

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). Algologia. 2016, 26(4): 403–417

doi.org/10.15407/alg26.04.403

УДК 582.26

**БОРИСОВА Е.В.**Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,  
ул. Терещенковская, 2, Киев 01004, Украина**АНАЛИЗ ФЛОРЫ CHARALES (CHAROPHYTA) УКРАИНЫ**

Проведен систематический, экологический и географический анализ флоры харальных водорослей Украины на основе оригинальных и литературных данных. Флора включает 40 видов, относящихся к родам *Chara* L. (24), *Lamprothamnium* J. Groves (1), *Lychnothamnus* (Rupr.) Leonh. emend. A. Braun (1), *Nitella* C. Agardh (9), *Nitellopsis* Ну (1) и *Tolypella* (A. Braun) A. Braun (4). Установлена зональная дифференциация в распределении родов и видов и наличие отдельных центров видового разнообразия. Основу флоры Charales Украины составляют представители двух родов – *Chara* и *Nitella*, количественное соотношение видов которых отличается в разных частях страны. Показана специфика каждой природной зоны Украины по комплексу наиболее часто встречающихся в них видов. Такими видами для Украинского Полесья являются *Chara globularis* Thuill. и *Nitella flexilis* (L.) C. Agardh, для зоны широколиственных лесов – *Ch. vulgaris* L., *Ch. globularis* и *Ch. virgata* Kütz., для лесостепной зоны – *Ch. vulgaris*, *Ch. globularis* и *Nitella mucronata* (A. Braun) Miq. in H.C. Hall, для степной – *Ch. canescens* Desv. et Loisel. in Loisel., *Ch. hispida* L., *Ch. vulgaris* и *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Loisel.) J. Groves, для Черного и Азовского морей – *Ch. intermedia* A. Braun и *Laprothamnium papulosum* (Wallr.) J. Groves. Подчеркивается роль ландшафтообразующих, экологических и антропогенных факторов в формировании видового разнообразия харальных водорослей. В результате проведенного географического анализа флора Charales Украины характеризуется как бореально-неморальная.

Ключевые слова: Charales, Charophyta, флора, Украина.

**Введение**

Харальные водоросли (Charales) являются относительно небольшой своеобразной группой древних макроскопических водорослей. В настоящее время в мире известно всего около 400 видов этих водорослей, относящихся к 6 родам и одному семейству (Langangen in: Guiry, Guiry, 2016); для Европы известно 53 вида (Krause, 1997). В последние десятилетия они вызвали повышенный интерес ученых, рассматривающих эту группу в качестве прямых предков наземных растений (McCourt et al., 1996, 2004; Karol et al., 2002; Levis, McCourt, 2004; Turmel et al., 2006; Qiu, 2008). Однако молекулярно-биологические исследования не подтвердили этой версии (Ruhfel et al., 2014; Zhong et al., 2014; Паламар-Мордвинцева, Царенко, 2016).

© Борисова Е.В., 2016

В природе виды харальных водорослей широко распространены в пресных и солоноватоводных водоемах, где при благоприятных условиях они образуют ценозы, играющие существенную роль в процессах стабилизации водных экосистем, самоочищения и накопления донных отложений. Они чувствительны к загрязнению природных вод и нуждаются в природоохранных мероприятиях. Катастрофическое сокращение видового разнообразия *Charales* во многих странах мира стимулировало комплексные исследования, направленные на решение вопросов их систематики, филогении, экологии, биогеографии и альгосозологии. Полученные сведения о видовом составе, экологии и биологических свойствах *Charales* Европы, Северной Америки, Австралии, ряда стран Азии, Африки, Латинской Америки позволили провести сравнительные, экологические и географические анализы и определить особенности их флоры как в отдельных странах и природных регионах, так и в основных биогеографических областях Земли.

В данной работе представлены результаты систематического, экологического и географического анализа флоры *Charales* Украины.

### **Материалы и методы**

Материалом для статьи послужили данные о видовом составе харальных водорослей четырех физико-географических зон, двух горных стран, заливов и лиманов Черного и Азовского морей (Borisova, 2005, 2014), а также сведения о морфометрии, гидрологии, гидрохимии и генезисе основных водоемов и водотоков этих природных регионов Украины (Маринич, Шищенко, 2003). Используются также сведения, касающиеся экологии и биологических свойств видов флоры *Charales* Украины (Dambaska, 1964; Голлербах, Паламар-Мордвинцева, 1991; Krause, 1997; Coops, 2002; Sviridenko, Sviridenko, 2003; Lambert-Servien et al., 2006; Gałka, 2009) и их общего распространения (Романов, 2009; Wood, Imahori, 1959; Blaženčić et al., 2006; Cirujano et al., 2007; Langangen, 2007; Bazzichelli, Abdelahad, 2009; Scribailo, Alix, 2010). Номенклатурные изменения приведены с учетом последних данных (Langangen in: Guiry, Guiry, 2016).

Известно, что основу географического анализа, разработанного для споровых растений, составляет распределение видов по группам, объединенным общностью зонального (географические элементы) и регионального (ареалогические группы) характера (Макаревич, 1968; Масюк, 1973; Окснер, 1974; Паламарь-Мордвинцева, 1982). Для общей характеристики зонального распределения видов *Charales* Украины и определения типов их ареалов использованы оригинальные и литературные данные (Wood, 1959; Borisova, 2014).

### **Результаты и обсуждение**

В результате изучения харовых водорослей Украины в 2005–2015 гг., с учетом литературных данных, в водотоках и водоемах разного типа

выявлено 40 видов (45 внутривидовых таксонов, включая номенклатурный вид типа) из 6 известных в настоящее время родов порядка Charales. Видовой состав харальных водорослей Украины включает: *Chara* L. – 24 видов, *Nitella* C. Agardh – 9, *Tolypella* (A. Braun) A. Braun – 4, *Lamprothamnium* J. Groves, *Lychnothamnus* (Rupr.) Leonh. emend. A. Braun и *Nitellopsis* Ну – по 1 виду каждый (табл. 1), что составляет 59,7% видовой разнообразия флоры харальных Европы и 44,9% Евразийской части Голарктики в целом.

