

БРЯНЦЕВА Ю.В. (<https://orcid.org/0000-0002-1790-5944>)

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська, 2, Київ 01601, Україна
brekall5@gmail.com

РІЗНОМАНІТТЯ ТА РОЗПОДІЛ ДІНОФЛАГЕЛЯТ У ВОДОЙМАХ УКРАЇНИ (КРИТИКО-СИСТЕМАТИЧНА РЕВІЗІЯ)

Реферат. Здійснено критико-систематичну ревізію водоростей України суперкласу *Dinoflagellata* типу *Miozoa*. Представлено результати узагальнення ретроспективних та сучасних даних щодо їхнього зонального та еколого-типологічного розподілу. Для територіальних вод України станом на 2022 р. відомо 366 видів (393 внутрішньовидових таксони, ввт), що належать до 3 класів, 14 порядків, 45 родин та 98 родів. За останні два десятиліття знайдено 108 нових видів, з них 100 – для українського сектору Чорного моря, а 8 вперше виявлені в континентальних водоймах України, 1 – новий для науки. Суттєві зміни в систематичному складі дінофлагелят у цей період обумовлені також появою нових таксономічних комбінацій, що значно розширило родовий спектр цих водоростей. Найбільш різноманітно представлені порядки: *Peridinales* (118 видів), що становить третину всіх видів, *Gymnodinales* (80, або 21,9%) та *Gonyaulacales* (60, або 16,4%). Більшу кількість видів цих порядків мали роди *Gymnodinium* (41), *Protoperdinium* (41), *Triplos* (15), а також *Dinophysis* (25) порядку *Dinophysales*. Особливістю зонального розподілу видів дінофлагелят на території України є збільшення їхнього різноманіття в південно-східному напрямку, від Українського Полісся до Чорного моря. Більше половини видів (56%) та родів (59%) відзначені лише в межах однієї фізико-географічної зони чи моря. Зокрема, тільки в морях виявлено 172 види (47%) та 41 рід (41,8%). Оскільки дінофлагеляти є переважно морськими водоростями, найбільше різноманіття та своєрідний видовий склад спостерігається у Чорному морі – майже 80% усіх видів і родів. У розпрісненому Азовському морі родів було втричі (25%), а видів у 4 рази менше (21%), ніж в Чорному.

Надійшла до редакції 25.03.2023. Після доопрацювання 25.04.2023. Підписана до друку 26.04.2023.
Опублікована 20.06.2023

Ц и т у в а н н я : Брянцева Ю.В. 2023. Різноманіття та розподіл дінофлагелят у водоймах України (критико-систематична ревізія). *Альгологія*. 33(2): 98–126. <https://doi.org/10.15407/alg33.02.098>

У Степовій зоні (СТ) України, яка має широкий спектр типів водойм, спостерігалось найвище серед усіх зон суходолу різноманіття дінофлагелят – 39,6% видів і 57% родів, відомих в Україні. За екологічними ознаками у флорі дінофлагелят частка морських та солонуватоводно-морських форм разом (63,5%) в 2,5 раза переважала відсоток прісноводних та прісноводно-солонуватоводних (26,5%). Значну частку складали види з широкою екологічною амплітудою (6,3%). Водойми з різним ступенем мінералізації, до яких належать лимани й мінералізовані водойми, а також зони контакту прісних і морських вод (гирла річок), мали у своєму складі представників морських та солонуватоводних комплексів, які відсутні в інших типах континентальних водойм. Лимани займали друге місце після морів за видовим багатством (36% видів і 57% родів) з переважанням морських та солонуватоводних видів (58,5%). У цілому в континентальних водоймах знайдено 201 вид, що в 1,4 раза менше, ніж у морських акваторіях. Серед континентальних водойм (за винятком лиманів) за видовим різноманіттям переважали озера (22,4%) та ставки (21,6%), далі – річки (16,4%) та болота (15,8%), в яких домінували прісноводні види. Широко поширені в Україні 34 види, 8 з яких – евритопні. Незмінним залишається склад видів, що світяться (36), а 25 відомих як збудники «цвітіння» води, 27 видів є токсичними. Частина видів (63, або 17%), знайдених переважно в Чорному морі, відомі за одним посиланням, 40 з яких були ідентифіковані більше 50 років тому. На сьогодні їх наявність у водах України потребує додаткових досліджень. Таксономічний статус 8 видів та однієї форми ще не визначений. Надалі відомості щодо систематичного складу дінофлагелят України зміняться завдяки використанню сучасних молекулярно-філогенетичних методів.

Ключові слова: дінофлагеляти, таксономічна структура, видове багатство, екологічний спектр, водойми України

Вступ

Дослідження біологічного та видового різноманіття як складова оцінки екологічного стану та сталості екосистем набуло особливого значення в останні десятиріччя, в період явних ознак зміни клімату. Особливо актуальним воно стало нині, за умов потужного збільшення антропогенного впливу на екосистеми внаслідок воєнних дій в Україні. Масштаб і наслідки такого впливу будуть досліджуватися в наступні десятиліття, але наразі необхідно провести критико-систематичну ревізію всіх таксономічних груп для порівняльного аналізу. Крім того, як було показано (Bryantsev, Bryantseva, 1999), поєднання антропогенних та кліматичних чинників може мати кумулятивний ефект, що посилить негативні наслідки в майбутньому.

Мікроводорості добре відомі як модельний об'єкт досліджень завдяки швидкій реакції на різноманітний вплив. Дослідження видового різноманіття та зміни кількісних показників окремих груп та угруповань в цілому в межах конкретної території необхідні для оцінки її сучасного

стану (Hillebrand et al., 2018). Однією з таких груп є динофлагеляти, історія досліджень яких описана в багатьох зведеннях (Krakhmalnyi, 1995a, b; Krakhmalnyi et al., 2006; Bryantseva et al., 2016; Bryantseva, 2020). Найбільш повний огляд динофлагелят Чорного моря, а також територіальних вод України представлений в роботах О.Ф. Крахмального (Krakhmalnyi, 2011a, b; Krakhmalnyi et al., 2018). Результати флористичних та гідробіологічних досліджень українських альгологів, які охоплювали як морські, так і континентальні води України, наведені в літературі (Krakhmalnyi, 2002a, b, 2008, 2010, 2013, 2014a–d, 2015a, b, 2016, 2017a, b, 2018, 2019; Terenko, 2005, 2011; Lyaluk, Klimyuk, 2011; Zarembo, 2011, 2013; Bryantseva, Gorbunov, 2012; Belous, Klochenko, 2013; Belous et al., 2013; Konischuk, 2013; Terenko et al., 2013; Terenko, 2014, 2015, 2017, 2019a, b; Krakhmalnyi, Shindanovina, 2015; Gerasymyuk, 2018; Berezovskaya, 2019; Krakhmalnyi, Terenko, 2002, 2019; Derezyk, 2020; Snigireva et al., 2021; Terenko, Krakhmalnyi, 2022).

Завдяки використанню електронної мікроскопії, а також молекулярних та генетичних методів дослідження відбулися суттєві зміни в таксономічній системі суперкласу *Dinoflagellata* (Guiry, Guiry, 2023). В останні два десятиліття ідентифіковано багато нових видів для територіальних вод України як в українському секторі Чорного моря, так і в прісноводних водоймах. Серед останніх *Gymnodinium feofanicum* є новим для науки (Krakhmalnyi, 2015a). Тому нарізла необхідність перегляду даних щодо різноманіття динофлагелят та особливостей їхнього розподілу в водоймах України.

Таким чином, метою даної роботи було проведення критико-систематичної ревізії різноманіття динофлагелят та їхнього поширення в різних типах водойм України з урахуванням ретроспективних і особистих даних. Повний перелік таксонів динофлагелят буде опубліковано у продромусі спорових рослин України, який готується до друку. Попередні відомості щодо систематичного складу динофлагелят наведені в роботі (Bryantseva, 2022). Назви таксонів усіх рангів приведені відповідно до *AlgaeBase* (Guiry, Guiry, 2023). За основу поділу на зони взято принцип фізико-географічного районування України (Marynych, Shishchenko, 2003).

Результати та обговорення

У результаті проведення критико-систематичної ревізії різноманіття водоростей встановлено, що для територіальних вод України станом на 2022 р. відомо 366 видів динофлагелят, представлених 393 формами (враховуючи ті, що містять номенклатурний тип виду). Вони належать до 3

класів, 14 порядків, 45 родин та 98 родів (табл. 1). Це суттєво більше порівняно з останніми даними (Krakhamalnyi, 2011a, b), де було вказано 270 видів (292 форми), що належали до 60 родів (див. табл. 1), 32 родин, 11 порядків 3 класів. Суттєві зміни в систематичному складі дінофлагелят в цей період обумовлені новими знахідками і появою нових таксономічних комбінацій, що значно розширило їх родовий спектр (від 60 до 98).

У першу трійку за видовим багатством в Україні, як і в світі загалом, входять порядки *Peridiniales* (12 родин, 30 родів та 118 видів), що становить третину всіх видів, *Gymnodiniales* (7 родин, 13 родів та 80 видів, або 21,9%), та *Gonyaulacales* (7 родин, 19 родів та 60 видів, або 16,4%). Разом вони складають 70% знайдених видів. Серед них найбільшою кількістю видів вирізняються роди *Protoperidinium* (41), *Gymnodinium* (41), та *Tripos* (15), переважна більшість яких мешкає в Чорному морі. Багато видів належать морському роду *Dinophysis* (25), порядок *Dinophysales*. Більше половини родів (52) представлені одним видом (див. табл. 1).

Частина видів (63, або 17%) відомі за одним посиланням, з них 38 ідентифіковані більше 50 років тому, отже їхня наявність у водах України на сьогодні потребує додаткових досліджень. За останні два десятиліття виявлено 108 нових видів, з них 48 увійшли до зведення О.Ф. Крахмального (Krakhamalnyi, 2011a, b). Але відсутність посилань на джерела для кожного виду не дозволяє визначити, хто саме і коли вперше вказав новий для вод України вид. Тому ми вирішили навести всі види, знайдені за останні два десятиліття, з відповідними посиланнями (табл. 2).

