

УДК 581.5/9:582.232.(477)

О.Н. ВИНОГРАДОВА, О.В. КОВАЛЕНКО

Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
ул. Терещенковская, 2, 01001 Киев, Украина
o.vinogradova@gmail.com

**ПОДСЕМЕЙСТВО *LEPTOLYNGBYOIDEAE* ANAGN. ET KOMÁREK
(*CYANOPROKARYOTA*) ВО ФЛОРЕ УКРАИНЫ**

Статья посвящена анализу представителей подсемейства *Leptolyngbyoideae* во флоре Украины. Дано краткое описание современных подходов к систематике цианопрокариот с применением новых таксономических критериев. Приведен проверенный список 46 видов подсемейства *Leptolyngbyoideae* флоры Украины из родов *Planktolyngbya* (4 вида), *Leibleinia* (4) и *Leptolyngbya* (38 видов), проанализированы литературные данные об их распространении. Предложена новая номенклатурная комбинация – *Leptolyngbya ucrainica* (Elenkin) O.M. Vynogr. comb. nov.

Ключевые слова: *Leptolyngbya*, *Planktolyngbya*, *Leibleinia*, *Leptolyngbyoideae*, *Oscillatoriales*, *Cyanoprokaryota*, новая таксономическая комбинация, флора, Украина.

Введение

История изучения синезеленых водорослей (*Cyanophyta*, *Cyanoprokaryota*) в Украине охватывает почти два века. Особенно разносторонне и интенсивно представители этой группы изучаются последние 60 лет, благодаря чему в отечественной литературе накоплен значительный материал об их видовом составе и распространении в пресных, солоноватых и соленых водоемах, искусственных гидротехнических сооружениях, почвах и аэрофитных биотопах (Виноградова, 2007). Новые подходы к систематике фотосинтезирующих прокариот требуют критического переосмысления накопленных данных. Работая над подготовкой выпуска «Флоры водорослей Украины», посвященного пор. *Oscillatoriales*, нами была проведена ревизия систематического состава и видового разнообразия его представителей во флоре Украины с точки зрения новых номенклатурных построений, принятых во «Флоре пресных вод Европы» (Komárek, Anagnostidis, 2005). В предложенной И. Комареком и К. Анагностидисом классификации наряду с данными о морфологии видов учтены сведения о молекулярной и клеточной структуре, физиолого-биохимических и экологических особенностях цианопрокариот. Важную роль в понимании филогенетических отношений и эволюции этой группы сыграла расшифровка механизма реагирования цианобактериального генома на стресс (Hagemann, 2002), позволившая достоверно объяснить успешное выживание и развитие группы на протяжении трех миллиардов лет, а также постоянное возникновение новых морфо- и экотипов (Komárek, 2006). Осознание важности экологической составляющей в видообразовании *Cyanoprokaryota* существенно повлияло на концепцию вида и под-

© О.Н. Виноградова, О.В. Коваленко, 2012

ходы к их систематике. По определению И. Комарека и К. Анагностидиса: «Вид — это группа популяций (или штаммов), относящихся к одному генотипу (роду), имеющих стабильные фенотипические признаки и одинаковые экологические требования» (Komárek, Anagnostidis, 2005, с. 46).

В бактериологии для дискриминации родов цианобактерий на генетическом уровне уже давно используется пороговое значение степени сходства геномов 95% (Castenholz, 2001). Критерий хорошо зарекомендовал себя при разграничении достаточно отдаленных родовых единиц, однако когда степень сходства двух родов приближается к 95%, по мнению И. Комарека, необходимо использовать другие критерии: биохимические, физиологические, экологические и т.д. Именно экологический критерий был избран в качестве определяющего при описании родов, объединенных в подсемейство *Leptolyngbyoideae* семейства *Pseudoanabaenaceae* Anagn. et Komárek.

Так как виды, относящиеся в настоящее время к подсемейству *Leptolyngbyoideae*, играют заметную роль во флоре Украины, нами проанализированы имеющиеся сведения о их составе и распространении в соответствии с новыми критериями, использованными при выделении этого таксона.

Краткая история

Подсемейство *Leptolyngbyoideae* объединяет виды с изополярными трихомами шириной до 3 мкм, факультативными влагалищами, изредка ложным ветвлением, ранее относившиеся к родам *Lyngbya* C. Agardh ex Gomont, *Phormidium* Kütz. ex Gomont, *Plectonema* Thur. ex Gomont. Все эти роды в классической трактовке были очень гетерогенными, однако в каждом из них присутствовали виды, сходные по морфологии и характеру местообитаний. В свое время Р. Риппка с соавт. (Rippka et al. 1979), предложив использовать в качестве диагностических морфологических признаков для нитчатых безгетероцистных форм (Секция 3) только форму клеток, ширину трихома и наличие или отсутствие перетяжек у клеточных перегородок, смогли применить этот принцип только для описания родов *Spirulina* Turpin ex Gomont, *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont и *Pseudanabaena* Lauterborn. Что же касается родов пор. *Oscillatoriales*, выделенных на основании характера влагалищ, — признака, по мнению упомянутых исследователей, не пригодного для систематики, входящие в них виды были разнесены по т.н. «LPP» (*Lyngbya*, *Phormidium*, *Plectonema*) группам. В частности, тонконитчатые виды упомянутых выше родов были объединены в группу LPP-B (в отличие от LPP-A, к которой относились типичные представители рода *Lyngbya*). Позже К. Анагностидис и И. Комарек (Anagnostidis Komárek, 1988) пришли к выводу, что эта группа цианофитов может быть объединена в отдельный род *Leptolyngbya* Anagn. et Komárek. Характерные признаки нового рода: «Нити образуют дерновинки. Трихомы цилиндрические, 0,5–2 (3) мкм шир., более-менее извитые, с квадратными или удлинненными клетками,

