УДК 582.263

Г.М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА, П.М. ЦАРЕНКО

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

БИОГЕОГРАФИЯ ВОДОРОСЛЕЙ УКРАИНЫ, ЕЕ ОСОБЕННОСТИ, ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Приведен краткий обзор состояния исследований биогеографии водорослей Украины. Рассмотрены особенности биогеографии морских и пресноводных водорослей региона, отмечены трудности в изучении этого фикологического направления в Украине, а также определены его задачи и перспективы.

Ключевые слова: биогеография, водоросли, Украина.

Введение

Биогеография отражает процесс природного расширения областей распространения видов на протяжении геологического периода времени в истории Земли. **Возникновение** видов (видообразование), природное **расширение** областей их распространения, а также природное **вымирание** видов в процессе геологического времени происходит довольно медленно. Если допустить, что средняя продолжительность жизни вида равна 4 млн лет (Chauvet & Olivier, 1993, цит. по Ribera & Boudouresque, 1995), то при наличии 1,5 млн реально существующих видов (возможно, 5 млн) на Земле вымирает в среднем 1 вид в год. Вмешательство человека в этот процесс сильно изменяет такой ритм. Если допустить, что от 2 до 8 % видов могут исчезнуть в период 1990-2015 гг. (Reid in WCMC, цит. по Ribera & Boudouresque, 1995), то степень природного вымирания вида может повыситься до 11-44 вида в год. Для любого вида характерно природное явление экспансии, которое за геологическое время привело к его современному распространению. Распространение вида происходит в результате его постоянного стремления к заселению новых областей. Этот процесс зависит от эколого-физиологических **требований** видов, окружающих условий **обитания** и **механизмов** преодоления биогеографических барьеров. **Предметом** биогеографии как раз и является рассмотрение перечисленных выше биологических явлений в пространственно географической перспективе. **Биогеография изучает феномен географического распределения и распространения организмов на Земле и устанавливает закономерности этого явления.**

Биогеография играет особо важную роль в изучении процессов, касающихся **сохранения** мира растений, грибов и животных. Угроза исчезновения с лица Земли многих популяций биоты, а также многих видов, родов и даже семейств

требует сохранения необычайно ценного для человечества генетического материала. Нужно уберечь природу от необратимого процесса эрозии зародышевой плазмы. Для этого необходимо иметь достоверные данные о распространении и распределении растений на Земле на той или иной территории.

Во второй половине XX в. – начале XXI в. многие ученые стали больше уделять внимания биогеографии водорослей. В отчетах по биогеографии отдельных групп водорослей обсуждается состояние этого направления в фикологии, показаны пробелы и противоречивость данных, а также освещены перспективы исследований в этом направлении (Biogeography …, 1996; Coesel, 1996; Mann & Droop, 1996; Kristiansen, 1996; Schi, 1996; Vyverman, 1996; Garbary, 2001; Sheath, 2006; Coesel & Krienitz, 2008; и др.).

Расширяется также круг вопросов, касающихся биогеографии видов водорослей. Большой интерес, например, вызывают исследования о распространении некоторых видов водорослей путем **интродукции**. Концепция **интродукции** видов применяется в связи с расширением распространения видов, связанного с прямой или непрямой деятельностью человека (Carlton, 1985). Вопросам интродукции морских макроводорослей посвящена монография исследователей из Испании и Франции (Ribera & Boudouresque, 1995), в которой детально обсуждены факторы и механизмы этого явления.

В последнее время появилось новое направление научной деятельности, связанное с биогеографией. Дж. Евейс и другие сотрудники Гарвардского университета (Avise et al., 2008) предложили новую область научной деятельности, которую назвали **филогеографией.** По их мнению, филогеография представляет собой филогенетический анализ географически связанных генетических данных с целью проверки гипотез относительно причинных соотношений географических явлений, распространения видов и механизмов, управляющих видообразованием. Группа американских ученых поддержала эту идею и высказала общее представление о происхождении понятия «филогеография» (Hickerson et al., 2010). По мнению этих авторов, такой синтез позволит установить причинную связь между географией, климатическими изменениями, экологическими взаимодействиями, эволюцией и составом таксонов в целом.

Украина характеризуется исключительно богатым и разнообразным растительным миром. Благодаря особенностям своего географического положения, которые предопределили разнообразие климатических условий, а также особенностям орографии и геологии, на ее территории произрастают представители суровых тундр и субтропиков, и даже тропиков, широко распространенные виды равнин умеренной зоны и редко встречающиеся высокогорные виды. Всего на ее территории, занимающей площадь 607 км^2, отмечено более 25 тыс. видов растений и грибов (Природа Украинской ССР, 1985).

Изучение богатства и разнообразия водорослей Украины продолжается более 1,5 столетия, ее альгофлора рассматривается как одна из наиболее богатых в Европе. Первые сведения о некоторых видах водорослей появились уже в конце XVIII в. К началу XX в. число обнаруженных видов достигло нескольких сотен. В

большинстве случаев эти исследования носили случайный, несистемный характер. Только в начале XX в. опубликованы фундаментальные критические сводки по зеленым, бурым и красным водорослям Черного моря (Воронихин, 1908, 1909, 1910; Зернов, 1908, 1909). Необходимость всестороннего использования растительных ресурсов способствовала дальнейшим исследованиям экологических, фитоценологических и таксономических направлений в изучении водорослей Черного и Азовского морей. Практические интересы отразились на флористических и морфолого-систематических исследованиях (Прошкина-Лавренко, 1963а, б; Погребняк, 1965; Калугина-Гутник, 1975; Мінічева, 1998; Гусляков, 2002; Мильчакова, 2003; Маслов, 2004; Ткаченко, 2007, 2008; Ковтун, 2008; Рябушко, 2009; и др.). Обобщенные сведения о разнообразии микро- и макрофитобентоса Черного моря или его регионов представлены в отдельных монографических сводках (Black Sea …, 1998; Современное состояние …, 2003; Северо-Западная часть …, 2006).

Флористические исследования водорослей континентальных водоемов Украины начались в конце X1X – начале XX вв. История исследования пресноводных водорослей Украины отражена в монографических изданиях по отдельным группам водорослей. Активные исследования водорослей континентальных водоемов Украины отмечались в 60-70 гг. XX в. и завершились изданием 12-томного (16 книг) издания (Визначник прісноводних водоростей Української РСР, 1938-1993), посвященного основным отделам водорослей. Кроме того, богатство и разнообразие водорослей Украины освещено в ряде несерийных изданий о водорослях (например, Водоросли: Справочник, 1989), у выпусках флоры водорослей Украины (Флора …, 1996-2010) и итоговых сводках по отдельным группам водорослей (Algae of Ukraine …, 2006, 2009). Большое значение для понимания видового разнообразия водорослей Украины имеет также составленный украинскими альгологами чек-лист водорослей Украины (Разнообразие …, 2000; Царенко, Петлеванный, 2001).

Альгофлора Украины (с учетом пресноводных, морских, почвенных и аэрофитных форм водорослей) насчитывает в настоящее время более 5200 видов водорослей, представленных 6300 внутривидовыми таксонами, включая тип вида, которые относятся к 968 родам и 14 отделам. Она охватывает более 42 % видового состава общемировой континентальной флоры водорослей и около 10 % альгофлоры планеты (Царенко, Вассер 2000). Неравномерное изучение отдельных групп водорослей Украины, по-видимому, несколько снижает долю участия альгофлоры Украины в общепланетарном разнообразии водорослей.

Основное место в альгологических исследованиях в Украине занимают региональные **флористические** исследования разных систематических групп водорослей. При этом задействован также ряд других важных направлений (Блюм, 1985; Кондратьева, 1985), среди которых и биогеография водорослей. Однако этому направлению как самостоятельной научной дисциплине в Украине уделялось очень мало внимания.

К сожалению, в большинстве флористических работ украинских альгологов не осуществлялся **географический анализ** региональных флор. Многие важные

аспекты географии водорослей, такие как хорология, флорогенетика, флористическое районирование, совершенно не разрабатываются. Очень мало работ, в которых затрагиваются вопросы исторической географии водорослей, т.е. обсуждаются вопросы, касающиеся места и времени возникновения флор, возможных путей их расселения и древних связей. В морской альгологии фитогеографические исследования в Украине имеют весомые успехи (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963а, б; Калугина-Гутник, 1975; Виноградова, 1984; Гусляков, 2002; и др.). Биогеография водорослей континентальных водоемов исследована значительно слабее. Географический анализ флор проведен только для некоторых групп водорослей (*Desmidiales* – Паламарь-Мордвинцева, 1982; *Euglenophyta* – Ветрова, 1986; *Chlorococcales* – Царенко, 1996 и отчасти для *Xanthophyta* – Догадина, 1986).

Целью данной работы является обсуждение и анализ особенностей биогеографии некоторых групп водорослей Украины, а также проблем и перспектив дальнейшего исследования данного направления альгологии.

Особенности биогеографии водорослей Украины

В отличие от географии «высших» наземных растений, география водорослей, особенно пресноводных, изучена недостаточно. Длительное время среди альгологов было распространено мнение о том, что пресноводные водоросли, особенно одноклеточные, принадлежат к космополитам или убиквистам (Wade, 1957). Л. Гайтлер (Geitler, 1932) также утверждал, что большинство видов синезеленых водорослей являются космополитами. Однако вопреки мнению этих авторов, ряд альгологов-флористов обращали внимание на то, что кроме широко распространенных, существует немало видов, приуроченных к определенным географическим районам (Паламарь-Мордвинцева, 1982, 1989). Так, например, Н.П. Масюк (1973), изучавшая географическое распространение видов рода *Dunaliella* Teod., отмечала, что ареалы около 50 % видов этого рода имеют эндемичный характер, многие пресноводные виды являются реликтовыми, а некоторые гипергалобные виды с ограниченными географическими ареалами являются неоэндемиками.

Детальное исследование альгофлоры небольших территорий позволило исследователям наметить основные границы распространения в пределах исследованных ими регионов и установить определенные географические закономерности. О.Н. Виноградова (1994), изучавшая синезеленые водоросли Горного Крыма, установила, что их распространение в этом регионе зависит от типа водоема, а число видов в отдельном из них достигает 72-100. Видовое богатство синезеленых Горного Крыма значительно превосходит этот показатель, указанный для равнинной части Украины. Число космополитов среди обнаруженных видов Горного Крыма составляет всего 37 %, тогда как 63 % имеют ограниченные ареалы, из которых 28 % относятся к бореальному элементу флоры. Л.Н. Бухтиярова (1992), изучая флору диатомовых водорослей водоемов Горного Крыма, наоборот, отметила преобладание космополитных видов, а наличие монтанных видов – подчеркивает ее своеобразие. Возможно, более детальный географический анализ альгофлоры

диатомовых этого региона внесет коррективы в представление о преимущественном их космополитизме. Ряд альгологов-флористов пришли к общему выводу о проявлении широтной зональности в географическом распространении водорослей, приняв при географическом анализе исследованных флор зональный принцип классификации географических элементов (Паламарь-Мордвинцева, 1982; Ветрова, 1986; Догадина, 1986; Царенко, 1996).

География морских водорослей Украины

Хотя биогеография морских водорослей заметно отстает от фитогеографии «высших» растений и зоогеографии, в целом фитогеографические исследования морской фикологии достигли значительных успехов. Уже в самих ранних флористических работах по морским водорослям можно найти элементы географического анализа. Начало серьезному изучению закономерностей географического распространения положил В. Сетчелл (Setchell, 1915, 1920). Обобщив известные на то время данные о флоре различных регионов океана, он выделил наиболее крупные флористические районы (regions) и определил географическое положение границ между ними. Считая основным фактором, определяющим распространение морских водорослей, **температуру** и найдя соответствие между положением флористических границ и изотермами, Сетчелл разделил прибрежную часть океана на 9 зон, ограниченных летними изотермами воды на его поверхности.

Идеи и положения В. Сетчелла оказали большое влияние на флористические исследования и определили дальнейшее развитие морской альгофлористики. Основным и единственно разработанным направлением морской фитогеографии, по мнению К.Л. Виноградовой (1984), стало **зонально-географическое**. Дальнейшее изучение широтной дифференциации флор привело к совершенствованию и изменению системы широтно-зонального районирования всего океана и отдельных его регионов (Tseng, Chang, 1959; Зинова, 1962, 1966, 1969, 1974; Tseng, 1963; Перестенко, 1972, 1974, 1982). Система зон была преобразована в иерархическую систему, что нашло свое отражение в системе А.Д. Зиновой (1962). В прибрежной части океана она выделяет 5 фитогеографических зон с несколькими подзонами в каждой: **арктическую зону, бореальную, тропическую, нотальную, и антарктическую.**

Украина не только континентальное, но и **морское государство**. Ее южные границы омываются водами двух морей – Черного и Азовского. В исследованиях водорослей Черного моря большую изначальную роль сыграли работы Н.Н. Воронихина (1908, 1909). Он опубликовал также (по материалам С.М. Переяславцевой) дополнения к флоре бурых водорослей (1910) и работы, явившиеся результатом обработки водорослей, собранных С. Зерновым у берегов Крыма, Кавказа, Турции, Болгарии и Румынии (1926). Большим событием было открытие С.А. Зерновым (1908, 1909) огромных зарослей филлофоры в северо-западной части Черного моря, названных в его честь «Филлофорным полем Зернова». Существенным дополнением к

познанию разнообразия водорослей фитопланктона Черного моря стали работы Н.В. Морозовой-Водяницкой (1948, 1954), А.И. Иванова (1965) и др.

Большой интерес представляют работы И.И. Погребняка (1965), посвященные изучению донной растительности лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Черного моря, включая район Филлофорного поля Зернова. В этой работе опубликованы данные о 706 таксонах из разных групп водорослей, чем ликвидирован пробел в изучении растительности северо-западного Причерноморья. Детальные исследования макро- и микрофитобентоса Черного моря со всесторонним анализом, вплоть до флористического районирования, проводили А.А. Калугина-Гутник (1975) и Н.Е. Гусляков (2002). Попытка полной инвентаризации и ревизии систематического состава микроводорослей бентоса Черного моря была предпринята Л.И. Рябушко (2009). В этой работе приводится 1007 таксонов (видов, разновидностей и форм), отнесенных к 7 отделам, дан сравнительный эколого-флористический анализ альгофлоры бентоса региональных и локальных районов Черного моря. Исследование фитопланктона диатомовых водорослей Азовского моря было осуществлено А.И. Прошкиной-Лавренко, (1963а, б). Впервые исследован фитонейстон литорали Азовского моря, проведена идентификация видов из пяти систематических отделов водорослей (Лялюк, 2001). Большой интерес вызывают исследования основных биогеографических связей диатомовых водорослей палеобиоценозов Украины и общие тенденции в развитии диатомовой флоры бассейнов северной окрестности Тетиса, Восточного Пратетиса и Черноморского бассейна. В составе диатомовых отразилась кратковременная связь меотического бассейна юга Украины с северной Атлантикой (Ольштинская, 1999).

Географическая зональность распространения отчетливо проявилась у бентосных морских водорослей **Черного моря** при распределении видового разнообразия по широтным зонам (Калугина-Гутник, 1975, Гусляков, 2002).

Черное море вследствие низкой солености воды, полуизолированности от Средиземного моря и своего географического положения (среди суши с континентальным климатом) отличается по гидрологическим условиям и флористическому составу фитобентоса от других морей, лежащих в той же биогеографической зоне. Два фактора – **температура** и **соленость** – в основном определяют таксономический состав и экологический характер черноморской флоры водорослей. Экологические условия прибрежной зоны очень характерные. Здесь наиболее ощущается влияние пресных вод берегового стока, обуславливающее колебание солености воды. Возрастает влияние загрязнения прибрежных вод канализационными стоками и нефтепродуктами, которые сильно изменяют экологические условия отдельных участков моря. По отношению к солености в Черном море А.А. Калугина-Гутник (1975) выделяет четыре типа альгофлоры: **морская, солоноватоводно-морская, солоноватоводная** и **пресноводно-солоноватоводная** (солевыносливость макрофитов определялась по режиму солености воды в местах их обитания). Воды Черного моря для морских водорослей являются средой с пониженной соленостью (16‰), поэтому здесь обитают виды с

широким спектром солевыносливости. Пониженная соленость черноморских вод служит препятствием для проникновения стеногалинных морских видов. Несмотря на это, в Черном море преобладает группа **морских** водорослей (200 видов, 68,5 %). Ядро ее составляют красные (54,5 %) и бурые (29,5 %) водоросли. Зеленые водоросли представлены очень слабо и состоят в основном из видов широко распространенных в Средиземном море (Калугина-Гутник, 1975). На побережье Черного моря ведущая роль принадлежит **морским** видам, и только в его северо-восточной части и в опресненных участках бухт преобладают **солоновато-морские виды**, что составляет 95,2 % (Калугина-Гутник, 1975). Таким образом, альгофлора Черного моря в целом, как и его диатомовая флора в частности (Прошкина-Лавренко, 1963, 1971), – в основном **морская** и широкоэвригалинная в сторону понижения солености воды.

По данным А.А. Калугиной-Гутник (1975), для флоры Черного моря известно 292 вида водорослей-макрофитов (зеленых 84, бурых 74 и красных 134 вида), относящихся к 3 отделам, 5 классам, 28 порядкам, 61 семейству и 148 родам. В результате дальнейших исследований список водорослей-макрофитов пополнился еще 38 видами (Мильчакова, 2002, 2003). При фитогеографическом анализе данной флоры (Калугина-Гутник, 1975) принята система широтного подразделения морей и океанов на зоны, разработанные А.Д. Зиновой (1962). Водоросли-макрофиты Черного моря представлены 10 фитогеографическими группами: 1) арктобореальная группа (18 видов), 2) верхнебореальная (13 видов), 3) среднебореальная (3 вида), 4) нижнебореальная (74 вида), 5) широкобореальная (91 вид), 6) бореально-тропическая (55 видов), 7) субтропическая (12 редких видов), 8) тропическая (2 вида), 9) космополиты (18 видов), 10) эндемики (6 видов). Ведущая роль в исследованной флоре принадлежит трем группам элементов – широкобореальной (31,1 %), нижнебореальной (25,3 %) и бореально-тропической (18,9 %), что в сумме составляет 75,3 %. Следовательно, черноморская флора водорослей-макрофитов имеет **бореальный характер** и по своему составу приближается к флоре Северного побережья Франции и Англии (Зинова, Калугина-Гутник, 1974). В целом флора водорослей Черного моря представляет собой обедненную флору Средиземного моря. В ней обнаружены **вселенцы из пресных** вод и далекие **иммигранты-псевдореликты** из Арктического бассейна (Alexandrov et al., 2008).

Изучение ареалов отдельных видов водорослей за пределами черноморского бассейна показало, что наибольшее число видов, произрастающих в Черном море, распространено вдоль Атлантического побережья Европы (232 вида), причем 51 вид из них отсутствует в Средиземном море.

Для более четкого представления о региональных особенностях флоры бентосных макрофитов А.А. Калугина-Гутник (1975) разделила фитогеографические группы на 2 комплекса – **холодноводный** (арктическо-бореальные, верхне- и широкобореальные виды) и **тепловодный** (нижнебореальные, бореально-тропические, субтропические и тропические виды). Холодноводная флора преобладает у Одесского берега и на Филлофорном поле Зернова. Юго-восточные берега населены тепловодной флорой. Флора берегов Крыма в целом занимает промежуточное положение, но флора Южного берега Крыма является тепловодной. На основании анализа систематического

состава, обилия, сезонной динамики и распределения фитобентоса проведено **районирование** прибрежной части Черного моря. Выделено 14 флористических районов Черного моря (Калугина-Гутник, 1975, стр. 38, табл. 9).

Детальный географический анализ флоры **диатомовых** водорослей **бентоса** Черного моря и смежных акваторий осуществлен Н.Е. Гусляковым (2002). Флористические исследования проведены на побережье Черного моря от устья Дуная до Южного берега Крыма (район Ялты), а также на побережье Севастополя и Одессы, Каркинитского залива у Южного берега Крыма. Изучены также северо-западная часть открытых акваторий Черного моря и Джарылгачский, Одесский, Днестровский, Хаджибейский, Куяльницкий и Тилигульский лиманы. Автор обнаружил 341 вид, 85 родов, 33 семейства, 9 порядков и 2 класса диатомовых бентоса Черного моря и указанных акваторий. Основу диатомовых водорослей бентоса Черного моря составляет класс *Pennatophyceae* (в представлении Н.Е. Гусляковой), включающий 2 порядка – бесшовные (*Araphales)* и шовные (*Rhaphale*s). Последний отличается разнообразием и богатством видов в Черном море (459 видов, 40 родов и 11 родов).

На основании детального хорологического анализа исследованной флоры, применяя методические и методологические подходы ряда исследователей (Зинова, 1962, 1967; Калугина-Гутник, 1975; Виноградова, 1984; и др.), Н.Е. Гусляков впервые выделил 14 зонально-географических элементов: аркто-бореальный, аркто-бореально-тропический, аркто-бореально-нотальный, высокобореальный, низкобореальный, широкобореальный, бореально-тропически-нотальный, бореально-субтропический, бореально-тропический, низкобореально-тропический, бореально-нотальный, тропический, низконотальный и мультизональный. Ведущее положение в данной флоре занимают три географических элемента – широкобореальный (18,9 %), бореально-тропически-нотальный (17,4 %) и бореально-тропический (15 %). Данную флору, как и флору водорослей-макрофитов (Калугина-Гутник, 1975), можно охарактеризовать как бореальную. В настоящее время в Черном море, с одной стороны, четко проявляется тенденция к увеличению количества очень распространенных в обоих полушариях Земли видов диатомовых, а с другой – наблюдаются процессы медитеранизации флоры Черного моря, которая приобретает средиземноморские черты вследствие постоянного проникновения средиземноморских видов.