Таксономічний статус 8 видів та однієї форми ще не визначений: *Amphidinium luteum* Skuja, *Dinophysis baltica* (Paulsen) Kof. & Skogsb., *Glenodinium helicozoster* T.M.Harris, *Gonyaulax gracilis* J.Schiller, *Katodinium parvulum* Litvin., *Peridiniopsis gymnodinium* (Penard) Bourr., *Prorocentrum caspicum* (Kisselev) Krachm. та *Tripos furca* var. *berghii* (Lemmerm.) F.Gómez (Guiry, Guiry, 2023). Незмінним залишається склад видів, що світяться (36), а 25 видів зареєстровані як збудники «цвітіння» води, 3 з них зареєстровані після 2000 р.: *Gyrodinium cornutum* (C.H.G.Pouchet) Kof. & Swezy (Нестерова, 2003), *Margalefidinium polykrikoides* (Margalef) F.Gómez, Richlen & D.M.Anderson (Terenko, 2001b) та *Peridinium quadridentatum* (F.Stein) G.I.Hansen (Terenko, 2019a), а 7 відомі як токсичні. Загалом токсичними визнано 27 видів, більшість з яких мешкає в морях: *Akashiwo sanguinea* (K.Hirasaka) G.I.Hansen & Moestrup, *Alexandrium ostenfeldii* (Paulsen) Balech & Tangen, *A. tamarense* (M.Lebour) Balech, *Amphidinium operculatum* Clap. & J.Lachm., *Gonyaulax spinifera* (Clap. & J.Lachm.) Diesing, *Lingulodinium polyedra* (F.Stein) J.D.Dodge, *Margalefidinium polykrikoides* (Margalef) F.Gómez, Richlen & D.M.Anderson, *Phalacroma ovatum* (Clap. &

Lachmann) Jorgensen, *P. rotundatum* (Clap. & J.Lachm.) Kof. & Michener, *Prorocentrum cordatum* (Ostenf.) J.D.Dodge, *P. lima* (Ehrenb.) F.Stein, *Protoceratium reticulatum* (Clap. & J.Lachm.) Bütschli, та 15 видів роду *Dinophysis*. Але для чорноморських популяцій недостатньо відомостей щодо токсичності цих видів, тому їх вважають потенційно токсичними (Ryabushko, 2003). Усі вони були відомі в різні роки протягом усього періоду досліджень, крім 4, що з'явилися після 2000 р.: *Alexandrium tamarense*, *Dinophysis islandica* Paulsen (Terenko, 2001a), *Margalefidinium polykrikoides* (Terenko, 2001b) та *Dinophysis minuta* (Cleve) Balech (Terenko, 2005a).

Розподіл за фізико-географічними зонами

Зональний розподіл видів динофлагелят на території України мав певні особливості (див. табл. 1). Видове різноманіття поступово збільшувалося в південно-східному напрямку: від Українського Полісся (УП) до морських акваторій. Відомо, що як у Світовому океані, так і в Україні найбільшого різноманіття динофлагеляти досягають в морських водах. Майже 80% видів та родів, відомих в Україні, мешкають у Чорному морі, в розпрісненому Азовському їх втричі менше (21% видів та 25% родів). Видовий склад динофлагелят цих морів був подібний, за винятком трьох видів: *Gymnodinium albulum* Er.Lindem., *Peridinium aciculiferum* f. *inermis* Wołosz. та *Protoperidinium cerasus* (Paulsen) Balech, які не зустрічалися в Чорному морі.

Невелика кількість видів (34, або 9,3%) широко поширена у водах України (як суходолу, так і морів) і належить до прісноводно-солонуватоводного комплексу видів. З них тільки 8 (2,2%) видів можна вважати евритопними: *Apocalathium aciculiferum* (Lemmerm.) Craveiro, Daugbjerg, Moestrup & Calado, *Glenodinium pulvisculus* (Ehrenb.) F.Stein, *Nusuttodinium aeruginosum* (F.Stein) Y.Takano & T.Horig., *Parvodinium inconspicuum* (Lemmerm.) Carty, *P. pusillum* (Penard) S.Carty, *Peridinium bipes* F.Stein, *Peridinium cinctum* (O.Müll.) Ehrenb., *Glochidinium penardi-forme* (Lemmerm.) Boltovskoy, які вказані в найбільшій кількості різнотипних водойм (як в континентальних, так і в морських).

Більше половини видів (207 або 56,6%) та родів (58 або 59%), відомих в Україні, визначені лише в межах однієї фізико-географічної зони або моря. З них 174 види (47,5%) водоростей та 41 рід (41,8%) зустрічалися тільки в морях. А 33 види (8,5%) та 17 (17%) родів знайдені лише в одній із зон суходолу та більше ніде не зустрічалися: *Borghiella*, *Ceratium*, *Chimonodinium*, *Cystodinedria*, *Cystodinium*, *Dinococcus*, *Dinosphaera*, *Durinskia*, *Hemidinium*, *Jadwigia*, *Katodinium*, *Matvienkodium*, *Opisthoaulax*, *Peridiniopsis*, *Staszicella*, *Thompsodinium*, *Tovellia*.

Таблиця 1. Родовий спектр дінофлагелат України за фізико-географічними зонами та зміни в порівнянні з 2011 р.*

№	Рід	Фізико-географічні зони																Таксономічний ранг					
		Чорне море				Азовське море				УП		ЛС		СТ		ГК		УК		нижче роду			
		оц.		%		оц.		%		оц.	%	оц.	%	оц.	%	оц.	%	оц.	%	2011	2022		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
1	<i>Akashiwo</i> G.I. Hansen & Moestrup	1	0.35	1	1.28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
2	<i>Alexandrium</i> Halim	3	1.06	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
3	<i>Amphidinium</i> Clap. et J.Lachm.	19	6.71	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
4	<i>Amylax</i> Meunier	1	0.35	1	1.28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
5	<i>Apocalathium</i> Craveiro, Daugbjerg, Moestrup & Calado	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
6	<i>Archaepiridinium</i> Jørgensen	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
7	<i>Bernardinium</i> Chodat	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
8	<i>Biecheleria</i> Moestrup, K.Lindberg & Daugbjerg	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
9	<i>Borghiella</i> Moestrup, G.I.Hansen & Daugbjerg	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
10	<i>Bysmatrum</i> M.A.Faust & K.A.Steindinger	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
11	<i>Ceratium</i> Schrank	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
12	<i>Chimonodinium</i> Craveiro, Calado, Daugbjerg, Gert Hansen & Moestrup	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
13	<i>Cladopyxis</i> F.Stein	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
14	<i>Cochlodinium</i> F.Schütt	4	1.41	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
15	<i>Cystodinium</i> Pascher	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
16	<i>Cystodinium</i> G.A.Klebs	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
17	<i>Dinococcus</i> Fott	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
18	<i>Dinophysis</i> Ehrenb.	25	8.83	9	11.54	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
19	<i>Dinophysa</i> Kof. & J.R.Michener	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
20	<i>Diplopsalis</i> Bergh	2	0.71	2	2.56	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
21	<i>Diplopsalopsis</i> Meunier	1	0.35	1	1.28	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
22	<i>Durinskia</i> Carty & Elenor R.Cox	2	0.71	1	1.28	2	3.57	1	1.16	3	1.99	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

23	<i>Euscalifera</i> Zhun Li, Gottschling, K.N.Mertens, H.Gu & H.H.Shin	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1
24	<i>Glenodiniopsis</i> Wolosz.	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
25	<i>Glenodinium</i> Elrenb.	6	2.12	3	3.85	2	3.57	5	5.81	5	3.31	-	-	-	-	-	-	7	10
26	<i>Glochidinium</i> Boltovskoy	-	-	-	-	-	1	1.79	1	1.16	1	0.66	-	-	-	-	-	1	1
27	<i>Gloedodinium</i> G.A.Klebs	-	-	-	-	-	1	1.79	1	1.16	1	0.66	-	-	-	-	-	0	1
28	<i>Goniadoma</i> F.Stein	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	1
29	<i>Gonyaulax</i> Diesing	11	3.89	6	7.69	1	1.79	-	-	-	8	5.30	-	-	-	-	-	13	11
30	<i>Gymnodinium</i> F.Stein	29	10.60	3	3.85	4	7.14	11	12.79	20	13.25	-	-	-	-	-	-	28	41 (42)
31	<i>Gyrodinium</i> Kof. & Swezy	16	5.65	3	3.85	-	-	-	-	7	4.64	-	-	-	-	-	-	13	16
32	<i>Hemidinium</i> F.Stein	-	-	-	-	-	-	-	1	1.16	-	-	-	-	-	-	-	2	1
33	<i>Herdmania</i> Dodge	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1
34	<i>Heterocapsa</i> F.Stein	2	0.71	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2
35	<i>Huia</i> H.F.Gu, K.N.Mertens, T.T.Liu	1	0.35	1	1.28	-	-	-	-	1	0.66	-	-	-	-	-	-	1	1
36	<i>Hypnodinium</i> G.A.Klebs	-	-	-	-	-	-	-	-	1	0.66	-	-	-	-	-	-	1	1
37	<i>Jadwigia</i> Moestrup	-	-	-	-	-	1	1.79	3	3.49	1	0.66	-	-	-	-	-	0	3
38	<i>Kapelodinium</i> Boutrup, Moestrup & Daugbjerg	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1
39	<i>Katodinium</i> Fott	-	-	-	-	-	-	-	1	1.16	-	-	-	-	-	-	-	6	1
40	<i>Kolkwitzella</i> Er.Lindem.	1	0.35	-	-	-	1	1.79	1	1.16	1	0.66	-	-	-	-	-	2	1
41	<i>Kryptoperidinium</i> Er.Lindem.	2	0.71	1	1.28	-	-	-	-	-	1	0.66	-	-	-	-	-	1	2
42	<i>Lebourdinium</i> F.Gómez, H.Takayama, D.Moreira & P.López	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1
43	<i>Lessardia</i> J.F.Saldarriaga & F.J.R.Taylor	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1
44	<i>Levanderina</i> Moestrup, P.Hakunen, G.I.Hansen, Daugbjerg & M.Ellegaard	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	1	0.66	-	-	-	-	-	0	1
45	<i>Lingulodinium</i> D.Wall	1	0.35	1	1.28	-	-	-	-	-	1	0.66	-	-	-	-	-	1	1
46	<i>Margalefidinium</i> F.Gómez, Richlen & D.M.Anderson	2	0.71	-	-	-	-	-	-	-	1	0.66	-	-	-	-	-	0	2
47	<i>Marvinkodinium</i> Krachm.	-	-	-	-	-	-	-	1	1.16	-	-	-	-	-	-	-	3	1
48	<i>Mesoporos</i> Lillick	1	0.35	1	1.28	-	-	-	-	-	1	0.66	-	-	-	-	-	1	1
49	<i>Micracanthodinium</i> Deflandre	2	0.71	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	2
50	<i>Monaster</i> F.Schlüt	1	0.35	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0	1
51	<i>Naiadinium</i> Carty	-	-	-	-	-	1	1.79	1	1.16	1	0.66	-	-	-	-	-	0	1

[illegible]

* Останнє зведення А. Ф. Крахмального (KraKhmalnyi, 2011a, b).

Таблиця 2. Нові для України види, знайдені після 2000 р.

