

ВИНОГРАДОВА О.М. (<https://orcid.org/0000-0002-9243-8231>)

*Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України,
вул. Терещенківська, 2, Київ 01004, Україна
o.vinogradova@gmail.com*

ЦІАНОБАКТЕРІЇ УКРАЇНИ: СИСТЕМАТИЧНА СТРУКТУРА ФЛОРИ 2024

Реферат. Систематика ціанобактерій переживає період швидких змін, пов'язаних із появою нових молекулярних маркерів, удосконаленням молекулярно-філогенетичних методів та широким застосуванням комплексного підходу при описі нових таксонів. Було показано, що багато ознак, які вважалися таксономічно значущими, незалежно виникали у різних філогенетичних лініях у ході еволюції ціанобактерій, а генетичне різноманіття таксонів часто значно перевищує морфологічне. Спроби поєднати підходи морфологічної систематики з молекулярними даними не вирішували проблеми, хоча й допомагали систематизувати результати флористичних досліджень. Поява нової класифікаційної системи ціанобактерій (НКСЦ), при створенні якої автори спирались на геномну філогенію та філогенію на основі гена 16S рРНК, визначила необхідність перегляду систематичної структури флори ціанобактерій України, оскільки її останній опублікований варіант, що базувався на таксономічних відомостях станом на 2021 р., вже не відповідає сучасній класифікації ціанобактерій. У роботі проаналізовано основні нововведення НКСЦ та зміни, що відбулися з провідними таксонами української флори, а також наведено оновлену систематичну структуру ціанобактерій України.

Ключові слова: ціанобактерії, систематика, нова класифікація, таксономічна структура, Україна

Надійшла до редакції 07.03.2024. Після доопрацювання 18.04.2024. Підписана до друку 22.04.2024.
Опублікована 20.06.2024

Ц и т у в а н н я . Виногорова О.М. 2024. Ціанобактерії України: систематична структура флори (2024). *Альгологія*. 34(2): 91–103. <https://doi.org/10.15407/alg34.02.91>

This is open access article under the CC BY license (<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>)

Вступ

Ціанобактерії є великою та різноманітною групою древніх фотоокислювальних організмів, що завдяки унікальним функціонально-біологічним властивостям змогли освоїти практично всі існуючі типи середовищ існування та стати важливою складовою їхнього продукційного блоку (Whitton, Potts, 2012). Гнучкість ціанобактеріального генома, що забезпечує швидку акліматизацію й адаптацію генетичних, метаболічних та структурних властивостей ціанобактерій, у поєднанні з горизонтальним переносом генів, дають можливість представникам цієї групи пристосуватися до широкого кола умов оточуючого середовища і в той же час суттєво утруднюють пізнання їхнього різноманіття (Komárek, 2013).

В останні десятиліття систематика цієї групи переживає період швидких змін, чому сприяло прийняття монофілетичної концепції виду, поява нових молекулярних маркерів, постійне удосконалення молекулярно-філогенетичних методів та широке впровадження комплексного підходу в практику опису нових таксонів (Johansen, Casamatta, 2005; Dvořák et al., 2015; Komárek, 2016). Було показано, що у багатьох родах генетичне різноманіття перевищує морфологічне й між морфологічно близькими таксонами часто є відмінності в нуклеотидних послідовностях гена 16S рДНК і району 16S-23S ITS, що дозволило обґрунтувати ідею криптичного видоутворення у ціанобактерій (Boyer et al., 2002; Casamatta et al., 2003; Siegesmund et al., 2008). Все це призвело до переоцінки багатьох систематичних ознак, що, як виявилось, незалежно виникали в різних філогенетичних лініях у ході еволюції ціанобактерій (Dvořák et al., 2018). Морфологічна систематика, на яку спиралися практично всі класифікаційні схеми синьозелених водоростей – від запропонованої Г. Тюре (Thuret, 1875) до розробленої К. Анагностідісом та І. Комареком (Komárek, Anagnostidis, 1986, 1988, 1998), перестала відповідати вимогам часу, попри спроби поєднати її з новими молекулярними даними (Hoffmann et al., 2005; Komárek et al., 2014).