В генезисе флоры диатомовых Черного моря выявлено шесть комплексов – североатлантический, тропический, субтропический, автохтонный, континентальный и арктический. Наиболее широко распространены в Черном море 3 комплекса: северо-атлантический, субтропический, и тропический. В исторически-филогенетическом отношении, как предполагает Н.Е. Гусляков, современная флора диатомовых водорослей бентоса Черного моря включает позднемеловые, палеогеновые, неогеновые и плейстоценовые комплексы. Преобладают представители неогенового (138 видов) и плейстоценового (122 вида) комплексов. Данные об ископаемых диатомовых водорослях свидетельствуют об ускорении темпов эволюции в плейстоцене вследствие частого (в геологическом смысле) изменения условий существования.

Изменения разнообразия диатомовых водорослей, особенно заметные на рубежах великих этапов плейстоцена, проявились в возникновении огромного количества новых таксонов (видов, разновидностей, морфологических рас). Эти явления, очевидно, характерны и для флоры древнего черноморского бассейна. Таким образом, распределение и распространение диатомовых Черного моря зависит не только от современных факторов среды обитания, но и от исторических факторов, благодаря которым в определенных местах оказались те или иные виды диатомовых.

О водорослях **Азовского моря**, в частности о диатомовых водорослях, не было сведений до 1902 г. (Мережковский, 1902). Первые сведения о фитопланктоне Азовского моря отмечены в работе В.М. Арнольди (1923). Более полные сведения о систематическом составе фитопланктона Азовского моря приведены в работе П.И. Усачева (1926, 1927), обработавшего материалы Азово-Черноморской научно-промысловой экспедиции за 1924 г. Результаты детального исследования фитопланктона диатомовых водорослей Азовского моря в 1951-1956 гг. опубликованы А.И. Прошкиной-Лавренко в монографии «Диатомовые водоросли планктона Азовского моря» (1963). До этих исследований было известно 27 видов диатомовых планктона. За период исследований она обнаружила 86 автохтонных планктонных видов, разновидностей и форм, отнесенных к 23 родам. Особый интерес в этой работе вызывает биогеографический анализ данной флоры. Обобщенные данные о качественном составе водорослей Азовского моря суммированы Г.К. Пицык (1963). Прежде чем перейти к обсуждению биогеографической специфики этой флоры, рассмотрим кратко особенности Азовского моря.

Азовское море **по солености** и другим гидрологическим параметрам является одним из редких явлений природы. По размерам оно значительно меньше других морей и наиболее мелководное (поверхность его равна 37600 км ^{2}, средняя глубина около 10 м). Берега моря, расположенные на лессовой равнине, представляют собой лессовые изгибы, а изрезанность береговой линии обусловлена образованием многочисленных песчаных и ракушняковых кос. Постоянные процессы размыва и аккумуляции берегов существенно влияют на формирование флоры и фауны побережья моря.

Гидрологический режим Азовского моря весьма своеобразный. С одной стороны, в море вливаются пресные воды больших рек (Дон и Кубань), а с другой – воды Черного моря и Сиваша. Воды Азовского моря относятся к солоноватым, их наименьшая соленость равна 1/3 нормальной солености и 2/3 солености Черного моря. В разных частях моря она неодинакова и колеблется от 7‰ до 18‰. Влияние речного стока сильно сказывается на гидрологическом режиме моря, а влияние ветров обусловливает его неустойчивость. Сток пресных вод привносит много растворенных и твердых органических веществ и минеральной взвеси. Вместе с растворенными органическими веществами вносится много органического детрита, являющегося источником питания и накопления биогенных элементов.

Мелководность Азовского моря является одной из важнейших причин необычайного богатства его растительной и животной жизни.

Анализ биогеографических особенностей диатомового планктона Азовского моря показал (Прошкина-Лавренко, 1963), что по общей совокупности видов это море не укладывается в определенную биогеографическую зону, что связано с особенностями его температурного режима. Азовское море расположено в умеренной географической зоне, однако согласно фитогеографическому зональному делению морей на основании летней термики, установленному В. Сетчеллом (Setchell, 1915-1920), это море, расположенное южнее июльской изотермы 20 ^{o}C, попадает в субтропическую зону. Из-за резкого континентального климата степной полосы Украины, в которой расположено море, его нельзя рассматривать как типичный водоем умеренной, а тем более субтропической зоны. Отмеченные особенности Азовского моря (чередование длительного зимнего периода) свидетельствуют о том, что в течение полугода его температурный режим сходен с режимом бореальных морей.

Температурный режим Азовского моря очень резко колеблется от зимы к лету, что обусловливает развитие разных комплексов планктонных организмов. В зависимости от температурного фактора установлены **ранневесенний комплекс** диатомовых планктона (состоит из холодолюбивых видов, распространенных в арктической и бореальной зонах, – *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve и *Chaetoceros holsaticus* F. Schütt, при этом они достигают массового развития, и сопутствующих холодолюбивых видов – *Chaetoceros karianus* Grunow, *Ch. wighamii* Brightw., *Ch. socialis* f. *radians* (F. Schütt) Prosck.-Lavr., *Ch. rigidus* Ostenf., *Thalassiosira decipiens* (Grunow) Gorgul., *Th. excentrica* (Ehrenb.) A. Cleve и др.) и **летне-осенний комплекс**, когда вегетируют тепловодные виды – *Rhizosolenia calcar-avis* M. Schultze, *Chaetoceros lorencianus* Grunow, *Ch. subtilis* f. *knipowitschii* (A. Henkel) Proschk.-Lavr., var. *abnormis* Proschk.-Lavr. и f. s*implex* Proschk.-Lavr., *Ch. curvisetus* Cleve и др. (Прошкина-Лавренко, 1963а).

Азовское море не укладывается в определенную биогеографическую зону, что связано с особенностями его температурного режима. В связи с этим состав диатомовых планктона Азовского моря был классифицирован по температурному и экологическому факторам (Прошкина-Лавренко, 1963) и разделен на шесть групп, в которые не включены аллохтонные виды. Это космополиты (10 видов), холодноводные (7 видов), умеренно-холодноводные (11 видов), умеренно-тепловодные (6 видов), тепловодные (9 видов) и эндемичные, известные в Азовском и Черном морях. Все они относятся к тепловодным видам: 6 видов только в Азовском море, 10 видов – в Азовском и Черном морях.

Диатомовые водоросли планктона Азовского моря в подавляющем большинстве – автохтонные виды. Небольшое их количество относится к аллохтонным видам, которые заносятся речными и черноморскими водами. Пресноводные аллохтонные виды поступают из Дона и Кубани. Они обитают вблизи устья реки. Морские аллохтонные виды, поступающие с черноморскими водами через Керченский пролив, встречаются в Прикерченском районе, некоторые проникают в Таманский залив.

Автохтонные диатомовые азовского планктона различны по своему происхождению. Небольшое их количество туводного происхождения, все они

солоноватоводные и возникли в водах Азовского или Азово-Черноморского бассейна. Подавляющее большинство видов Азовского моря морского происхождения, они тесно связаны с черноморскими диатомовыми. В течение всей геологической истории Азовское и Черное моря были связаны между собой. В начале четвертичного периода Азово-Черноморской бассейн был изолирован от Мирового океана и представлял собой замкнутый, сильно опресненный бассейн, называемый Древнеэвксинским. После Вюрмского оледенения, вследствие прорыва Дарданелл, через Босфор и Черное море начали поступать средиземноморские воды вместе с населяющей их флорой и фауной. По систематическому составу диатомовых водорослей планктон Азовского моря очень сходен с планктоном Черного, хотя немного беднее его. Естественно, поставщиком морских видов для Азовского моря явилось Черное море, которое приняло большую часть морских видов из Средиземного моря (Прошкина-Лавренко, 1963).

Приведенные выше биогеографические исследования морской альгофлоры приведены только для отдельных групп водорослей (бурых, красных, диатомовых и частично зеленых). Дальнейшие исследования морских водорослей в этом направлении (Маслов, 2004; Ковтун, 2008; Ткаченко, 2008; Рябушко, 2009) подтверждают установленные ранее биогеографические закономерности.

География водорослей континентальных водоемов Украины

Поскольку биогеографический анализ альгофлоры континентальных водоемов Украины проведен только для отдельных групп водорослей, ниже мы предлагаем их детальное обсуждение.

А. География десмидиевых водорослей Украины

Десмидиевые водоросли (*Desmidiales*), по сравнинию с другими группами пресноводных одноклеточных водорослей, достаточно хорошо изучены в биогеографическом плане. На видовом уровне идентификация таксонов проводится относительно легко, а экологические требования этих организмов довольно ясны и могут использоваться для раскрытия особенностей их географического распространения. Еще Г. Вест (West, 1909) указывал на своеобразие десмидиевых. Он утверждал, что по коллекции материалов десмидиевых можно узнать, в каком географическом регионе они собраны. Возможно, это объясняется значительным количеством видов с характерными морфологическими признаками (виды-маркеры), позволяющими осуществить правильную идентификацию таксонов. В. Кригер (Krieger, 1932, 1933) сделал попытку географического деления суши земного шара на флористические регионы по совокупностям десмидиевых водорослей и их эндемичных видов. Он выделил 10 флористических регионов десмидиевых: 1) Умеренная Евразия; 2) Циркумполярный регион; 3) Восточная Азия; 4) Индо-Малазия/Северная Австралия; 5) Новая Зеландия/Южная Австралия; 6) Южная Африка; 7) Экваториальная Африка; 8) Северная Америка; 9) Тропическая часть

(северной) Америки; 10) Экстратропическая Южная Америка. В. Кригер считал, что в будущем эта классификация должна быть усовершенствована. По мнению Г. Прескотта (Prescott, 1948), «картина все еще остается туманной, границы не очерчены, а литература такая громоздкая, что суммированный анализ ее представляется очень трудным». П. Коуезель (Coesel, 1996; Coesel, Krienitz, 2008) провел анализ кригеровских флористических регионов и пришел к заключению, что большинство из них (8 из 10) довольно хорошо обоснованы, тогда как Умеренная Евразия характеризуется отрицательно, а т.н. аркто-альпийский регион может быть неожиданно отмечен на всех континентах. Этот тип распространения, по-видимому, определяется скорее микроклиматическими, чем макроклиматическими условиями.

Изучение десмидиевых водорослей на территории Украины, начатое в конце 60-х годов X1X в., достигло значительных успехов к середине XX в. («История изучения десмидиевых водорослей УССР», Паламарь-Мордвинцева, 1982, с. 5-12). В настоящее время в Украине известно 592 вида (970 ввт.) десмидиевых водорослей, принадлежащих к 3 семействам и 25 родам. По сравнению с другими группами одноклеточных пресноводных водорослей, десмидиевые занимают ведущее место во флоре водорослей Украины (Паламарь-Мордвинцева, 1982; Царенко и др., 1998; Царенко, Вассер, 2000; и др.).

В основу географического анализа флоры десмидиевых Украины положен зональный принцип классификации географических элементов. Он получил солидное обоснование и использован в ряде отечественных и зарубежных работ, особенно в 50-е годы XX в. (Окснер, 1940, 1968). Классификационная схема географических элементов, близкая к опубликованным в работах А.Н. Окснера (1956, 1968) и М.Ф. Макаревич (1963), была принята Г.М. Паламарь-Мордвинцевой (1982) при географическом анализе флоры десмидиевых водорослей Украины. Основной классификационной единицей принят географический элемент, который по характеру зонального размещения видов разделяется на типы ареалов.

Численный состав и структура ведущих родов десмидиевых являются показателями определенных ботанико-географических закономерностей их распространения на территории Украины. Исследования систематической структуры флоры десмидиевых Украины показали преобладание рода *Cosmarium* Corda ex Ralfs в сложении данной флоры. Значительное место занимают роды *Staurastrum* Meyen ex Ralfs, *Closterium* Nitzsch ex Ralfs. На их долю приходится 73,8 % всего видового состава исследованной флоры. Таким образом, флора десмидиевых Украины характеризуется определенной «однобокостью» развития, что проявляется в господстве ограниченного систематического состава родов данной флоры. Очевидно, это свидетельствует о значительных преобразованиях указанной флоры в недавнем геологическом прошлом (наступление и отступление оледенения) и об относительной молодости флоры водорослей Украины (Паламарь-Мордвинцева, 1982).

Сравнение систематической структуры флор десмидиевых разных частей Украины показало, что эти соотношения проявляют определенные черты сходства и резкого отличия. В целом во флорах природно-климатических зон равнинной части Украины наблюдаются сходные соотношения. Первые три места в родовом спектре

каждой флоры занимают роды *Cosmarium*, *Staurastrum*, *Closterium* (Паламарь-Мордвинцева, 1982, табл. 28, с. 40). Общая их доля в составе флор колеблется от 59 до 68 %. Следует отметить сходные соотношения других родов, что свидетельствует о единстве систематической структуры этих флор и наличии общих региональных факторов, обусловливающих особенности систематической структуры флор десмидиевых равнинных частей Украины. В то же время прослеживаются некоторые различия между этими соотношениями, которые подчиняются определенным географическим закономерностям. Прежде всего, наблюдается некоторое возрастание роли господствующих родов в сложении флор десмидиевых в направлении с севера на юг: Украинское Полесье – 59 %, Лесостепь – 61 %, Степь – 68 %. Постепенно, с севера на юг уменьшается общая доля родов *Euastrum* Ehrenb. ex Ralfs, *Staurodesmus* Teiling, *Cosmoastrum* Pal.-Mordv., *Raphidiastrum* Pal.-Mordv., *Spondylosium* (Brèb.) Kütz. и увеличивается доля родов *Micrasterias* C. Agardh, *Penium* Brèb. (там же, табл. 28). Указанные закономерности, очевидно, определяются более общими зональными климатическими факторами.

Для выявления ботанико-географических закономерностей в распространении пресноводных водорослей в пределах Украины в целом, и десмидиевых в частности, а также для сравнения, приняты (в качестве рабочего) элементы физико-географического (Маринич, 1968) и ботанико-географического (Зеров, 1964) районирования. Особенности распространения десмидиевых Украины проявились в определенных различиях количественных и качественных показателей флоры в разных регионах Украины.

В Украинских Карпатах (УК) обнаружено 288 видов (370 ввт.), которые относятся к 3 семействам и 20 родам. Ведущее место здесь принадлежит родам *Cosmarium* (31,3 %) и *Closterium* (17 %). Значительна также доля родов *Euastrum* (9 %), *Staurastrum* (8,7 %), *Cosmoastrum* (5,9 %). *Staurodesmus* (5,9 %). Перечисленные роды составляют основу флористического богатства данного региона (77,8 %). Следует отметить очень низкий удельный уровень родов *Docidium* Brèb. ex Ralfs, *Xanthidium* Ehrenb. ex Ralfs, *Bambusina* Kütz., *Teilingia* Bourr. и полное отсутствие родов *Sphaerozosma* Corda ex Ralfs, *Pachyphorium* Pal.-Mordv., *Cosmocladium* Brèb.

Разные экологические условия, а также геоморфологические и географические особенности сравниваемых районов обусловливают различие в качественном составе видов десмидиевых. Каждый район отличается своеобразным флористическим комплексом видов (Паламарь-Мордвинцева, 1978а, б, 1982).

Украинское Полесье разделяется на три ботанико-географических района – Западное, Правобережное и Левобережное Полесье. Флора десмидиевых каждого из них отличается количеством и качественным составом видов. Наибольшее число видов обнаружено в Левобережном Полесье (354 вида), немного меньше – в Западном (271 вид) и значительно меньше в Правобережном Полесье (162 вида). Сравнительный анализ видового состава флоры десмидиевых этих районов показал, что для каждого из них можно выделить своеобразный комплекс видов (Паламарь-Мордвинцева, 1982, с. 28-32).

Лесостепная зона Украины разделена на шесть ботанико-географичеких районов. Для Украинской Лесостепи известно 430 видов (590 ввт.) десмидиевых, которые относятся к 3 семействам и 23 родам. Распределение этих водорослей по

ботанико-географическим районам очень неравномерное. Наиболь шее количество видов обнаружено в Левобережной Лесостепи (271) и Расточско-Опольских Лесах (258), наименьшее – в Правобережной и Донецкой Лесостепи (57 и 19 видов соответственно). Каждый район характеризуется своеобразной родовой структурой (Паламарь-Мордвинцева, 1984, табл. 21, с. 35) и своеобразным комплексом видов (там же, с. 33, 34).

Степная зона Украины также разделена на шесть ботанико-географических районов. Здесь обнаружено 220 видов (237 ввт.) десмидиевых, принадлежащих трем семействам и 18 родам. Флора десмидиевых этой зоны значительно беднее предыдущего региона из-за неблагоприятных для десмидиевых водорослей природных условий.

Территория Крымского п-ва, кроме Крымской Степи, разделяется еще на Крымскую Лесостепь, Горный Крым и Южный Крым. В общем для указанной части Крыма известно 53 вида (72 ввт.) десмидиевых. Они относятся к 2 семействам и 6 родам. Более половины обнаруженных здесь видов принадлежит роду *Cosmarium* (52,8 %), что свидетельствует о четкой односторонности развития десмидиевых. Распределение десмидиевых по 3 ботанико-географическим районам крайне неравномерное. Большинство видов (43) отмечено в Горном Крыму, 9 видов – в Крымской Лесостепи и только 5 видов – в Южном Крыму. В общем, флора десмидиевых Крымского п-ва характеризуется самым бедным семейственным, родовым и видовым составом, что объясняется крайне неблагоприятными условиями обитания десмидиевых в этой части Украины. Сухость климата и широкое распространение известняков (Кострицкий, 1968) обусловливают бедность десмидиевых водорослей данной территории.

Анализ флоры десмидиевых рассмотренных ботанико-географических районов Украины показывает значительную дифференциацию видового состава, а также количества и распределения видов между отдельными родами. Очаги видового разнообразия и флористически богатые районы размещены на территории Украины очень неравномерно. Наблюдается тенденция к уменьшению числа видов десмидиевых **с севера на юг (зональность в распределении**), а при сравнении родовой структуры флор отдельных районов проявляется действие ***интразональных (региональных) факторов*** окружающей среды (различие в геохимии ландшафтов, рельефов, геологии, геоморфологии тектонических процессов и т.д.).

При анализе флоры десмидиевых Украины выявлено всего 19 эндемичных видов, что составляет 3,2 % общего числа обнаруженных в Украине видов (Паламарь-Мордвинцева, 1982). Сравнительно невысокий процент эндемичных видов десмидиевых на территории Украины подтверждает сделанный ранее вывод об относительной молодости данной флоры, сформировавшейся, очевидно, в послеледниковый период в результате проникновения на ее территорию элементов географически смежных флор, особенно в равнинную часть.

При **географическом анализе** флоры десмидиевых Украины в качестве классификационной единицы принят географический элемент, который по характеру зонального размещения видов разделяется на типы ареалов. Для общей

характеристики распространения таксонов в мировом масштабе использованы несколько усложненные обозначения типов ареалов путем комбинирования названий, позволяющих дать общее представление о характере распространения определенных видов (Паламарь-Мордвинцева, 1982, с. 44-49). Для флоры десмидиевых Украины установлено 28 типов ареалов и 8 географических элементов: аркто-альпийский, монтанный, бореальный, бореально-монтанный, бореально-арктический, неморальный, понтический, мультирегиоальный. Основную роль в сложении флоры десмидиевых Украины играют мультирегиональный (128 видов), неморальный (114 видов) и бореальный (138 видов) элементы флоры. Бореальный элемент флоры наиболее полно представлен в Украинском Полесье и Лесостепной зонах Украины. Значительную роль он играет также в Украинских Карпатах. Учитывая бореально-монтанный (60 видов) и бореально-арктический (25), а также неморальный (114) элементы флоры, флору десмидиевых можно характеризовать как **бореально-неморальную**.

Полученные данные о флоре десмидиевых водорослей Украины (систематические, флористические, географические) могут быть использованы для воссоздания картины исторических изменений, предшествующих ее современному состоянию. Географические элементы данной флоры, по-видимому, имеют общие пути и время проникновения на территорию Украины. Повторяемость ледниковых и межледниковых эпох должна была разделить обмен видами горных и равнинных частей между собой и со смежными территориями на ряд этапов, во время которых происходили миграции десмидиевых. Высокий процент бореальных, а также наличие бореально-арктических элементов, свидетельствуют о большом влиянии на сложение флоры десмидиевых смежных с нею севернее прилегающих территорий, флористические комплексы которых в фазу наступления оледенения были приведены в соприкосновение с таковыми территории Украины. Например, находки в лесостепной части Украины (окрестности г. Харькова) бореального вида *Triploceras gracilis* Bailey, который сейчас распространен преимущественно в северных районах России и Европы, позволяют предположить, что этот вид проник в Украину во время наступления оледенения и сохранился на ее территории в качестве ледникового реликта. То же самое происходило и с высокогорными видами, обитающими в Украинских Карпатах. В фазу отступления ледников ряд видов, присущих горной части УК, мигрировали и сохранились в олиготрофных болотах Украинского Полесья и Лесостепи. Поэтому в равнинных частях Украины обнаружены аркто-альпийские (*Cylindriastrum capitulum* (Brèb.) Pal.-Mordv., *C. pileolatum* (Brèb.) Pal.-Mordv.) и др.) и монтанные элементы. Логично допусить, что эти виды сохранились на равнинных просторах в качестве ледниковых реликтов. Следовательно, можно предположить, что современная флора десмидиевых Украины сложилась в результате комбинирования различных миграционных элементов, проникших главным образом из близлежащих северных регионов нашей страны, т.е. она имеет в основном аллохтонное происхождение. Об этом также свидетельствует невысокий процент эндемичных видов.

