

БОРИСОВА О.В. (<https://orcid.org/0000-0002-0941-5099>)

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська 2, Київ 01601, Україна
oborysova17@gmail.com

ОСОБЛИВОСТІ ПОШИРЕННЯ *NITELLOPSIS OBTUSA* (DESV.) J.GROVES (*CHAROPHYTA*, *CHARALES*) В УКРАЇНІ

Реферат. Представлено результати аналізу літературних та оригінальних даних щодо особливостей поширення в Україні реліктового виду макроскопічних харофітових водоростей *Nitellopsis obtusa* (Desv.) J.Groves (*Charophyta*, *Charales*), який включений до третього видання Червоної книги України. Його сучасний природний ареал охоплює територію Євразії в межах помірних і субтропічних широт від Португалії до Японії. Декілька місцезнаходжень виду також відомі в Північній Америці, в районі Великих озер, як результат випадкової інтродукції, що трапилася наприкінці ХХ ст. В більшості країн Європи та Азії вид трапляється спорадично. Його поширення лімітується наявністю водних об'єктів певного типу, а також такими чинниками, як загальна мінералізація води, її іонний склад та рН. Загалом зареєстровано 26 місцезнаходжень *N. obtusa* в Україні, включаючи історичні, втрачені та сучасні. Складено та проаналізовано список місцезнаходжень та картосхему поширення цього виду. Усі локалітети виявлені в межах Прип'ятсько-Деснянської, Середньодніпровської та Дніпровсько-Причорноморської альгофлористичних підпровінцій. Характер їхнього розташування підтверджує тенденцію розповсюдження *N. obtusa* в Україні виключно в долинах крупних річок, що найімовірніше пов'язано з відсутністю великих озер зі сталим гідрологічним та гідрохімічним режимами, а також екологічними та біологічними особливостями виду.

Ключові слова: *Charophyta*, *Charales*, *Nitellopsis obtusa*, біологія, екологія, поширення, Україна

Надійшла до редакції 02.10.2023. Після доопрацювання 03.11.2023. Підписана до друку 06.11.2023.
Опублікована 20.12.2023

Цитування. Борисова О.В. 2023. Особливості поширення *Nitellopsis obtusa* (Desv.) J.Groves (*Charophyta*, *Charales*) в Україні. *Альгологія*. 33(4): 309–323. <https://doi.org/10.15407/alg33.04.309>

Вступ

Nitellopsis obtusa – євразійський реліктовий вид макроскопічних харофітових водоростей, викопні рештки якого відомі з початку четвертинного періоду (Krassavina, 1971; Soulie-Marsche, 2002). Рослини великі, дводомні, інкрустовані вапном, світло- або темно-зелені. Діагностичними ознаками виду є відсутність кори, рудиментарні прилистки, будова оогоніїв з п'ятиклітинною коронкою та наявність спеціальних вегетативних органів розмноження – ризоїдних зіркоподібних бульбочок (Hollerbach, Palamar-Mordvintseva, 1991). Сучасний природний ареал *N. obtusa* охоплює територію Євразії в межах помірних та субтропічних широт від Португалії до Японії. Декілька місцезнаходжень виявлено на території Північної Америки як результат випадкової інтродукції виду з корабельними баластними водами наприкінці XX ст. (Schloesser et al., 1986). Протягом 45 років він досить швидко натуралізувався в районі Великих озер (США, Мінесота) і нині вважається інвазійним (Glison et al., 2022).

Nitellopsis obtusa є широко поширеним видом в Європі. Його місцезнаходження виявлені на території 24 країн (Австрія, Болгарія, Бельгія, Велика Британія, Греція, Данія, Естонія, Іспанія, Італія, Латвія, Литва, Німеччина, Польща, Португалія, Румунія, Сербія, Словаччина, Україна, Угорщина, Фінляндія, Франція, Чехія, Швейцарія, Швеція). В Азії він відомий з Індії, Ірану, Казахстану, Китаю, М'янми, Узбекистану, Японії (Krause, 1997; Soulie-Marsche et al., 2002; Romanov, 2009; Guiry, Guiry, 2023). Проте всюди трапляється спорадично. Найбільша кількість його локалітетів виявлена в Німеччині, Франції, Бельгії та Китаї (Soulie-Marsche et al., 2002). У більшості країн Центральної та Східної Європи *N. obtusa* вважається звичайним видом (Simons, Nat, 1996; Urbaniak, Gabka, 2014; Sinkeviciene, Gudzinaskas, 2021). Водночас, цей вид включений як рідкісний, вразливий або зникаючий до Червоних книг Великої Британії (Stewart, Church, 1992), країн Скандинавського п-ва (Langangen, 2007), Швейцарії (Auderset Joy, Schwarzer, 2012), Японії (Kato et al., 2014) та ін. В Україні *N. obtusa* включений до Червоної книги (Red Data Book..., 2009) зі статусом рідкісний. Тому проведення моніторингових досліджень відомих та пошук нових локалітетів цього виду для оцінки ефективності природоохоронних заходів є актуальним.

Мета роботи – проаналізувати особливості біології, екології та поширення *Nitellopsis obtusa* в Україні.

Матеріали дослідження

У роботі використані літературні дані, матеріали гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW) та результати оригінальних досліджень.

Результати та обговорення

За результатами аналізу літературних даних та критичного перегляду гербарних матеріалів складено анотований список місцезнаходжень *Nitellopsis obtusa* та картосхему поширення його в Україні (див. рисунок). Список подано зі вказівкою адміністративних областей в межах альгофлористичних підпровінцій (Palamar-Mordvintseva, Tsarenko, 2015).

