

УДК 582.26

Е.В. БОРИСОВА

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

ВИДОВОЙ СОСТАВ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ CHARALES В УКРАИНЕ

Проведен анализ литературных данных, полученных при изучении харовых водорослей (*Charales*) в Украине на протяжении почти 175 лет. Показано, что природные зоны и отдельные регионы Украины в отношении *Charales* изучены неравномерно, тем не менее их видовой состав и основные закономерности распространения уже определены. Флора Украины включает 38 видов, относящихся к 5 родам: *Chara* L. (24), *Nitella* Ag. (10), *Tolypella* A. Br. (2), *Nitellopsis* Hy (1), *Lamprothamnium* Gr. (1). Из них 32 являются общими с *Charales* Европы. Приведены также сведения о распространении видов *Chara arcuatofoia* Vilh., *Ch. dominii* Vilh., *Ch. fischeri* Mig. и *Ch. neglecta* Hollerb., которые в Западной Европе еще не обнаружены.

Ключевые слова: видовой состав, *Charales*, Украина.

Введение

Харовые водоросли (лучицы, харофиты, хары — *Charales*) являются бентосными макрофитами, отличающимися своеобразным строением таллома и репродуктивных органов, обитателями стоячих или слабо текущих вод. Длительное время их место в системах растительного мира было неопределенным. Одни исследователи, учитывая наличие хлорофиллов *a* и *b*, а также крахмала в качестве запасного вещества, относили харовые водоросли к отделу *Chlorophyta*. Другие — выделяли в самостоятельный отдел *Charophyta*, признавая его раннее отделение от зеленых водорослей. Третьи — рассматривали их как промежуточное звено между зелеными водорослями и бриофитами (Grambast, 1974; Голлербах, Красавина, 1983; Mattox, Stewart, 1984). В настоящее время на основе результатов молекулярно-генетических исследований, которые хорошо согласуются с биохимическими и ультраструктурными данными, они вместе с представителями пор. *Klebsormidiales*, *Chaetosphaeriales*, *Chlorokybales*, *Coleochetales* и *Zygnematales* отнесены к классу *Charophyceae* sensu Mattox et Stewart. Однако в отношении номенклатуры на уровне отдела существуют определенные разногласия. С одной стороны, систематики поддерживают объединение харофидных водорослей с наземными зелеными растениями в одном огромном отделе *Streptophyta*, а с другой — предлагают выделить самостоятельный отдел *Charophyta* в пределах царства растений, сестринский к ним (Friedl, 1997; Huss, Kranz, 1997; Bhattacharya, Medlin, 1998; Масюк, Костіков, 2002; Lewis, McCourt, 2004).

Данные палеонтологии свидетельствуют о том, что современные харовые водоросли являются остатками обширной и разнообразной группы древних растений, прошедшей длительный эволюционный путь. Известно 3 порядка, 12 семейств, около 115 родов и 600 видов харофитов (Grambast, 1974; Шайкин, 1988).

Впервые фоссилизованные оболочки женских репродуктивных органов представителей древних пор. *Sydiales* и *Trochialescales*, так называемые гиригониты, встречаются в верхнем силуре (возраст 420 млн лет). Однако их довольно сложное строение свидетельствует о более раннем развитии (Берченко и др., 1987). По данным молекулярно-генетических исследований харовые отделились от зеленых водорослей примерно 470 млн лет назад (Karol et al., 2001). В девонском периоде на смену им приходят представители пор. *Charales*, гиригониты которых состоят из левозавернутых партекальцин (спиральных клеток). В начале мезозоя началось освоение харовыми водорослями континентальных пресноводных водосмов. Интенсивно эволюционировало семейство *Porocharaceae*, положившее начало новым филогенетическим линиям, в том числе семейству *Characeae*, которое пережило бурное развитие в конце мелового периода и в палеогене (свыше 30 родов). Затем темп его развития постепенно замедлился, вымирание родов стало преобладать над появлением новых и к концу неогена количество родов резко сократилось до современных шести: *Chara* L., *Lamprothamnium* Gr., *Lychnothamnus* (Rupr.) Leongh. emend. A. Br., *Nitella* Ag., *Nitellopsis* Hu и *Tolypella* A. Br. (Берченко и др., 1987; Шайкин, 1988).

В настоящее время количество современных видов *Charales* в мировой флоре не превышает 440. Известны восемь основных зон их распространения на Земном шаре: Северная и Южная Америка, Европа, Азия (включая Японию, но без Индии), Африка, Индийский субконтинент, острова Тихого океана и Австралия. В зависимости от степени распространения виды *Charales* рассматриваются как: 1) космополиты – распространенные в шести зонах (без Индийского субконтинента и Тихоокеанских островов); 2) субкосмополиты – в пяти зонах; 3) виды с ограниченным распространением – в двух-четырёх зонах; 4) эндемики – только в одной зоне. В мировом масштабе для *Charales* характерно преобладание эндемичных видов (более 62 %). Виды с ограниченным распространением составляют 34,3 %. Только семь видов известны как космополиты и восемь – как субкосмополиты (Khan, Sarma, 1984).

Большинство видов харовых водорослей населяют чистые спокойные пресные водоемы (озера, пруды, каналы). В водах, загрязненных промышленными отходами, встречаются крайне редко. Особенно чувствительны к загрязнению воды виды рода *Nitella* (Шаркинене, Трайнаускайте, 1973). Вследствие антропогенного влияния в разных регионах Земного шара наблюдается сокращение или полное исчезновение некоторых видов *Charales*.

Целью данной работы было обобщение и анализ всех имеющихся в литературе данных о видовом составе и распространении *Charales* в Украине.

