

УДК 581.2

О.Н. ВИНОГРАДОВА

Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
ул. Терещенковская, 2, 01001 Киев, Украина

**РОД *PHORMIDIUM* KÜTZ. EX GOMONT (*OSCILLATORIALES*,
CYANOPROKARYOTA) ВО ФЛОРЕ УКРАИНЫ**

Рассматриваются вопросы систематики, экологии и распространения видов рода *Phormidium* Kütz. ex Gomont (*Oscillatoriales*, *Cyanoprokaryota*) на территории Украины. Предложены новые таксономические комбинации: *Phormidium anissimovae* (Elenkin) O.M. Vynogr. comb. nov., *Ph. kondratjevi* (N.V. Kondrat.) O.M. Vynogr. comb. nov., *Ph. takyricum* (Novichk.) O.M. Vynogr. comb. nov.

Ключевые слова: *Phormidium*, *Oscillatoriales*, *Cyanoprokaryota*, новые таксономические комбинации, флора, Украина.

Введение

Синезеленые водоросли (цианеи, цианобактерии) – древняя группа фотосинтезирующих прокариот, населяющих водные и наземные экосистемы. Благодаря своей долгой эволюционной истории синезеленые водоросли смогли накопить запас адаптационных свойств, позволивший им освоить практически все типы местообитаний, существующих на нашей планете, и стать важным компонентом автотрофного блока биосферы (The Ecology ..., 2000; Seckbach, Oren, 2007).

Традиционно синезеленые водоросли принадлежали к объектам альгологии, а их систематика опиралась на «морфологическую» концепцию вида, т.е. на морфологические и размерные признаки. В последние десятилетия подходы к систематике этой группы существенно изменились. Это было связано с осознанием важности прокариотической структуры цианей и отнесением их к царству *Prokaryota*, с активным развитием молекулярно-биологических исследований, показавших, что филогенетически синезеленые водоросли относятся к домену *Bacteria* в ранге филы (= отдела) *Cyanobacteria* (Castenholz, 2001), и интенсивными исследованиями представителей цианобактерий бактериологами, исползуемыми полифазный подход. Такой подход учитывает генетические, морфологические, цитологические, физиологические и экологические особенности идентифицируемого штамма. В настоящее время «альгологическое» и «бактериологическое» направления в изучении цианей развиваются параллельно, взаимно дополняя и обогащая друг друга. По мнению представителей обоих направлений (Hoffmann, 2005; Oren, Tindall, 2005; Madigan, Imhoff, 2007), идеальным выходом было бы создание общей номенклатуры и применение идентичных методов для описания видов и характеристики типов. В последнее десятилетие «Международная ассоциация по исследованию *Cyanophyta*» (The International Association for *Cyanophyta* Research, IAC), объединяющая всех исследова-

© О.Н. Виноградова, 2011

телей этой группы, прилагает целенаправленные усилия для гармонизации номенклатуры *Cyanobacteria/Cyanophyta*. Результатом деятельности IАС должна стать публикация «Проверенных списков названий *Cyanobacteria/Cyanophyta*», над которыми в настоящее время трудятся ученые (Oren et al., 2009).

Таким образом, систематика синезеленых водорослей переживает период синтеза новой системы, которая, будем надеяться, станет действительно филогенетической, но при этом останется удобной для использования в практике полевых исследований.

Работая над подготовкой выпусков «Флоры водорослей Украины», посвященных синезеленым водорослям, в частности порядку *Oscillatoriales*, нами был проведен критический анализ систематического состава и видового разнообразия его представителей во флоре Украины с точки зрения новых номенклатурных построений, принятых во «Флоре пресных вод Европы» (Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005). В данной статье изложены результаты критической обработки одного из крупнейших родов – *Phormidium* Kütz. ex Gomont, который входит в число ведущих в составе *Cyanoprokaryota*.

Концепция вида у синезеленых водорослей и систематика рода *Phormidium* Kütz. ex Gomont

Проблема вида в биологии относится к числу наиболее сложных и дискуссионных. В случае с прокариотическими водорослями этот вопрос еще более запутан.

Становление концепции вида у синезеленых водорослей происходило на фоне общих представлений о виде у низших растений. По словам А.А. Еленкина, «старые альгологи» (С. Aghard, F. Kützing G. Meneghini, J. Vaucher) «смотрели на видовую единицу низших организмов как на совершенно неустойчивый, текучий элемент, непрерывно меняющий свою форму ...» (Еленкин, 1938). Следующим этапом в разработке концепции вида у синезеленых водорослей стали труды А. Гансгирга (А. Hansgirg), который, хотя и стоял на позициях признания крайнего полиморфизма, присущего этой группе, рассматривал вид у синезеленых водорослей как необычайно полиморфную, но в известных пределах постоянную таксономическую единицу. Многие теоретические воззрения А. Гансгирга на вид и видообразование у синезеленых водорослей были позднее подвергнуты обоснованной критике и опровергнуты (Еленкин, 1938), но большинство описанных им видов сохранились в авторской редакции до наших дней (Komárek, Anagnostidis, 2005). Во второй половине 19 века благодаря классическим трудам по систематике отдельных групп синезеленых водорослей (Bornet, Thuret, 1876-1880; Bornet, Flahault, 1886-1888; Gomont, 1892) было сформировано представление об объеме и значении вида у цианей, а также разработана морфологическая концепция, на которой строилась систематика этой группы на протяжении почти всего 20 в. Согласно этой концепции,

основной таксономический вес имеют морфологические и размерные признаки. Хорошей иллюстрацией эволюции взглядов на вид у синезеленых водорослей может служить род *Phormidium*.

Род *Phormidium* описан Ф. Кютцингом (Kützing, 1843). Основными признаками, на основании которых был выделен этот род, стали внешний вид и структура макроскопических разрастаний, образуемых нитями. Для данного рода характерно образование дерновинок с более или менее склеивающимися или расплывающимися влагалищами. М. Гомон (Gomont, 1892) осуществил критическую ревизию *Oscillatoriales* (сем. *Oscillatoriaceae* sensu Gomont). Род *Phormidium*, согласно Гомону, относится к трибе *Lyngbyeae* (один трихом во влагалище) вместе с родами *Plectonema* Thuret ex Gomont, *Symploca* Kütz. ex Gomont, *Lyngbya* C. Aghard ex Gomont, *Trichodesmium* Ehrenb. ex Gomont, *Borzia* Cohn ex Gomont, *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont, *Arthrospira* Stizenb. ex Gomont и *Spirulina* Turpin ex Gomont. В монографии Гомона приведены описания и рисунки 29 критически обработанных им видов *Phormidium*. Предложенная Гомоном трактовка этого рода была принята большинством систематиков синезеленых водорослей (Geitler, 1925, 1932; Еленкин, 1938–1949; Desikachary, 1959; Starmach, 1966; Кондратьева, 1968).