Таксон*	Посилання**
<i>Gymnodinium kowalevskii</i> Pitzik, <i>Polykrikos hartmannii</i> W.Zimm. (= <i>Pheopolykrikos hartmannii</i> (W.Zimm.) Matsuoka & Fukuyo), <i>Pronoctiluca acuta</i> (Lohmann) J.Schiller, <i>Prorocentrum aporum</i> (J.Schiller) J.D.Dodge (= <i>Exuviaella apora</i> J.Schiller)*, <i>Protoperidinium</i> <i>pyriforme</i> subsp. <i>breve</i> (Paulsen) Balech (= <i>Peridinium breve</i> (Paulsen) Paulsen)	Bryantseva, 2000 (5)
<i>Gymnodinium uberrimum</i> (G.J.Allman) Kof. & Swezy, <i>Polykrikos</i> <i>kofoidii</i> Chatton, <i>Tripos longirostrum</i> (Gourret) Hallegr. & Huisman (= <i>Ceratium longirostrum</i> Gourret)	Terenko, Terenko, 2000 (3)
<i>Gymnodinium radiatum</i> Kof. & Swezy	Krakhmalnyi, 2001
<i>Amphidinium acutissimum</i> J.Schiller, <i>Gyrodinium pusillum</i> (A.J.Schill.) Kof. & Swezy, <i>Oxytoxum caudatum</i> J.Schiller, <i>Oxytoxum gladiolus</i> F.Stein, <i>Oxytoxum variabile</i> J.Schiller, <i>Pyrocystis elegans</i> Pavill., <i>Pyrocystis pseudonociluca</i> Wyville-Thompson (= <i>Pyrocystis</i> <i>nociluca</i> Murray ex Haeckel), <i>Tripos pentagonum</i> (Gourret) F.Gómez (= <i>Ceratium pentagonum</i> Gourret)	Senichkina et al., 2001 (8)
<i>Alexandrium pseudogonyaulax</i> (Biech.) T.Horig. ex K.Yuki & Fukuyo, <i>A.</i> <i>tamarense</i> (M.Lebour) Balech, <i>Dinophysis islandica</i> Paulsen, <i>Dinophysis</i> <i>recurva</i> Kof. & Skogsb., <i>Gymnodinium aureolum</i> (Hulburt) G.I.Hansen (= <i>Gyrodinium aureolum</i> Hulburt), <i>Margalefidinium polykrikoides</i> (Margalef) F.Gómez, Richlen & D.M.Anderson (= <i>Cochlodinium</i> <i>polykrikoides</i> Margalef)*	Terenko, 2001a, b (6)
<i>Unruhdinium kevei</i> (Grigorszky & F.Vasas) Gottschling (= <i>P. rhomboides</i> Krachm.)	Krakhmalnyi, 2002a (1)
<i>Prorocentrum micans</i> f. <i>duplex</i> Krachm. & Terenko, <i>Prorocentrum</i> <i>ponticum</i> Krachm. & Terenko	Krakhmalnyi, Terenko, 2002 (2)
<i>Protoperidinium longipes</i> Balech, <i>Protoperidinium longispinum</i> (Kof.) Balech (= <i>Peridinium longispinum</i> Kof.)	Nesterova, 2002
<i>Dinophysis odiosa</i> (Pavill.) L.S.Tai & Skogsb.	Senicheva, 2002
<i>Cochlodinium brandtii</i> A.Wulff, <i>Herdmania litoralis</i> J.D.Dodge	Polikarpov et al., 2003 (2)
<i>Spatulodinium pseudonociluca</i> (C.H.G.Pouchet) J.Cachon & M.Cachon (= <i>Gymnodinium pseudonociluca</i> Pouch.)	Terenko, 2003
<i>Gyrodinium cornutum</i> (C.H.G.Pouchet) Kof. & Swezy, <i>Prorocentrum</i> <i>maximum</i> (Gourret) Schill., <i>Protoperidinium globulus</i> (F.Stein) Balech	Nesterova, 2003 (3)
<i>Amphidinium klebsii</i> Kof. & Swezy, <i>A. sphenoides</i> A.Wulff, <i>Gymnodinium arcticum</i> A.Wulff, <i>Micracanthodinium bacilliferum</i> (J.Schiller) Deflandre (= <i>Cladopyxis bacillifera</i> J.Schiller), <i>Oxytoxum</i> <i>reticulatum</i> (F.Stein) F.Schütt, <i>O. scolopax</i> F.Stein, <i>O. sphaeroideum</i> F.Stein, <i>O. viride</i> J.Schiller, <i>Peridiniella catenata</i> (Levander) Balech, <i>Prorocentrum nanum</i> J.Schiller, <i>Protoceratium areolatum</i> Kof.,	Senichkina et al., 2004b (19)

<i>Protoperidinium bispinum</i> (Schill.) Balech (as <i>Peridinium bispinum</i> Schill.), <i>Protoperidinium thorianum</i> (Paulsen) Balech, <i>P. tuba</i> (Schill.) Balech (as <i>Peridinium tuba</i> Schill.), <i>Ptychodiscus noctiluca</i> F.Stein, <i>Tripes candelabrum</i> (Ehrenb.) F.Gómez (= <i>Ceratium candelabrum</i> (Ehrenb.) F.Stein), <i>Tripes hircus</i> (Schröd.) F.Gómez (= <i>Ceratium hircus</i> Schröd.), <i>T. inflatus</i> (Kof.) F.Gómez (= <i>Ceratium inflatum</i> (Kof.) E.G.Jørg.), <i>T. lineatus</i> (Ehrenb.) F.Gómez (= <i>Ceratium lineatum</i> (Ehrenb.) Cleve)	
<i>Amphidinium conradii</i> Schill., <i>A. fusiforme</i> G.W.Martin, <i>A. inflatum</i> Kof., <i>A. turbo</i> Kof. & Swezy, <i>Cochlodinium pupa</i> M.Lebour, <i>Dinophysis minuta</i> (Cleve) Balech, <i>Glenodinium inflatum</i> Meunier, <i>Goniodoma striatum</i> Mangin, <i>Gonyaulax cochlea</i> Meunier, <i>Gymnodinium arcuatum</i> Kof., <i>G. impudicum</i> (S.Fraga & I.Bravo) G.I.Hansen & Moestrup (= <i>Gyrodinium impudicum</i> S.Fraga & I.Bravo), <i>Gymnodinium latum</i> Skuja, <i>G. stellatum</i> Hulburt, <i>Gyrodinium ovum</i> (Schütt) Kof. & Swezy, <i>Oxytoxum turbo</i> Kof., <i>Protoperidinium grenlandicum</i> (Wołosz.) Balech (= <i>Peridinium leonis</i> var. <i>conconvilaterale</i> Kisselev), <i>Protoperidinium leonis</i> (Pavillard) Balech (= <i>Peridinium leonis</i> Pavillard), <i>Prorocentrum oblongum</i> (Schill.) F.J.R.Taylor, <i>Protoperidinium nudum</i> (Meunier) Balech, <i>Speroidium fungiforme</i> (Anissim.) Moestrup & Calado (= <i>Katodinium fungiforme</i> (Anissim.) Fott), <i>Tripes dens</i> (Ostenf. & J.Schmidt) F.Gómez (= <i>Ceratium dens</i> Ostenf. & J.Schmidt), <i>Tripes furca</i> var. <i>berghii</i> (Lemmerm.) F.Gómez (= <i>Ceratium furca</i> var. <i>berghii</i> Lemmerm.), <i>T. fusus</i> var. <i>schuettii</i> (Lemmerm.) F.Gómez (= <i>Ceratium fusus</i> var. <i>schuettii</i> Lemmerm.), <i>T. muellery</i> var. <i>ponticus</i> (Jørg.) F.Gómez (= <i>Ceratium tripes</i> f. <i>ponticum</i> (Jørg.) Schill.), <i>Warnowia maculata</i> (Kof. & Swezy) Er. Lindem., <i>W. schuettii</i> (Kof. & Swezy) Er. Lindem.	Terenko, 2005a (26)
<i>Gymnodinium pygmaeum</i> M.Lebour	Terenko, 2005
<i>Prorocentrum dentatum</i> F.Stein	Krakhmalnyi, 2005
<i>Dinophysis amandula</i> (Balech) Sournia, <i>Gymnodinium minor</i> M.Lebour, <i>Gymnodinium sphaericum</i> (Calkins) Kof. & Swezy, <i>G. sphaeroideum</i> Kof., <i>G. sulcatum</i> Kof. & Swezy, <i>Peridiniopsis gymnodinium</i> (Penard) Bourr., <i>P. penardiformis</i> (Er. Lindem.) Bourr., <i>Tripes pulchellum</i> (Schröd.) F.Gómez (= <i>Ceratium pulchellum</i> Schröd.)	Nesterova et al., 2006 (8)
<i>Gyrodinium pellucidum</i> (Wulff) Schill., <i>Nusuttodinium viride</i> (Penard) Moestrup & Calado (= <i>Gymnodinium viride</i> Penard), <i>Protoperidinium verrucosum</i> (Meunier) Balech (= <i>Peridinium verrucosum</i> Meunier)	Dereziuk, 2008 (3)
<i>Cladopyxis brachiolata</i> F.Stein, <i>Dinophysis apiculata</i> Meunier, <i>D. lenticula</i> var. <i>globularis</i> Kisselev, <i>Gymnodinium lanskoi</i> Roukh., <i>Pselodinium vaubanii</i> Sournia, <i>Pyrocystis lunula</i> (F.Schütt) F.Schütt (= <i>Diplodinium lunula</i> (F.Schütt) G.A.Klebs)	Senicheva, 2008 (6)
<i>Peridiniopsis borgei</i> Lemmerm.	Krakhmalnyi, 2010
<i>Dinophysis nasuta</i> (F.Stein) Parke & P.S.Dixon	Terenko, 2011
<i>Lebouridinium glaucum</i> (M.Lebour) Gómez, Takayam, Moreira & López-García (= <i>Katodinium glaucum</i> (M.Lebour) A.R.Loeb.)	Krakhmalnyi, 2011

<i>Gyrodinium fusus</i> (Meunier) Akselman, <i>Lessardia elongata</i> Saldarriaga & Taylor	Bryantseva, Gorbunov, 2012 (2)
<i>Scaphodinium mirabile</i> Margalef	Gavrilova, 2012
<i>Jadwigia limnetica</i> (Bursa) Moestrup (= <i>Woloszynskia limnetica</i> Bursa)	Krakhmalnyi, 2013
<i>Gymnodinium feofanicum</i> Krachm.	Krakhmalnyi, 2015b
<i>Enciculifera carinata</i> Matsuoka, Kobayashi & Gains	Yasakova, 2015
<i>Peridinium quadridentatum</i> (F.Stein) G.I.Hansen	Terenko, 2019

*У дужках наведено оригінальну назву виду (синонім), вперше вказану в посиланні; ** посилання наведені в хронологічному порядку, у дужках представлена сумарна кількість видів.