Таблица 1

## Список видов Charales Украины

Таксон	Количество местонахождений
<i>Chara arcuatofolia</i> Vilh.	4
<i>Ch. aspera</i> Dethard. ex Willd.	17
<i>Ch. braunii</i> C.C. Gmelin	7
<i>Ch. canescens</i> Desv. et Loisel. in Loisel.	11
<i>Ch. connivens</i> Salmz. ex A. Braun	8
<i>Ch. contraria</i> A. Braun ex Kütz.	
– var. <i>contraria</i>	28
– var. <i>schaffneri</i> (A. Braun) J.C. van Raam	3
<i>Ch. dominii</i> Vilh.	2
<i>Ch. fisheri</i> Mig.	2
<i>Ch. fragifera</i> Dureieu	3
<i>Ch. galioides</i> D.C.	3
<i>Ch. globularis</i> Thuill.	109
<i>Ch. gymnophylla</i> A. Braun	8
<i>Ch. hispida</i> L.	11
<i>Ch. horrida</i> Wahlst.	1
<i>Ch. intermedia</i> A. Braun	29
<i>Ch. muscosa</i> J. Groves et Bull.-Webst.	2
<i>Ch. neglecta</i> Hollerb.	5
<i>Ch. polyacantha</i> A. Braun	1
<i>Ch. rudis</i> (A. Braun) Leonh.	1
<i>Ch. tenuispina</i> A. Braun	4
<i>Ch. tomentosa</i> L.	4
<i>Ch. uzbekistanica</i> Hollerb.	3
<i>Ch. virgata</i> Kütz.	37
<i>Ch. vulgaris</i> L.	
– var. <i>vulgaris</i>	92
– var. <i>longibracteata</i> (Kütz.) J. Groves et Bull.-Webst.	31
– var. <i>papillata</i> Wallr.	7

<i>Lamprothamnium papulosum</i> (Wallr.) J. Groves	12
<i>Lychnothamnus barbatus</i> (Meyen) Leonh.	2
<i>Nitella capillaris</i> (Krock.) J. Groves et Bull.-Webst.	3
<i>N. confervacea</i> (Bréb.) A. Braun ex Leonh.	2
<i>N. flexilis</i> (L.) C. Agardh	21
<i>N. gracilis</i> (Sm.) C. Agardh	8
<i>N. mucronata</i> (A. Braun) Miq. in H.C. Hall	28
<i>N. opaca</i> (C. Agardh ex Bruz.) C. Agardh	2
<i>N. syncarpa</i> (Thuill.) Chev.	6
<i>N. tenuissima</i> (Desv.) Kütz.	2
<i>N. translucens</i> (Persoon) C. Agardh	1
<i>Nitellopsis obtusa</i> (Desv. in Loisel.) J. Groves	24
<i>Tolypella glomerata</i> (Desv.) Leonh.	1
<i>T. intricata</i> (Trentepohl ex Roth) Leonh.	1
<i>T. nidifica</i> (O. Müll.) A. Braun	2
<i>T. prolifera</i> (Ziz ex A. Braun) Leonh.	4
Всего	551

Количественное распределение видов *Charales* на территории Украины представлено в табл. 2.

Таблица 2

Распределение видов *Charales* в природных зонах Украины

Род	Количество видов						
	УП	ШЛ	ЛС	С	УК	ГК	ЧАМ
<i>Chara</i> L.	16	7	11	18	7	8	5
<i>Nitella</i> C. Agardh	7	3	5	6	2	0	0
<i>Tolypella</i> (A. Braun) A. Braun	0	1	1	3	0	0	1
<i>Lamprothamnium</i> J. Groves	0	0	0	0	0	0	1
<i>Lychnothamnus</i> (Rupr.) Leonh.	1	0	1	0	0	0	0
<i>Nitellopsis</i> Ну	1	0	1	1	0	0	0
Всего	25	11	19	28	9	8	7

Примечание: УП – Украинское Полесье, ШЛ – зона широколиственных лесов, ЛС – лесостепная зона, С – степная зона, УК – Украинские Карпаты, ГК – Горный Крым, ЧАМ – Черное и Азовское моря.

В Украинском Полесье наблюдается уменьшение количества видов с запада на восток: в Волынском Полесье – 20, Житомирском – 11, Киевском и Черниговском – по 8 видов. В Новгород-Северском Полесье выявлен лишь один вид – *Ch. globularis*, что, возможно, связано

с недостаточной изученностью этой территории. Аналогичная закономерность отчасти наблюдается и в лесостепной зоне. На территории Правобережной Лесостепи выявлено 16 видов, на Левобережной – 13. Наоборот, на территории Правобережной Степи количество видов меньше, чем в Левобережной, и составляет 12 и 22 вида соответственно. Отдельные виды в каждом природном районе также распределены неравномерно. В зависимости от наличия и количества водоемов и водотоков, благоприятных для развития харальных водорослей, они встречаются мозаично на всей территории или в локалитетах, где их видовое разнообразие значительно выше. На территории Украины выявлено несколько центров видового разнообразия *Charales*. В основном это Шацкие озера на Волынском Полесье, Задунайские и Приднестровские озера в Правобережной Степи, карбонатные болота в зоне широколиственных лесов, прибрежные мелкие водоемы Крымского п-ова, мелководные заливы и лиманы Черного и Азовского морей. К ним также относятся пойменные водоемы в долинах рек Днепра, Южного Буга, Северского Донца и их притоков (Борисова и др., 2008; Маслов, Борисова, 2008; Борисова, Гончаренко, 2011; Борисова, Чорна, 2011; Borysova, Lilitskaya, 2014).

