

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2016, 26(1): 56-73<http://dx.doi.org/10.15407/alg26.01.056>

УДК 582.26:581.5/.9(477)

О.Н. ВИНОГРАДОВА

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,

ул. Терещенковская, 2, 01004 Киев, Украина

e-mail: o.vinogradova@gmail.com

**ВИДЫ *STIGONEMATALES* ВО ФЛОРЕ УКРАИНЫ:
РАЗНООБРАЗИЕ, ЭКОЛОГИЯ, СИСТЕМАТИКА**

Данные о разнообразии представителей порядка *Stigonematales* Geitler в Украине проанализированы с позиции современных представлений о систематике, экологии, филогении истинноветвящихся форм и их положении в системе гетероцитных цианопрокариот. В результате ревизии исторических и современных сведений установлено, что во флоре Украины представлены четыре семейства, семь родов и 14 видов истинноветвящихся форм из монофилетической группы *Nostochophycidae*. Наиболее богато родами семейство *Hapalosiphonaceae* (3 рода), далее следуют *Stigonemataceae* (2), *Capsosiraceae* (1) и *Symphyonemataceae* (1). Род *Stigonema* C. Agardh ex Bornet & Flahault характеризуется значительным видовым разнообразием: в Украине найдено восемь видов из десяти, известных в Европе. Остальные роды представлены одним видом каждый. С экологической точки зрения большинство обнаруженных видов – субаэрофиты, приуроченные преимущественно к болотным экосистемам, три вида известны как обитатели пресных вод, а два вида (*Brachytrichia quoyi* Bornet et Flahault и *Mastigocoleus testarum* Lagerh.) обитают в морях на известковом субстрате, последний относится к группе сверлящих водорослей. В Украине найдены очень редкие виды: *Capsosira brebissonii* Kütz. ex Bornet & Flahault и *Pulvinularia suecica* Borzi, известные в мире по единичным находкам; *Fischerella major* Gomont отмечался в Европе лишь трижды; *Stigonema intermedium* N. Kondrat. до сих пор известен только из Украины: был описан как обитатель пересыхающих участков гипново-осоковых болот в Западном Полесье, позднее обнаружен на орошаемых скалах в Горном Крыму. Природа Украины богата формами ландшафта, благоприятными для развития представителей истинноветвящихся цианопрокариот, что позволяет рассматривать приведенный в статье список видов как предварительный.

Ключевые слова: *Stigonematales*, *Capsosira brebissonii*, *Pulvinularia suecica*, *Fischerella major*, *Stigonema intermedium*, флора, экология, систематика, редкие виды, Украина.

© О.Н. Виноградова, 2016

Введение

Порядок *Stigonematales* как самостоятельная таксономическая единица впервые упоминается в концептуальной публикации Л. Гейтлера (Geitler, 1925a), где на основе критического обобщения накопленных предшественниками данных о морфологическом разнообразии синезеленых были сформулированы основные принципы разработанной им системы *Cyanophyceae*. Система Л. Гейтлера (Geitler, 1925a, 1932), в значительной степени адаптированная А.А. Еленкиным и его учениками в классической монографии «Синезеленые водоросли СССР» (Еленкин, 1936, 1938, 1949), в основных чертах просуществовала до 90-х гг. XX в., когда было доказано, что филогенетически цианобактерии дивергировали не в соответствии с диверсификацией большинства морфологических признаков (коккоидные и трихомальные формы, ложное и истинное ветвление и т.д.), лежащих в ее основе. Монофилетическими по происхождению оказались лишь те формы синезеленых, которым свойственна клеточная дифференциация (Giovannoni et al., 1988; Wilmotte, Herdman, 2001), причем обособление этой группы произошло на ранних этапах становления филы (Tomitani et al., 2006). Разделение гетероцитных синезеленых на два порядка, *Nostocales* и *Stigonematales*, продлилось до начала XXI в.; вместе с синезелеными водорослями, ставшими цианобактериями, это разделение было перенесено в бактериологическую систему, где ностокальным и стигонематальным соответствуют секции IV и V филы *Cyanobacteria* (Rippka et al., 1979; Castenholz, 2001). Но монофилетичны ли эти порядки? Ответ на этот вопрос был получен в результате молекулярно-биологического исследования значительного числа гетероцитных штаммов (Gugger, Hoffmann, 2004). Авторы, еще раз подтвердив монофилетичность группы *Heterocystae* в целом, установили, что штаммы из порядка *Stigonematales* на дендрограммах образуют две клады, отличающиеся типом ветвления (Т- и Y-тип). При этом некоторые из этих штаммов демонстрировали достаточно высокую степень сходства с ложноветвящимися штаммами ностокальных. На основании чего был сделан вывод о том, что значение истинного ветвления как систематического признака очень переоценено, порядок *Stigonematales* полифилетичен, поэтому сохранение таксона, объединяющего истинноветвящиеся формы, неоправданно. В результате порядок был упразднен, а все гетероцитные роды отнесены к *Nostocales* (Hoffmann et al., 2005; Komárek, 2006; Komárek et al., 2014).

Описанное выше побудило нас критически проанализировать сведения об истинноветвящихся цианопрокариотах флоры Украины с целью уточнения их таксономической принадлежности и особенностей экологии, ведь украинские находки представителей порядка *Stigonematales* представляют значительный интерес с точки зрения познания их морфологического разнообразия, биологии и роли в природе.

Разнообразие стигонематальных в Украине: история и современное состояние вопроса

Согласно литературным данным, обобщенным в коллективной монографии «Algae of Ukraine», к 2005 г. на территории Украины были найдены представители порядка *Stigonematales*, относящиеся к пяти семействам, 7 родам, 11 видам и 16 формам, включая номенклатурный тип вида (Vinogradova, 2006). Из выявленных семейств лишь *Stigonemataceae* было представлено тремя родами, остальные, а именно *Capsosiraceae*, *Mastigocladaceae*, *Nostochopsidaceae* и *Pulvinulariaceae*, содержали по одному роду. Среди родов флоры Украины лишь *Stigonema* богата внутривидовыми таксонами (5 видов, 9 форм), остальные имеют по одному виду. Более поздние публикации, в которых упоминаются находки истинноветвящихся цианопрокариот, не расширяют этот список, но добавляют новые локалитеты на карты распространения в Украине ранее известных таксонов. Таким образом, в литературе упоминаются 11 видов, девять из которых пресноводные, два – морские.

Для того, чтобы оценить реальное разнообразие представителей этой группы во флоре Украины, необходимо проанализировать имеющиеся сведения с точки зрения их актуальности, ответив на два вопроса: 1) остались ли цитируемые виды таксономически валидными и каково их систематическое положение в современной классификации и 2) соответствуют ли условия местообитаний, в которых находили эти виды, современным представлениям об их экологии.

Сведения о находках стигонематальных в Украине можно разделить по принципу единичности/повторяемости, а также хронологически: те, что относятся к первой половине XX в. и позднее не подтверждались («исторические» находки), и виды, которые обнаруживали неоднократно («актуализированные» находки), в т.ч. в последние годы. Рассмотрим эти сведения более подробно.