У **Степовій зоні** спостерігалось найвище серед усіх зон суходолу України різноманіття дінофлагелат і ціанобактерій (Vinogradova, 2023), що обумовлено наявністю великої кількості різнотипних водойм. Саме тут розташована більшість досліджених лиманів Південно-західного Причорномор'я та гирла великих річок (Дунаю, Дністра, Південного Бугу, Дніпра), що є зоною контакту морських та прісних вод. У ній зареєстровано 39,6% видів та 57,10% відомих для України родів. Тільки в Степовій зоні зустрічалися 9 видів родів *Amphidinium* (3), *Gymnodinium* (4), *Peridiniopsis* (2), а також види: *Bernardinium ucrainicum* (Proshk.-Lavr.) Javornicky, *Cochlodinium pupa* M.Lebour, *Cystodinium unicorne* G.A.Klebs, Klebs. та *Peridinium volzii* f. *compressum* (Er.Lindem.) Lefèvre. Відзначена найбільша подібність у таксономічному складі з наявними в Чорному морі.

Друге місце серед зон суходолу, як і в розподілі ціанобактерій (Vinogradova, 2023), посідає Лісостеп (ЛС) – 23,2% видів та 38,8% родів. Вона виявилася найбільш своєрідною за кількістю родів (17) та унікальних видів (24 видів), але 17 з них були відомі тільки за одним посиланням 50-річної давнини, тому наявність цих видів на сьогодні потребує перевірки. Таксономічний статус трьох видів не визначено. До цієї зони входить Харківська обл., для якої вказується 64 форми дінофлагелат, і вона найбільш вивчена. Українське Полісся займає третє місце (15% видів та 28,6% родів) і відрізняється від інших зон наявністю 5 видів: *Gymnodinium hyalinum* A.J.Schill., *Peridiniopsis pygmaea* (Er.Lindem.) Bourr., *Phytodinium globosum* Pasch., *Stylodinium truncatum* Klebs, *Tetradinium javanicum* G.A.Klebs та двох форм: *Ceratium hirundinella* f. *carinthiacum* (Zeberb.) H.Bachm і f. *piburgense* (Zederb.) H.Bachm. Ці види та один рід (*Phytodinium*) більше ніде не зустрічалися. Найменш вивчені південно-західна частина України та гірські країни: Українські Карпати (УК) – 4,4% видів, 12% родів та Гірський Крим (ГК) – 1,4% та 5% відповідно, які значно поступалися іншим зонам за різноманіттям і не мали унікальності. У цілому в різних

водоймах суходолу знайдено 201 вид (215 форм), що в 1,4 раза менше, ніж у морських акваторіях. В останні десятиліття змінилось уявлення про видове багатство динофлагелят Чорного моря завдяки працям українських альгологів: Н.В. Дерезюк, Д.А. Нестерової, А.Ф. Крахмального, М.І. Сенічевої, Л.В. Сенічкиної, Л.М. Теренько і Г.В. Теренько та ін.

Екологічний спектр та екотічний розподіл динофлагелят

При аналізі відомостей щодо екологічного спектру динофлагелят було виділено наступні категорії: морські та солонуватоводно-морські, солонуватоводні, прісноводно-солонуватоводні, прісноводні, види з широкою екологічною амплітудою (ш.е.а.) та з невизначеною категорією (табл. 3).

Таблиця 3. Розподіл видів динофлагелят України за екологічними категоріями та типами водойм

Водойма	Розподіл видів (од./%) за екол. категоріями						Кількість (од./%)	
	1	2	3	4	5	6	родів	видів
Моря*	242/83,4	3/1,0	6/2,1	-	24/8,3	15/5,2	78/79,6	290/79,2
Лимани*	79/58,5	4/3,0	8/5,9	17/12,6	23/17,0	4/3,0	56/57,1	133/36,3
Мінеральні водойми*	10/38,5	5/19,2	5/19,2	-	6/23,1	-	18/12,24	27/7,4
Гирла річок	4/8,9	-	7/15,6	20/44,4	14/31,1	-	24/24,5	44/12,0
Озера	-	-	8/8,8	51/56,0	22/24,2	10/11,0	45/45,9	82/22,4
Ставки	-	-	7/7,9	55/62,5	16/18,2	10/11,4	35/35,7	79/21,6
Річки	-	-	5/7,5	32/47,8	22/32,8	8/11,9	31/31,6	60/16,4
Болота, торфовища	-	-	4/6,2	42/65,6	12/18,7	6/9,4	31/31,6	58/15,8
Водо-сховища	-	-	5/11,1	24/53,3	14/31,1	2/4,4	23/23,5	42/11,5
Ефемерні водойми	-	-	3/11,1	15/55,5	7/25,9	2/7,4	19/19,4	27/7,4
Канали	-	-	1/7,1	4/28,6	8/57,1	1/7,1	12/12,2	14/3,8
Басейни	-	-	-	6/66,7	2/22,2	1/11,1	6/2,2	8/2,2
Рисові чеки	-	-	1/16,7	2/33,3	3/50,0	-	6/2,2	6/1,6
Всього	242/63,5	8/2,1	14/3,7	78/20,5	24/6,3	15/3,9	98/100	366/100

П о з н а ч е н н я : 1 – морські та солонуватоводно-морські види; 2 – солонуватоводні; 3 – прісноводно-солонуватоводні; 4 – прісноводні; 5 – види з широкою екологічною амплітудою; 6 – невизначена категорія. * – Солоні та солонуваті води, всі інші – прісноводні водойми. Прочерк означає, що види категорії в даному типі водойм відсутні.

Морські та солонуватоводно-морські види об'єднані в одну категорію (Ivanov, 1965), тому що води Чорного моря відносяться до солонуватих, а саме – мезогалінних (5–18‰) (Khilchevskiy et al., 2012). Ця категорія переважала у флорі дінофлагелат (242 види або 63,5%), що в 2,5 раза більше, ніж прісноводних та прісноводно-солонуватоводних разом (92, або 24%) (див. табл. 3). Окрему групу з невизначеною категорією склали прісноводні види, виявлені в Чорному морі, що не є для них типовим місцезростанням (табл. 4). З них 5 видів знайдені тільки в Чорному морі, а 10 видів зустрічалися в різнотипних прісних водоймах України.

Таблиця 4. Розподіл прісноводних видів, нетипових для Чорного моря

Таксон	Тип водойми								
	Солоні та солонуваті		Прісні води						
	м	лм	оз	ст	р	б	вс	еф	к
<i>Amphidinium vigrense</i> Wołosz.	+								
<i>Biecheleria pseudopalustris</i> (Schill.) Moestrup, K. Lindberg & Daugbjerg	+								
<i>Borghiella pascheri</i> (Suchlandt) Moestrup	+		+	+	+	+			
<i>Ceratium hirundinella</i> f. <i>silesiacum</i> Schröd.	+		+	+	+				
<i>Chimonodinium lomnickii</i> (Wołosz.) Craveiro, Calado, Daugbjerg, G.I.Hansen & Moestrup var. <i>lomnickii</i>	+		+	+	+		+		
<i>Glenodinium cinctum</i> Ehrenb.	+			+	+				
<i>Gymnodinium fuscum</i> (Ehrenb.) F.Stein	+		+	+		+	+		+
<i>Gymnodinium palustre</i>	+	+	+	+	+	+		+	
<i>Gyrodinium pusillum</i> (A.J.Schill.) Kof. & Swezy	+								
<i>Nusuttodinium viride</i> (Penard) Moestrup & Calado	+								
<i>Opisthoaulax vorticella</i> (F.Stein) Calado	+		+	+	+	+		+	
<i>Peridiniopsis cunningtonii</i> Lemmerm.	+		+			+			
<i>Peridiniopsis penardiformis</i> (Er. Lindem.) Bourr.	+	+			+				
<i>Sphaerodinium limneticum</i> Wołosz.	+	+	+	+					
<i>Sphaerodinium polonicum</i> Wołosz.	+		+	+					

Позначення: м – моря; лм – лимани; оз – озера; ст – ставки; р – річки; б – болота; вс – водосховища; еф – ефемерні водойми; к – канали.

Додаткові дослідження щодо толерантності цих видів до солоності, можливо, змінять уявлення про їхні адаптивні властивості, або доведуть помилковість ідентифікації чи випадковість потрапляння їх у моря.

В усіх типах водойм значну частку складали види з широкою екологічною амплітудою, ш.е.а. (табл. 5), які займали друге місце серед інших категорій, а в деяких типах водойм навіть перше (канали та рисові чеки). Але для всіх типів водойм загалом вона була вдвічі менша, ніж прісноводних.

Таблиця 5. Розподіл видів з широкою екологічною амплітудою за типами водойм України

Таксон	Тип водойми											Категорія
	Солоні та солонуваті				Прісні води							
	м	лм	мв	гр	оз	ст	р	бтф	вс	еф	к	
<i>Amphidinium rhynchocephalum</i> Anisimova	+	+	+		+	+	+			+		ЕГ [2]
<i>Apocalathium aciculiferum</i> (Lemmerm.) Craveiro, Daugbjerg, Moestrup & Calado	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	М-МСВ [3]; П [1]; П-ПСВ [2]
<i>Bysmatrum subsalsum</i> (Ostenf.) M.A.Faust & K.A.Steindinger	+	+	+		+		+		+			СВ [1, 2]
<i>Cystodinium bataviense</i> G.A.Klebs	+				+	+						М-МСВ [3]; ПР [4]
<i>Diplopsalopsis orbicularis</i> (Paulsen) Meunier var. <i>orbicularis</i>	+	+			+		+					М [4]
<i>Durinskia oculata</i> (F.Stein) G.I.Hansen & Flaim	+	+		+	+	+	+	+	+			П-ПСВ [3]
<i>Glenodiniopsis steinii</i> Wołosz.	+	+		+	+	+	+	+		+		П-ПСВ [3]
<i>Glenodinium paululum</i> Er.Lindem.	+	+	+		+		+					М-МСВ [3]
<i>Glenodinium pulvisculus</i> (Ehrenb.) F.Stein	+	+		+	+	+	+	+	+		+	П-ПСВ [3]
<i>Glochidinium penardi-forme</i> (Lemmerm.) Boltovskoy	+	+		+	+	+	+	+	+		+	ПР [1, 2]

<i>Gonyaulax clevei</i> Ostenf.	+	+		+	+		+		+			ПСВ [1, 2]
<i>Gonyaulax spinifera</i> (Clap. & J.Lachm.) Diesing	+	+		+			+					ЕГ [1, 2] М-МСВ [3]
<i>Gymnodinium</i> <i>paradoxum</i> A.J.Schill.	+	+		+	+	+	+	+	+			ПР [1]; ПСВ [2]
<i>Gyrodinium helveticum</i> (Penard) Y.Takano & T.Horiguchi	+	+			+		+					П-ПСВ [3]
<i>Kolkwitzella acuta</i> (Apstein) Elbrächter	+	+			+	+	+		+		+	М-МСВ [3]
<i>Nusuttodinium</i> <i>aeruginosum</i> (F.Stein) Y.Takano & T.Horig.	+	+			+	+	+	+	+	+	+	ПР [1, 2]
<i>Oblea rotunda</i> (M.Lebour) Balech & Sournia	+	+		+			+					ЕГ [2]; П-ПСВ [3]
<i>Parvodinium</i> <i>inconspicuum</i> (Lemmerm.) Carty	+	+		+	+	+	+	+		+	+	П-ПСВ [3]
<i>Parvodinium pusillum</i> (Penard) S.Carty	+	+	+	+	+	+	+	+	+			П-ПСВ [2]
<i>Peridinium bipes</i> F.Stein	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	П-ПСВ [3]; ЕТ [1]
<i>Peridinium cinctum</i> (O.Müll.) Ehrenb.	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	ЕТ [2]
<i>Protoperidinium</i> <i>achromaticum</i> (Levander) Balech	+	+	+		+		+	+	+			М-МСВ [3]
<i>Unruhdinium penardii</i> (Lemmerm.) Gottschling	+	+		+	+	+	+		+			П-ПСВ [2]
<i>Woloszynskia</i> <i>reticulata</i> R.H.Thomps.	+	+			+	+						ЕГ [2]

У м о в н і п о з н а ч е н н я : м – моря; лм – лимани; мв – мінералізовані водойми; гр – гірла річок; оз – озера; ст – ставки; р – річки; бтф – болота та торфовища; вс – водосховища; еф – ефемерні водойми; к – канали.

