

## Сучасні відомості щодо різноманіття *Dinoflagellata* України

Брянцева Ю.В.

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,  
вул. Терещенківська, 2, Київ 01601, Україна  
[brekall5@gmail.com](mailto:brekall5@gmail.com)

Надійшла до редакції 17.02.2022. Після доопрацювання 21.02.2022. Підписана до друку 23.02.2022.  
Опублікована 23.03.2022.

**Реферат.** Представлено сучасні відомості про різноманіття *Dinoflagellata* України. Вивчення видового складу мікроводоростей в умовах сучасних кліматичних змін залишається актуальним. Динофлагеляти, особливо види, що світяться, є чутливими до аномалій в умовах теплого Чорного моря і можуть слугувати зручним індикатором стану аквальних екосистем завдяки швидкій реакції на зовнішні впливи. Використання електронної мікроскопії, а також молекулярно-генетичних методів дослідження за останні 10 років дали змогу спостерігати суттєві зміни в таксономічній системі відділу *Miozoa* суперкласу *Dinoflagellata*. На основі аналізу 204 літературних джерел та ревізії таксономічного складу динофлагелят України, відповідно до міжнародної бази даних *AlgaeBase*, встановлено, що сучасний список *Dinoflagellata* України включає 370 видів (397 ввт), які відносяться до 3 класів, 14 порядків, 45 родин та 98 родів. Кількість видів, знайдених в Україні, на порядок нижча відомих на сьогодні для типу *Miozoa* у світі (3636), а їхній розподіл за порядками практично співпадає і є дуже нерівномірним: 3 порядки включають 63% видів, відомих на даний час у цілому та 71% знайдених в Україні. Найбільш різноманітно в Україні представлені порядки *Peridiniales* (121 видів, 32,4%), *Gymnodiniales* (82, 22%) і *Gonyaulacales* (61, 16,4%). Аналіз розподілу динофлагелят у територіальних водах України за основними альгофлористичними районами підтвердив, що більшість з них мешкають у морських акваторіях (273, 55%), що вдвічі переважає суходільні (128, 26%) і значна частка трапляється в лиманах – 92, 19%). Серед видів, що трапляються на суходолі, найбільша кількість віднесена до Дніпровсько-Причорноморської (108 таксонів) та Карпатсько-Дунайської альгофлористичних підпровінцій (71) завдяки тому, що до них належать зони контакту основних річок України та чорноморсько-азовських вод. За останнє десятиріччя у видовому складі динофлагелят України та їхній систематичній структурі відбулися суттєві зміни. Збільшилася загальна кількість видів, порядків та родів; в результаті того, що частина видів була перейменована, реальна кількість нових видів і ввт збільшилася на 85 одиниць, один вид описаний як новий для

© Брянцева Ю.В., 2022

науки. Проте видове різноманіття динофлагелят деяких районів України залишається недостатньо вивченим, а частина їх потребує додаткових досліджень.

Ключові слова: динофлагеляти, видова структура, екотопи України, різноманіття

## Вступ

В умовах кліматичних змін, ознаки яких простежуються також у Чорному морі (Bryantsev, Bryantseva, 2010), моніторинг видового різноманіття біоти залишається актуальним. Мікрowodорості як перша ланка трофічного ланцюга є найбільш зручним індикатором стану аквальних екосистем завдяки високій швидкості реакції на різні впливи. В останні десятиліття особлива увага приділяється дослідженням зв'язку між видовою структурою фітопланктону та особливостями кліматичних умов у різні роки (Serikova et al., 2016, 2017, 2021; Kubryakova et al., 2018; Mikaelyan et al., 2018). На прикладі прибережних районів Криму було показано, що теплі та холодні роки відрізняються рівнем розвитку діатомових та динофлагелят (Bryantseva, 2021; Serikova et al., 2021), що сприяє збільшенню різноманіття фітопланктону Чорного моря. Крім того, видове багатство динофлагелят, особливо видів, що світяться, виявилось чутливим індикатором аномалій в умовах теплого моря (Serikova et al., 2021).

Історія досліджень цієї групи водоростей в Україні налічує понад 130 років, вони докладно описані в багатьох роботах (Krakhmalnyi, 1995a, b; Krakhmalnyi et al., 2006, 2012, 2018; Krakhmalnyi, Panina, 2010; Bryantseva et al., 2016; Bryantseva, 2020). Найбільш повний огляд динофлагелят Чорного моря, а також територіальних вод України представлено в роботах О.Ф. Крахмального (Krakhmalnyi, 2011; Krakhmalnyi et al., 2018). У монографії (Krakhmalnyi, 2011) наведено 272 види водоростей (293 ввт).

Завдяки ширшому використанню електронної мікроскопії, а також молекулярних та генетичних методів дослідження в останні роки відбулися суттєві зміни в таксономічній системі суперкласу *Dinoflagellata*. Багато видів переведені в нові роди, багато синонімічних назв повернули в статус валідних. Були ідентифіковані нові для України види, у т.ч. числі нові для науки. В зв'язку із цим необхідно провести сучасну ревізію таксономічного складу суперкласу *Dinoflagellata*.

Мета роботи – встановити сучасну видову структуру динофлагелят аквальних екосистем України та виявити зміни в їхній різноманітності за останнє десятиліття.

Назви таксонів усіх рангів приведені у відповідність до сучасних даних, прийнятих у міжнародній базі AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2022). Для класів суперкласу *Dinoflagellata* за основу взято наступні роботи (AlgaeBase: Guiry, Guiry, 2021, <https://www.algaebase.org/>):

Клас *Dinophyceae* (West, Fritsch, 1927); клас *Noctilucopephyceae* (Fensome et al., 1993); клас *Oxyrrhidophyceae* (*Oxyrrhida*) Cavalier-Smith (Kawai, Nakayama, 2015).

### Результати та обговорення

У результаті ревізії 204 літературних джерел та приведення всіх назв у відповідність до електронного ресурсу AlgaeBase встановлено, що сучасний склад *Dinoflagellata* України включає 370 видів (397 ввт), що належать до 3 класів, 14 порядків (табл. 1), 45 родин та 98 родів.