К истории изучения *Charales* в Украине

Первые сведения о харовых водорослях пор. *Charales* в Украине появились в XIX в. в работах ряда зарубежных и отечественных авторов, проводивших альгологические исследования в отдельных регионах страны. Они связаны с именами Э.И. Эйхвальда (Eichwald, 1830) и Й. Юнджилла (Jundzill, 1830), которые попутно с описанием других растений указали *Chara hispida* L. и четыре вида рода *Nitella* для Волынского Полесья; Г. Бельке (Belke, 1866), указавшего *Ch. tomentosa* L. и *Ch. vulgaris* L. для окрестностей Киева; Ф. Рупрехта

(Ruprecht, 1845) и А. Брауна (Braun, 1882), идентифицировавших *N. gracilis* (Smith) Ag. и *N. mucronata* A. Br. по материалам, собранным в окрестностях Харькова; В.М. Хмелевского (1889) и А. Янушкевича (1890-1891), обнаруживших виды *Chara*, *Nitella* и *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Lois.) Gr. в Лиманских озерах Харьковской обл. и в пойменных водоемах и притоках Северского Донца. К концу XIX в. на территории Украины было известно уже 8 видов пор. *Charales*.

В первой половине XX в. изучение харофитов в окрестностях Харькова и Северско-Донецкой биологической станции продолжили М.В. Арнольди (1916), Я.В. Ролл (1926), А.М. Матвиенко (1938), и А.И. Прошкина-Лавренко (1954).

В это же время появляется серия работ Т.П. Зиновьевой (1927, 1928, 1929), М.И. Анисимовой и Т.С. Цириной (1927), Я. Вильгельма (Vilhelm, 1928, Вильгельм, 1930) и Н.Н. Воронихина (1932), содержащих данные о местонахождениях *Ch. foetida* A. Br. (= *Chara vulgaris* L.) и *Ch. fragilis* Desv. in Lois. на Крымском п-ове. Некоторые сведения о произрастании харофитов в мелководных заливах Черного моря упоминаются в работах А.Г. Генкеля (1902-1903), отметившего местонахождение *Ch. tomentosa* в Каркинитском заливе, а также зоологов С.А. Зернова (1913), В.Л. Паули (1927) и Л.В. Арнольди (1949). Все авторы отмечали развитие на илистых грунтах мощных зарослей хары в мелководных бухтах Каркинитского залива и, особенно, в Егорлыцком заливе, который В.Л. Паули образно назвал «царством харовых водорослей». По материалам, собранным в 1934-1938 гг. в Каркинитском заливе, Л.В. Арнольди (1949) описал *Ch. vulgaris* и *Lamprothamnus alopecuroides* (Del. ex A. Br.) A. Br. (= *Lamprothamnium papulosum* (Wallr.) Gr.). Обработывая сборы трех морских экспедиций 1929-1932 гг., Н.В. Морозова-Водяницкая (1936) обнаружила в западной части Каркинитского залива *Tolypella nidifica* (O. Müll.) Leonh., образующую заросли на значительной глубине (22-24 м).

Одно из первых целенаправленных исследований видового состава и распространения водорослей пор. *Charales* на юго-западе Украины было проведено В.И. Подлеским (Підлісний, 1928, Подлеский, 1936). С 1923 по 1929 гг. им была изучена территория, ограниченная на юге побережьем Черного моря от лимана Днестра до юго-западной части Крымского п-ова и Днепром на востоке. С точки зрения природных условий исследуемая территория состояла из двух частей. Первая – приморская с заливами (Каркинитский, Егорлыцкий, Джарылгачский), лиманами (Березаньский, Бейкуш) и прилегающими к ним озерами и болотцами, вторая – бассейны Днестра, Южного Буга и Днепра. Кроме этого, он обработал коллекции макрофитов, собранных Д.О. Свиренко в экспедициях по Южному Бугу (1926 г.) и Днепру (1927 г.), а также сборы М.А. Загоровского в Кардашевском карьере, около г. Херсона и А.В. Климентова в днепровских пойменных озерах. Всего было обнаружено 55 местонахождений и описано 10 видов харофитов. Из них 8 видов рода *Chara*, а также *L. alopecuroides* (= *L. papulosum*) и *Tolypellopsis stelligera* (Bauer) Mig. (= *Nitellopsis obtusa*). Впервые В.И. Подлеским была отмечена приуроченность массового развития *N. obtusa* исключительно к бассейнам Днестра, Южного Буга и Днепра, а *L. papulosum* и *Ch. hispida* – к лиманам и морским заливам Черного моря. Наиболее распространенными для исследуемой территории в то время были *Ch. foetida* (= *Ch. vulgaris*), *Ch. crinita* Wallr. (= *Ch. canescens* Desv. in Lois.) и *Ch. hispida*.

В послевоенный период возобновилось изучение харовых водорослей Волынского Полесья (Топачевский, 1951), Крымского п-ова (Христюк, 1947, 1959; Мамонтова, 1960), лиманов и заливов Черного моря (Погребняк, 1953, 1955; Виноградов, 1958, 1959; Калугина и др., 1967; Погребняк и др., 1973). В основном эти работы были связаны с исследованием роли харовых водорослей в экономике природы и возможности их практического использования. Количество видов *Charales*, обнаруженных на территории Украины, увеличилось до 22. Продолжали накапливаться материалы, собранные во время экспедиций, предпринимавших с целью изучения альгофлоры разных регионов страны. Харовые водоросли начали интенсивно использоваться как тест-объекты в лабораторных экспериментах (Харовые ..., 1973), что способствовало росту интереса к ним многих исследователей. Возник вопрос о необходимости создания определителя харовых водорослей.

Огромный вклад в изучение харовых водорослей Украины внесли М.М. Голлербах и Г.М. Паламарь-Мордвинцева, которые подготовили и опубликовали в 1991 г. IX том серийного издания «Визначник прісноводних водоростей України. Харові водорості (*Charophyta*)». К моменту написания определителя уже была проведена ревизия указанных в литературе видовых и внутривидовых таксонов (Голлербах, Красавина, 1983) и описан с Украины новый вид для науки *Ch. negesta* Hollerb. (Голлербах, 1981). Кроме литературных использовались также оригинальные данные. Они были получены Г.М. Паламарь-Мордвинцевой в результате обработки более 150 альгологических проб (содержащих харофиты), собранных киевскими альгологами в Украинском Полесье, Лесостепи, Степи, Украинских Карпатах и Горном Крыму в период с 1938 по 1987 годы. Было обнаружено 23 вида *Charales*, из них 15 новых для Украины. Общее количество видов достигло 37.

