здійснено аналіз даних хлоропластного генома, включаючи три нові хлоропластні гени харофітних водоростей — *Coleochaete orbicularis* E.G. Pringsh., *Nitella hookeri* A. Braun, *Spirogyra communis* (Hassall) Kütz. При цьому застосовано часово-позиційну («site- and time-») гетерогенну модель спорідненості порядків у стрептофітів і наземних рослин. Проведений аналіз підтвердив гіпотезу, засновану на даних ядерних секвентів, про *Zygnematales* або ж кладу *Coleochaetales* плюс *Zygnematales* як близькоспоріднені кледи (рис. 2) з наземними рослинами (Zong et al., 2013, 2015).

Результати аналізу хлоропластних генів засвідчують статистичну підтримку кледи *Zygnematales* (на основі порядку розміщення генів у хлоропластному геномі, його генного й інтронного складу і синапоморфних інделів (вставок і делецій) у кодуєчих ділянках), або кледи *Zygnematales* і *Coleochaetales* як сестринської групи ембріофітів (Turmel et al., 2005, 2007; Adam et al., 2007; Rodrigues-Espeleta et al., 2007; Gontcharov, 2009; Zong et al., 2015). Подальші дослідження за більшої вибірки таксонів і генів (Becker and Marin, 2009) показали *Charales* як сестринську групу наземних рослин, підкреслили прогресивну еволюцію клітинного ускладнення у харофітних водоростей (наявність фрагмопластів, плазмодесм, шестиразовий синтез клітин, структура флагелятних клітин, оогамія, статева репродукція із зиготним мейозом) і фізіологічну специфіку. Водночас нинішні дослідження пластидних генів засвідчують (Ruhfel et al., 2014), що *Zygnematophyceae* є сестринською клядою до кледи судинних рослин: *Coleochaetophyceae* — до *Zygnematophyceae* + *Embryophyta*, *Charophyceae* — до *Coleochaetophyceae* + (*Zygnematophyceae* + *Embryophyta*), а кледи *Mesostigmatophyceae* + *Chlorokybophyceae* — до всіх інших *Streptophyta* (за бутстреп-підтримкою близько 86 %). Аналогічні результати щодо визначення групової та родової спорідненості у системі стрептофітових рослин отримані також за гетерогенною моделлю іншими дослідниками (Zong et al., 2013) (рис. 3).

Ці результати ще раз підкреслюють розбіжність в уявленнях про філогенетичну спорідненість різних представників *Streptophyta* за даними молекулярно-генетичних досліджень з класичними морфолого-цитологічними ознаками та неоднозначність у вирішенні питання родинних зв'язків у цій групі рослин, що спонукає до аналізу інших додаткових генів.

Рис. 3. Філогенетична схема та місце харофітних водоростей (пунктирна лінія) у системі *Streptophyta* (за Zong et al., 2013)

Fig. 3. Phylogenetic scheme and place of charophytic algae (marked dashed line) in the system of *Streptophyta* (after Zong et al., 2013).



Наведені приклади філогенетичних досліджень родинних зв'язків харофітних водоростей із наземними рослинами засвідчують, що питання про конкретного представника сестринської групи наземних рослин ще остаточно не вирішене, але, ймовірно, проясниться у подальших філогенетичних напрацюваннях.

**Еволюція.** Еволюційні розробки кінця ХХ ст., що ґрунтувалися на морфологічних ознаках рослин, дали можливість сформулювати чіткі філогенетичні уявлення про основні лінії фотосинтетичних еукаріот (Mishler, Churchill, 1984, 1985; Bremer, 1985; Graham et al., 1991; Kenrick, Crane, 1997). Морфологічні кладистичні дослідження значно доповнили традиційну таксономію, посилили й уточнили критерії для ідентифікації ознак гомології, чітко окресливши певні монофілетичні групи, однак нерідко надавали хибні тлумачення деяких ознак та сумнівні оцінки значення гомоплазії в еволюції рослин (Qui, 2008). На противагу цьому молекулярно-філогенетичні дослідження, що базувалися на структурних змінах геномів, сприяли поглибленню знань і коректності аналізу й інтерпретації одержаних результатів (Qui et al., 1999, 2000

a,b, 2007, 2008; Bower et al., 2000; Chaw et al., 2000; Graham, Olmstead, 2000; Karol et al., 2001; Nilu et al., 2003; Kelch et al., 2004). Ці молекулярні дослідження уможливили корегування чи уточнення спірних висновків кладистичних досліджень за результатами морфологічних і молекулярних даних і сприяли підвищенню рівня наших знань про еволюцію та співвідношення між організмами.

**Особливості життєвих циклів.** Тип і характер життєвого циклу організму розглядають як провідну ознаку його ідентифікації та формування уявлення про його еволюцію. Зміни в життєвих циклах у різних ліній стрептофітових організмів трактують як один з найцікавіших і найважливіших аспектів еволюції рослин. Філогенетичний аналіз рецентних харофітних водоростей і специфіка життєвих циклів у їхніх викопних представників ілюструють тенденцію до експансії генерації диплоїдних спорифітів (Manhart, Palmer, 1990; Melconian et al., 1995; Chapman et al., 1998; Karol et al., 2001; Lemieux et al., 2007; Turmel et al., 2007; Qui, 2008).

Сучасні водорості демонструють велике розмаїття циклів розвитку в різних таксономічних групах. Пізнання еволюції цих циклів у водоростей є

основою для роз'яснення шляхів виникнення їх у наземних рослин. Детальний огляд еволюції цього процесу в різних груп водоростей показав, що від його особливостей у конкретних представників залежить їхня будова, характер розвитку організму, а також аргументація філогенетичних зв'язків (Petrov, 1986). Особливу увагу автор зосередив на характеристиці роду харофітних («зелених») водоростей — *Coleochaete* — із гаплоїдними клітинами талому та диплоїдною зиготою (Hopkins, McBride, 1976), представникам якого притаманний найбільш просунутий цикл розвитку серед зелених водоростей, а специфіка формування зиготи та клітин, що її покривають, за морфологією, локалізацією і часом розвитку надто нагадують плацентні передавальні клітини насінних рослин (Graham, Wilcox, 1983).

Наявність філогенетичного зв'язку між харофітними водоростями та ранніми наземними рослинами, що підтверджена морфологічними та молекулярними даними, сприяла аргументації двох значних подій в історії життя рослин: вихід рослин на сушу і перехід від вегетативного гаплоїда із зиготним мейозом, властивого харофітним водоростям, до диплоїдного спорофіта — як домінуючої генерації в життєвому циклі наземних рослин.

Харофітні водорості зазвичай відносять до вегетативних гаплоїдів із мейозом у зиготах. Проте доказів на захист цієї інтерпретації обмаль, незважаючи на її широку підтримку в наукових працях. Загальні знання іноді стають колективною дезінформацією, коли нечисленні докази слабо підтверджені та базуються на передбачуваних двозначних припущеннях. Вони перетворюються на «загальноприйнятую» легенду, що характерно для деяких цитологічних спостережень (Farley, 1982). Загальноприйнята легенда правильна, коли це стосується хромосомної редукції в зиготах, але висновки про те, що вегетативні клітини у водоростей є завжди гаплоїдами, ґрунтуються на припущеннях, спростованих у низці праць, які не збігаються з прийнятими оцінками життєвого циклу в харофітів (Haig, 2010).