преимущественно перетянутые у клеточных перегородок. Влагалища тонкие, но четкие, образуются факультативно. У трихомов с влагалищами может наблюдаться ложное ветвление. Все клетки трихома способны к делению, после которого они достигают исходных размеров прежде, чем будут делиться вновь. Тилакоиды располагаются на периферии клеток. Конечные клетки без каллиптры. Некриды отсутствуют. Трихомы распадаются на гормоциты. Газовые вакуоли и заметные грануляции в клетках отсутствуют» (Anagnostidis, Komárek, 1988). Указанным признакам соответствуют все виды, включенные в группу LPP-B, что позволяет отнести их к роду *Leptolyngbya*. Большинство представителей этого рода широко распространены в природе, встречаясь практически во всех биотопах, существующих на Земле.

Однако авторы ревизии обратили внимание на то, что среди таксонов, входящих в состав группы LPP-B, присутствуют узкоспециализированные виды, ведущие определенный образ жизни как планктеры и эпифиты. Они предложили выделить их в отдельные роды, получившие названия *Planktolyngbya* Anagn. et Komárek и *Leibleinia* (Gomont) L. Hoffm. К первому отнесены тонконитчатые лингбии, обитающие в планктоне в виде одиночных нитей (и не образующие дернинок), остальные признаки рода *Planktolyngbya* совпадают с описанием *Leptolyngbya*. Второй род из упомянутых объединяет формы, ведущие эпифитный образ жизни. Их особенностью являются короткие трихомы (1,5–12 мкм в дл.), прикрепленные к растительному субстрату и прилегающие по всей длине к поверхности «хозяина», лишь концы трихомов свободно приподняты. Такое расположение нитей зависит от способа размножения представителей рода *Leibleinia*: неподвижные гормоциты прикрепляются к субстрату боковой частью и начинают апикальный рост с обоих концов. Остальные признаки этого рода не отличаются от установленных для *Leptolyngbya*.

Таким образом, группа LPP-B была преобразована в подсемейство *Leptolyngbyoideae*, включающее три рода, дискриминирующим признаком для которых стали особенности их экологии. Экологический критерий был также применен для разграничения видов внутри рода *Leptolyngbya*, состоящего из многочисленных видов с тонкими нитями. Авторы разделили его на два подрода: 1) *Leptolyngbya* (клетки более-менее квадратные, слегка укороченные или удлиненные почти в 2 раза); дезинтеграция трихомов при помощи некрид; 2) *Protolyngbya* (клетки всегда четко удлиненные, дезинтеграция трихомов происходит без некрид). Морфологически виды рода *Leptolyngbya* часто трудноразличимы, но их экологические характеристики достаточно четко очерчены. Поэтому Комарек и Анагностидис (Komárek, Anagnostidis, 2005) предложили предварительно распределить все виды в пределах каждого из подродов по 6 экологическим группам (табл. 1), в характеристике которых учтена также длина клеток, что должно облегчить процесс определения. При обработке подсемейства *Leptolyngbyoideae* для флоры Украины нами та-

кже использован экологический подход с учетом того круга видов, которые найдены в нашей стране.

Подсемейство *Leptolyngbyoideae* во флоре Украины

В результате критического анализа литературных данных о находках представителей пор. *Oscillatoriales* в Украине было установлено, что к подсемейству *Leptolyngbyoideae* относится 46 видов из родов *Planktolyngbya*, *Leibleinia* и *Leptolyngbya*. Интересно проанализировать эти сведения с точки зрения соответствия данных о их распространении базовым критериям выделения упомянутых родов.

Таблица 1

Экологические группы в роде *Leptolyngbya* Anagn. et Komárek
(по Komárek, Anagnostidis, 2005)

| Подрод | Группа | Характеристика |
|---------------------|--------|--|
| <i>Leptolyngbya</i> | I | Пресноводные виды с короткими клетками, свободноживущие, обитатели стоячих и текущих вод |
| | II | Виды минеральных и термальных источников с короткими клетками |
| | III | Эндоглейные (живущие в слизи других водорослей) виды с короткими клетками |
| | IV | Почвенные виды с короткими клетками |
| | V | Субаэрофитные виды с короткими клетками |
| | VI | Морские и галофильные виды с короткими клетками |
| <i>Protolyngbya</i> | VII | Пресноводные виды |
| | VIII | Виды минеральных и термальных источников с длинными клетками |
| | IX | Эндоглейные (живущие в слизи других водорослей) виды с длинными клетками |
| | X | Почвенные виды с длинными клетками |
| | XI | Субаэрофитные виды с длинными клетками |
| | XII | Морские и галофильные виды с длинными клетками |