Таблиця 1. Сучасна таксономічна структура типу *Miozoa*

Таксон		У світі		В Україні	
		Кількість			
Клас	Порядок	видів, од.	%	видів, од.	%
<i>Dinophyceae</i>	<i>Amphidinales</i>	94	2,59	21	5,64
	<i>Blastodinales</i>	6	0,17	0	0,00
	<i>Desmocapsales</i>	3	0,08	0	0,00
	<i>Desmomastigales</i>	1	0,03	0	0,00
	<i>Dinamoebidiales</i>	2	0,06	0	0,00
	<i>Dinophyceae ordo incertae sedis</i>	288	7,92	1	0,27
	<i>Dinophysales</i>	362	9,96	29	7,80
	<i>Gloeodinales</i>	6	0,17	1	0,27
	<i>Gonyaulacales</i>	705	19,39	61	16,40
	<i>Gymnodinales</i>	641	17,63	82	22,00
	<i>Haplozoones</i>	18	0,50	0	0,00
	<i>Peridinales</i>	939	25,83	121	32,5
	<i>Phytodinales</i>	74	2,04	12	3,20
	<i>Prorocentrales</i>	95	2,61	17	4,70
	<i>Suessiales</i>	90	2,48	10	2,70
	<i>Thoracosphaerales</i>	212	5,83	9	2,40
	<i>Torodinales</i>	3	0,08	2	0,54
	<i>Noctilucopephyseae</i>	<i>Noctilucales</i>	19	0,52	5
<i>Oxyrrhidophyceae</i>	<i>Oxyrrhinales</i>	2	0,06	1	0,27
<i>Ellobiopsea</i>	<i>Ellobiopsida</i>	21	0,58	0	0,00
<i>Syndiniophyceae</i>	<i>Coccidinales</i>	13	0,36	0	0,00
	<i>Syndiniales</i>	42	1,16	0	0,00
Загалом	22	3636	100,00	370	100,00

Кількість видів, знайдених в Україні, на порядок нижча від відомих на сьогодні для типу *Miozoa*, а їхній розподіл за порядками практично співпадає і є дуже нерівномірним. Три провідні порядки охоплюють 71% видів, знайдених в Україні та 63% усіх видів світової флори. Найбільшим різноманіттям представлений порядок *Peridinales* – 121 видів (32,5%) та 939 (25,8%) відповідно. На другому місці в світі порядки *Gonyaulacales* – 705 видів (19%) та *Gymnodinales*, 641 (17,6%), тоді як в Україні на другому місці порядок *Gymnodinales* – 82 (22,2%) та *Gonyaulacales* – 61 (16,4%). Видове багатство решти порядків становить менше 10%. Представники класів *Ellobiopsea* і *Syndiniophyceae*, та 8 порядків суперкласу *Dinoflagellata* в Україні не знайдені.

Нижче наведені сучасні відомості щодо таксономічного розподілу видового різноманіття відділу *Miozoa* суперкласу *Dinoflagellata* України (синопис) порівняно з попередніми даними, наведеними в огляді О.Ф. Крахмального (Krakhmalnyi, 2011).

## **MIOZOA** Cavalier-Smith **DINOFLAGELLATA** Bütschli

### **DINOPHYCEAE** F.E.Fritsch

#### **AMPHIDINIALES** Moestrup & Calado.

**Amphidiniaceae** Moestrup & Calado: *Amphidinium* Clap. et J.Lachm. – 21/24 [17/18]\*.

### **DINOPHYCEAE ORDO INCERTAE SEDIS** Chatton ex Loeblich III:

**Ptychodiscaceae** (F.Schütt) Lemmerm.: *Ptychodiscus* (F.Schütt) Lemmerm. – 1 [0].

### **DINOPHYSALES** Kof.

**Dinophysaceae** Bütschli: *Dinophysis* Ehrenb. – 25/26 [24].

**Oxyphysaceae** Sournia: *Phalacroma* F.Stein – 4 [0].

### **GLOEODINIALES** Fott.

**Gloeodiniaceae** Pascher ex J.Schiller: *Gloeodinium* G.A.Klebs – 1 [0].

### **GONYAULACALES** F.J.R.Taylor.

**Ceratiaceae** Kof.: *Ceratium* Schrank – 5/10 [3/12]. *Tripes* Bory – 15/18 [16/19]\*\*.

**Cladopyxidaceae** Kof.: *Cladopyxis* F.Stein – 1 [1]. *Micracanthodinium* Deflandre – 2 [0].

**Gonyaulacaceae** Er.Lindem.: *Gonyaulax* Diesing – 11 [13].

**Lingulodiniaceae** W.A.Sarjeant & C.Downie: *Amylax* Meunier – 1 [0]. *Lingulodinium* D.Wall – 1 [1]. *Sourniaea* H.Gu, K.N.Mertens, Zhun Li & H.H.Shin – 1 [0].

**Protoceratiaceae** Er.Lindem.: *Protoceratium* Bergh – 3 [2].

**Pyrocystaceae** (F.Schütt) Lemmerm.: *Alexandrium* Halim – 3 [1].  
*Pyrocystis* Wyville-Thompson – 3 [1]. *Triadinium* J.D.Dodge – 1 [0].  
*Pyrophacus* F.Stein – 2 [1/2].

**Tovelliaceae** Moestrup, Lindberg & Daugbjerg: *Bernardinium* Chodat – 2 [1]. *Jadwigia* Moestrup, K.Lindberg & Daugbjerg – 3 [0]. *Katodinium* Fott – 1 [6]. *Opisthoaulax* Calado – 2 [0]. *Tovellia* Moestrup, K.Lindberg & Daugberg – 2 [1]. *Woloszynskia* R.H.Thomps. – 2 [5].

#### **GYMNODINIALES** Apstein.

**Amphitholaceae** Poche ex Fensome & al.: *Monaster* F.Schütt – 1 [0].

**Ceratoperidiniaceae** Loeblich III: *Pseliodinium* Sournia – 2 [0].  
*Torquentidium* H.H.Shin, Z.Li, K.W.Lee & K.Matsuoka – 2 [0].