Прип'ятсько-Деснянська альгофлористична підпровінція (ПпДсАП)

1. Волинська обл., Любашівський р-н, оз. Біле, 28.07.1998, П.М. Царенко (KW) (Palamar-Mordvintseva, Tsarenko, 2004).
2. Волинська обл., Шацький р-н, Шацький національний природний парк (НПП), с. Мельники, оз. Кримне, 27.06.2006, В.І. Гончаренко (KW) (Borysova, Honcharenko, 2011).
3. Волинська обл., Шацький р-н, Шацький НПП, оз. Остров'янське, 04.06.1983, В.П. Юнгер (KW) (Palamar-Mordvintseva, Tsarenko, 2004).
4. Волинська обл. Шацький р-н, Шацький НПП, оз. Пулемецьке та обводнене болото біля озера, 10.08.2006, Д.М. Якушенко (KW) (Borysova, Honcharenko, 2011).
5. Волинська обл., Шацький р-н, Шацький НПП, оз. Світязь, затоки Лука та Бужня, 05.08.2006, Д.М. Якушенко (KW) (Borysova, Honcharenko, 2007, 2011; Borysova et al., 2008).
6. Київська обл., Броварський р-н, болото, 16.06.1939, О.О. Топачевський (Hollerbach, Palamar-Mordvintseva, 1991) – втрачений локалітет.
7. Київська обл., Іванківський р-н, с. Страхолісся, Київське водосховище, Тетерівська затока, масово, 07.10. 2011, П.Д. Клоченко (KW) (Borysova et al., 2016).
8. Київська обл., м. Київ, Ботанічний сад ім. акад. О.В. Фоміна, басейн, 2005, Т.П. Мазур (Borysova et al., 2016) – втрачений локалітет.
9. Київська обл., м. Київ, Оболонь, оз. Голубе, зрідка, 11.06.2011, Г.Г. Ліліцька (KW) (Borysova et al., 2016).
10. Київська обл., м. Київ, парк Нивки, басейн, масово, 28.08.2005, Л.В. Войтенко (KW) (Borysova et al., 2016).

Середньодніпровська альгофлористична підпровінція (СДпАП)

11. Київська обл., м. Київ, Осокорки, оз. Вирлиця, 23.07.2004, Г.Г. Ліліцька (KW) (Borysova et al., 2016).

12. Київська обл., м. Київ, Осокорки, оз. Підбірне, 15.07.2007, Г.Г. Ліліцька (KW) (Borysova et al., 2016).

13. Київська обл., м. Київ, НПП «Голосіївський», оз Шапарня, масово, 16.06.2007, 15.08.2008, Г.Г. Ліліцька (KW); масово 09.2009, О.І. Прядко (KW); масово, 17.06.2010, О.В. Борисова, Г.Г. Ліліцька (KW) (Borysova et al., 2016).

14. Київська обл., Обухівський р-н, окол. м. Українка, р. Козинка, мілководдя біля дамби, поодинокі, 25.09. 2005, О.В. Борисова, Г.Г. Ліліцька (KW) (Palamar-Mordvintseva, Borysova, 2006).

15. Харківська обл., Дворічанський р-н, окол. с. Лиман-Другий, озеро, 28.08.2012, А.Б. Громакова (KW) (Borysova, Gromakova, 2019).

16. Харківська обл., Зміївський р-н, окол. с. Коробови Хутори, старе русло р. Сіверський Донець, затока Косач, масово на глибині 3,5 м, 10.08.1912, І. Савенков, (KW) (Burova (Gerasimova) et al., 2010) – втрачений локалітет.

17. Харківська обл., Зміївський р-н, окол. Сіверсько-Донецької біологічної станції, заплава р. Сіверський Донець, Генні озера, масово (Roll, 1926) – частково втрачений локалітет.

18. Харківська обл., Чугуєвський р-н, окол. смт Слобожанське, оз. Лиман, 28.05.2008, М.Л. Лунгу, А.М. Колесник (KW), 07.07.2010, А.Б. Громакова (KW), 14.07.2013, А.Б. Громакова (KW) (Borysova, Gromakova, 2017).

19. Харківська обл., Харківський р-н, окол. смт Безлюдівка, оз. Підборівське, 15.08.2013, А.Б. Громакова, М.Д. Жежера (KW) (Borysova, Gromakova, 2017).

20. Черкаська обл., Канівський р-н, о-в Підгуловщина, 20.06.1939 О.О. Топачевський (Hollerbach, Palamar-Mordvintseva, 1991) – втрачений локалітет.

Дніпровсько-Причорноморська альгофлористична підпровінція (ДпПчАП)

21. Дніпропетровська обл., Петриківський р-н, Дніпровсько-Орільський природний заповідник (ПЗ), невелика заплавна водойма, на глибині 4 м, масово, 28.08.2005, С.В. Соловійов (KW) (Burova (Gerasimova) et al., 2010).

22. Донецька обл., НПП «Святі гори», окол., с. Богородичне, оз. Оступне, масово (Khmelevsky, 1889).

23. Одеська обл., Білгород-Дністровський р-н, Дністровський лиман, верхів'я, зрідка, 28.06.2005, Ф.П. Ткаченко (Borisova, Tkachenko, 2008).

24. Одеська обл., Біляївський р-н, озера, утворені Дністром та Турунчуком (притока Дністра): Біле, Кучурган, Тудорове та ін., масово

(Podlesky, 1936), там же, всюди зрідка, 20.06.2005, Ф.П. Ткаченко (Borisova, Tkachenko, 2008).