Про життєві цикли більшості представників харофітних водоростей маємо обмаль відомостей (Haig, 2010). Наприклад, статева репродукція ще не описана в таких важливих таксонів, як *Mesostigma viride* і *Chlorokybus atmophyticus*, а сингамія, відзначена у *Chaetosphaeridium* Klebahn (Tompson, 1969), не супроводжувалась інформацією про кількість

хромосом на різних фазах життєвого циклу цих водоростей. Недавно D. Haig (2010) зробив детальний огляд праць про життєві цикли у багатьох водоростей, зосередившись, зокрема, на харофітних із «незагальноприйнятим» способом життєвого циклу в описаній термінології для наземних рослин. Автор висловив думку, що кожний життєвий цикл у водоростей відбувається по-різному — через підвищену чутливість до можливих змін навколишнього середовища. Він провів молекулярно-філогенетичні дослідження низки харофітних водоростей і показав різні варіанти перебігу в них процесів життєвого циклу, які не збігаються із загальноприйнятою думкою (там само). Ці приклади засвідчують, що процеси життєвих циклів харофітних водоростей потребують подальших доскональних досліджень, особливо з урахуванням поширеного явища цитологічного поліморфізму у багатьох харофітних водоростей, наприклад, у десмідальних (Palamar-Mordvintseva, 1980, 1982).

За результатами молекулярно-філогенетичних досліджень минулого десятиліття показано, що ембріофіти виникли від харофітних водоростей (Karol et al., 2001; Qiu et al., 2007; Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009). При цьому харальні водорості (*Charales*) характеризуються циклом розвитку з вегетативними гаплоїдними клітинами і з диплоїдними зиготами. Саме такий цикл розвитку найбільше підтримують дослідники у водоростевому предка ембріофітів і розглядають одним із критеріїв обґрунтування теорії походження спорофітів (Qiu, 2008; Haig, 2008, 2010; Becker, Marin, 2009). Однак філогенетичні аналізи щодо *Charales* або *Coleochaetales* і *Zygnematales*, які також показують себе як сестринські групи наземних рослин, залежно від кількості і якості досліджених генів і зразків таксонів, не здобули міцної статистичної підтримки.

**Багатоклітинність.** Однією з важливих подій в еволюції харофітних водоростей був перехід організмів від одно- до багатоклітинного стану існування, який відбувся раніше, ніж рослини вийшли на сушу. Сучасна філогенія передбачає, що цей процес започаткував спільний предок для всіх стрептофітів. Цим предком, можливо, були водорості з сарциноїдною організацією клітин, як, наприклад, *Chlorokybus atmophyticus*, клітини якого поєднані між собою в пакетоподібні утворення та формують відповідний стан багатоклітинності (Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009).

Формування та вдосконалення багатоклітинності залежало від двох основних процесів, що відбувалися на клітинному рівні: поєднання клітин і клітинний обмін інформацією (Alberts et al., 1989). Нині проблематично з'ясувати реальний шлях процесу поєднання клітин у найбільш ранніх харофітів, але доступні відомості щодо окремих фізіолого-біохімічних особливостей. Зокрема, наявна інформація стосовно плазмодесмово-цитоплазматичного мосту, який поєднує клітини і дає їм змогу обмінюватися гормонами, РНК, карбогідратами, протеїнами й іншими компонентами (Lucas, Lee, 2004). Еволюція цього способу комунікації між клітинами в ранніх харофітів, безперечно, сприяла успішному утворенню великих комплексів багатоклітинних організмів. Серед усіх сучасних харофітів *Mesostigma viride* є, можливо, одним із анcestorів одноклітинних рослин. Разом з тим *Chlorokybus atmophyticus*, як сарциноїд, представляє примітивний тип багатоклітинності в харофітів. Сучасні дослідження філогенії харофітів і наземних рослин передбачають, що плазмодесми виникли в спільного предка для *Coleochaetales*, *Charales* і наземних рослин (Qiu, 2008).

Не менш важливою, а скоріш визначальною для еволюції багатоклітинності в харофітів й утворення тривимірного тіла рослин загалом, був фрагмопласт. Він є особливим формуванням («клітинною платівкою») у вигляді пухирців і мікротрубочок, утворених у процесі цитокінезу (Pickett-Heaps, 1975). Цей процес розмежування клітин властивий *Zygnematales*, *Coleochaetales*, *Charales* і наземним рослинам (Marchant, Pickett-Heaps, 1973). Передбачається, що виникненню фрагмопласта сприяло формування в організмів дво- або тривимірної сукупності клітин під час їхнього поділу, з подальшою еволюцією складного рослинного талому (Hageman, 1999; Pickett-Heaps et al., 1999).

Розвиток і становлення цих структур, очевидно, були незалежними та мали провідне значення в процесі формування багатоклітинності в харофітів. Ідентифікація кодуючих генів різних компонентів обох структур суттєво поглибила розуміння того, як крок за кроком багатоклітинність сприяла переходу фотосинтетичних еукаріот від водних до наземних місцезростань. Нагромадження знань про біологію клітин за останні роки ХХ ст. і перші роки ХХІ ст. заклало фундамент для розуміння процесів переходу від одноклітинного до багатоклітинного стану організмів (Pickett-Heaps et al., 1999; Lucas,

Lee, 2004; Qiu, 2008). Слід підкреслити, що перехід від одно- до багатоклітинності фактично відбувався двічі протягом періоду еволюції стрептофітів: уперше — на гаметофітному рівні організмів під час раннього розвитку харофітів, а вдруге — на спорофітному рівні, впродовж еволюції наземних рослин (Qiu, 2008). З часом життєвий цикл із диплоїдним спорофітом став домінуючим у житті наземних рослин (McManus, Qiu, 2008), а виникнення лігніну сприяло формуванню багатоклітинного тіла рослин.

*Гравітропізм*, як процес реакції організму на гравітацію, відіграв визначальну роль у становленні й еволюції тіла рослини з вертикальною віссю стебла, з фотосинтетичними органами (листками) у повітряному середовищі і з абсорбційними органами прикріплення (корені або ризоїди). Це відбувалося тоді, коли харофіти перейшли від вільноплаваючих планктонних форм (наприклад, *Mesostigma viride* або представники *Zygnematales*) до акватичних, ризофітних харальних водоростей та інших наземних *Streptophyta* (Raven, Edward, 2001). Пояснення походження й розвитку гравітропізму у стрептофітів дає змогу зрозуміти його роль загалом в еволюції життя на планеті (Qiu, 2008). Доречно зазначити, що одне з центральних питань у галузі фізіології гравітропізму (геотропізму) розв'язав видатний український учений академік М.Г. Холодний (Kholodny, 1906(1910), 1928, 1939). Він розробив гормональну теорію гео- та фототропізму. Вона полягала в тому, що зовнішні чинники навколишнього середовища (освітлення, сила тяжіння) зумовлюють у тканинах рослини фізіологічну поляризацію під впливом певних гормонів, зокрема гормону росту ауксину, який відіграє важливу роль у створенні позитивного та негативного гравітропізму. До теорії геотропізму М.Г. Холодного приєднався голландський учений Ф. Вент, який підкріпив її широкими експериментальними доказами, особливо щодо фототропізму. Тому у фітофізіології ця теорія відома як «теорія Холодного–Вента» і тепер є загальноприйнятою для гравітропізму.