Ставлення до солоності: ЕГ – евригалінні; СВ – солонуватоводні; ПР – прісноводні, П-ПСВ – прісноводні та прісноводно-солонуватоводні; М – морські; М-МСВ – морські та солонуватоводно-морські; ЕТ – евритопний. Посилання (у квадратних дужках): 1 – Киселев, 1954; 2 – Матвієнко, Литвиненко, 1977; 3 – Иванов, 1965; 4 – *AlgaeBase*.

Найменше було прісноводно-солонуватоводних (3,7%) та солонуватоводних видів (2,1%). На сьогодні недостатньо відомостей щодо відношення цих видів до солоності. Можливо, частина з них буде переведена до інших категорій, але це потребує подальших досліджень. Крім того, кількість видів цієї категорії може збільшитися за рахунок видів з невизначеної категорії. Серед 24 видів з ш.е.а. 11 відомі як прісноводні та прісноводно-солонуватоводні, згідно даних визначників та *AlgaeBase*, а 5 видів, за деякими джерелами, мають різні ознаки (див. табл. 5). Таким чином, дані щодо розповсюдження динофлагелят у різних типах водойм України свідчать про те, що адаптаційні можливості деяких видів розширюються за рахунок збільшення толерантності до солоності вод.

Якщо співставити різноманіття динофлагелят в основних типах водойм України з урахуванням екологічних ознак, то основним місцем зростання, звичайно, є моря, де переважають морські та солонуватоморські види (83,4%). Широкий спектр адаптацій мали 8,3% видів, а 5,2% складали види з невизначеною категорією. 47% видів динофлагелят України (172 видів), знайдених у морях, не траплялися в інших типах водойм, тобто є типово морськими.

Серед континентальних водойм виокремлюються лимани і мінералізовані водойми з різним ступенем осолонення, а також гирла річок, що є зоною контакту прісних та морських вод. В усіх них були наявні представники морських та солонуватоводних комплексів, які відсутні в інших типах водойм. У мінералізованих водоймах переважали морські та солонуватоморські види (38,5%), а також види з ш.е.а. (23,1%), але з найбіднішим, порівняно з іншими солоними водоймами та морями, видовим багатством (7,4% видів та 12,2% родів). У гирлах річок більший відсоток складали види прісноводно-солонуватоводного комплексу (44,4%) та види з ш.е.а. (31,1%).

Завдяки особливим екологічним умовам лимани посідали друге місце після морів за видовим багатством (36,3%) і мали всі зазначені екологічні категорії видів. Частка родів сягала 57,1%, відомих в Україні. Як і в морях, найбільший внесок у видове багатство вносили м-св.м. види (58,5%), а частка видів з ш.е.а. становила 17,0%. Чотири види – *Cochlodinium pupa* M.Lebour, *Gymnodinium latum* Skuja, *G. sphaeroideum* Kof. та *Peridiniopsis gymnodinium* (Penard) Bourg. – знайдено лише в лиманах.

Серед континентальних водойм найбільшим видовим різноманіттям вирізнялися озера та ставки, в яких, звичайно, переважають прісноводні види (56 та 62,5% відповідно). Всього в озерах та ставках відомо 45,9 та 35,7% усіх визначених родів і 22,4 та 21,6% видів відповідно. Тільки в озерах зустрічалися: *Ceratium hirundinella* f. *carinthiacum* (Zederb.)

H.Bachm., *Gymnodinium varians* Maskell, *Tetradinium javanicum* G.A.Klebs та *Thompsodinium intermedium* Bourr. В ставках: *Amphidinium luteum* Skuja, *Glenodinium helicozoster* T.M.Harris, *Biecheleria cestocoetes* (R.H.Thomps.) Moestrup та *Tovellia leopoliensis* (Wołosz.) Moestrup, K.Lindberg & Daugbjerg., але таксономічний статус перших двох видів та наявність їх на сьогодні потребує додаткових досліджень. *Gymnodinium feofanicum* Krachm., *G. hyalinum* A.J.Schill. та *Jadwigia limnetica* (Bursa) Moestrup – нові для флори України (Lilitskaya, 1998; Krakhmalnyi, 2013, 2015a), а *Peridiniopsis kulczynskii* (Wołosz.) Bourr. зустрічався й раніше.

У річках зафіксовано 16,4%, в болотах 15,8% видів, які відносяться до 31,6% родів. Серед них також переважають прісноводні (47,8 і 65,6%) та види з ш.е.а (32,8 і 18,7%). Тільки в болотах зустрічалися види: *Matvienkodium ovum* (Bourr.) Krachm., *Parvodinium morzinense* (Lefèvre.) Carty, *Parvodinium morzinense* var. *papilliferum* (Wołosz.) Moestrup & Calado, *Peridiniopsis charkowiensis* (Matv.) Bourr. Але наявність перших трьох видів потребує додаткових досліджень. У річках зустрічав лише 1 унікальний вид – *Peridiniopsis thompsonii* Bourr. & Carty, знайдений вперше в Карпатському біосферному заповіднику (Tsarenko et al., 1997).

Флора водосховищ за показниками незначно поступається флорі боліт та торфовищ, з переважанням прісноводних (53,3%) та видів з ш.е.а. (31,1%). Загалом у водосховищах знайдено 11,5% видів та 23,5 % родів, відомих в Україні. Тільки у водосховищах виявлена форма широко поширеного в Україні виду – *Ceratium hirundinella* f. *austriacum* (Zederb.) H.Bachm.

Кількісний склад водоростей ефемерних водойм був подібний до виявленого у водосховищах, але бідніший, з переважанням прісноводних видів (55,5%) та видів з ш.е.а. (25,97%). Тільки в ефемерних водоймах було знайдено два види – *Katodinium parvulum* Litvin. та *Opisthoaulax woloszynskae* (Schill.) Calado, але таксономічний статус першого виду ще остаточно не встановлений, а наявність другого потребує додаткових досліджень.

Найбіднішим був склад дінофлагелат у водоймах антропогенного походження: у каналах виявлено лише 3,8%, у басейнах – 2,2% та рисових чеках 1,6% видів. У каналах та рисових чеках переважали види з широкою екологічною амплітудою, які складали 57,1 та 50,0% відповідно, а в басейнах – прісноводні (66,7%). Поодинокі згадки були для джерел та стічних вод. Жодних унікальних видів у цих типах водойм не виявлено.

Заключення

У результаті проведення критико-систематичної ревізії відомостей щодо дінофлагелат (за 1885–2022 рр.) встановлено, що для територіальних вод

України станом на 2022 р. відомо 366 видів (393 ввт), що належать до 3 класів, 14 порядків, 45 родин та 98 родів.

За останні два десятиліття знайдено 108 нових видів, 100 з яких є нові для українського сектора Чорного моря, 8 вперше знайдені в континентальних водоймах України, а *Gymnodinium feofanicum* є новим для науки. Суттєві зміни в систематичному складі динофлагелят у цей період обумовлені новими знахідками й появою нових таксономічних комбінацій, що значно розширили їх родовий спектр.

Як в Україні, так і в світі загалом найбільш різноманітними виявилися порядки *Peridinales* (118 видів), що становить третину всіх видів, *Gymnodinales* (80, або 22%), та *Gonyaulacales* (60, або 16,4%), а разом вони складають 70,7% видів. Серед родів найбільшою кількістю видів вирізняються: *Gymnodinium* (41), *Protoperidinium* (41), *Tripos* (15) та *Dinophysis* (25) порядку *Dinophysales*. Переважна більшість з них мешкають у Чорному морі.

Зональний розподіл видів динофлагелят на території України мав певні особливості, видове різноманіття збільшувалося в південно-східному напрямку, від Українського Полісся до морських акваторій. Більше половини (56,6%) видів та родів (59%) відзначені лише в межах однієї фізико-географічної зони або моря. Зокрема, тільки в морях знайдено 174 види та 41 рід водоростей, що становить 47,5% та 41,8% відповідно.

Найбільше різноманіття та своєрідний видовий склад властиві Чорному морю, де мешкають майже 80% видів та родів. У розпрісненому Азовському морі їх було значно менше (21% видів та 25% родів). У степовій зоні України з широким спектром типів водойм спостерігалось найвище серед усіх зон суходолу різноманіття динофлагелят – 39,6% видів і 57% родів, відомих в Україні.

За екологічними ознаками у флорі динофлагелят морські та солонуватоводно-морські форми разом (63,5%) у 2,5 раза переважали відсоток прісноводних та прісноводно-солонуватоводних (24%). Значну частку складали види з широкою екологічною адаптацією (6,3%). Інші групи не були значущими: прісноводно-солонуватоводні та солонуватоводні становили лише 3,7% і 2,1% відповідно, але їхня частка, можливо, зросте за рахунок видів, які потребують додаткових досліджень. Вони виокремлені нами як види з невизначеною екологічною категорією (3,9%).

Водойми з різним ступенем осолонення, до яких належать лимани й мінералізовані водойми, а також гирла річок, що є зоною контакту прісних та морських вод, характеризувалися наявністю представників морських та солонуватоводних комплексів, які були відсутні в інших типах водойм суходолу. В мінералізованих водоймах переважали морські та солонувато-

морські види (38,5%), а також види с ш.е.а. (23,1%). Завдяки особливим екологічним умовам лимани посідали друге місце після морів за видовим багатством (36,3%), частка родів сягала 57,1%, відомих в Україні. Як і в морях, найвищий вклад у видове різноманіття вносили морські та солонуватоводно-морські види (58,5%). Це підтверджує особливу роль цього типу водойм у біологічному різноманітті екосистем Північно-Західного Причорномор'я та прибережжя Криму і потребує особливої уваги та подальших досліджень.