«Исторические» единичные находки истинноветвящихся цианопрокариот флоры Украины касаются трех видов: *Capsosira brebissonii* Kütz. ex Bornet & Flahault, *Pulvinularia suecica* Borzi и *Fischerella major* Gomont.

Так, в 1927 г. Д.А. Свиренко обнаружил в болоте под Днепропетровском *C. brebissonii* – типовой вид рода *Capsosira* Kütz. До настоящего времени единственный его представитель найден в Европе (Австрия, Германия, Норвегия, Франция, Чехия, Швеция), причем все эти находки – более чем полувекковой давности (Komárek, 2013). Это пресноводный перифитонный вид, обитающий в болотах, стоячих и проточных водоемах, а также в субаэрофитоне. География его распространения весьма обширна, однако встречается он крайне редко. Упоминания о *C. brebissonii* содержатся в сводках по водорослям Китая, Японии, Австралии, Новой Зеландии, США и даже Южной Африки; большинство этих сведений относится к первой половине XX в. и нуждается в подтверждении (Komárek, 2013). В настоящее время вид

считается таксономически признанным (Guiry, Guiry, 2015). Находка Д.А. Свиренко полностью соответствует экологической характеристике данного вида, а немногочисленные упоминания в мировой литературе свидетельствуют о его редкости, поэтому мы не можем исключать присутствия *C. brebissonii* во флоре Украины.

Следующая «историческая» находка датируется 1929 г. и касается вида *P. suecica*, найденного в р. Самаре (приток Днепра). Род *Pulvinularia* Borzi монотипный, его типовой вид *P. suecica* – пресноводный эпифит. Был описан из двух озер в Швеции (Borzi, 1916; см. Guiry, Guiry, 2015). Украинская находка (Морозов, 1929) – второе местонахождение этого вида и единственное в Европе за пределами его *locus classicus*. Третья находка вида была сделана спустя 80 лет в тех же шведских озерах (Rott, Fernandes-Marine, 1994). Недавно *P. suecica* был найден в Южной Америке: указывается для Бразилии (Branco et al., 2010). Отметим, что упомянутая публикация П.А. Морозова – это, по сути, просто список водорослей, в котором нет ни морфологических подробностей, ни иллюстраций. Однако нельзя исключить, что этот вид мог обитать в нашей стране и быть найденным вновь, особенно учитывая упомянутый выше пример (Rott, Fernandes-Marine, 1994).

Последний вид из «исторической» группы – *Fischerella major*. Очень редкий, описан в 1902 г. из оранжереи в Будапеште, относится к группе субаэрофитов. Мейер К. по сборам 1925 и 1926 гг. «совершенно неожиданно» (Еленкин, 1938) указывает этот вид для побережья озера Байкал, но «не приводит никаких данных морфологического характера» (там же, с. 495). Следующая находка относится к Украине: А.М. Матвиенко (1941) обнаружила *F. major* в болоте (ныне полностью исчезнувшем) в окрестностях Харькова. Это местонахождение не противоречит экологической характеристике вида, а учитывая довольно значительные массивы болотных угодий, все еще сохранившихся в Украине, вполне вероятны его новые находки. Например, этот вид не так давно был найден в Чехии (Komárek, 2013), что стало его третьим за 110 лет локалитетом в Европе. Также указывается для Азии (Вьетнам, Россия, Япония), Северной (США) и Южной (Аргентина) Америки (Komárek, 2013; Guiry, Guiry, 2015).

Таким образом, *Capsosira brebissonii*, *Pulvinularia suecica* и *Fischerella major* – очень редкие таксономически валидные виды, найденные в Украине в адекватных экологических условиях, поэтому у нас нет оснований исключать их из флоры Украины.

«Актуализированные» находки истинноветвящихся цианопрокариот украинской флоры касаются представителей родов *Brachytrichia* Zanardini, *Mastigocoleus* Lagerh., *Hapalosiphon* Nägeli ex Bornet et Flahault и *Stigonema*.

Так, из Крыма известна *Brachytrichia balani* (Thur.) Bornet et Flahault, типично морской вид, обитающий в литорали на известковом субстрате. Его неоднократно находили на черноморском побережье в первой половине XX в. (Декенбах, 1902; Морозова-Водяницкая, 1936; Косинская,

1948), а недавно он был подтвержден находками на морской каменистой супралиторали природного заповедника «Мыс Мартьян» (Садогурская, 2013). В настоящее время признан синонимом *B. quoyi* Bognet et Flahault, типового вида рода. Еще один морской обитатель – *Mastigocoleus testarum* Lagerh. из группы сверлящих водорослей. Широко распространен на морских побережьях, особенно в южных широтах. Во флоре Украины представлен двумя формами – морской и пресноводной.

Типовую форму для черноморского побережья Крыма приводили те же авторы (Декенбах, 1902; Морозова-Водяницкая, 1936; Косинская, 1948; Садогурская, 2005, 2013). Садогурская С.А. (2005) впервые обнаружила ее и в Азовском море у восточной части п-ова Казантип. Описание пресноводной формы этого вида относится к началу XX в. Надсон Г. обнаружил *M. testarum* сначала в пробах из устья р. Южный Буг вблизи Николаева, где вода «преимущественно пресная, лишь временами бывает солоноватой» (Надсон, 1910, с. 151), а затем и в «совершенно пресной воде рек Мсты и Наровы около их порогов ...» (там же), где популяция этой водоросли образовывала заметные разрастания сине-зеленого цвета на поверхности известняка. Морфологической особенностью экземпляров из пресноводных местообитаний, по наблюдениям Г. Надсона, было преобладание интеркалярных гетероцист над латеральными и терминальными, а также меньшие (в сравнении с морской формой) размеры. Эти отличия были подтверждены А.А. Еленкиным (1911; цит. по Еленкин, 1938), который изучал этот вид по материалам, собранным в пресных водоемах Европейской части России. Позднее, обсуждая морфологические особенности *M. testarum* из морских и пресноводных местообитаний, автор отмечал, что считает var. *aque-dulcis* «лишь индивидуальной вариацией морской формы» (Еленкин, 1938). К сожалению, больше *M. testarum* в пресных водах не находили, хотя из морских местообитаний он был изучен очень подробно и в настоящее время является одним из немногих представителей истинноветвящихся цианобактерий, исследованных с применением полифазного подхода (Ramírez-Reinat, Garcia-Pichel, 2012). Интересно, что в процессе изучения физиологического механизма проникновения сверлящих цианобактерий в известковую породу и ее деструкции было получено возможное объяснение морфологических отличий между типовой и пресноводной формами *M. testarum*, и оно не связано с экологией местообитаний.

Благодаря оригинальной методике, позволяющей поддерживать культуры одного и того же штамма в активно «сверлящем» и «несверлящем» состояниях, были проведены интересные морфологические наблюдения: в культуре, где водоросль активно внедрялась в известковую породу, диаметр трихомов был вдвое меньше, чем в «несверлящей» культуре. Значительно уменьшалось количество гетероцист и их соотношение с вегетативными клетками, развивалось

больше боковых, чем терминальных гетероцист. В сверлящем состоянии штамм ВС008 морфологически полностью отвечал первоописанию *M. testarum*. Таким образом, обнаруженные Г. Надсоном и А. Еленкиным отличия наиболее вероятно связаны с физиологическим состоянием изученных ими экземпляров и вряд ли могут быть основанием для выделения внутривидового таксона.