В то же время, в некоторых системах *Oscillatoriales* второй половины 20 века род *Phormidium* не признавался. Так, в наиболее радикальной после Гомона ревизии осцилляториальных водорослей (Drouet, 1968, 1981) ее автор, отрицая таксономическое значение морфологии влагалищ и трихомов, на основании цитологических отличий (главным образом, расположения грануляций в клетках) и морфологии конечных клеток оставил только шесть родов осцилляториальных: *Oscillatoria*, *Spirulina*, *Arthrospira*, *Porphyrosiphon* Kütz. ex Gomont, *Microcoleus* Desm. ex Gomont и *Schyzothrix* Kütz. ex Gomont. Р. Буррелли (Bourrelly, 1969, 1970a, b), признавая в целом классические критерии выделения родов осцилляториальных, объединил роды *Phormidium*, *Symploca* и *Lyngbya* в *Lyngbya* s.l. Системы Ф. Друэ и П. Буррелли не нашли широкой поддержки таксономистов, так как предложенные ими подходы были во многом спорными. В классической трактовке род *Phormidium* представлен практически во всех определителях и крупных флористических сводках 20 века. Хорошим примером такого понимания рода *Phormidium* служит диагноз, приведенный в определителе пресноводных водорослей Украины (Кондратьева, 1968).

По мере развития систематики и накопления новых данных об ультраструктуре, физиолого-биохимических и молекулярно-генетических особенностях синезеленых водорослей становилось очевидно, что использование таксономических критериев столетней давности, опирающихся на нестабильные и весьма изменчивые признаки, все более проблематично. Гетерогенность и нечеткость в установлении объема ряда родов осцилляториальных, в т.ч. *Phormidium*, отмечались многими систематиками. Также была показана спорность признаков, предложенных классической школой, и обоснована необходимость их пере-

смотра (Anagnostidis, Komárek, 1988). Таким образом, морфологическая концепция вида синезеленых водорослей перестала соответствовать современному состоянию цианологии. На смену ей пришли подходы, связанные с активным развитием молекулярно-биологических исследований и применением полифазного подхода. На основе этого подхода известные фикологи К. Анагностидис и И. Комарек предложили новые критерии для классификации синезеленых водорослей (Komárek, Anagnostidis, 1986, 1989; Anagnostidis, Komárek, 1988) и сформулировали современную концепцию вида синезеленых водорослей. По их мнению, наилучший путь для ревизии системы *Cyanophyta* – сравнение традиционных, ультраструктурных и биохимических (генотипических) признаков и правильная оценка их совпадений. Важным систематическим признаком стали и экологические особенности вида. Было доказано (Hagemann, 2002, цит. по Komárek, Anagnostidis, 2005), что среди цианопрокариот убиквистов нет, поскольку виды быстро изменяют свои характеристики в соответствии с новыми условиями, поэтому при разграничении морфологически сходных, но экологически отличающихся типов экология имеет решающее значение. Авторы объяснили появление нового названия – *Cyanoprokaryota* тем, что таксономические единицы выше филогенетического порядка не руководствуются кодами номенклатуры и должны наиболее адекватно отражать их статус в эволюционной таксономии (*Schizophyceae* – *Myxophyceae* – *Cyanophyceae* – *Cyanobacteria* – *Nostocophyceae*, etc.). Генетически цианеи являются бактериями, однако их оксифототрофная метаболическая система, роль в эволюции растений и участие в автотрофном блоке экосистем придавали им вид «растительного организма» на протяжении всей долгой истории существования этой группы на Земле. Поэтому, с точки зрения К. Анагностидиса и И. Комарека, связывать их только с *Cyanophyceae* либо только с *Cyanobacteria* было бы неверно (Komárek, Anagnostidis, 2005). Современная концепция вида, на которой базируется система *Cyanoprokaryota* (Komárek, Anagnostidis, 2005), включает в себя следующие положения:

Вид – это группа популяций (+ штаммов), которые : принадлежат к одному генотипу (роду), обладают стабильными фенотипическими признаками (четкими и определенными, с четкими пределами изменчивости) и имеют почти идентичные экологические требования.

Преимуществами этого определения, по мнению авторов, являются интеграция текущей фенотипической изменчивости и современных электронно-микроскопических и молекулярных исследований, сочетание цитоморфологических, экологических, физиологических и молекулярных признаков и широкая применимость существующих традиционных названий, сопряженных с известными морфотипами, встречающимися в природе. Недостатком данной концепции (как, впрочем, и любой другой) является необходимость ревизии всех известных видов, которую необходимо будет проводить и в будущем с учетом новых данных.

Очевидно, что принятие такой концепции требовало пересмотра существующих таксонов и их места в системе. В частности, систематическое положение рода *Phormidium* изменилось. На основании новых критериев выделения семейств в порядке *Oscillatoriales* (ширина трихомов, радиальное расположение тилакоидов, наличие некриды й, тип клеточного деления и количество трихомов во влагалище) было описано новое семейство *Phormidiaceae* (Komárek, Anagnostidis, 1988). Основными фенотипическими признаками его являются: ширина трихомов (2)4–14(18) мкм, один трихом во влагалище (присутствует облигатно или факультативно), длина клеток равна, несколько больше или меньше ширины, гормогонии отделяются с помощью некридий, после деления клетка достигает исходных размеров, прежде чем делиться вновь, тилакоиды в клетке располагаются радиально. Описание рода *Phormidium* с учетом новых подходов к систематике осцилляториальных пережило несколько модификаций (Anagnostidis, Komárek, 1988; Komárek, 1992 in: Komárek, Nauer, 2010). Наиболее современная версия его приведена в выпуске «Флоры пресных вод Европы», посвященном порядку *Oscillatoriales* (Komárek, Anagnostidis, 2005; p. 390). На наш взгляд, это описание удачно сочетает современные подходы к систематике группы с четкими фенотипическими признаками, которые удобны для определения. Ниже мы приводим его перевод.

Phormidium Kütz. ex Gomont 1892. Таллом обычно распростертый, более-менее тонкий, нежный или сцепленный, желеобразный, слизистый, хрящеватый, пленчатый, войлокообразный до почти кожистого, полностью прилегает к субстрату или частично свободно находится в воде, иногда отрывается и плавает, образует ослизненные, подушечковидные или пленчато-кожистые скопления, иногда инкрустированные известью, изредка встречается в виде одиночных нитей. Нити разнообразно искривлены, переплетены между собой, без ложного ветвления. Влагалища встречаются факультативно (при неблагоприятных условиях) или облигатно (частота их встречаемости зависит от внешних условий), крепкие или тонкие, обычно бесцветные, прилегают к трихому, не слоистые, иногда слегка или сильно расплываются либо полностью отсутствуют (иногда утолщенные и слоистые). Трихомы цилиндрические, преимущественно длинные, слегка или сильно волнистые либо свободно и неправильно спиралевидно перекрученные, (1,8)–2,5–11(15) мкм шир., не перетянуты, слабо или отчетливо перетянуты у поперечных перегородок, заметно подвижные (также и в середине влагалища; могут скользить, ползать, волнообразно изгибаться, вибрировать с или без колебаний и оборотов). Клетки квадратные или длина их больше либо меньше ширины, без газовых вакуолей. Конечные клетки заостренные, суженные или закругленные, без или с калиптрой. Тилакоиды в клетках расположены более-менее продольно и радиально ориентированные (содержимое клеток иногда кажется неправильно сетчатым или продольно поштрихованным). Клетки делятся в поперечной плоскости и к началу следующего деления достигают исходного размера материнской клетки.