У цілому в континентальних водоймах знайдено в 1,4 раза менше видів, ніж у морських акваторіях. Серед них (за винятком лиманів) за видовим різноманіттям на першому місці озера та ставки, в яких переважали прісноводні види (56 та 62,5%). Всього в озерах відомо 22,4% видів та 45,9% родів, а в ставках, відповідно, 21,6% видів та 35,7% родів. Далі слідує річки (60 видів, або 16,4%) і болота (58 видів, або 15,8%), які відносяться до 31% родів. В них також переважають прісноводні (47,8% і 65,6% відповідно) види та види з широкою екологічною амплітудою (32,8% і 18,7%).

Невелика кількість видів (34, або 9,3%) широко поширена у водах України й належить до прісноводно-солонуватоводного комплексу видів. Тільки 8 (2,2%) видів можна вважати євріотними. Незмінним залишився склад видів, що світяться (36), 25 видів відомі як збудники «цвітіння» води, а токсичними вважають 27 видів, більшість яких мешкає у морях. Окрему групу невизначеної екологічної категорії склали прісноводні види, знайдені в Чорному морі, що є не типовим для них місцем зростання. З них 10 видів зустрічалися також в різнотипних прісних водоймах України, 5 знайдені тільки в морях, тому потребують досліджень щодо толерантності до солоності. Можливо, з часом адаптаційні можливості деяких видів розширяться, або підтвердиться помилковість їхньої ідентифікації чи випадковість потрапляння у моря. Шістдесят три види (17%), знайдені переважно в Чорному морі, відомі за одним посиланням. Серед них 40 видів після 1972 р. не згадувалися, тож їх наявність у водах України потребує додаткових досліджень. Таксономічний статус 8 видів ще не визначений, тому в подальшому систематичний склад дінофлагелат України зміниться завдяки використанню сучасних методів дослідження.

Список літератури

- Belous E.P., Klochenko P.D. 2013. Taxonomic structure of phytoplankton in the middle section of the Southern Bug River (Ukraine). *Algologia*. 23(4): 461–470. [Белоус Е.П., Клоченко П.Д. 2013. Таксономическая структура фитопланктона среднего участка реки Южный Буг (Украина). *Альгология*. 23(4): 461–470]. <https://doi.org/10.15407/alg23.04.461>

- Belous E.P., Lilitskaya G.G., Krivenda A.A. 2013. Seasonal variability of phytoplankton in the upper section of the Southern Bug River (Ukraine). *Algologia*. 23(1): 53–64 [Белоус Е.П., Лилицкая Г.Г., Кривенда А.А. Сезонная изменчивость фитопланктона верхнего участка реки Южный Буг (Украина). *Альгология*. 23(1): 53–64].
<https://doi.org/10.15407/alg23.01.053>
- Berezovskaya V.Yu. 2019. Algal diversity of rivers of the Kiev Upland region (Ukraine). *Algologia*. 29(1): 59–76. [Березовская Ю.В. 2019. Видовое разнообразие водорослей рек Киевской возвышенности (Украина). *Альгология*. 29(1): 59–76].
<https://doi.org/10.15407/alg29.01.059>
- Bryantseva Yu.V. 2020. Dinoflagellates of the Crimean Peninsula (Ukraine) and its Coastal Waters. *Int. J. Algae*. 22(4): 301–316. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v22.i4.10>
- Bryantseva Yu.V. 2022. Features of the seasonal succession of phytoplankton in the Crimean coastal area (Black Sea) in years with different climatic conditions (2009–2014). *Int. J. Algae*. 24(4): 347–362. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v24.i4.40>
- Bryantsev V.A., Bryantseva Yu.V. 1999. Long-term changes in phytoplankton of the deep-water part of the Black Sea due to natural and anthropogenic factors. *Ecologia*. 49: 24–28. [Брянцев В.А., Брянцева Ю.В. Многолетние изменения в фитопланктоне глубоководной части Черного моря в связи с естественным и антропогенным факторами. *Экол. моря*. 49: 24–28].
- Bryantseva Yu.V., Gorbunov V.P. 2012. Spatial distribution of the main parameters of phytoplankton in the northern part of the Black Sea. *Ecosystems, their optimization and protection*. 7: 126–137. [Брянцева Ю.В., Горбунов В.П. 2012. Пространственное распределение основных параметров фитопланктона в северной части Черного моря. *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 7: 126–137].
- 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://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v18.i1.20>
- Dereziuk N.V. 2008. List of phytoplankton species identified in the waters near Zmeiny Island in 2004–2007. In: *Zmiyniy Island. Ecosystem of coastal waters*. Odesa: Astroprint. Pp. 208–218. [Дерезюк Н.В. 2008. Список видов фитопланктона, определенных в водах возле острова Змеиный в 2004–2007 гг. В кн.: *Остров Змеиный. Экосистема прибрежных вод*. Одесса: Астропринт. С. 208–218].
- Dereziuk N.V. 2020. Summer phytoplankton of water bodies of the delta of the River Dniester (Ukraine). *Algology*. 30(2): 197–210. [Дерезюк Н.В. 2020. Летний фитопланктон водных объектов дельты р. Днестр (Украина). *Альгология*. 30(2): 197–210].
<https://doi.org/10.15407/alg30.02.197>
- Gerasymyuk V.P. 2018. Microscopic algae of estuaries of the northwestern Black Sea region (Ukraine). *Algologia*. 28(2): 169–181. [Герасимюк В.П. 2018. Микроскопические водоросли лиманов северо-западного причерноморья (Украина). *Альгология*. 28(2): 169–181]. <https://doi.org/10.15407/alg28.02.169>

- Guiry M.D., Guiry G.M. 2023. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Gatway.
- Hillebrant H., Blasius B., Borer E.T., Chase J.M., Downing J.A., Eriksoon B.K., Filstrup Ch.T., Harpole W.S., Hodapp D., Larsen S., Lewandowska A.M., Seabloom E.W., Van de Wall D.B., Ryabov A.B. 2018. Biodiversity change in uncoupled from species richness trends: Consequences for conversation and monitoring. *J. Appl. Ecol.* 55: 169–184.
- Ivanov A.I. 1965. Characteristics of the qualitative composition of the Black Sea phytoplankton. In: *Studies of plankton in the Black and Azov Seas*. Kyiv: Naukva Dumka. Pp. 17–35. [Иванов А.И. 1965. Характеристики качественного состава фитопланктона Черного моря. В кн.: *Исследования планктона Черного и Азовского морей*. Киев: Наук. думка. С. 17–35].
- Khilchevskiy V.L., Osadchiy V.I., Kurilo S.M. 2012. *Fundamentals of hydrochemistry*. Kyiv: Nika-Center. 312 p. [Хильчевський В.Л., Осадчий В.І., Курило С.М. 2012. *Основи гідрохімії*. Київ: Ніка-Центр. 312 с].
- Konischuk M.A. 2013. Algae of swamps of the national natural park «Pripyat-Stokhod» (Volynskoye Polesie, Ukraine). *Algologia*. 23(4): 438–449. [Конищук М.А. Водоросли болот Национального природного парка «Припять-Стоход» (Волыньское полесье, Украина). *Альгология*. 23(4): 438–449]. <https://doi.org/10.15407/alg23.04.438>
- Krakhmalnyi A.F. 1995a. *Dinophyta* of continental water bodies of Ukraine. *Algologia*. 5(3): 263–269. [Крахмальний А.Ф. 1995а. *Dinophyta* континентальних водоемов України. *Альгология*. 5(3): 263–269].
- Krakhmalnyi A.F. 1995b. *State of knowledge and species composition of dinophyte algae in continental water bodies of Ukraine*. Kyiv. Dep. at VINITI. No. UK 95. 29 p. [Крахмальний А.Ф. 1995б. *Состояние изученности видового состава динофитовых водорослей континентальных водоемов Украины*. Киев. Деп. в ВИНТИ. № Ук 95. 29 с.].
- Krakhmalnyi A.F. 2002a. A new species of genus *Peridiniopsis* Lemm. (*Peridiniales*, *Dinophyta*). *Int. J. Algae*. 4(1): 51–58. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v4.i1.50>
- Krakhmalnyi A.F. 2002b. Dinoflagellates of the Black Sea ecosystems. In: *ECSA Symposium 34 (Gdansk–Sopot, January, 2002)*. Gdansk–Sopot. P. 40.
- Krakhmalnyi A.F. 2008. Morphology of the theca *Peridiniopsis elpatiewskyi* (Ostenf.) Bourr. (*Dinophyta*). *Algologia*. 18(4): 366–374. [Крахмальний А.Ф. 2008. Морфология теки *Peridiniopsis elpatiewskyi* (Ostenf.) Bourr. (*Dinophyta*). *Альгология*. 18(4): 366–374].
- Krakhmalnyi A.F. 2010. Dinophytes algae of the protected territories of the right-bank Ukraine. In: *Materials of the international scientific and practical conference (Grymailiv, 26–28 May, 2010)*. Ternopil: Textbooks and manuals. Pp. 393–399. [Крахмальний А.Ф. 2010. Дінофітові водорості заповідних територій правобережної України. В кн.: *Матеріали міжнародної науково-практичної конференції (Гримайлів, 26–28 травня 2010 р.)*. Тернопіль: Підручники і посібники. С. 393–399].
- Krakhmalnyi A.F. 2011a. *Dinophyta of Ukraine (Illustrated book for identification)*. Ed. P.M. Tsarenko. Kyiv: Alterpress. 444 p. [Крахмальний А.Ф. 2011а. *Динофитовые водоросли Украины. (Иллюстрированный определитель)*. Отв. ред. П.М. Царенко. Киев: Альтерпрес. 444 с.].