Б. География эвгленофитовых водорослей (*Euglenophyta*)

Эвгленофитовые водоросли, как и многие другие одноклеточные растительные организмы, широко распространены на всех континентах (кроме Антарктиды) и во всех флористических царствах и областях Земли.

По мнению З.И. Ветровой (1982, 1986), в Украине закончена инвентаризация видового состава эвгленофитовых водорослей (не только окрашенных, но и бесцветных форм) на всей ее территории, что позволило установить закономерности их распределения и распространения. Во флоре Украины (Ветрова, 1982, 1986) насчитывается 383 вида (557 ввт. такс.) эвгленофитовых водорослей, относящихся к 28 родам. Наиболее распространены виды родов *Trachelomonas* Ehrenb., *Strombononas* Deflandre, *Euglena* Ehrenb., *Phacus* Dujard., *Lepocinclis* Perty, *Astasia* Ehrenb. emend. Dujard., *Distigma* Ehrenb., *Heteronema* Dujard. emend. F. Stein, *Peranema* Dujard., *Rhabdomonas* Fresen., *Petalomonas* F. Stein и др. При благоприятных условиях некоторые из них развиваются в массовых количествах, образуя различного цвета пленки на поверхности воды. Значительное число окрашенных видов отличается широкой амплитудой приспособляемости к условиям окружающей среды, чем и объясняется повсеместное распространение их на территории Украины. Бесцветные виды эвгленофитов встречаются редко, но довольно интенсивно развиваются в неглубоких, хорошо прогреваемых водоемах (эфемерные водоемы, пруды, обводненные участки болот, малые реки). Значительно реже они встречаются в прибрежной зоне больших рек, лиманов, водохранилищ (Ветрова, 1980, 1982). Широко распространены в Украине немногие бесцветные виды эвгленофитов (около 16 видов), большинство из них характеризуется прерывистой встречаемостью с явно выраженными дизъюнкциями в ареалах (Ветрова, 1980).

Сравнительный анализ систематической структуры флоры эвгленофитовых водорослей Украинского Полесья, Лесостепи, Степи, Украинских Карпат и Крыма показал, что для них характерен состав ведущих родов, а также доминирующим положением по числу видов трех родов: *Trachelomonas*, *Euglena* и *Phacus*. Исследования эвгленофитовых равнинной части Украины показали определенную зональную дифференциацию в распределении видов, а также заметную концентрацию этих видов в отдельных регионах. Особенно выделяется разнообразием видов Украинское Полесье. Здесь обнаружено 285 видов, 43 из которых определяют специфику флоры этого региона, 13 из них – условные эндемы. На территории Полесья обнаружено значительное число дизъюнктивных видов, фрагменты ареалов которых имеют четыре типа разрывов – Полесье–Лесостепь, Полесье–Степь, Полесье–Украинские Карпаты, Полесье–Крым. З.И. Ветрова (1986) высказала предположение об автохтонном происхождении данной флоры. В Лесостепной зоне зарегистрировано 268 видов. Распространение значительного их количества ограничено северными, северо-восточными и северо-западными районами Украины. Специфику этой флоры определяют 40 видов, из них 27 – условные эндемы. Как и на Полесье, здесь встречается значительное количество видов с дизъюнктивными

ареалами – Лесостепь–Полесье, Лесостепь–Карпаты, Лесостепь–Крым. Преимущественное число таких видов и условных эндемов сосредоточено в восточной части Лесостепи.

Менее разнообразна и богата эвгленофитовыми водорослями степная зона. Здесь обнаружено 200 видов, из которых 16 – условные эндемы, а 28 – с дизъюнктивным ареалом. Последние обнаружены в противоположных концах – на севере и юге. Очевидно, ряд этих видов был более широко распространен по всей территории Степи, но в результате изменения физико-химического режима водоемов развитие их резко сократилось, что обусловило полное исчезновение многих из них на довольно значительной территории (Ветрова, 1982, 1986).

Во флоре Крыма обнаружено 129 видов эвгленофитов, из которых 16 видов специфичны для данного региона, 10 – условные эндемы. Часть дизъюнктивных видов обнаруживает связь с северными и западными районами Лесостепной зоны, часть – с Украинскими Карпатами и Украинским Полесьем. Преимущественное количество видов выявлено в степных и лесостепных районах Крыма. Во флоре Украинских Карпат обнаружено 132 вида, из них 5 видов – специфичны для данного региона. Дизъюнктивным распространением характеризуются 29 видов.

В равнинной части Украины наблюдается постепенное обеднение видового состава эвгленофитов в направлении с севера на юг, что объясняется увеличением степени минерализации природных вод (Коненко, 1971; Ветрова, 1982, 1986). В горных районах Крыма и Украинских Карпат отмечено заметное уменьшение числа видов эвгленофитов с увеличением высоты расположения водоемов над уровнем моря (Ветрова, 1982, 1986), что объясняется неблагоприятными условиями для эвгленофитов (низкая температура воды, незначительная аккумуляция органических веществ и биогенных элементов).

Закономерности распространения эвгленофитов в Украине определяются, прежде всего, их экологическими особенностями. К числу факторов, лимитирующих распространение этих водорослей в водоемах Украины, относятся минерализация воды, содержание органических веществ и биогенных элементов, температура и световой режим. В общем, в распространении эвгленофитов Украины наблюдается **широтная зональность и вертикальная поясность.**

В. География коккоидных зеленых (“хлорококковых”) водорослей

Коккоидные зеленые водоросли образуют искусственную группу *Chlorococcales* s.l., виды которой в настоящее время распределены среди нескольких классов: *Chlorophyceae*, *Trebouxiophyceae* и *Charophyceae* (Krienitz et al., 2003; Levis, McCourt, 2004; Царенко, 2005).

Изучение разнообразия и распространения этих водорослей затруднено из-за высокой степени морфологической униформы клеток («зеленые шарики»), с одной стороны, и чрезвычайной фенотипической вариабельности структуры колониальных форм и оснащения оболочки их клеток (щетинки, зубчики, шипы, орнаментация, инкрустация) – с другой.

Большое значение для отражения реального разнообразия и понимания закономерностей географического распространения этих водорослей в Украине имела принятая морфолого-географическая концепция вида (Царенко, 1996; Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2007), а также молекулярно-филогенетические исследования некоторых спорных видов коккоидных зеленых водорослей (Tsarenko et al., 2005).

В водоемах Украины, благодаря значительному разнообразию эколо-гических условий ее территории, обнаружено 1/3 или почти 54 % видов Голарктики порядка *Chlorococcales* s.l. В Украине в настоящее время выявлено 368 видов (420 ввт. такс.) коккоидных зеленых водорослей (Царенко, 1996). Для Украины, как и для всей Голарктики, характерно наибольшее родовое и видовое разнообразие семейств *Scenedesmaceae* и *Oocystaceae*. Они играют ведущую роль во флорах обоих полушарий, объединяя самые многочисленные по видовому спектру роды (*Desmodesmus* (Chodat) An et al., *Oocystis* A. Braun и др.). Этот факт свидетельствует о значительном преобразовании данной флоры в недалеком геологичес ком прошлом (наступление и отступление оледенения) и относительной молодости флоры хлорококковых водорослей Украины. С учетом данных палеонтологии о хлоро-кокковых водорослях, можно предположить автохтонно-аллохтонный тип форми-рования флоры коккоидных зеленых Украины с сохранением незначительного комплекса видов третичной альгофлоры (Царенко, 1996).

Анализ данных о географическом распространении коккоидных зеленых водорослей Украины позволил установить комплексы, свойственные бореальной, неморальной, аридной, субтропической и тропической растительно-климатическим зонам (Царенко, 1996). Ареалогический анализ флоры этой группы водорослей позволил установить 9 типов ареалов. Распределение видов по типам ареалов характеризуется некоторыми особенностями (Царенко , 1996). Около половины видов данной флоры (48,7 %) характеризуется мультизональным типом ареала. В то же время, 49,6 % видов относятся к эвриголарктическому типу ареала. Однако четверть видов данной флоры (25,5 %) имеет строго ограниченное распространение на территории Украины и встречается лишь в водоемах Европы. В настоящее время во флоре коккоидных зеленых Украины установлено 8 географических элементов – эвриголарктический (14,9 %), бореальный (3,8 %), неморальный (25,8 %), панно нский (2,2 %), монтанный (0,3 %), ксеромеридиальный (0,8 %), нотобореальный (5,2 %) и мультизональный (32,3 %) (Царенко, 1996). Таким образом, основу фитогеогра-фического спектра флоры коккоидных зеленых водорослей Украины составляют мультизональный, неморальный и эвриголарктичес кий элементы флоры (73,5 %). По-видимому, проникновению бореальных видов на территорию Украины препятствовали как экологические (в т.ч. климатические), так и исторические и орографические факторы при формировании стока рек бореальной зоны на северо-восток европейского континента (Царенко, 1996).

Широкое географическое распространение коккоидных зеленых водорослей на Земле косвенно свидетельствует о древности этой группы (Царенко, 1995, 1996). Разнообразие ископаемых форм, например рода *Pediastrum* Meyen, из дотретичных и раннетретичных отложений (юрских, меловых и эоценовых) Индо-Австралийского региона, а именно районов современной Индии, Индонезии и Австралии (Singh,

Khama, 1978; Sarcar, Singh, 1988), свидетельствуют о существовании мезозойско-третичной флоры коккоидных зеленых водорослей пост-Гондваны. Возможно, центром формирования данной флоры была умеренная (на то время) зона южного полушария, а после ослабления его оледенения появились возможности расселения видов рода *Pediastrum* в умеренные зоны Евразии и Америки. Это подтверждают находки ископаемых видов этого рода из отложений (мел–эоцен) на территории Пакистана, Турции, США. К концу эоцена завершилось формирование европейской и восточно-азиатской пресноводной фауны (Старобогатов, 1986). Очевидно, что аналогичный процесс происходил и в отношении флоры коккоидных зеленых водорослей. Существование третичной флоры «хлорококковых» водорослей подтверждено палеонтологическими данными. Дальнейшие изменения тектонических, гидрологических и физико-географических условий способствовали трансформации флоры, а также формировали зональные и азональные ее особенности в четвертичном периоде. В периоды наступления и отступления оледенения, когда происходили смены холодного и сухого климата на теплый и влажный (особенно в голоцене), происходило образование различного типа водоемов, особенно озер (Оксиюк, 1957; Артюшенко, 1970; Квасов, 1986).

Изменения климата, уровня озер, химического состава воды на всей территории Евразии отражалось на изменениях разнообразия водорослей и соотношениях отдельных их групп. При потеплении происходило активное развитие коккоидных зеленых даже в северных регионах Европейского континента, в частности в Скандинавии (Osvald, 1922) или в северных и центральных частях России (Успенская, 1986). Эти водоросли составляли основную массу остатков водорослей в атлантическое время, в которых отмечены *Pediasrum duplex* Meyen, *P. tetras* (Ehrenb.) Ralfs, *P. kawraiskyi* Schmidle, *P. boryanum* (Turpin) Menegh. и др., предпочитающие чистые олиго-мезосапробные воды, а в субатлантическое время основную массу остатков составляли виды рода *Scenedesmus* Meyen, характерные для мезо-эвтрофных водоемов (Успенская, 1981). Анализ палеоботанических и палеогеографических материалов позволяет предположить, что возраст флоры коккоидных зеленых водорослей Украины соизмерим с возрастом (неоген) «полтавско-тургайской» умеренно теплолюбивой или всей древне-средиземноморской флоры «высших растений (Царенко, 1996).

Анализ биогеографических особенностей трех указанных выше таксономических групп водорослей флоры Украины показал, что в их распространении наблюдаются черты определенного и сходства и отличия. Сходные черты проявляются в общей зависимости распространения от климатических факторов, т.е. в широтно-зональных закономерностях распространения. Однако проявляются также индивидуальные особенности, зависящие от факторов окружающей среды, истории формирования и эколого-физиологических требований каждой таксономической группы этих организмов.

Некоторые вопросы биогеографии водорослей

При изучении географии водорослей перед фикологами возникает ряд проблем. Прежде всего, водоросли представляют собой искусственную группу растений, которые относятся к **разным отделам**, кардинально отличающимся между собой морфологией, экологией, историей развития и происхождением. Разумеется, география этих отделов может существенно отличаться. Изучение распространения видов разных групп водорослей, по-видимому, следует проводить по определенному плану. Возникает проблема выбора методов исследования (классические и/или молекулярные).

Кроме систематического разнообразия водоросли отличаются огромной **физиологической пластичностью и приспособляемостью** к разным экологическим условиям (Голлербах, 1977), что должно учитываться при решении географических закономерностей их расселения. Одним из важнейших факторов распределения водорослей является общая **соленость** воды. Рассматривают **географию морских и географию пресноводных водорослей,** которые существенно отличаются не только методами и подходами в исследованиях, но и заключительными выводами о закономерностях распространения этих организмов. Следует также различать географию **почвенных** водорослей, которая в настоящее время мало изучена.

Методы сравнения географии флор водорослей разных регионов могут рассматриваться с разных точек зрения. Распространение может рассматриваться как результат исторических факторов или современного расселения. Большое значение при этом могут иметь молекулярные методы. Следует ожидать, что нуклеотидные последовательности генов будут все чаще использоваться и станут стандартным инструментом в решении вопросов географии водорослей.

Решающее значение при обсуждении распространения патерна видов водорослей имеет **принятая концепция вида**. Важно также учитывать систематическую **стабильность таксонов.** Необходимо принять во внимание также, что даже при постоянных морфологических признаках вида в разных географических районах геномы этих совокупностей могут отличаться. В этом случае способность адаптации вида к факторам окружающей среды обитания по всему ареалу будет разная, что должно отразиться на особенностях его географического распространения.

Морфологическая концепция вида у многих групп водорослей часто оказывается очень широкой, и тогда слишком укрупненная классификация может скрывать видовое разнообразие, что отразится на результатах географии таких групп. У диатомовых водорослей (*Bacillariophyta)* очень узкая концепция вида (Mann, Droop, 1996), по-видимому, просто необходима. Основанная на мелких, часто ультраструктурных признаках, она позволяет демонстрировать разнообразие распространения видов и установления возможного эндемизма. Однако очень узкая концепция вида может привести к значительному увеличению числа видов (у диатомовых их число может достигать $2x10^5$ видов).

Серьезной проблемой является также **корректная идентификация** видов. В большей части планеты, включая тропики и южное полушарие, большинство видов определялось с помощью европейских или северо-американских определителей. Возможно, многочисленные определения были ошибочными, вследствие чего многие новые виды не были узнаны как таковые. В таких случаях ареалы многих видов не отражают их реального положения. В любом биогеографическом научном исследовании **проблема расселения** (рассеивания) представляет важнейший элемент изучения. Процесс расселения водорослей мало изучен. Расселение вида является довольно редким событием в природе т.к. требует особого сочетания благоприятных обстоятельств согласно физиологическим особенностям того или иного вида. Для выяснения этого вопроса, очевидно, необходимо провести ряд последовательных экспериментов с видами-маркерами, особенно при расселении их на большие расстояния. Распространение водорослей зависит также от **механизмов** расселения определенных видов. Исследования в этом направлении показали, что разные агенты расселения, начиная от потоков воды и ветра и заканчивая разными организмами (птицы, насекомые, животные), играют важную роль в распространении видов водорослей (Kristiansen, 1996). Исследования миграционных маршрутов водоплавающих птиц являются важным звеном для понимания распространения некоторых водорослей. Роль человека также значительна в этом отношении. Однако для огромного большинства водорослей механизмы расселения остаются неизвестными.

Одним из **трудных** вопросов исторического становления флоры водорослей является **отсутствие ископаемых остатков.** В этом случае большое значение могут иметь молекулярные исследования нуклеотидных последовательностей ДНК, с помощью которых можно будет оценить определенные события в истории формирования разных флористических комплексов.

Заключение

В Украине биогеографии водорослей как самостоятельной научной дисциплине уделялось очень мало внимания. В большинстве флористических работ украинских фикологов географический анализ региональных флор не осуществлялся. Многие важные аспекты географии водорослей, такие как хорология, флорогенез, флористическое районирование, совершенно не рассматривались. Очень мало работ, где обсуждались вопросы исторической географии водорослей или проводилось обсуждение вопросов, касающихся места и времени возникновения флор, возможных путей расселения видов и древних флористических связей. Однако фитогеографические исследования **морских водорослей** Украины некоторых систематических групп достигли значительных успехов. Благодаря разработанному фитогеографическому (зональному) районированию прибрежной полосы Мирового океана фитогеографический анализ водорослей морей является **обязательным элементом анализа** любой флоры.

Биогеография водорослей континентальных водоемов Украины исследована значительно слабее. Это объясняется не только отсутствием альгофлористического

районирования и недостаточной флористической изученностью отдельных частей Украины, но и отсутствием географического анализа изучаемых флор. По нашему глубокому убеждению, географический анализ должен стать обязательным элементом анализа любого флористического исследования водорослей в Украине. Особенностями географического распросранения указанных групп водорослей Украины (морских и континентальных) являются проявление широтной зональности, а также вертикальной поясности. Виды десмидиевых, эвгленофитовых и коккоидных зеленых водорослей флоры Украины проявляют изменения качественного и количественного состава по направлению с севера на юг, что обьясняется природными геоморфологическими особенностями территории Украины. В то же время на распределение исследованных групп водорослей оказывают влияние интразональные факторы окружающей среды, что отражается на качественном составе видов и формировании определенных сообществ видов разных систематических групп.

Поскольку биогеография у разных групп водорослей может существенно различаться, необходима разработка общих методов исследования, включая классические и молекулярно-биологические. Молекулярные методы исследования географии водорослей должны стать стандартным инструментом в решении вопросов биогеографии.

Большое значение при исследовании распространения видов водорослей имеет принятая концепция вида, т.к. при разных подходах к концепции вида заключения о его географических закономерностях могут быть неоднозначными. Отсутствие ископаемых остатков у многих групп водорослей создает проблемы при обсуждении развития и происхождения флористических комплексов и их распространения. В этих случаях большое значение имеют молекулярные исследования нуклеотидных последовательностей ДНК для оценки событий в истории биогеографических процессов.

Основными задачами украинских фикологов в развитии исследований географического распространения водорослей является монографическое изучение отдельных групп водорослей на недостаточно изученных территориях Украины, что позволит на основании синтеза и сопоставления полученных данных воссоздать общую картину распространения патерна водорослей Украины, а также осуществить альгофлористическое районирование ее территории.

В дальнейших исследованиях по биогеографии водорослей, по-видимому, необходимо проводить не только детальное исследование существующего распространения видов на определенных территориях, но и учитывать влияние современных климатических изменений на их распространение. Следует учитывать также изменения в распространении водорослей в связи с предполагаемым изменениям климата Земли. Такая информация может быть очень важной для определения территорий будущих обьектов природно-заповедного фонда, т.к. при формирования большинства современных заповедников не были учтены эколого-биологические требования пресноводных организмов.

G.M. Palamar-Mordvintseva, P.M. Tsarenko

N.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine,
2, Tereschenkovskaya St., 01001 Kiev, Ukraine

BIOGEOGRAPHY OF ALGAE OF UKRAINE, ITS FEATURES, PROBLEMS AND PROSPECTS

The article provides a brief overview of the state of the biogeography of algae of Ukraine. The features of the biogeography of marine and freshwater algae in the region, n oted the difficulties of this phycologycal trends in Ukraine, and identified its problems and prospects .

K e y w o r d s: biogeography, algae, Ukraine.

Арнольди В.М. О фитопланктоне Азовського моря: Доклад // Рыбно е хозяйство. – М., 1923. – Кн. III. – С. 174-175.

Артюшенко А.Т. Растительность лесостепи и степи Украины в четвертичном периоде (по данным споро - пыльцевого анализа). – Киев: Наук. думка, 1970. – 174 с.

Блюм О.Б. Альгологічні дослідження в Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного АН УРСР за 50 років (основні досягнення та перспективи розвитку) // Укр. бот. журн. – 1985. – **12**, № 6. – С. 4-14.

Бухтиярова Л.Н. Диатомовые водоросли Горного Крыма: Автореф. дис. … канд. биол. наук. – Киев, 1992. – 18 с.

Бухтіярова Л.М., Вассер С.П. Діатомові водорості (*Bacillariophyta*) континентальних водойм України. Конспект флори. – К.: Ін-т ботаніки НАНУ, 1999. – 81 с.

Ветрова З.И. Бесцветные эвгленовые водоросли Украины. – Киев: Наук. думка, 1980. – 183 с.

Ветрова З.И. Об изменении флоры эвгленовых водорослей Крыма за пос ледние 15 лет // Бот. журн. – 1982. – **67**, № 1. – С. 88-94.