Пресноводные формы истинноветвящихся цианопрокариот, представители которых неоднократно встречались в Украине, относятся к родам *Hapalosiphon* и *Stigonema*. Первый представлен видом *H. fontinalis* (С. Agardh) Bornet emend. Elenkin, который довольно часто встречается в водоемах лесной и лесостепной зон (Бурова, Жежера, 2013; Капустин, 2013; Конищук, 2013; Vinogradova, 2006). Вид чрезвычайно полиморфный. В настоящее время рассматривается в качестве синонима *H. pumilus* Kirchn. ex Bornet et Flahault – типового вида рода *Hapalosiphon*. Кондратьева Н.В. (1968), подробно изучившая этот вид в Украинском Полесье, включила в свой определитель ряд внутривидовых форм, которые сегодня не поддерживаются (Komárek, 2013).

Stigonema относится к числу наиболее разнообразных в видовом отношении родов гетероцистных цианопрокариот – описано более 80 видов, из них 12 найдены в Европе. По литературным данным, для Украины известно 5 видов, представленных 9 формами. Это *S. hormoides* (Kütz.) Bornet et Flahault, *S. informe*, *S. intermedia* N. Kondrat., *S. minutum* (С. Agardh) Hassall (f. *minutum* и f. *turfaceum*), *S. ocellatum* (Dillwyn) Thur. (пять форм, включая номенклатурный тип вида).

Вид *S. hormoides* – преимущественно субаэрофитный с космополитным типом ареала, приуроченный к болотным экосистемам. Известен по многочисленным находкам в Европе и других частях света, откуда описаны разнообразные формы этого вида (Komárek, 2013). В Украине найден в заболоченном водоеме в окрестностях Киева (Раевська, 1950) и мелководном заливе оз. Свитязь (Кондратьева, 1952).

Виды *Stigonema informe* и *S. minutum* f. *minutum* приведены в рукописи кандидатской диссертации Н.В. Кондратьевой (1952), обнаружившей их в болотах в районе Шацких озер. Сведения об этих находках были опубликованы (Кондратьева, 1956), однако в определителе гормоногиевых (Кондратьева, 1968) эти виды приведены с примечанием, что в Украине они достоверно не найдены, но могут встречаться в Полесье. В современной концепции оба вида считаются субаэрофитами, *S. minutum* обитает на орошаемых и пересыхающих скалах, заболоченной и песчаной почве и старой древесине. *S. informe* – эпилит, широко распространенный в горах Европы, в т.ч. в Карпатах. Таким образом, можно обоснованно предположить, что эти виды могут обитать в Украине, и не только в Полесье, но и в других природных зонах.

Stigonema minutum f. *turfaceum* (Cooke) Elenk. указывалась А.М. Матвиенко (1941) для Безлюдовских болот в окрестностях Харькова. Эта форма была предложена А.А. Еленкиным (1938) на основе вида *Stigonema*

turfaceum (Pers.) Cooke ex Bornet et Flahault и принята во всех последующих определителях советской школы; Л. Гейтлер и его последователи всегда рассматривали *S. turfaceum* как отдельный вид. В ряде публикаций из тропических регионов (Couté et al., 1999; Ferreira et al., 2013) содержатся сведения о нахождении обоих видов (*S. minutum* и *S. turfaceum*) в аэрофитоне, приведены их описания и фотографии, недавно *S. turfaceum* была секвенирована (Mareš et al., 2015). Оба эти вида распространены в Европе, они могут быть найдены в нашей стране, поэтому у нас нет оснований исключать их из флоры Украины.

Вид *S. intermedia* был описан Н.В. Кондратьевой (1968) из Волынского Полесья, где обитал на пересыхающих участках гипново-осоковых болот. Повторно был обнаружен через несколько десятилетий (Виноградова, 1994) сразу в нескольких локалитетах Горного Крыма: на орошаемых скалах водопадов Учан-Су и Яузлар в окрестностях Ялты (единичные экземпляры), а также водопада Суаткан в Бахчисарайском районе (микроскопические скопления). В настоящее время *S. intermedium* Kondrat. (именно в таком написании) признан таксономически и включен во флоры и электронные базы данных (Komárek, 2013; Guiry, Guiry, 2015) как террестриально-субаэрофитный вид, известный пока только из Украины.

Немного следует сказать о *S. ocellatum* – высокополиморфном виде, который неоднократно находили в болотах Украинского Полесья (Косинська, 1932; Раевська, 1950; Кондратьева, 1951; Кондратьева, 1956; Фролова, 1955; Паламар, 1957); одно время он даже был включен в Красную Книгу Украины (Червона ..., 1996)¹ со статусом «редкий вид». Для *S. ocellatum* в Украине приводилось, кроме типовой, еще несколько форм: f. *panniforme* (Agardh) Elenkin, f. *tomentosum* (Kütz.) Elenkin, а также описанные на украинском материале f. *hypnicola* N. Kondrat. и f. *sphagnalis* N. Kondrat. Рассмотрим последние более подробно. Изучив природный материал, Н.В. Кондратьева детально описала выделенные ею формы, уделив особое внимание морфологическим отличиям между ними. Эти формы различаются также экологически – f. *hypnicola* развивается на пересыхающих участках гипново-осоковых болот, т.е. в субаэрофитоне, а f. *sphagnalis* – аквальная, найдена в сфагновых болотах. Но основное отличие упомянутых выше форм от всех других форм этого вида состоит в том, что у них отсутствуют четко выраженные гетероцисты. Этот признак характерен для другого рода сем. *Stigonemataceae* – *Doliocatella* Geitler, описанного из дельты Амазонки и в Европе не встречающегося. В настоящее время статус форм *hypnicola* и *sphagnalis* не определен. В отличие от других форм *S. ocellatum*, которые в настоящее время либо включены в типовую форму вида, либо рассматриваются как отдельные виды (о них ниже), формы *hypnicola* и *sphagnalis* упомянуты во «Флоре пресных вод Центральной Европы», посвященной гетероцитным родам цианопрокариот (Komárek, 2013). В работе приведены их оригинальные

¹ См. http://search.ligazakon.ua/l_doc2.nsf/link1/RE16642.html

рисунки, выполненные Н.В. Кондратьевой с подписью «*Stigonema* cf. *ocellatum*». Если материал, соответствующий указанным формам, будет вновь обнаружен и изучен современными методами, весьма вероятно, что это окажутся новые виды. В результате номенклатурных комбинаций, предложенных А.А. Еленкиным (1938), f. *panniforme* и f. *tomentosum* возникли из самостоятельных видов. Как и в случае с *S. turfaceum*, видовой статус этих таксонов в настоящее время не вызывает сомнений и они должны учитываться наряду с другими представителями рода *Stigonema*, несмотря на то, что за последние 60 лет не было ни одного сообщения о находках каких-либо форм *S. ocellatum* в Украине. Мы не считаем правильным исключать этот вид из флоры (как он был исключен из последнего издания Красной книги Украины), поскольку всегда остается вероятность новых находок (примеры рассмотрены выше). Поэтому мы с уверенностью можем предположить, что все виды *Stigonema*, которые когда-либо находили на территории Украины, действительно здесь обитают и должны учитываться при оценке видового разнообразия цианопрокариот флоры Украины.