Основу видового разнообразия харальных водорослей Украины составляют представители родов *Chara* и *Nitella*, вклад остальных родов значительно меньше. Ведущее место занимает род *Chara*, второе *Nitella*. В отдельных природных регионах это соотношение изменяется, что характерно для разных областей Земли и климатических зон (Khan, Sarma, 1980) и отражает особенности флоры *Charales* любой исследуемой территории. Так, род *Chara* доминирует во флорах Европы и Северной Африки (Blaženčić et al., 2006; Cirujano et al., 2007; Langangen, 2007; Urbaniak, 2007; Bazzichelli, Abdelahad, 2009), умеренной климатической зоны Азии (Романов, 2009), Северной Америки (Scribailo, Alix, 2010), Австралии (Casanova, 1999), тогда как род *Nitella* преобладает на территории Азии в пределах тропической климатической зоны (Zaneveld, 1940; Imahori, 1954; Ling et al., 2000), Южной Африки (Corrillon, 1972). В пределах Голарктики соотношение представителей *Chara* и *Nitella* в странах Средней Европы составляет 1,3–2,3 : 1, в странах Средиземноморья – 3–3,4 : 1, Азии – 4,2–7,5 : 1. В Украине этот показатель также варьирует довольно широко – от 1 : 0 для Крымского п-ова и акваторий Черного и Азовского морей – до 3,5 : 1 для территории Украинских Карпат, что обусловлено влиянием интра-зональных факторов (геохимии ландшафтов, рельефов, геологии, климатических условий и др.). В Украинском Полесье, широколиственной и лесостепной зонах это соотношение составляет 2,3 : 1, что типично для большинства европейских стран, в степной зоне – 3 : 1, что ближе к Средиземноморскому типу. Области Украинского Полесья также отличаются по этому показателю. В Волынском Полесье он составляет 2 : 1, в Житомирском – 1 : 1, в Киевском и Черниговском – 2,5 : 1 (Борисова, 2014). Количество видов рода *Nitella* в Украине

уменьшается с севера на юг из-за повышения минерализации и солености природных вод (Борисова, 2012). Представители других родов встречаются лишь в отдельных природных регионах. Виды рода *Tolypella* отсутствуют в Украинском Полесье. Однако они произрастают в водоемах и водотоках зоны широколиственных лесов (*T. intricata*), Лесостепи (*T. prolifera*) и Степи (*T. glomerata*, *T. nidifica*). Отдельные местонахождения пресноводного вида *Lychnothamnus barbatus* выявлены в Украинском Полесье и Лесостепи. Галофильный вид *Lamprothamnium papulosum* широко распространен в заливах Черного и Азовского морей, где на мелководье образует моновидовые фитоценозы (Маслов, Борисова, 2008; Borisova, 2014).

Специфичным для видового состава харальных водорослей природных районов является комплекс видов, наиболее часто встречающихся на данной территории. В Украинском Полесье это *Ch. globularis* и *Nitella flexilis*, в зоне широколиственных лесов – *Ch. vulgaris*, *Ch. globularis* и *Ch. virgata*, в лесостепной зоне – *Ch. vulgaris*, *Ch. globularis* и *N. mucronata*, в степной – *Ch. canescens*, *Ch. vulgaris* и *Nitellopsis obtusa*, в Черном и Азовском морях – *Ch. intermedia* и *Lamprothamnium papulosum*.

Зональность распределения харальных водорослей Украины обусловлена такими основными лимитирующими факторами, как тип водоема, минерализация, рН воды, соленость и степень антропогенной нагрузки. Выявлены особенности распределения видов по типам водоемов. Некоторые виды встречаются в больших озерах, прудах, водохранилищах, лиманах, заливах Черного и Азовского морей (*Ch. aspera*, *Ch. dominii*, *Ch. horrida*, *Ch. intermedia*, *Ch. neglecta*, *Ch. polyacantha*, *Ch. tomentosa*, *Ch. uzbekistanica*). Другие – в мелководных озерах и прудах (*Ch. arcuatofovia*, *Ch. brauni*, *Ch. canescens*, *Ch. galioides*, *N. syncarpa*, *Tolypella glomerata*). В реках нередко произрастают *Ch. globularis*, *Ch. contraria*, *Ch. vulgaris*, *N. mucronata*, иногда встречаются *Ch. connivens*, *Ch. gymnophylla*, *Nitella gracilis*, *N. flexilis*, *Ch. gymnophylla*.

В целом, для территории Украины характерно увеличение видового разнообразия *Charales*, связанное с наличием в природных областях относительно крупных озер карстового, флювиогляциального и ледникового происхождения, болотных водоемов разного типа и небольших степных рек, частично пересыхающих в летний период и образующих озеровидные водоемы.

По отношению к солености и минерализации вод, как важному лимитирующему фактору, влияющему на распространение харовых водорослей, виды *Charales* Украины относятся к трем основным группам. Это – пресноводные (галофобные) виды (39%), обитающие только в пресных водах, олигогалинные (пресноводные галотолеранты) (26,8%) и мезогалинные (солонатоводные) (34,2%) виды, способные развиваться в минеральных водах с соленостью 0,5–5 и 5–18 ‰ соответственно (Борисова, 2012). Такое соотношение видов данных групп обусловлено большим разнообразием водных экосистем и

минерализацией водоемов Украины. В природных зонах это соотношение меняется в связи с увеличением минерализации и изменением химического состава вод с севера на юг и с запада на восток, которое наблюдается на территории Украины (Маринич, Шищенко, 2003). Наиболее четко это видно при сравнении видового состава харальных водорослей Украинского Полесья и Степи. В Украинском Полесье преобладают пресноводные виды (46%), а в степной зоне – мезогалинные (45,8%). Количество олигогалинных видов в обеих природных областях примерно одинаково – 29 и 33,4% соответственно. В водоемах Лесостепи, несмотря на их переходной характер между Полесьем и Степью, преобладают пресноводные и олигогалинные (87,6%) виды, в то время как количество мезогалинных (12,4%) незначительно. Вероятно, это связано с сильным антропогенным влиянием на водные экосистемы данной территории, которое ограничивает развитие харальных водорослей только в пресных пойменных водоемах рек, малодоступных для хозяйственной деятельности человека.