Ветрова З.И. Эвгленофитовые (*Euglenophyta*) Украинской ССР. Видовой состав, распространение, систематика, филогенетические связи и основные пути эволюции: Дис. … д окт. биол. наук в форме науч. докл. – Киев, 1986. – 50 с.

Визначник прісноводних водоростей Української РСР. – К.: Вид-во АН УРСР, 1938-1993. – Вип. I-XII.

Виноградова К.Л. К истории формирования морской флоры *Chlorophyta* (Комаровские чтения, XXXIV). – Л.: Наука, 1984. – 66 с.

Виноградова О.Н. Синезеленые водоросли Горного Крыма: Автореф. дис. … канд. биол. наук. – Киев, 1994. – 25 с.

Водоросли: Справочник / Под общей ред. *С.П. Вассера.* – Киев: Наук. думка, 1989. – 605 с.

Воронихин Н.Н. Альгологические результаты экскурсий проф. С.А. Зерн ова в Черном море у берегов Анатолии // Тр. Бот. музея АН СССР. – 1926. – Вып. **19**. – С. 155-162.

Воронихин Н.Н. Багрянки (*Rhodophyceae*) Черного моря // Тр. СПб. Общ-ва естествоиспыт. – 1909. – **50**. – С. 175-356.

Воронихин Н.Н. Бурые водоросли (*Phaeophyceae*) Черного моря // Рус. бот. журн. – 1908. – **1-8**. – С. 19-46, 113-138.

Воронихин Н.Н. Зеленые водоросли (*Chlorophyceae*) Черного моря // Тр. СПб. Общ-ва естествоиспыт. – 1908-1909. – **37**, № 3. – С. 137-179.

Воронихин Н.Н. Некоторые дополнения к флоре бурых водорослей Черного моря // Изв. Бот. сада (СПб.). – 1910. – **10**, № 3. – С. 78-84.

Голлербах М.М. Влияние условий жизни и экологические группировки водорослей. – М.: Просвещение, 1977. – С. 43, 59, 66-70.

Гусляков М.О. Діатомові водорості бентосу Чорного моря та суміжних водойм (морфологія, систематика, екологія, біогеографія): Автореф. дис. … докт. біол. наук. – К.: Ін-т ботаніки, 2002. – 37 с.

Догадина Т.В. Желтозеленые водоросли СССР: флора, систематика, эволюция, филогения: Автореф. дис. … докт. биол. наук. – Киев, 1986. – 45 с.

Зернов С.А. Отчет о коммандировке в с.-з. часть Черного моря для изучения фауны и собирания коллекций для Зоологического музея Академии Наук // Ежегод. Зоол. Музея АН СПб. – 1908. – **13**, № 4. – С. 154-166.

Зернов С.А. Фация филлофоры (Algae – *Rhodophyceae*) – филлофорное поле в северо-западной части Черного моря // Там же. – 1909. – **14**, № 3/4. – С. 181-191.

Зеров Д.К. Флора печіночних і сфагнових мохів України. – К.: Наук. думка, 1964. – 355 с.

Зинова А.Д. К вопросу о фитогеографическом (зональном районировании прибрежной полосы Мирового океана / Тез. докл. конф. по совместным исслед. фауны и флоры. – Л., 1962. – С. 1-11.

Зинова А.Д. Состав и фитогеографическое деление арктической водорослевой флоры // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана: Тез. совещ. (Ленинград, 18-21 нояб. 1974 г.). – Л., 1974. – С. 12-13.

Зинова А.Д. Фитогеографическое районирование Южного океана (по фитобентосу) // Атлас Антарктики. – Л.: Наука, 1966. – I, карта 129, V.

Зинова А.Д. Флора водорослей-макрофитов Антарктики и Субантарктики // Атлас Антарктики. – Л.: Наука, 1969. – Вып. II. – С. 492-496.

Зинова А.Д., Калугина-Гутник А.А. Сравнительная характеристика флоры водорослей южных морей // Биологическая продуктивность южных морей – Киев: Наук. думка, 1974. – С. 43-51.

Иванов А.И. Характеристика качественного состава фитопланктона Черного моря // Исследования планктона Черного и Азовского моря. – К.: Наук. думка, 1965. – С. 17-35.

Калугина-Гутник А.А. Фиобентос Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – 246 с.

Квасов Д.Д. Происхождение котловин современных озер и их классификация // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер (Сер.: История озер СССР). – Л.: Наука, 1986. – С. 20-26.

Ковтун О.О. Еколого-біологічна, морфологічна і таксономічна характеристика фітобентосу Тилігульського лиману: Автореф. дис. … канд. біол. наук. – Одеса, 2008. – 25 с.

Кондратьєва Н.В. Головні тенденції розвитоку сучасної альгології // Укр. бот. журн. – 1985. – **42**, № 6. – С. 14-22.

Коненко Г.Д. Гідрохімія ставків і малих водойм України. – К.: Наук. думка, 1971. – 311 с.

Кордэ Н.В. Биостратификация и типология русских сапропелей. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – 220 с.

Кострицкий М.Е. Горный Крым. Общий обзор // Физико-географическое районирование Украинской ССР. – Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1968. – С. 637-641.

Лялюк Н.М. Фітонейстон літоралі Азовського моря та перспективи його використання в біомоніторингу: Автореф. дис. … канд. біол. наук. – Київ, 2001. – 20 с.

Макаревич М.Ф. Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. – К.: Вид-во АН УРСР, 1963. – 263 с.

Маринич А.М. Физико-географическое районирование Украинской ССР. Общая характеристика // Физико-географическое районирование Украинской ССР. – Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1968. – С. 24-36.

Маслов И.И. Морской фитобентос Крымского побережья: Автореф. дис. … докт. биол. наук. – Ялта: Никит. бот. сад-НЦЦ, 2004. – 32 с.

Масюк Н.П. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella* Teod. и перспективы его практического использования. – Киев: Наук. думка, 1973. – 244 с.

Мережковский К. Заметка о диатомовых водорослях Геническа (Азовское море) // Зап. Новорос. общ-ва естествоиспыт. – 1902. – **24**, вып. 2. – С. 33-72.

Мильчакова Н.А. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 152-208.

Мильчакова Н.А. О новых видах флоры макрофитов Черного моря // Экол. моря. – 2002. – Вып. 62. – С. 19-24.

Мінічева Г.Г. Морфофункціональні основи формування морського фітобентосу: Автореф. дис. … докт . біол. наук. – Севастополь: ІБПМ, 1998. – 33 с.

Морозова-Водяницкая Н.В. Фитопланктон Черного моря. Ч. 1 // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1948. – № 6. – С. 39-172.

Морозова-Водяницкая Н.В. Фитопланктон Черного моря. Ч. 2 // Там же. – 1954. – № 8. – С. 11-99.

Оксиюк О.П. Флора діатомових водоростей озер Волинської області та її історія // Укр. бот. журн. – 1957. – **14**, № 1. – С. 30-42.

Окснер А.М. Лишайники бассейну рік Лени, Індігірки та Південного Прибайкалля. II // Бот. журн. АН УРСР. – 1940. – **1**, № 1. – С. 77-100.

Окснер А.М. Флора лишайників України. В 2-х т. – К.: Вид-во АН УРСР, 1956. – 1968. – Т. 1. – 495 с. – Т. 2. – Вип. 1. – 497 с.

Ольштинська О.П. Кайнозойський етап розвитку діатомової флори України (біостратиграфія, еволюція, палеоекологія): Автореф. дис. … докт. геол. наук. – Київ, 1999. – 36 с.

Паламар-Мордвинцева Г.М. Аналіз флори *Desmidiales* Українських Карпат // Укр. бот. журн. – 1978а. – **35**, № 1. – С. 29-38.

Паламар-Мордвинцева Г.М. Розподіл *Desmidiales* у болотах Українських Карпат // Там же. – 1978б. – **35**, № 2. – С. 135-141.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Вопросы географии водорослей // Водоросли: Справочник / Под общ. ред. С.П. Вассера. – Киев: Наук. думка, 1989. – С. 130-136.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР (морфология, систематика, филогения, пути эволюции, флора и географическое распространение). – Киев: Наук. думка, 1982. – 239 с.

Перестенко Л.П. О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // Морская биогеография. – М.: Наука, 1982. – С. 99-113.

Перестенко Л.П. Фитогеографические границы в северной части Тихого океана: Тез. докл. всесою з. совещ. по морской альгологии – макрофитобентосу. – М., 1974. – С. 99-102.

Перестенко Л.П. Эколого-географический обзор флоры водорослей залива Посьета (Японское море): Автореф. дис. … канд. биол. наук. – Л., 1972. – 28 с.

*Пицык Г.*К. О качественном составе фитопланктона Азовского моря // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1963. – № 16. – С. 71-89.

Погребняк И.И. Донная растительность лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Черного моря: Автореф. дис. … докт. биол. наук. – Одесса, 1965. – 31 с.

Природа Украинской ССР. Растительный мир. – Киев: Наук. думка, 1985. – 208 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – 223 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963а. – 190 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963б. – 243 с.

Прошкина-Лавренко А.И. О флоре диатомовых водорослей Черного моря // Проблемы морской биологии. – Киев: Наук. думка, 1971. – С. 41-48.

Разнообразие водорослей Украины / Ред. С.П. Вассер, П.М. Царенко. – Киев: Академпериодика, 2000. – С. 1-310. (Альгология. – 2000. – **10**, № 4).

Рябушко Л.І. Мікрофітобентос Чорного моря: Автореф. дис. … докт. біол. наук. – Севастополь: ІБПМ, 2009. – 45 с.

Северо-Западная часть Черного моря: биология и экология / Отв. ред. Ю.П. Зайцев, Б.Г. Александров, Г.Г. Миничева. – Киев: Наук. думка, 2006. – 703 с.

Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В.Н. Еремеевой, А.В. Гаевской. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 511 с.

Старобогатов Я.И. Фауна озер как источник сведений об их истории // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер (Сер.: История озер СССР). – Л.: Наука, 1986. – С. 33-50.

Ткаченко Ф.П. Макрофітобентос північно-західної частини Чорного моря (флора, розповсюдження, екологія, перспективи практичного використання): Автореф. дис. … докт. біол. наук. – К.: Київ. нац. ун-т, 2007. – 36 с.

Ткаченко Ф.П. Походження і основні риси флорогенезу макрофітобентосу північно-західної частини Чорного моря // Вісн. ОНУ (Одеса). – 2008. – **13**, № 4. – С. 99-105.

Усачев П. И. О фитопланктоне Азовского моря // Дневн. Всесоюз. сьезда ботаников в янв. 1926 г. – М., 1926. – С. 173-174.

Усачев П. И. О фитопланктоне Азовского моря // Сб. в честь проф. Н.М. Книповича (1885-1925 гг.). – М., 1927. – С. 405-429.

Успенская О.Н. Палеонтологические исследования. Другие водоросли // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер (Сер.: История озер СССР). – Л.: Наука, 1986. – С. 146-150.

Флора водорослей континентальных водоемов Украинской ССР :

Ветрова З.И. Эвгленофитовые водоросли. Вып. 1, ч. 1. Порядок 1. Эвгленальные, семейство 1. Эвтрепциевые, семейство 2. Эвгленовые. Род 1. Трахеломонас. Группа I / Отв. ред. Н.В. Кондратьева. – К.: Наук. думка, 1986. – 348 с.

Флора водорослей континентальных водоемов Украины :

Ветрова З.И. Эвгленофитовые водоросли. Вып. 1, ч. 2. Порядок 1. Эвгленальные, семейство 2. Эвгленовые. Род 1. Трахеломонас. Группа II. Род 2. Стромбомонас. Род 3. Эвглена / Отв. ред. Н.В. Кондратьева. – Киев: Наук. думка, 1993. – 260 с.

Ветрова З.И. Эвгленофитовые водоросли. Вып. 2 / Отв. ред. С.Я. Кондратюк. – Киев; Тернополь: Лилея, 2004. – 272 с.

Кондратьева Н.В. Прокариотические водоросли (*Procaryophycobionta*). Вып. 1. Общая характеристика. Ч. 1. Строение, размножение и циклы развития / Отв. ред. С.П. Вассер. – Киев: Ин-т ботаники НАНУ, 1995. – 236 с.; Ч. 2. Экология, значение, вопросы систематики. – Киев: Академпериодика, 2001. – 343 с.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Десмидиевые водоросли. Вып. 1. Ч. 1. Гонатозиговые – *Gonatozygaceae*. Пениевые – *Peniaceae*. Клостериевые – *Closteriaceae*. Десмидиевые – *Desmidiaceae* / Отв. ред. П.М. Царенко. – Киев: Академпериодика, 2003. – 354 с.

Флора водоростей континентальних водойм України:

Паламар-Мордвинцева Г.М. Десмідієві водорості. Вип. 1, ч. 2. Десмідієві / Відп. ред. П.М. Царенко. – К.: Наук. думка, 2005. – 573 с.

Флора водорослей України:

Коваленко О.В. Синьозелені водорості. Спец. ч. Вип. 1. Порядок *Chroococcales* / Відп. ред. П.М. Царенко. – К.: Арістей, 2009. – Т. І. – 387 с.

Коваленко О.В. Синьозелені водорості. Вип. 1. Порядок Хроококальні. 2-е вид., переробл. та доповн. / Відп. ред. П.М. Царенко. – К.: Ін-т ботаніки, 2009. – Т. І. — 397 с.

Масюк Н.П. Зелені водорості. Вип. 1. Фітомонади (*Phytomonadina*). Загальна характеристика. Ч. 1. Будова, розмноження, онтогенез і цикли розвитку / Відп. ред. С.Я. Кондратюк. – К., 2010. – Т. XI. – 314 с.

Паламар-Мордвинцева Г.М., Петльований О.А. Стрептофітові водорості. Вип. 1. Родина мезотенієві / Відп. ред. П.М. Царенко. – К.: Велес, 2009. – Т. XII. – 158 с.

Царенко П.М. Некоторые аспекты эволюции *Chlorococcales* (с учетом палеоальгологических данных) // Альгология. – 1995. – **5**, № 3. – С. 225-233.

Царенко П.М. Хлорококові водорості (*Chlorococcales*, *Chlorophyta*) водойм України (флора, морфологія, екологія, основні напрямки еволюці та принципи систематики): Автореф. дис. … докт. біол. наук. – К.: Ін-т ботаніки, 1996. – 45 с.

Царенко П.М. Закономерности распределения *Chlorococcales* региональных флор земного шара // Альгология. – 2000. – **10**, № 1. – С. 67-81.

Царенко П.М. Номенклатурно-таксономические изменения в системе “зеленых” водорослей // Там же. – 2005. – **15**, № 4. – С. 459-467.

Царенко П.М., Вассер С.П. Краткий анализ альгофлоры Украины / Разнообразие водорослей Украины (Под ред.: С.П. Вассера, П.М. Царенко) // Альгология. – 2000. – **10**, № 4. – С. 6-18.

Царенко П.М., Паламарь-Мордвинцева Г.М., Вассер С.П. Разнообразие водорослей Украины (предварит. данные) // Там же. – 1998. – **8**, № 3. – С. 227-241.

Царенко П.М., Петлеванный О.А. Дополнение к “Разнообразию водорослей Украины”. – Киев: Ин-т ботаники, 2001. – 130 с.

Alexandrov B., Boltachev A, Kravchenko T. et al. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine // Aquat. Invas. – 2007. – **2**, N 3. – P. 215-242.

Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Vol. 1. *Cyanoprokaryota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphydophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta* and *Rhodophyta* / Eds.: P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. – Ruggell: Gantner Verlag, 2006. – 755 p.; Vol. 2. *Bacillariophyta*. – Ibid., 2009. – 413 p.

Avise J.C. et al. Phylogeography: retrospect and prospect // J. Biogeogr. – 2000. – **36**. – P. 3-15.

Biogeography of freshwater algae / Ed. J. Kristiansen. – Dordrecht: Kluwer Acad. Press, 1996. – 161 p.

Black Sea Biological Diversity Ukraine / Compl. Yu.P. Zaitsev, V.G. Alexandrov. – New York: Unit. Nat. Publ., 1998. – 351 p.

Carlton I.T. Transouanie and interoceanic dispersal of coastae marine organisms; the biology of ballast water // Ocean. Mar. Biol. – 1985. – **23**. – P. 313-373.

Coesel P.F.M. Biogeography of desmids // Hydrobiology. – 1996. – **336**. – P. 41-53.

Coesel P.F.M., Krienitz L. Diversity and geographic distribution of desmids and other coccoid green algae // Biodivers. Conserv. – 2008. – **17**. – P. 381-392.

Garbary D.J. Biogeography of marine algae // Encyclopedia of Life Sciences. – Chichester: John Wiley et Sons Ltd., 2001. – P. 1-9. (http://www.els.net)

Geitler L. Cyanophyceae (Blaualgen) // Rabenhorst’s Kryptogamen-Flora von Deutschland. – 1932. – **14**. – 1196 S.

Hickerson M.J., Carstens B.C., Cavender-Bares J. et al. Phylogeographyc’s past, present and future 10 years after Avise, 2000 // Mol. Phylogen. Evol. – 2010. – **54**. – P. 291-301.

Krieger W. Die Desmidiaceen der Deuchen limnologischen Sunda -Expedition // Arch. Hydrobiol. – 1932. – **11**. – S. 129-230.

Krieger W. Die desmidiaceen Europas // Rabenhorst's Kryptogamen Flora. – 1933. – **13**, 1 Abtt., 1 Teil, Lief. 1. – S. 1-224.

Krienitz L., Hegewald E., Hepperle D., Wolf M. The systematics of coccoid green algae: 18S *r*DNA gene sequence data versus morphology // Biologia (Bratislava). – 2003. – **58**, N 4. – P. 437-446.

Kristiansen J. Biogeography of freshwater algae – conclusions and perspectives // Hydrobiology. – 1996. – **336**. – P. 159-161.

Levis L.A., McCourt R.M. Green algae and the origin of land plants // Amer. J. Bot. – 2004. – **91**, N 10. – P. 1535-1556.

Mann D.G., Droop S.J.M. Biodiversity, biogeography and conservation of diatoms // Hydrobiology. – 1996. – **336**. – P. 19-32.

Osvald H. Till gyttjornas genetic // Sver. Geol. Unders., Ser. C. – 1922. – N 309. – Цит. по Кордэ, 1960.

Prescott G.J. Desmids // Bot. Rev. – 1948. – **14**, N 10. – P. 664-676.

Ribera M.A., Boudouresque C.-F. Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: mechanisms and impact // Progress Phycol. Res. – 1995. – **11**. – P. 187-268.

Sarcar S., Singh H.P. Palynologycal investigation on the subathu formation (eocene) in the Balethi -Bagthan area of Himachal Pradesh, India // Palaeontographica. Abt. B. – 1988. – **209**, N 1-3. – P. 29-109.

Schi Zhi-Xin. Quantitative analysis on euglenoid distribution in seven regions of China // Hydrobiology. – 1996. – **336**. – P. 55-65.

Setchell W.A. The law of temperature connected with distribution the marine algae // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1915. – **2**. – P. 287-305.

Setchell W.A. The temperature interval in the geographical distributi on of marine algae // Science. – 1920. – **52**, N 1339. – P. 187-190.

Sheath R.G. Biogeography of freshwater algae // Encyclopedia of life sciences. – Chichester: John Wiley et Sons, Ltd., 2006. – P. 1-5.

Singh H.P., Khama A.K. Some fossil species of *Pediastrum* and their palaeoecological significance in the Subuthu Formation of Himachal Pradesh, India // Palaeobotanist. – 1978. – **25**. – P. 466-474.

Tsarenko P.M., Hegewald E., Braband A. Scenedesmus-like algae of Ukraine. 1. Diversity of taxa from water bodies in Volyn Polissia // Algol. Stud. – 2005. – **118**. – P. 1-45.

Tseng C.K. Some problems conserning analytical studies of marine algal flora // Oceanol. Limnol . Sinica. – 1963. – **5**, N 4. – P. 288-304.

Tseng C.K., Chang C.F. On the regional division of the marine algal flora of the Western North Pacific // Ibid. – 1959. – **2**, N 4. – P. 244-277.

Vyverman W. The Indo-Malaysian North-Australian phycogeographical region revised // Hydrobiologia. – 1996. – **336**, N 1-3. – P. 107-120.

Wade W.E. Studies of the distribution of Desmid in Michigan // Trans. Amer. Microscop. Soc. – 1957. – **76**, N 1. – P. 80-86.

West W., West G.S. The British freshwater phytoplankton, with spec ial reference to the Desmid-plankton and the distribution of British desmids // Proc. Roy. Soc., London. – 1909. – **84**. – P. 165-206.

Woronichin N.N. Grundriss der Algen-Vegetation des Kaukasus // Arch. Hydrobiol. – 1926. – **17**. – S. 183-220.

Получена 04.06.10

Рекомендовал к печати С.П. Вассер

УДК 582.263

Г.М. ПАЛАМАРЬ-МОРДВИНЦЕВА, П.М. ЦАРЕНКО

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

БИОГЕОГРАФИЯ ВОДОРОСЛЕЙ УКРАИНЫ, ЕЕ ОСОБЕННОСТИ, ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

Приведен краткий обзор состояния исследований биогеографии водорослей Украины. Рассмотрены особенности биогеографии морских и пресноводных водорослей региона, отмечены трудности в изучении этого фикологического направления в Украине, а также определены его задачи и перспективы.

Ключевые слова: биогеография, водоросли, Украина.