Проверенный список видов родов, обнаруженных на территории Украины¹

Но- мер гл/	Таксон	Название, под которым вид указан для Украины	Экология	Распространение в Украине	
				Регион	Местонахождение
Группа I. Концы трихомов резко или постепенно суживаются. Конечные клетки заостренные до резко заостренных, иногда искривленные, без каллиотры, без утолщения на конце					
1	<i>Phormidium acuminatum</i> (Gomont) Atnagn. et Komárek	<i>Oscillatoria acuminata</i> Gomont	Термальные источники	Степь, Украинские Карпаты	Реки (?)
2	<i>Ph. raibergianum</i> J.B. Petersen	<i>Ph. raibergianum</i> J.B. Petersen	Эварабионт	В почвах всех физико-географических зон Украины, особенно часто в степной зоне	Полесье (в т.ч. засоленные)
3	<i>Ph. taburicum</i> (Nováček) O.M. Uznog. comb. nov.	<i>Ph. raibergianum</i> f. <i>taburicum</i> Nováček, 1960. Bot. Mat. Čsl. Společ. Rostl. Věst. Inst. AN SSSR, vol. 13: 33, fig. 7	На почве (в т.ч. таежных, солончаках, сероземах)	Степь, Горный Крым	Степные (в т.ч. засоленные) и горные почвы
4	<i>Ph. variabile</i> (Wille) Atnagn. et Komárek	<i>Oscillatoria variabilis</i> (Wille) N. V. Kondrat.	Галофил	Степная зона	В соленых водоемах и почвах, на солончаках
Группа II. Концы трихомов постепенно суживаются (обычно на значительном протяжении трихона). Конечные клетки четко сужены и закруглены, без каллиотры					
5	<i>Ph. animale</i> (J. Agardh ex Gomont) Atnagn. et Komárek	<i>O. animalis</i> J. Agardh ex Gomont	Эвараофитный, иногда в сточных водоемах	Украинское Полесье, Лесостепь, Степь	Реки, в-оэд., озера, влр., Сивалл (?), солончаки (?), на почве
6	<i>Ph. corticum</i> (Moench, ex Gomont) Atnagn. et Komárek	<i>O. corticum</i> Moench, ex Gomont	Термальные источники	Лесостепь	В-оэд.
7	<i>Ph. dimorphum</i> Lemmerl.	<i>Ph. dimorphum</i> Lemmerl.	Солончаки и соляные почвы, термальные источники (?)	Украинское Полесье, Лесостепь, Степь, Горный Крым	В-оэд., озеро (?), реки (?), лиманы, солончаки, горные, засоленные, окултурованные почвы
8	<i>Ph. okenii</i> (C. Agardh ex Gomont) Atnagn. et Komárek	<i>Oscillatoria okenii</i> C. Agardh ex Gomont	Пресные, соленые, сточные воды, минеральные и серные источники, рисовые чеки	Украинское Полесье, Лесостепь, Степь	Везде на разных типах, солончаки, окултурованные почвы
9	<i>Ph. parvosporae</i> Elenkin	<i>Ph. parvosporae</i> Elenkin	В перифитоне стоячих и текущих водоемов	Лесостепь, Степь, Украинские Карпаты	Реки, озера, рисовые чеки, почвы разных типов
10	<i>Ph. salinarum</i> (Collins) Atnagn. et Komárek	<i>Oscillatoria salinarum</i> Collins	Галофил	Степь, Черное море	Соленые озера, лиманы, Одесский залив

С о х р а щ е н и я : пойм. вод. – пойменные водоемы; влр. – водохранилища; в-оэд. – водоемы-охладители электростанций.

11	<i>Rhizidium subiforme</i> (Kütz. ex Gomont) Anagn. et Komárek	<i>Oscillatoria subiformis</i> Kütz. ex Gomont	Морской вид, также в прибрежных лиманах	Степь	Саванн, лиманы
12	<i>Rh. brevisformis</i> (J. Agardh ex Gomont) Anagn. et Komárek	<i>O. brevisformis</i> J. Agardh ex Gomont	В перифитоне и бентосе источников, литорали прудов и озёр, заросших водными растениями	По всей континентальной части Украины	Волосы разных типов, солончаки (?), почвы (?)
Группа III. Концы трихомов резко суживаются, часто согнуты. Конечные клетки слабо суженно конические или почти цилиндрические, закругленные, без капилтры либо с очень слабым утолщением внешней клеточной стенки					
13	<i>Rh. borujana</i> (Bory ex Gomont) Anagn. et Komárek	<i>O. borujana</i> Bory ex Gomont	Термальные источники и солёные воды	Украинские Полесье, Степь	В.-окл., реки, лиманы, степные почвы
14	<i>Rh. brevis</i> (Kütz. ex Gomont) Anagn. et Komárek	<i>O. brevis</i> Kütz. ex Gomont	Пресноводный, в бентосе, преимущественно в виде стоячих выделков, на стенах и в подземных культурах	По всей континентальной части Украины	В водоемах всех типов и почвах
15	<i>Rh. chalybeum</i> (Mert. ex Gomont) Anagn. et Komárek	<i>O. chalybea</i> Mert. ex Gomont	В перифитоне и бентосе стоячих и проточных водоемов	По всей континентальной части Украины	В континентальных водоемах разных типов и почвах
16	<i>Rh. corallinae</i> (Gomont ex Gomont) Anagn. et Komárek	<i>O. corallinae</i> Gomont	Морской вид, в бентосе, также на солончаках	Степь, Черное море	Степи, солёные водоемы, лиманы
17	<i>Rh. formosum</i> (Bory ex Gomont) Anagn. et Komárek	<i>O. formosa</i> Bory ex Gomont	В стоячих пресных, солоноватых и солёных (?) водоемах, в стоячих водах	По всей континентальной части Украины	Волосы разных типов, степные воды, луговая почва, солончаки
18	<i>Rh. ingricum</i> (Woron.) Anagn. et Komárek	<i>O. ingrica</i> Woron.	В перифитоне и вторично в планктоне равнинных рек	Украинское Полесье, Лесостепь, Степь	Река, озера, лиманы, водур., в.-окл., темно-каштановая почва (?)
19	<i>Rh. laetivirens</i> (Stoual ex Gomont) Anagn. et Komárek	<i>O. laetivirens</i> Stoual ex Gomont	Морской вид, также в солёных водоемах и серных источниках, в перифитоне	Степь	Саванн, солёные озера, лиманы, влажные воды
20	<i>Rh. umbilicatum</i> (Nägeli) Gomont	<i>Rh. umbilicatum</i> (Nägeli) Gomont	Пресноводный, в богатых известью водах	Горный Крым	Горные ручьи и реки
Группа IV. Трихомы цилиндрические по всей длине. Конечные клетки отчетливо конические, без капилтры или утолщения внешней клеточной стенки					
21	<i>Rh. isomaculatum</i> Gomont ex Gomont	<i>Rh. isomaculatum</i> Gomont ex Gomont	Пресноводный, в текущих и стоячих щелочных водах, туфлорастворителе	Горный Крым	Реки, ручьи, источники
22	<i>Rh. imundatum</i> Kütz. ex Gomont	<i>Rh. imundatum</i> Kütz. ex Gomont	Пресноводный, в перифитоне олиготрофных и мезотрофных текущих и стоячих водоемов, иногда на влажных скалах и стенах	По всей континентальной части Украины	Реки, пруды, в.-окл., почвы (щелочные и окислительно-окисленные)