Из химических свойств воды не менее важным селективным фактором, влияющим на распространение *Charales* в Украине, является также активная реакция среды (рН). Экологической приуроченностью к мягким (слабокислым) или жестким (щелочным) водам хорошо объясняется наличие/отсутствие ряда видов *Charales* в некоторых регионах страны. Например, *Ch. intermedia*, широко распространенный вид в Европе и на северо-западе Украины (Волыньское и Малое Полесье, Украинские Карпаты), не обнаружен в Житомирском, Киевском и Черниговском Полесье, где преобладают нейтральные слабо- и среднеминерализованные воды с нейтральным или слабокислым рН. В тоже время, *N. flexilis*, широко распространенный в Украинском Полесье вид, наиболее часто встречается в водоемах Житомирского Полесья (24%). Однако в Волыньском Полесье известно лишь одно его местонахождение. Значение рН важно также для распространения *Ch. contraria*, *Ch. hispida*, *Ch. tomentosa* и *N. capillaris*.

Результаты географического анализа флоры *Charales* Украины представлены в табл. 3–6. Установлено 8 типов ареалов и 4 географических элемента: бореальный, неморальный, мультирегиональный и монтанный.

Основную роль во флоре играют неморальный (42,5%), бореальный (40%) и мультирегиональный (15,0%) географические элементы (см. табл. 5). Бореальный элемент наиболее полно представлен в Украинских Карпатах, частично в Лесостепи. Неморальный – в Лесостепи, Степи, на Крымском п-ве, в акваториях Черного и Азовского морей. Монтанный элемент характерен для Украинских Карпат и Горного Крыма.

Типы ареалов *Charales* Украины

Вид	Тип ареала	Общее распространение					
		Евр	Азия	Афр	СА	ЮА	Авс
<i>Chara arcuatofolia</i>	Евразийский	+	+	–	–	–	–
<i>Ch. aspera</i>	Голарктический	+	+	+	+	–	–
<i>Ch. braunii</i>	Космополитный	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. canescens</i>	Голарктический	+	+	+	+	–	–
<i>Ch. connivens</i>	Голарктический	+	+	+	+	–	–
<i>Ch. contraria</i>	Космополитный	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. dominii</i>	Евразийский	+	+	–	–	–	–
<i>C. fisheri</i>	Евразийский	+	+	–	–	–	–
<i>Ch. fragifera</i>	Средиземноморско-атлантический	+	+	+	–	–	–
<i>Ch. galioides</i>	Средиземноморско-атлантический	+	+	+	–	–	–
<i>Ch. globularis</i>	Космополитный	+	+	+	+	+	+
<i>Ch. gymnophylla</i>	Средиземноморско-атлантический	+	+	+	–	–	–
<i>Ch. hispida</i>	Средиземноморско-атлантический	+	+	+	–	–	–
<i>Ch. horrida</i>	Европейский	+	–	–	–	–	–
<i>Ch. intermedia</i>	Субкосмополитный	+	+	+	+	+	–
<i>Ch. muscosa</i>	Европейский	+	–	–	–	–	–
<i>Ch. neglecta</i>	Евразийский	+	+	–	–	–	–
<i>Ch. polyacantha</i>	Европейский	+	+	–	–	–	–
<i>Ch. rudis</i>	Европейский	+	+	–	–	–	–
<i>Ch. tenuispina</i>	Евразийский	+	+	–	–	–	–
<i>Ch. tomentosa</i>	Субкосмополитный	+	+	+	+	+	–
<i>Ch. uzbekistanica</i>	Евразийский	+	+	–	–	–	–
<i>Ch. virgata</i>	Голарктический	+	+	+	+	–	–
<i>Ch. vulgaris</i>	Космополитный	+	+	+	+	+	+
<i>Lamprothamnium papulosum</i>	Средиземноморско-атлантический	+	+	+	+	–	–
<i>Lychnothamnus barbatus</i>	Евразийско-австралийский	+	+	–	–	–	+
<i>Nitella capillaris</i>	Голарктический	+	+	+	+	–	–
<i>N. confervacea</i>	Голарктический	+	+	+	+	–	–
<i>N. flexilis</i>	Субкосмополитный	+	+	+	+	+	–
<i>N. gracilis</i>	Космополитный	+	+	+	+	+	–
<i>N. mucronata</i>	Субкосмополитный	+	+	+	+	+	–

<i>Nitella opaca</i>	Субкосмополитный	+	+	+	+	+	
<i>N. syncarpa</i>	Европейский	+	-	-	-	-	-
<i>N. tenuissima</i>	Субкосмополитный	+	+	+	+	+	-
<i>N. translucens</i>	Космополитный	+	+	+	+	+	+
<i>Nitellopsis obtusa</i>	Евразийский	+	+	+	-	-	-
<i>Tolypella glomerata</i>	Космополитный	+	+	+	+	+	+
<i>T. intricata</i>	Субкосмополитный	+	+	+	+	+	-
<i>T. nidifica</i>	Средиземноморско-атлантический	+	+	+	+	+	-
<i>T. prolifera</i>	Субкосмополитный	+	+	+	+	+	-

Обозначение: +\* – единичное местонахождение.