**Gymnodiniaceae** Lank. – *Akashiwo* G.I.Hansen & Moestrup – 1 [1].  
*Cochlodinium* F.Schütt – 6 [9]. *Gymnodinium* F.Stein – 43/44 [28].  
*Margalefidinium* F.Gómez, Richlen & D.M.Anderson – 2 [0]. *Nusuttodinium* Y.Takano & T.Horiguchi – 2 [0].

**Gymnodinales incerta sedis**: *Lebouridinium* F.Gómez, H.Takayama, D.Moreira & P.López – 1 [0]. *Levanderina* Moestrup, P.Hakanen, G.I.Hansen, Daugbjerg & M.Ellegaard – 1 [0]. **Gyrodiniaceae** Moestrup & Calado: *Gyrodinium* Kof. & Swezy – 16 [13].

**Polykricaceae** Kof. & Swezy: *Polykrikos* Bütschli – 4 [2].

**Warnowiaceae** Er.Lindem.: *Warnowia* Er.Lindem. – 2 [0].

#### **PERIDINIALES** Haeckel.

**Dinosphaeraceae** Er.Lindem.: *Dinosphaera* Kof. & J.R.Michener – 1 [1].

**Glenodiniopsidaceae** J.Schiller: *Glenodiniopsis* Wolosz. – 2 [1].

**Ensiculiferaceae** Zhun Li, Gottschling, K.N.Mertens, H.Gu & H.H.Shin: *Ensiculifera* – 1 [0].

**Heterocapsaceae** Fensome, F.J.R.Taylor, G.Norris, W.A.S.Sarjeant, D.I.Wharton & G.L.Williams: *Heterocapsa* F.Stein – 2 [1].

**Kryptoperidiniaceae** Er.Lindem.: *Durinskia* Carty & Elenor R.Cox – 3 [2].  
*Kryptoperidinium* Er.Lindem. – 2/3 [1]. *Unruhadinium* Gottschling – 2 [0].

**Lessardiaceae** Carbonell-Moore: *Lessardia* J.F.Saldarriaga & F.J.R.Taylor – 1 [0].

**Oxytoxaceae** Er.Lindem.: *Oxytoxum* F.Stein – 8 [3].

**Peridiniaceae** Ehrenb.: *Glochidinium* Boltovskoy – 1 [1]. *Peridinium* Ehrenb. – 9/12 [14/19]. *Staszicella* Wolosz. – 1 [1]. *Thompsodinium* Bourrelly – 1 [2].

#### **Peridinales incertae sedis**:

*Bysmatrum* M.A.Faust & K.A.Steindinger – 1 [0]. *Glenodinium* Ehrenberg – 10 [7]. *Parvodinium* Carty – 7/8 [0]. *Peridiniella* Kof. & J.R.Michener – 2 [2].

**Peridiniopsidaceae** Gottschling, Kretschmann & Zerdoner Casalan:

*Palatinus* Craveiro, Calado, Daugbjerg & Moestrup – 2/3 [1]. *Peridiniopsis* Lemmerm. – 11 [10].

**Podolampadaceae** Lindemann: *Podolampas* F.Stein – 1 [1].

**Protoperidiniaceae** Balech: *Archaeperidinium* Jørgensen – 1 [0].

*Diplopsalis* Bergh – 3 [5]. *Diplopsalopsis* Meunier – 1 [1]. *Herdmania* J.D.Dodge – 1 [0]. *Huia* H.F.Gu, K.N.Mertens, T.T.Liu – 1 [0]. *Kolkwitzella* Lindemann – 1 [0]. *Matvienkodium* Krakhm. – 1 [0]. *Oblea* Balech ex Loeblich & A.R.Loeblich – 1 [1]. *Preperidinium* Mangin – 1 [0]. *Protoperidinium* Bergh – 42/45 [36/37].

**PHYTODINIALES** A.R.Loeblich III.

**Phytodiniaceae** G.A.Klebs: *Cystodinedria* Pascher – 1 [1]. *Cystodinium* G.A.Klebs – 4 [2]. *Dinococcus* Fott – 1 [0]. *Hypnodinium* G.A.Klebs – 1 [1]. *Phytodinedria* Pascher – 1 [0]. *Phytodinium* G.A.Klebs – 1 [1]. *Stylodinium* G.A.Klebs – 2 [1]. *Tetradinium* G.A.Klebs – 1 [1].

**PROROCENTRALES** Lemmerm.

**Prorocentraceae** F.Stein: *Mesoporos* Lillick – 1 [1]. *Prorocentrum* Ehrenb. – 16/19 [14/15].

**SUESSIALES** Fensome et al.

**Borghiellaceae** Moestrup, K.Lindberg & Daugbjerg: *Borghiella* Moestrup, Gert Hansen & Daugberg – 3 [1].

**Hemidiniaceae** Bourrelly ex P.C.Silva: *Hemidinium* F.Stein – 1 [2].

**Sphaerodiniaceae** Moestrup & Calado: *Sphaerodinium* Wolosz. – 2 [1].

**Suessiaceae** Fensome et al.: *Biecheleria* Moestrup, K.Lindberg & Daugbjerg – 2 [0]. *Prosoaulax* Calado & Moestrup – 1 [0]. *Protodinium* Lohmann – 1 [0].

**THORACOSPHERALES** Tangen.

**Pfiesteriaceae** Steidinger & J.M.Burkholder: *Speroidium* Moestrup & Calado – 1 [0]. *Tyrannodinium* Calado, Craveiro, Daugbjerg & Moestrup – 1 [0].

**Thoracosphaeraceae** J.Schiller: *Apocalathium* Craveiro, Daugbjerg, Moestrup & Calado – 1 [0]. *Chimonodinium* Craveiro, Calado, Daugbjerg, Gert Hansen & Moestrup – 2/4 [0]. *Goniodoma* F.Stein – 1 [1]. *Naiadinium* Carty – 1 [0]. *Paulsenella* (Paulsen) Chatton – 1 [1]. *Scrippsiella* Balech – 1 [1].