В конце 1990-х годов после почти десятилетнего перерыва появились новые работы по харовым водорослям Крымского п-ова и прилегающих к нему акваторий Черного моря (Паламарь-Мордвинцева, 1998; Садогурский С., Садогурская С., 1998; Мильчакова, Александров, 1999; Садогурский, 2002; Ткаченко, 2002, 2003), а также Степной зоны (Петлеванний, 2000) и Украинского Полесья (Царенко и др., 2001; Ситник та ін., 2002; Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2004). Обнаружен новый вид для Украины *Ch. fragifera* Dureiu (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2004). Приведены новые местонахождения для ряда редких видов: *Tolypella prolifera* (Ziz ex A. Br.) Leonh. (Петлеванний, 2000), *Ch. braunii* Gmel. (Садогурский, 2002), *Ch. muscosa* Gr. et B.-W. (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2004); и др.

Видовой состав *Charales* во флоре Украины

В настоящее время для флоры Украины известно 38 видов *Charales*, относящихся к 5 родам: *Chara* (24), *Lamprothamnium* (1), *Nitella* (10), *Nitellopsis* (1) и *Tolypella* (2). Представители рода *Lychnothamnus* Rupr. на территории Украины не обнаружены. Для сравнения следует отметить, что в странах Западной Европы насчитывается всего 53 вида *Charales* (Krause, 1997). Например, в Великобритании около 30 (Bryant, Stewart, 2002), Испании – 39, Португалии – 25 (Cambria et al., 1998), странах Балканского п-ова – 43 (Blazenčić Je., Blazenčić Z., 2002),

европейской части России – 21 (Балашова и др., 1999), Беларуси – 19 (Бурдыко, 1973), Литве – 24 вида (Шаркинене, Трайнаускайте, 1973) и т.д. Для ряда стран Азии эти цифры также относительно невелики: в Узбекистане – 26, Киргизстане – 13, Туркменистане – 11, Казахстане – 30 (Шоякубов, 1979) и т.д. Таким образом, приведенные данные свидетельствуют об относительно высоком видовом разнообразии *Charales* в Украине.

Из 38 видов общими с *Charales* Западной Европы являются 31 (ср. Krause, 1997): *Chara* – 18 (*Ch. aculeolata* Kütz. in Reich. (= *Ch. intermedia* A. Br.), *Ch. aspera* Deth. ex Willd., *Ch. braunii*, *Ch. canescens*, *Ch. connivens* Salzm. ex A. Br., *Ch. contraria* A. Br. ex Kütz., *Ch. delicatula* Ag., *Ch. fragifera*, *Ch. fragilis* (= *Ch. globularis* Thuill.), *Ch. galioides* DC., *Ch. gymnophylla* A. Br., *Ch. hispida*, *Ch. horrida* Wahlst., *Ch. muscosa*, *Ch. polyacantha* A. Br., *Ch. tenuispina* Desv., *Ch. tomentosa*, *Ch. vulgaris*), *L. papulosum*, *Nitella* – 9 (*N. batrachosperma* (Reich.) A. Br. (= *N. confervacea* (Bréb.) A. Br.), *N. capillaris* (Krock.) Gr. et B.-W., *N. flexilis* (L.) Ag., *N. gracilis* (Smith) Ag., *N. mucronata* (A. Br.) Miq. in H.C. Hall, *N. opaca* (Bruz.) Ag., *N. syncarpa* (Thuill.) Chev., *N. tenuissima* (Desv.) Kütz., *N. translucens* (Pers.) Ag.), *Nitellopsis obtusa*, *Tolypella* – 2 (*T. nidifica*, *T. prolifera*). Кроме этих видов в водоемах Украины найдены и описаны виды, которые в Западной Европе не обнаружены: *Ch. arcuatofolia* Vilh., *Ch. dominii* Vilh., *Ch. fischeri* Mig., *Ch. neglecta*, *Ch. schaffneri* (A. Br.) T.F. Allen, *Ch. uzbekistanica* Hollerb. и *N. brachytelea* A. Br.

Ch. arcuatofolia, *Ch. dominii*, *Ch. fischeri* и *Ch. uzbekistanica* являются видами азиатского типа ареала. Они описаны из Казахстана и Средней Азии. Долгое время считались эндемиками этого региона (Шоякубов, 1973, 1979).

Ch. arcuatofolia коротко описан Я. Вильгельмом (Vilhelm, 1928) как новый по образцам из Казахстана (р. Каульджур). Диагноз вида был дополнен на основании изучения других образцов (Голлербах, Красавина, 1983) Показано, что он сходен по ряду морфологических признаков с *Ch. connivens*, особенно с его мужскими талломами; однако отличается однодомностью. При этом характерной особенностью является объединенное и/или раздельное расположение гаметангиев; в последнем случае оогонии и антеридии находятся на разных листовых узлах. В Украине оба этих вида обнаружены в Украинском Полесье (1970, 1971 гг.) и на Крымском п-ове (1971 г.), иногда в одном и том же месте (Голлербах, Паламар-Мордвинцева, 1991).

Вид *Ch. fischeri* описан В. Мигулой (Migula, 1904) как новый по образцам из Узбекистана. Подобно *Ch. arcuatofolia* он внешне сходен с *Ch. connivens*; но отличается по таким основным морфологическим признакам, как сочетание рудиментарных шипов с хорошо развитыми прилистниками (Голлербах, Паламар-Мордвинцева, 1991). Его местонахождения известны в Западной Сибири, Казахстане, Киргизии и Узбекистане, везде редко (Шоякубов, 1979; Голлербах, Красавина, 1983; Костин, Джамангараева, 1987). В Украине данный вид обнаружен только на Крымском п-ове (Паламарь-Мордвинцева, 1998).

По данным Р.Ш. Шоякубова (1979), вид *Ch. dominii* широко распространен в водоемах Узбекистана и местами образует большие заросли, обнаружен также в Казахстане в пойменных озерах р. Ильи (в районе Капчагайского водохранилища) и в водоемах, прилегающих к оз. Балхаш. Единственное его местонахождение в Украине указано для Волинского Полесья

(оз. Песочное, Шацкий национальный природный парк, Шацкий р-н, Волинская обл.) (Голлербах, Паламар-Мордвинцева, 1991).