Таблица 4

## Распределение видов Charales Украины по ареалам

Тип ареала	Вид	Кол-во видов	% общего количества видов
Европейский	<i>Chara horrida</i> , <i>Ch. muscosa</i> , <i>Ch. polyacanta</i> , <i>Ch. rudis</i> , <i>Nitella syncarpa</i>	5	12,5
Евразийский	<i>Chara arcuatofolia</i> , <i>Ch. dominii</i> , <i>Ch. fisheri</i> , <i>Ch. neglecta</i> , <i>Ch. tenuispina</i> , <i>Ch. uzbekistanica</i> , <i>Nitellopsis obtusa</i>	7	17,5
Евразийско-австралийский	<i>Lychnothamnus barbatus</i>	1	2,5
Средиземноморско-атлантический	<i>Chara fragifera</i> , <i>Ch. galioides</i> , <i>Ch. gymnophylla</i> , <i>Ch. hispida</i> , <i>Lamprothamnium papulosum</i> , <i>Tolypella nidifica</i>	6	15,0
Голарктический	<i>Chara aspera</i> , <i>Ch. canescens</i> , <i>Ch. connivens</i> , <i>Ch. virgata</i> , <i>Nitella capillaris</i> , <i>N. confervaceae</i>	6	15,0
Субкосмополитный	<i>Chara intermedia</i> , <i>Ch. tomentosa</i> , <i>Nitella flexilis</i> , <i>N. mucronata</i> , <i>N. opaca</i> , <i>N. tenuissima</i> , <i>Tolypella intricata</i> , <i>T. prolifera</i>	8	20,0
Космополитный	<i>Chara braunii</i> , <i>Ch. contraria</i> , <i>Ch. globularis</i> , <i>Ch. vulgaris</i> , <i>Nitella gracilis</i> , <i>N. translucens</i> , <i>Tolypella glomerata</i>	7	17,5
Всего		40	100

Таблица 5

Распределение видов *Charales* Украины по географическим элементам

Тип ареала	Вид
Бореальный элемент	
Европейский	<i>Chara muscosa</i> , <i>Ch. rudis</i> , <i>Ch. horrida</i> , <i>Ch. polyacantha</i> , <i>Nitella syncarpa</i>
Евразийско-австралийский	<i>Lychnothamnus barbatus</i>
Голарктический	<i>Chara virgata</i> , <i>Nitella capillaris</i> , <i>N. confervaceae</i>
Субкосмополитный	<i>Nitella flexilis</i> , <i>N. mucronata</i> , <i>N. opaca</i> , <i>Tolypella intricata</i>
Космополитный	<i>Chara globularis</i> , <i>Ch. contraria</i> , <i>N. gracilis</i>
Неморальный элемент	
Евразийский	<i>Chara arcuatofoia</i> , <i>Ch. dominii</i> , <i>Ch. fisheri</i> , <i>Ch. neglecta</i> , <i>Ch. uzbekistanica</i>
Средиземноморско-атлантический	<i>Chara fragifera</i> , <i>Ch. galioides</i> , <i>Ch. hispida</i> , <i>Lamprothamnium papulosum</i> , <i>Nitella translebensis</i> , <i>Tolypella nidifica</i>
Голарктический	<i>Chara canescens</i> , <i>Ch. connivens</i>
Субкосмополитный	<i>Nitella tenuissima</i> , <i>Tolypella prolifera</i>
Космополитный	<i>Chara vulgaris</i> , <i>T. glomerata</i>
Мультирегиональный элемент	
Евразийский	<i>Chara tenuispina</i> , <i>Nitellopsis obtusa</i>
Голарктический	<i>Ch. aspera</i>
Субкосмополитный	<i>Chara intermedia</i> , <i>Ch. tomentosa</i> ,
Космополитный	<i>Chara braunii</i>
Монтанный элемент	
Средиземноморско-атлантический	<i>Chara gymnophylla</i>

Таблица 6

Географические элементы флоры *Charales* Украины

Географический элемент	Количество видов	% общего количества видов
Бореальный	16	40,0
Неморальный	17	42,5
Мультирегиональный	6	15,0
Монтанный	1	2,5
Всего	40	100

Установлено, что бореальный элемент флоры представлен в основном видами с космополитным и субкосмополитным (43%), европейским (31%) и голарктическим (18%) типом ареала, а неморальный – видами со средиземноморско-атлантическим (29,4%), евразийским (23,5%) и

субкосмополитным (28,5%) типами ареала. В целом, флора *Charales* Украины характеризуется как бореально-неморальная. Однако обнаружен ряд видов средиземноморско-атлантического и азиатского происхождения, граница распространения которых проходит по территории Украины. Все эти факты указывают на возможные пути проникновения и расселения отдельных видов на территории Украины с севера и юго-запада Европы и юго-востока Азии.