**TORODINIALES** Boutrup, Moestrup & Daugbjerg

**Kapelodiniaceae** Boutrup, Moestrup & Daugbjerg: *Kapelodinium* Boutrup, Moestrup & Daugbjerg – 1 [0].

**Torodiniaceae** Boutrup, Moestrup & Daugbjerg: *Torodinium* Boutrup, Moestrup & Daugbjerg – 1 [1].

**NOCTILUCOPHYCAE** Fensome, F.J.R.Taylor, G.Norris, W.A.S.Sarjeant, D.I.Wharton & G.L.Williams

**NOCTILUCALES** Haeckel.

**Leptodiscaceae** Kof.: *Scaphodinium* Margalef – 1 [0].

**Noctilucaceae** Kent: *Noctiluca* Suriray – 1 [1]. *Spatulodinium* Cachon & Cachon-Enj. – 1 [1]. **Protodiniferaceae** Kof. & Swezy: *Pronoctiluca* Fabre-Domergue – 2 [0].

**OXYRRHIDOPHYCEAE** Cavalier-Smith

**OXYRRHINALES** Sournia.

**Oxyrrhinaceae** Sournia: *Oxyrrhis* Dujard. – 1 [0].

2/1 – перша цифра означає кількість видів, після косої риски – кількість видових та внутрішньовидових таксонів (ввт); \* – у квадратних дужках наведено зведення О.Ф. Крахмального (Krakhmalnyi, 2011); \*\* – рід *Tripes* у роботі О.Ф. Крахмального (Krakhmalnyi, 2011) дається під назвою *Neoceratium*.

Найбільшою кількістю таксонів серед динофлагелят України вирізняються роди *Protoperidinium* (42/45) та *Gymnodinium* (43/44). За останнє десятиліття значно збільшилася кількість видів другого роду (раніше їх було 28). Видове багатство деяких родів майже не змінилося: *Dinophysis* (з 24 до 25), *Amphidinium* (з 17 до 21), *Prorocentrum* (з 14 до 16), *Gyrodinium* (з 13 до 16) та *Peridiniopsis* (з 10 до 11) і трохи зменшилася кількість видів у родів *Gonyaulax* (з 13 до 11) та *Peridinium* (з 14 до 9) через те, що деякі види останнього були перенесені в інші роди. В роді *Tripes* кількість видів була незмінною – 16. Переважна більшість родів (52) – моновидові, а в решті – видове багатство не досягало 10.

У порівнянні з визначником 2011 р. (Krakhmalnyi, 2011) у видовому багатстві динофлагелят України та їхній систематичній структурі відбулися суттєві зміни. Кількість порядків та родів збільшилася вдвічі, а кількість видів – на 100 одиниць, внутрішньовидових таксонів – на 106. Оскільки частина видів була перейменована, реальна кількість нових видів та ввт збільшилася тільки на 85 одиниць. Серед 314 видів та ввт, що співпадали з даними О.Ф. Крахмального (Krakhmalnyi, 2011), для 119 були запропоновані нові номенклатурні комбінації через появу 54 нових назв родів. Деякі джерела, що стосувалися північно-західної частини Чорного моря, не увійшли до монографії. Частина видів була переведена в інші таксономічні ранги: рід *Oxyrrhis*, не включений раніше до суперкласу *Dinoflagellata*, увійшов до окремої родини, порядку та класу. В окремий клас виділено порядок *Noctilucales* Haesckel, в який на сьогодні входять 3 види двох родів (*Scaphodinium* Margalef та *Pronoctiluca* Fabre-Domergue), які належать 3 родинам: *Leptodiscaceae* Kofoid, *Noctilucaceae* Kent та *Protodiniferaceae* Kof. & Swezy. Один вид роду *Zygabikodinium* Loeblich & A.R.Loeblich переведений до роду *Preperidinium* Mangin. Під *Ceratium* F.Schrank поділений на два: *Ceratium* (прісноводні) та *Tripes* Bory (морські). Замість назви роду *Neoceratium* F.Gomez, D.Moreira & Lopez-Garcia, запропонованої раніше (Gomez et al., 2010) і яку використовував

О.Ф. Крахмальний, прийнято назву *Triplos*. Двадцять один рід (в основному з тих, що представлені одним видом) не зазнав змін у кількості видів та ввт, решта родів змінилися як за складом, так і за кількістю таксонів у їхньому складі.

Невелика кількість видів та ввт не увійшла до чек-листка, який готується до друку в повному обсязі, тому що згадування частини їх є помилковими чи стосується районів, які не входять до складу територіальних вод України (акваторій Чорного та Азовського морів). Так, наприклад, *Ceratium teres* (Georgieva, 1969) був визначений у районі Босфорської протоки. *Protoperidinium sinaicum* (Bitjukov, 1993) вказано як біолюмінесцент для Чорного моря, і більш ніхто його не згадував, тому належність даного виду до акваторій України залишається під питанням. Дані стосовно трапляння 23 видів у територіальних водах України, або їхній таксономічний статус потребують додаткових досліджень.

Особливо цікавою є поява нових для території України видів, у тому числі одного нового для науки. Найбільше таких видів представлено в роботах Л.М. Теренько, О.Ф. Крахмального та Г.В. Теренько. Нижче наведено список нових видів, наведених вказаними авторами за останні 10 років.

1. *Gymnodinium feofanium* Krakhm. sp. nov. (*Gymnodiniales*, *Gymnodiniaceae*) – новий для науки вид, що описав О.Ф. Крахмальний. Вперше знайдений наприкінці квітня 2014 р. у ставку парку Феофанія поблизу м. Києва (Krakhmalnyi, 2015).

2. *Scaphodinium mirabile* Margalef (*Noctilucopephyceae*, *Noctilucales*, *Leptodiscaceae*). Вперше виявлений у 2005 р. у північно-західній частині Чорного моря. Влітку 2010–2011 рр. траплявся в прибережній зоні Криму, а також у гирлі Дніпра та Каркінитській затоці, з 2009 р. – у Севастопольській затоці (Gavrilova, 2012).

3. *Jadwigia limnetica* (Bursa) Moestrup (*Gonyaulacales*, *Tovelliaceae*). Наводився під назвою *Woloszynskia limnetica* Bursa як новий для прісних водойм СНГ (Krakhmalnyi, 2013).