Введение

Биогеография отражает процесс природного расширения областей распространения видов на протяжении геологического периода времени в истории Земли. **Возникновение** видов (видообразование), природное **расширение** областей их распространения, а также природное **вымирание** видов в процессе геологического времени происходит довольно медленно. Если допустить, что средняя продолжительность жизни вида равна 4 млн лет (Chauvet & Olivier, 1993, цит. по Ribera & Boudouresque, 1995), то при наличии 1,5 млн реально существующих видов (возможно, 5 млн) на Земле вымирает в среднем 1 вид в год. Вмешательство человека в этот процесс сильно изменяет такой ритм. Если допустить, что от 2 до 8 % видов могут исчезнуть в период 1990-2015 гг. (Reid in WCMC, цит. по Ribera & Boudouresque, 1995), то степень природного вымирания вида может повыситься до 11-44 вида в год. Для любого вида характерно природное явление экспансии, которое за геологическое время привело к его современному распространению. Распространение вида происходит в результате его постоянного стремления к заселению новых областей. Этот процесс зависит от эколого-физиологических **требований** видов, окружающих условий **обитания** и **механизмов** преодоления биогеографических барьеров. **Предметом** биогеографии как раз и является рассмотрение перечисленных выше биологических явлений в пространственно географической перспективе. **Биогеография изучает феномен географического распределения и распространения организмов на Земле и устанавливает закономерности этого явления.**

Биогеография играет особо важную роль в изучении процессов, касающихся **сохранения** мира растений, грибов и животных. Угроза исчезновения с лица Земли многих популяций биоты, а также многих видов, родов и даже семейств

требует сохранения необычайно ценного для человечества генетического материала. Нужно уберечь природу от необратимого процесса эрозии зародышевой плазмы. Для этого необходимо иметь достоверные данные о распространении и распределении растений на Земле на той или иной территории.

Во второй половине XX в. – начале XXI в. многие ученые стали больше уделять внимания биогеографии водорослей. В отчетах по биогеографии отдельных групп водорослей обсуждается состояние этого направления в фикологии, показаны пробелы и противоречивость данных, а также освещены перспективы исследований в этом направлении (Biogeography …, 1996; Coesel, 1996; Mann & Droop, 1996; Kristiansen, 1996; Schi, 1996; Vyverman, 1996; Garbary, 2001; Sheath, 2006; Coesel & Krienitz, 2008; и др.).

Расширяется также круг вопросов, касающихся биогеографии видов водорослей. Большой интерес, например, вызывают исследования о распространении некоторых видов водорослей путем **интродукции**. Концепция **интродукции** видов применяется в связи с расширением распространения видов, связанного с прямой или непрямой деятельностью человека (Carlton, 1985). Вопросам интродукции морских макроводорослей посвящена монография исследователей из Испании и Франции (Ribera & Boudouresque, 1995), в которой детально обсуждены факторы и механизмы этого явления.

В последнее время появилось новое направление научной деятельности, связанное с биогеографией. Дж. Евейс и другие сотрудники Гарвардского университета (Avise et al., 2008) предложили новую область научной деятельности, которую назвали **филогеографией.** По их мнению, филогеография представляет собой филогенетический анализ географически связанных генетических данных с целью проверки гипотез относительно причинных соотношений географических явлений, распространения видов и механизмов, управляющих видообразованием. Группа американских ученых поддержала эту идею и высказала общее представление о происхождении понятия «филогеография» (Hickerson et al., 2010). По мнению этих авторов, такой синтез позволит установить причинную связь между географией, климатическими изменениями, экологическими взаимодействиями, эволюцией и составом таксонов в целом.

Украина характеризуется исключительно богатым и разнообразным растительным миром. Благодаря особенностям своего географического положения, которые предопределили разнообразие климатических условий, а также особенностям орографии и геологии, на ее территории произрастают представители суровых тундр и субтропиков, и даже тропиков, широко распространенные виды равнин умеренной зоны и редко встречающиеся высокогорные виды. Всего на ее территории, занимающей площадь 607 км^2, отмечено более 25 тыс. видов растений и грибов (Природа Украинской ССР, 1985).

Изучение богатства и разнообразия водорослей Украины продолжается более 1,5 столетия, ее альгофлора рассматривается как одна из наиболее богатых в Европе. Первые сведения о некоторых видах водорослей появились уже в конце XVIII в. К началу XX в. число обнаруженных видов достигло нескольких сотен. В

большинстве случаев эти исследования носили случайный, несистемный характер. Только в начале XX в. опубликованы фундаментальные критические сводки по зеленым, бурым и красным водорослям Черного моря (Воронихин, 1908, 1909, 1910; Зернов, 1908, 1909). Необходимость всестороннего использования растительных ресурсов способствовала дальнейшим исследованиям экологических, фитоценологических и таксономических направлений в изучении водорослей Черного и Азовского морей. Практические интересы отразились на флористических и морфолого-систематических исследованиях (Прошкина-Лавренко, 1963а, б; Погребняк, 1965; Калугина-Гутник, 1975; Мінічева, 1998; Гусляков, 2002; Мильчакова, 2003; Маслов, 2004; Ткаченко, 2007, 2008; Ковтун, 2008; Рябушко, 2009; и др.). Обобщенные сведения о разнообразии микро- и макрофитобентоса Черного моря или его регионов представлены в отдельных монографических сводках (Black Sea …, 1998; Современное состояние …, 2003; Северо-Западная часть …, 2006).

Флористические исследования водорослей континентальных водоемов Украины начались в конце X1X – начале XX вв. История исследования пресноводных водорослей Украины отражена в монографических изданиях по отдельным группам водорослей. Активные исследования водорослей континентальных водоемов Украины отмечались в 60-70 гг. XX в. и завершились изданием 12-томного (16 книг) издания (Визначник прісноводних водоростей Української РСР, 1938-1993), посвященного основным отделам водорослей. Кроме того, богатство и разнообразие водорослей Украины освещено в ряде несерийных изданий о водорослях (например, Водоросли: Справочник, 1989), у выпусках флоры водорослей Украины (Флора …, 1996-2010) и итоговых сводках по отдельным группам водорослей (Algae of Ukraine …, 2006, 2009). Большое значение для понимания видового разнообразия водорослей Украины имеет также составленный украинскими альгологами чек-лист водорослей Украины (Разнообразие …, 2000; Царенко, Петлеванный, 2001).

Альгофлора Украины (с учетом пресноводных, морских, почвенных и аэрофитных форм водорослей) насчитывает в настоящее время более 5200 видов водорослей, представленных 6300 внутривидовыми таксонами, включая тип вида, которые относятся к 968 родам и 14 отделам. Она охватывает более 42 % видового состава общемировой континентальной флоры водорослей и около 10 % альгофлоры планеты (Царенко, Вассер 2000). Неравномерное изучение отдельных групп водорослей Украины, по-видимому, несколько снижает долю участия альгофлоры Украины в общепланетарном разнообразии водорослей.

Основное место в альгологических исследованиях в Украине занимают региональные **флористические** исследования разных систематических групп водорослей. При этом задействован также ряд других важных направлений (Блюм, 1985; Кондратьева, 1985), среди которых и биогеография водорослей. Однако этому направлению как самостоятельной научной дисциплине в Украине уделялось очень мало внимания.

К сожалению, в большинстве флористических работ украинских альгологов не осуществлялся **географический анализ** региональных флор. Многие важные

аспекты географии водорослей, такие как хорология, флорогенетика, флористическое районирование, совершенно не разрабатываются. Очень мало работ, в которых затрагиваются вопросы исторической географии водорослей, т.е. обсуждаются вопросы, касающиеся места и времени возникновения флор, возможных путей их расселения и древних связей. В морской альгологии фитогеографические исследования в Украине имеют весомые успехи (Прошкина-Лавренко, 1955, 1963а, б; Калугина-Гутник, 1975; Виноградова, 1984; Гусляков, 2002; и др.). Биогеография водорослей континентальных водоемов исследована значительно слабее. Географический анализ флор проведен только для некоторых групп водорослей (*Desmidiales* – Паламарь-Мордвинцева, 1982; *Euglenophyta* – Ветрова, 1986; *Chlorococcales* – Царенко, 1996 и отчасти для *Xanthophyta* – Догадина, 1986).

Целью данной работы является обсуждение и анализ особенностей биогеографии некоторых групп водорослей Украины, а также проблем и перспектив дальнейшего исследования данного направления альгологии.

Особенности биогеографии водорослей Украины

В отличие от географии «высших» наземных растений, география водорослей, особенно пресноводных, изучена недостаточно. Длительное время среди альгологов было распространено мнение о том, что пресноводные водоросли, особенно одноклеточные, принадлежат к космополитам или убиквистам (Wade, 1957). Л. Гайтлер (Geitler, 1932) также утверждал, что большинство видов синезеленых водорослей являются космополитами. Однако вопреки мнению этих авторов, ряд альгологов-флористов обращали внимание на то, что кроме широко распространенных, существует немало видов, приуроченных к определенным географическим районам (Паламарь-Мордвинцева, 1982, 1989). Так, например, Н.П. Масюк (1973), изучавшая географическое распространение видов рода *Dunaliella* Teod., отмечала, что ареалы около 50 % видов этого рода имеют эндемичный характер, многие пресноводные виды являются реликтовыми, а некоторые гипергалобные виды с ограниченными географическими ареалами являются неоэндемиками.

Детальное исследование альгофлоры небольших территорий позволило исследователям наметить основные границы распространения в пределах исследованных ими регионов и установить определенные географические закономерности. О.Н. Виноградова (1994), изучавшая синезеленые водоросли Горного Крыма, установила, что их распространение в этом регионе зависит от типа водоема, а число видов в отдельном из них достигает 72-100. Видовое богатство синезеленых Горного Крыма значительно превосходит этот показатель, указанный для равнинной части Украины. Число космополитов среди обнаруженных видов Горного Крыма составляет всего 37 %, тогда как 63 % имеют ограниченные ареалы, из которых 28 % относятся к бореальному элементу флоры. Л.Н. Бухтиярова (1992), изучая флору диатомовых водорослей водоемов Горного Крыма, наоборот, отметила преобладание космополитных видов, а наличие монтанных видов – подчеркивает ее своеобразие. Возможно, более детальный географический анализ альгофлоры

диатомовых этого региона внесет коррективы в представление о преимущественном их космополитизме. Ряд альгологов-флористов пришли к общему выводу о проявлении широтной зональности в географическом распространении водорослей, приняв при географическом анализе исследованных флор зональный принцип классификации географических элементов (Паламарь-Мордвинцева, 1982; Ветрова, 1986; Догадина, 1986; Царенко, 1996).

География морских водорослей Украины

Хотя биогеография морских водорослей заметно отстает от фитогеографии «высших» растений и зоогеографии, в целом фитогеографические исследования морской фикологии достигли значительных успехов. Уже в самих ранних флористических работах по морским водорослям можно найти элементы географического анализа. Начало серьезному изучению закономерностей географического распространения положил В. Сетчелл (Setchell, 1915, 1920). Обобщив известные на то время данные о флоре различных регионов океана, он выделил наиболее крупные флористические районы (regions) и определил географическое положение границ между ними. Считая основным фактором, определяющим распространение морских водорослей, **температуру** и найдя соответствие между положением флористических границ и изотермами, Сетчелл разделил прибрежную часть океана на 9 зон, ограниченных летними изотермами воды на его поверхности.

Идеи и положения В. Сетчелла оказали большое влияние на флористические исследования и определили дальнейшее развитие морской альгофлористики. Основным и единственно разработанным направлением морской фитогеографии, по мнению К.Л. Виноградовой (1984), стало **зонально-географическое**. Дальнейшее изучение широтной дифференциации флор привело к совершенствованию и изменению системы широтно-зонального районирования всего океана и отдельных его регионов (Tseng, Chang, 1959; Зинова, 1962, 1966, 1969, 1974; Tseng, 1963; Перестенко, 1972, 1974, 1982). Система зон была преобразована в иерархическую систему, что нашло свое отражение в системе А.Д. Зиновой (1962). В прибрежной части океана она выделяет 5 фитогеографических зон с несколькими подзонами в каждой: **арктическую зону, бореальную, тропическую, нотальную, и антарктическую.**

Украина не только континентальное, но и **морское государство**. Ее южные границы омываются водами двух морей – Черного и Азовского. В исследованиях водорослей Черного моря большую изначальную роль сыграли работы Н.Н. Воронихина (1908, 1909). Он опубликовал также (по материалам С.М. Переяславцевой) дополнения к флоре бурых водорослей (1910) и работы, явившиеся результатом обработки водорослей, собранных С. Зерновым у берегов Крыма, Кавказа, Турции, Болгарии и Румынии (1926). Большим событием было открытие С.А. Зерновым (1908, 1909) огромных зарослей филлофоры в северо-западной части Черного моря, названных в его честь «Филлофорным полем Зернова». Существенным дополнением к

познанию разнообразия водорослей фитопланктона Черного моря стали работы Н.В. Морозовой-Водяницкой (1948, 1954), А.И. Иванова (1965) и др.

Большой интерес представляют работы И.И. Погребняка (1965), посвященные изучению донной растительности лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Черного моря, включая район Филлофорного поля Зернова. В этой работе опубликованы данные о 706 таксонах из разных групп водорослей, чем ликвидирован пробел в изучении растительности северо-западного Причерноморья. Детальные исследования макро- и микрофитобентоса Черного моря со всесторонним анализом, вплоть до флористического районирования, проводили А.А. Калугина-Гутник (1975) и Н.Е. Гусляков (2002). Попытка полной инвентаризации и ревизии систематического состава микроводорослей бентоса Черного моря была предпринята Л.И. Рябушко (2009). В этой работе приводится 1007 таксонов (видов, разновидностей и форм), отнесенных к 7 отделам, дан сравнительный эколого-флористический анализ альгофлоры бентоса региональных и локальных районов Черного моря. Исследование фитопланктона диатомовых водорослей Азовского моря было осуществлено А.И. Прошкиной-Лавренко, (1963а, б). Впервые исследован фитонейстон литорали Азовского моря, проведена идентификация видов из пяти систематических отделов водорослей (Лялюк, 2001). Большой интерес вызывают исследования основных биогеографических связей диатомовых водорослей палеобиоценозов Украины и общие тенденции в развитии диатомовой флоры бассейнов северной окрестности Тетиса, Восточного Пратетиса и Черноморского бассейна. В составе диатомовых отразилась кратковременная связь меотического бассейна юга Украины с северной Атлантикой (Ольштинская, 1999).

Географическая зональность распространения отчетливо проявилась у бентосных морских водорослей **Черного моря** при распределении видового разнообразия по широтным зонам (Калугина-Гутник, 1975; Гусляков, 2002).

Черное море вследствие низкой солености воды, полуизолированности от Средиземного моря и своего географического положения (среди суши с континентальным климатом) отличается по гидрологическим условиям и флористическому составу фитобентоса от других морей, лежащих в той же биогеографической зоне. Два фактора – **температура** и **соленость** – в основном определяют таксономический состав и экологический характер черноморской флоры водорослей. Экологические условия прибрежной зоны очень характерные. Здесь наиболее ощущается влияние пресных вод берегового стока, обуславливающее колебание солености воды. Возрастает влияние загрязнения прибрежных вод канализационными стоками и нефтепродуктами, которые сильно изменяют экологические условия отдельных участков моря. По отношению к солености в Черном море А.А. Калугина-Гутник (1975) выделяет четыре типа альгофлоры: **морская, солоноватоводно-морская, солоноватоводная** и **пресноводно-солоноватоводная** (солевыносливость макрофитов определялась по режиму солености воды в местах их обитания). Воды Черного моря для морских водорослей являются средой с пониженной соленостью (16‰), поэтому здесь обитают виды с

широким спектром солевыносливости. Пониженная соленость черноморских вод служит препятствием для проникновения стеногалинных морских видов. Несмотря на это, в Черном море преобладает группа **морских** водорослей (200 видов, 68,5 %). Ядро ее составляют красные (54,5 %) и бурые (29,5 %) водоросли. Зеленые водоросли представлены очень слабо и состоят в основном из видов широко распространенных в Средиземном море (Калугина-Гутник, 1975). На побережье Черного моря ведущая роль принадлежит **морским** видам, и только в его северо-восточной части и в опресненных участках бухт преобладают **солоновато-морские виды**, что составляет 95,2 % (Калугина-Гутник, 1975). Таким образом, альгофлора Черного моря в целом, как и его диатомовая флора в частности (Прошкина-Лавренко, 1963, 1971), – в основном **морская** и широкоэвригалинная в сторону понижения солености воды.

По данным А.А. Калугиной-Гутник (1975), для флоры Черного моря известно 292 вида водорослей-макрофитов (зеленых 84, бурых 74 и красных 134 вида), относящихся к 3 отделам, 5 классам, 28 порядкам, 61 семейству и 148 родам. В результате дальнейших исследований список водорослей-макрофитов пополнился еще 38 видами (Мильчакова, 2002, 2003). При фитогеографическом анализе данной флоры (Калугина-Гутник, 1975) принята система широтного подразделения морей и океанов на зоны, разработанные А.Д. Зиновой (1962). Водоросли-макрофиты Черного моря представлены 10 фитогеографическими группами: 1) арктобореальная группа (18 видов), 2) верхнебореальная (13 видов), 3) среднебореальная (3 вида), 4) нижнебореальная (74 вида), 5) широкобореальная (91 вид), 6) бореально-тропическая (55 видов), 7) субтропическая (12 редких видов), 8) тропическая (2 вида), 9) космополиты (18 видов), 10) эндемики (6 видов). Ведущая роль в исследованной флоре принадлежит трем группам элементов – широкобореальной (31,1 %), нижнебореальной (25,3 %) и бореально-тропической (18,9 %), что в сумме составляет 75,3 %. Следовательно, черноморская флора водорослей-макрофитов имеет **бореальный характер** и по своему составу приближается к флоре Северного побережья Франции и Англии (Зинова, Калугина-Гутник, 1974). В целом флора водорослей Черного моря представляет собой обедненную флору Средиземного моря. В ней обнаружены **вселенцы из пресных** вод и далекие **иммигранты-псевдореликты** из Арктического бассейна (Alexandrov et al., 2008).

Изучение ареалов отдельных видов водорослей за пределами черноморского бассейна показало, что наибольшее число видов, произрастающих в Черном море, распространено вдоль Атлантического побережья Европы (232 вида), причем 51 вид из них отсутствует в Средиземном море.

Для более четкого представления о региональных особенностях флоры бентосных макрофитов А.А. Калугина-Гутник (1975) разделила фитогеографические группы на 2 комплекса – **холодноводный** (арктическо-бореальные, верхне- и широкобореальные виды) и **тепловодный** (нижнебореальные, бореально-тропические, субтропические и тропические виды). Холодноводная флора преобладает у Одесского берега и на Филлофорном поле Зернова. Юго-восточные берега населены тепловодной флорой. Флора берегов Крыма в целом занимает промежуточное положение, но флора Южного берега Крыма является тепловодной. На основании анализа систематического

состава, обилия, сезонной динамики и распределения фитобентоса проведено **районирование** прибрежной части Черного моря. Выделено 14 флористических районов Черного моря (Калугина-Гутник, 1975, стр. 38, табл. 9).

Детальный географический анализ флоры **диатомовых** водорослей **бентоса** Черного моря и смежных акваторий осуществлен Н.Е. Гусляковым (2002). Флористические исследования проведены на побережье Черного моря от устья Дуная до Южного берега Крыма (район Ялты), а также на побережье Севастополя и Одессы, Каркинитского залива у Южного берега Крыма. Изучены также северо-западная часть открытых акваторий Черного моря и Джарылгачский, Одесский, Днестровский, Хаджибейский, Куяльницкий и Тилигульский лиманы. Автор обнаружил 341 вид, 85 родов, 33 семейства, 9 порядков и 2 класса диатомовых бентоса Черного моря и указанных акваторий. Основу диатомовых водорослей бентоса Черного моря составляет класс *Pennatophyceae* (в представлении Н.Е. Гусляковой), включающий 2 порядка – бесшовные (*Araphales)* и шовные (*Rhaphale*s). Последний отличается разнообразием и богатством видов в Черном море (459 видов, 40 родов и 11 родов).

На основании детального хорологического анализа исследованной флоры, применяя методические и методологические подходы ряда исследователей (Зинова, 1962, 1967; Калугина-Гутник, 1975; Виноградова, 1984; и др.), Н.Е. Гусляков впервые выделил 14 зонально-географических элементов: аркто-бореальный, аркто-бореально-тропический, аркто-бореально-нотальный, высокобореальный, низкобореальный, широкобореальный, бореально-тропически-нотальный, бореально-субтропический, бореально-тропический, низкобореально-тропический, бореально-нотальный, тропический, низконотальный и мультизональный. Ведущее положение в данной флоре занимают три географических элемента – широкобореальный (18,9 %), бореально-тропически-нотальный (17,4 %) и бореально-тропический (15 %). Данную флору, как и флору водорослей-макрофитов (Калугина-Гутник, 1975), можно охарактеризовать как бореальную. В настоящее время в Черном море, с одной стороны, четко проявляется тенденция к увеличению количества очень распространенных в обоих полушариях Земли видов диатомовых, а с другой – наблюдаются процессы медитеранизации флоры Черного моря, которая приобретает средиземноморские черты вследствие постоянного проникновения средиземноморских видов.