Начнем с рода *Planktolyngbya*. В Украине известно четыре вида этого рода, все они ранее относились к роду *Lyngbya*. Это *Planktolyngbya limnetica* (Lemmerm.) Komark.-Legn. et Cronberg – вид, широко распространенный в пресных и соленых водоемах по всей территории Украины, *P. holsatica* (Lemmerm.) Anagn. et Komárek, приуроченный к пресным стоячим водоемам, *P. circumcreta* (G.S. West) Anagn. et Komárek, типичным местообитанием которую считают крупные щелочные водоемы в палеотропических и субтропических областях и более теплых регионах

умеренной зоны. В Украине этот вид указывается преимущественно для водоемов-охладителей электростанций, а также Киевского водохранилища, температура воды в котором в летнее время бывает также достаточно высокой. *Planktolyngbya contorta* (Lemmerm.) Anagn. et Komárek известна как типичный представитель планктона стоячих, особенно солоноватых вод. Местонахождения всех упомянутых видов в Украине в целом соответствуют их экологическим характеристикам. Таким образом, сведения о находках видов рода *Planktolyngbya* и их распространении в Украине можно считать достоверными.

Эпифитные цианопрокариоты из рода *Leibleinia* во флоре Украины представлены также четырьмя видами. Три из них – морские обитатели, речь о них пойдет ниже, а вот *Leibleinia epiphytica* (Hieron.) Comrige в целом считается пресноводным видом, эпифитирующим на разнообразных про- и эвкариотических водорослях в стоячих и текучих водах. Его иногда находили также в солоноватых и соленых водоемах, изредка на морских водорослях. В Украине этот вид обнаружен во всех физико-географических зонах, кроме Карпат, преимущественно в пресных водоемах разного типа, а также в солоноватых заливах Дуная, т.е. сведения о встречаемости этого вида в Украине адекватны его экологической характеристике. То же самое можно сказать и о двух из трех «морских» видов *Leibleinia*: *L. agardhii* (Crouan) Anagn. et Komárek и *L. gracilis* Meneghini ex Anagn. et Komárek, эпифитирующих преимущественно на разнообразных полупогруженных водорослях литорали. В Украине они известны из Севастопольской бухты и морского побережья Карадага. Еще один представитель этого рода – *Leibleinia nordgaardii* (Wille) Anagn. et Komárek также известен как морской эпифит, обитающий на нитях *Rhizoclonium* и *Enteromorpha* (именно так охарактеризовано типичное местообитание этого вида под названием *Lynghya nordgaardii* Wille как в первоописании Вилле (Wille, 1918), так и во всех определителях, включая определитель Н.В. Кондратьевой (1968 г.). Однако если проанализировать сведения о распространении *L. nordgaardii* в Украине (Vinogradova, 2005), то окажется, что из трех десятков упоминаний о его находках только шесть отвечают экологической характеристике этого **морского** вида. Возможно, это связано с выделением А.А. Еленкиным «пресноводной» формы этого вида (*L. nordgaardii* f. *schirschoviana* Elenkin), материалом для которой послужило приведенное П.П. Ширшовым в его работе (1937 г.) подробное описание синезеленой водоросли, эпифитирующей на целом ряде нитчаток в степных реках Волчьей и Терса, и которую сам автор, несмотря на некоторые морфологические отличия, отнес к *L. epiphytica*. Но А.А. Еленкин не согласился с его выводом. По его мнению, «водоросль, обнаруженная П.П. Ширшовым на Украине, несомненно, очень близка к ...*L. nordgaardii*» (Еленкин, 1949, с. 1657), хотя морфологически не полностью совпадает с ее диагнозом, потому была выделена в особую форму (*schirschoviana*). Он также отмечает, что в работе П.П. Ширшова ничего не говорится о химизме воды исследованных им рек и высказывает предположение, что реки Волчья и Терса

могут быть солоноватоводными, тогда это объясняет обнаружение в них представителя галофитона. Если же это пресноводные реки, то форму *schirschoviana* следует отнести все же к виду *L. epiphytica* Hieron. К сожалению, это важное замечание А.А. Еленкина в более поздних определениях было проигнорировано. Для *L. nordgaardii* приводили две формы («морскую» *nordgaardii* и «пресноводную» *schirschoviana*), что искажало экологическую характеристику вида и приводило к неверным определениям. Для того, чтобы поставить точку в этом вопросе, необходимо уделить особое внимание изучению материала, сходного с *L. nordgaardii*, в пресных водах. Возможно, в дальнейшем это позволит выделить f. *schirschoviana* в отдельный вид. Рассматривая вид *L. nordgaardii* в рамках его первичной трактовки, распространение его в Украине ограничивается солоноватоводными и солеными водоемами степной зоны (Владимирова, 1961; Владимирова, Данилова, 1968; Приходькова, 1969, 1971; Иванов, Карпезо, 1999), гиперсоленным озером на мысе Херсонес у Севастополя (Батогова и др., 2009) и крымским побережьем Черного моря (Калугина-Гутник, 1975).