Для подолання цієї проблеми була запропонована нова класифікаційна система ціанобактерій (НКСЦ), при створенні якої автори повністю відійшли від принципів морфологічної систематики (Strunecký et al., 2023). Система базується на результатах філогеномного та 16S рРНК аналізу послідовностей типових видів більше 400 родів, вивчених із використанням комплексного підходу. До вже відомих таксонів надродового рангу автори додали низку нових, а саме 1 клас, 10 порядків і 15 родин. Важливо відмітити, що описи усіх таксономічних одиниць НКСЦ містять властиві їм морфологічні, в т. ч. ультраструктурні ознаки, а також деталі екології та

географії, що робить нову класифікацію вдалим прикладом поєднання традиційних та новітніх принципів систематики ціанобактерій.

Поява НКСЦ визначила необхідність перегляду систематичної структури флори ціанобактерій України, оскільки її останній опублікований варіант (Vinogradova, 2022) базувався на роботі І. Комарека із співавторами (Komárek et al., 2014) з доповненням таксономічних змін, що відбулися в період 2014–2021 рр., і вже не відповідає сучасному стану систематики ціанобактерій. Метою даного повідомлення є представлення оновленого варіанту систематичної структури української ціанофлори з урахуванням останніх флористичних знахідок (Mikhailyuk et al., 2023) та короткий огляд основних нововведень.

Систематична структура флори ціанобактерій України: основні зміни

За опублікованим у 2022 р. узагальненням відомостей щодо різноманіття ціанобактерій України, до їхнього складу входило 766 видів з 150 родів. Вони належали до 1 класу, 4 підкласів, 7 порядків та 46 родин. Поділ на підкласи було запропоновано Л. Гофманном, Я. Кастовським та І. Комареком на основі існуючих на той час ультраструктурних та молекулярних даних, що виявили різні типи розміщення тилакоїдів у різних таксонів; на філогенетичному дереві ціанобактерій вони кластеризувалися в декілька великих груп (Hoffmann et al., 2005). Підклас *Gloeobacteriophycidae* включав примітивні ціанобактерії без тилакоїдів, інші три підкласи відрізнялися за їхнім розташуванням у клітині: пристінні у *Synechococcophycidae*, радіальні у *Oscillatoriohycidae* та безладно розміщені у *Nostocophycidae*. З часом з'явилося багато даних про те, що різні варіанти пристінного та радіального розміщення тилакоїдів розкидані по всьому ціанобактеріальному дереву життя та демонструють значну кількість гомоплазій (Mareš et al., 2019; Strunecký et al., 2023). У НКСЦ ранг підкласу скасовано, але розміщення тилакоїдів і надалі використовується в описах порядків та родин.

Кількість та склад порядків зазнали значних змін: за новою класифікацією, у флорі України тепер 14 порядків проти 7, що були представлені в попередньому варіанті систематичної структури; тоді провідними порядками були *Synechococcales* (10 родин, 43 роди, 261 вид), *Nostocales* (14 родин, 41 рід, 205 видів) та *Oscillatoriales* (9 родин, 35 родів, 195 видів). На прикладі цих таксонів, що збереглися у НКСЦ, проаналізуємо основні зміни, що відбулися в класифікації ціанобактерій.

Порядок *Synechococcales* зазнав радикальної реорганізації. Штучність цього порядку, що за класифікацією 2014 р. об'єднував близько 80 родів одноклітинних та ниткуватих ціанобактерій із пристінними тилакоїдами, визнавали також її автори (Komárek et al., 2014). На той момент молекулярні дані для більшості з них були відсутні, тому автори відклали його ревізію на майбутнє. У наступні роки із застосуванням комплексного підходу було описано більше 40 нових родів *Synechococcales*. Отримані завдяки цьому філогенетичні дані засвідчили його надзвичайну поліфілетичність, що стимулювало перегляд складу й об'єму родин та появу нових таксонів рангу порядків. У НКСЦ автори обмежили склад цього порядку таксонами, що формують ядро монофілетичної клади синехококальних, тобто прийнявши концепцію *Synechococcales sensu stricto* (Strunecký et al., 2023). Тепер порядок містить одноклітинні ціанобактерії овальної або паличкоподібної форми, шириною не більше 3 мкм, з пристінними тилакоїдами. Із десяти родин, що раніше входили до нього у флорі України, залишилася лише титульна родина з єдиним родом *Synechococcus*.