Материал, который послужил для описания нового вида *Ch. neglecta* был собран на побережье Сиваша (Украина) еще в 1936 г. А.И. Прошкиной-Лавренко (Голлербах, 1981). Он оставался единственной находкой до 1950-1960 гг., когда исследования, проведенные на территории России и Казахстана, позволили определить область его распространения. Оказалось, что *Ch. neglecta* населяет опресненные воды Азовского (восточное побережье, Россия), Каспийского (юго-западное побережье, Казахстан) морей и солоноватые воды континентальных водоемов (озера Прикаспийской низменности (Россия) и степной зоны Казахстана). Во всех местах, где данный вид был обнаружен, он произрастал в массе, образуя заросли (Распопов, 1959, Голлербах, 1981, Костин, Джамангараева, 1987; Свириденко, Свириденко, 1990). В Украине найдено еще два местонахождения *Ch. neglecta*, оба на Крымском п-ове, на побережье Азовского (1968 г.) и Черного (1988 г.) морей (Паламарь-Мордвинцева, 1998). Возможно, именно здесь проходит западная граница распространения этого евроазиатского вида.

По данным В. Крауза (Krause, 1997), *N. brachyteles* в западноевропейской флоре не зарегистрирован, однако его единичные местонахождения приводятся для Балканского п-ва (Blazenčić Je., Blazenčić Z., 2002).

Для украинской флоры характерны широко распространенные для северного полушария виды *Charales* и космополиты *Ch. braunii*, *Ch. contraria*, *Ch. fragilis*, *Ch. vulgaris* и *N. gracilis*. Однако обнаружены также некоторые редкие виды, для которых известно небольшое количество местонахождений за пределами Украины: *Ch. fragifera*, *Ch. muscosa*, *Ch. tenuispina*, *Ch. uzbekistanica*, *N. brachyteles*, *T. prolifera* и др. Одна треть видов является двудомными.

Некоторые закономерности распределения видов *Charales* на территории Украины

Виды *Charales* обнаружены во всех физико-географических зонах (Украинском Полесье, Лесостепи и Степи), горных системах (Украинских Карпатах и Горном Крыму) и мелководных заливах Черного моря (см. таблицу).

На территории Украины разные виды *Charales* развиваются в естественных и искусственных водоемах и водотоках. Они произрастают в карстовых озерах Волинского Полесья, в пойменных водоемах крупных украинских рек, таких как Днестр, Южный Буг, Днепр, Северский Донец, в солоноватоводных озерах морского происхождения на Черноморском побережье. Они образуют заросли в заводях, плесах, плавнях небольших равнинных и горных рек, речушек, ручьев. На Крымском п-ве они нередко заселяют водоемы, образованные родниками (лужи, озерца, болотца, ручьи), а в искусственных водоемах отмечены в небольших водохранилищах, каналах, карьерах, рисовых чеках и прудах, в том числе рыбоводных.

В отношении видов *Charales* территория Украины изучена крайне неравномерно. С одной стороны, некоторые регионы исследовались неоднократно. Так, в пределах Украинского Полесья в двух административных областях сбор материала проводился несколько раз приблизительно с интервалом в десять лет: в водоемах Волинской обл. (группа Шацких озер) с 1949 по 1998 гг. и Киевской обл.

Таблица. Местонахождение видов Charales в различных физико-географических зонах, горных системах и морях Украины

Вид	Количество местонахождений в физико-географических зонах, горных системах, морях						Общее кол-во местонахождений
	УП	ЛС	С	УК	ГК	ЧМ	
1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Chara aculeolata</i> Kütz. in Reich.	2	-	-	-	-	7	9
<i>Ch. arcuatoifolia</i> Vilh.	1	-	-	-	2	-	3
<i>Ch. aspera</i> Deth. ex Willd.	2	-	4	-	-	1	7
<i>Ch. braunii</i> Gmel.	-	-	6	1	-	1	8
<i>Ch. canescens</i> Desv. in Lois.	-	-	9	-	-	1	10
<i>Ch. connivens</i> Salzm. ex A. Br.	2	-	3	-	-	-	5
<i>Ch. contraria</i> A. Br. ex Kütz.	6	3	3	1	2	-	15
<i>Ch. delicatula</i> Ag.	8	-	-	1	-	-	9
<i>Ch. dominii</i> Vilh.	1	-	-	-	-	-	1
<i>Ch. fischeri</i> Mig.	-	-	1	-	-	-	1
<i>Ch. fragifera</i> Dureiu	2	-	-	-	-	-	2
<i>Ch. fragilis</i> Desv. in Lois.	12	4	11	3	3	-	33
<i>Ch. galloides</i> DC.	-	-	2	-	-	-	2
<i>Ch. gymnophylla</i> A. Br.	1	1	-	-	5	-	7
<i>Ch. hispida</i> L.	1	-	3	-	-	3	7
<i>Ch. horrida</i> Wahlst.	-	-	2	-	-	-	2
<i>Ch. muscosa</i> Gr. et B.-W.	2	-	-	-	-	-	2
<i>Ch. neglecta</i> Hollerb.	-	-	3	-	-	-	3
<i>Ch. polyacantha</i> A. Br.	1	-	2	-	-	-	3
<i>Ch. schaffneri</i> (A. Br.) T.F. Allen	2	-	2	-	-	-	4
<i>Ch. tenuispina</i> Desv.	-	-	1	-	-	-	1
<i>Ch. tomentosa</i> L.	1	-	-	-	-	1	2
<i>Ch. uzbekistanica</i> Hollerb.	1	-	-	-	-	-	1
<i>Ch. vulgaris</i> L.	6	10	15	3	16	2	52
<i>Lamprothamnium papulosum</i> (Wallr.) Gr.	-	-	2	-	-	6	8
<i>Nitella batrachosperma</i> (Reich.) A. Br.	-	2	-	-	-	-	2
<i>N. brachytelea</i> A. Br.	-	-	2	-	-	-	2
<i>N. capillaris</i> (Krock.) Gr. et B.-W.	1	-	-	-	-	-	1
<i>N. flexilis</i> (L.) Ag.	1	1	1	-	-	-	3
<i>N. gracilis</i> (Smith) Ag.	-	2	-	-	-	-	2
<i>N. mucronata</i> (A. Br.) Miq. in H.C. Hall	-	2	2	-	-	-	4
<i>N. opaca</i> (Bruz.) Ag.	2	-	1	-	-	-	3
<i>N. syncarpa</i> (Thuill.) Chev.	-	2	-	-	-	-	2
<i>N. tenuissima</i> (Desv.) Kütz.	-	1	-	1	-	-	2
<i>N. translucens</i> (Pers.) Ag.	-	-	1	-	-	-	1
<i>Nitellopsis obtusa</i> (Desv. in Lois.) Gr.	2	2	5	-	-	-	9
<i>Tolypella nidifica</i> (O. Müll) Leonh.	-	-	-	-	1	1	2
<i>T. prolifera</i> (Ziz ex A. Br.) Leonh.	-	1	1	-	-	-	2
Всего	57	31	82	10	29	23	232