25. Одеська обл., Болградський р-н, оз. Ялпуг, оз. Кугурлуй (Borisova, Tkachenko, 2008).

26. Херсонська обл., Білозерський р-н, біля с. Станіслав, Дніпровський лиман, західна частина (Pogrebniak, 1953) – втрачений локалітет.

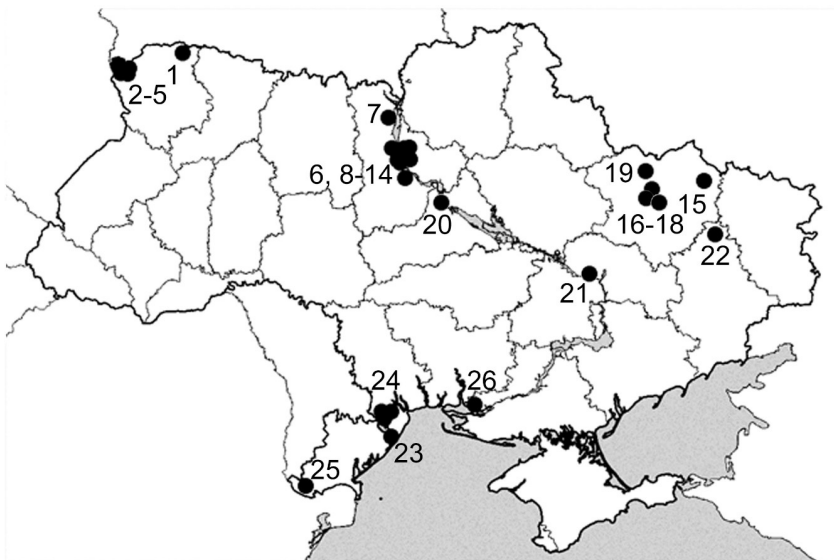


Рисунок. Карта-схема поширення *Nitellopsis obtusa* в Україні.

Розташування місцезнаходжень у басейнах річок: 1–5 – Західний Буг (ПпДсАП); 6–10 – Дніпро (ПпДсАП), 11–14, 20 (СДпАП), 21, 26 (ДпПчАП); 15–19, 22 – Сіверський Донець (СДпАП); 23, 24 – Дністер (ДпПчАП); 25 – Дунай (ДпПчАП). Нумерація місцезнаходжень відповідає такій у тексті статті

Як видно з наведеного списку, на сьогодні в Україні зареєстровано 26 місцезнаходжень *N. obtusa*, включаючи історичні (2), втрачені (5) та сучасні (19), які виявлені в окремих регіонах у межах трьох альгофлористичних підпровінцій (ПпДсАП, СДпАП та ДпПчАП).

До історичних відносяться локалітети *N. obtusa*, що наводяться на підставі результатів флористичних досліджень В.М. Хмелевського у 1888 р. (Khmelevsky, 1889) та І. Савенкова у 1912 р. (Borysova et al., 2016) заплавних водойм р. Сіверський Донець на території Харківської губернії (нині Донецька та Харківська область відповідно). Вперше В.М. Хмелевський описав масовий розвиток *N. obtusa* в оз. Оступне (Донецька обл., нині НПП «Святі гори»), де на глибині 2–3 м зростали виключно жіночі рослини. Масовий розвиток цього виду у заплавних

водоймах Сіверського Дінця (Харківська обл., Зміївський р-н) спостерігали також у 1910-х рр. І. Савенков (стариця) і М.В. Арнольд (озера) та у 1920-х рр. Я.В. Ролл (Генні озера) (Borysova et al., 2016; Borysova, Gromakova, 2019). До втрачених відносяться локалітети, які вже зникли внаслідок різних природних й антропогенних трансформацій (будівництва гідростанцій, осушення боліт, меліорації тощо).

Як відомо, *N. obtusa* належить до глибоководних видів. При цьому глибина його поселення може коливатися від 1 до 30 м, а найкращий ріст спостерігається на глибині 4–12 м. Найчастіше трапляється в стоячих або повільно текучих водах – великих озерах, бухтах, затоках, лагунах (Krassavina, 1971; Soulie-Marsche et al., 2002). По відношенню до солоності є індиферентом і добре росте як у прісних, так і солонуватих водах. Тяжіє до оліго-мезотрофних водойм з середньою загальною мінералізацією (500–700 мг/л), гідрокарбонатно-кальцієвим складом води та рН вище 7,5 (Hollerbach, Palamar-Mordvintseva, 1991; Gąbka, 2009).

Загалом представлений список локалітетів свідчить про те, що в Україні *N. obtusa* трапляється здебільшого в басейнах великих річок – затоках та заплавних водоймах Дніпра, Дністра, Прип'яті, Сіверського Дінця та ін., а також у надзаплавних озерах сучасних річок і долин древніх водотоків (карстові, льодовикові, залишкові та ін.).