### Заключение

Установлена зональная дифференциация в распределении родов, видов и наличие отдельных центров видового разнообразия. Основу флоры Украины *Charales* составляют представители родов *Chara* и *Nitella*. Соотношение их зависит от особенностей исследуемых территорий. Специфичным для видового состава природных зон является комплекс наиболее распространенных видов. Такими видами в Украинском Полесье являются: *Ch. globularis* и *N. flexilis*, в зоне широколиственных лесов – *Ch. vulgaris*, *Ch. globularis* и *Ch. virgata*, в лесостепной зоне – *Ch. vulgaris*, *Ch. globularis* и *N. mucronata*, в степной – *Ch. canescens*, *Ch. hispida*, *Ch. vulgaris* и *Nitellopsis obtusa*, в Черном и Азовском морях – *Ch. intermedia* и *Laprothamnium papulosum*. Зональность распределения харальных водорослей Украины обусловлена их биологическими свойствами и такими основными лимитирующими факторами, как тип водоема, минерализация, pH воды, соленость и степень антропогенной нагрузки. В целом, флора *Charales* Украины характеризуется как бореально-неморальная, что подтверждается результатами географического анализа. Во флоре выявлено 9 видов, занесенных в «Червону книгу України» (2009) с природоохранным статусом «уязвимый» (4) и «редкий» (5 видов), которые требуют дальнейшего изучения и охраны.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Борисова Е.В. Эколого-географические особенности распространения харовых водорослей (*Charales*) в Украине // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. IV Междунар. конф. (Киев, 23–25 мая 2012 г.). – Киев, 2012. – С. 37–38.
- Борисова Е.В. Особенности распространения *Charales* в Украинском Полесье // Альгология. – 2014. – 24(3). – С. 363–367.
- Борисова О.В., Гончаренко В.І. Розподіл видів *Charales* в озерах Волинського Полісся (Україна) // Вісн. Львів ун-ту. Сер. біол. – 2011. – Вип. 57. – С. 94–101.
- Борисова Е.В., Орлов А.А. Харовые водоросли (*Charales*) Житомирского Полесья (Украина) // Альгология. – 2009. – 19(2). – С. 197–205.
- Борисова Е.В., Ткаченко Ф.П. Материалы к флоре *Charales* юго-запада Украины // Альгология. – 2008. – 18(3). – С. 287–298.
- Борисова О.В., Чорна Г.А. Матеріали до флори та синтаксономії харових водоростей України // Укр. бот. журн. – 2011. – 68(1). – С. 105–112.
- Борисова Е.В., Царенко П.М., Якушенко Д.Н. Современное разнообразие харовых водорослей *Charales* озера Свитязь // Альгология. – 2008. – 18(4). – С. 449–456.

- Борисова О.В., Царенко П.М., Паламар-Мордвинцева Г.М., Ліліцька Г.Г. Рідкісні види харових водоростей-макрофітів – потенційні об'єкти для занесення до Червоної книги України // Рослинний світ у Червоній книзі України: Мат. міжнар. наук. конф. (11–15 жовт. 2010 р., Київ). – Київ, 2010. – С. 221–223.
- Голлербах М.М., Паламар-Мордвинцева Г.М. Харові водорості (*Charophyta*) // Визначник прісноводних водоростей України. IX. – К.: Наук. думка, 1991. – 196 с.
- Макаревич М.Ф. Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. – К.: Вид-во АН УРСР, 1963. – 263 с.
- Маринич О.М., Шищенко П.Г. Фізична географія України. – К.: Знання, 2003. – 479 с.
- Маслов И.И., Борисова Е.В. Харовые водоросли Сиваша // Бюл. Никит. бот. сада. – 2008. – Вып. 96. – С. 8–12.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР (морфология, систематика, филогения, пути эволюции, флора и географическое распространение). – Киев: Наук. думка, 1982. – 240 с.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Борисова Е.В. Новые местонахождения *Charales* в Украине // Альгология. – 2006. – 16(4). – С. 453–459.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Красный список *Charales* Украины // Альгология. – 2004. – 14(4). – С. 399–412.
- Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. Харофітні водорості: Питання еволюції та філогенії // Укр. бот. журн. – 2016. – 73(2). – С. 163–177.
- Романов Р.Е. Харовые водоросли (*Charales*, *Streptophyta*) юга Западно-Сибирской равнины // Растит. мир Азиат. России. – 2009. – 3(1). – С. 19–30.
- Червона книга України. Рослинний світ / За ред. Я.П. Дідуха. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 912 с.
- Bazzichelli R., Abdelahad N. Alghe d'acqua dolce d'Italia Flora analitica delle caroficee. – La Sapienza: Centro Stampa Univ. (Roma), 2009. – 73 p.
- Blaženčić J., Stevanović B., Blaženčić Ž., Stevanović V. Red data List of charophytes in the Balkans // BioConserv. – 2006. – 15. – P. 3445–3457.
- Borisova E.V. Species composition and distribution of *Charales* of the Ukraine // Int. J. Algae. – 2005. – 7(1). – P. 88–102.
- Borisova O.V. *Charales* // Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy and geography. – Vol. 4. *Charophyta* / Eds P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. – Ruggell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G., 2014. – P. 454–465.
- Borysova O.V., Lilitiskaya G.G. New investigation on charophytes from Kiev and its vicinity // Abstr. 19<sup>th</sup> Meet. of the GEC, Vilnius, Lithuania. – Vilnius, 2014. – P. 3.
- Casanova M.T. An overview of *Chara* L. in Australia (*Characeae*, *Charophyta*) // Aust. Syst. Bot. – 2005. – 18. – P. 25–39.
- Cirujano S., Garsia M. P., Meco A., Fernandez Z.R. Los carófitos ibéricos // Anal Jard. Bot. Madrid. – 2007. – 64(1). – P. 87–102.
- Coops H. Ecology of Charophytes // Aquat. Bot. – 2002. – 72. – P. 205–208.
- Imahori K. Ecology, phytogeography and taxonomy of the Japanese *Charophyta*. – Kanazawa: Kanazawa Univ. Press, 1954. – 234 p.
- Karol K.G., McCourt R.M., Cimino M.T., Delwiche C.F. The closest living relatives of land plants // Science. – 2002. – 294. – P. 2351–2353.
- Khan M., Sarma Y.S.R.K. Cytogeography and cytosystemetics of *Charophyta*. – London; Orlando: Acad. Press, 1984. – P. 303–330.