Систематическое положение истинноветвящихся цианопрокариот флоры Украины в свете современных данных

Как отмечено выше, истинноветвящиеся цианопрокариоты во флоре Украины представлены семью родами: *Capsosira*, *Pulvinularia*, *Fischerella*, *Brachytrichia*, *Mastigocoleus*, *Hapalosiphon* и *Stigonema*. Их систематическое положение до сих пор подвергается частым пересмотрам. Поскольку в сводке *Algae of Ukraine* (Vinogradova, 2006) для гормогониевых водорослей использовалась система, принятая Н.В. Кондратьевой (1968), упомянутые роды относили к семействам *Capsosiraceae*, *Pulvinulariaceae*, *Mastigocladaceae* (*Brachytrichia*), *Nostochopsidaceae* (*Mastigocoleus*) и *Stigonemataceae* (*Fischerella*, *Hapalosiphon*, *Stigonema*) пор. *Stigonematales*. За истекшие десять лет был достигнут значительный прогресс в изучении представителей этой группы молекулярно-филогенетическими методами, что изменило представления об их положении в системе цианопрокариот. Хотя степень изученности отдельных родов различна, накопленные данные позволяют достаточно обоснованно определить их таксономическое положение. Рассмотрим этот вопрос подробнее, начав с титульного рода семейства *Stigonemataceae*.

Молекулярно-биологическое изучение представителей рода *Stigonema* до последнего времени считалось проблематичным — их полисахаридные чехлы, как правило, населены одноклеточными цианопрокариотами, затрудняющими получение аксенических культур и способными подавлять рост трихомов; кроме того, из форм с обильной слизью достаточно сложно экстрагировать ДНК. Однако недавно (Mareš et al., 2015) была разработана методика, позволяющая получать культуры из одиночных клеток, гормогониев и молодых нитей, не имеющих влагилиц, благодаря чему ее авторам удалось осуществить

секвенирование и последующий филогенетический анализ штаммов семи видов *Stigonema* из Европы, Северной и Центральной Америки, среди которых шесть (*S. ocellatum*, *S. tomentosum*, *S. hormoides*, *S. turfatum*, *S. panniforme*, *S. informe*) указывались для Украины. Было показано, что эти виды образуют монофилетический кластер, подтверждая существование рода *Stigonema*, занимающего обособленное положение среди истинноветвящихся цианобактерий.

Еще один род семейства *Stigonemataceae*, выявленный в Украине, — *Pulvinularia*. Первоначально (Geitler, 1925a, b) он был отнесен к монотипному семейству *Pulvinulariaceae* Geitler. Эту точку зрения поддержал Еленкин А.А. (1938), хотя и отмечал, что морфологически представители данного семейства очень близки к сем. *Capsosiraceae*. Молекулярно-филогенетическое исследование рода *Pulvinularia* до сих пор не проведено из-за серьезных проблем с выделением в культуру, а вот морфологические и ультраструктурные особенности *P. suecica* по-разному трактуются разными авторами. Бранко Л. с соавт. (Branco et al., 2010), изучив природные популяции этого вида, эпифитирующего на водорослях в высокогорных ручьях юго-восточной Бразилии, особое внимание уделили характеру формирования ветвления и на основании этого сделали вывод, что все роды с дихотомическим и псевдодихотомическим типом ветвления должны относиться к одному семейству — *Capsosiraceae* Geitler sensu Bourg. В свою очередь, И. Комарек (Komárek, 2013) все роды с исключительно истинным ветвлением, в т.ч. *Pulvinularia*, отнес к сем. *Stigonemataceae*, поглотившему семейства *Pulvinulariaceae* и *Capsosiraceae*. Как будет показано ниже, сем. *Capsosiraceae* через некоторое время было восстановлено, а вот систематическое положение рода *Pulvinularia* с 2013 г. не изменилось — он относится к сем. *Stigonemataceae*.

Род *Capsosira* больше века оставался монотипным, пока в 1988 г. из Бразилии не была описана *Capsosira brasiliensis* Sant'Anna et S.M.F. Silva, эпифитирующая на других водорослях в чистых проточных водах, а в 2006 г. был выделен в культуру и описан вид *Capsosira lowei* Casamatta, S.R. Gomez et J.R. Johansen — фикобионт лишайника, росшего под брызгами водопада в Great Smoky Mountains, США. Это первый представитель рода *Capsosira*, подробно изученный молекулярно-биологическими методами. Сравнение почти полного (90 %) набора пар оснований региона 16S рНК этого штамма с представленными в Genebank последовательностями верифицированных штаммов из *Nostocales* и *Stigonematales* показало более высокий уровень сходства с представителями сем. *Nostocaceae* (*Nostoc commune* — 96,9 %, *Aulosira* sp. — 96,1 %), чем с истинноветвящимися штаммами (Casamatta et al., 2006). Как уже упоминалось выше, И. Комарек во «Флоре» отнес род *Capsosira* к сем. *Stigonemataceae* (Komárek, 2013), однако в более поздней публикации, посвященной таксономической классификации родов *Cyanoprokaryota*, основанной на полифазном подходе, сем. *Capsosiraceae*

(Geitler) Elenkin было восстановлено (Komárek et al., 2014). В настоящее время оно включено в электронные базы данных (Komárek, Hauer, 2014; Guiry, Guiry, 2015).

Таксономическая принадлежность следующих трех родов флоры Украины (*Fischerella*, *Hapalosiphon*, *Mastigocoleus*) также была пересмотрена. Систематическое положение рода *Fischerella* и его статус как таксономической единицы довольно долго обсуждались (Кондратьева, 1968; Kaštovský, Johansen, 2008; Komárek, 2013). При разработке новой системы цианопрокариот И. Комарек и К. Анагностидис выделили его в отдельное семейство *Fischerellaceae* (Anagnostidis, Komárek, 1990), представители которого были секвенированы одними из первых среди гетероцитных форм (Turner et al., 1999). Было установлено (Gugger, Hoffmann, 2004; Kaštovský, Johansen, 2008; Ferreira et al., 2013; Singh et al., 2013), что штаммы видов этого рода образуют на филогенетических деревьях отдельные кластеры, демонстрируя достаточно высокий уровень сходства с представителями родов, формально относящихся к другим семействам стигонематальных. Оценка объема и делимитация данного рода еще не завершены, некоторые авторы предлагают объединить роды *Fischerella* и *Hapalosiphon* с некоторыми другими в один (Gugger, Hoffmann, 2004) или провести ревизию *Fischerella* с целью пересмотра вопроса о его типовом виде (Kaštovský, Johansen, 2008).