Філогенія харофітних водоростей і наземних рослин у сучасних реконструкціях (Qiu, 2008) показує, що гравітропізм у стрептофітів розвивався від одного спільного предка для *Charales* і наземних рослин, оскільки обидві ці групи є ризофітами (Raven, Edwards, 2001), а інші *Charophyta* — вільноплаваючі, планктонні організми, або епіфіти у водних чи наземних місцезростаннях (Van den Hoek et



al., 1995). У деяких ранніх філогенетичних дослідженнях харофітних водоростей, із використанням даних ядерного гена, який кодує 18S рРНК, показано, що *Characeae* є першою дивергентною лінією серед харофітів (Kranz et al., 1995; Friedl, 1997). Такий сценарій не був єдино визнаним, оскільки ризофіти виявлені також серед *Chlorophyta* (Raven, Edwards, 2001), і гравітропізм, очевидно, не раз розвивався в усіх еукаріотів. Однак міцна статистична підтримка в двох мультигенних дослідженнях сприяла посиленню позиції *Characeae* як сестринської групи наземних рослин (Karol et al., 2001; Qiu et al., 2007). Ці гіпотези свідчать, що гравітропізм розвивався, ймовірно, тільки від одного із представників стрептофітних водоростей. Це підтверджує позицію харальних як сестринської групи наземних рослин (Qiu, 2008; Becker, Marin, 2009; Haig, 2010). Гравітропізм у харальних детально вивчений на клітинному рівні (Braun, Limbach, 2006). У результаті в цій системі виявлені подібні прояви гравітації та поляризації клітинного росту. Актоніазин зіграв ключову роль у сприйнятті гравітації в першій координаційній позиції статолітів, які мали вигляд наповнених кристаликами пухирців. Зі зміною орієнтації клітин щодо гравітації в напрямку осадження статолітів на специфічне місце плазмалеми відбувається контакт із межею мембрани внаслідок гравісенсорного молекулярного виклику (Qui, 2008). За результатами деяких досліджень з'ясовано роль ауксину в регуляції ризоїдного росту та відзначені прояви гравітропізму у видів роду *Chara* (Klambt et al., 1992; Cooke et al., 2002).

Детальне вивчення генетики та біології гравітропізму клітин представників *Characeae* і *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (Galweiler et al., 1998; Friml et al., 2002; Raponov et al., 2005; Palme et al., 2006) сприяло широкомасштабним дослідженням еволюції цього феномену. Було визначено родину генів (PIN), які кодують транспорт протеїнів. Показано, що гравітацію стимулює ген PIN3, виявлено механізм спрямування потоку ауксину в триасиметричний ріст (Friml et al., 2002; Palme et al., 2006). Встановлено, що п'ять генів (PIN1, 2, 3, 4 та 7) контролюють розподіл ауксину для регуляції поділу клітин й експансію в первинне коріння, а також здійснено специфічну ідентифікацію клітин меристеми коріння (Blilou et al., 2005). Ці дослідження підтвердили класичний погляд (Kholodny, 1928) на значення ауксину в регуляції гравітропічного росту (Boonsirichai et al., 2002), а також з'ясували

генетичний механізм реакції клітин на гравітацію. Нині підтримується гіпотеза, що гравітропізм у *Characeae* і всіх наземних рослин контролюється тими самими генетичними механізмами. Загальна послідовність еволюції метаболізму ауксину і наявність його у харальних та інших рослин також свідчать на користь цієї гіпотези, а однотипні морфологічні органи (ризоїди або коріння) підтверджують позитивний гравітропізм (Cooke et al., 2002; Qiu, 2008). Саме явище гравітропізму, яке виникло у водоростей до того, коли вони вийшли на суходіл, допомогло їм розвиватись і пристосовуватись до складнощів наземного існування (висихання, недостатнє живлення тощо). Ортотропний ріст таломів *Chara* cf. *globulares* J.L. Thuller у повітряному середовищі за умов ґрунтової культури є, певною мірою, підтвердженням напрямку еволюції харофітних водоростей і їхніх зв'язків із наземними рослинами (Kostikov, Tischenko, 2008).

### Палеонтологічні дослідження

Вивчення сучасних харальних водоростей пов'язано з пізнанням їхньої еволюції в геологічному минулому. Харальні водорості — це стародавня група рослин, яка пододала особливий самостійний шлях еволюційного розвитку, про що свідчать їхні викопні рештки.

Перші поодинокі залишки викопних харальних у вигляді гірогонітів відомі ще з силурійських відкладів палеозойської ери, а добре збережені залишки і у великій кількості існували вже в девоні. Вивчення викопних харальних особливо активізувалось у другій половині ХХ ст. Завдяки знахідкам гірогонітів вдалося простежити складну історію еволюції цих рослин. Відокремившись від інших груп зелених водоростей у перші періоди палеозойської ери (близько 725–1200 млн років тому), харальні водорості пройшли складний шлях еволюції у різноманітних умовах довколишнього середовища та збереглися дотепер (Maslov, 1963; Saydakovskiy, Shaykin, 1976; Shaykin, 1987; Yoon et al., 2004; Zimmer et al., 2007). Їх знаходили в геологічних шарах палеозойської ери, від верхнього силуру палеозою до антропогена, протягом приблизно 420–450 млн років. Їхній розвиток характеризувався етапами активного розквіту (девонський, ранньотріасовий, пізньоюрський, крейдяний та еоценовий періоди) і спокійнішою подальшою еволюцією (Kiansen-Romashkina, 1981).