Примечание. УК – Украинское Полесье, ЛС – Лесостепь, С – Степь, УК – Украинские Карпаты, ГК – Горный Крым, ЧМ – Черное море.

(озера, болота, пойменные водоемы Днепра) с 1939 по 2004 гг. В Лесостепной зоне – в болотах и озерах в окрестностях Харькова и Северско-Донецкой биологической станции (Харьковская обл.) с 1916 по 1938 гг., в Степной зоне – в образованных Днестром и Турунчуком озерах и в нижнем течении Днестра (Одесская обл.) – в 1929, 1961 и 1980 гг. и т.д. С другой стороны, территории ряда административных областей в пределах перечисленных выше физико-географических зон никогда не исследовались: Новгород-Северская (Украинское Полесье), Винницкая, Хмельницкая, Кировоградская, Тернопольская, Полтавская, Сумская (Лесостепь), Луганская (Степь). Необходимо также учитывать, что большинство территорий во второй половине XX в. подверглось сильному антропогенному воздействию. В результате биотопы, в которых ранее произрастали харовые водоросли, или исчезли совсем, или сильно трансформировались. Поэтому анализ и обобщение собранных данных приводятся с некоторыми оговорками.

Наибольшее количество видов *Charales* обнаружено в Степной зоне (23), чуть меньше – в Украинском Полесье (21 вид), значительно меньше – в Лесостепной зоне (12 видов), что, по-видимому, связано со значительно меньшей изученностью данной зоны по сравнению с двумя другими. В основном сведения о видовом составе *Charales* в Лесостепной зоне ограничиваются исследованиями, проведенными в Харьковской области в первой половине XX в. В Украинских Карпатах, Горном Крыму и мелководных заливах Черного моря выявлено 6, 6 и 9 видов соответственно.

Наиболее распространенными видами в Украине являются *Ch. vulgaris* (52 местонахождения) и *Ch. fragilis* (33 местонахождения). Тем не менее, их распределение по физико-географическим зонам несколько отличается. *Ch. vulgaris* встречается не только во всех физико-географических зонах, горных странах, но и в опресненных водах Черного моря (заливы Каркиницкий и Джарылгачский). *Ch. fragilis* встречается везде, кроме лиманов и заливов Черного моря, т.к. является исключительно пресноводным видом. Кроме того, для *Ch. vulgaris*, в отличие от *Ch. fragilis*, характерно увеличение количества местонахождений в Степной зоне и Горном Крыму (42 %) по сравнению с Украинским Полесьем (10 %). Третье место по распространению занимает *Ch. contraria*, найденный в 15 водоемах, в основном на территории Украинского Полесья (1949-2002 гг.).

Далее по количеству зарегистрированных местонахождений виды распределяются следующим образом: *Ch. canescens* – 10, *Ch. aculeolata*, *Ch. delicatula*, *Nitelopsis obtusa* – 9, *L. papulosum* – 8, *Ch. aspera*, *Ch. braunii*, *Ch. gymnophylla*, *Ch. hispida* – 7, *N. mucronata* – 4. Остальные 18 видов имеют 1-3 местонахождения (таблица).

Для некоторых видов прослеживается определенная приуроченность в распространении. Так, пресноводные виды *Ch. delicatula*, *Ch. dominii*, *Ch. fragifera* и *Ch. muscosa* найдены на западе Украины, в основном в водоемах Волынского Полесья, *N. capillaris* – только Житомирского Полесья. Для Лесостепной зоны характерными являются *N. batrachosperma*, *N. gracilis*, *N. syncarpa*, для Степной зоны – *Ch. braunii*, *Ch. canescens*, *Ch. horrida*, *Ch. tenuispina*, *N. brachyteles*. Приуроченные к регионам Средиземноморья *Ch. galioides* и *Ch. gymnophylla* обнаружены в Крыму на побережье Черного моря (не считая одного

местонахождения *Ch. gymnohylla* в рыбоводном пруду в окрестностях Киева, куда он мог быть занесен случайно). Эвгалоный *L. papulosum*, способный переносить соленость до 28‰ (Bryant, Stewart, 2002), произрастает в Егорлышском, Джарылгачском, Тендровском и Каркинитском заливах Черного моря (Арнольди, 1949; Погребняк и др., 1973), а также в водоемах морского происхождения (Садогурский, 2002). В основном *L. papulosum* образует заросли у берега на глубине до 0,7-1,0 м, так как относится к видам, требующим особо хорошего освещения (Шаркинене, Трайнаускайте, 1973). Ранее Н.В. Морозова-Водяницкая (1959) указывала нахождение чистых ассоциаций данной водоросли на значительных глубинах (до 20 м) в Каркинитском и Феодосийском заливах Черного моря. Однако в настоящее время наблюдается общая тенденция уменьшения максимальной глубины местообитания харофитов, что связано с ухудшением освещения водной среды, вызванное ее загрязнением промышленными и бытовыми стоками (цит. по Шайкину, Ищенко, 1990).