У межах СДпАП на території Волинської обл. *N. obtusa* знайдено в басейні р. Західний Буг, в озерах карстового походження Світязь, Остров'янське, Пулемецьке, Кримне (Шацький р-н, Шацький НПП) та оз. Біле (Любешівський р-н). Слід відмітити, що в 1950-х рр. в Шацьких озерах, серед яких оз. Світязь є найбільшим (площа 24 км², середня глибина 7,2 м, максимальна 58,4 м), домінували виключно *Chara virgata* Kütz. (= *C. delicatula* C.Agardh). та *C. globularis* Thuill. Проте з 1980-х рр. і дотепер внаслідок збільшення антропогенного навантаження та евтрофування водойм у видовому складі *Charales* досліджуваних озер відбуваються певні зміни, в першу чергу за рахунок скорочення площі зростання *C. virgata* та збільшення площ інших видів. Так, зникнення *C. virgata* у прибережному мілководді оз. Світязь супроводжується масовим розвитком у затоках Лука та Бужня видів *C. aspera* на глибині 0,3–3,0 м на піщаному дні та *N. obtusa* на мулистих або торф'янисто-мулистих субстратах. В обох локалітетах зарості *N. obtusa* здебільшого були представлені жіночими або стерильними рослинами. Нечисленні чоловічі рослини з антеридіями виявлені у затоці Бужня (Borysova et al., 2008). У мезотрофних озерах Остров'янське, Пулемецьке та Кримне з різним ступенем евтрофування, з каламутною або забарвленою водою та

мулистим дном *N. obtusa* зростає здебільшого на глибині 1,5 м, іноді з *C. globularis* (Borysova, Honcharenko, 2011).

На території Київської обл. зареєстровано п'ять локалітетів *N. obtusa* в межах ПпДсАП і чотири – в межах СДпАП. Серед них найцікавішими є місцезнаходження виду в Тетерівській затоці Київського вдсх (Іванківський р-н, с. Страхолісся) та оз. Шапарня (м. Київ, НПП «Голосіївський»), що розташоване у басейні р. Віта, притоки Дніпра. Решта локалітетів представлена малими водоймами м. Києва, які в свій час досліджувала Г.Г. Ліліцька з метою встановлення сучасного видового різноманіття центричних діатомей (*Coscinodiscophyceae*) (Lilitskaya, 2014). Усього Г.Г. Ліліцька обстежила 62 водних об'єкти: ставки (водойми повільного стоку природнього або штучного походження) – 22, озера – 22, річкові водойми з інтенсивним водообміном з Дніпром – 7, водотоки – 6 та інші (копань, ями, басейни) – 5 й попутно виявила п'ять місцезнаходжень *N. obtusa*, включаючи оз. Шапарня, де харові водорості цього виду зростали масово або поодинокі (Borysova, Lilitska, 2014). Масовий розвиток *N. obtusa* було зафіксовано також у двох цементних басейнах, один з них з тропічними водними рослинами на території Ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна (Borysova et al., 2016).

У Тетерівській затоці Київського вдсх та в обстежених малих водоймах м. Києва, крім оз. Шапарня, популяції *N. obtusa* здебільшого були представлені чоловічими або нефертильними рослинами.

Озеро Шапарня має штучне походження, воно утворилося в природній улоговині в 1970-х рр. унаслідок видобутку торфу й заповнення кар'єру річною водою. Наразі його первісна площа помітно зменшилася через мізерну проточність та поступове заростання берегів очеретом, особливо його північної частини. Подібно до берегів, водна товща озера заросла різними видами водних рослин, зокрема харовими водоростями (Vyshnevsky, 2021).

У результаті альгологічних досліджень, регулярного збору зразків та ідентифікації харових водоростей протягом 2002–2017 рр. були виявлені зміни у видовому складі *Charales* озера, обумовлені природними процесами заростання озера. Так, на початку 2000-х рр. в озері спостерігався масовий розвиток *C. contraria* A.Braun ex Kütz. до 2007 р., після чого вид зник. Водночас у 2005–2008 рр. на глибині 1,5–4,0 м, активно розвивалися зарості *N. obtusa*, сформовані чоловічими рослинами з антеридіями. З'явився *C. globularis*, кущики якого поодинокі зростали серед очерету, і зник у 2008 р. під натиском *C. papilosa* Kütz. (= *C. intermedia* A.Braun), що вже активно розмножився в центрі озера. Найактивніший ріст *N. obtusa* спостерігався в 2010 р. При цьому зарості

цього виду на глибині 2–4 м формувалися чоловічими рослинами, а на глибині 0,5–1,5 м – жіночими, спільно з рослинами рідкого виду для світової флори – *Lychnothamnus barbatus* (Rupr.) Leonh. (Borysova et al., 2016). Після 2010 р. зникли всі види харових водоростей, крім *C. papilosa*, міцні зарості якого продовжують активно розвиватися донині та, ймовірно, здатні конкурувати з вищими водними рослинами.

У долині Дніпра (див. рисунок) виявлено ще три місцезнаходження *N. obtusa*. З них два історичних локалітета, вже втрачені внаслідок антропогенних трансформацій (будівництва гідроелектростанцій). Один локалітет у Черкаській обл. в межах СДпАП, другий – у Херсонській обл. в межах СДпАП у районі Дніпровсько-Бузького лиману. Проте сучасна знахідка на території Дніпровсько-Орільського природного заповідника (Дніпропетровська обл., Петриківський р-н) свідчить про ймовірність виявлення нових місцезнаходжень цього виду в долині Дніпра.

На території Харківської обл. в межах СДпАП *N. obtusa* трапляється в басейні Сіверського Дінця, де має невелику кількість історичних (1) та сучасних (4) локалітетів – заплавні озера Лиман, Підборівське, Генні озера та невелике озеро на надзаплавній терасі р. Оскіл (правої притоки Сіверського Дінця). Всюди відзначається активним ростом і часто формує щільні зарості фертильних рослин, що найімовірніше обумовлено характером гідрохімічного режиму вище перелічених водних об'єктів, які мають відносно невисоку загальну мінералізацію (200–700 мг/л), гідрокарбонатно-кальцієвий або сульфатно-кальцієво-магнієвий склад води та рН 8,0–8,4 (Borysova, Gromakova, 2019).