- Krakhmalnyi A.F. 2011b. New find of *Thompsodinium intermedium* (R.H.Thomps.) Bourg. (*Dinophyta*) in Ukraine. *Algologia*. 21(1): 129–136. [Крахмальний А.Ф. 2011b. Новая находка *Thompsodinium intermedium* (R.H.Thomps.) Bourg. (*Dinophyta*) в Украине. *Альгология*. 21(1): 129–136].
- Krakhmalnyi A.F. 2013. A new species of dinoflagellates for fresh water bodies of the CIS – *Woloszynskia limnetica* Bursa (*Dinoflagellata*). In: *X All-Russian scientific and practical conference* (Tobolsk, 25–26 Oct., 2013). Tobolsk. Pp. 88–90. [Крахмальний А.Ф. 2013. Новый для пресных водоемов СНГ вид динофлагеллят – *Woloszynskia limnetica* Bursa (*Dinoflagellata*). В кн.: *X Всероссийская научно-практическая конференция* (Тобольск, 25–26 окт. 2013 г.). Тобольск. С. 88–90].
- Krakhmalnyi A.F. 2014a. Dinoflagellates of protected areas of the right-bank Ukraine (Diversity and indicator value). In: *Materials report III International scientific conference* (Borok, 29 Aug., 2014). Yaroslavl. Pp. 71–73. [Крахмальний А.Ф. 2014a. Динофлагелляты заповедных территорий правобережной Украины (Разнообразие и индикаторное значение). В кн.: *Материалы докладов III международной научной конференции* (Борок, 29 авг. 2014 г.). Ярославль. С. 71–73].
- Krakhmalnyi A.F. 2014b. Dinoflagellate species new to Ukraine (*Dinoflagellata*). The nature of Polissya: the follow-up of that protection. In: *Materials International scientific and practical conference* (Sarny, 3–5 July, 2014). Rivne: VAT Rivnenska drukarnya. Pp. 330–333. [Крахмальний А.Ф. 2014b. Новые для Украины виды динофлагеллят (*Dinoflagellata*). Природа Полісся: дослідження та охорона. В кн.: *Матеріали Міжнародної науково-практичної конференції* (Сарни, 3–5 лип. 2014 р.). Рівне: ВАТ Рівнен. друк. С. 330–333].
- Krakhmalnyi A.F. 2014c. *Dinophyta* of "Denyshi" reservoirs (Zhytomyr region, Ukraine). In: *V International conference «Aktual problems in modern phycology»* (Chisinau, 3–5 Nov., 2014). Chisinau. Pp. 187–193. [Крахмальний А.Ф. 2014в. *Dinophyta* водохранилищ «Деньши» (Житомирская обл., Украина). В кн.: *V Международная конференция «Актуальные проблемы современной фикологии»* (3–5 Nov., 2014). Кишинев. Chisinau. С. 187–193].
- Krakhmalnyi A.F. 2014d. *Peridinopsis cunningtoni* Lemmerm. – a new species of dinoflagellates (*Dinoflagellata*) for the Black Sea. *Mor. Ekol. 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. 2015a. *Gymnodinium feofanium* Krachm. sp.nov. (*Dinophyta*, *Dinoflagellata*). *Int. J. Algae*. 17(2): 143–148. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v17.i2.30>
- Krakhmalnyi A.F. 2015b. *Ceratium rhomvoides* B.Hieckel is a new species of dinoflagellates (*Dinoflagellata*, *Dinophyta*) for freshwater bodies of Ukraine. In: *XII All-Russian scientific and practical conference*. Tobolsk. Pp. 41–43. [Крахмальний А.Ф. 2015б. *Ceratium rhomvoides* B.Hieckel – новый для пресных водоемов Украины вид динофлагеллят (*Dinoflagellata*, *Dinophyta*). В кн.: *XII Всероссийская научно-практическая конференция*. Тобольск. С. 41–43].

- Krakhmalnyi A.F. 2016. Dinoflagellates of water bodies of the Kyiv urban agglomeration (A brief history of study and species composition). In: *Materials XIII All-Russian scientific and practical conference (Tobolsk, 10–11 Nov., 2016)*. Tobolsk: LLC Print-Express, 2016. Pp. 56–58. [Крахмальний А.Ф. 2016. Динофлагелляты водоемов Киевской городской агломерации (Краткая история изучения и видовой состав). В кн.: *Материалы XIII Всероссийской научно-практической конференции* (Тобольск, 10–11 нояб. 2016 г.). Тобольск: ООО Принт-Экспресс. С. 56–58.
- Krakhmalnyi A.F. 2017a. Mass development of *Palatinus apiculatus* (Dinoflagellata) in Lake Verbne (Kyiv, Ukraine). *Hydrobiol. J.* 53(6): 50–58. [Крахмальний А.Ф. 2017а. Массовое развитие *Palatinus apiculatus* (Dinoflagellata) в озере Вербное (Киев, Украина). *Гидробиол. журн.* 53(6): 50–58].
- Krakhmalnyi A.F. 2017b. *Tyrannodinium edax* (A.J.Schill.) Calado (Dinoflagellata: Pfiesteriaceae) in Water Bodies of Kyiv (Ukraine). *Int. J. Algae.* 19(2): 187–195.
<https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v19.i2.80>
- Krakhmalnyi A.F. 2018. Mass Development of *Palatinus apiculatus* (Dinoflagellata) in the Verbne Lake (Kyiv, Ukraine). *Hydrobiol. J.* 54(2): 47–54.
- Krakhmalnyi A.F., Shindanovina I.N. 2015. *Dinoflagellata* of the «Zamglai» nature reserve (Chernihiv Polissya, Ukraine). In: *I International extramular scientific and practical conference (Nyzhyn, 25 March, 2015)*. Nyzhyn. Pp. 10–16. [Крахмальний А.Ф., Шиндановина И.Н. 2015. *Dinoflagellata* заказника «Замглай» (Черниговское Полесье, Украина). В кн.: *I Международная заочная научно-практическая конференция (Нежин, 25 марта 2015 г.)*. Нежин. С. 10–16].
- Krakhmalnyi A.F., Terenko G.V. 2002. A new form of *Prorocentrum micans* Her. (Prorocentrales, Dinophyta) in plankton of the Black Sea. *Int. J. Algae.* 4(4): 76–80.
<https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v4.i4.80>
- Krakhmalny A.F. Terenko G.V. 2019. Chimonodinium lomnickii (Wolosz.) Craveiro et al. (Dinoflagellata) – the causative agent of the winter "bloom" of the Odessa Bay. *Hydrobiol. J.* 55(2): 56–62. [Крахмальний А.Ф., Теренько Г.В. 2019. *Chimonodinium lomnickii* (Wolosz.) Craveiro et al. (Dinoflagellata) – возбудитель зимнего "цветения" Одесского залива. *Гидробиол. журн.* 55(2): 56–62].
- Krakhmalnyi A.F., Panina Z.A., Krakhmalnyi M.A. 2006. *Dinophyta. Algae of Ukraine: Diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*. Eds P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. Vol. 1. *Cyanoprocaryota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta, Rhodophyta*. Liechtenstein, Ruggell: A.R.A. Gantner Verlag K.G. Pp. 470–532.
- 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 dinoflagellates species composition of the Black. *Algologia.* 28(4): 428–448.
<https://doi.org/10.15407/alg28.04.428>

- Lyaluk N.M., Klimyuk V.N. 2011. Phytoplankton of Slavic salt lakes (Ukraine). *Algologia*. 21(3): 321–328. [Лялюк Н.М., Климюк В.Н. 2011. Фитопланктон славянских соленых озер (Украина). *Альгология*. 21(3): 321–328].
- Lilitskaya G.G. 1998. Two new species for Ukraine (*Euglenophyta* and *Dinophyta*). *Algologia*. 3(3): 307–309. [Лилицкая Г.Г. Два новых для Украины вида (*Euglenophyta* и *Dinophyta*). *Альгология*. 3(3): 307–309].
- Marynych O.M., Shishchenko P.G. 2003. *Physical geography of Ukraine*. Textbook. Kyiv: Znannya. 511 p. [Маринич О.М., Шищенко П.Г. 2003. *Фізична географія України*. Підручник. Київ: Знання. 511 с.].
- Nesterova D.A. 2002. Phytoplankton of the Sukhoi estuary and the adjacent part of the Black Sea. *Ecological safety of the coastal shelf zone and integrated use of shelf resources*. 1(6): 328–337. [Нестерова Д.А. 2002. Фитопланктон Сухого лимана и прилегающей части Черного моря. *Экологическая безопасность прибрежной шельфовой зоны и комплексное использование ресурсов шельфа*. 1(6): 328–337].
- Nesterova D.A. 2003. Variability of the surface area of phytoplankton cells in the western part of the Black Sea. *Algologia*. 2003. 13(1): 16–25. [Нестерова Д.А. 2003. Изменчивость площади поверхности клеток фитопланктона в западной части Черного моря. *Альгология*. 13(1): 16–25].
- Nesterova D.A., Terenko L.M., Terenko G.V. 2006. List of phytoplankton species. Northwestern part of the Black Sea. In: *Biology and ecology*. Kyiv: Naukova Dumka. Pp. 557–576. [Нестерова Д.А., Теренко Л.М., Теренко Г.В. 2006. Список видов фитопланктона. Северо-западная часть Черного моря. В кн.: *Биология и экология*. Киев: Наук. думка. С. 557–576].
- Polikarpov I.G., Saburova M.A., Manzhos T.V., Pavlovskaya T.V., Gavrilova N.A. 2003. Microplankton biological diversity in the Black Sea coastal zone near Sevastopol (2001–2003). In: *Modern condition of biological diversity in near-shore zone of Crimea (the Black Sea sector)*. Sevastopol: EKOSI-Gidrofizika. Pp. 16–42. [Поликарпов И.Г., Сабурова М.А., Манжос Л.А., Павловская Т.В., Гаврилова Н.А. 2003. Биологическое разнообразие микропланктона прибрежной зоны Черного моря в районе Севастополя (2001–2003). В кн.: *Современное состояние биоразнообразия прибрежных вод Крыма (Черноморский сектор)*. Севастополь: ЕКОСИ-Гидрофизика. С. 16–42].
- Ryabushko L.I. 2003. *Potentially harmful microalgae of the Azov and Black Sea basin*. Sevastopol: EKOSY-Gydrofizika. 288 p. [Рябушко Л.И. 2003. *Потенциально опасные микроводоросли Азово-Черноморского бассейна*. Севастополь: ЕКОСИ-Гидрофизика. 288 с.].
- Senicheva M.I. 2002. New and rare species of the diatoms and dinoflagellate in the Black Sea. *Ecol. Mor.* 62: 25–29. [Сеничева М.И. 2002. Новые и редкие виды диатомовых и динофлагеллят в Черном море. *Экол. моря*. 62: 25–29].
- Senichkina L.G., Altukhov D.A., Kuzmenko L.V., Georgieva L.V., Kovaleva T.M., Senicheva M.I. 2001. Species diversity of the Black Sea phytoplankton in the southeastern coast of Crimea. In: *Karadag: History, biology, archaeology*. Simferopol: Sonat. Pp. 119–125. [Сеничкина