23	<i>Phormidium rarum</i> Gomont ex Gomont		<i>Ph. rarum</i> Gomont ex Gomont	Субэрифициый, на влажных скалах и стенах, в оплывающих и оплывающих источниках	Украинские Полесье, Лесостепь, Степь, Горный Крым	Роси, источники, вадр., в.-ожд., в степных, горных и засоленных почвах
24	<i>Ph. instans</i> Kütz. ex Gomont		<i>Ph. instans</i> Kütz. ex Gomont	Предокольный, в бентосе (прямозрительно на камнях) и ручьях и реках	Степь	Пирогл. Днепра
Группа V. Трихомы цилиндрические по всей длине. Конечные клетки широко округлые или приплюснутые, без калитры, но иногда с утолщением внешней клеточной стенки						
25	<i>Ph. detritico-sericeum</i> (Gomont) Anagn. et Komárek		<i>Lynghya detritico-sericea</i> Gomont	Предокольный, в бентосе и эрифиционе стоячих и текущих вод, на иле, отмерших растениях	По всей континентальной части	В водосемах и почвах равных типов
26	<i>Ph. weissingeriae</i> (Elenkin) O.M. Vynagr. comb. nov.		<i>Oscillatoria</i> <i>tambii</i> f. <i>weissingeriae</i> Elenkin 1949. Monogr. Alg. Szabolcs. URSS, Pars. Spec. 2: 1331.	Минеральные озера	Степь	Минеральные озера, лиманы, солончаки
27	<i>Ph. coenulascens</i> (Gicklth.) Anagn.		<i>O. coenulascens</i> Gickth.	На иле на органическом иле, обильно в средних источниках	Украинское Полесье	Днепр, водохранилище
28	<i>Ph. calcicola</i> N.L. Gardner		<i>Ph. calcicola</i> N.L. Gardner	Водопады и влажные скалы	Горный Крым	Водопады и влажные скалы
29	<i>Ph. chlorinum</i> (Kütz. ex Gomont) Anagn.		<i>O. chlorina</i> Kütz. ex Gomont	На иле на органическом иле, в средних источниках, иногда также в солончатых водах	Украинское Полесье, Лесостепь, Степь	Роси, пойм. вод., болота, вадр.
30	<i>Ph. sorium</i> Gomont		<i>Ph. sorium</i> Gomont	Предокольный, в эрифиционе стоячих и текущих вод, также на влажной почве, в лотке рисовых чеков, на стенах, в оранжерейх	Украинское Полесье, Лесостепь, Степь, Горный Крым	Роси, пойм. вод., ручьи, болота, вадр., в.-ожд., ржавые чеки; на стенах джержев, в степных лотках
31	<i>Ph. gracile</i> (Menzh. ex Gomont) Anagn.		<i>Lynghya gracile</i> (Menzh.) Rabenh.	Морской, в приливной зоне вдоль берега	Черное море	Севастопольская бухта
32	<i>Ph. granulatum</i> (N.L. Gardner) Anagn.		<i>Oscillatoria granulata</i> N.L. Gardner	В стоячих, нерекла в медленно текущих деградированных водоемах с водной растительностью	Украинское Полесье, Лесостепь, Степь, Украинские Карпаты	Роси, болота, вадр., в.-ожд., ирдулы, лиманы, в луговой почве
33	<i>Ph. granulatum</i> (Gomont) Anagn. et Komárek		<i>O. granulata</i> Gomont	В термальных водах, но также находили в холодных водах	Украинское Полесье	Озера
34	<i>Ph. interruptum</i> Kütz. ex Gomont		<i>Ph. interruptum</i> Kütz. ex Gomont	На влажных скалах и стенах, также на камнях в ручьях	Украинское Полесье, Лесостепь, Горный Крым	Роси, в.-ожд., в лесной почве
35	<i>Ph. jankelianum</i> Schmidt		<i>Ph. jankelianum</i> Schmidt	На морской затренированной почве, рисовых полях и в соленых термальных источниках	Степь	В засоленной почве

36	<i>Phormidium laetiviridatum</i> (Kirchn.) Anagn. et Komárek	<i>Lyngbya laetiviridiana</i> Kirchn.	Субарифитный, на мшиной земле и скалах, стенах, коре деревьев, среди мхов	Украинское Полесье, Степь	Пруды, в.-охл., лиманы
37	<i>Ph. lividum</i> Nägeli in Kütz.	<i>Ph. lividum</i> Nägeli in Kütz.	На влажной почве в влажных скалах, возможно, алкалофил	Степь	В тепло-кашпаловой закисленной почве
38	<i>Ph. molle</i> Gomont	<i>Ph. molle</i> Gomont	Пресноводный, в перифитоне; также находили на влажной почве, иногда в соленых и соленоватых, минеральных и термальных водоемах	Украинское Полесье, Лесостепь, Степь, Горный Крым	Водоемы разных типов: соленоватые, почвы (лесные, луговые, степные, горные), на стенах
39	<i>Ph. monile</i> Setch. et N.L. Gardner	<i>Ph. monile</i> Setch. et N.L. Gardner	Морской вид	Степь	В.-охл., лиманы
40	<i>Ph. nigrum</i> (Vaucher ex Gomont) Anagn. et Komárek	<i>O. nigra</i> Vaucher ex Gomont	Пресноводный, в перифитоне текущих и стоячих вод, в т.ч. термальных (при невысокой температуре)	Украинское Полесье, Лесостепь, Степь	Реки, озера, болота, в.-охл., водор., лиманы
41	<i>Ph. ornatum</i> (Kütz. ex Gomont) Anagn. et Komárek	<i>O. ornata</i> Kütz. ex Gomont	Пресноводный, в бентосе, на поверхности или в стоячих водоемах; случайно в тихоокеанском	Украинское Полесье, Лесостепь, Степь, Горный Крым	Реки, поймы, вод., озера, водор., в.-охл., рыбопродуктивные пруды, лиманы, лужи на солончаках (?)
42	<i>Ph. piceale</i> (Mont ex Gomont) Anagn. et Komárek	<i>Lyngbya picealis</i> Mont. ex Gomont	Пресноводный, в перифитоне текущих и стоячих вод преимущественно в северных областях и в горах	Украинское Полесье, Лесостепь, Степь	Реки, поймы, вод., озера, водор., в.-охл.
43	<i>Ph. retzii</i> (J. Agardh) Gomont ex Gomont	<i>Ph. retzii</i> (J. Agardh) Gomont ex Gomont	Пресноводный, в бентосе холодных текущих и стоячих вод, на камнях, древесине, скалах и других объектах; по оригинальной концепции преимущественно в северных областях и в горах	По всей континентальной части Украины	Реки, озера, водохранилища, пруды, болота, лужи, водор., в.-охл.; в степных, луговых, горных, засоленных почвах
44	<i>Ph. simplicissimum</i> (Gomont) Anagn. et Komárek	<i>Oscillatoria simplicissima</i> Gomont	Погружено в ручьях и стоячих водоемах, киреда в термальных источниках	По всей континентальной части Украины	Реки, озера, пруды, в.-охл., водор., лиманы
45	<i>Ph. stagninum</i> Anagn.	<i>Lyngbya stagnina</i> Kütz. ex Gomont	Пресноводный, образует маты в преимущественно холодных источниках и стоячих заросших водоемах	Украинское Полесье, Лесостепь, Степь, Украинские Карпаты	Реки, поймы, вод., водор., пруды, в.-охл.; в луговых почвах
46	<i>Ph. tamarii</i> (Woron.) Anagn. et Komárek	<i>Oscillatoria tamarii</i> Woron.	Соленые и минеральные водоемы, почвы	Степь	Соленые и минеральные водоемы, лиманы