Найстародавніші представники харофітів — порядки *Sycidiales* і *Trochilicales* із верхнього силуру (420 млн років) — уже мали доволі складний жіночий орган розмноження, що свідчить про більш ранній, поки що невідомий для науки етап еволюції харофітів. У девонському періоді спостерігається значне таксономічне різноманіття харофітів високого рангу: сім родин за невеликої кількості родів. На зміну вказаним вище порядкам прийшли харофіти з лівозакрученими партекальцинами, а саме *Charales*. Їхній розвиток характеризувався прогресивним зменшенням кількості партекальцин з 8–13 у девонських зохар до шести — у кам'яновугільних палеохар і стабілізацією до п'яти — в усіх чотирьох мезо-кайнозойських родин. Мезозойський етап ознаменувався розвитком родини *Porocharaceae*, який започаткував у юрському періоді нові філогенетичні лінії. У мезокайнозойських відкладах, що утворилися протягом 230 млн років, виявлено чотири родини харальних і понад 90 родів. У зародженій ще в палеозої родині *Porocharaceae*, на початку мезозойської ери, за сприятливих умов континентальних водойм виникло близько дев'яти родів. У післятріасовий час темп розвитку цієї родини знизився, але з'явилися нові філогенетичні лінії, які дали початок родинам *Clavatoraceae*, *Raskyellaceae* і *Characeae*. Перша з них, що виникла в пізньоюрський період, у ранній крейдяній епосі була представлена 15 родами, з яких сім проіснували 5–7, а інші — 20–30 млн років. Родина *Characeae* порівняно повільно еволюціонувала в юрському періоді: два роди з'явилися на його початку (180 млн років тому), а два — наприкінці. У пізній крейді відбувся бурхливий розвиток цієї родини — відзначено появу 20 нових родів, що, очевидно, було пов'язано зі сприятливими палеогеографічними умовами тих часів. Види родини харових замінили в екогрупованні зникаючих представників попередніх двох родин. Вони вимерли в еоцені, проіснувавши 220 і 100 млн років відповідно. Родина харових посіла домінуюче місце серед харофітів, але темпи її розвитку почали поступово знижуватися, вимирання родів переважало над появою нових. Наприкінці неогену родовий склад родини харових різко скоротився та наблизився до сучасного. Чотири стародавні роди збереглися до нашого часу з близьким продовженням існування: *Lamprothamnium* J. Groves — 80, *Nitellopsis* Hu — 65, *Chara* — 55 і *Lychnothamnus* (Ruprecht) A. Braun — 25 млн років. Найдавніші

знахідки харових водоростей в Україні належать до Лудловського і Пржидовського ярусів верхнього силуру Волино-Поділля (Saidakovsky, Shaikin, 1976). Ця територія України, а також Дніпровсько-Донецька западина та Донецький басейн найповніше вивчені щодо викопних харальних у другій половині XX ст. не тільки в Україні, а й в усій Європі (Ishchenko, Saidakovsky, 1975; Ishchenko, Ishchenko, 1982; Saidakovsky, 1993; та ін.).

Максимальний розвиток і розмаїття харальних відзначено в девонському періоді. Наприкінці палеозою цілковито вимерли представники двох порядків харофітів, а подальша еволюція в мезозої та кайнозої характеризувалася здебільшого розвитком видів родини *Characeae*. Найінтенсивніше родоутворення харальних і їхній розквіт припадали на пізньоюрський і крейдяний періоди. Домінуючий розвиток родини *Characeae* відзначено на межі мезозою і кайнозою (Saidakovsky, Shaikin, 1976).

Після відокремлення від стародавніх морських хлорофітів (*Chlorophyta*) харофітні водорості завоювали прісноводні місцезростання в усьому світі і були єдиними евкаріотами прісних вод протягом прекембрію. Вони співіснували зі своїми ембріофітними нащадками, можливо, раніше, ніж з'явилися перші водні ембріофіти (Martin-Closas, 2003), а також з морськими хлорофітними «сестринськими групами». Вимирання *Charales* з оогоніями, із закрученими проти годинникової стрілки клітинами, сталося в пермсько-тріасовий період. 65 мільйонів років тому, коли настав кінець мезозойських динозаврів, вимерла родина харальних *Clavatoraceae*, вимирали і зменшилися обсяги віцільних харальних (Martin-Closas, 2003; 2008) і, очевидно, припинили своє існування багато стародавніх харофітних водоростей, мікроскопічних залишків яких не знайдено у викопних рештках. Однак відомі характерні комплекси харальних водоростей пліоценових, нерозділених пліоцен-антропогенових, а також ранньо-, середньо- і пізньоплейстоценових відкладів Східної Європи та Сибіру. Серед них виявлені сучасні види харальних: *Chara canescens* Desv., *Ch. centraria* A. Braun, *Ch. fragilis* Desv., *Ch. vulgaris* L., *Lychnothamnus barbatus* Meyen, *Nitella flexilis* L., *Nitellopsis obtusa* Desv. (Krasavina, 1971; Saidakovsky, 1993). Загалом, за результатами вивчення викопних матеріалів із різних країн світу описано три порядки, 12 родин, понад 115 родів і близько 600 видів викопних харальних водо-

ростей (Saidakovsky, 1993). Однак сучасні харальні представлені 1 порядком, 1 (3) родинами, 6 родами і 300 (440) видами. Отже, за результатами палеонтологічних досліджень можна стверджувати, що сучасні харальні водорості є залишками колишньої розмаїтої і квітучої групи рослин.

### Висновки

Харофітні водорості та наземні рослини становлять одну (стрептофітову) філу еволюції еукаріотів та охоплюють розмаїття від одноклітинних водоростей до високорозвинених ангіоспермів. Класичні морфолого-таксономічні уявлення про безпосередні родинні зв'язки харальних водоростей (*Charales*) із вищими споровими рослинами чи трактування цієї групи як прямих предків «вищих рослин» не підтвердилися молекулярно-біологічними дослідженнями, результати яких не узгоджуються з традиційними морфолого-цитологічними. Поки що не вироблено єдиної думки щодо конкретної сестринської групи харофітів, яка філогенетично пов'язана з іншими рослинами. Окрім традиційної лінії *Charales* — наземні рослини, достатньо аргументованими (на молекулярно-генетичному рівні) є сестринські філогенетичні лінії від різних таксономічних груп харофітів — *Zygnematales/Zygnematophyceae*, *Coleochaetales* або *Coleochaetales* + *Zygnematales*. Взаємодія фахівців у вивченні механізмів еволюційних процесів величезного різноманіття організмів загалом і *Streptophyta* зокрема, із залученням додаткової сукупності генів і сучасних підходів до їхнього аналізу, є одним із головних завдань для поглибленого розуміння функціонування й еволюції життя на Землі, пізнання процесів адаптації організмів до навколишнього середовища та з'ясування родинних зв'язків між ними.

### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Adam Z., Turmel M., Lemieux C., Sankoff D. Common intervals and symmetric difference in a model-free phylogenomics, with an application to streptophyte evolution, *J. Comput. Biol.*, 2007, **14**: 436–445.
- Adl S.M., Simpson A.G., Lane C.E., Lukeš J., Bass D., Bowser S.S., Brown M.W., Burki F., Dunthorn M., Hampl V., Heiss A., Hoppenrath M., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., McManus H., Mitchell E.A., Mozley-Stanridge S.E., Parfrey L.W., Pawlowski J., Rueckert S., Shadwick L., Schoch C.L., Smirnov A., Spiegel F.W. The revised classification of eukaryotes, *J. Eukaryot. Microbiol.*, 2012, **59**(5): 429–493.
- Alberts B., Braiy D., Levis J., Raff M., Roberts K., Walter P. *Molecular biology of the cell*, New York: Garland Publishing, 1989, 1218 pp.
- Bateman R.M., Grane P.R., DiMichele W.A., Kenrick P.R., Rowe N.P. Early evolution of land plants: phylogeny, physiology and ecology of the primary land radiation, *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 1998, **29**: 263–292.
- Becker B., Marin B. Streptophyte algae and the origin of embriophytes, *Ann. Bot.*, 2009, **103**: 999–1004.
- Bhattacharya D., Medlin L. Algal phylogeny and the origin of land plants, *Plant Physiol.*, 1998, **116**: 9–15.
- Bhattacharya D., Surek B., Rüsing M., Damberger S., Melkonian M. Group 1 introns are inherited through common ancestry in the nuclear-encoded rRNA of *Zygnematales* (Chlorophyta), *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1994, **91**(21): 9916–9920.
- Blilou I., Xu J., Wildwater M., Willemsen V., Paponov I., Friml J., Heidstra R., Aida M., Palme K., Scheres B. The PIN auxin efflux facilitator network controls growth and patterning in *Arabidopsis* roots, *Nature*, 2005, **433**: 39–44.
- Bold H.C., Wynne M.J. *Introduction to the algae*, New Jersey: Prentice-Hall, 1985, 720 pp.
- Boonsirichai K., Guan C., Chen R., Masson P. Root gravitropism: an experimental tool to investigate basic cellular and molecular processes underlying mechanosensing and signal transmission in plants, *Annu. Rev. Plant Biol.*, 2002, **53**: 421–447.
- Bowe L.M., Coat G., de Pamphilis C.W. Phylogeny of seed plants based on all three genomic compartments: Extant gymnosperms are monophyletic and *Gnetales* closest relatives are conifers, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2000, **97**: 4092–4097.
- Braun M., Limbach C. Rhizoids and protonemata of characean algae model cells for research on polarized growth and plant gravity sensing, *Protoplasma*, 2006, **229**: 133–142.
- Bremer K. Summary of green plant phylogeny and classification, *Cladistics*, 1985, **1**: 369–385.
- Bremer, K.C., Humphries I., Mishler B.D., Churchill S.P. On cladistic relationship in green plants, *Taxon*, 1987, **36**: 339–349.
- Brinkmann H., Philippe H. Animal phylogeny and large-scale sequencing progress and pitfalls, *J. Systematics and Evolution*, 2008, **46**: 274–286.
- Chapman R.L., Buchheim M.A., Delwiche C.F., Friedl T., Huss V.A., Karol K.G., Lewis L.A., Manhart J., McCourt R.M., Olsen J.L., Waters, D.A. Molecular systematic of the green algae. In: *The molecular systematics of plants. 2. DNA Sequencing*. Eds Soltis D.E., Soltis P.S., Doyle J.J., Massachusetts: Kluwer Acad. Publ., 1998, pp. 508–540.
- Chaw S.M., Parkinson C.L., Cheng Y.C., Vincent T.M., Palmer J.D. Seed plant phylogeny inferred from all three plant genomes: Monophyly of extant gymnosperms and origin of *Gnetales* from conifers, *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2000, **97**: 4086–4091.
- Cooce T.J., Poli D., Szein A.E., Cohen J.D. Evolutionary patterns in auxin action, *Plant Mol. Biol.*, 2002, **49**: 319–338.
- Darwin C. *On the origin of species by means of natural selection*, London: Murray, 1859, 556 pp.

- Delsuc F., Brinkmann H., Philippe H. Phylogenomics and the reconstruction of the tree of life, *Nature Reviews Genetics*, 2005, **6**: 361–375.
- Delwiche C.F., Graham L.E., Thomson N. Lignin-like compounds and sporopollenin in *Coleochaete*, an algal model for land plant ancestry, *Science*, 1989, **245**: 399–401.
- Farley L. *Gametes and spores. Ideas about Sexual Reproduction 1750–1914*, Baltimore, Maryland: Johns Hopkins Univer. Press, 1982, 299 pp.
- Finet C., Timme R.E., Delwiche C.F., Marlétaz F. Multi-gene phylogeny of the green lineage reveals the origin and diversification of land plants, *Current Biology*, 2010, **20**: 2217–2222.
- Finet C., Timme R.E., Delwiche C.F., Marlétaz F. Multi-gene phylogeny of the green lineage reveals the origin and diversification of land plants, *Current Biology*, 2012, **22**: 1456–1457.
- Friedl T. The evolution of the green algae, *Plant Systemat. Evol.* (Suppl.), 1997, **87**: 87–101.
- Friml J., Wisniewska J., Benkova E., Mendgen K., Palme K. Lateral relocation of auxin efflux PIN3 mediates tropism in *Arabidopsis*, *Nature*, 2002, **415**: 803–809.
- Galweiler L., Guan C., Müller A., Wisman E., Mendgen K., Yephremov A., Palme K. Regulation of polar auxin transport by AtPIN1 in *Arabidopsis* vascular tissue, *Science*, 1998, **282**: 2226–2230.
- Gontcharov A.A. Phylogeny and classification of *Zygnematophyceae* (*Streptophyta*): current state of affairs, *Fottea*, 2008, **8**: 87–104.
- Gontcharov A.A. *Bot. J.*, 2009, **94**(10): 1417–1438. [Гончаров А.А. Проблемы систематики конъюгат (*Zygnematophyceae*, *Streptophyta*) с точки зрения молекулярно-филогенетических данных // *Ботан. журн.* — 2009. — **94**(10). — С. 1417–1438].
- Graham L.E. *Origin of land plants*, New York: John Wiley & Sons, 1993, 700 pp.
- Graham L.E., Delwiche C.F., Mishler B.D. Phylogenetic connection between the «green algae» and the «bryophytes», *Advances in Bryology*, 1991, **4**: 213–294.
- Graham S.W., Olmstead R.G. Utility of 17 chloroplast genes for inferring the phylogeny of the basal angiosperms, *Am. J. Bot.*, 2000, **87**: 1712–1730.
- Graham L.E., Wilcox L.W. The occurrence and phylogenetic significance of putative placement transfer cells in the green alga *Coleochaete*, *Am. J. Bot.*, 1983, **70**: 113–120.
- Graham L.E., Arancibia-Avila P., Taylor W.A., Strother P.K., Cook M.A. Aeroterrestrial *Coleochaete* (*Streptophyta*, *Coleochaetales*) models early plant adaptation to land, *Am. J. Bot.*, 2012, **99**(1): 130–144.
- Grosberg R.K., Strathmann R.R. The evolution of multicellularity: A minor major transition?, *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 2007, **38**: 621–654.
- Hageman W. Towards an organismic concept of land plants: The marginal biosphere and the development of the vegetation body of selected frondose gametophytes of liverworts and ferns, *Plant. Syst. Evol.*, 1999, **216**: 81–302.
- Haig D. What do we know about *Charophyte* (*Streptophyta*) life cycles?, *J. Phycol.*, 2010, **46**: 860–867.
- Hedges S.B., Blai J.E., Venturi M.L., Shoe J.L. A molecular timescale of eucariote evolution and the rise of complex multicellular life, *BMC, Evol. Biol.*, 2004, **4**, 2 pp.
- Hennig W. *Phylogenetic systematic*, Urbana: Univer. Illinois Press, 1966, 263 pp.
- Hilu K.W., Borsch T., Müller K., Soltis P.S., Savolainen V., Chase M.W., Powell M.P., Alice L.A., Evans R., Sauquet H., Neihuis C., Slotta T.A.B., Rohwer R.G., Campbell C.S., Chatrou L.W. Angiosperm phylogeny based on *matK* sequence information, *Am. J. Bot.*, 2003, **90**: 1758–1776.
- Hopkins A.W., McBride G.E. The life history of *Coleochaete scutata* (*Chlorophyceae*) studied by a feulgen microspectrophotometric analysis of the DNA cycle, *J. Phycol.*, 1976, **12**: 29–35.
- Ishchenko T.A., Ishchenko A.A. Novaya nakhodka kharofitov v verkhnem silure Podolii. In: *Sistematika i evolyutsiya drevnikh rasteniy Ukrainy*, Kyiv: Naukova Dumka, 1982, pp. 21–32. [Ищенко Т.А., Ищенко А.А. Новая находка харофитов в верхнем силуре Подолии // *Систематика и эволюция древних растений Украины*. — Киев: Наук. думка, 1982. — С. 21–32].
- Ishchenko T.A., Saidakovskiy L.Ya. *Dokl. AN SSSR*, 1975, **220**(1): 209–211. [Ищенко Т.А., Сайдковский Л.Я. Находка харофитов в силуре Подолии // *Докл. АН СССР*. — 1975. — **220**(1). — С. 209–211].
- Ju Ch., van de Poel B., Cooper E.D., Thierer J.H., Gibbons T.R., Delwiche C.F., Chang C. Conservation of ethylene as a plant hormone over 450 million years of evolution, *Nature Plants*, 2015, **1**: 1–7. doi: 10.1038/nplants.2014.4.
- Karol K.G., McCourt R.M., Cimino M.T., Delwiche C.F. The closest living relatives of land plants, *Science*, 2001, **294**: 2351–2353.
- Kelch D.G., Driskell A., Mishler B.D. Inferring phylogeny using genomic characters: a case study using land plant plastomes. In: *Molecular systematic of bryophytes*. Eds B. Goffinet, V. Hollowell, R. Magill, St. Louis: Missouri Bot. Garden Press, 2004, pp. 3–11.
- Kenrick P., Crane P.R. The origin and early diversification of land plants, *Nature*, 1997, **389**: 33–39.
- Kholodny N.G. *Zapiski Kiev. ob-va estestvoispyt.*, 1906 (1910), **20**(4): 105 R.147. [Холодный Н.Г. К вопросу о распределении в корне геотропической чувствительности // *Записки Киев. об-ва естествоиспыт.* — 1906 (1910). — **20**(4). — С. 105 R.147].
- Kholodny N.G. *J. Russ. Bot. ob-va*, 1928, **13**(1–2): 191 R.206. [Холодный Н.Г. Новые данные к обоснованию гормональной теории тропизмов // *Журн. Русск. Ботан. об-ва*. — 1928. — **13**(1–2). — С. 191 R.206].
- Kholodny N.G. *Fitohormony. Ocherki po fiziologii hormonalnykh yavleniy v rastitelnom organizme*, Kiev: Izd. AN USSR, 1939, 235 pp. [Холодный Н.Г. *Фитогормоны. Очерки по физиологии гормональных явлений в растительном организме*. — Киев: Изд. АН УССР, 1939. — 235 с.].
- Klambt D., Knauth B., Dittman I. Auxin dependent growth of rhizoid of *Chara globularis*, *Phis. Plant.*, **85**: 537–540.
- Kostikov I.Yu., Tishchenko O.V. *Algologia*, 2008, **18**(4): 357–365. [Костиков И.Ю., Тищенко О.В. Ортогруппный рост талломов *Chara cf. globularis* Thuill. (*Chlorophyceae*) в