Теперь проанализируем видовой состав и распространение представителей «титового» и самого крупного рода подсемейства *Leptolyngbyoideae* в Украине. Согласно обобщенным литературным и оригинальным данным, в стране известно 38 видов рода *Leptolyngbya*. Ранее они относились к родам *Phormidium* (18), *Lyngbya* (11) и *Plectonema* (9). Как указывалось выше, род *Leptolyngbya* разделен на 12 экологических групп. Мы находим такое деление закономерным и логически обоснованным, поскольку в Украине представлены не все группы, предложенные И. Комареком и К. Анагнастидисом (пока не обнаружены представители II и III экологических групп, к IV группе относится только один вид – *L. foveolarum*, который по своей экологической характеристике считается аквально-терестриальным видом, потому одновременно входит и в I группу). Из практических соображений мы сгруппировали виды *Leptolyngbya* украинской флоры в шесть экологических групп (табл. 2), обозначив их буквами (в отличие от цифровых обозначений групп у И. Комарека и К. Анагнастидиса). Группа А (пресноводные) – 12 видов; группа Б (морские, солоноватоводные и галофильные) – 9 видов; группа В (виды минеральных и термальных источников – 3 вида; группа Г (почвенные) – 7 видов; группа Д (субаэрофитные) – 4 вида; группа Е (эндоглейные) – 3 вида. Кратко проанализируем сведения, представленные в табл. 2.

Среди 12 видов, отнесенных во «Флоре пресных вод Европы» к обитателям пресных вод, четыре вида, согласно этому изданию, имеют более широкую экологическую амплитуду. Среди них уже упоминавшаяся *Leptolyngbya foveolarum* и *L. angustissima*. Оба вида встречаются в пресных водоемах, почвах, а также на влажных скалах. В Украине они отмечены во всех природных регионах Украины в соответствующих местообитаниях (см. табл. 2). Виды *Leptolyngbya amplivaginata* и *L. lurida* встречаются

Проверенный список видов рода *Lepidolunghya* Anagn. et Komárek, обнаруженных на территории Украины¹

| Таксон | Название, под которым таксон указан для Украины | Экология (по Komárek, Anagnostidis, 2005) | Распространение в Украине | |
|---|---|--|---------------------------------------|--|
| | | | Регион | Местонахождение |
| Группа А. Пресноводные виды | | | | |
| <i>Lepidolunghya amplivaginata</i> (Goor) Anagn. et Komárek | <i>Lunghya amplivaginata</i> Goor | В бентосе на илистом дне рек и на поверхности затопленных почв | По всей континентальной части Украины | Реки и стоячие водоемы. Почвы Степной зоны (?); каштановые, щелочные и солончаковые |
| <i>L. angustissima</i> (W. et G.S. West) Anagn. et Komárek | <i>Phormidium angustissimum</i> W. et G.S. West | В стоячих и текучих водах (обычно в перифитоне), а также на влажных скалах, стенах и почве | По всей континентальной части Украины | Стоячие водоемы разных типов, источники, влажные скалы, почвы |
| <i>L. bijugata</i> (Kong.) Anagn. et Komárek | <i>Ph. bijugatum</i> Kong. | В бентосе стоячих вод на иле | По всей континентальной части Украины | Озера, пойм. вод., лужи, реки, в.-охл. Почвы Степной зоны (?) |
| <i>L. boryana</i> Anagn. et Komárek | <i>Plectonema boryanum</i> Gomont | Преимущественно в метафитоне между водорослями и водными растениями в стоячих водоемах | Лесостепь, Степь, Горный Крым | В почвах разных типов. Все известные в Украине местонахождения не отвечают экологической характеристике вида |
| <i>L. fontana</i> (Kütz. ex Hansg.) Komárek | <i>Lunghya fontana</i> (Kütz.) ex Hansg. | В холодных олиготрофных обычно текучих водах на камнях и деревянном субстрате | Полесье, Лесостепь, Степь | Днепр, вдхр., в.-охл. (?) |
| <i>L. foveolarum</i> (Rabenh. ex Gomont) Anagn. et Komárek | <i>Phormidium foveolarum</i> Gomont | На влажных известняках и почвах, полупотруженных камнях в пресных водоемах, также в загрязненных водах, по краям минеральных и термальных источников, в теплицах | По всей континентальной части Украины | Стоячие и текучие водоемы, влажные скалы, почвы разных типов |

¹ Сокращения: пойм. вод. – пойменные водоемы; вдхр. – водохранилища; в.-охл. – водоемы-охладители электростанций.