47	<i>Phormidium tergestinum</i> [Kütz.] Anagn. et Komárek	<i>S. tergestina</i> Kütz.	Пресноводный, в биотопе стоячих и текущих водоемов, также в загрязненных водах	Украинское Полесье, Лесостепь, Степь, Украинские Карпаты	Река, ручьи, озера, пруды, водхр., в.-охл., долина
48	<i>Ph. versicolor</i> Wilmann	<i>Ph. versicolor</i> Wilmann	Пресноводный, в биотопе и перифитоне, затем отрывается и свободно плавает	Степь, Горный Крым	Ручьи, восточник, в.-охл., оршаемые скалы
Группа VI. Концы трикомов резко сужены. Конечные клетки более-менее закругленно-головчатые					
Ни один из видов этой группы в Украине не обнаружен					
Группа VII. Концы трикомов резко или постепенно сужены, часто сошнута. Конечные клетки с калитрой					
49	<i>Ph. ampelina</i> Kütz. ex Anagn. et Komárek	<i>Oscillatoria ampelina</i> (Kütz.) Gomont	Пресноводный, в сточник неравнозначных водах, илистых болотах, торфяных лужах, на водных растениях	По всей континентальной части Украины	В водоемах разных типов и в лужах
50	<i>Ph. ampelina</i> [C. Agardh] Trevis. ex Gomont	<i>Ph. ampelina</i> [C. Agardh] Trevis. ex Gomont	Пресноводный, в перифитоне преимущественно текущих вод; находки из других биотопов должны быть подтверждены	По всей континентальной части Украины	Один из самых распространённых видов в водоемах разных типов и прудах
51	<i>Ph. beggiatoforme</i> (Gomont) Anagn. et Komárek	<i>Oscillatoria beggiatoformis</i> Gomont	Пресноводный, обитает из холодных сточных богатых известной вод	Лесостепь, Степь (?), Украинские Карпаты, Горный Крым	Горные водоёмы разных типов, река, пойм., вод., болота, лиман (?)
52	<i>Ph. stylaceum</i> Wilm.	<i>Ph. stylaceum</i> Wilm.	Эпифитно в текущих водах в известниковых обшетах	Степь (?), Украинские Карпаты, Горный Крым	Горные река и ручьи, рыбохозяйные ирригации (?); в степных лужах (?)
53	<i>Ph. foveosum</i> Gomont ex Gomont	<i>Ph. foveosum</i> Gomont ex Gomont	Пресноводный, преимущественно в холодных текущих пресных водах на известковом субстрате	По всей континентальной части Украины	Река, особенно горные озера, водхр. в.-охл.; в почве талона (?)
54	<i>Ph. fonticolum</i> Kütz. ex Gomont	<i>Ph. fonticolum</i> Kütz. ex Gomont	В холодных и чистых горных стеновых источниках, малых ручьях и канавах	Степь	Река, в.-охл. (?)
55	<i>Ph. hiemale</i> (Jaag) Anagn.	<i>Ph. hiemale</i> (Jaag) Anagn.	Пресноводный, в загрязненных холодных медленно текущих водах	Лесостепь	Канал
56	<i>Ph. kondrajevi</i> (N.Y. Kondrat.) O.M. Yunger. comE. nov.	<i>Ph. beggiatoforme</i> f. <i>phormidoides</i> N.Y. Kondrat. 1968. <i>Vysn. Prisp. Vod. Ukr. RSR</i> II (2): 117, fig. 47	В текущих водах (на твердом субстрате и поверхности воды), на влажной почке у водоемов	Лесостепь, Степь, Украинские Карпаты, Горный Крым	Река, пойм., вод. водхр., пруды, в.-охл., на влажной почке
57	<i>Ph. hirsute</i> Golubić	<i>Ph. hirsute</i> Golubić	Морской, на камнях	Степь	В засоленной почке
58	<i>Ph. nigro-viride</i> (Thw. ex Gomont) Anagn. et Komárek	<i>Oscillatoria nigro-viridis</i> Thw.	Морской, по краям соленых водоемов и солончаков	Степь, Черное море	Степь, лиманы, Одесский залив, Черного моря

59	<i>Phormidium satchellianum</i> Gomont	<i>Ph. satchellianum</i> Gomont	Эпифитно в холодных ручьях, литорали чистых озер, также на влажной почве. Преимущественно в горах На влажной почве у термальных источников	Лесостепь	Чапские Сланчачки
60	<i>Ph. subsaripatum</i> J.B. Petersen	<i>Ph. subsaripatum</i> J.B. Petersen		Степь	
61	<i>Ph. violaceum</i> (Wall. ex Gomont) Anagn.	<i>Oscillatoria violacea</i> (Wallr.) Hassal	Субэпифитно на различных выветренных субстратах в овражечках, также эпифитно в мелких водоемах	Украинские Полесье, Лесостепь, Украинские Карпаты	Пруды; на влажной почве
62	<i>Ph. vulgare</i> [Kütz.] ex Anagn.	<i>Ph. vulgare</i> [Kütz.] ex Anagn.	Во влажных почвах	Лесостепь	На известняковых вадунах в Гроис
Группа VIII. Трихомы пильчатые по всей длине, резко (иногда поперечно) сужаются к концам трихома, линия клеток всегда меньше ширины. Конечные клетки часто с каалитрой.					
63	<i>Ph. ambiguum</i> Gomont ex Gomont	<i>Ph. ambiguum</i> Gomont ex Gomont	Пресноводный, в быстрое и перифитное стоячих и текучих, в т.ч. слабо загрязненных водоемах также находили в солоноватых и термальных водах, изредка на морской почве, но адгезивность этих популяций должна быть подтверждена	По всей континентальной части Украины	Река, пойм, вод., озера, болота, пруды, каналы, водр., в.-охл., солоноватые воды, солончаки; в степных, луговых, засоленных, горных почвах
64	<i>Ph. irriguum</i> (Kütz. ex Gomont) Anagn. et Komarek	<i>Oscillatoria irrigua</i> Kütz. ex Gomont	Пресноводный, в текучих и стоячих водах, изредка на влажных скалах	По всей континентальной части Украины	Реки, болота, водр., в.-охл.; в луговой почве
65	<i>Ph. lucidum</i> Kütz. ex Gomont	<i>Ph. lucidum</i> Kütz. ex Gomont	Термальные источники, теплые солоноватые и соленые водоемы	Степь	Заливы Дуная
66	<i>Ph. pubivatum</i> Woron.	<i>Ph. pubivatum</i> Woron.	На камнях в реках	Горный Крым	Река, водопады
67	<i>Ph. subfascium</i> Kütz. ex Gomont	<i>Ph. subfascium</i> Kütz. ex Gomont	Пресноводный, в обрастающих камнях и дресвины и текучих, богаты известными водами, реке в стоячих водах; находки на морской почве и в аэрофитных условиях сомнительны	По всей континентальной части Украины	Реки, пойм, вод., водр., в.-охл.; в-охл.; в солончаках; в горных, песчаных, луговых, чероземных и засоленных почвах
68	<i>Ph. insinatum</i> Gomont ex Gomont	<i>Ph. autumnale</i> f. <i>insinata</i> (C. Agardh) N.V. Kondrat.	Пресноводный, в перифитне на скалах, камнях, растительных в текучих и стоячих водах, изредка на влажной земле, солоноватых болотах и термальных источниках	По всей континентальной части Украины	Реки, пойменные водоемы, озера, болота, пруды, каналы, рисовые чеки, водр., в.-охл.; в горных почвах