- воздушной среде в условиях почвенной культуры // *Альгология*. — 2008. — 18(4). — С. 357–365].
- Kranz H.D., Miks D., Siedler M.-L., Capesius S., Sensen C.W., Huss V. The origin of land plants: phylogenetic relationships among charophytes, bryophytes and vascular plants inferred from complete small-subunit ribosomal RNA gene sequences, *J. Mol. Evol.*, 1995, 41: 74–84.
- Krasavina, L.K. *Bot. J.*, 1971, 56(1): 106–117. [Красавина Л.К. Сравнительное изучение современных и ископаемых харофитов: плодоношение *Nitellopsis obtusa* и гирогониты видов *Tectochara* // *Бот. журн.* — 1971. — 56(1). — С. 106–117].
- Kyansen-Romashkina N.P. In: *Vsesoyuz. paleoalgh. soveshch. (Kiev, 17–19 noyab., 1981): tez. dokl.*, Kyiv: Naukova Dumka, 1981, pp. 99–100. [Кянсен-Ромашкина Н.П. Палеоэкологические особенности меловых и палеогеновых харофитов. *Всесоюз. палеоалг. совещ. (Киев, 17–19 нояб. 1981 г.)*. Тез. докл. — Киев: Наук. думка, 1981. — С. 99–100].
- Laurin-Lemay S., Brinkmann H., Philippe H. Origin of land plants revisited in the light of sequence contamination and missing data, *Current Biology*, 2012, 22(15): R593–R594. doi.org/10.1016/j.cub.2012.07.021
- Leliaert F., Smith D.R., Moreau H., Herron M.D., Verbruggen H., Delwiche Ch.F., De Clerck O. Phylogeny and molecular evolution of the green algae, *Critical Rev. in Pl. Sci.*, 2012, 31: 1–46. doi: 10.1080/07352689.2011.615705
- Lemieux C., Otis C., Turmel M. Ancestral chloroplast genome in *Mesostigma viride* reveals an early branch of green plant evolution, *Nature*, 2000, 403: 649–652.
- Lemieux C., Otis C., Turmel M. A clade uniting the green algae *Mesostigma viride* and *Chlorokybus atmophyticus* represent the deepest branch of the Streptophyta in chloroplast genome-based phylogenies, *BMC Biology*, 2007, 5, 2 pp.
- Levis L.A., McCourt R.M. Green algae and the origin of land plants, *Am. J. Bot.*, 2004, 91: 1535–1556.
- Lucas W.L., Lee J.Y. Plasmodesmata as a supracellular control network in plants, *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 2004, 5: 712–726.
- Manhart J.R., Palmer J.D. The gain of two chloroplast tRNA introns marks the green algae ancestors of land plants, *Nature*, 1990, 345: 268–270.
- Marchant H.J., Pickett-Heaps J.D. Mitosis and cytokinesis on *Coleochaete scutata*, *J. Phycol.*, 1973, 9: 461–471.
- Martin-Closas C., Wang Q. Historical biogeography of the lineage *Atopochara trivolvris* Peck 1941 (Cretaceous Charophyta), *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 2008, 260: 435–451.
- Martin-Closas C. The fossil record and evolution of freshwater plants: A review, *Geologica Acta*, 2003, 1(4): 315–338.
- Maslov V.P. *Vvedenie k izucheniyu vykopnykh kharovykh vodorosley*, Moscow: Izd-vo AN SSSR, 1963, 104 pp. [Маслов В.П. *Введение к изучению выкопных харовых водорослей*. — М.: Изд-во АН СССР, 1963. — 104 с.].
- Maslov V.P. Nekotorye kaynozoyские kharofity yuha SSSR i metodika ikh izucheniya. In: *Iskopaemye kharofity SSSR [sb. statey]*. Eds V.P. Maslov, V.A. Vakhromeev, Moscow: Nauka, 1966, pp. 10–92. [Маслов В.П. Некоторые кайнозойские харофиты юга СССР и методика их изучения / В.П. Маслов, В.А. Вахромеев (отв. ред.) *Ископаемые харофиты СССР* [сб. статей]. АН СССР, Геол. ин-т. — М.: Наука, 1966. — С. 10–92].
- Mattox K.R., Stewart K.D. Classification of green algae: a concept based on comparative cytology. In: *Systematics of the green algae*, London; Orlando: Acad. Press, 1984, pp. 29–72.
- McCourt R.M., Karol K.G., Guerlysquine M., Feist M. Phylogeny of extant genera in the family Characeae (division Charophyta) based on *rbcL* sequence and morphology, *Am. J. Bot.*, 1996, 83: 125–131.
- McCourt R.M., Delwiche C.F., Karol K.G.. Charophyte algae and land plant origins, *Trends Ecol. Evol.*, 2004, 19(12): 661–666.
- McManus H.A., Qiu Y.-L. Life cycles in major lineages of photosynthetic eukaryotes, with a special reference to the origin of land plants, *Fieldiana Botany*, 2008, 47: 17–33.
- Melkonian M., Marin B., Surek B. Phylogeny and evolution of the algae. In: *Biodiversity and evolution*. Eds Arari R., Kato M., Doi Y., Tokyo: National Science Museum Foundation, 1995, pp. 153–176.
- Mishler B.D., Churchill S.P. Transition to land flora: phylogenetic relationships of the green algae and bryophytes, *Cladistics*, 1985, 1: 305–328.
- Niklas K.J. The evolution of plant body plans – a biomechanical perspective, *Ann. Bot.*, 2000, 85: 411–438.
- Palamar-Mordvintseva G.M. *Ukr. Bot. J.*, 1980, 37(1): 36–43. [Паламар-Мордвинцева Г.М. Цитологічний поліморфізм і систематика десмідієвих водоростей (*Desmidiaceae*) // *Укр. ботан. журн.* — 1980. — 37(1). — С. 36–43].
- Palamar-Mordvintseva G.M. *Desmidiaceae vodorosli Ukrainy SSR*. Ed. M.M. Hollerbakh, Kiev: Naukova Dumka, 1982, 238 pp. [Паламар-Мордвинцева Г.М. *Десмидієві водорості Української ССР* / Отв. ред. М.М. Голлербах. — Киев: Наук. думка, 1982. — 238 с.].
- Palamar-Mordvintseva H.M., Tsarenko P.M. *Algologia*, 2009, 19(2): 117–134. [Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Место и значение Charales в системе органического мира // *Альгология*. — 2009. — 19(2). — С. 117–134].
- Palamar-Mordvintseva H.M., Tsarenko P.M., Barinova S. Phylogenesis, Origin and kinship of the Charophytic Algae, *Bot. Pacifica*, 2015, 4(2): 59–70.
- Palme K., Dovzhenko A., Ditengou F.A. Auxin transport and gravitational research: perspective, *Protoplasma*, 2006, 229: 175–181.
- Papov I.A., Teale W.D., Trebar M., Blilou I., Palme K. The PIN auxin efflux facilitators: evolutionary and functional perspective, *Trends in Plant Science*, 2005, 10: 170–177.
- Petrov Yu.E. *Evolutsiya tsiklov razvitiya u vodorosley*, Leningrad: Nauka, 1986, 60 p. [Петров Ю.Е. *Эволюция циклов развития у водорослей*. — Л.: Наука, 1986. — 60 с.].