Серед сучасних локалітетів *N. obtusa* слід відзначити озеро Лиман, найбільше у Харківській обл. (нині водойма-охолоджувач Зміївської ТЕС, розташована в Чугуївському р-ні), яке утворилося на місці стариці р. Сіверський Донець, за кілька кілометрів від сучасного русла річки. На початку XX ст. проф. Харківського університету М.В. Арнольд (1916) спостерігав масовий розвиток червонокнижного *C. canescens* Loisel. – типового виду високомінералізованих солонуватих вод з оптимум росту при солоності 7–8‰. Однак зі спорудженням Зміївської ТЕС і необхідністю використання озера в якості водойми-охолоджувача воно було повністю модифіковано й заповнено прісною водою з р. Сіверській Донець. Це призвело до різкої зміни його гідрологічного та гідрохімічного режимів і, відповідно, зміни домінуючого виду харових водоростей озера, тобто до зникнення галофільного *C. canescens* та появи й активного розвитку прісноводного *N. obtusa*.

У межах СДпАП крім вище згаданого історичного локалітету в Херсонській обл. (Pogrebniak, 1953) нечисленні знахідки *N. obtusa*

відмічені на території Одеської обл. (Podlessky, 1936; Borisova Tkachenko, 2008). Подлеський В.І. (Підлісний) під час альгофлористичних досліджень південно-західної частини України протягом 20–30-х рр. минулого століття виявив і описав масовий розвиток *N. obtusa* (= *Tolipellopsis stelligera* (Bauer) Migula) в утворених Дністром і Турунчуком заплавлених озерах (нижня течія Дністра) (Podlessky, 1936). У 60–70-х рр. Н.В. Смірнова-Гараєва відмічала заростання цих озер вищою водною рослинністю без вказівки щодо наявності *N. obtusa* (Smirnova-Garaeva, 1980). У 2000-х рр. Ф.П. Ткаченко зі співробітниками знаходить поодинокі рослини в деяких озерах, раніше досліджених В.І. Подлеським (Біле, Тудорове, Кучурган), а також зрідка в інших озерах Одеської обл. (Кугурлуй, Ялпуг), у верхів'ї Дністровського лиману тощо, що найвірогідніше обумовлено зростаючим антропогенним тиском (Kovtun, Tkachenko, 2002; Borisova, Tkachenko, 2008).

Таким чином, результати аналізу свідчать про те що, основними обмежувальними чинниками для росту *N. obtusa* є тип водойми, ступінь мінералізації, хімічний склад води та активна реакція середовища.

Прикладом типових місцезростань *N. obtusa* є великі глибокі вулканічні озера (Віко, Болсена, Браччанно, Лаціо, Немі та ін.) в Італії (Azzella, 2014), озера Балканського п-ва (глибоке Шкодра та мілководне Преспа) (Blazencic et al., 2006), Південного Уралу (Велике Міасове, Слове) (Veisberg, Isakova, 2010), Польщі (Pelechaty et al., 2022), Литви (глибоке Дуся, мілководне заболочене Жувінтас) (Sinkeviciene, 2007), водойми в авандельті Волги (Zhuvogliad, Krivonosov, 1982) тощо. За оптимальних умов зростання вид здатен формувати довготривалі щільні моно- або маловидові зарості та конкурувати з деякими видами *Charales*, наприклад з *C. aspera* та *C. contraria*, і представниками судинних водних рослин (Azzella, 2014; Pelechaty et al., 2022).

Слід зазначити, що виду *N. obtusa* також притаманна висока екологічна пластичність, що збільшує його можливості виживати, тимчасово заселяючи затоки річок, кар'єри, рисові поля, приморські солонуваті водойми тощо (Simons, Nat, 1996; Krause, 1997; Pelechaty et al., 2022).

Як відомо, на території України не має великих глибоких озер та інших водойм зі сталим гідрологічним та гідрохімічним режимами (GEU, 1990; Marynych, Shishchenko, 2003), тобто типових місцезростань з оптимальними умовами для тривалого існування *N. obtusa*, що обумовлює рідкісність цього реликтового виду. Проте це пояснює приуроченість його локалітетів (70% озер) до заплавлених великих річок, де завдяки щорічній весняній повені, дощовим опадам або підйому ґрунтових вод періодично

утворюються нові водойми, придатні до тимчасового місцезростання *N. obtusa*.

Специфіка поширення *N. obtusa* в Україні обумовлена також біологічними особливостями цього дводомного виду, зокрема його здатністю розмножуватися статевим і нестатевим шляхом. Аналіз літературних джерел та результати опрацювання гербарних матеріалів КВ свідчать про те, що у виявлених місцезростаннях *N. obtusa* статеве розмноження спостерігається досить рідко. При цьому, як правило, жіночі та чоловічі рослини зростають в окремих водоймах або в їхніх окремих частинах (Hollerbach, Palamar-Mordvintseva, 1991; Glison et al., 2022). Найчастіше жіночі рослини трапляються на мілководі озер та заток з прозорою водою й освітленням всієї товщі води, чоловічі – на глибині до 4 м у затінку. Це можна пояснити тим, що найімовірніше утворення ооспор потребує великих енергетичних затрат, як, наприклад, у дводомних мохів (Lobachevska, 2012). Проте наявність нефертильних рослин зафіксована у більшості досліджених тимчасових водойм за різних умов зростання. Вони є найжиттєздатнішими завдяки вегетативному способу розмноження за допомогою бульбочок, специфічних репродуктивних органів, які доповнюють або повністю заміщають статеве розмноження, що має велике значення для адаптації виду до нових умов і, відповідно, до активної колонізації новоутворених водойм.