Размножается путем дезинтеграции трихома на более-менее длинные или короткие подвижные гормогонии, часто с двояковогнутыми некротидиями. Род подтвержден молекулярными методами¹.

Вопрос о типовом виде рода *Phormidium* до конца не решен. Лекто-типом рода считается *Phormidium lucidum* (С. Agardh) Kütz. ex Gomont, однако, как указывают К. Анагностидис и И. Комарек (2005), этот вид относится к группе VIII (см. ниже), виды которой больше тяготеют к кластеру *Oscillatoria/Lyngbya* (сем. *Oscillatoriaceae*), поэтому, возможно, род *Phormidium* нужно предложить в качестве *nomen conservandum* с ретипификацией. По мнению авторов, наиболее соответствующими типу рода были бы *Ph. autumnale*² или *Ph. boryanum* (Komárek, Anagnostidis, 2005).

Как известно, род *Phormidium* относится к числу наиболее сложных в таксономическом отношении родов синезеленых водорослей. Он включает много морфотипов со множеством переходных форм. Описанные к настоящему времени виды (а их уже более 200 – см. Komárek, Nauer, 2010) представляют лишь часть существующего разнообразия этого рода. Для облегчения идентификации видов *Phormidium* род был разбит на 8 нетаксономических групп на основании морфологии окончаний трихомов (Komárek, Anagnostidis, 2005, см. табл. 1). Необходимо помнить, что процедура определения должна проводиться с использованием только зрелых трихомов, имеющих сформированные конечные клетки, хотя в популяции могут преобладать и трихомы с недоразвитыми конечными клетками (в результате фрагментации трихома или образования гормогониев). Более подробно группы, на которые поделен род *Phormidium*, будут рассмотрены ниже, при обсуждении видов этого рода, найденных в Украине.

Род *Phormidium* во флоре Украины

В классической трактовке род *Phormidium* играл существенную роль во флоре Украины. По обобщенным литературным и оригинальным данным (Виноградова, 2007), на его долю приходилось 8,4 % видового разнообразия синезеленых водорослей Украины, а среди десяти ведущих родов он занимал вторую позицию по видовому богатству. Принимая род *Phormidium* в современном объеме, нами существенно изменены

¹ Молекулярные исследования, проведенные в основном после выхода в свет тома, посвященного *Oscillatoriales*, показали, что род *Phormidium* полифилетичен (Teneva et al., 2005; Premanandh et al., 2006; Marquardt, Palinska, 2007; Strunecký et al., 2010; и др.).

² Недавние исследования с применением полифазного подхода (Palinska, Marquardt, 2008; Strunecký et al., 2010) показали, что *Phormidium autumnale* представляет собой изолированную кладу внутри традиционного рода *Phormidium*. На основании морфологических признаков и структуры трихомов, по мнению Strunecký et al. (2010), он может принадлежать к роду *Microcoleus*.

эти показатели. Ниже мы приводим список видов рода формидиум флоры Украины, основанный на ревизии И. Комарека и К. Анагностидиса (2005) с указанием экологических особенностей вида и распространения его в Украине.

Из 8 групп, на которые разбит *Phormidium*, в Украине выявлены представители 7 групп. Группа VI, к которой авторы этой системы отнесли два вида – морской *Ph. baculum* (Gomont) Anagn. и пресноводный *Ph. bekensiense* (I. Kiss) K. Kiss, в украинской флоре пока не представлена. В список вошли 68 видов, из которых 34 ранее относились к родам *Oscillatoria* (29 видов) и *Lyngbya* (4). Таким образом, род *Phormidium* остается одним из наиболее богатых по числу видов в украинской альгофлоре, хотя часть видов с шириной трихома менее 4 мкм в новой системе перенесена в сем. *Pseudoanabaenaceae*.

Анализируя список, составленный по данным разных авторов, полученным на протяжении почти ста лет, невольно возникает вопрос, насколько названия в списке отражают реальный видовой состав этого рода, поскольку далеко не все находки сопровождалось описанием, во многих случаях публикации содержат лишь названия видов. Ответить на этот вопрос мы сможем только оценив, насколько экологические характеристики того или иного вида совпадают с местонахождениями, для которых этот вид указывался в Украине, а также проанализировав степень распространенности в различных физико-географических зонах.

С точки зрения экотопической приуроченности подавляющее большинство видов рода *Phormidium*, выявленных на территории Украины, имеют достаточно четко очерченные экологические рамки. Лишь семь из 69 видов (*Ph. animale*, *Ph. breve*, *Ph. corium*, *Ph. formosum*, *Ph. molle*, *Ph. okenii* и *Ph. uncinatum*) имеют высокую экологическую валентность, зафиксированную в диагнозе вида – они могут встречаться как в водных, так и в наземных условиях, в пресных и минерализованных водоемах, в почве и аэрофитно. В Украине эти виды также были найдены в самых разнообразных местообитаниях континентальной части страны. Остальные представители рода *Phormidium* украинской флоры известны как более специализированные. Среди них можно выделить представителей следующих экологических групп (по: Komárek, Anagnostidis, 1998): обитатели пресных вод, морские, галобиионты (виды, живущие при высоких и экстремально высоких значениях солености), террестриальные виды (обитающие на или в почве, а также в биотопах, связанных с почвой), субаэрофиты (обитающие в условиях периодического или сезонного пересыхания) и термофилы.