- Л.Г., Алтухов Д.А., Кузьменко Л.В., Георгиева Л.В., Ковалева Т.М., Сеничева М.И. 2001. Видовое разнообразие фитопланктона Черного моря у юго-восточного побережья Крыма. В кн.: *Карадаг: история биология, археология*. Симферополь: Сонат. С. 119–125].
- Snigirova A., Barinova S., Bogatova Yu. 2021. Assessment of river-sea interection in the Danube Nearshore Area (Ukraine) by bioindicators and statistical mapping. *Land*. 10(3): 310.
- 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. [Теренько Л.М. 2011. Род *Dinophysis* Ehrenb. (*Dinophyta*) в украинских прибрежных водах Черного моря: видовой состав, распределение, динамика. *Альгология*. 21(3): 346–357].
- Terenko G.V. 2001a. Species diversity of the Black Sea phytoplankton as a state of the ecosystem. *Ecol. Morya*. 58: 53–57. [Теренько Г.В. 2001а. Видовое разнообразие фитопланктона Черного моря как состояние экосистемы. *Экол. моря*. 58: 53–57].
- Terenko G.V. 2001b. Species diversity of phytoplankton in the Odessa Bay of the Black Sea. Knowledge and state of the art. *Sci. Zap. Ternop. state univ. Ser. Biol.* 3(14): 162–163. [Теренько Г.В. 2001б. Видовое разнообразие фитопланктона Одесского залива Черного моря. Изученность и современное состояние. *Наук. зап. Терноп. держ. унів. Сер. Біологія*. 3(14): 162–163].
- Terenko L.M. 2005. *Dinoflagellates of the Northwestern Black Sea Region: species diversity and ecology*: PhD (Biol.) Thesis. Odessa. 197 p. [Теренько Л.М. 2005а. *Динофлагелляты Северо-Западного Причерноморья: видовое разнообразие и экология*: Дис. ... канд. биол. наук. Одесса. 197 с.].
- Terenko G.V. 2014. The current state of phytoplankton of the Tuzlovskaya group of estuaries of the northwestern Black Sea region. *Ecosystems, their optimization and protection*. 11: 207–213. [Теренько Г.В. 2014. Современное состояние фитопланктона Тузловской группы лиманов северо-западного причерноморья. *Экосистемы, их оптимизация и охрана*. 11: 207–213].
- Terenko G.V. 2015. Winter phytoplankton of the Odessa Bay of the Black Sea. *Sci. proc. Ternop. nat. ped. univ. Ser. Biol.* 3–4(64): 633–636. [Теренько Г.В. 2015. Зимний фитопланктон Одесского залива Черного моря. *Наук. зап. Терноп. нац. пед. унів. Сер. Біол.* 3–4(64): 633–636].
- Terenko G.V. 2017. Bloom dynamics of the freshwater-brackish-water dinophyta *Peridiniopsis penardii* in the Odessa Bay of the Black Sea (Ukraine). *Sci. proc. Ternop. nat. ped. univ. Ser. Biol.* 3(70): 109–115. [Теренько Г.В. 2017. Динамика цветений пресноводно-соленоводной динофитовой *Peridiniopsis penardii* в Одесском заливе Черного моря (Украина). *Наук. зап. Терноп. нац. пед. ун-ту. Сер.: Біол.* 3(70): 109–115].
- Terenko G.V. 2019a. New invasions of alien species of planktonic microalgae into the North-western part of the Black Sea (Ukraine). In: *Advances in modern phycology*: Book Abstr. IV Int. conf. Kyiv. Pp. 110–111.

- Terenko G.V. 2019b. The influence of red tide on the contour biotopes of the Sea. In: *Achievements in studies of marginal effect in water ecosystems and their practical significance: Int. sci. conf. (Odessa, 13–14 June, 2019)*. Odessa. P. 58.
- Terenko G.V., Krakhmalnyi A.F. 2022. Red tide of the *Lingulodinium polyedrum* (Dinophyceae) in Odessa Bay (Black Sea). *Turkish J. Fisher. Aquat. Sci.* 22(4): 294–300.
- Terenko G., Kovalyshyna S., Grandova M. 2013. New data on the state of the phytoplankton community in the Ukrainian Black Sea waters. In: *The 4th Bi-annual Black Sea Scientific Conference (Constanta, Romania, 28–31 Oct., 2013)*. Constanta. Pp. 75–76.
- Terenko L.M., Terenko G.V. 2000. Species diversity of planktonic phytocenosis in the Odessa Bay of the Black Sea. *Ecol. Sea.* 52: 56–59. [Теренко Л.М., Теренко Г.В. 2000. Видовое разнообразие планктонного фитоценоза Одесского залива Черного моря. *Экол. моря.* 52: 56–59].
- Tsarenko P.M., Stupina V.V., Kovalenko O.V., Krakhmalny A.F., Kondratyuk O.C., Masyuk N.P., Mordvincev G.M., Vinogradova O.M., Yunger V.P. 1997. Waterfalls of the Carpathian biospheric reserve. In: *Biodiversity of the Carpathian biospheric reserve*. Kyiv: Interecocenter. Pp. 198–208. [Царенко П.М., Ступіна В.В., Коваленко О.В., Крахмальний О.Ф., Кондратюк О.С., Масюк Н.П., Мордвинцева Г.М., Виноградова О.М., Юнгер В.П. 1997. Водорості Карпатського біосферного заповідника. В кн.: *Біорізноманіття Карпатського біосферного заповідника*. Київ: Інтерекоцентр. С. 198–208].
- Vinogradova O.M. 2022. Cyanobacteria of Ukraine: actual diversity, trends of taxonomic changes, features of zonal and ectopic distribution. *Algologia.* 32(4): 309–339. [Виноградова О.М. 2022. Ціанобактерії України: актуальне різноманіття, тенденції таксономічних змін, особливості зонального та ектопічного поширення. *Альгологія.* 32(4): 309–339]. <https://doi.org/10.15407/alg32.04.309>
- Zarembo N.V. 2011. Changes in phytoplankton community in the southern Kerch Strait in 2003–2008. The main results of complex research in the basins of the Azov and Black seas and in the world ocean. *Proc. YugNIRO.* 49: 72–79. [Заремба Н.В. 2011. Изменение фитопланктонного сообщества в южной части Керченского пролива в осенний период 2003–2008 гг. *Труды ЮгНИРО.* 49: 72–79].
- Zarembo N.V. 2013. Phytoplankton community of the southern part of the Kerch Strait in late spring 2009–2012. *Proc. YugNIRO.* 51: 40–43. [Заремба Н.В. 2013. Фитопланктонное сообщество южной части Керченского пролива в поздневесенний период 2009–2012 гг. *Труды ЮгНИРО.* 51: 40–43].
- Yasakova O.N. 2015. Taxonomic composition, abundance and biomass of phytoplankton of the eastern coast of the Crimean Peninsula (Black Sea) in July 2015. In: *All-Russian scientific and practical. conf. with international participation: "Marine biological research: achievements and prospects" (Sevastopol, 19–24 Sept., 2016)*. Sevastopol. Pp. 205–208. [Ясакова О.Н. 2015. Таксономический состав, численность и биомасса фитопланктона восточного побережья Крымского п-ва (Черное море) в июле 2015 г. В кн.: *Всероссийская научно-практическая конференция: «Морские биологические*

исследования: достижения и перспективы» (Севастополь, 19–24 сент. 2016 г.). Севастополь. С. 205–208].

Bryantseva Yu.V. (<https://orcid.org/0000-0002-1790-5944>)

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

DIVERSITY AND DISTRIBUTION OF DINOFLAGELLATES IN WATER BODIES OF UKRAINE (CRITICAL AND SYSTEMATIC REVISION)

A critical and systematic revision of the superclass Dinoflagellata of the type Miozoa of Ukraine was performed, and the results of the generalization of retrospective and modern data on their zonal and ecological and typological distribution were given. As of 2022, 366 species (393 species and intraspecific) belonging to 3 classes, 14 orders, 45 families and 98 genera are indicated for the territorial waters of Ukraine. Over the past two decades, 108 new species have been discovered. 100 species are new to the Ukrainian sector of the Black Sea, and 8 are found for the first time in continental water bodies of Ukraine, one of which is new to science. Significant changes in the systematic composition of dinoflagellates in this period are due to both new findings and the appearance of new taxonomic combinations, which significantly expanded their generic spectrum. The most diverse orders remained: *Peridiniales* (118 species), which is a third of all species, *Gymnodiniales* (80 or 22%), and *Gonyaulacales* (60 or 16.4%). Among them, the most species-rich genera are *Gymnodinium* (41), *Protoperidinium* (41), *Tripes* (15) and *Dinophysis* (25) of the order *Dinophysiales*, the vast majority of which live in the Black Sea. A feature of the zonal distribution of dinoflagellate species on the territory of Ukraine is an increase in diversity in the southeastern direction, from the Ukrainian forest to the Black Sea. More than half of the species (54.4%) and the genera (56.6%) were noted only within one physical-geographic zone or sea. In particular, 174 (47%) species and 41 (41.8%) genera were found only in the seas. Since dinoflagellates are mainly marine algae, the greatest diversity and unique species composition is characteristic of the Black Sea, where almost 77% of all species and genera live. In desalinated Azov there were significantly less of them (21% of species and 25% of genera). In the Steppe zone of Ukraine, which has a wide range of water types, the highest diversity of dinoflagellates was observed among all terrestrial zones: 39.6% of species and 57% of genera known in Ukraine. According to ecological features, the flora of dinoflagellates was dominated by marine and breckish-marine forms (63.5%), were 2.5 times more than freshwater and breckish-reshtwater forms (26.5%). A significant share was made up of species with a wide amplitude of adaptation (6.3%). Reservoirs with different degrees of myneralization, which include estuaries and myneralized reservoirs, as well as contact zones of fresh and sea waters (river mouths), had

representatives of marine and brackish water complexes that are absent in other types of continental reservoirs. Estuaries ranked second after seas in terms of species richness (36.3% of species and 57% of genera) with a predominance of marine and brackish water species (58.5%). In general, 1.4 times fewer species were found in continental water bodies than in marine water areas. Lakes (22.4%) and ponds (21.6%) were in first place among continental bodies of water (with the exception of estuaries) in terms of species diversity, followed by rivers (16.4%) and swamps (15.8%), in which, of course, predominated freshwater species. There are 34 species that are widespread in Ukraine, 8 – are eurytopeans. The composition of luminous species remained unchanged (36), and 25 are known as the causative agents of water "blooming", and 27 are toxic. Part of the species (63 or 17%) found mainly in the Black Sea are known from one reference, of which 40 species were identified more than 50 years ago, so their presence in the waters of Ukraine at the present time requires additional research. The taxonomic status of 8 species and one form has not yet been determined, so in the future the systematic composition of dinoflagellates of Ukraine will change thanks to the use of molecular phylogenetic methods.

Key words: dinoflagellates, taxonomic structure, species diversity, ecological future, distribution, water body of Ukraine

Citation. Bryantseva Yu.V. 2023. Diversity and distribution of dinoflagellates in water bodies of Ukraine (critical and systematic revision). *Algologia*. 33(2): 98–126. <https://doi.org/10.15407/alg33.02.098>