4. *Ceratium rhomvoides* Hickel (*Gonyaulacales*, *Ceratiaceae*) – вказаний як новий для України вид, знайдений у ставку парку Феофанія в Голосіївському районі м. Києва в 2014 р. (Krakhmalnyi, 2015; Radchenko et al., 2019).

5. *Peridiniopsis cunningtonii* Lemmerm (*Peridinales*, *Peridiniopsidaceae*). Вперше виявлений влітку 2008 р. в Одеській затоці (Krakhmalnyi, 2014).

6. *Peridinium quadridentatum* (F.Stein) Hansen (*Peridinales*, *Peridiniaceae*) – уперше знайдений в липні 2018 р. в Одеській затоці (Чорне море, Україна) (Terenko, 2019; Terenko, Krakhmalnyi, 2019).



7. *Chimonodinium lomnickii* (Wołosz.) Craveiro et al. (*Toracosphaerales*, *Toracosphaeraceae*). Вказаний як новий для Чорного моря (українська частина). Вперше знайдений у січні 2011 р. в Одеській затоці (Terenko, 2019; Krakhmalnyi, Terenko, 2019).

Три види роду *Dinophysis* Ehrenb. (*Dinophysales*, *Dinophysaceae*), знайдені вперше в Одеській затоці, вказані як нові для українських вод Чорного моря, а також 11 видів, зазначені як нові для літоральної зони Чорного моря (Terenko, 2005, 2011), не увійшли до монографії О.Ф. Крахмального (2011). Тому ми наводимо їх нижче.

*Dinophysis islandica* Pauls. – грудень 2001; *D. nasuta* (as *Nasutum*) (Stein) Parke et Dixon – листопад 2008; *D. recurva* Kof. et Skigsb. – листопад 2001; *Alexandrium pseudogonyaulax* – серпень 2002; *Amphidinium conradii* – березень 2001; *A. inflatum* – травень 2001; *Goniodoma striatum* – серпень 2001; *Gymnodinium aureolum* – серпень 2002; *G. heterostriatum* – березень 2001; *G. stellatum* – січень 2001; *Gyrodinium ovum* – березень 2001; *Tripodofus* var. *schuettii* (as *Ceratium fusus* var. *schuettii*) – лютий 2001; *Warnowia maculata* – січень 2002; *W. schuettii* – грудень 2001.

Аналіз відомостей щодо екологічних характеристик *Dinoflagellata* України підтвердив, що динофлагеляти є типово планктонними чи планктонно-бентосними формами. Дев'ять видів траплялися в обростаннях макрофітів: *Cystodinedria inermis*, *Cystodinium cornifax*, *Glenodinium berthii*, *Gloeodinium montanum*, *Parvodinium umbonatum*, *Peridinium willei*, *Phytodinedria hemisphaera*, *Staszicella dinobryonis*, *Stylodinium globosum*.

Як відомо, переважна більшість динофлагелят – морські види. За нашими даними, в Україні їх виявлено 226 (60%); 19,5% (78 видів та ввт) виявилися типово прісноводними. Значно менший відсоток складають солонуватоводні види – 20,5%, але це змішана група видів, які трапляються в усіх типах вод.

Незмінним залишився склад видів, що світяться – 35, але вид *Protoperidinium oblongum* ми віднесли до біолюмінісцентів гіпотетично, тому що раніше його могли приймати за інший вид – *Protoperidinium oceanicum*, здатність якого до біолюмінесценції доведена (Bityukov, 1993). До токсичних належать 22 види з родів *Dinnophysis*, *Phalacroma* та види *Gymnodinium aureolum*, *Lingulodinium polyedra*, *Margalefidinium polykrikoides*, *Prorocentrum lima*, *Protoceratium reticulatum*, *Protoperidinium bipes*, *Akashiwo sanguinea* та *Alexandrium tamarense*.

Аналіз розподілу всіх видів *Dinoflagellata* територіальних вод України за основними альгофлористичними районами (див. табл. 2) підтвердив, що переважна більшість з них мешкають у морських акваторіях, тоді як на суходолі їх було на 123 одиниці менше. Типово морських видів було вдвічі більше, ніж суходільних, і майже чверть видів траплялася в усіх типах вод. Серед останніх найбільш різноманітними були роди *Gymnodinium* (11

видів), *Prorocentrum* (10), *Protoperidinium* (6), *Dinophysis* (5), *Amphydinium*, *Glenodinium*, *Gyrodinium* (по 4 види кожний), в решті родів було від 1 до 3 видів. Це були переважно солонуватоводні чи евригалінні види, розповсюджені у лиманах Азово-Чорноморського прибережжя, які виносяться річковим стоком до моря. Так, наприклад, в Азовському морі таких переважна більшість (25 з 36).

Таблиця 2. Розподіл таксонів динофлагелят України в основних альгофлористичних підпровінціях та морях

Район	Роди		Видів/таксонів	
	одиниці	%	одиниці	%
Чорне море	79	80,6	294/308	78,8/77,2
Азовське море	20	20,4	34/36	9,1/9
<b>Всього в морях</b>	<b>79</b>	<b>80,6</b>	<b>295/309</b>	<b>79/77</b>
ПпДсАП	24	24,5	43/47	11,5/11,8
СДпАП	39	39,8	86/92	23/21,5
ДпПчАП	25	25,5	40/41	11/10,5
ГКрАП	2	2	2/2	0,5/0,5
КпДнАП	37	37,8	61/62	16,3/15,5
<b>Всього на суші</b>	<b>64</b>	<b>65,3</b>	<b>172/183</b>	<b>46/45,9</b>

Умовни позначення: ПпДсАП – Прип'ятсько-Деснянська альгофлористична підпровінція; СДпАП – Середньодніпровська альгофлористична підпровінція; ДпПчАП – Дніпровсько-Причорноморська альгофлористична підпровінція; ГКрАП – Гірськокримська альгофлористична підпровінція; КпДнАП – Карпатсько-Дунайська альгофлористична підпровінція. % – відсоток загальної кількості таксонів, видів, чи родів.