В генезисе флоры диатомовых Черного моря выявлено шесть комплексов – североатлантический, тропический, субтропический, автохтонный, континентальный и арктический. Наиболее широко распространены в Черном море 3 комплекса: северо-атлантический, субтропический, и тропический. В исторически-филогенетическом отношении, как предполагает Н.Е. Гусляков, современная флора диатомовых водорослей бентоса Черного моря включает позднемеловые, палеогеновые, неогеновые и плейстоценовые комплексы. Преобладают представители неогенового (138 видов) и плейстоценового (122 вида) комплексов. Данные об ископаемых диатомовых водорослях свидетельствуют об ускорении темпов эволюции в плейстоцене вследствие частого (в геологическом смысле) изменения условий существования.

Изменения разнообразия диатомовых водорослей, особенно заметные на рубежах великих этапов плейстоцена, проявились в возникновении огромного количества новых таксонов (видов, разновидностей, морфологических рас). Эти явления, очевидно, характерны и для флоры древнего черноморского бассейна. Таким образом, распределение и распространение диатомовых Черного моря зависит не только от современных факторов среды обитания, но и от исторических факторов, благодаря которым в определенных местах оказались те или иные виды диатомовых.

О водорослях **Азовского моря**, в частности о диатомовых водорослях, не было сведений до 1902 г. (Мережковский, 1902). Первые сведения о фитопланктоне Азовского моря отмечены в работе В.М. Арнольди (1923). Более полные сведения о систематическом составе фитопланктона Азовского моря приведены в работе П.И. Усачева (1926, 1927), обработавшего материалы Азово-Черноморской научно-промысловой экспедиции за 1924 г. Результаты детального исследования фитопланктона диатомовых водорослей Азовского моря в 1951-1956 гг. опубликованы А.И. Прошкиной-Лавренко в монографии «Диатомовые водоросли планктона Азовского моря» (1963). До этих исследований было известно 27 видов диатомовых планктона. За период исследований она обнаружила 86 автохтонных планктонных видов, разновидностей и форм, отнесенных к 23 родам. Особый интерес в этой работе вызывает биогеографический анализ данной флоры. Обобщенные данные о качественном составе водорослей Азовского моря суммированы Г.К. Пицык (1963). Прежде чем перейти к обсуждению биогеографической специфики этой флоры, рассмотрим кратко особенности Азовского моря.

Азовское море **по солености** и другим гидрологическим параметрам является одним из редких явлений природы. По размерам оно значительно меньше других морей и наиболее мелководное (поверхность его равна 37600 км ^{2}, средняя глубина около 10 м). Берега моря, расположенные на лессовой равнине, представляют собой лессовые изгибы, а изрезанность береговой линии обусловлена образованием многочисленных песчаных и ракушняковых кос. Постоянные процессы размыва и аккумуляции берегов существенно влияют на формирование флоры и фауны побережья моря.

Гидрологический режим Азовского моря весьма своеобразный. С одной стороны, в море вливаются пресные воды больших рек (Дон и Кубань), а с другой – воды Черного моря и Сиваша. Воды Азовского моря относятся к солоноватым, их наименьшая соленость равна 1/3 нормальной солености и 2/3 солености Черного моря. В разных частях моря она неодинакова и колеблется от 7‰ до 18‰. Влияние речного стока сильно сказывается на гидрологическом режиме моря, а влияние ветров обусловливает его неустойчивость. Сток пресных вод привносит много растворенных и твердых органических веществ и минеральной взвеси. Вместе с растворенными органическими веществами вносится много органического детрита, являющегося источником питания и накопления биогенных элементов.

Мелководность Азовского моря является одной из важнейших причин необычайного богатства его растительной и животной жизни.

Анализ биогеографических особенностей диатомового планктона Азовского моря показал (Прошкина-Лавренко, 1963), что по общей совокупности видов это море не укладывается в определенную биогеографическую зону, что связано с особенностями его температурного режима. Азовское море расположено в умеренной географической зоне, однако согласно фитогеографическому зональному делению морей на основании летней термики, установленному В. Сетчеллом (Setchell, 1915-1920), это море, расположенное южнее июльской изотермы 20 ^{o}C, попадает в субтропическую зону. Из-за резкого континентального климата степной полосы Украины, в которой расположено море, его нельзя рассматривать как типичный водоем умеренной, а тем более субтропической зоны. Отмеченные особенности Азовского моря (чередование длительного зимнего периода) свидетельствуют о том, что в течение полугода его температурный режим сходен с режимом бореальных морей.

Температурный режим Азовского моря очень резко колеблется от зимы к лету, что обусловливает развитие разных комплексов планктонных организмов. В зависимости от температурного фактора установлены **ранневесенний комплекс** диатомовых планктона (состоит из холодолюбивых видов, распространенных в арктической и бореальной зонах, – *Skeletonema costatum* (Grev.) Cleve и *Chaetoceros holsaticus* F. Schütt, при этом они достигают массового развития, и сопутствующих холодолюбивых видов – *Chaetoceros karianus* Grunow, *Ch. wighamii* Brightw., *Ch. socialis* f. *radians* (F. Schütt) Prosck.-Lavr., *Ch. rigidus* Ostenf., *Thalassiosira decipiens* (Grunow) Gorgul., *Th. excentrica* (Ehrenb.) A. Cleve и др.) и **летне-осенний комплекс**, когда вегетируют тепловодные виды – *Rhizosolenia calcar-avis* M. Schultze, *Chaetoceros lorencianus* Grunow, *Ch. subtilis* f. *knipowitschii* (A. Henkel) Proschk.-Lavr., var. *abnormis* Proschk.-Lavr. и f. s*implex* Proschk.-Lavr., *Ch. curvisetus* Cleve и др. (Прошкина-Лавренко, 1963а).

Азовское море не укладывается в определенную биогеографическую зону, что связано с особенностями его температурного режима. В связи с этим состав диатомовых планктона Азовского моря был классифицирован по температурному и экологическому факторам (Прошкина-Лавренко, 1963) и разделен на шесть групп, в которые не включены аллохтонные виды. Это космополиты (10 видов), холодноводные (7 видов), умеренно-холодноводные (11 видов), умеренно-тепловодные (6 видов), тепловодные (9 видов) и эндемичные, известные в Азовском и Черном морях. Все они относятся к тепловодным видам: 6 видов только в Азовском море, 10 видов – в Азовском и Черном морях.

Диатомовые водоросли планктона Азовского моря в подавляющем большинстве – автохтонные виды. Небольшое их количество относится к аллохтонным видам, которые заносятся речными и черноморскими водами. Пресноводные аллохтонные виды поступают из Дона и Кубани. Они обитают вблизи устья реки. Морские аллохтонные виды, поступающие с черноморскими водами через Керченский пролив, встречаются в Прикерченском районе, некоторые проникают в Таманский залив.

Автохтонные диатомовые азовского планктона различны по своему происхождению. Небольшое их количество туводного происхождения, все они

солоноватоводные и возникли в водах Азовского или Азово-Черноморского бассейна. Подавляющее большинство видов Азовского моря морского происхождения, они тесно связаны с черноморскими диатомовыми. В течение всей геологической истории Азовское и Черное моря были связаны между собой. В начале четвертичного периода Азово-Черноморской бассейн был изолирован от Мирового океана и представлял собой замкнутый, сильно опресненный бассейн, называемый Древнеэвксинским. После Вюрмского оледенения, вследствие прорыва Дарданелл, через Босфор и Черное море начали поступать средиземноморские воды вместе с населяющей их флорой и фауной. По систематическому составу диатомовых водорослей планктон Азовского моря очень сходен с планктоном Черного, хотя немного беднее его. Естественно, поставщиком морских видов для Азовского моря явилось Черное море, которое приняло большую часть морских видов из Средиземного моря (Прошкина-Лавренко, 1963).

Приведенные выше биогеографические исследования морской альгофлоры приведены только для отдельных групп водорослей (бурых, красных, диатомовых и частично зеленых). Дальнейшие исследования морских водорослей в этом направлении (Маслов, 2004; Ковтун, 2008; Ткаченко, 2008; Рябушко, 2009) подтверждают установленные ранее биогеографические закономерности.

География водорослей континентальных водоемов Украины

Поскольку биогеографический анализ альгофлоры континентальных водоемов Украины проведен только для отдельных групп водорослей, ниже мы предлагаем их детальное обсуждение.

А. География десмидиевых водорослей Украины

Десмидиевые водоросли (*Desmidiales*), по сравнинию с другими группами пресноводных одноклеточных водорослей, достаточно хорошо изучены в биогеографическом плане. На видовом уровне идентификация таксонов проводится относительно легко, а экологические требования этих организмов довольно ясны и могут использоваться для раскрытия особенностей их географического распространения. Еще Г. Вест (West, 1909) указывал на своеобразие десмидиевых. Он утверждал, что по коллекции материалов десмидиевых можно узнать, в каком географическом регионе они собраны. Возможно, это объясняется значительным количеством видов с характерными морфологическими признаками (виды-маркеры), позволяющими осуществить правильную идентификацию таксонов. В. Кригер (Krieger, 1932, 1933) сделал попытку географического деления суши земного шара на флористические регионы по совокупностям десмидиевых водорослей и их эндемичных видов. Он выделил 10 флористических регионов десмидиевых: 1) Умеренная Евразия; 2) Циркумполярный регион; 3) Восточная Азия; 4) Индо-Малазия/Северная Австралия; 5) Новая Зеландия/Южная Австралия; 6) Южная Африка; 7) Экваториальная Африка; 8) Северная Америка; 9) Тропическая часть

(северной) Америки; 10) Экстратропическая Южная Америка. В. Кригер считал, что в будущем эта классификация должна быть усовершенствована. По мнению Г. Прескотта (Prescott, 1948), «картина все еще остается туманной, границы не очерчены, а литература такая громоздкая, что суммированный анализ ее представляется очень трудным». П. Коуезель (Coesel, 1996; Coesel, Krienitz, 2008) провел анализ кригеровских флористических регионов и пришел к заключению, что большинство из них (8 из 10) довольно хорошо обоснованы, тогда как Умеренная Евразия характеризуется отрицательно, а т.н. аркто-альпийский регион может быть неожиданно отмечен на всех континентах. Этот тип распространения, по-видимому, определяется скорее микроклиматическими, чем макроклиматическими условиями.

Изучение десмидиевых водорослей на территории Украины, начатое в конце 60-х годов X1X в., достигло значительных успехов к середине XX в. («История изучения десмидиевых водорослей УССР», Паламарь-Мордвинцева, 1982, с. 5-12). В настоящее время в Украине известно 592 вида (970 ввт.) десмидиевых водорослей, принадлежащих к 3 семействам и 25 родам. По сравнению с другими группами одноклеточных пресноводных водорослей, десмидиевые занимают ведущее место во флоре водорослей Украины (Паламарь-Мордвинцева, 1982; Царенко и др., 1998; Царенко, Вассер, 2000; и др.).

В основу географического анализа флоры десмидиевых Украины положен зональный принцип классификации географических элементов. Он получил солидное обоснование и использован в ряде отечественных и зарубежных работ, особенно в 50-е годы XX в. (Окснер, 1940, 1968). Классификационная схема географических элементов, близкая к опубликованным в работах А.Н. Окснера (1956, 1968) и М.Ф. Макаревич (1963), была принята Г.М. Паламарь-Мордвинцевой (1982) при географическом анализе флоры десмидиевых водорослей Украины. Основной классификационной единицей принят географический элемент, который по характеру зонального размещения видов разделяется на типы ареалов.

Численный состав и структура ведущих родов десмидиевых являются показателями определенных ботанико-географических закономерностей их распространения на территории Украины. Исследования систематической структуры флоры десмидиевых Украины показали преобладание рода *Cosmarium* Corda ex Ralfs в сложении данной флоры. Значительное место занимают роды *Staurastrum* Meyen ex Ralfs, *Closterium* Nitzsch ex Ralfs. На их долю приходится 73,8 % всего видового состава исследованной флоры. Таким образом, флора десмидиевых Украины характеризуется определенной «однобокостью» развития, что проявляется в господстве ограниченного систематического состава родов данной флоры. Очевидно, это свидетельствует о значительных преобразованиях указанной флоры в недавнем геологическом прошлом (наступление и отступление оледенения) и об относительной молодости флоры водорослей Украины (Паламарь-Мордвинцева, 1982).

Сравнение систематической структуры флор десмидиевых разных частей Украины показало, что эти соотношения проявляют определенные черты сходства и резкого отличия. В целом во флорах природно-климатических зон равнинной части Украины наблюдаются сходные соотношения. Первые три места в родовом спектре

каждой флоры занимают роды *Cosmarium*, *Staurastrum*, *Closterium* (Паламарь-Мордвинцева, 1982, табл. 28, с. 40). Общая их доля в составе флор колеблется от 59 до 68 %. Следует отметить сходные соотношения других родов, что свидетельствует о единстве систематической структуры этих флор и наличии общих региональных факторов, обусловливающих особенности систематической структуры флор десмидиевых равнинных частей Украины. В то же время прослеживаются некоторые различия между этими соотношениями, которые подчиняются определенным географическим закономерностям. Прежде всего, наблюдается некоторое возрастание роли господствующих родов в сложении флор десмидиевых в направлении с севера на юг: Украинское Полесье – 59 %, Лесостепь – 61 %, Степь – 68 %. Постепенно, с севера на юг уменьшается общая доля родов *Euastrum* Ehrenb. ex Ralfs, *Staurodesmus* Teiling, *Cosmoastrum* Pal.-Mordv., *Raphidiastrum* Pal.-Mordv., *Spondylosium* (Brèb.) Kütz. и увеличивается доля родов *Micrasterias* C. Agardh, *Penium* Brèb. (там же, табл. 28). Указанные закономерности, очевидно, определяются более общими зональными климатическими факторами.

Для выявления ботанико-географических закономерностей в распространении пресноводных водорослей в пределах Украины в целом, и десмидиевых в частности, а также для сравнения, приняты (в качестве рабочего) элементы физико-географического (Маринич, 1968) и ботанико-географического (Зеров, 1964) районирования. Особенности распространения десмидиевых Украины проявились в определенных различиях количественных и качественных показателей флоры в разных регионах Украины.

В Украинских Карпатах (УК) обнаружено 288 видов (370 ввт.), которые относятся к 3 семействам и 20 родам. Ведущее место здесь принадлежит родам *Cosmarium* (31,3 %) и *Closterium* (17 %). Значительна также доля родов *Euastrum* (9 %), *Staurastrum* (8,7 %), *Cosmoastrum* (5,9 %). *Staurodesmus* (5,9 %). Перечисленные роды составляют основу флористического богатства данного региона (77,8 %). Следует отметить очень низкий удельный уровень родов *Docidium* Brèb. ex Ralfs, *Xanthidium* Ehrenb. ex Ralfs, *Bambusina* Kütz., *Teilingia* Bourr. и полное отсутствие родов *Sphaerozosma* Corda ex Ralfs, *Pachyphorium* Pal.-Mordv., *Cosmocladium* Brèb.

Разные экологические условия, а также геоморфологические и географические особенности сравниваемых районов обусловливают различие в качественном составе видов десмидиевых. Каждый район отличается своеобразным флористическим комплексом видов (Паламарь-Мордвинцева, 1978а, б, 1982).

Украинское Полесье разделяется на три ботанико-географических района – Западное, Правобережное и Левобережное Полесье. Флора десмидиевых каждого из них отличается количеством и качественным составом видов. Наибольшее число видов обнаружено в Левобережном Полесье (354 вида), немного меньше – в Западном (271 вид) и значительно меньше в Правобережном Полесье (162 вида). Сравнительный анализ видового состава флоры десмидиевых этих районов показал, что для каждого из них можно выделить своеобразный комплекс видов (Паламарь-Мордвинцева, 1982, с. 28-32).

Лесостепная зона Украины разделена на шесть ботанико-географичеких районов. Для Украинской Лесостепи известно 430 видов (590 ввт.) десмидиевых, которые относятся к 3 семействам и 23 родам. Распределение этих водорослей по

ботанико-географическим районам очень неравномерное. Наиболь шее количество видов обнаружено в Левобережной Лесостепи (271) и Расточско-Опольских Лесах (258), наименьшее – в Правобережной и Донецкой Лесостепи (57 и 19 видов соответственно). Каждый район характеризуется своеобразной родовой структурой (Паламарь-Мордвинцева, 1984, табл. 21, с. 35) и своеобразным комплексом видов (там же, с. 33, 34).

Степная зона Украины также разделена на шесть ботанико-географических районов. Здесь обнаружено 220 видов (237 ввт.) десмидиевых, принадлежащих трем семействам и 18 родам. Флора десмидиевых этой зоны значительно беднее предыдущего региона из-за неблагоприятных для десмидиевых водорослей природных условий.

Территория Крымского п-ва, кроме Крымской Степи, разделяется еще на Крымскую Лесостепь, Горный Крым и Южный Крым. В общем для указанной части Крыма известно 53 вида (72 ввт.) десмидиевых. Они относятся к 2 семействам и 6 родам. Более половины обнаруженных здесь видов принадлежит роду *Cosmarium* (52,8 %), что свидетельствует о четкой односторонности развития десмидиевых. Распределение десмидиевых по 3 ботанико-географическим районам крайне неравномерное. Большинство видов (43) отмечено в Горном Крыму, 9 видов – в Крымской Лесостепи и только 5 видов – в Южном Крыму. В общем, флора десмидиевых Крымского п-ва характеризуется самым бедным семейственным, родовым и видовым составом, что объясняется крайне неблагоприятными условиями обитания десмидиевых в этой части Украины. Сухость климата и широкое распространение известняков (Кострицкий, 1968) обусловливают бедность десмидиевых водорослей данной территории.

Анализ флоры десмидиевых рассмотренных ботанико-географических районов Украины показывает значительную дифференциацию видового состава, а также количества и распределения видов между отдельными родами. Очаги видового разнообразия и флористически богатые районы размещены на территории Украины очень неравномерно. Наблюдается тенденция к уменьшению числа видов десмидиевых **с севера на юг (зональность в распределении**), а при сравнении родовой структуры флор отдельных районов проявляется действие ***интразональных (региональных) факторов*** окружающей среды (различие в геохимии ландшафтов, рельефов, геологии, геоморфологии тектонических процессов и т.д.).

При анализе флоры десмидиевых Украины выявлено всего 19 эндемичных видов, что составляет 3,2 % общего числа обнаруженных в Украине видов (Паламарь-Мордвинцева, 1982). Сравнительно невысокий процент эндемичных видов десмидиевых на территории Украины подтверждает сделанный ранее вывод об относительной молодости данной флоры, сформировавшейся, очевидно, в послеледниковый период в результате проникновения на ее территорию элементов географически смежных флор, особенно в равнинную часть.

При **географическом анализе** флоры десмидиевых Украины в качестве классификационной единицы принят географический элемент, который по характеру зонального размещения видов разделяется на типы ареалов. Для общей

характеристики распространения таксонов в мировом масштабе использованы несколько усложненные обозначения типов ареалов путем комбинирования названий, позволяющих дать общее представление о характере распространения определенных видов (Паламарь-Мордвинцева, 1982, с. 44-49). Для флоры десмидиевых Украины установлено 28 типов ареалов и 8 географических элементов: аркто-альпийский, монтанный, бореальный, бореально-монтанный, бореально-арктический, неморальный, понтический, мультирегиоальный. Основную роль в сложении флоры десмидиевых Украины играют мультирегиональный (128 видов), неморальный (114 видов) и бореальный (138 видов) элементы флоры. Бореальный элемент флоры наиболее полно представлен в Украинском Полесье и Лесостепной зонах Украины. Значительную роль он играет также в Украинских Карпатах. Учитывая бореально-монтанный (60 видов) и бореально-арктический (25), а также неморальный (114) элементы флоры, флору десмидиевых можно характеризовать как **бореально-неморальную**.

Полученные данные о флоре десмидиевых водорослей Украины (систематические, флористические, географические) могут быть использованы для воссоздания картины исторических изменений, предшествующих ее современному состоянию. Географические элементы данной флоры, по-видимому, имеют общие пути и время проникновения на территорию Украины. Повторяемость ледниковых и межледниковых эпох должна была разделить обмен видами горных и равнинных частей между собой и со смежными территориями на ряд этапов, во время которых происходили миграции десмидиевых. Высокий процент бореальных, а также наличие бореально-арктических элементов, свидетельствуют о большом влиянии на сложение флоры десмидиевых смежных с нею севернее прилегающих территорий, флористические комплексы которых в фазу наступления оледенения были приведены в соприкосновение с таковыми территории Украины. Например, находки в лесостепной части Украины (окрестности г. Харькова) бореального вида *Triploceras gracilis* Bailey, который сейчас распространен преимущественно в северных районах России и Европы, позволяют предположить, что этот вид проник в Украину во время наступления оледенения и сохранился на ее территории в качестве ледникового реликта. То же самое происходило и с высокогорными видами, обитающими в Украинских Карпатах. В фазу отступления ледников ряд видов, присущих горной части УК, мигрировали и сохранились в олиготрофных болотах Украинского Полесья и Лесостепи. Поэтому в равнинных частях Украины обнаружены аркто-альпийские (*Cylindriastrum capitulum* (Brèb.) Pal.-Mordv., *C. pileolatum* (Brèb.) Pal.-Mordv.) и др.) и монтанные элементы. Логично допусить, что эти виды сохранились на равнинных просторах в качестве ледниковых реликтов. Следовательно, можно предположить, что современная флора десмидиевых Украины сложилась в результате комбинирования различных миграционных элементов, проникших главным образом из близлежащих северных регионов нашей страны, т.е. она имеет в основном аллохтонное происхождение. Об этом также свидетельствует невысокий процент эндемичных видов.