Однак, не менш велике значення має виявлена здатність виду розмножуватися статевим шляхом у тимчасових водоймах з успішним дозріванням оогоніїв, які у випадку погіршення умов зростання водоростей або висихання водойм можуть зберігатися у ґрунті тривалий час.

Висновки

На підставі критичного аналізу літературних джерел, власних спостережень та опрацювання гербарних матеріалів виявлено біологічні властивості та основні екологічні фактори, що обумовлюють особливості поширення на території України реліктового виду макроскопічних харофітових водоростей *N. obtusa*, включеного в третє видання Червоної книги України.

Загалом на сьогодні відомо 26 місцезнаходжень цього виду, що зареєстровані в межах Прип'ятсько-Деснянської (Волинська, Київська), Середньодніпровської (Київська, Харківська) та Дніпровсько-Причорноморської (Дніпропетровська, Одеська, Херсонська та Черкаська області) альгофлористичних підпровінцій. З них 2 історичних, 5 втрачених внаслідок природних або антропогенних трансформацій та 19 сучасних

локалітетів, які розташовані виключно у долинах великих річок: Дніпра, Дністра, Дунаю, Сіверського Дінця та ін. Встановлено, що основними обмежувальними чинниками для поширення *N. obtusa* в Україні є тип водойми, ступінь мінералізації, хімічний склад та активна реакція рН води.

За літературними даними, типовими місцезростаннями для *N. obtusa* є великі прісноводні оліготрофні озера Євразії зі сталим гідрологічним і гідрохімічним режимами та оптимальними умовами для постійного зростання цього виду. Проте такі водойми на території України відсутні, що обумовлює його рідкісність та приуроченість до заплав великих річок, де завдяки щорічним весняним повеням, дощовим опадам, підйому ґрунтових вод тощо утворюються нові водойми, придатні для тимчасового зростання *N. obtusa*.

Специфіка поширення *N. obtusa* в Україні обумовлена також біологічними особливостями цього дводомного виду, а саме: екологічною пластичністю, здатністю розмножуватися статевим та нестатевим шляхом, швидко колонізувати тимчасові заплавні водойми та переживати несприятливі умови у вигляді оогоніїв, здатних зберігатися в ґрунті тривалий час.

Список літератури

- Azzella M.M. 2014. Italian Volcanic lakes: a diversity hotspot and refuge for European charophytes *J. Limnol.* 73(3): 502–510.
- Blazencic J., Stevanovich B., Blazencic Z., Stevanovich V. 2006. Red data list of Charophytes in the Balkans. *Biodivers. Conserv.* 15: 3445–3457.
- Borisova E.V. 2005. Species composition and distribution of *Charales* in Ukraine. *Int. J. Algae.* 7(1): 88–102.
- Borysova O.V., Honcharenko V.I. 2007. To the study of the *Charales* lakes of the Shatsk National Nature Park (Volyn Polissia). *Visn. Lviv Univ. Ser. Biol.* 44: 94–101. [Борисова О.В., Гончаренко В.І. 2007. До вивчення *Charales* озер Шацького національного природного парку (Волинське Полісся). *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* 44: 94–101].
- Borisova E.V., Tkachenko F.P. 2008. Materials for the flora of *Charales* of the South-West of Ukraine. *Algologia.* 18(3): 287–298. [Борисова Е.В., Ткаченко Ф.П. Материали к флоре *Charales* юго-запада Украины. *Альгология.* 18(3): 287–298].
- Borisova E.V., Orlov A.A. 2009. *Charales* of Zhytomyr Polessie (Ukraine). *Algologia.* 19(2): 197–205. [Борисова Е.В., Орлов А.А. 2009. Харовые водоросли (*Charales*) Житомирского Полесья (Украина). *Альгология.* 19(2): 197–205].
- Borysova O.V., Honcharenko V.I. 2011. Distribution of *Charales species* in the lakes of Volyn Polissia (Ukraine). *Visn. Lviv. Univ. Ser. Biol.* 57: 94–101. [Борисова О.В., Гончаренко В.І. 2011. Розподіл видів *Charales* в озерах Волинського Полісся (Україна). *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.* 57: 94–101].