Цікаво, що частина досі не сиквендованих одноклітинних колоніальних родів, що входили до родини *Synechococcaceae* (*Bacularia*, *Cyanodictyon*, *Lemmermanniella*, *Rhabdoderma*, *Rhabdogloea*), тимчасово віднесені до новоописаної родини *Cymatolegaceae* порядку *Nodosilinales*. Статус решти родин було змінено: деякі скасовано або перенесено до інших порядків. Так, родини *Merismopediaceae* та *Celosphaeriaceae* були приєднані до родини *Microcystaceae* порядку *Chroococcales*, оскільки просиквендовані штами родів цих родин формують монофілетичну групу в кладі даного порядку (Strunecký et al., 2023). Родина *Chamaesiphonaceae* перейшла до новоописаного порядку *Gomontiellales*, який об'єднує морфологічно гетерогенні таксони, що утворюють монофілетичну кладу. Родина *Prochlorotrichaceae* Burger-Wiesma et al.¹ відсутня в новому варіанті таксономічної структури, оскільки її єдиний представник в українській флорі, рід *Nodosilinea*, став типовим родом родини *Nodosilinaeae* порядку *Nodosilinales*. Чотири родини (*Pseudanabaenaceae*, *Leptolyngbyaceae*, *Gomontiellaceae*, *Oculatellaceae*) увійшли як титульні до нових порядків, створених на їхній основі. Таким чином, нині порядок *Synechococcales* представлений в українській флорі 2 родинами, 2 родами та 13 видами.

Порядок *Nostocales*, що займав другу сходинку за видовим багатством, зазнав значно менших таксономічних змін: скасовано три родини, склад родів

¹ У тексті автори таксонів наводяться лише у випадку, коли ці таксони відсутні в оновленому варіанті систематичної структури.

лишився той самий, лише деякі з них було перенесено до інших родин, у т. ч. нових. Зокрема, за результатами комбінованого філогенетичного аналізу відбулася ротація складу родини *Aphanizomenonaceae*. До цієї родини приєдналася низка родів із родини *Nostocaceae* (*Anabaena*, *Cylindrospermum*, *Trichormus* та ін.) та (дещо неочікувано) гетерополярний рід *Gloeothrichia*, який раніше за філогенією 16S рРНК виділяли в монотипну родину *Gloeotrichaceae* (Komárek et al., 2014), завдяки чому видове різноманіття цієї родини зросло майже вдвічі. Водночас роди *Anabaenopsis*, *Chrysoosporum* та *Nodularia* перейшли з *Aphanizomenonaceae* до *Nodulariaceae*. Також скасовано родину *Symphionemataceae* Hoffmann, Komárek et Kastovsky (рід *Brachytrichia* увійшов до родини *Scytonemataceae*). Рід *Calothrix* повернувся до родини *Rivulariaceae*, до якої також увійшов *Mastigocoleus*, що раніше належав до родини *Hapalosiphonaceae*. Загалом у флорі України порядок *Nostocales* тепер представлений 11 родинами та є найбагатшим за різноманіттям родів і видів.

Порядок *Oscillatoriales* sensu lato, як він розглядався в системі 2014 р., було реформовано відповідно до результатів молекулярно-філогенетичних досліджень, що засвідчили його поліфілетичність (Strunecký et al., 2023). Автори НКСЦ звузили об'єм порядку до основного кластеру, що групується навколо типових *Oscillatoria*. Тепер до нього входять однорядні нитчасті ціанобактерії з переважно коротшими порівняно до їхньої ширини клітинами, діаметр яких коливається від 2 до 115 мкм. *Oscillatoriales* sensu stricto включає дві філогенетично добре підтримані родини — *Oscillatoriaceae* і *Microcoleaceae*, склад яких суттєво змінився. До *Oscillatoriaceae* тепер входять лише *Oscillatoria*, *Phormidium* та *Oxynema*; *Blennothrix*, *Limnoraphis*, *Lyngbya* та *Plectonema* перенесені до *Microcoleaceae*. Також до цієї родини віднесені роди *Homoeothrix* (тепер включає рід *Leptochaete* Borzi ex Bornet et Flahault) та *Phormidiochaete*, що належали до скасованої родини *Homoeothrichaceae*, а також *Dasygloea* та *Leibleinia* з *Synechococcales*. *Johanseninema*, *Pseudophormidium* та *Symploca* (раніше належали до *Microcoleaceae*) увійшли до інших порядків.