Б. География эвгленофитовых водорослей (*Euglenophyta*)

Эвгленофитовые водоросли, как и многие другие одноклеточные растительные организмы, широко распространены на всех континентах (кроме Антарктиды) и во всех флористических царствах и областях Земли.

По мнению З.И. Ветровой (1982, 1986), в Украине закончена инвентаризация видового состава эвгленофитовых водорослей (не только окрашенных, но и бесцветных форм) на всей ее территории, что позволило установить закономерности их распределения и распространения. Во флоре Украины (Ветрова, 1982, 1986) насчитывается 383 вида (557 ввт. такс.) эвгленофитовых водорослей, относящихся к 28 родам. Наиболее распространены виды родов *Trachelomonas* Ehrenb., *Strombononas* Deflandre, *Euglena* Ehrenb., *Phacus* Dujard., *Lepocinclis* Perty, *Astasia* Ehrenb. emend. Dujard., *Distigma* Ehrenb., *Heteronema* Dujard. emend. F. Stein, *Peranema* Dujard., *Rhabdomonas* Fresen., *Petalomonas* F. Stein и др. При благоприятных условиях некоторые из них развиваются в массовых количествах, образуя различного цвета пленки на поверхности воды. Значительное число окрашенных видов отличается широкой амплитудой приспособляемости к условиям окружающей среды, чем и объясняется повсеместное распространение их на территории Украины. Бесцветные виды эвгленофитов встречаются редко, но довольно интенсивно развиваются в неглубоких, хорошо прогреваемых водоемах (эфемерные водоемы, пруды, обводненные участки болот, малые реки). Значительно реже они встречаются в прибрежной зоне больших рек, лиманов, водохранилищ (Ветрова, 1980, 1982). Широко распространены в Украине немногие бесцветные виды эвгленофитов (около 16 видов), большинство из них характеризуется прерывистой встречаемостью с явно выраженными дизъюнкциями в ареалах (Ветрова, 1980).

Сравнительный анализ систематической структуры флоры эвгленофитовых водорослей Украинского Полесья, Лесостепи, Степи, Украинских Карпат и Крыма показал, что для них характерен состав ведущих родов, а также доминирующим положением по числу видов трех родов: *Trachelomonas*, *Euglena* и *Phacus*. Исследования эвгленофитовых равнинной части Украины показали определенную зональную дифференциацию в распределении видов, а также заметную концентрацию этих видов в отдельных регионах. Особенно выделяется разнообразием видов Украинское Полесье. Здесь обнаружено 285 видов, 43 из которых определяют специфику флоры этого региона, 13 из них – условные эндемы. На территории Полесья обнаружено значительное число дизъюнктивных видов, фрагменты ареалов которых имеют четыре типа разрывов – Полесье–Лесостепь, Полесье–Степь, Полесье–Украинские Карпаты, Полесье–Крым. З.И. Ветрова (1986) высказала предположение об автохтонном происхождении данной флоры. В Лесостепной зоне зарегистрировано 268 видов. Распространение значительного их количества ограничено северными, северо-восточными и северо-западными районами Украины. Специфику этой флоры определяют 40 видов, из них 27 – условные эндемы. Как и на Полесье, здесь встречается значительное количество видов с дизъюнктивными

ареалами – Лесостепь–Полесье, Лесостепь–Карпаты, Лесостепь–Крым. Преимущественное число таких видов и условных эндемов сосредоточено в восточной части Лесостепи.

Менее разнообразна и богата эвгленофитовыми водорослями степная зона. Здесь обнаружено 200 видов, из которых 16 – условные эндемы, а 28 – с дизъюнктивным ареалом. Последние обнаружены в противоположных концах – на севере и юге. Очевидно, ряд этих видов был более широко распространен по всей территории Степи, но в результате изменения физико-химического режима водоемов развитие их резко сократилось, что обусловило полное исчезновение многих из них на довольно значительной территории (Ветрова, 1982, 1986).

Во флоре Крыма обнаружено 129 видов эвгленофитов, из которых 16 видов специфичны для данного региона, 10 – условные эндемы. Часть дизъюнктивных видов обнаруживает связь с северными и западными районами Лесостепной зоны, часть – с Украинскими Карпатами и Украинским Полесьем. Преимущественное количество видов выявлено в степных и лесостепных районах Крыма. Во флоре Украинских Карпат обнаружено 132 вида, из них 5 видов – специфичны для данного региона. Дизъюнктивным распространением характеризуются 29 видов.

В равнинной части Украины наблюдается постепенное обеднение видового состава эвгленофитов в направлении с севера на юг, что объясняется увеличением степени минерализации природных вод (Коненко, 1971; Ветрова, 1982, 1986). В горных районах Крыма и Украинских Карпат отмечено заметное уменьшение числа видов эвгленофитов с увеличением высоты расположения водоемов над уровнем моря (Ветрова, 1982, 1986), что объясняется неблагоприятными условиями для эвгленофитов (низкая температура воды, незначительная аккумуляция органических веществ и биогенных элементов).

Закономерности распространения эвгленофитов в Украине определяются, прежде всего, их экологическими особенностями. К числу факторов, лимитирующих распространение этих водорослей в водоемах Украины, относятся минерализация воды, содержание органических веществ и биогенных элементов, температура и световой режим. В общем, в распространении эвгленофитов Украины наблюдается **широтная зональность и вертикальная поясность.**

В. География коккоидных зеленых (“хлорококковых”) водорослей

Коккоидные зеленые водоросли образуют искусственную группу *Chlorococcales* s.l., виды которой в настоящее время распределены среди нескольких классов: *Chlorophyceae*, *Trebouxiophyceae* и *Charophyceae* (Krienitz et al., 2003; Levis, McCourt, 2004; Царенко, 2005).

Изучение разнообразия и распространения этих водорослей затруднено из-за высокой степени морфологической униформы клеток («зеленые шарики»), с одной стороны, и чрезвычайной фенотипической вариабельности структуры колониальных форм и оснащения оболочки их клеток (щетинки, зубчики, шипы, орнаментация, инкрустация) – с другой.

Большое значение для отражения реального разнообразия и понимания закономерностей географического распространения этих водорослей в Украине имела принятая морфолого-географическая концепция вида (Царенко, 1996; Паламарь-Мордвинцева, Царенко, 2007), а также молекулярно-филогенетические исследования некоторых спорных видов коккоидных зеленых водорослей (Tsarenko et al., 2005).

В водоемах Украины, благодаря значительному разнообразию эколо-гических условий ее территории, обнаружено 1/3 или почти 54 % видов Голарктики порядка *Chlorococcales* s.l. В Украине в настоящее время выявлено 368 видов (420 ввт. такс.) коккоидных зеленых водорослей (Царенко, 1996). Для Украины, как и для всей Голарктики, характерно наибольшее родовое и видовое разнообразие семейств *Scenedesmaceae* и *Oocystaceae*. Они играют ведущую роль во флорах обоих полушарий, объединяя самые многочисленные по видовому спектру роды (*Desmodesmus* (Chodat) An et al., *Oocystis* A. Braun и др.). Этот факт свидетельствует о значительном преобразовании данной флоры в недалеком геологичес ком прошлом (наступление и отступление оледенения) и относительной молодости флоры хлорококковых водорослей Украины. С учетом данных палеонтологии о хлоро-кокковых водорослях, можно предположить автохтонно-аллохтонный тип форми-рования флоры коккоидных зеленых Украины с сохранением незначительного комплекса видов третичной альгофлоры (Царенко, 1996).

Анализ данных о географическом распространении коккоидных зеленых водорослей Украины позволил установить комплексы, свойственные бореальной, неморальной, аридной, субтропической и тропической растительно-климатическим зонам (Царенко, 1996). Ареалогический анализ флоры этой группы водорослей позволил установить 9 типов ареалов. Распределение видов по типам ареалов характеризуется некоторыми особенностями (Царенко , 1996). Около половины видов данной флоры (48,7 %) характеризуется мультизональным типом ареала. В то же время, 49,6 % видов относятся к эвриголарктическому типу ареала. Однако четверть видов данной флоры (25,5 %) имеет строго ограниченное распространение на территории Украины и встречается лишь в водоемах Европы. В настоящее время во флоре коккоидных зеленых Украины установлено 8 географических элементов – эвриголарктический (14,9 %), бореальный (3,8 %), неморальный (25,8 %), панно нский (2,2 %), монтанный (0,3 %), ксеромеридиальный (0,8 %), нотобореальный (5,2 %) и мультизональный (32,3 %) (Царенко, 1996). Таким образом, основу фитогеогра-фического спектра флоры коккоидных зеленых водорослей Украины составляют мультизональный, неморальный и эвриголарктичес кий элементы флоры (73,5 %). По-видимому, проникновению бореальных видов на территорию Украины препятствовали как экологические (в т.ч. климатические), так и исторические и орографические факторы при формировании стока рек бореальной зоны на северо-восток европейского континента (Царенко, 1996).

Широкое географическое распространение коккоидных зеленых водорослей на Земле косвенно свидетельствует о древности этой группы (Царенко, 1995, 1996). Разнообразие ископаемых форм, например рода *Pediastrum* Meyen, из дотретичных и раннетретичных отложений (юрских, меловых и эоценовых) Индо-Австралийского региона, а именно районов современной Индии, Индонезии и Австралии (Singh,

Khama, 1978; Sarcar, Singh, 1988), свидетельствуют о существовании мезозойско-третичной флоры коккоидных зеленых водорослей пост-Гондваны. Возможно, центром формирования данной флоры была умеренная (на то время) зона южного полушария, а после ослабления его оледенения появились возможности расселения видов рода *Pediastrum* в умеренные зоны Евразии и Америки. Это подтверждают находки ископаемых видов этого рода из отложений (мел–эоцен) на территории Пакистана, Турции, США. К концу эоцена завершилось формирование европейской и восточно-азиатской пресноводной фауны (Старобогатов, 1986). Очевидно, что аналогичный процесс происходил и в отношении флоры коккоидных зеленых водорослей. Существование третичной флоры «хлорококковых» водорослей подтверждено палеонтологическими данными. Дальнейшие изменения тектонических, гидрологических и физико-географических условий способствовали трансформации флоры, а также формировали зональные и азональные ее особенности в четвертичном периоде. В периоды наступления и отступления оледенения, когда происходили смены холодного и сухого климата на теплый и влажный (особенно в голоцене), происходило образование различного типа водоемов, особенно озер (Оксиюк, 1957; Артюшенко, 1970; Квасов, 1986).

Изменения климата, уровня озер, химического состава воды на всей территории Евразии отражалось на изменениях разнообразия водорослей и соотношениях отдельных их групп. При потеплении происходило активное развитие коккоидных зеленых даже в северных регионах Европейского континента, в частности в Скандинавии (Osvald, 1922) или в северных и центральных частях России (Успенская, 1986). Эти водоросли составляли основную массу остатков водорослей в атлантическое время, в которых отмечены *Pediasrum duplex* Meyen, *P. tetras* (Ehrenb.) Ralfs, *P. kawraiskyi* Schmidle, *P. boryanum* (Turpin) Menegh. и др., предпочитающие чистые олиго-мезосапробные воды, а в субатлантическое время основную массу остатков составляли виды рода *Scenedesmus* Meyen, характерные для мезо-эвтрофных водоемов (Успенская, 1981). Анализ палеоботанических и палеогеографических материалов позволяет предположить, что возраст флоры коккоидных зеленых водорослей Украины соизмерим с возрастом (неоген) «полтавско-тургайской» умеренно теплолюбивой или всей древне-средиземноморской флоры «высших растений (Царенко, 1996).

Анализ биогеографических особенностей трех указанных выше таксономических групп водорослей флоры Украины показал, что в их распространении наблюдаются черты определенного и сходства и отличия. Сходные черты проявляются в общей зависимости распространения от климатических факторов, т.е. в широтно-зональных закономерностях распространения. Однако проявляются также индивидуальные особенности, зависящие от факторов окружающей среды, истории формирования и эколого-физиологических требований каждой таксономической группы этих организмов.

Некоторые вопросы биогеографии водорослей

При изучении географии водорослей перед фикологами возникает ряд проблем. Прежде всего, водоросли представляют собой искусственную группу растений, которые относятся к **разным отделам**, кардинально отличающимся между собой морфологией, экологией, историей развития и происхождением. Разумеется, география этих отделов может существенно отличаться. Изучение распространения видов разных групп водорослей, по-видимому, следует проводить по определенному плану. Возникает проблема выбора методов исследования (классические и/или молекулярные).

Кроме систематического разнообразия водоросли отличаются огромной **физиологической пластичностью и приспособляемостью** к разным экологическим условиям (Голлербах, 1977), что должно учитываться при решении географических закономерностей их расселения. Одним из важнейших факторов распределения водорослей является общая **соленость** воды. Рассматривают **географию морских и географию пресноводных водорослей,** которые существенно отличаются не только методами и подходами в исследованиях, но и заключительными выводами о закономерностях распространения этих организмов. Следует также различать географию **почвенных** водорослей, которая в настоящее время мало изучена.

Методы сравнения географии флор водорослей разных регионов могут рассматриваться с разных точек зрения. Распространение может рассматриваться как результат исторических факторов или современного расселения. Большое значение при этом могут иметь молекулярные методы. Следует ожидать, что нуклеотидные последовательности генов будут все чаще использоваться и станут стандартным инструментом в решении вопросов географии водорослей.

Решающее значение при обсуждении распространения патерна видов водорослей имеет **принятая концепция вида**. Важно также учитывать систематическую **стабильность таксонов.** Необходимо принять во внимание также, что даже при постоянных морфологических признаках вида в разных географических районах геномы этих совокупностей могут отличаться. В этом случае способность адаптации вида к факторам окружающей среды обитания по всему ареалу будет разная, что должно отразиться на особенностях его географического распространения.

Морфологическая концепция вида у многих групп водорослей часто оказывается очень широкой, и тогда слишком укрупненная классификация может скрывать видовое разнообразие, что отразится на результатах географии таких групп. У диатомовых водорослей (*Bacillariophyta)* очень узкая концепция вида (Mann, Droop, 1996), по-видимому, просто необходима. Основанная на мелких, часто ультраструктурных признаках, она позволяет демонстрировать разнообразие распространения видов и установления возможного эндемизма. Однако очень узкая концепция вида может привести к значительному увеличению числа видов (у диатомовых их число может достигать $2x10^5$ видов).

Серьезной проблемой является также **корректная идентификация** видов. В большей части планеты, включая тропики и южное полушарие, большинство видов определялось с помощью европейских или северо-американских определителей. Возможно, многочисленные определения были ошибочными, вследствие чего многие новые виды не были узнаны как таковые. В таких случаях ареалы многих видов не отражают их реального положения. В любом биогеографическом научном исследовании **проблема расселения** (рассеивания) представляет важнейший элемент изучения. Процесс расселения водорослей мало изучен. Расселение вида является довольно редким событием в природе т.к. требует особого сочетания благоприятных обстоятельств согласно физиологическим особенностям того или иного вида. Для выяснения этого вопроса, очевидно, необходимо провести ряд последовательных экспериментов с видами-маркерами, особенно при расселении их на большие расстояния. Распространение водорослей зависит также от **механизмов** расселения определенных видов. Исследования в этом направлении показали, что разные агенты расселения, начиная от потоков воды и ветра и заканчивая разными организмами (птицы, насекомые, животные), играют важную роль в распространении видов водорослей (Kristiansen, 1996). Исследования миграционных маршрутов водоплавающих птиц являются важным звеном для понимания распространения некоторых водорослей. Роль человека также значительна в этом отношении. Однако для огромного большинства водорослей механизмы расселения остаются неизвестными.

Одним из **трудных** вопросов исторического становления флоры водорослей является **отсутствие ископаемых остатков.** В этом случае большое значение могут иметь молекулярные исследования нуклеотидных последовательностей ДНК, с помощью которых можно будет оценить определенные события в истории формирования разных флористических комплексов.

Заключение

В Украине биогеографии водорослей как самостоятельной научной дисциплине уделялось очень мало внимания. В большинстве флористических работ украинских фикологов географический анализ региональных флор не осуществлялся. Многие важные аспекты географии водорослей, такие как хорология, флорогенез, флористическое районирование, совершенно не рассматривались. Очень мало работ, где обсуждались вопросы исторической географии водорослей или проводилось обсуждение вопросов, касающихся места и времени возникновения флор, возможных путей расселения видов и древних флористических связей. Однако фитогеографические исследования **морских водорослей** Украины некоторых систематических групп достигли значительных успехов. Благодаря разработанному фитогеографическому (зональному) районированию прибрежной полосы Мирового океана фитогеографический анализ водорослей морей является **обязательным элементом анализа** любой флоры.

Биогеография водорослей континентальных водоемов Украины исследована значительно слабее. Это объясняется не только отсутствием альгофлористического

районирования и недостаточной флористической изученностью отдельных частей Украины, но и отсутствием географического анализа изучаемых флор. По нашему глубокому убеждению, географический анализ должен стать обязательным элементом анализа любого флористического исследования водорослей в Украине. Особенностями географического распросранения указанных групп водорослей Украины (морских и континентальных) являются проявление широтной зональности, а также вертикальной поясности. Виды десмидиевых, эвгленофитовых и коккоидных зеленых водорослей флоры Украины проявляют изменения качественного и количественного состава по направлению с севера на юг, что обьясняется природными геоморфологическими особенностями территории Украины. В то же время на распределение исследованных групп водорослей оказывают влияние интразональные факторы окружающей среды, что отражается на качественном составе видов и формировании определенных сообществ видов разных систематических групп.

Поскольку биогеография у разных групп водорослей может существенно различаться, необходима разработка общих методов исследования, включая классические и молекулярно-биологические. Молекулярные методы исследования географии водорослей должны стать стандартным инструментом в решении вопросов биогеографии.

Большое значение при исследовании распространения видов водорослей имеет принятая концепция вида, т.к. при разных подходах к концепции вида заключения о его географических закономерностях могут быть неоднозначными. Отсутствие ископаемых остатков у многих групп водорослей создает проблемы при обсуждении развития и происхождения флористических комплексов и их распространения. В этих случаях большое значение имеют молекулярные исследования нуклеотидных последовательностей ДНК для оценки событий в истории биогеографических процессов.

Основными задачами украинских фикологов в развитии исследований географического распространения водорослей является монографическое изучение отдельных групп водорослей на недостаточно изученных территориях Украины, что позволит на основании синтеза и сопоставления полученных данных воссоздать общую картину распространения патерна водорослей Украины, а также осуществить альгофлористическое районирование ее территории.

В дальнейших исследованиях по биогеографии водорослей, по-видимому, необходимо проводить не только детальное исследование существующего распространения видов на определенных территориях, но и учитывать влияние современных климатических изменений на их распространение. Следует учитывать также изменения в распространении водорослей в связи с предполагаемым изменениям климата Земли. Такая информация может быть очень важной для определения территорий будущих обьектов природно-заповедного фонда, т.к. при формирования большинства современных заповедников не были учтены эколого-биологические требования пресноводных организмов.

G.M. Palamar-Mordvintseva, P.M. Tsarenko

N.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine,
2, Tereschenkovskaya St., 01001 Kiev, Ukraine

BIOGEOGRAPHY OF ALGAE OF UKRAINE, ITS FEATURES, PROBLEMS AND PROSPECTS

The article provides a brief overview of the state of the biogeography of algae of Ukraine. The features of the biogeography of marine and freshwater algae in the region, no ted the difficulties of this phycologycal trends in Ukraine, and identified its problems and prospects .

K e y w o r d s: biogeography, algae, Ukraine.

Арнольди В.М. О фитопланктоне Азовського моря: Доклад // Рыбно е хозяйство. – М., 1923. – Кн. III. – С. 174-175.

Артюшенко А.Т. Растительность лесостепи и степи Украины в четвертичном периоде (по данным споро - пыльцевого анализа). – Киев: Наук. думка, 1970. – 174 с.

Блюм О.Б. Альгологічні дослідження в Інституті ботаніки ім. М.Г. Холодного АН УРСР за 50 років (основні досягнення та перспективи розвитку) // Укр. бот. журн. – 1985. – **12**, № 6. – С. 4-14.

Бухтиярова Л.Н. Диатомовые водоросли Горного Крыма: Автореф. дис. … канд. биол. наук. – Киев, 1992. – 18 с.

Бухтіярова Л.М., Вассер С.П. Діатомові водорості (*Bacillariophyta*) континентальних водойм України. Конспект флори. – К.: Ін-т ботаніки НАНУ, 1999. – 81 с.

Ветрова З.И. Бесцветные эвгленовые водоросли Украины. – Киев: Наук. думка, 1980. – 183 с.

Ветрова З.И. Об изменении флоры эвгленовых водорослей Крыма за посл едние 15 лет // Бот. журн. – 1982. – **67**, № 1. – С. 88-94.

Ветрова З.И. Эвгленофитовые (*Euglenophyta*) Украинской ССР. Видовой состав, распространение, систематика, филогенетические связи и основные пути эволюции: Дис. … д окт. биол. наук в форме науч. докл. – Киев, 1986. – 50 с.

Визначник прісноводних водоростей Української РСР. – К.: Вид-во АН УРСР, 1938-1993. – Вип. I-XII.