Усі види, розповсюджені в Азовському морі (35 видів, 37 ввт), зустрічаються також у Чорному і тільки один вид – *Protoperidinium cerasus* не зафіксований у Чорному морі. Серед них найбільшим різноманіттям відзначалися роди *Protoperidinium* – 7 видів і *Prorocentrum* – 5 видів (6 ввт). Меншою кількістю видів представлені роди *Dinophysis*, *Glenodinium*, *Gonyaulax* та *Tripos*, решта були моновидами.

Серед 33 родів, до яких належать 82 (90 ввт) типово суходільних вида, найбільшим різноманіттям представлені роди: *Gymnodinium* – 14, *Ceratium* – 5(10 ввт), *Peridiniopsis* – 8, *Peridinium* – 6(7 ввт), решта родів налічували від 1 до 4 таксонів.

Серед видів, які траплялися на суходолі (128), найбільша кількість віднесена до Дніпровсько-Причорноморської (108 таксонів) та Карпатсько-Дунайської альгофлористичних підпровінцій (71). тому що до них належать зони контакту основних річок України та її Чорноморсько-

Азовського прибережжя. Саме до цих підпровінцій входять Причорноморсько-Приазовський (18) та Придунайський (17) альгофлористичні округи. Загальна кількість таксонів в них – 111. На другому місці Лівобережно-Дніпровський округ – 69 таксонів (33 знайдено тільки на суші). Наведені цифри скоріше відображають міру вивченості районів, ніж їхній географічний розподіл.

Цікавим є розподіл родів та видів за основними екотопами України (див. рисунок).

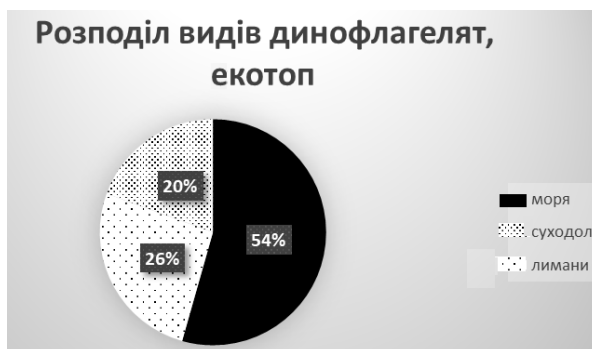
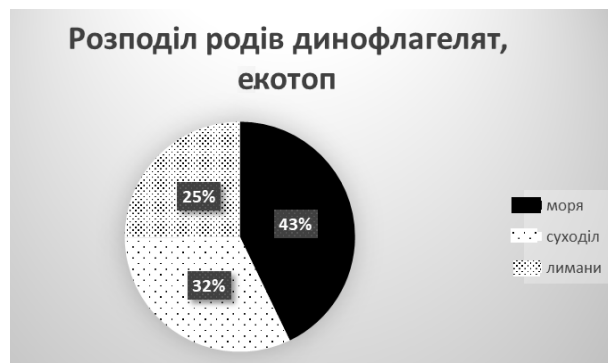


Рисунок. Розподіл видів та родів динофлагелят за основними екотопами України

Морські форми переважали за кількістю видів і родів, що типово для динофлагелят України. Друге місце посіли типово суходільні види, решта родів та видів мали змішане походження, тобто траплялися як у морських, так і суходільних акваторіях. Серед типово суходільних, тобто таких, що не траплялися в морських акваторіях, були прісноводні роди: *Bernardinium*, *Gloeodinium*, *Ceratium*, *Jadwigia*, *Katodinium*, *Tovellia*, *Dinosphaera*, *Staszicella*, *Thompsodinium*, *Kolkwitzella*, *Cystodinedria*, *Dinococcus*, *Phytodinedria*, *Phytodinium*, *Stylodinium*, *Tetradinium*, *Borghiella*, *Hemidinium*, *Tyrannodinium*, *Torodinium*, *Opisthoaulax*, *Woloszinska*.

Серед типово морських: *Ptychodiscus*, *Triplos*, *Cladopyxis*, *Micracanthodinium*, *Amylax*, *Ensiculifera*, *Sourniaea*, *Protoceratium*, *Alexandrium*, *Pyrocystis*, *Triadinium*, *Pyrophacus*, *Monaster*, *Pselodinium*, *Torquentidium*, *Dinophysis*, *Phalacroma*, *Margalefidinium*, *Lebourodinium*, *Warnowia*, *Heterocapsa*, *Lessardia*, *Oxytoxum*, *Podolampas*, *Archaeoperidinium*, *Herdmania*, *Hypnodinium*, *Mesoporos*, *Goniodoma*, *Kapelodinium*, *Scaphodinium*, *Noctiluca*, *Spatulodinium*, *Pronoctiluca*. Решта родів мали змішаний генезис, в основному це роди, види яких широко розповсюджені на території України і трапляються в усіх типах вод, особливо лиманів, через які потрапляють до морів. Це роди: *Amphidinium*, *Gonyaulax*, *Lingulodinium*, *Woloszynskia*, *Gymnodinium*, *Gyrodinium*, *Glenodiniopsis*, *Durinskia*, *Peridinium*, *Bysmatrum*, *Glenodinium*, *Peridiniella*, *Oblea*, *Cystodinium*, *Shpaerodinium*, *Biecheleria*, *Apocalathium*, *Naiadinium*, *Oxyrrhis*. Частина видів цих родів прісноводні, але вказані для північно-західної частини Чорного моря, куди вони можуть потрапляти зі стоком річок. Відкритим залишається питання, наскільки вони адаптувалися на сьогодні до чорноморських умов і чи мешкають у північно-західній частині моря. Тому необхідно продовжувати дослідження видового різноманіття динофлагелат у зонах контакту річки–море.