- Pickett-Heaps J.D. Ultrastructura and differentiation in *Chara* sp. II. Mitosis, *Austr. J. Biol. Sci.*, 1967, **20**: 883–894.
- Pickett-Heaps J.D. *Green algae. Structure, reproduction and evolution in selected genera*, Sunderland, Massachusetts, Stanford: Sinauer Assoc., 1975, 606 pp.
- Pickett-Heaps J.D., Gunning B.E.S., Brown R.C., Lemmon B.E., Cleary A.L. The cytoplasmic concept in dividing plant cells: Cytoplasmic domains and the evolution of spatially organized cell division, *Am. J. Bot.*, 1999, **86**: 153–172.
- Pickett-Heaps J.D., Marchant H.J. The phylogeny of the green algae a new proposal, *Cytobios*, 1972, **6**: 255–264.
- Qiu Y.-L. Phylogeny and evolution of charophytic algae and land plants, *J. Syst. Evol.*, 2008, **46**(3): 287–306. doi: 10.1093/molbev/msl200.
- Qiu Y.-L., Cho Y.R., Cox J.C., Palmer J.D. The gain of three mitochondrial introns identifies liverwort as the earliest land plants, *Nature*, 1998, **394**: 671–674.
- Qiu Y.-L., Lee J., Bernasconi-Quadroni F., Soltis D.E., Soltis P.S., Zanis M., Zimmer E.A., Chen Z., Savolainen V., Chase M.W. Phylogeny of basal angiosperms: Analyses of five genes from three genomes, *Inetr. J. Pl. Sc.*, 2000, **161**: 3–27.
- Qiu Y.-L., Li L.B., Wang B., Chen Z.D., Dombrowska O., Lee J., Kent L., Li R.Q., Jobson R.W., Hendry T.A., Taylor D.W., Testa C.M., Ambros M. A nonflowering land plant phylogeny inferred from nucleotide sequences of seven chloroplast, mitochondrial, and nuclear genes, *Inter. J. Pl. Sci.*, 2007, **168**: 691–708. doi: 10.1086/513474
- Raven J.A., Edwards D. Roots: evolutionary origins and biogeochemical significance, *J. Esp. Bot.*, 2001, **52**: 381–401.
- Rodriguez-Ezpeleta N., Philippe H., Brinkmann H., Becker B., Melconian M. Phylogenetic analyses of nuclear, mitochondrial and plastid multigene data sets support the placement of *Mesostigma* in the Streptophyta, *Mol. Biol. Evol.*, 2007, **24**: 723–731. doi: 10.1093/molbev/msl200
- Ruhfel B.R., Gitzendanner M.A., Soltis P.S., Soltis D.E., Burleigh G. From algae to angiosperms—inferring the phylogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes, *BMC Environment. Biol.*, 2014, **14**: 23 pp. doi:10.1186/1471-2148-14-23
- Saidakovskiy L.Ya. *Algologia*, 1993, **3**(2): 76–82. [Сайдаковський Л.Я. Пермські і триасові *Charophyta* Земного шара // *Альгологія*. — 1993. — **3**(2). — С. 76–82].
- Saidakovskiy L.Ya., Shaykin I.M. Stratigraficheskoe znachenie kharofitov Ukrainy. In: *Tektonika i stratigrafiya. Vyp. 2*, Kyiv: Naukova Dumka, 1976, pp. 74–86. [Сайдаковський Л.Я., Шайкін І.М. Стратиграфічне значення харофітів України // *Тектоніка і стратиграфія. Вып. 2*. — Київ: Наук. думка, 1976. — С. 74–86].
- Shaykin I.M. *Ukr. Bot. J.*, 1988, **45**(6): 79–84. [Шайкін І.М. Еволюція харових водоростей в фанерозої // *Укр. ботан. журн.*. — 1988. — **45**(6). — С. 79–84].
- Taylor E.L., Taylor N.T., Krings M. *Paleobotany: The Biology and Evolution of Fossil Plants*. 2 ed., London; New York: Elsevier, 2009, 1252 pp.
- Timme, R.E., Bachvaroff, T.R., Delwiche, Ch.F. Broad phylogenomic sampling and the sister lineage of land plants, *PLoS ONE*, 2012, **7**(1): e29696(1–7). doi: 10.1371/journal.pone.0029696
- Tompson R.H. Sexual reproduction in *Chaetosphaeridium globosum* (Nordst.) Klebahn (*Chlorophyceae*) and description of a new species to science, *J. Phycol.*, 1969, **5**: 285–290.
- Turmel M., Gagnon M.C., O'Kelly C.J., Otis C., Lemieux C. The chloroplast genomes of the green algae *Pyramimonas*, *Monomastix*, and *Pycnococcus* shed new light on the evolutionary history of prasinophytes and the origin of the secondary chloroplasts of euglenids, *Mol. Biol. Evol.*, 2009, **26**: 631–648. doi: 10.1093/molbev/msn285.
- Turmel M., Otis C., Lemieux C. The chloroplast genomes of the green algae *Pedinomonas minor*, *Parachlorella kessleri*, and *Oocystis solitaria* reveal a shared ancestry between the *Pedinomonadales* and *Chlorellales*, *Mol. Biol. Evol.*, 2009, **26**: 2317–2331.
- Turmel M., Ehara M., Otis C., Lemieux C. Phylogenetic relationships among streptophytes as inferred from chloroplast small and large subunits rRNA gene sequences, *J. Phycol.*, 2002, **38**: 364–375.
- Turmel M., Otis C., Lemieux C. The complete chloroplast DNA sequence of the charophyte green algae *Staurastrum* and *Zygnema* reveal that the chloroplast genome underwent extensive changes during the evolution of the *Zygnematales*, *BMC Biology*, 2005, **3**: 22(1–13).
- Turmel M., Pombert J.F., Charlebois P., Otis C., Lemieux C. The green algal ancestry of land plants as revealed by the chloroplast genome, *Inter. J. Pl. Sci.*, 2007, **168**: 679–689.
- Van den Hoek C., Mann D.G., Jahns H.M. *Algae: an introduction to phycology*, Cambridge: Cambridge Univer. Press, 1995, 700 pp.
- Wodniok S., Brinkmann H., Glöckner G., Heide A.J., Philippe H., Melconian M., Becker B. Origin of land plants: Do conjugating green algae hold the key?, *BMC Evol. Biol.*, 2011, **11**: 104 pp. doi: 10.1186/1471-2148-11-104.
- Yoon H.S., Hacket J.D., Ciniglia C., Pinto G., Bhattacharya D. A molecular timeline for the origin of photosynthetic eucaryotes, *Mol. Biol. Evol.*, 2004, **21**: 809–818. doi: 10.1093/molbev/msh075
- Zhong B., Sun L., Penny D. The origin of land plants: a phylogenomic perspective, *Evolutionary bioinformatics*, 2015, **11**: 137–141. doi: 10.4137/EBO.S29089
- Zhong B., Xi Zh., Goremykin V.V., Fong R., Mclenachan P.A., Novis Ph.M., Davis Ch.C., Penny D. Streptophyte algae and the origin of land plants revisited using heterogeneous models with three new algal chloroplast genomes, *Mol. Biol. Evol.*, 2013, **31**(1): 177–183. doi: 10.1093/molbev/mst200
- Zimmer A., Lang D., Richardt S., Franck W., Reski R., Rensing S.A. Dating the early evolution of plants: detection and molecular clock analyses of orthologs, *Mol. Genetics and Genomics*, 2007, **278**: 393–402. doi: 10.1007/s00438-007-0257-6