Род *Hapalosiphon*, давший имя одноименному семейству, описанному А.А. Еленкиным в 1916 г., позднее был отнесен Л. Гейтлером (Geitler, 1925a,b), а затем и А.А. Еленкиным (1938) к семейству *Stigonemataceae*. Что касается рода *Mastigocoleus*, то мультигенное (16S rRNA, *nifH*, *rbcL*) филогенетическое исследование (Ramírez-Reinat, Garcia-Pichela, 2012) подтвердило, что это отдельный (deeply branching) род цианобактерий, имеющий общие черты с двумя главными таксономическими группами гетероцитной клады — *Nostocales* и *Stigonematales*. До недавнего времени его относили к семейству *Nostochopsidaceae* Geitler. По мере применения полифазного подхода к изучению штаммов широкого спектра истинноветвящихся цианопрокариот было показано, что представители ряда родов из семейств *Fischerellaceae*, *Hapalosiphonaceae*, *Nostochopsidaceae* и некоторых других не только имеют сходную морфологию, но и образуют монофилетическую кладу, соответствующую семейству *Hapalosiphonaceae* Elenkin, к которому и относят теперь роды *Fischerella*, *Hapalosiphon* и *Mastigocoleus* (Komárek, 2014).

Последний представитель истинноветвящихся цианопрокариот, известных в Украине, *Brachytrichia*, до сих пор не был изучен молекулярными методами. Отнесен к сем. *Symphyonemataceae* N. Hoffm., Komárek et Kastovsky на основании морфологического сходства с молекулярно подтвержденными родами этого семейства (*Mastigocladopsis* и *Symphyonema*) — изополярные нити с истинным ветвлением Y-типа (Komárek et al., 2014).

Список истинноветвящихся *Cyanoprokaryota* (*Nostocales*, *Nostochophycidae*)
флоры Украины

Таксон	Название, приведенное автором находки (если оно отличается от принятого в настоящее время)	Экология	Литературный источник
<i>Stigonemataceae</i> Borzi			
<i>Stigonema hormoides</i> Bornet et Flahault		Аквально-субаэрофитный	Раевська, 1950; Кондратьева, 1952
<i>S. informe</i> Kütz. ex Bornet et Flahault		Субаэрофит, эпилит	Кондратьева, 1956
<i>S. intermedium</i> N. Kondrat.		Субаэрофит	Кондратьева, 1968; Виноградова, 1994
<i>S. minutum</i> Hassall ex Bornet et Flahault		Субаэрофит	Кондратьева, 1956
<i>S. ocellatum</i> Thur. ex Bornet et Flahault		Аквально-субаэрофитный	Косинська, 1932; Раевська, 1950; Кондратьева, 1951, 1956; Фролова, 1955; Паламар, 1957
<i>S. panniforme</i> Bornet et Flahault	<i>S. ocellatum</i> f. <i>panniforme</i> (Agardh) Elenkin,	Субаэрофит	Кондратьева, 1952
<i>S. tomentosum</i> Hieron.	<i>S. ocellatum</i> f. <i>tomentosum</i> (Kütz.) Elenkin	Субаэрофит	Кондратьева, 1952
<i>S. turfaceum</i> Cooke ex Bornet et Flahault	<i>S. minutum</i> f. <i>turfaceum</i> (Cooke) Elenk.	Субаэрофит	Матвієнко, 1941
<i>Pulvinularia suecica</i> Borzi		Пресноводный	Морозов, 1929
<i>Hapalosiphonaceae</i> Elenkin			
<i>Hapalosiphon pumilus</i> Kirchner ex Bornet & Flahault	<i>Hapalosiphon fontinalis</i> (C. Agardh) Bornet emend. Elenkin	Пресноводный	Vinogradova, 2006; Конишук, 2013; Капустин, 2013; Бурова, Жежера, 2013
<i>Fischerella major</i> Gomont		Субаэрофит	Матвієнко, 1941
<i>Mastigocoleus testarum</i> Lagerh.		Аквально-субаэрофитный, на известковом субстрате. Сверлящая форма	Декенбах, 1902; Надсон, 1910; Морозова-Водяницкая, 1936; Косинская, 1948; Садогурская, 2005, 2013

<i>Capsosiraceae</i> (Geitler) Elenkin			
<i>Capsosira brebissonii</i> Kütz. ex Bornet et Flahault		Пресноводно- субаэрофитный	Свіренко, 1927
<i>Symphyonemataceae</i> Hoffmann, Komárek et Kastovsky			
<i>Brachytrichia quoyi</i> Bornet et Flahault	<i>Brachytrichia balani</i> (Thur.) Bornet et Flahault	Морской, на известковых скалах	Декенбах, 1902; Морозова- Водяницкая, 1936; Косинская, 1948; Садогурская, 2013

Таким образом, в свете современных представлений о таксономической структуре стигонематальных (которые могут рассматриваться лишь как предварительные и промежуточные), во флоре Украины представлены четыре семейства, из которых наиболее богато родами *Harposiphonaceae* (3), за ним следует *Stigonemataceae* с двумя родами, но наибольшим видовым разнообразием (9 видов) и далее семейства *Capsosiraceae* и *Symphyonemataceae* (по одному роду и одному виду). Полный список истинноветвящихся цианопрокариот флоры Украины приведен выше.

Заключение

Систематика истинноветвящихся гетероцитных цианопрокариот, традиционно объединяемых в порядок *Stigonematales*, переживает период активного ревизионизма. Молекулярно-филогенетические исследования, подтвердив монофилетичность группы *Heterocystae* в целом, выявили полифилетичность истинноветвящихся форм при достаточно высокой степени сходства с ложноветвящимися представителями порядка *Nostocales*. В результате пор. *Stigonematales* был упразднен, а все гетероцитные формы отнесены к *Nostocales*. Внутренняя таксономическая структура порядка в целом и семейств истинноветвящихся цианопрокариот в частности все еще подвергается перестройке, однако существующие сведения уже позволяют охарактеризовать видовое и таксономическое разнообразие этой группы водорослей в Украине.

Проведенный анализ показал, что истинноветвящиеся *Cyanoprokaryta* во флоре Украины образуют небольшую, но морфологически и экологически разнообразную группу из 14 видов, относящихся к семи родам и четырем семействам. Наиболее богато родами сем. *Harposiphonaceae* (3 рода), за ним следуют *Stigonemataceae* (2), *Capsosiraceae* и *Symphyonemataceae* (по одному роду и одному виду). Род *Stigonema* характеризуется значительным видовым разнообразием: в Украине найдено восемь видов из десяти, известных в Европе. Остальные роды имеют по одному виду.