- Borysova O.V., Lilitska G.G. 2014. New investigation on charophytes from Kyiv and its vicinity. In: *Abstracts 19th Meeting of the GEC*. Vilnius, Lithuania. Pp. 1–3.
- Borysova O.V., Gromakova A.B. 2017. A checklist of the Kharkiv Region *Charales* (*Charophyta*). *Chornomor. Bot. J.* 13(2): 215–223. [Борисова О.В., Громакова А.Б. 2017. *Charales* (*Charophyta*) у Харківській області. *Чорномор. бот. журн.* 13(2): 215–223].
- Borysova O.V., Gromakova A.B. 2019. Diversity and distribution of *Charales* (*Charophyta*) in the Kharkiv Region. *Chornomor. Bot. J.* 15(1): 43–53. [Борисова О.В., Громакова А.Б. 2019. Видове різноманіття та особливості поширення *Charales* (*Charophyta*) у Харківській області. *Чорномор. бот. журн.* 15(1): 43–53].
- Borisova E.V., Tsarenko P.M., Yakushenko D.N. 2008. Current diversity of *Charales* of lake Svitiaz (Shatsk national natural park, Volyn Polissia, Ukraine). *Algologia*. 18(4): 449–456. [Борисова Е.В., Царенко П.М., Якушенко Д.Н. Современное разнообразие *Charales* озера Свитязь (Шацкий национальный природный парк, Волынское Полесье, Украина). *Альгология*. 18(4): 449–456].
- Burova (Gerasimova) O.V., Borysova O.V., Lilitska G.G. 2010. New locations of *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Loisel.) J.Groves, a rare species for the flora of Ukraine. In: *Actual problems of botany and ecology: Mat. Int. conf. young sci.* (Yalta, 21–25 Sept., 2010). Simferopol: ARIAL. 52 p. [Бурова (Герасимова) О.В., Борисова О.В., Ліліцька Г.Г. 2010. Нові місцезнаходження *Nitellopsis obtusa* (Desv. in Loisel.) J.Groves – рідкісного виду для флори України. В кн.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології: Мат. міжнар. конф. молодих учених* (Ялта, 21–25 вер. 2010 р.). Сімферополь: АРІАЛ.].
- Gąbka M. 2009. *Charophytes of the Wielkopolska region (NW Poland): distribution, taxonomy, and autecology*. Poznań: Bogucki Wydaw. Nauk. 109 p.
- Geographic encyclopedia of Ukraine (GEU)*. 1990. Ed. O.M. Marynych. Kyiv: URE. Vol. 2. 480 p. [Географічна енциклопедія України (ГЕУ). 1990. Ред. О.М. Маринич. Київ: УРЕ. Т. 2. 480 с.].
- Glison W.J., Muthukrishnan R., Wagner C.K., Larkin D.J. 2022. Invasive *Nitellopsis obtusa* (starry stonewort) has distinct late-season phenology compared to native and other invasive macrophytes in Minnesota, USA. *Aquat. Bot.* 176: 103452.
- Guiry M.D., Guiry G.M. 2023. *AlgaeBase*. World-wide electron. publ. Nat. Univ. Ireland, Galway.
- Hollerbach M.M., Palamar-Mordvintseva G.M. 1991. *Charophyta*. In: *Identification manual of freshwater algae of Ukraine*. Issue 9. Kyiv: Nauk. Dumka. 196 p. [Голлербах М.М., Паламар-Мордвинцева Г.М. 1991. Харові водорості (*Charophyta*). В кн.: *Визначник прісноводних водоростей України*. Т. 9. Київ: Наук. думка. 196 с.].
- Kato S.H., Kawai M., Takimoto H., Suga K., Yohda K., Horiya S., Higuchi S., Sakayama H. 2014. Occurrence of the endangered species *Nitellopsis obtusa* (*Charales*, *Charophyceae*) in western Japan and the genetic differences within and among Japanese populations. *Phycol. Res.* 62: 222–227.
- Khmelevsky V.F. 1889. Materials to the flora of algae of Izyumsky District, Kharkov Province. *Trudy Obsch. Ispyt. Prirody Khark. Univ.* 23: 79–107. [Хмелевский В.Ф. 1889. Материалы

- к флоре водоростей Изюмского уезда, Харьковской губернии. *Тр. об-ва испыт. природы Харьк. ун-та*. 23: 79–107].
- Krassavina L.K. 1971. A comparative study on recent and fossil *Charophyta*: the fructification in *Nitellopsis obtusa* and gyrogonites of the *Tectochara* species. *Bot. J.* 56(1): 106–117. [Красавина Л.К. 1971. Сравнительное изучение современных и ископаемых харофитов: плодоношения *Nitellopsis obtusa* и гиругониты видов *Tectochara*. *Бот. журн.* 56(1): 106–117].
- Krause W. 1997. *Charales (Charophyceae)* Bd. 18. In: *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Jena: Gustav Fischer Verlag. 102 p.
- Langangen A. 2007. *Charaphytes of the Nordic countries*. Oslo: Saeculum ANS. 102 p.
- Lilitskaya G.G. 2014. *Bacillariophyta* of small water bodies of Kiev (Ukraine). 3. Centric diatoms (*Coscinodiscophyceae*). *Algologia*. 28(1): 18–39. [Лилицкая Г.Г. 2014. *Bacillariophyta* малых водоемов г. Киева (Украина). 3. *Coscinodiscophyceae*. *Альгология*. 28(1): 18–39]. <https://doi.org/10.15407/alg28.01.018>
- Marynych O.M., Shishchenko P.G. 2003 *Physical geography of Ukraine. Textbook*. Kyiv: Znannya. 480 p. [Маринич О.М., Шищенко П.Г. 2003. Фізична географія України. Київ: Знання. 480 с.].
- Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M. 2004. *Charales* of the Volhynian Polessie (Ukraine). *Algologia*. 14(2): 178–184. [Паламарь-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. 2004. *Charales* Волынского Полесья. *Альгология*. 14(2): 178–184].
- Palamar-Mordvintseva G.M., Borisova E.V. 2006. *Algologia*. 16(4): 453–459. [Паламар-Мордвинцева Г.М., Борисова Е.В. 2006. Новые местонахождения *Charales* в Украине. *Альгология*. 16(4): 453–459].
- Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M. 2015. Algofloristic zoning of Ukraine. *Int. J. Algae*. 17(4): 303–338. <https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v17.i4.10>
- Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M. 2016. *Flora of algae of Ukraine*. Vol. 12. *Charales*. Issue 2. Kyiv. 282 p. [Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. 2016. *Флора водоростей України*. Т. 12. *Харофітові водорості*. Вип. 2. Київ. 282 с.].
- Pelechaty M., Zhapparova B., Brzozowski M., Pukacz A. 2022. Impact of *Nitellopsis obtusa* (Desv.) J.Groves, a regionally alien and invasive charophyte, on macrophyte diversity in the species native range. *Hydrobiologia*. 849: 63–76.
- Podlessky V.I. 1936. *Charophyta* of the south-western of Ukraine. *J. Inst. Bot. UAN*. 7(15): 65–69. [Подлеський В.І. 1936. [*Charophyta* південно-західної УРСР. *Журн. Ін-ту бот. УАН*. 7(15): 65–69].
- Pogrebniak I.I. 1953. Phytobentos of Dnipro estuary. *Trudy Inst. Hydrobiol. UAS*. 31: 154–189. [Погребняк И.И. 1953. Фитобентос Днепровского лимана. *Тр. Ин-та гидробиологии УАН*. 31: 154–189].
- Red Data Book of Ukraine. Plant Kingdom*. 2009. Ed. Ya.P. Didukh. Kyiv: Globalkonsalting. 912 p. [*Червона книга України. Рослинний світ*. 2009. Ред. Я.П. Дідух. Київ: Глобалконсалтинг. 912 с.].