Половину списка видов *Phormidium* (34 вида) составляют обитатели пресных вод. Это бентосно-перифитонные формы, образующие пленчатые разрастания на поверхности различных субстратов. Отрываясь, их фрагменты могут попадать в толщу воды, образуя вторичный фитопланктон. Местонахождения 12 видов этой группы охватывают всю континентальную часть Украины. Объем этих видов трактовался довольно широко, их указывали и для нехарактерных местообитаний.

Особенно это касается *Phormidium retzii* — бореального вида, характерного для холодных текучих и стоячих вод преимущественно в северных областях и в горах, а также *Ph. aerugineo-coeruleum*, *Ph. ambiguum*, *Ph. favosum*, *Ph. terebriforme*, экологическая характеристика которых не предполагает обитание в экотопах с повышенной соленостью или вневодных. Однако в характерных для этих видов местообитаниях они очень распространены, что подтверждается многочисленными находками украинских исследователей, изучавших альгофлору пресноводных водоемов различных типов. Также довольно часто встречаются в наших водоемах *Ph. beggiatoiforme*, *Ph. granulatum*, *Ph. kondratjevi*, *Ph. ornatum*, *Ph. stagninum*, *Ph. tergestinum*. Такие стенотопные виды, как *Ph. crustaceum*, *Ph. incrustatum*, *Ph. pulvinatum*, *Ph. umbilicatum*, известные как обитатели чистых холодных вод, богатых известью, в Украине встречаются только в горных регионах. А вот находка экологически близкого к вышеперечисленным видам *Ph. fonticolum* в степной зоне выглядит сомнительной.

Группа морских видов из рода *Phormidium* состоит из семи видов. *Phormidium gracile* широко распространен в прибойной зоне морей и океанов обоих полушарий. Он приведен в определителе К.К. Косинской (1948) для Севастопольской бухты Черного моря. Еще два вида, известные только из морей, найдены в континентальной части Украины, но в условиях (*Ph. litorale* — на пересохшем дне Куяльницкого лимана, *Ph. monile* — также в лиманах Одесской обл.), которые можно рассматривать как возможные для их обитания. Остальные представители этой группы (*Ph. corallinae*, *Ph. laetevirens*, *Ph. nigro-viride*, *Ph. subuliforme*) по своим экологическим характеристикам тесно примыкают к группе галобионтов, так как обитают как в морях, так и в соленых водоемах и на солончаках. В Украине их находили именно в таких местообитаниях.

Группа галобионтов охватывает виды, обитающие в условиях с высокими (> 35 ‰) и сверхвысокими (> 70 ‰) показателями солености среды³. К ней относятся шесть видов рода *Phormidium* украинской флоры. Среди галобионтов различают галофилы — виды, предпочитающие местообитания с высокими концентрациями солей, и галотолеранты — виды, живущие в местообитаниях с нормальной и повышенной концентрацией солей. К первым во флоре Украины относятся такие виды, как *Ph. salinarum* и *Ph. variable*. Все они найдены в соленых водоемах, засоленных почвах и на солончаках, что соответствует их типичным местообитаниям. Из галотолерантов в Украине обнаружены *Ph. anissimovae*, *Ph. dimorphum*, *Ph. jenkelianum*, *Ph. tambii*, места их находок также отвечают экологическим характеристикам. Распространение всех упомянутых выше видов, приуроченных к местообитаниям с

³ Вопрос о пороговых значениях солености среды при выделении ги пергалинных экотопов подробно рассмотрен в нашей работе, посвященной цианопрокариотам-галобионтам и их адаптационным стратегиям (Виноградова, 2006).

повышенной соленостью, ограничено Степной зоной, где сконцентрированы подобные экотопы.

Вневодные условия предпочитают представители террестриальных и субаэрофитных цианопрокариот из рода *Phormidium*. К террестриальным относятся 5 видов из анализируемого списка: *Ph. lividum*, *Ph. paulsenianum*, *Ph. subcapitatum*, *Ph. takyricum*, *Ph. vulgare*. Все они обнаружены в наземных условиях, соответствующих экологической амплитуде данной группы. Среди видов, известных как субаэрофиты, *Ph. papyraceum*, *Ph. interruptum*, *Ph. violaceum* и *Ph. calcicola* в большинстве случаев выявлены в биотопах, типичных для представителей этой экологической группы. *Phormidium kuetzingianum*, экотопически приуроченный к вневодным местообитаниям (влажная земля и скалы, стены, кора деревьев и т.д.) в Украине был обнаружен только в водоемах (пруды, водоемы-охладители, лиманы), поэтому эти конкретные находки, скорее всего, относятся к другим видам, хотя сам вид в наших условиях вполне возможен.

Среди небольшой группы термофильных видов, выявленных в Украине, сомнительными представляются находки стенотопного *Ph. acuminatum* в степных и горных реках. Этот вид приурочен к термальным источникам, часто с повышенным содержанием солей и соединений серы. Местообитания остальных видов (*Ph. boryanum*, *Ph. cortianum*, *Ph. lucidum*) в целом можно считать достоверными.

Таким образом, номенклатурно-таксономическая ревизия видов рода *Phormidium* флоры Украины и экотопический анализ полученного в результате ревизии списка позволяет считать его достаточно полно и достоверно отражающим современное разнообразие представителей данного рода в водоемах и почвах Украины. Дальнейшие флористические исследования должны опираться на современную концепцию вида у синезеленых водорослей с максимально возможным привлечением полифазного подхода к изучению природного материала.

Автор выражает глубокую признательность д.б.н. проф. С.Л. Мосякину за помощь и советы по номенклатурно-таксономическим вопросам.

- Виноградова О.М. Суанопрокарйота у гіпергалінних місцезростаннях та їх адаптаційні стратегії // Укр. фітоцен. зб. Сер. С. Фітоєкологія. – 2006. – Вип. 24. – С. 33–44.
- Виноградова О.Н. Разнообразие синезеленых водорослей Украины: итоги и перспективы исследований // Ботаника и микология: современные горизонты / Ред. С.П. Вассер. – Киев: Наук. думка, 2007. – С. 27–40.
- Еленкин А.А. Синезеленые водоросли СССР. Общ. ч. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – 679 с.
- Еленкин А.А. Синезеленые водоросли СССР. Спец. ч. 1, 2. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938-1949. – 1908 с.
- Кондратьева Н.В. Синьозелені водорості – *Cyanophyta* // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Т. I(2). – К.: Наук. думка, 1968. – 524 с.
- Косинская Е.К. Определитель морских синезеленых водорослей. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. – 278 с.