Роди української флори, що представляли родину *Coleofasciculaceae*, за новою системою належать до трьох родин двох новоописаних порядків — монотипного *Geitlerinematales* та *Coleofasciculales*, у складі якого дві родини. Зокрема, до останнього увійшла новоописана родина *Wilmottiaceae* із родами *Anagnostidinema*, *Pycnacronema*, *Wilmottia*, а також *Potamolinea*, що раніше належала до скасованої родини *Phormidiaceae* Komárek et Anagnostidis. В оновленому вигляді порядок *Oscillatoriales* займає у флорі України друге місце за видовим багатством (170 видів), але поступається порядку *Chroococcales* за багатством родів і родин.

Порядок *Chroococcales*, що також є важливою складовою систематичної структури української ціанофлори, за останні чверть століття зазнав кількох таксономічних реорганізацій. У флорі водоростей України (Коваленко, 2009) він розглядався відповідно до пропозиції І. Комарека, який включив до нього всіх одноклітинних та колоніальних представників класичних хроококальних, хамесифональних та плеврокапсальних ціанобактерій (Komárek, Anagnostidis, 1999). За системою 2014 р. було відновлено порядок *Pleurocapsales*, хамесифонові перенесено до *Synechococcales*, а рід *Chroococcidiopsis* Geitler через філогенетичну віддаленість було виділено в нові монотипні родину та порядок. Автори НКСЦ, спираючись на новітні філогенетичні дані, запропонували нову конфігурацію *Chroococcales*, оскільки мультилокусний аналіз засвідчив необхідність об'єднання *Chroococcales* і *Pleurocapsales*. Всі таксони останнього увійшли до *Chroococcales* у складі родини *Pleurocapsaceae*; родини *Dermocarpellaceae* T.Christensen, *Hydrococcaceae* Kützing, *Hyellaceae* Borzi та *Xenococcaceae* Ercegović скасовано.

Також суттєво змінився склад родин, що входили до хроококальних у попередній версії систематичної структури ціанофлори. Родина *Microcystaceae* (94 види з 14 родів) вийшла на перше місце за видовим багатством і нині є найбільшою родиною української флори. Зокрема, до неї приєдналися роди *Aphanothece* та *Gloeothece* із скасованої родини *Aphanothecaceae* (Komárek et Anagn.) Komárek et al. До родини *Chroococcaceae* перейшли роди із скасованої родини *Entophysalidaceae* Geitler. У складі порядку з'явилася нова родина *Geminocystaceae*, до якої увійшли *Cyanobacterium* та *Microcrocis* із скасованих родин *Cyanobacteriaceae* Komárek et al. та *Merismopediaceae* Elenkin відповідно. Із складу порядку *Chroococcales* вийшли роди *Gloeocapsa*, *Gloeocapsopsis* та *Chlorogloea* – тепер вони представляють новий для української флори порядок *Chroococcidiopsidales*.

В цілому на рівні порядків, попри значне збільшення їхнього загального числа, провідні позиції залишилися за *Nostocales* (26,7% загального видового різноманіття) та *Oscillatoriales* (21,4%), *Chroococcales* (20,9%) тепер займає третє місце за видовим багатством. Наступним іде новий порядок *Leptolyngbyales* (12,6%), частки решти порядків складають 3,1–0,1%. Склад провідних родин також дещо змінився. На першу позицію вийшла родина *Microcystaceae* (12,2%), далі йдуть *Oscillatoriaceae* (11,2%), *Microcoleaceae* – (10,8%), *Leptolyngbyaceae* та *Aphanizomenonaceae* (10,7% кожна). Родовий спектр ціанобактерій України нещодавно поповнився родами *Tildeniella*, *Muxacorys* та *Rusnacronema* (Mikhailyuk et al., 2023) і нині включає 153 роди, до яких належать 769 видів. Подальші дослідження флори України, безперечно, поповнять їхнє число, але ми вважаємо за

потрібне представити систематичну структуру та родовий спектр ціанобактерій станом на 2024 р. як точку відліку та інформаційний матеріал для майбутніх флористичних і гідроекологічних розвідок.