По-видимому, *Nitellopsis obtusa* также был широко распространен на территории Украины, о чем свидетельствуют его находки в пойменных водоемах таких крупных украинских рек, как Днестр, Днепр, Южный Буг и Северский Донец (Ролл, 1926; Подлесский, 1936, Погребняк, 1953). Однако, например, в пойменных озерах и старицах, образованных Днестром, где в 20-30 гг. XX в. данный вид произрастал повсеместно, образуя сплошные заросли (Подлесский, 1936), уже к 60-м гг. наблюдалось его полное исчезновение в результате хозяйственной деятельности человека (мелиорация, строительство ГРЭС, зон отдыха и т.п.) (Смирнова-Гараева, 1980). Не обнаруживается он также в бассейнах Днепра и Северского Донца. Последнее его достоверное местонахождение зарегистрировано на Волинском Полесье при исследовании водоемов, расположенных на заповедных территориях (Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2004).

Можно предположить, что некоторые виды (*Ch. tenuispina*, *Ch. tomentosa*, *Ch. horrida*, *N. batrachosperma*, *N. brachytelea*), для которых отмечены единичные местонахождения (1-3) и неподтвержденные за последние 50 лет, находятся на грани исчезновения. Так как места их произрастания в настоящее время претерпели необратимые изменения, вызванные хозяйственной деятельностью человека, что исключает возможности новых находок в других регионах. Однако для этого необходимы целенаправленные исследования, основанные на сведениях о биологии и экологии этих видов. В тоже время есть ряд видов, в том числе очень редких (*Ch. dominii*, *Ch. fragifera*, *Ch. muscosa*), тоже имеющих 1-2 местонахождения, но в местах, где их существованию пока ничего не угрожает. К таким местам можно отнести заповедники, заказники, резерваты, природные национальные и региональные парки и другие заповедные территории. Исследование таких территорий является перспективным не только для уточнения видового состава *Charales* Украины, но и для дальнейшего исследования закономерностей их распространения, биологических и экологических особенностей, а также их роли в формировании водных биоценозов.

Заключение

Анализ и обобщение имеющихся данных показывает, что в настоящее время для флоры Украины известно 38 видов водорослей пор. *Charales*, что, в

сравнении с флорами ряда стран Европы и Азии, свидетельствует об их значительном видовом богатстве. В общем, изученность видового состава *Charales* природных зон Украины остается крайне неравномерной. Наиболее изученными в отношении *Charales* являются Украинское Полесье и Крымский п-ов, включая Горный Крым, степную часть и прилегающие к ним акватории Черного моря. Наименее изученными являются Украинские Карпаты и Лесостепная зона. Большинство сведений о распространении *Charales* в Украине устарело и требует подтверждения. Актуальными являются также исследования по изучению экологии харовых водорослей и их роли в формировании водных биоценозов.

E.V. Borisova

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

SPECIES COMPOSITION AND DISTRIBUTION OF CHARALES IN THE UKRAINE

Analysis and generalization of the data available in literature over more than 175 years on the species composition and distribution of algae of the order *Charales* in water bodies of Ukraine are presented. The revealed species composition (38 species) is rather rich. The natural physiographic zones of the Ukraine in respect to of *Charales* are investigated non-uniformly, nevertheless their species composition and main regularities of distribution are revealed. Flora of *Charales* of Ukraine includes 38 species belonging to 5 genera: *Chara* L. (24), *Nitella* Ag. (10), *Tolypella* A. Br. (2), *Nitellopsis* Hy (1), *Lamprothamnium* Gr. (1). Among these taxa, 32 species occur in other parts of Europe. Data on distribution of species *Chara arcuatifolia* Vilh., *Ch. dominii* Vilh., *Ch. fischeri* Mig. and *Ch. neglecta* Hollerb. are given (they were not found in Western Europe).

Key words: flora, *Charales*, Ukraine.

Анисимова М.И., Цирина Т.С. Водная и прибрежная растительность реки Бююк-Карасу // Тр. естеств. истор. отд. Центр. музея Тавриды. – 1927. – 1. – С. 1-39.

Арнольди М.В. По окрестностям Харькова. 3 // Студ. кружок натур. при Харьков. ун-те. – Харьков, 1916. – С. 43-72.

Арнольди Л.В. Материалы по количественному изучению зообентоса Черного моря. 2. Каркинитский залив // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1949. – 7. – С. 127-192.

Балашова Н.В., Белякова Р.Н., Лукницкая А.Ф., Ковальчук Н.А., Басова С.Л., Жакова Л.В. Альгофлора Санкт-Петербурга и Ленинградской области // Тр. СПб об-ва естествоиспыт., сер. 6. – 1999. – 2. – С. 13-78.

Берченко О.И., Ищенко А.А., Ляльева С.А., Ольштынская А.П. и др. Основные этапы эволюции водорослей в фанерозое // Актуальные проблемы современной альгологии. Тез. докл. I Всесоюз. конф. (Черкассы, 23-25 сент. 1987 г.). – Киев: Наук. думка, 1987. – С. 180-181.

Бурдыко П.И. Харовые водоросли и некоторые особенности их экологии в водоемах Белоруссии // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. – Вильнюс, 1973. – С. 60-66.

Виноградов К.А. Результаты изучения бентоса и тиофауны северо-западной части Черного моря в 1954-1957 гг. // Науч. сессия учен. совета Ин-та гидробиологии АН УССР на Одесск. биол. ст. 3-4 нояб. 1958 г.: Тез. докл. – 1958. – С. 11-15.

Виноградов К.О. До питання про кормові площі донних риб північно-західної частини Чорного моря // Наук. зап. Одеськ. біол. ст. – 1959. – Вип. 1. – С. 98-112.