- Krause W.* Charales (Charophyceae). Bd. 18 // Süßwasserflora von Mitteleuropa / Ed. H. Ettl. — Jena: G. Fischer Verlag, 1997. — 202 p.
- Lambert-Servien E., Clemenceau G., Gabory O., Douillard E., Hauray J.* Stoneworts (Characeae) and associated macrophyte species as indicators of water quality and human activities in the Pays-de-la-Loire region, France // Hydrobiologia. — 2006. — 570. — P. 107–115.
- Langangen A.* Charophytes of the Nordic countries. — Oslo: Saeculum ANS, 2007. — 102 p.
- Langangen A.* in: *Guiry M.D., Guiry G.M.* AlgaeBase. World-wide electronic publ., National Univ. of Ireland, Galway, available at: [http:// www.algaebase.org](http://www.algaebase.org) (searched on 30 April 2016).
- Lewis L.A., McCourt R.M.* Green algae and the origin of land plants // Amer. J. Bot. — 2004. — 99(10). — P. 1535–1556.
- McCourt R.M., Delwiche C.F., Karol K.G.* Charophyte and long plant origins // Trends Ecol. Evol. — 2004. — 19(12). — P. 661–666.
- McCourt R.M., Guerlysquine M., Feist M.* Phylogeny of extant genera in the family Characeae (Charales, Charophyceae) based on rbcL sequences and morphology // Amer. J. Bot. — 1996. — 83. — P. 125–131.
- Qiu Yi.-L.* Phylogeny and evolution of charophytic algae and land plants // J. Syst. Evol. — 2008. — 46(3). — P. 287–306.
- Ruhfel B.R., Gitzendanner M.A., Soltis P.S., Soltis D.E., Burleigh E.* From algae to angiosperms in phylogeny of green plants (Viridiplantae) from 360 plastid genomes // BMC Environ. Biol. — 2014. — 14: 23, available at: <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/14/23>
- Scribailo R.W., Alix M.S.* A checklist of North American Characeae // Charophytes. — 2010. — 2. — P. 38–52.
- Turmel M., Otis C., Lemieux C.* The chloroplast genome sequence of *Chara vulgaris* sheds new light into the closest algal relatives of land plants // Mol. Biol. Evol. — 2006. — 23(6). — P. 1324–1338.
- Urbaniak J.* Distribution of *Chara braunii* Gmelin 1826 (Charophyta) in Poland // Acta Soc. Bot. Polon. — 2007. — 76(4). — P. 313–320.
- Wood R.D., Imahori K.* Geographical distribution of Characeae // Bull. Torr. Bot. Club. — 1959. — 86. — P. 172–183.
- Zhong B. Xi. Z., Goremykin V.V., Fong R., McLenachan P.A., Novis P.M., Davis C.C., Penny D.* Streptophyte algae and the origin of land plants revisited using heterogeneous models with three new // Biol. Evol. — 2014. — 31(1). — P. 177–183.

Поступила 12 апреля 2016 г.

Подписал в печать П.М. Царенко

#### REFERENCES

- Bazzichelli R. and Abdelahad N., *Alge d'acqua dolce d'Italia Flora analitica delle caroficee*, Centro Stampa Univ. (Roma), La Sapienza, 2009, 73 p.
- Blažencić J., Stevanović B., Blažencić Ž., and Stevanović V., *BioConserv.*, 2006, 15: 3445–3457.
- Borisova E.V., *Int. J. Algae*, 2005, 7(1): 88–102.

- Borisova E.V., *Algologia*, 2014, 24(3): 363–367.
- Borisova E.V., *Aktualnye problemy sovremenoy algologii [Actual problems of phycology]*, Abstr. Inter. Conf., Kiev, 2012, pp. 37–38. (Rus.)
- Borisova O.V., *Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy and geography*, P.M. Tsarenko, S.P. Wasser and E. Nevo (Eds), A.R.A. Gantner Verlag K.-G., Ruggell, 2014, pp. 454–65. (Rus.)
- Borysova O.V. and Chorna G.A., *Ukr. Bot. J.*, 2011, 68(1): 105–112.
- Borysova O.V. and Honcharenko V.I., *Visnyk Lviv. Univ.*, Ser. Biol., 2011, 57: 94–101.
- Borysova O.V. and Lilitkaya G.G., New investigation on charophytes from Kiev and its vicinity. Abstr. 19<sup>th</sup> Meet. of the GEC, Vilnius, Lithuania, 2014, pp. 3.
- Borisova E.V. and Orlov A.A., *Algologia*, 2009, 19(2): 197–205.
- Borisova E.V. and Tkachenko F.P., *Algologia*, 2008, 18(3): 287–298.
- Borisova E.V., Tsarenko P.M., and Iakushenko D.N., *Algologia*, 2008, 18(4): 449–456.
- Borysova O.V., Tsarenko P.M., Palamar-Mordvintseva G.M., and Lilitkaya G.G., *Roslynniy svit u Chervinyi knyzi Ukrainy: Mat. mizhnar. nauk. konf. [Flora in Red Book of Ukraine: Proc. Inter. Sci. Conf.]*, Kiev, 2010, pp. 221–223. (Ukr.)
- Casanova M.T., *Aust. Syst. Bot.*, 2005, 18: 25–39.
- Chervona knyha Ukrainy. Roslynniy svit [Red Book of Ukraine. Flora]*, Ya.P. Didukh (Ed.), Globalkosaling, Kyiv, 2009, 536 p. (Ukr.)
- Cirujano S., Garsia M.P., Meco A., and Fernandez Z.R., *Anales Jard. Bot. Madrid*, 2007, 64(1): 87–102.
- Coops H., *Aquatic Bot.*, 2002, 72: 205–208.
- Gollerbabakh M.M. and Palamar-Mordvintseva G.M., *Vyznachnyk prisnovodnykh vodorostey Ukrainskoyi RSR Kharovye vodorosti [Identification Manual of freshwater algae of Ukrainian SSR]*, Nauk. dumka Press, Kiev, 1991, 196 p. (Ukr.)
- Imahori K., *Ecology, phytogeography and taxonomy of the Japanese Charophyta*, Kanazawa: Univ. Press, Kanazawa, 1954, 234 p.
- Karol K.G., McCourt R.M., Cimino M.T., and Delwiche C.F., *Science*, 2002, 294: 2351–2353.
- Khan M. and Sarma Y.S.R.K., *Syst. Assoc. Spec. Vol. No. 27. Systematics of green algae: cytogeography and cytosystematics of Charophyta*, D.E.G. Irvine, D.M. John (Eds), Acad. Press, London; Orlando, 1984, pp. 303–330.
- Krause W., *Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 18: Charales (Charophyceae)*, H. Ettl (Ed.), G. Fischer Verlag, Jena, 1997, 202 p.
- Lambert-Servien E., Clemenceau G., Gabory O., Douillard E., and Haury J., *Hydrobiologia*, 2006, 570: 107–115.
- Langangen A. in: Guiry G.M. and Guiry M.D., available at: <http://www.algaebase.org> (searched on 30 April 2016).
- Langangen A., *Charophytes of the Nordic countries*, Saeculum ANS, Oslo, 2007, 102 p.
- Lewis L.A. and McCourt R.M., *Amer. J. Bot.*, 2004, 99(10): 1535–1556.
- Makarevich M.F., *Analiz lichenoflory Ukrainskykh Karpat [Analysis of lichen flora of the Ukrainian Carpathians]*, Acad. Sci. Ukr.SRS Publ., 1963, 263 p. (Ukr.)
- Marynych O.M. and Schyshchenko P.G., *Fizychna geografiya Ukrainy [Physical geography of Ukraine]*, Znannia Press, Kyiv, 2003, 479 p. (Ukr.)
- Maslov I.I. and Borisova E.V., *Bull. Nikitsk. Bot. Sada*, 2008, 96: 8–12.
- McCourt R.M., Delwiche C.F., and Karol K.G., *Trends Ecol. Evol.*, 2004, 19(12): 661–666.
- McCourt R.M., Guerlysquine M. and Feist M., *Amer. J. Bot.*, 1996, 83: 125–131.