Нижче представлено новий варіант систематичної структури флори ціанобактерій України, оновлений відповідно до нової класифікаційної системи ціанобактерій (Strunecký et al., 2023). У дужках вказано кількість видів у роді.

CYANOBACTERIA Stanier ex Cavalier-Smith 2002

Клас **Cyanophyceae** Schaffner 1909

Порядок **Gloeobacteriales** Cavalier-Smith 2002

Родина **Gloeobacteraceae** Komárek et Anagn. 1995

Gloeobacter Rippka et al. ex Mareš et al. (1).

Порядок **Pseudanabaenales** Komárek et Anagn. 1988

Родина **Pseudanabaenaceae** Anagn. et Komárek 1988

Pseudanabaena Lauterborn (9), *Limnothrix* Meffert (4).

Порядок **Synechococcales** L. Hoffmann et al. 2005

Родина **Synechococcaceae** Komárek et Anagn. 1995

Synechococcus Nägeli (4).

Родина **Prochlorococcaceae** Komárek et Strunecký 2020

Anathece (Komárek et Anagn.) Komárek et al. (5), *Cyanobium* Rippka et Cohen-Baz. (4).

Порядок **Nodosilineales** Strunecký et Mareš 2023

Родина **Nodosilineaceae** Strunecký et Mareš 2023

Nodosilinea Perkerson et Casamatta (2).

Родина **Cymatolegaceae** Strunecký et Mareš 2023

Bacularia Borzi (1), *Cyanodictyon* Pascher (1), *Lemmermanniella* Geitler (3), *Rhabdoderma* Schmidle et Lauterborn (3), *Rhabdogloea* Schröd. (5), *Romeria* Koczwara (5).

Порядок **Oculatellales** Strunecký et Mareš 2023

Родина **Oculatellaceae** Mai et J.R. Johansen 2018

Cartusia Mai et al. (1), *Drouetiella* Mai et al. (1), *Oculatella* Zammit et al. (2), *Tildeniella* Mai et al. (1), *Timaviella* Sciuto et Moro (1).

Порядок **Leptolyngbyales** Strunecký et Mareš 2023

Родина **Leptolyngbyaceae** Komárek et al. 2014

Heteroleibleinia (Geitler) Hoffmann (4), *Jaaginema* Anagn. et Komárek (14), *Leptolyngbya* Anagn. et Komárek (41), *Limnolyngbya* X.Li et R.Li (1), *Muxacorys* Pietrasiak et J.R.Johansen (1), *Phormidesmis* Turicchia et al. (1),

Planktolyngbya Anagn. et Komárek (4), *Pseudophormidium* (Forti) Anagn. et Komárek (5), *Stenomitos* Miscoe et J.R.Johansen (1), *Tapinothrix* Sauvageau (6).

Родина **Trichocoleusaceae** Mai et J.R. Johansen 2018

Geitleribactron Komárek (2), *Schizothrix* Kützing ex Gomont (14), *Trichocoleus* Anagn. (3).

Порядок **Geitlerinematales** Strunecký et Mareš 2023

Родина **Geitlerinemataceae** Strunecký et Mareš 2023

Geitlerinema Anagn. (3).

Порядок **Oscillatoriales** Schaffner 1922

Родина **Oscillatoriaceae** (Gray) Kirchner 1898

Oxynema Chatchawan et al. (2), *Oscillatoria* Vaucher ex Gomont (28), *Phormidium* Kützing ex Gomont (56).

Родина **Microcoleaceae** Komárek et al. 2014

Arthrospira Sittenberger ex Gomont (3), *Blennothrix* (Kützing) Anagn. et Komárek (2), *Dasygloea* Thwaites ex Gomont (3), *Homoeothrix* (Thuret) Kirchn. (3), *Hydrocoleum* Kützing ex Gomont (5), *Kamptonema* O.Strunecký et al. (7), *Leibleinia* (Gomont) L.Hoffmann (4), *Limnoraphis* J.Komárek et al. (3), *Lyngbya* C.Agardh ex Gomont (19), *Microcoleus* Desmaz. ex Gomont (14), *Phormidiochaete* Komárek (2), *Planktothrix* Anagn. et Komárek (6), *Plectonema* Thuret ex Gomont (1), *Porphyrosiphon* Kützing ex Gomont (2), *Pseudoscytonema* Elenkin (1), *Symplocastrum* (Gomont) Kirchner (3), *Tenebriella* Hauerová et al. (2), *Trichodesmium* Ehrenberg ex Gomont (1), *Tychonema* Anagn. et Komárek (1).