- Вильгельм Я. Дополнение к изучению харовых водорослей СССР // Изв. Гл. бот. сада. – 1930. – 29, № 5/6. – С. 582-596.
- Воронихин Н.Н. К познанию флоры и растительности водорослей пресных водоемов Крыма // Бот. журн. – 1932. – 17, № 3. – С. 265-319.
- Генкель А.Г. Отчет о командировке летом 1902 г. на Черном море // Тр. СПб об-ва естествоиспыт. – 1902-1903. – С. 212-213.
- Голлербах М.М. О новом виде *Chara neglecta* (Charophyta) // Новости системат. низш. раст. – 1981. – 18. – С. 3-19.
- Голлербах М.М., Красавина Л.К. Харовые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. 14. – М.; Л.: Наука, 1983. – 190 с.
- Голлербах М.М., Паламар-Мордвинцева Г.М. // Харові водорості (Charophyta). Визначник прісноводних водоростей України. IX. – К.: Наук. думка, 1991. – 196 с.
- Зернов С.А. К вопросу об изучении жизни Черного моря // Зап. Импер. Акад. Наук., сер. 8. – 1913. – 32, № 1. – С. 1-300.
- Зинovieва Т.П. Растительность реки Западного Булганака // Зап. об-ва естествоиспыт. и любителей природы. IX (1926). – Симферополь, 1927. – С. 109-113.
- Зинovieва Т.П. Материалы по флоре реки Черной // Тр. Крымск. НИИ (Симферополь). – 1928. – 1. – С. 71-83.
- Зинovieва Т.П. Очерк растительности реки Качи // Там же. – 1929. – 2. – С. 69-79.
- Калугина А.А., Куликова Н.М., Лачко О.А. Качественный состав и количественное распределение фитобентоса в Каркинтском заливе // Донные биоценозы и биология бентосных организмов Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1967.
- Костин В.А., Джамангараева А.К. Материалы к изучению харовых водорослей водоемов степной зоны Казахстана // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюз. конф. (Черкаassy, 23-25 сент., 1987 г.). – Киев: Наук. думка, 1987. – С. 71.
- Мамонтова Н.П. Про харові водорості Криму // Щорічник Укр. бот. т-ва. – 1960. – № 2. – С. 44-45.
- Масюк Н.П., Костіков Л.Ю. Водорості в системі органічного світу. – К.: Академперіодика, 2002. – 178 с.
- Матвієнко О.М. Матеріали до вивчення водоростей УРСР. I. Нові водорості Ключовеного болота // Уч. зап. Харків. ун-ту. – 1938. – № 14. – С. 29-70.
- Мильчакова Н.А., Александров В.В. Донная растительность некоторых районов лимана Донузлав (Черное море) // Экол. моря. – 1999. – Вып. 49. – С. 68-71.
- Морозова-Водяницкая Н.В. Фитобентос Каркинтского залива // Тр. Севастоп. биол. ст. АН СССР. – 1936. – 5. – С. 219-232.
- Морозова-Водяницкая Н.В. Растительные ассоциации в Черном море // Там же. – 1959. – 11. – С. 3-28.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Charophyta Крымского полуострова (Украина) // Альгология. – 1998. – 8, № 1. – С. 14-22.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Charales Вольнского Полесья (Украина) // Там же. – 2004. – 14, № 2. – С. 178-184.
- Паули В.Л. Материалы к познанию Егорлыцкого залива // Тр. Всеукр. гос. Черномор.- Азов. науч.-пром. ст. – 1927. – 2, вып. 2.
- Петлеванний О.А. Виды водорослей новые для заповедных территорий Донецко-Приазовской степи (Украина) // Альгология. – 2000. – 10, № 2. – С. 201-206.
- Підлісний В.І. Короткі відомості про Charophyta Південного Бугу та його допливів // Зб. праць Дніпров. біол. ст. Ч. 4. – К., 1928. – С. 269-270.
- Погребняк И.И. Фитобентос Днепровского лимана // Тр. Ин-та гидробиологии АН УССР. – 1953. – № 31. – С. 154-189.
- Погребняк И.И. Донная растительность Березанского лимана // Тр. Одесск. гос. ун-та. Сер. биол. наук. – 1955. – 145, вып. 7. – С. 181-196.
- Погребняк И.И., Островчук П.П., Еременко Т.И. Материалы о харовых водорослях заливов северо-западной части Черного моря // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. – Вильнюс, 1973. – С. 67-74.