С экологической точки зрения большинство обнаруженных видов (виды рода *Stigonema*, *Fischerella major*) – субаэрофиты, приуроченные пре-

имущественно к болотным экосистемам. *Pulvinularia suecica*, *Hapalosiphon pumilus* и *Capsosira brebissonii* известны как обитатели пресных вод, а два вида (*Brachytrichia quoyi* и *Mastigocoleus testarum*) обитают в морях на известковом субстрате, последний вид относится к группе сверлящих водорослей. Из-за особенностей экологии большинство представителей истинноветвящихся цианопрокариот – редко встречающиеся формы, хотя они могут иметь космополитный тип ареала. В их числе *Capsosira brebissonii*, *Pulvinularia suecica* и *Fischerella major*, найденные в Украине и известные в мире по единичным находкам. Вид *Stigonema intermedium* N. Kondrat. пока остается украинским эндемиком.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурова О.В., Жежера М.Д. Водорості національного природного парку «Деснянсько-Старогутський». – Суми: Універ. книга, 2013. – 182 с.
- Виноградова О.М. Синьозелені водорості Гірського Криму: Дис. ... канд. біол. наук. – Київ, 1994. – 388 с.
- Декенбах К.Н. О водорослях Балаклавской бухты // Тр. С.Пб. общ-ва естествоиспыт. природы. – 1902. – 33(7). – С. 337–338.
- Еленкин А.А. Синезеленые водоросли СССР. – М.; Л.: Из-во АН СССР, 1936, 1938, 1949.
- Капустин Д.А. Водоросли водоемов Полесского природного заповедника (Украина) // Альгология. – 2013. – 23(1). – С. 82–95.
- Кондратьева Н.В. Матеріали до вивчення синьозелених водоростей м. Києва і його околиць // Бот. журн. АН УССР. – 1951. – 8(1). – С. 71–87.
- Кондратьева Н.В. Синезеленые водоросли водоемов замедленного стока Правобережного Украинского Полесья: Дис. ... канд. биол. наук. – Киев, 1952. – 538 с.
- Кондратьева Н.В. Синьозелені водорості деяких боліт Полісся // Бот. журн. АН УССР. – 1956. – 13(2). – С. 89–98.
- Кондратьева Н.В. Клас гормогонієві – *Hormogoniophyceae*. – К.: Наук. думка, 1968. – 523 с. – (Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 1. Синьозелені водорості – *Cyanophyta*. Ч. 2).
- Конищук М.А. Водоросли болот Национального природного парка «Припять-Стоход» (Волыньское Полесье, Украина) // Альгология. – 2013. – 23(2). – С. 438–449.
- Косинская Е.К. Определитель морских синезеленых водорослей. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 278 с.
- Косинська Є.К. Список синьозелених водоростів м. Києва та його околиць, зібраних улітку 1928 року // Журн. біо-бот. циклу ВУАН. – 1932. – (3/4). – С. 109–118.
- Матвієнко О.М. Водорості боліт Харківської області // Учен. зап. Харьк. ун-ту. – 1941. – 22(4). – С. 19–39.
- Морозов П.А. Список водоростей р. Самари // Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст. – 1929. – (1). – С. 67–68.
- Морозова-Водяницкая Н.В. Водоросли окрестностей Карадага // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1936. – 5. – С. 233–271.

- Надсон Г.А. *Mastigocoleus testarum* Lagerh. в пресной воде // Изв. бот. сада. — 1910. — **10**(5/6). — С. 151–153.
- Паламар Г.М. До питання про водорості деяких водойм України // Наук. зап. Херсон. держ. пед. ун-ту. — 1957. — (8). — С. 369–387.
- Раєвська І.О. Нові і рідкісні водорості для флори УРСР, знайдені в околицях Рибного озера під Києвом // Наук. зап. Київ. ун-ту. — 1950. — **9**(8). — С. 161–189.
- Садогурская С.А. *Cyanophyta* морской каменистой супралиторали Крыма: Дис. ... канд. биол. наук. — Ялта, 2005. — 395 с.
- Садогурская С.А. Аннотированный список *Cyanoprokaryota* морской каменистой супралиторали природного заповедника «Мыс Мартьян» // Черномор. бот. журн. — 2013. — **9**(1). — С. 125–138.
- Свіренко Д.О. Альгологічне дослідження цікавого купиння коло Дніпропетровська // Тр. фіз.-мат. від. Укр. АН. — 1927. — **3**(7). — С. 67–68.
- Фролова І.О. Альгофлора сфагново-осокового болота в околицях Києва // Наук. зап. Київ. ун-ту. — 1955. — **13**(15). — С. 155–185.
- Червона книга України. Рослинний світ. 2-е вид. — К.: Укр. енцикл., 1996. — 608 с.
- Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 5. *Stigonemaales* // Arch. Hydrobiol., Suppl. — 1990. — **82**. — P. 1-73. — (Algol. Stud., **59**).
- Branco L.H.Z., Necchi O. New occurrence of the rare genus *Doliocatella* (*Stigonematales*, *Cyanophyceae*) // Nova Hedw. — 1999. — **68**(3/4). — P. 393–397.
- Branco L.H.Z., Hoffmann L., Necchi O. Jr., Taboga S.R., Moura E.N.M. Branch formation in *Pulvinularia suecica* (*Nostocales*, *Cyanoprokaryota*) and considerations on the classification of dichotomously and pseudodichotomously branched genera // Nova Hedw. — 2010. — **90**(1/2). — P. 95–104.
- Casamatta D.A., Gomez S.R., Johansen J.R. *Rexia erecta* gen. et sp. nov. and *Capsosira lowei* sp. nov., two newly described cyanobacterial taxa from the Great Smoky Mountains National Park (USA) // Hydrobiologia. — 2006. — **561**. — P. 13–26.
- Castenholz R.W. Phylum BX. *Cyanobacteria*. Oxygenic Photosynthetic Bacteria // Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 2-nd ed. — New York, etc.: Springer Verlag, 2001. — P. 473–503.
- Couté A., Tell G., Thérézien Y. *Cyanophyceae* (*Cyanobacteria*) aérophiles de Nouvelle-Calédonie // Cryptogam., Alg. — 1999. — **20**. — P. 301–344.
- Ferreira V., Branco L. H.Z., Kaštovský J. True branched nostocalean cyanobacteria from tropical aerophytic habitats and molecular assessment of two species from field samples // Rev. Biol. Trop. — 2013. — **61**(1). — P. 455–466.
- Geitler L. *Cyanophyceae* // Rabenhorst's Kryptogamenflora. Vol. 14. — Leipzig: Acad. Verlag, 1932. — 1196 S.
- Geitler L. Synoptische Darstellung der Cyanophyceen in morphologischer und systematischen Hinsicht. // Beih. Bot. Cbl. — 1925a. — **2**(41). — S. 163–184.
- Geitler L. *Cyanophyceae* // Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Vol. 12. — Jena: G. Fischer, 1925b. — 450 S.
- Giovannoni S.J., Turner S., Olsen G.J., Barns S., Lane D.J., Pace N.R. Evolutionary relationships among cyanobacteria and green chloroplasts // J. Bacteriol. — 1988. — **170**(8). — P. 3584–3592.

- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. <http://www.algaebase.org>; searched on 16 December 2015.
- Gugger M.F., Hoffmann L. Polyphyly of true branching cyanobacteria (*Stigonematales*) // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2004. – **54**. – P. 349–357.
- Hoffmann L., Komárek J., Kaštovský J. System of cyanoprokaryotes (cyanobacteria) – state 2004 // Algol. Stud. – 2005. – **117**. – P. 95–115.
- Kaštovský J., Johansen J.R. *Mastigocladus laminosus* (*Stigonematales*, *Cyanobacteria*): phylogenetic relationship of strains from thermal springs to soil-inhabiting genera of the order and taxonomic implications for the genus // Phycologia. – 2008. – **47**(3). – P. 307–320.
- Komárek J. Cyanobacterial taxonomy: current problems and prospects for the integration of traditional and molecular approaches // Algae. – 2006. – **21**(4) – P. 349–375.
- Komárek J. *Cyanoprokaryota*. 3rd pt: *Heterocytous* Genera. – Berlin; Heidelberg: Elsevier, 2013. – 1130 S. – (Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd 19/3).
- Komárek J., Hauer T. CyanoDB.cz - On-line database of cyanobacterial genera. - Word-wide electronic publication, Univ. of South Bohemia & Inst. of Botany AS CR, <http://www.cyanodb.cz>; last update 10 April 2014.
- Komárek J., Kaštovský J., Mareš J., Johansen J.R. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014 using a polyphasic approach // Preslia. – 2014. – **86**(4). – P. 295–235.
- Mareš J., Lara Y, Dadáková I., Hauer T., Uher B., Wilmotte A., Kaštovský J. Phylogenetic analysis of cultivation-resistant terrestrial cyanobacteria with massive sheaths (*Stigonema* spp. and *Petalonema alatum*, *Nostocales*, *Cyanobacteria*) using single-cell and filament sequencing of environmental samples // J. Phycol. – 2015. – **51**(2). – P. 288–297.
- Ramírez-Reinat E.L., García-Pichel F. Characterization of a marine cyanobacterium that bores into carbonates and the redescription of the genus *Mastigocoleus* // J. Phycol. – 2012. – **48**(3). – P. 740–749.
- Rippka R., Deruelles J., Waterbury J.B., Herdman M., Stanier R.Y. Generic assignments, strain histories and properties of pure cultures of *Cyanobacteria* // J. Gen. Microbiol. – 1979. – **111**(1). – P. 1–61.
- Rott E. and Hernández-Mariné M. *Pulvinularia suecica*, a rare stigonematalean cyanophyte // Arch. F. Hydrobiol. Suppl. – 1994. – **75**. – P. 313–322.
- Singh P., Fatma A., Mishra A.K. Molecular phylogeny and evogenomics of heterocystous cyanobacteria using *rbcl* sequence data // Ann. Microbiol. – 2015. – **65**. – P. 799–807.
- Singh P., Singh S.S., Elster J., Mishra A.K. Molecular phylogeny, population genetics, and evolution of heterocystous cyanobacteria using *nif H* gene sequences // Protoplasma. – 2013. – **250**(3). – P. 751–764.
- Tomitani A., Knoll A.H., Cavanaugh C.V., Ohno T. The evolutionary diversification of cyanobacteria: molecular-phylogenetic and paleontological perspectives // PNAS. – 2006. – **103**(14). – P. 5442–5447.
- Turner S., Prier K.M., Miao V.P.W., Palmer J.D. Investigating deep phylogenetic relationships among cyanobacteria and plastids by small subunit *rRNA* sequence analysis // J. Eukaryot. Microbiol. – 1999. – **46**(4). – P. 327–38.

- Vinogradova O.N. *Hormogoniophyceae* // Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography / Eds Tsarenko P., Wasser S., Nevo E. – Ruggell: A.R. Gantner Verlag K.-G., 2006. – P. 96–215.
- Werner V.R. *Cyanophyceae* // *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*. Vol. 1. – Rio de Janeiro / Andrea Jakobs. Estúd.; Inst. de Pesquisas Jardim Bot. do Rio de Janeiro, 2010. – P. 356–366.
- Wilmutte A., Herdman M. Phylogenetic relationships among the cyanobacteria based on 16S rRNA sequences // *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*. 2-nd ed. – New York, etc.: Springer Verlag, 2001. – P. 487–493.

Поступила 10 ноября 2015 г.

Подписал в печать П.М. Царенко

REFERENCES

- Anagnostidis K. and Komárek J., *Arch. Hydrobiol.*, Suppl., 1990, 82:1-73, *Algol. Stud.*, **59**.
- Branco L.H.Z. and Necchi O., *Nova Hedw.*, 1999, 68(3-4):393-397.
- Branco L.H.Z., Hoffmann L., Necchi O. Jr., Taboga S.R., and Moura E.N.M., *Nova Hedw.*, 2010, 90(1-2):95-104.
- Burova O.V. and Zhezhera M.D., *Vodorosti Natsionalnogo prirodnoho parku Desnyansko-Starogutskiy (Algae of Desnyansko-Starogutsky National Park)*, Univ. Book, Sumy, 2013, 182 p. (In Ukr.)
- Casamatta D.A., Gomez S.R., and Johansen J.R., *Hydrobiologia*, 2006, 561:13-26.
- Castenholz R.W., *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, 2-nd ed., Springer Verlag, New York, etc., 2001, pp. 473-503.
- Chervona knyha Ukrainy. *Roslynnyi svit (Red Data Book of Ukraine. Flora)*, 2-nd ed., Ukr. Entsikl., Kiev, 1996, 608 p. (In Ukr.)
- Couté A., Tell G., and Thérézien Y., *Cryptogam. Alg.*, 1999, 20:301-344.
- Dekenbakh K.N., *Trudy S.Pb. ob. estestv.*, 1902, 33(7):337-338.
- Elenkin A.A., *Sinezelenye vodorosli SSSR (Blue-green algae of the USSR)*, Izd.-vo AN SSSR, Moscow; Leningrad, 1936, 1938, 1949. (In Rus.)
- Ferreira V., Branco L.H.Z., and Kaštovský J., *Rev. Biol. Trop.*, 2013, 61(1):455-466.
- Frolova I.O., *Nauk. Zap. Kiev. Univ.*, 1955, 13(15):155-185.
- Geitler L., *Rabenhorst's Kryptogamenflora*, Vol. 14, Acad. Verlag, Leipzig, 1932, 1196 p.
- Geitler L., *Beih. Bot. Cbl.*, 1925a, 2(41):163-184.
- Geitler L., *Cyanophyceae: Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz*, Vol. 12, G. Fischer, Jena, 1925b, 450 S.
- Giovannoni S.J., Turner S., Olsen G.J., Barns S., Lane D.J., and Pace N.R., *J. Bacteriol.*, 1988, 170(8):3584-3592.
- Gugger M.F. and Hoffmann L., *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2004, 54:349-357.
- Guiry M.D. and Guiry G.M. <http://www.algaebase.org>; searched on 16 December 2015.
- Hoffmann L., Komárek J., and Kaštovský J., *Algol. Stud.*, 2005, 117:95-115.
- Kapustin D.A., *Algologia*, 2013, 23(1):82-95.
- Kaštovský J. and Johansen J.R., *Phycologia*, 2008, 47(3):307-320.
- Komárek J., *Algae*, 2006, 21(4):349-375.