| | | | | |
|---|--|--|--|--|
| <i>Lepolyngbya frigida</i> (F.E. Fritsch) Anagn. et Komárek | <i>Ph. frigidum</i> F.E. Fritsch | В холодных олиготрофных стоячих и текущих водах, в бентосе | Лесостепь, Степь (?), Горный Крым (?) | Дунай и его заливы, вдхр. Находки в соленых водоемах, на приморских скалах и в почвах разных типов не отвечают экологической характеристике вида |
| <i>L. lagerheimii</i> (Gomont) Anagn. et Komárek | <i>Lyngbya lagerheimii</i> Gomont | В планктоне стоячих водоемов, также на дне, водных растениях и в слизи других водорослей | Полесье, Лесостепь, Степь, Горный Крым | Реки, пойм. вод., озера, водопады, в.-охл. Солончаки (?) |
| <i>L. lurida</i> (Gomont) Anagn. et Komárek | <i>Phormidium luridum</i> Gomont | Преимущественно в стоячих водах, также находили на влажной почве | Лесостепь (?), Степь (?), Горный Крым | Реки, водопады. Находки в аэрофитоне и солоноватых заливах Дуная сомнительны |
| <i>L. subtruncata</i> (Woron.) Anagn. | <i>Ph. subtruncatum</i> Woron. | В холодных олиготрофных потоках, наиболее часто в северных и горных районах | Полесье | На почве (?) |
| <i>L. subtilis</i> (W. West) Anagn. | <i>Lyngbya subtilis</i> W. West | В стоячих водоемах, сначала в бентосе или метафитоне, затем свободно плавает | Полесье | Озера |
| <i>L. valderiana</i> (Gomont) Anagn. et Komárek | <i>Phormidium valderianum</i> Gomont | В стоячих и текущих водах (в бентосе, прикрепляясь к разнообразным субстратам) | Полесье, Лесостепь, Степь, Горный Крым | Реки, озера, пойм. вод., водопады, вдхр., в.-охл., почвы (?) |
| Группа Б. Морские, солоноватоводные и галофильные виды | | | | |
| <i>L. ectoscarpi</i> (Gomont) Anagn. et Komárek | <i>Ph. ectoscarpi</i> Gomont | В морях и солоноватых континентальных водоемах | Степь | Солоноватые заливы в дельте Дуная |
| <i>L. fragilis</i> (Gomont) Anagn. et Komárek | <i>Ph. fragile</i> Gomont | Морской, на прибрежных скалах, в континентальных соленых и солоноватых водоемах, на засоленной почве | По всей территории Украины | Соленые водоемы, почвы разных типов |
| <i>L. halophila</i> (Hansg. ex Gomont) Anagn. et Komárek | <i>Lyngbya halophila</i> Hansg. ex Gomont | В соленых водоемах и почвах | Степь | Солончаки, лиманы |

| | | | | |
|--|--|--|---|--|
| <i>Leptolyngbya komarovii</i> (Anisimova) Anagn. et Komárek | <i>Phormidium komarovii</i> Anisimova | В минеральных озерах | Полесье (?), Степь, Горный Крым (?) | Минеральные озера, засоленные почвы, солончаки, в.-охл., горные ручьи (?) |
| <i>L. norvegica</i> (Gomont) Anagnostidis et Komárek | <i>Leptolyngbya norvegica</i> (Gomont) Anagnostidis et Komárek | Морской вид каменистой литорали | Степь | Солончаки, лиманы |
| <i>L. pauciramosa</i> (Anisimova) Anagn. et Komárek | <i>Plectonema pauciramosum</i> (Anisimova) Kondrat. | В соленых и минеральных озерах, эпифитно и метафитно | Степь | Минеральные озера |
| <i>L. saxicola</i> (Gardner) Anagn. | <i>Leptolyngbya saxicola</i> (Gardner) Anagn. | Морской литоральный вид | Степь | Солончаки, солонцы |
| <i>L. terebrans</i> (Bornet et Flahault ex Gomont) Anagn. et Komárek | <i>Plectonema terebrans</i> Bornet et Flahault ex Gomont | Морский вид-эндолит (сверлящая водоросль) | Степь (?), Украинские Карпаты (?), Горный Крым, Черное море | Минеральные озера, лиманы, пруды (?), прибрежные скалы, морская литораль |
| <i>L. woronichinii</i> (Anisimova) Anagn. et Komárek | <i>Phormidium woronichinii</i> Anisimova | В прибрежной зоне соленых минеральных озер | Полесье (?), Степь, Украинские Карпаты (?), Горный Крым (?) | Минеральные озера, солончаки и засоленные почвы, горные реки (?) |
| Группа В. Виды минеральных и термальных источников | | | | |
| <i>L. laminosa</i> (Gomont) Anagn. et Komárek | <i>Ph. laminosum</i> Gomont ex Gomont | Типичный термобионт, в термальных источниках | По всей континентальной части Украины | Стойкие водоемы и почвы. Все известные местонахождения не отвечают экологической характеристике вида |
| <i>L. orientalis</i> (G.S. West) Anagn. et Komárek | <i>Ph. orientale</i> G.S. West | В термальных источниках | Степь | Вдхр. |