- Подлеский В.І. *Charophyta* південозахідної УРСР // Журн. Ін-ту ботаніки УАН. – 1936. – № 7 (15). – С. 65-69.
- Прошкина-Лавренко А.И. Экологический обзор водорослей водоемов левобережных террас долины реки Северный Донец // Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 2. – 1954. – Вып. 9. – С. 105-190.
- Расповов И.М. Заростание озер Карташево и Степаново из группы Камыш-Самарских озер // Бот. журн. – 1959. – 44, № 6. – С. 860-865.
- Ролл Я.В. Предварительные сведения о микрофлоре водоемов окрестностей Сев.-Донецкой биологической станции // Рус. архив протистол. – 1926. – 5, № 1/2. – С. 1-44.
- Садозурский С.Е. Нові місцезнаходження харових водоростей на Кримському півострові // Укр. бот. журн. – 2002. – 59, № 2. – С. 179-183.
- Садозурский С.Е., Садозурская С.А. К изучению макрофитобентоса соленого озера Аджиголь (Украина, Крым) // Альгология. – 1998. – 8, № 3. – С. 295-300.
- Свириденко Б.Ф., Свириденко Т.В. Харовые водоросли (*Charophyta*) Северного Казахстана // Бот. журн. – 1990. – 75, № 4. – С. 564-570.
- Смирнова-Гараева Н.В. Водная растительность Днестра и ее хозяйственное значение. – Кишинев: Штинница, 1980. – 136 с.
- Ситник К.М., Недужа О.М., Мусатенко Л.І., Войтенко Л.В. Особливості структури клітинних оболонок *Chara contraria* // Доп. НАН України. – 2002. – № 5. – С. 189-191.
- Ткаченко Ф.П. Макрофитобентос Днестровского лимана Черного моря // Вісн. Дніпропетр. ун-та. Біологія. Екологія. – 2002. – 10, № 2. – С. 166-170.
- Ткаченко Ф.П. Влияние загрязненных вод оросительной системы на макрофитобентос Джарылгачского залива Черного моря // Альгология. – 2003. – 13, № 2. – С. 167-176.
- Топачевський О.В. Погіршення кормності озер Полісся внаслідок масового розвитку хар // Укр. бот. журн. – 1951. – 7, № 4. – С. 102-103.
- Трайнаукайте И.Ю., Шаркинене И.Б. Сообщества харовых водорослей в водоемах Литовской ССР // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. – Вильнюс, 1973. – С. 95-103.
- Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки: Мат-лы к Всесоюз. симп. по изучению харовых водорослей (Вильнюс, 27 сент. 1973 г.). – Вильнюс, 1973. – 474 с.
- Хмельевский В.М. Материалы к флоре водорослей Изюмского уезда Харьковской губ. // Тр. об-ва испыт. природы Харьков. ун-та. – 1889. – 23. – С. 79-107.
- Христюк П.М. Современная изученность альгофлоры пресных водоемов Крыма // Тр. Крым. сельско-хоз. ин-та. – 1947. – 11. – С. 227-229.
- Христюк П.М. Начальные фазы зарастания Симферопольского водохранилища // Тр. Карадаг. биол. ст. – 1959. – Вып. 15. – С. 149-153.
- Царенко П.М., Михайлюк Т.І., Демченко Е.М., Петльованій О.А. Водорості // Заказник "Любче". Природні умови, біорізноманітність, збереження та управління / За ред. В.П. Гелюти. – К., 2001. – С. 27-30; 125-155.
- Шайкин Й.М. Еволюція харових водоростей у фаунозоеі // Укр. ботан. журн. – 1988. – 45, № 6. – С. 79-84.
- Шайкин Й.М., Іщенко А.А. Перший міжнародний симпозіум з харофітів // Там же. – 1990. – 47, № 5. – С. 118-119.
- Шаркинене И.Б., Трайнаускайте И.Ю. Экология харовых водорослей Литовской ССР // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. – Вильнюс, 1973. – С. 104-118.
- Шожаубов Р.Ш. Анализ флоры харовых водорослей водоемов Средней Азии // Харовые водоросли и их использование в исследовании биологических процессов клетки. – Вильнюс, 1973. – С. 75-82.
- Шожаубов Р.Ш. Харовые водоросли Узбекистана. – Ташкент: Фан, 1979. – 156 с.
- Ялушкевич А. Материалы для альгологии Харьковской губернии. Водоросли группы Лиманских озер Змиевского уезда // Тр. об-ва испыт. природы Харьков. ун-та. – 1890-1891. – 25. – С. 275-309.

- Belke G.* Notice sur l'histoire naturelle du district de Radomysl (gouv. Kiev) // Bull. Soc. Nat. Mosk. – 1866. – 1. – С. 214-251.
- Bhattacharya D., Medlin L.* Algal phylogeny and the origin of land plants // Plant Physiol. – 1998. – 116. – P. 9-15.
- Blazenčić Je., Blazenčić Z.* Rare and thretened species of charophytes (*Charophyta*) in Southeast Europe // Phytol. Balcan., Sofia. – 2002. – 8, N 3. – P. 315-326.
- Braun A.* Fragmente einer Monographie der Characeen // Abh. König. Akad. Wiss. Berlin. – 1882. – S. 1-211.
- Bryant J.A., Stewart N.F.* Order *Charales* // The freshwater algal flora of the British Isles / Eds. D.M. John et al. – Cambridge: Univ. Press, 2002. – P. 593-612.
- Cambria J., Alvarez M., Aboal M.* Lista florística y bibliográfica des los clorófitos (*Chlorophyta*) de la Peninsula Iberica, Islas Balears, Islas Canarias. – Valrncia: Asoc. Esp. Limnol., 1998. – 614 p.
- Eichwald E.I.* Naturhistorische Skizze von Lithauen, Wolhynien und Podolien in Geognostisch-mineralogischer, botanischer und zoologischer Hinsicht. – Wilno, 1830. – 4. – 256 S.
- Friedl T.* The evolution of the green algae // Plant Syst. Evol., Suppl. – 1997. – 11. – P. 87-101.
- Grambast L.J.* Phylogeny of the *Charophyta* // Taxon. – 1974. – 23, N 4. – P. 453-481.
- Huss V.A.R., Kranz H.D.* Charophyte evolution and the origin of land plants // Plant Syst. Evol., Suppl. – 1997. – 11. – P. 103-114.
- Jundziłł J.* Opisanie roślin w Litwie, na Wolyniu, Podolu, Ukrainie. – Wilno, 1830. – Vol. 8. – 583 p.
- Khan M., Sarma Y.S.R.K.* Cytogeography and cytosystematics of *Charophyta* // Systematics of the green algae / Eds. D.E. G. Irvine, D.M. John. – London: Acad. Press, 1984. – P. 303-330.
- Karol K.G., McCourt R.M., Cimino M.T., Delwiche C.F.* The closest living relatives of land plants // Science. – 2001. – 294, N 6. – P. 2351-2353.
- Krause W.* *Charales (Charophyceae)* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 18 / Eds. H. Ettl et al. – Jena: G. Fischer Verlag, 1997. – 202 p.
- Lewis L.A., McCourt R.M.* Green algae and the origin of land plants // Amer. J. Bot. – 2004. – 91, N 6. – P. 1535-1556.
- Mattox K.R., Stewart R.D.* Classification on green algae: concept based on comparative cytology // Systematics of the green algae / Eds. D.E. Irvine, D.M. John. – London: Acad. Press, 1984. – P. 29-72.
- Migula W.* *Characeae* Rossicae ex herbario Horti Petropolitani // Тр. СПб Бот. сада (Acta horti Petropolit.). – 1904. – 23, N 3. – С. 535-539.
- Ruprecht F.J.* Distributio Cryptogamarum vascularum in Imperio Rossico (Beitr. Pflanzenkund d. Rechs.). – 1845.
- Vilhelm J.* *Characeae* Europae orientalis et Asiae ex herbario Instituti Cryptogamici Horti Botanici Reipublicae Rossiae (ante Petropolitani) // Publ. Fac. Sci. Univ. Chares, Prague. – 1928. – 80. – P. 3-24.

Получена 06.04.04

Подписал в печать С.П. Вассер