### Список літератури

- Bitjukov S.I. 1993. In: *Tutorial for universities*. Eds E.G. Atamalyan, E.R. Astvatsaturian, O.N. Bodryashova. Moscow: Vysshaya shkola. 176 p. [Битюков С.И. 1993. В кн.: *Учебное пособие для вузов*. Под ред. Э.Г. Атамалян, Е.Р. Аствацатурян, О.Н. Бодряшова. М.: Высш. шк. 176 с.].
- Bryantseva Yu.V. 2020. Dinoflagellates of the Crimean Peninsula (Ukraine) and its Coastal Waters. *Int. J. Algae*. 22(4): 301–316. <https://10.1615/InterJAlgae.v22.i4.10>
- Bryantseva Yu.V. 2021. Peculiarities of seasonal succession of phytoplankton in the coastal zone of Crimea (Black Sea) in different climatic conditions (2009–2014). *Algologia*. 31(4): 365–380. [Брянцева Ю.В. 2021. Особливості сезонної сукцесії фітопланктону в прибережній зоні Криму (Чорне море) у різні за кліматичними умовами роки (2009–2014). *Альгологія*. 31(4): 365–380]. <https://doi.org/10.15407/alg31.04.365>
- Bryantsev V.A., Bryantseva Yu.V. 2010. Signs of the impact of global warming on the Black Sea ecosystem. *Ecol. bezopasnost pribrejnoj i shelphovoy zov i kompleksnoe ispolzovaniye resursov shelpha*. 22: 191–197. [Брянцев В.А., Брянцева Ю.В. 2010. Признаки влияния глобального потепления на экосистему Черного моря. *Экол. безопасность прибрежной и шельфовой зон и комплексное использование ресурсов шельфа*. 22: 191–197].
- Bryantseva Yu.V., Krakhmalnyi A.F., Velikova V.N., Sergeeva A.V. 2016. Checklist of Dinoflagellates in the Sevastopol coastal zone, Black Sea. *Int. J. Algae*. 18(1): 21–32. <https://10.1615/InterJAlgae.v18.i1.20>
- Gavrilova N.A. 2012. On findings of noctiluroid dinoflagellate *Scaphodinium mirabile* Margalef, 1963 in the northwestern Black Sea and the coastal waters of Crimea. *Mar. Ecol. J.* 21(2):

- 64–73. [Гаврилова Н.А. 2012. Об обнаружении ноктилюкоидной динофлагеллаты *Scaphodinium mirabile* Margalef, 1963 в северо-западной части Черного моря в прибрежных водах Крыма. *Мор. экол. журн.* 21(2): 64–73].
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2022. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway.
- Kawai H., Nakayama T. 2015. In: *Syllabus of plant families. Adolf Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*. Ed. 13. Stuttgart: Borntraeger Sci. Publ. Pp. 11–64; 103–139.
- Krakhmalnyi A.F. 1995a. *Dinophyta* of continental water bodies of Ukraine. *Algologia*. 5(3): 263–269. [Крахмальний А.Ф. 1995а. *Dinophyta* континентальних водоемів України. *Альгологія*. 5(3): 263–269].
- Krakhmalnyi A.F. 1995b. Dinophyte algae – indicators of the ecological state of the reservoirs of the Shatsk National Park. In: *Problems of the formation and functioning of newly created reserves: Abstracts*. Grimaliv, 12–15 June 1995. Pp. 192–193. [Крахмальний А.Ф. 1995b. Динофитовые водоросли–индикаторы экологического состояния водоемов Шатцкого национального парка. В кн.: *Проблеми становлення і функціонування новостворених заповідників: Тез. докл. Гримайлів (12–15 червня 1995 р.)*. С. 192–193].
- Krakhmalnyi A.F. 2013. In: *Materiales X All-Russian scientific and practical conferences* (Tobolsk, 25–26 Oct., 2013). Tobolsk. Pp. 135–137. [Крахмальний А.Ф. 2013. Новый для пресных водоемов СНГ вид динофлагеллят – *Woloszynskia limnetica* Bursa (*Dinoflagellata*). В кн.: *Материалы X Всероссийской научно-практической конференции* (Тобольск, 25–26 окт. 2013 г.). Тобольск. С. 136–137].
- Krakhmalnyi A.F. 2014. *Peridinopsis cunningtoni* Lemmerm. – the new species of dinoflagellates (*Dinoflagellata*) for the Black Sea. *Mor. Ecol. J.* 13(3): 43–46. [Крахмальний А.Ф. 2014. *Peridinopsis cunningtoni* Lemmerm. – новый вид динофлагеллят (*Dinoflagellata*) для Черного моря. *Мор. экол. журн.* 13(3): 43–46].
- Krakhmalnyi A.F. 2015. *Ceratium rhomvodes* B.Hieckel – new species of dinoflagellates for the fresh bodes Ukraine (*Dinoflagellata*, *Dinophyta*): In: *Materials of XII All-Russian scientific and practical conferences*. Tobolsk. Pp. 41–43.
- Krakhmalnyi A.F. 2015. *Gymnodinium feofanium* Krakhm. sp. nov. (*Dinophyta*, *Dinoflagellata*). *Int. J. Algae*. 17(2): 143–148. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v17.i2.30>
- Krakhmalnyi O.F., Terenko G.V. 2019. *Chimonodinium lomnickii* (Wolosz.) Craveiro et all. (*Dinoflagellata*) – Agent of winter water "bloom" in the Odessa Bay (the Black Sea). *Hydrobiol. J.* 55(4): 55–62.
- Krakhmalnyi A., Bryantseva Yu., Velikova V. 2012. Black Sea *Dinoflagellata* (History of the research and current biodiversity). *Turkish J. Fisher. Aquat. Sci.* 12: 539–546.
- Krakhmalnyi A.F., Okolodkov Y.B., Bryantseva Yu.V., Sergeeva A.V., Velikova V.N., Derezyuk N.V., Terenko G.V., Kostenko A.G., Krakhmalnyi M.A. 2018. Revision of the dinoflagellate species composition of the Black. *Альгологія*. 28(4): 428–448. <https://doi.org/10.15407/alg28.04.428>
- Kubryakova E.A., Kubryakov A.A., Stanichny S.V. 2018. Impact of winter cooling on water vertical entrainment and intensity of phytoplankton bloom in the Black Sea. *Physical Oceanography*. 34(3): 206–222.
- Mikaelyan A.S., Kubryakov A.A., Silkin V.A., Pautova L.A., Chasovnikov V.K., 2018. Regional