| <i>Lepolyngbya thetmarum</i> (Woron.) Anagn. et Komárek | <i>Lungbya thetmarum</i> Woron. | В горячих источниках и минеральных водоемах | Полесье, Лесостепь, Степь | В.-охл., минеральные водоемы |
|--|---|--|--|---|
| Группа Г. Почвенные виды | | | | |
| <i>L. edaphica</i> (Hollerb. ex Elenkin) Anagn. et Komárek | <i>Plectonema ruiteale</i> (Kirchn.) Hansg. f. <i>edaphicum</i> Elenkin | В разнообразных почвах и субаэрофитно | Лесостепь, Степь, Горный Крым | В почвах разных типов |
| <i>L. hansgirgiana</i> Komárek | <i>Lepolyngbya hansgirgiana</i> Komárek | На почве и субаэрофитно | Лесостепь | На стенах гипсовой пещеры |
| <i>L. nostocorum</i> (Bornet ex Gomont) Anagn. et Komárek | <i>Plectonema nostocorum</i> Bornet ex Gomont | В разнообразных почвах, лужах, болотах, периодически увлажняемых почвенных корках, мелких заросших водоемах, а также в или на слизи цианопрокариот, преимущественно ностоковых | Полесье, Лесостепь, Степь | Почвы разных типов, озера |
| <i>L. notata</i> (Schmidle) Anagn. et Komárek | <i>P. notatum</i> Schmidle | В разнообразных почвах, изредка также в пресных быстротекучих водах | Полесье, Лесостепь, Степь, Горный Крым | Почвы разных типов, скалы, реки, ручьи, источники, озера, вдхр., в.-охл. |
| <i>L. subcapitata</i> (J.B. Petersen) Anagn. | <i>Phormidium subcapitatum</i> J.B. Petersen | На влажной почве возле термальных источников | Степь | Солончаки (?) |
| <i>L. tenuis</i> (Gomont) Anagn. et Komárek | <i>Ph. tenue</i> (Menegh.) Gomont ex Gomont | Во влажных почвах, также в пресных, солоноватых и соленых стоячих мелких водоемах | По всей континентальной части Украины | Почвы разных типов, реки, пруды, озера, источники, водопады, вдхр., в.-охл., рисовые чеки, лиманы, минерализованные водоемы |
| <i>L. voronichiniana</i> Anagn. et Komárek | <i>Ph. tenuissimum</i> Woron. | Эпифитно на колониях <i>Nostoc commune</i> и на поверхности песчаных почв, также в бентосе стоячих водоемов | Степь, Горный Крым | В почвах разных типов |

| Группа Д. Субаэрофитные виды | | | | |
|--|--|--|--|--|
| <i>Leptolyngbya gracillima</i> (Zopf. ex Hansg.) Anagn. et Komárek | <i>Plectonema gracillimum</i> Zopf. ex Hansg | Аэрофитно, на известковых скалах, окнах, влажных стенах и листьях растений в теплицах, также в почвах и перифитоне небольших луж | Полесье, Степь, Украинские Карпаты, Горный Крым | Почвы разных типов, влажные скалы, водопады, реки, ручьи, источники, озера |
| <i>L. henningsii</i> (Lemmerm.) Anagn. | <i>Rhomidium henningsii</i> Lemmerm. | На влажных стенах, скалах и почве, эпифитно в болотах на сфагнах, в оранжереях и заросших прудах | Все физико-географические зоны | Почвы разных типов, влажные скалы, водопады, реки, ручьи, источники, солончаки (?) |
| <i>L. schmidlei</i> (Limanowska) Anagn. et Komárek | <i>Leptolyngbya schmidlei</i> (Limanowska) Anagn. et Komárek | На влажных стенах и скалах | Лесостепь | На известковых стенах пещеры |
| <i>L. scottii</i> (Fritsch) Anagn. et Komárek | <i>Lyngbya scottii</i> Fritsch | Субаэрофитно или эпифитно на поверхности других цианопрокариотов | По всей континентальной части Украины | Реки, озера, водопады, солончаки, щелочные почвы |
| Группа Е. Виды, обитающие в слизи других водорослей (эндоглеиные) | | | | |
| <i>L. gloeophila</i> (Kütz. ex Hansg.) Komárek | <i>Leptolyngbya gloeophila</i> (Kütz. ex Hansg.) Komárek | В слизистых колониях разных цианопрокариотов и зеленых водорослей в чистых водах, также в оранжереях | Лесостепь | В слизи цианопрокариотов аэрофитона |
| <i>L. mucicola</i> (Lemmerm.) Anagn. et Komárek | <i>Lyngbya mucicola</i> Lemmerm | В слизи разнообразных, обычно погруженных в воду водорослей | Полесье | В слизи различных водорослей в озере |
| <i>L. rivulariarum</i> (Gomont) Anagn. et Komárek | <i>L. rivulariarum</i> Gomont | В колониальной слизи субаэрофитных, изредка водных цианопрокариотов и зеленых водорослей | Полесье, Лесостепь, Степь, Украинские Карпаты, Черное море | В слизи водорослей в водоемах разных типов |

преимущественно в пресных водах, а также на поверхности влажной почвы. Сомнительными выглядят их находки в соленых водоемах и почвах Степной зоны. Среди видов, которые считаются «водными», есть несколько стенотопных видов, известных как типичные обитатели холодных олиготрофных вод. Это *L. subtruncata*, *L. fontana* и *L. frigida*. *Leptolyngbya subtruncata* в Украине найдена лишь однажды, на влажной почве в Полесье, *L. fontana* и *L. frigida* приводятся из многочисленных мест в Полесье, Лесостепи, Степи и Горном Крыму, также из совсем не характерных для этого вида местообитаний (см. табл. 2). Однако поскольку эти виды гипотетически могут обитать в горных потоках Карпат и Крыма, мы включаем их во флору. Данные о распространении других видов этой группы в Украине в целом не противоречат их экологии, за исключением находок *L. bijugata* и *L. valderiana* в степных почвах, а *L. lagerheimii* – на солончаках.