- Roll Ja.V. 1926. Preliminary data on the microflora of reservoirs in vicinities of the North Donetsk biological station. *Rus. Arch. Protistol.* 5(1/2):1–44. [Ролл Я.В. 1926. Предварительные сведения о микрофлоре водоемов окрестностей Северо-Донецкой биологической станции. *Рус. архив протистол.*: 5(1): 1–44].
- Romanov R.E. 2009. *Charophyta (Charales, Streptophyta)* of the southern part of West-Siberian plaine. *Plant World Asian Rus.* 1(3): 19–30 [Романов Р.Е. 2009. Харовые водоросли (*Charales, Streptophyta*) юга Западно-Сибирской равнины. *Раст. мир Азиат. России.* 3(1): 19–30].
- Schloesser D.W., Hudson P.L., Nichols S.J. 1986. Distribution and habitat of *Nitellopsis obtusa* (*Characeae*) in the Laurentian Great Lakes. *Hydrobiologia.* 133: 91–96.
- Simons J., Nat E. 1996. Past and present distribution of stoneworts (*Characeae*) in the Netherlands. *Hydrobiologia.* 340: 127–135.
- Sinkeviciene Z. 2007. Long-term changes of macrophyte vegetation in lakes of the Dovine River catchment area. *Ekologija.* 53(2): 22–29.
- Sinkeviciene Z., Gudzinaskas Z. 2021. Revision of the *Characeae* (*Charales, Charophyceae*) species and their distribution in Lithuania. *Botanica.* 27(2): 95–124.
- Soulie-Marsche I., Bennami M., Gemayel P. 2002. Biogeography of living and fossil *Nitellopsis* (*Charophyta*) in relationship to new finds from Morocco. *J. Biogeogr.* 29: 1703–1711.
- Stewart N.F., Church J.M. 1992. *Red data book of Britain and Ireland: Stoneworts*. Peterborough: JNCC. 144 p.
- Vyshnevsky V.I. 2021 *Reservoirs of Kyiv*. Kyiv: Nika-Centre. 280 p. [Вишневецький В.І. 2021. *Водоїми Києва*. Київ: Ніка-Центр. 280 с.].
- Urbaniak J., Gąbka M. 2014. *Polish Charophytes. An illustration guide to identification*. Wroclow: Univ. Environ. Life Sci. 120 p.
- Zhuvoglyad A.F., Krivonosov T.F. 1982. Species composition and productivity of the algae of Northern Caspian. *Bot. J.* 67(5): 671–674. [Живогляд А.Ф., Кривоновосов Т.А. 1982. О видовом составе и продуктивности харовых водорослей дельты Волги и Северного Каспия. *Бот. журн.* 67(5): 671–674].

Borysova O.V. (<https://orcid.org/0000-0002-0941-5099>)

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

Distribution pattern of *Nitellopsis obtusa* (Desv.) J.Groves (*Charophyta, Charales*) in Ukraine

The article presents the results of the analysis of literature and original data on *Nitellopsis obtusa* (Desv.) J.Groves (*Charophyta, Charales*) included in *Red Data Book of Ukraine* and peculiarities of its distribution in Ukraine. This relict species is also regionally red-listed in its native Eurasian

range within temperate and subtropical latitudes from Portugal to Japan but invasive in North America, in the Great Lakes region, because of an accidental introduction in 20th century. In Central and Eastern Europe *N. obtusa* is a rather common species but it happens everywhere rather sporadically. Its distribution is limited by such factors as a type of water body, total mineralization, ionic composition of water and pH. Totally 26 localities of *N. obtusa* have been recorded, including historical, lost, and existing ones. A list of localities, and a map of the distribution of this species in Ukraine have been compiled and analyzed. All of them were found within the Pripyat-Desna, Middle Dnieper, Dnieper-Black Sea algofloristic subprovinces. However, the characteristic of their location confirms the trend of distribution of *N. obtusa* in Ukraine only in the valleys of large rivers, which is most likely due to the absence of large lakes with stable hydrological and hydrochemical regimes, as well as ecological and biological features of the species.

Key words: *Charophyta*, *Charales*, *Nitellopsis obtusa*, biology, ecology, distribution, Ukraine