- Komárek J., *Süsswasserflora von Mitteleuropa*. Bd 19/3. *Cyanoprokaryota*. 3rd pt: *Heterocytous Genera*, Elsevier, Berlin; Heidelberg, 2013, 1130 S.
- Komárek J. and Hauer T., <http://www.cyanodb.cz>; last update 10 April 2014.
- Komárek J., Kaštovský J., Mareš J., and Johansen J.R., *Preslia*, 2014, 86(4):295-235.
- Kondratyeva N.V., *Sinezelenye vodorosli vodoemov zamedlennogo stoka Pravoberezhnogo Ukrainskogo Polesya*, Diss. kand. biol. nauk (*Blue-green algae of slow runoff water bodies of Right-Bank Ukrainian Polissya*, Ph.D. (Biol.) Thesis), Kiev, 1952, 538 p. (In Rus.)
- Kondratyeva N.V., *Klas hormogoniyevi – Hormogoniophyceae: Vyznachnyk prysnovodnykh vodorostey Ukrayinskoyi RSR*. Vyp. 1. *Siniozeleni vodorosti – Cyanophyta*. Ch. 2 (*Class Hormogoniophyceae: Identification Manual of freshwater algae of Ukrainian SSR*. Issue 1. *Blue-green algae – Cyanophyta*. Pt 2), Nauk. dumka Press, Kiev, 1968, 523 p.
- Kondratyeva N.V., *Bot. J. AN USSR*, 1951, 8(1):71-87.
- Kondratyeva N.V., *Bot. J. AN USSR*, 1956, 13(2):89-98.
- Konishchuk M.A., *Algologia*, 2013, 23(2):438-449.
- Kosinska Ye.K., *Zhurn. bio-bot. tsiklu VUAN*, 1932, (3/4):109-118.
- Kosinskaya E.K., *Opredelitel morskikh sinezelenykh vodorosley (Identification Manual of marine blue green algae)*, AN SSSR Publ., Moscow; Leningrad, 1948, 278 p. (In Rus.)
- Mareš J., Lara Y., Dadáková I., Hauer T., Uher B., Wilmotte A., and Kaštovský J., *Phycologia*, 2015, 51(2):288-297.
- Matviyenko O.M., *Uchen. Zap. Khark. Univ.*, 1941, 22(4):19-39.
- Morozov P.A., *Visnyk Dnipropetr. Hidrobiol. St.*, 1929, (1), pp. 67-68. (In Ukr.)
- Morozova-Vodyanitskaya N.V., *Trudy Sevastop. Biol. St.*, 1936, 5, pp. 233-271. (In Rus.)
- Nadson G.A., *Izv. bot. sada*, 1910, 10(5/6):151-153.
- Palamar G.M., *Nauk. Zap. Kherson. Derzh. Ped. Univ.*, 1957, (8):369-387.
- Ramírez-Reinat E.L. and García-Pichel F., *Phycologia*, 2012, 48(3):740-749.
- Rayevska I.O., *Nauk. Zap. Kiev. Univ.*, 1950, 9(8):161-189.
- Rippka R., Deruelles J., Waterbury J.B., Herdman M., and Stanier R.Y., *J. Gen. Microbiol.*, 1979, 111(1):1-61.
- Rott E. and Hernández-Mariné M., *Algol. Stud. Arch. F. Hydrobiol. Suppl.*, 1994, 75: 313-322.
- Sadogurskaya S.A., *Chernomor. Bot. J.*, 2013, 9(1):125-138.
- Sadogurskaya S.A., *Cyanophyta morskoy kamenistoy supralitoral'noy Kryma*, Diss. kand. biol. nauk (*Cyanophyta sea rocky supralittoral Crimea*. Ph.D. (Biol.) Thesis), Yalta, 2005, 395 p. (In Rus.)
- Singh P., Fatma A., and Mishra A.K., *Ann. Microbiol.*, 2015, 65:799-807.
- Singh P., Singh S.S., Elster J., and Mishra A.K., *Protoplasma*, 2013, 250(3):751-764.
- Svirenko D.O., *Trudy fiz.-mat. vid. Ukr. AN*, 1927, 3(7):67-68.
- Tomitani A., Knoll A.H., Cavanaugh C.V., and Ohno T., *PNAS*, 2006, 103(14):5442-5447.
- Turner S., Prier K.M., Miao V.P.W., and Palmer J.D., *J. Eukaryot. Microbiol.*, 1999, 46(4):327-338.
- Vinogradova O.M., *Siniozeleni vodorosti Girs'kogo Krymu*, Diss. kand. biol. nauk (*Blue Green Algae of Mountain Crimea*, Ph.D. (Biol.) Thesis), Kiev, 1994, 388 p. (In Ukr.)
- Vinogradova O.N., *Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*, Tsarenko P., Wasser S., and Nevo E. (Eds), A.R.A. Gantner Verlag K.-G., Ruggell, 2006, pp. 96-215.

Werner V.R., *Catálogo de plantas e fungos do Brasil*, Vol. 1, Andrea Jakobs. Estúd.; Inst. de Pesquisas Jardim Bot. do Rio de Janeiro, 2010, pp. 356-366.

Wilimotte A. and Herdman M., *Bergey's Manual of Systematic Bacteriology*, 2-nd ed., Springer Verlag, New York, etc., 2001, pp. 487-493.

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2016, 26(1):56-73

<http://dx.doi.org/10.15407/alg26.01.056>

O.N. Vinogradova

N.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine,
2, Tereshchenkivska St., Kiev 01004, Ukraine
e-mail: o.vinogradova@gmail.com

REPRESENTATIVES OF *STIGONEMATALES* IN THE FLORA OF UKRAINE:
DIVERSITY, ECOLOGY, TAXONOMIC POSITION

The information about the diversity of representatives of the order *Stigonematales* Geitler in the flora of Ukraine are analyzed in the light of modern ideas about the taxonomy, ecology, phylogeny and position of the true branching forms in the system of heterocystous cyanoprokaryotes. Critical revision of historical and contemporary data on their findings in Ukraine revealed 14 species of true branching cyanobacteria belonging to seven genera and four families of monophyletic group *Nostochophycidae*. Family *Hapalosiphonaceae* is the most diverse (3 genera) followed by *Stigonemataceae* (2), *Capsosiraceae* and *Symphyonemataceae* (one genus and one species in each). Genus *Stigonema* C. Agardh ex Bornet & Flahault in Ukraine is represented by eight species of ten known in Europe; the rest contain one species each. Most of revealed species are subaerophytes, mostly occurring in the marsh ecosystems, three species are known as freshwater, and two species (*Brachytrichia quoyi* Bornet et Flahault and *Mastigocoleus testarum* Lagerh.) occur in the seas on limestones; the latter refers to a group of boring euendoliths. In Ukraine, very rare species were found: *Capsosira brebissonii* Kütz. ex Bornet & Flahault and *Pulvinularia suecica* Borzi are known in the world by single finds, *Fischerella major* Gomont was recorded in Europe only three times. *Stigonema intermedium* N. Kondrat. until now known only from Ukraine: the species first was described as the inhabitant of drying up sites of hypnum-sedge bogs in Western Polesie; later it was found again on dripping rocks in the Crimean Mountains.

Key words: *Stigonematales*, *Capsosira brebissonii*, *Pulvinularia suecica*, *Fischerella major*, *Stigonema intermedium*, diversity, ecology, taxonomy, rare species, Ukraine.