В эту группу также включен вид *L. boryana*. По экологической характеристике, приведенной во «Флоре пресных вод Европы», это аквальная форма, обитающая преимущественно в метафитоне стоячих водоемов. Этот вид, описанный М.А. Gomont под названием *Plectonema boryanum* из материала, который развивался в старой культивационной колбе, впоследствии был выявлен М.М. Голлербахом в разнообразных почвах, поэтому А.А. Еленкин, а затем и Н.В. Кондратьева считали его типичным представителем эдафона. В Украине *L. boryana* неоднократно находили в почвах разных типов в Лесостепи, Степи и Горном Крыму. Вопрос о принадлежности *L. boryana* к обитателям пресных вод или почвенным видам может быть решен лишь в результате специальных генетических исследований штаммов из водоемов и почв. Возможно, это два эко-вида, имеющих близкую морфологию, тогда почвенную форму *L. boryana* необходимо будет описать как новый вид.

Группа морских, солоноватоводных и галофильных видов включает 9 представителей рода *Leptolyngbya* (см. табл. 2). Все они обнаружены в Украине в соответствующих местообитаниях, хотя есть и сомнительные находки. В частности, *L. komarovii* и *L. woronichinii* указываются не только для минеральных озер и солончаков, но и для горных рек и ручьев, что, несомненно, ошибочно. То же относится к упоминаниям галофильного вида *L. fragilis* в незасоленных биотопах и морского эндолита *L. terebrans* в пресных водоемах.

Из группы обитателей минеральных и термальных источников в Украине известно лишь три вида. Все они считаются термобионтами. Два из них были найдены в условиях, которые в определенной степени соответствуют их экологической характеристике: *L. thermarum* – в водоемах-охладителях и минеральных источниках, а *L. orientalis* – в водохранилище, расположенном в степной зоне, где летом на мелководье вода может существенно прогреваться. Третий вид из этой группы – *L. laminosa*, типичный термофил, вегетирующий в горячих источниках, часто вместе с *Mastigocladus laminosus* Cohn. В Украине он указывается

для почв и водоемов по всей континентальной части Украины, однако эти местонахождения не отвечают его экологии.

Напротив, все находки семи видов из группы Г (почвенных) сделаны в соответствующих их характеристике условиях. Это же можно сказать о трех из четырех видов группы Д (субаэрофиты, см. табл. 2). А вот сведения о распространении четвертого представителя субаэрофитона – *Leptolyngbya scottii* (= *Lyngbya scottii* F.E. Fritsch), требуют рассмотрения. Этот вид был описан Ф. Фричем из Антарктиды, где он эпифитировал на поверхности матов других синезеленых, преимущественно из рода *Phormidium*. По данным И. Комарека и К. Анагностидиса, вид широко распространен в Антарктиде, а его находки в Высоких Татрах и рисовых чеках в Индии авторы сводки считают маловероятными (Komárek, Anagnostidis, 2005). В украинской альгологической литературе содержатся многочисленные упоминания о нахождении *L. scottii* в водоемах всех физико-географических зон, однако, по нашему мнению, их нельзя считать достоверными, поскольку экологическая характеристика этого вида в определителе Н.В. Кондратьевой (1968), которым все мы с благодарностью пользуемся уже более сорока лет (обитает на поверхности или в колониальной слизи других водорослей, также в культурах водорослей из почв), принципиально отличается от авторского понимания этого вида и его трактовки во «Флоре пресных вод Европы». В общую характеристику вида включили сведения об экологии формы *ucrainica*, которая была описана А.А. Еленкиным, изучившим живой материал из Днепровских плавней, присланный ему участниками краеведческого кружка из г. Николаев (Днепропетровская обл.). Эта форма развивалась **эндоглейно** внутри слизистых колоний *Aphanothece*, поэтому не может быть отнесена к *Leptolyngbya scottii*, известной как эпифит. Мы считаем, что *L. scottii* может быть включена во флору Украины только как сомнительный вид, а для *Lyngbya scottii* f. *ucrainica* Elenkin мы предлагаем новую номенклатурную комбинацию – *Leptolyngbya ucrainica* (Elenkin) О.М. Виногр. comb. nov. (базионим *Lyngbya scottii* f. *ucrainica* Elenkin 1949, Monogr. Alg. Сyанoph. URSS, Pars. Spec. 2: 1600, fig. 471). Этот вид должен относиться к группе Е (эндоглейные виды), из которой в Украине на сегодняшний день известны три вида (см. табл. 2). Все они обнаружены в соответствующих их экологической характеристике условиях.

Таким образом, применение экологического критерия в систематике цианопрокариот позволяет более четко разграничивать близкие таксоны, но требует от исследователей строже придерживаться их экологических характеристик в процессе идентификации. Критический анализ сведений о распространении представителей подсемейства *Leptolyngbyoideae* в Украине показал, что в целом они соответствуют новым критериям систематики этой группы, что свидетельствует об их взвешенности. В дальнейшем при альгофлористических исследованиях важно уде-

лять более пристальное внимание местообитаниям видов, а также стремиться к тому, чтобы параллельно создавать коллекцию их штаммов для дальнейшего изучения с применением полифазного подхода.