- Anagnostidis K., Komárek J.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3. *Oscillatoriales* // Arch. Hydrobiol. (Suppl.) – 1988. – **80**, N 1–4. Algol. Stud. **50–53**. – P. 327–472.
- Bornet M.E., Flahault C.* Revision des Nostocacées hétérocystées contenues dans les principaux herbiers de France // Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 7. – 1886–1888. – **3**. – P. 323–381; Pt. 2, **4**. – P. 343–373, Pt. 3, **5**. – P. 51–129, Pt. 4, **7**. – P. 171–262.
- Bornet M.E., Thuret G.* Notes algologiques recueil d'observations sur les algues. – Paris: G. Masson Press, 1876–1880. – 196 p.
- Bourrelly P.* Quelques remarques sur la classification des algues bleues. 2. *Stigonematales* et *Oscillatoriales* // Verh. Intern. Ver. Limnol. – 1969. – **17**. – P. 757–760.
- Bourrelly P.* Les algues d'eau douce. 3. Les Algues bleues et rouges. Les Eugléniens, Peridiniens et Cryptomonadines. – Paris: N. Boubéer & Cie, 1970a. – 512 p.
- Bourrelly P.* Note sur la famille des Oscillatoriacées // Schwaiz. Z. Hydrol. – 1970b. – **32**. – P. 519–522.
- Castenholz R.W.* Phylum BX. Cyanobacteria. Oxygenic Photosynthetic Bacteria // Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. Sec. Ed. – New York, etc.: Springer Verlag., 2001. – P. 473–503.
- Desikachary T.V.* *Cyanophyta* // I.C.A.R. Monographs on Algae. – New Delhi, 1959. – 686 p.
- Drouet F.* Revision of the classification of the *Oscillatoriaceae*. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, Monogr. – 1968. – **15**. – 370 p.
- Drouet F.* Summary of the classification of blue-green algae // Nowa Hedw. – 1981. – **66**. – P. 133–209.
- Geitler L.* *Cyanophyceae* // Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. 12. – Jena: G. Fischer, 1925. – 450 p.
- Geitler L.* *Cyanophyceae* // Rabenhorst's Kryptogamenflora. **14**. – Leipzig: Acad. Verlag, 1932. – 1196 p.
- Gomont M.M.* Monographie des Oscillariées (Nostocacées homocystées) // Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 7. – 1892. – **15**. – P. 263–368; **16**. – P. 91–294.
- Hoffmann L.* Nomenclature of *Cyanophyta/Cyanobacteria*: roundtable on the unification of the nomenclature under the Botanical and Bacteriological Codes // Algol. Stud. – 2005. – **117**, N 1. – P. 13–29.
- Komárek J., Anagnostidis K.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 2. *Chroococcales* // Arch. Hydrobiol. / Algol. Stud. – 1986. – **43**. – P. 157–226.
- Komárek J., Anagnostidis K.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4. *Nostocales* // Arch. Hydrobiol. / Algol. Stud. – 1989. – **56**. – P. 247–345.
- Komárek J., Anagnostidis K.* *Cyanoprokaryota*. 1. Teil: *Chlorococcales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Jena, etc.: Elsevier Spectr., 1998. – Bd. 19/2.
- Komárek J., Anagnostidis K.* *Cyanoprokaryota*. 2. Teil: *Oscillatoriales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Jena, etc.: Elsevier, 2005. – Bd. 19/2. – S. 1–759.
- Komárek J., Hauer T.* CyanoDB.cz – On-line database of cyanobacterial genera. – 2010. – Word-wide electron. publ., Univ. of South Bohemia & Inst. of Botany AS CR, <http://www.cyanodb.cz>
- Kützing F.T.* Phycologia generalis, oder Anatomie, Physiologie und Systemkunde der Tange. Pt. 2. – Leipzig: F.A. Brockhaus, 1843. – P. 143–458.
- Madigan M.T., Imhoff J.F.* International Committee on Systematics of Prokaryotes. Subcommittee on the Taxonomy of Phototrophic Bacteria. Minutes of the meetings, 29 August 2006, Pau, France // Intern. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2007. – **57**. – P. 1169–1171.

- Marquardt J., Palinska K.A. Genotypic and phenotypic diversity of *Cyanobacteria* assigned to the genus *Phormidium* (*Oscillatoriales*) from different habitats and geographical sites // Arch. Microbiol. – 2007. – **187**, N 5. – P. 397–413.
- Oren A., Komárek J., Hoffmann L. Nomenclature of the *Cyanophyta/Cyanobacteria/Cyanoprokaryotes* – What has happened since IAC Luxembourg? // Algol. Stud. – 2009. – **130**. – P. 17–26.
- Oren, A., Tindall B.J. Nomenclature of the *Cyanophyta/Cyanobacteria/Cyanoprokaryotes* under the International Code of Nomenclature of Prokaryotes // Ibid. – 2005. – **117**. – P. 39–52.
- Palinska K.A., Marquardt J. Genotypic and phenotypic analysis of strains assigned to the widespread cyanobacterial morphospecies *Phormidium autumnale* (*Oscillatoriales*) // Arch. Microbiol. – 2008. – **189**. – P. 325–335.
- Premanandh J., Priya B., Teneva I., Dzhabazov B., Probaharan D., Uma L. Molecular characterization of marine *Cyanobacteria* from the Indian Subcontinent deduced from sequence analysis of the phycocyanin operon (*cpcB-IGS-cpcA*) and 19S-23S ITS region // J. Microbiol. – 2006. – **44**, N 6. – P. 607–616.
- Seckbach J., Oren A. Oxigenic phototrophic microorganisms in extreme environments: possibilities and limitations // Algae and cyanobacteria in extreme environments (Cellular origin, life in extreme habitats and astrobiology. V. 11). – Dordrecht: Springer, 2007. – P. 5–30.
- Starmach K. *Cyanophyta* – Sinice. *Glaucophyta* // Глаукофиты. Flora Слѳодковод. Polski. Т. 2. – Warszawa: Panstw. Wydaw. Nauk., 1966. – 394 s.
- Strunecký O., Elster J., Komárek J. Phylogenetic relationships between geographically separate *Phormidium* cyanobacteria: is there a link between north and south polar regions? Polar Biology, on line June 3, 2010.
- The ecology of *Cyanobacteria*. Their Diversity in Time and Space. – Dordrecht, etc.: Kluwer Akad. Publ., 2000. – 669 p.
- Teneva I., Dzhabazov B., Mladenov R., Schirmer K. Molecular and phylogenetic characterization of *Phormidium* species (*Cyanoprokaryota*) using the CPCB-IGS-CPCA locus // J. Phycol. – 2005. – **41**. – P. 188–194.

Получена 18.08.10

Рекомендовал к печати С.П. Вассер

O.N. Vinogradova

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Tereshchenkivska St., 01001 Kiev, Ukraine

GENUS *PHORMIDIUM* KÜTZ. EX GOMONT (*OSCILLATORIALES*,
CYANOPROKARYOTA) IN UKRAINIAN FLORA

Paper deals with critical analysis of the representatives of genus *Phormidium* Kütz. ex Gomont (*Oscillatoriales*, *Cyanoprokaryota*) in Ukrainian flora, their ecology and distribution. New nomenclatural combinations are proposed: *Phormidium anissimovae* (Elenkin) O.M. Vynogr. comb. nov., *Ph. kondratjevi* (N.V. Kondrat.) O.M. Vynogr. comb. nov., *Ph. takyricum* (Novichk.) O.M. Vynogr. comb. nov.

Key words: *Phormidium*, *Oscillatoriales*, *Cyanoprokaryota*, new taxonomic combinations, flora, Ukraine.