Виноградова К.Л. К истории формирования морской флоры *Chlorophyta* (Комаровские чтения, XXXIV). – Л.: Наука, 1984. – 66 с.

Виноградова О.Н. Синезеленые водоросли Горного Крыма: Автореф. дис. … канд. биол. наук. – Киев, 1994. – 25 с.

Водоросли: Справочник / Под общей ред. *С.П. Вассера.* – Киев: Наук. думка, 1989. – 605 с.

Воронихин Н.Н. Альгологические результаты экскурсий проф. С.А. Зерно ва в Черном море у берегов Анатолии // Тр. Бот. музея АН СССР. – 1926. – Вып. **19**. – С. 155-162.

Воронихин Н.Н. Багрянки (*Rhodophyceae*) Черного моря // Тр. СПб. Общ -ва естествоиспыт. – 1909. – **50**. – С. 175-356.

Воронихин Н.Н. Бурые водоросли (*Phaeophyceae*) Черного моря // Рус. бот. журн. – 1908. – **1-8**. – С. 19-46, 113-138.

Воронихин Н.Н. Зеленые водоросли (*Chlorophyceae*) Черного моря // Тр. СПб. Общ-ва естествоиспыт. – 1908-1909. – **37**, № 3. – С. 137-179.

Воронихин Н.Н. Некоторые дополнения к флоре бурых водорослей Черного моря // Изв. Бот. сада (СПб.). – 1910. – **10**, № 3. – С. 78-84.

Голлербах М.М. Влияние условий жизни и экологические группировки водорослей. – М.: Просвещение, 1977. – С. 43, 59, 66-70.

Гусляков М.О. Діатомові водорості бентосу Чорного моря та суміжних водойм (морфологія, систематика, екологія, біогеографія): Автореф. дис. … докт. біол. наук. – К.: Ін-т ботаніки, 2002. – 37 с.

Догадина Т.В. Желтозеленые водоросли СССР: флора, систематика, эволюция, филогения: Автореф. дис. … докт. биол. наук. – Киев, 1986. – 45 с.

Зернов С.А. Отчет о коммандировке в с.-з. часть Черного моря для изучения фауны и собирания коллекций для Зоологического музея Академии Наук // Еж егод. Зоол. Музея АН СПб. – 1908. – **13**, № 4. – С. 154-166.

Зернов С.А. Фация филлофоры (Algae – *Rhodophyceae*) – филлофорное поле в северо-западной части Черного моря // Там же. – 1909. – **14**, № 3/4. – С. 181-191.

Зеров Д.К. Флора печіночних і сфагнових мохів України. – К.: Наук. думка, 1964. – 355 с.

Зинова А.Д. К вопросу о фитогеографическом (зональном районировании прибрежной полосы Мирового океана / Тез. докл. конф. по совместным исслед. фауны и флоры. – Л., 1962. – С. 1-11.

Зинова А.Д. Состав и фитогеографическое деление арктической водорослевой флоры // Гидробиология и биогеография шельфов холодных и умеренных вод Мирового океана: Тез. совещ. (Ленинград, 18-21 нояб. 1974 г.). – Л., 1974. – С. 12-13.

Зинова А.Д. Фитогеографическое районирование Южного океана (по фитобентосу) // Атлас Антарктики. – Л.: Наука, 1966. – I, карта 129, V.

Зинова А.Д. Флора водорослей-макрофитов Антарктики и Субантарктики // Атлас Антарктики. – Л.: Наука, 1969. – Вып. II. – С. 492-496.

Зинова А.Д., Калугина-Гутник А.А. Сравнительная характеристика флоры водорослей южных морей // Биологическая продуктивность южных морей – Киев: Наук. думка, 1974. – С. 43-51.

Иванов А.И. Характеристика качественного состава фитопланктона Черного моря // Исследования планктона Черного и Азовского моря. – К.: Наук. думка, 1965. – С. 17-35.

Калугина-Гутник А.А. Фиобентос Черного моря. – Киев: Наук. думка, 1975. – 246 с.

Квасов Д.Д. Происхождение котловин современных озер и их классификация // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер (Сер.: История озер СССР). – Л.: Наука, 1986. – С. 20-26.

Ковтун О.О. Еколого-біологічна, морфологічна і таксономічна характеристика фітобентосу Тилігульського лиману: Автореф. дис. … канд. біол. наук. – Одеса, 2008. – 25 с.

Кондратьєва Н.В. Головні тенденції розвитоку сучасної альгології // Укр. бот. журн. – 1985. – **42**, № 6. – С. 14-22.

Коненко Г.Д. Гідрохімія ставків і малих водойм України. – К.: Наук. думка, 1971. – 311 с.

Кордэ Н.В. Биостратификация и типология русских сапропелей. – М.: Изд-во АН СССР, 1960. – 220 с.

Кострицкий М.Е. Горный Крым. Общий обзор // Физико-географическое районирование Украинской ССР. – Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1968. – С. 637-641.

Лялюк Н.М. Фітонейстон літоралі Азовського моря та перспективи його використання в біомоніторингу: Автореф. дис. … канд. біол. наук. – Київ, 2001. – 20 с.

Макаревич М.Ф. Аналіз ліхенофлори Українських Карпат. – К.: Вид-во АН УРСР, 1963. – 263 с.

Маринич А.М. Физико-географическое районирование Украинской ССР. Общая характеристика // Физико - географическое районирование Украинской ССР. – Киев: Изд-во Киев. ун-та, 1968. – С. 24-36.

Маслов И.И. Морской фитобентос Крымского побережья: Автореф. дис. … докт. биол. наук. – Ялта: Никит. бот. сад-НЦЦ, 2004. – 32 с.

Масюк Н.П. Морфология, систематика, экология, географическое распространение рода *Dunaliella* Teod. и перспективы его практического использования. – Киев: Наук. думка, 1973. – 244 с.

Мережковский К. Заметка о диатомовых водорослях Геническа (Азовское море) // Зап. Новорос. общ-ва естествоиспыт. – 1902. – **24**, вып. 2. – С. 33-72.

Мильчакова Н.А. Макрофитобентос // Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор). – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – С. 152-208.

Мильчакова Н.А. О новых видах флоры макрофитов Черного моря // Экол. моря. – 2002. – Вып. 62. – С. 19-24.

Мінічева Г.Г. Морфофункціональні основи формування морського фітобентосу: Автореф. дис. … докт . біол. наук. – Севастополь: ІБПМ, 1998. – 33 с.

Морозова-Водяницкая Н.В. Фитопланктон Черного моря. Ч. 1 // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1948. – № 6. – С. 39-172.

Морозова-Водяницкая Н.В. Фитопланктон Черного моря. Ч. 2 // Там же. – 1954. – № 8. – С. 11-99.

Оксиюк О.П. Флора діатомових водоростей озер Волинської області та її історія // Укр. бот. журн. – 1957. – **14**, № 1. – С. 30-42.

Окснер А.М. Лишайники бассейну рік Лени, Індігірки та Південного Прибайкалля. II // Бот. журн. АН УРСР. – 1940. – **1**, № 1. – С. 77-100.

Окснер А.М. Флора лишайників України. В 2-х т. – К.: Вид-во АН УРСР, 1956. – 1968. – Т. 1. – 495 с. – Т. 2. – Вип. 1. – 497 с.

Ольштинська О.П. Кайнозойський етап розвитку діатомової флори України (біостратиграфія, еволюція, палеоекологія): Автореф. дис. … докт. геол. наук. – Київ, 1999. – 36 с.

Паламар-Мордвинцева Г.М. Аналіз флори *Desmidiales* Українських Карпат // Укр. бот. журн. – 1978а. – **35**, № 1. – С. 29-38.

Паламар-Мордвинцева Г.М. Розподіл *Desmidiales* у болотах Українських Карпат // Там же. – 1978б. – **35**, № 2. – С. 135-141.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Вопросы географии водорослей // Водоросли: Справочник / Под общ. ред. С.П. Вассера. – Киев: Наук. думка, 1989. – С. 130-136.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Десмидиевые водоросли Украинской ССР (морфология, систематика, филогения, пути эволюции, флора и географическое распространение). – Киев: Наук. думка, 1982. – 239 с.

Перестенко Л.П. О принципах зонального биогеографического районирования шельфа Мирового океана и о системах зон // Морская биогеография. – М.: Наука, 1982. – С. 99-113.

Перестенко Л.П. Фитогеографические границы в северной части Тихого океана: Тез. докл. всесою з. совещ. по морской альгологии – макрофитобентосу. – М., 1974. – С. 99-102.

Перестенко Л.П. Эколого-географический обзор флоры водорослей залива Посьета (Японское море): Автореф. дис. … канд. биол. наук. – Л., 1972. – 28 с.

*Пицык Г.*К. О качественном составе фитопланктона Азовского моря // Тр. Севастоп. биол. ст. – 1963. – № 16. – С. 71-89.

Погребняк И.И. Донная растительность лиманов северо-западного Причерноморья и сопредельных им акваторий Черного моря: Автореф. дис. … докт. биол. наук. – Одесса, 1965. – 31 с.

Природа Украинской ССР. Растительный мир. – Киев: Наук. думка, 1985. – 208 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Черного моря. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. – 223 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли планктона Азовского моря. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963а. – 190 с.

Прошкина-Лавренко А.И. Диатомовые водоросли бентоса Черного моря. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963б. – 243 с.

Прошкина-Лавренко А.И. О флоре диатомовых водорослей Черного моря // Проблемы морской биологии. – Киев: Наук. думка, 1971. – С. 41-48.

Разнообразие водорослей Украины / Ред. С.П. Вассер, П.М. Царенко. – Киев: Академпериодика, 2000. – С. 1-310. (Альгология. – 2000. – **10**, № 4).

Рябушко Л.І. Мікрофітобентос Чорного моря: Автореф. дис. … докт. біол. наук. – Севастополь: ІБПМ, 2009. – 45 с.

Северо-Западная часть Черного моря: биология и экология / Отв. ред. Ю.П. Зайцев, Б.Г. Александров, Г.Г. Миничева. – Киев: Наук. думка, 2006. – 703 с.

Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (черноморский сектор) / Под ред. В.Н. Еремеевой, А.В. Гаевской. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2003. – 511 с.

Старобогатов Я.И. Фауна озер как источник сведений об их истории // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер (Сер.: История озер СССР). – Л.: Наука, 1986. – С. 33-50.

Ткаченко Ф.П. Макрофітобентос північно-західної частини Чорного моря (флора, розповсюдження, екологія, перспективи практичного використання): Автореф. дис. … докт. біол. наук. – К.: Київ. нац. ун-т, 2007. – 36 с.

Ткаченко Ф.П. Походження і основні риси флорогенезу макрофітобентосу північно-західної частини Чорного моря // Вісн. ОНУ (Одеса). – 2008. – **13**, № 4. – С. 99-105.

Усачев П. И. О фитопланктоне Азовского моря // Дневн. Всесоюз. сьезда ботаников в янв. 1926 г. – М., 1926. – С. 173-174.

Усачев П. И. О фитопланктоне Азовского моря // Сб. в честь проф. Н.М. Книповича (1885-1925 гг.). – М., 1927. – С. 405-429.

Успенская О.Н. Палеонтологические исследования. Другие водоросли // Общие закономерности возникновения и развития озер. Методы изучения истории озер (Сер.: История озер СССР). – Л.: Наука, 1986. – С. 146-150.

Флора водорослей континентальных водоемов Украинской ССР :

Ветрова З.И. Эвгленофитовые водоросли. Вып. 1, ч. 1. Порядок 1. Эвгленальные, семейство 1. Эвтрепциевые, семейство 2. Эвгленовые. Род 1. Трахеломонас. Группа I / Отв. ред. Н.В. Кондратьева. – К.: Наук. думка, 1986. – 348 с.

Флора водорослей континентальных водоемов Украины :

Ветрова З.И. Эвгленофитовые водоросли. Вып. 1, ч. 2. Порядок 1. Эвгленальные, семейство 2. Эвгленовые. Род 1. Трахеломонас. Группа II. Род 2. Стромбомонас. Род 3. Эвглена / Отв. ред. Н.В. Кондратьева. – Киев: Наук. думка, 1993. – 260 с.

Ветрова З.И. Эвгленофитовые водоросли. Вып. 2 / Отв. ред. С.Я. Кондратюк. – Киев; Тернополь: Лилея, 2004. – 272 с.

Кондратьева Н.В. Прокариотические водоросли (*Procaryophycobionta*). Вып. 1. Общая характеристика. Ч. 1. Строение, размножение и циклы развития / Отв. ред. С.П. Вассер. – Киев: Ин-т ботаники НАНУ, 1995. – 236 с.; Ч. 2. Экология, значение, вопросы систематики. – Киев: Академпериодика, 2001. – 343 с.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Десмидиевые водоросли. Вып. 1. Ч. 1. Гонатозиговые – *Gonatozygaceae*. Пениевые – *Peniaceae*. Клостериевые – *Closteriaceae*. Десмидиевые – *Desmidiaceae* / Отв. ред. П.М. Царенко. – Киев: Академпериодика, 2003. – 354 с.

Флора водоростей континентальних водойм України:

Паламар-Мордвинцева Г.М. Десмідієві водорості. Вип. 1, ч. 2. Десмідієві / Відп. ред. П.М. Царенко. – К.: Наук. думка, 2005. – 573 с.

Флора водорослей України:

Коваленко О.В. Синьозелені водорості. Спец. ч. Вип. 1. Порядок *Chroococcales* / Відп. ред. П.М. Царенко. – К.: Арістей, 2009. – Т. І. – 387 с.

Коваленко О.В. Синьозелені водорості. Вип. 1. Порядок Хроококальні. 2-е вид., переробл. та доповн. / Відп. ред. П.М. Царенко. – К.: Ін-т ботаніки, 2009. – Т. І. — 397 с.

Масюк Н.П. Зелені водорості. Вип. 1. Фітомонади (*Phytomonadina*). Загальна характеристика. Ч. 1. Будова, розмноження, онтогенез і цикли розвитку / Відп. ред. С.Я. Кондратюк. – К., 2010. – Т. XI. – 314 с.

Паламар-Мордвинцева Г.М., Петльований О.А. Стрептофітові водорості. Вип. 1. Родина мезотенієві / Відп. ред. П.М. Царенко. – К.: Велес, 2009. – Т. ХП. – 158 с.

Царенко П.М. Некоторые аспекты эволюции *Chlorococcales* (с учетом палеоальгологических данных) // Альгология. – 1995. – **5**, № 3. – С. 225-233.

Царенко П.М. Хлорококові водорості (*Chlorococcales*, *Chlorophyta*) водойм України (флора, морфологія, екологія, основні напрямки еволюці та принципи систематики): Автореф. дис. … докт. біол. наук. – К.: Ін-т ботаніки, 1996. – 45 с.

Царенко П.М. Закономерности распределения *Chlorococcales* региональных флор земного шара // Альгология. – 2000. – **10**, № 1. – С. 67-81.

Царенко П.М. Номенклатурно-таксономические изменения в системе “зеленых” водорослей // Там же. – 2005. – **15**, № 4. – С. 459-467.

Царенко П.М., Вассер С.П. Краткий анализ альгофлоры Украины / Разнообразие водорослей Украины (Под ред.: С.П. Вассера, П.М. Царенко) // Альгология. – 2000. – **10**, № 4. – С. 6-18.

Царенко П.М., Паламарь-Мордвинцева Г.М., Вассер С.П. Разнообразие водорослей Украины (предварит. данные) // Там же. – 1998. – **8**, № 3. – С. 227-241.

Царенко П.М., Петлеванный О.А. Дополнение к “Разнообразию водорослей Украины”. – Киев: Ин-т ботаники, 2001. – 130 с.

Alexandrov B., Boltachev A, Kravchenko T. et al. Trends of aquatic alien species invasions in Ukraine // Aquat. Invas. – 2007. – **2**, N 3. – P. 215-242.

Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Vol. 1. *Cyanoprokaryota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphydophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta* and *Rhodophyta* / Eds.: P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. – Ruggell: Gantner Verlag, 2006. – 755 p.; Vol. 2. *Bacillariophyta*. – Ibid., 2009. – 413 p.

Avise J.C. et al. Phylogeography: retrospect and prospect // J. Biogeogr. – 2000. – **36**. – P. 3-15.

Biogeography of freshwater algae / Ed. J. Kristiansen. – Dordrecht: Kluwer Acad. Press, 1996. – 161 p.

Black Sea Biological Diversity Ukraine / Compl. Yu.P. Zaitsev, V.G. Alexandrov. – New York: Unit. Nat. Publ., 1998. – 351 p.

Carlton I.T. Transouanie and interoceanic dispersal of coastae marine organisms; the biology of ballast water // Ocean. Mar. Biol. – 1985. – **23**. – P. 313-373.

Coesel P.F.M. Biogeography of desmids // Hydrobiology. – 1996. – **336**. – P. 41-53.

Coesel P.F.M., Krienitz L. Diversity and geographic distribution of desmids and other coccoid green algae // Biodivers. Conserv. – 2008. – **17**. – P. 381-392.

Garbary D.J. Biogeography of marine algae // Encyclopedia of Life Sciences. – Chichester: John Wiley et Sons Ltd., 2001. – P. 1-9. (http://www.els.net)

Geitler L. Cyanophyceae (Blaualgen) // Rabenhorst’s Kryptogamen-Flora von Deutschland. – 1932. – **14**. – 1196 S.

Hickerson M.J., Carstens B.C., Cavender-Bares J. et al. Phylogeographyc’s past, present and future 10 years after Avise, 2000 // Mol. Phylogen. Evol. – 2010. – **54**. – P. 291-301.

Krieger W. Die Desmidiaceen der Deuchen limnologischen Sunda-Expedition // Arch. Hydrobiol. – 1932. – **11**. – S. 129-230.

Krieger W. Die desmidiaceen Europas // Rabenhorst's Kryptogamen Flora. – 1933. – **13**, 1 Abtt., 1 Teil, Lief. 1. – S. 1-224.

Krienitz L., Hegewald E., Hepperle D., Wolf M. The systematics of coccoid green algae: 18S *r*DNA gene sequence data versus morphology // Biologia (Bratislava). – 2003. – **58**, N 4. – P. 437-446.

Kristiansen J. Biogeography of freshwater algae – conclusions and perspectives // Hydrobiology. – 1996. – **336**. – P. 159-161.

Levis L.A., McCourt R.M. Green algae and the origin of land plants // Amer. J. Bot. – 2004. – **91**, N 10. – P. 1535-1556.

Mann D.G., Droop S.J.M. Biodiversity, biogeography and conservation of diatoms // Hydrobiology. – 1996. – **336**. – P. 19-32.

Osvald H. Till gyttjornas genetic // Sver. Geol. Unders., Ser. C. – 1922. – N 309. – Цит. по Кордэ, 1960.

Prescott G.J. Desmids // Bot. Rev. – 1948. – **14**, N 10. – P. 664-676.

Ribera M.A., Boudouresque C.-F. Introduced marine plants, with special reference to macroalgae: mechanisms and impact // Progress Phycol. Res. – 1995. – **11**. – P. 187-268.

Sarcar S., Singh H.P. Palynologycal investigation on the subathu formation (eocene) in the Balethi-Bagthan area of Himachal Pradesh, India // Palaeontographica. Abt. B. – 1988. – **209**, N 1-3. – P. 29-109.

Schi Zhi-Xin. Quantitative analysis on euglenoid distribution in seven regions of China // Hydrobiology. – 1996. – **336**. – P. 55-65.

Setchell W.A. The law of temperature connected with distribution the marine algae // Ann. Missouri Bot. Gard. – 1915. – **2**. – P. 287-305.

Setchell W.A. The temperature interval in the geographical distributi on of marine algae // Science. – 1920. – **52**, N 1339. – P. 187-190.

Sheath R.G. Biogeography of freshwater algae // Encyclopedia of life sciences. – Chichester: John Wiley et Sons, Ltd., 2006. – P. 1-5.

Singh H.P., Khama A.K. Some fossil species of *Pediastrum* and their palaeoecological significance in the Subuthu Formation of Himachal Pradesh, India // Palaeobotanist. – 1978. – **25**. – P. 466-474.

Tsarenko P.M., Hegewald E., Braband A. Scenedesmus-like algae of Ukraine. 1. Diversity of taxa from water bodies in Volyn Polissia // Algol. Stud. – 2005. – **118**. – P. 1-45.

Tseng C.K. Some problems conserning analytical studies of marine algal flora // Oceanol. Limnol . Sinica. – 1963. – **5**, N 4. – P. 288-304.

Tseng C.K., Chang C.F. On the regional division of the marine algal flora of the Western North Pacific // Ibid. – 1959. – **2**, N 4. – P. 244-277.

Vyverman W. The Indo-Malaysian North-Australian phycogeographical region revised // Hydrobiologia. – 1996. – **336**, N 1-3. – P. 107-120.

Wade W.E. Studies of the distribution of Desmid in Michigan // Trans. Amer. Microscop. Soc. – 1957. – **76**, N 1. – P. 80-86.

West W., West G.S. The British freshwater phytoplankton, with special reference to the Desmid-plankton and the distribution of British desmids // Proc. Roy. Soc., London. – 1909. – **84**. – P. 165-206.

Woronichin N.N. Grundriss der Algen-Vegetation des Kaukasus // Arch. Hydrobiol. – 1926. – **17**. – S. 183-220.

Получена 04.06.10

Рекомендовал к печати С.П. Вассер