- Батогова Е.А., Герасимова О.В., Шадрин Н.В.* Кладофоровые маты как уникальные сообщества гиперсолёных озёр // Актуальные проблемы ботаники и экологии: Мат. Междунар. конф. молодых учёных (11–15 авг. 2009 г., Кременец). – Тернополь: Посіб. та підруч., 2009. – С. 17–18.
- Виноградова О.Н.* Разнообразие синезелёных водорослей Украины: итоги и перспективы исследований // Ботаника и микология: современные горизонты / Под ред. С.П. Вассера. – Киев: Наук. думка, 2007. – С. 27–40.
- Владимирова К.С.* Фитомикробентос Дуная и Килийской дельты // Праці Ін-ту гідробіол. АН УРСР. – 1961. – **35**. – С. 128–144.
- Владимирова К.С., Данилова Л.Е.* Водоросли Дуная, заливов Килийської дельти і придунайських водоемів в межах СРСР // Докл. X юбил. конф. по вопр. лимнологии Дуная (Болгария, 10–20 окт. 1968 г.). – София: Изд-во Болгар. АН, 1968. – С. 141–168.
- Еленкин А.А.* Синезелёные водоросли СССР. Спец. ч. 2. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – 1908 с.
- Іванов О.І., Карпезо Ю.Г.* Мікрофіти: фітопланктон і мікрофітобентос // Біорізноманіття Дунайського біосферного заповідника, збереження та управління. – К.: Наук. думка, 1999. – С. 161–168; 584–597.
- Калугина-Гутник А.А.* Фитобентос Чёрного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – 248 с.
- Кондратьева Н.В.* Гормогонієві – *Нортгоноіорфусеае* // Визначн. прісновод. водорост. УРСР. Вип. I, ч. 2. – К.: Наук. думка, 1968. – 523 с.
- Приходькова Л.П.* Синьозелені водорості ефемерних водойм Лівобережного Нижнього Придніпров'я // Укр. бот. журн. – 1969. – **26**, № 6. – С. 36–41.
- Приходькова Л.П.* До вивчення розподілу синьозелених водоростей в ефемерних водоймах Присивашся залежно від ступеня солоності води // Там же. – 1971. – **28**, № 4. – С. 415–419.
- Ширишов П.П.* Замітка про мікрофлору р. Вовчої: доплив р. Самари // Вісн. Дніпропетр. гідробіол. ст. – 1937. – **2**. – С. 167–182.
- Anagnostidis K., Komárek J.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3. *Oscillatoriales* // Arch. Hydrobiol. Suppl. – 1988. – **80**, N 1–4, Algal. Stud. 50–53. – P. 327–472.
- Castenholz R.W.* Oxygenic photosynthetic bacteria // Bergey's Manual of Systematic Bacteriology. 2nd ed. Vol. 1. – New York: Springer-Verlag, 2001. – P. 473–600.
- Hagemann M.* Environmental stress, signalling and basic acclimation reactions // Cyanobacteria and Nitrogen Fixation in Extreme Environments. – Europ. Sci. Found. CYANOFIX, 2002. – P. 24.
- Komárek J.* Cyanobacterial taxonomy: current problems and prospects for the integration of traditional and molecular approaches // Algae. – 2006. – **21**, N 4. – P. 349–375.

- Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 2. Teil: *Oscillatoriales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. 19/2. – Heidelberg: Elsevier-Spektrum, 2005. – 759 p.
- 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**. – P. 1–61.
- Vinogradova O.N. Hormogoniophyceae / P. Tsarenko, S. Wasser & E. Nevo (eds.) Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. – Ruggell, A.R. Gantner Verlag K.-G., 2005. – P. 97–216.
- Wille N. Algologische Notizen 25–29 // Nytt. Mag. Natur. – 1918. – **56**. – P. 1–60.

Получена 18.11.2011

Рекомендовал к печати С.П. Вассер

O.N. Vinogradova, O.V. Kovalenko

N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,
2, Tereshchenkivska St., 01001 Kiev, Ukraine
e-mail: o.vinogradova@gmail.com

SUBFAMILY *LEPTOLYNGBYOIDEAE* ANAGN. ET KOMBREK (*OSCILLATORIALES*,
CYANOPROKARYOTA) IN FLORA OF UKRAINE WITH REFERENCE TO ECOLOGICAL
PECULIARITIES OF TAXA

The results of the revision of taxa of subfamily *Leptolyngbyoideae* (*Oscillatoriales*, *Cyanoprokaryota*) found in Ukraine with special reference to their ecological peculiarities are presented. The checklist of 46 species of Ukrainian flora belonging to genera *Planktolyngbya* (4 species), *Leibleinia* (4), and *Leptolyngbya* (38 species) is given. A new nomenclatural combination: *Leptolyngbya ucrainica* (Elenkin) O.M. Vynogr. comb. nov. is proposed.

Key words: *Leptolyngbya*, *Planktolyngbya*, *Leibleinia*, *Leptolyngbyoideae*, *Oscillatoriales*, *Cyanoprokaryota*, new taxonomic combination, ecology, distribution, Ukraine.