Рекомендує до друку  
С.Я. Кондратюк

Надійшла 16.09.2015 р.

Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. **Харофітні водорості: питання еволюції та філогенії.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 163–177.

Інститут ботаніки імені М.Г.Холодного НАН України  
вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01004, Україна

Проаналізовані результати різних підходів щодо вивчення філогенії харофітів і ймовірної філогенетичної спорідненості окремих їхніх таксономічних груп із судинними рослинами. Наведено дані філогенетичних реконструкцій цієї групи водоростей і деяких аспектів їхнього філогенезу й еволюції за результатами молекулярно-біологічного вивчення. Обговорено питання формування багатоклітинності та гравітропізму в харальних водоростей і значення цих процесів для формування рослин суходолу. Продемонстрована розбіжність в уявленнях щодо філогенетичної спорідненості різних представників *Charophyta* за молекулярно-генетичними даними з класичними морфолого-цитологічними ознаками та неоднозначності у вирішенні питання родинних зв'язків серед цієї групи рослин. Викладено сучасні уявлення щодо ролі та місця харофітів у становленні царства рослин і їхніх анцестральних форм та родинних зв'язків з іншими таксонами. Обговорено результати палеонтологічних досліджень харофітів і проаналізовано історію формування таксономічних груп харальних водоростей.

**Ключові слова:** харофіти, стрептофітові водорості, еволюція, філогенія, гравітропізм, багатоклітинність, палеонтологічні дослідження.

Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. **Харофитные водоросли: вопросы эволюции и филогении.** — Укр. ботан. журн. — 2016. — 73(2): 163–177.

Институт ботаники имени Н.Г.Холодного НАН Украины  
ул. Терещенковская 2, г. Киев, 01004, Украина

Проанализированы результаты разных подходов к изучению филогении харофитов и вероятного филогенетического родства некоторых их таксономических групп с сосудистыми растениями. Представлены данные филогенетических реконструкций этой группы водорослей, а также некоторые аспекты их филогенеза и эволюции по результатам молекулярно-биологических исследований. Обсуждены вопросы формирования многоклеточности и гравитропизма у харальных водоростей, а также значение этих процессов для формирования наземных растений. Продемонстрировано расхождение в представлениях о филогенетическом родстве разных представителей *Charophyta* по молекулярно-генетическим данным с классическими морфолого-цитологическими признаками и неоднозначность в решении вопросов родственных связей в этой группе растений. Обобщены современные представления относительно роли и места харофитов в развитии царства растений, их анцестральных форм и родственных связей с другими таксонами. Обсуждены результаты палеонтологических исследований харофитов и проанализирована история формирования таксономических групп харальных водорослей.

**Ключевые слова:** харофиты, стрептофитовая линия эволюции, филогения, гравитропизм, многоклеточность, палеонтологические исследования.