- climate and patterns of phytoplankton annual succession in the open waters of the Black Sea. Deep Sea Research Part I. *Oceanographic Research Papers*. 142: 44–57.
- Moestrup Ø., Calado A.J. 2018. In: *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Vol. 6. Berlin: Springer Spektrum.
- Radchenko V.G., Burda P.I., Pashkevich N.A., Konyakin S.M., Krakhmalnyi O.F., Gaponova L.P., Matyashuk R.K., Shupova T.V., Dubrovsky Yu.V. 2019. Theophany Garden Art Park is a center of biodiversity of the urban ecosystem Kyiv. *Ekol. Nauky*. 2(25): 138–146. [Радченко В.Г., Бурда Р.І., Пашкевич Н.А., Конякін С.М., Крахмальний О.Ф., Гапонова Л.П., Матяшук Р.К., Шупова Т.В., Дубровський Ю.В. 2019. Парк-пам'ятка садово-паркового мистецтва Феофанія – осередок біотичного різноманіття урбаноекосистеми Києва. *Екол. науки*. 2(25): 138–146].
- Serikova I., Tokarev Yu., Evstigneev V., Bryantseva Yu. 2017. *Sensitivity of the Black sea bioluminescence field structure to sea surface temperature anomalies*: Abstr. 7<sup>th</sup> Int. Symp. ecologists Montenegro (Sutomore, Montenegro, 4–7 Oct., 2017). Sutomore, Montenegro. P. 151.
- Serikova I.M., Bryantseva Yu.V., Tokarev Yu.N., Stanichniy S.V., Vasilenko V.I. 2016. Response of Phytoplankton of the Sevastopol Coastal zone to Climate Peculiarities of the years 2009–2012. *Hydrobiol. J.* 52(1): 39–48.
- Serikova I.M., Bryantseva Yu.V., Evstigneev, Piontkovsky S.A., Zhuk V.F., Georgieva E.Yu., Minsky I.A. 2021. In: *International scientific conference dedicated to the 150th anniversary of the Sevastopol Biological Station*: Abstracts. Sevastopol. Pp. 319–320. [Серикова И.М., Брянцева Ю.В., Евстигнеев В.П., Пионтковский С.А., Жук В.Ф., Георгиева Е.Ю., Минский И.А. 2021. Влияние холодных зим на сезонную сукцессию фитопланктона и структуру поля биолуминесценции в шельфовой зоне в районе Севастополя. В кн.: *Международная научная конференция, посвящённая 150-летию Севастопольской биологической станции*: Тез. докл. Севастополь. С. 319–320].
- Terenko L.M. 2005. *The dinoflagellates of the north-western part of the Black Sea: diversity and ecology*. Appendix A of the Diss. Cand. Biol. Sci. Sevastopol. Pp. 191–197. Теренко Л.М. 2005. *Динофлагелляты побережья северо-западной части Чёрного моря: разнообразие и экология*. Приложение А дис. канд. биол. наук. Севастополь. С. 191–197].
- Terenko L.M. 2011. Genus *Dinophysis* Ehrenb. (*Dinophyta*) in the Ukrainian coastal waters of the Black Sea: species composition, distribution, dynamics. *Algologia*. 21(3): 346–357. [Теренко Л.М. 2011. Род *Dinophysis* Ehrenb. (*Dinophyta*) в украинских прибрежных водах Чёрного моря: видовой состав, распределение, динамика. *Альгология*. 21(3): 346–357].
- Terenko G.V. 2019. In: *Advances in Modern Phycology*: Abstr. IV Int. Conf. Pp. 110–111.
- Terenko G.V., Krakhmalnyi A.F. 2019. In: *Achievements in studies of marginal effect in water ecosystems and their practical significance*: Abstr. Int. sci. conf. (Odesa, June 13–14, 2019). Odesa. P. 57.
- West G.S., Fritsch F.E. 1927. *A treatise on the British freshwater algae*. New and revised ed. 23. Cambridge: Univ. Press. Pp. 1–534.

Підписав до друку П.М. Царенко

Bryantseva Yu.V. 2022. **Current information on the diversity of dinoflagellates of Ukraine.** *Algologia*. 32(1): 53–67.

M.G. Kholodny Institute of Botany NAS of Ukraine,  
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01601, Ukraine

Present current information on the diversity of *Dinoflagellata* in Ukraine. The study of the species composition of microalgae in modern climate change remains relevant. *Dinoflagellates*, especially luminous species, are sensitive to anomalies in the warm Black Sea and can serve as a convenient indicator of the state of aquatic ecosystems due to the rapid response to external influences. The use of electron microscopy, as well as molecular genetic research methods over the past 10 years have made it possible to observe significant changes in the taxonomic system of the *Miozoa* division of the superclass *Dinoflagellata*. Based on the analysis of 204 literature sources and revision of the taxonomic composition of dinoflagellates of Ukraine, according to the international database AlgaeBase, it is established that the current list of *Dinoflagellates* of Ukraine includes 370 species (397 wats), belonging to 3 classes, 14 orders, 45 families and 98 genera. The number of species found in Ukraine is an order of magnitude lower than that currently known for *Miozoa* in the world (3636), and their distribution by order almost coincides and is very uneven: 3 orders include 63% of currently known species and 71% found in Ukraine. The most diverse in Ukraine are the orders *Peridinales* (121 species, 32.4%), *Gymnodinales* (82, 22%) and *Gonyaulacales* (61, 16.4%). Analysis of the distribution of dinoflagellates in the territorial waters of Ukraine by main algae-floristic areas confirmed that most of them live in marine waters (273, 55%), which is twice as large as terrestrial (128, 26%) and a significant proportion occurs in estuaries – 92, 19%). Among the species found on land, the largest number is attributed to the Dnieper–Black Sea (108 taxa) and Carpathian–Danube algae sub-provinces (71) due to the fact that they include contact zones of the main rivers of Ukraine and the Black Sea–Azov waters. Over the last decade, the species composition of dinoflagellates of Ukraine and their taxonomy have undergone significant changes. The number of species, orders and genera has increased, but as a result of the fact that some species have been renamed, the actual number of new species and WWT has increased by 85 units and one species has been described as new to science. But the species diversity of some dinoflagellates regions of Ukraine remains insufficiently studied, and some of them require additional research.

**K e y w o r d s:** dinoflagellates, species structure, ecotopes of Ukraine, diversity