- Palamar-Mordvintseva G.M., *Desmidievye vodorosli [Desmid algae]*, Nauk. dumka Press, Kiev, 1982, 240 p. (Rus.)
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Borisova E.V., *Algologia*, 2006, 16(4): 453–459.
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., *Algologia*, 2004, 14(2): 178–184.
- Palamar-Mordvintseva G.M. and Tsarenko P.M., *Ukr. Bot.J.*, 2016, 73(2): 163–177.  
doi.org/10.15407/ukrbotj73.02.163
- Qiu Yi.-L., *J. Syst. Evol.*, 2008, 46(3): 287–306.
- Romanov R.E., *Rastitelnyi mir Aziatskoy Rossii*, 2009, 1(3): 19–30.
- Ruhfel B.R., Gitzendanner M.A., Soltis P.S., Soltis D.E. and Burleigh E., <http://www.biomedcentral.com/1471-2148/14/23>
- Scribailo R.W. and Alix M.S., *Charophytes*, 2010, 2: 38–52.
- Turmel M., Otis C., and Lemieux C., *Mol. Biol. Evol.*, 2006, 23(6): 1324–1338.
- Urbaniak J., *Acta Soc. bot. pol.*, 2007, 76(4): 313–320.
- Wood R.D. and Imahori K., *Bull. Torrey Bot. Club.*, 1959, 86: 172–183.
- Zhong B.Xi.Z., Goremykin V.V, Fong R., McLenachan P.A., Novis P.M., Davis C.C., and Penny D., *Biol. Evol.*, 2014, 31(1): 177–183.

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2016, 26(4): 403–417

doi.org/10.15407/alg26.04.403

Borisova E.V.

N.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine,  
2, Tereshchenkovskaya St., Kiev 01004, Ukraine

#### ANALYSIS OF THE FLORA OF CHARALES (CHAROPHYTA) OF UKRAINE

The flora of *Charales* of Ukraine was analyzed in terms of taxonomic structure, ecological peculiarities, and geographical distribution. A total of 40 species were revealed belonging to *Chara* L. (24), *Lamprothamnium* J. Groves (1), *Lychnothamnus* (Rupr.) Leonh. emend. A. Braun (1), *Nitella* C. Agardh (9), *Nitellopsis* Hy (1), and *Tolypella* (A. Braun) A. Braun (4). Zonal differentiation in the distribution of genera and species of *Charales* was shown. Genera *Chara* and *Nitella* form the basis of the flora; the ratio of their species differs depending on physiographic regions of Ukraine. Each region has a peculiar complex of the most frequent species. In Ukrainian Polissia the most common species are *Chara globularis* Thuill. and *Nitella flexilis* (L.) C. Agardh. *C. vulgaris* L., *C. globularis*, and *C. virgata* Kütz. are typical for the zone of deciduous forests. *Chara vulgaris*, *C. globularis*, and *N. mucronata* (A. Braun) Miq. in H.C. Hall are widely distributed in the forest-steppe zone. *Chara canescens* Desv. et Loisel. in Loisel., *C. hispida* L., *C. vulgaris*, and *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Loisel.) J. Groves are common in the steppe region. *C. intermedia* A. Braun and *Lamprothamnium papulosum* (Wallr.) J. Groves frequently occur in the Ukrainian coastal waters of the Sea of Azov and the Black Sea. The effect of ecological and anthropogenic factors on species diversity and zonal distribution of *Charales* were shown. The geographic analysis of the *Charales* flora of Ukraine using the geographic elements developed for non-vascular plants showed its boreal-nemoral nature.

Key words: *Charales*, *Charophyta*, flora, Ukraine.