Порядок **Coleofasciculales** Strunecký et Mareš 2023

Родина **Coleofasciculaceae** Komárek et al. 2014

Coleofasciculus Siegesmund et al. (1), *Kastovskya* Mühlsteinová et al. (1), *Symploca* Kützing ex Gomont (8).

Родина **Wilmottiaceae** Strunecký et Mareš 2023

Anagnostidinema Strunecký et al. (4), *Pycnacronema* M.D. Martins et Branco (1), *Potamolinea* M.D.Martins et Branco (1), *Wilmottia* Strunecký, Elster et Komárek (1).

Порядок **Spirulinales** Komárek et al. 2014

Родина **Spirulinaceae** (Gomont) Hoffmann et al. 2005

Glaucospira Lagerh. (1), *Spirulina* Turpin ex Gomont (17).

Порядок **Chroococcales** Schaffner 1922

Родина **Microcystaceae** Elenkin 1933

Aphanocapsa Nägeli (17), *Aphanothece* Nägeli (11), *Coccolopia* O.V.Troitsk. (2), *Coelomoron* Buell (1), *Coelosphaerium* Nägeli (6), *Eucapsis* Clements et Shantz (3), *Gloeothece* Nägeli (10), *Merismopedia* Meyen (14),

Microcystis Kützing ex Lemmerm. (11), *Pseudoncobyrsa* Geitler (1), *Snowella* Elenkin (2), *Sphaerocavum* M.T. de P.Azevedo et Sant'Anna (2), *Synechocystis* Sauv. (10), *Woronichinia* Elenkin (4).

Родина **Geminocystaceae** Tuji et al. 2021

Cyanobacterium Rippka et Cohen-Baz. (1), *Microcrocis* P.G.Richter (3).

Родина **Chroococcaceae** Nägeli 1849

Chroococcus Nägeli (20), *Cyanosarcina* Kováčik (4), *Dactylococcopsis* Hansgirg (1), *Entophysalis* Kützing (1), *Johanseninema* P.Hasler et al. (1), *Pseudocapsa* Erceg. (3), *Siphononema* Geitler (1).

Родина **Cyanothrichaceae** Elenkin 1947

Johannesbaptistia De Toni (1), *Limnococcus* (Komárek et Anagn.) Komárková et al. (1).

Родина **Gomphosphaeriaceae** Elenkin 1933

Gomphosphaeria Kützing (4).

Родина **Pleurocapsaceae** Geitler 1925

Cyanocystis Borzi (1), *Dalmatella* Erceg. (1), *Dermocarpella* Lemmerm. (1), *Chamaecalyx* Komárek et Anagn. (1), *Hydrococcus* Kützing (2), *Hyella* Bornet et Flahault (3), *Chondrocystis* Lemmerm. (2), *Chroococcopsis* Geitler (4), *Pleurocapsa* Thuret (6), *Xenococcus* Thuret (4), *Xenotholos* Gold-Morgan et al. (1).

Порядок **Gomontiellales** Strunecký et Mareš

Родина **Gomontiellaceae** Elenkin 1949

Borzia Cohn ex Gomont (2), *Gomontiella* E.C.Teodoresco (1), *Hormoscilla* Anagn. et Komárek (1), *Katagnymene* Lemmerm. (1), *Komvophoron* Anagn. et Komárek (3).

Родина **Chamaesiphonaceae** Borzi 1882

Chamaesiphon A.Braun et Grunov (11), *Clastidium* Kirchn. (1), *Cyanophanon* Geitler (2).

Родина **Cyanothecaceae** Komárek et al. 2014

Cyanothese Komárek (2).

Порядок **Chroococciopsidales** Komárek et al. 2014

Родина **Chroococciopsidaceae** Geitler ex Büdel et al. 2012

Chlorogloea Wille (2), *Gloeocapsa* Kützing (15), *Gloeocapsopsis* Geitler ex Komárek (6).

Порядок **Nostocales** Borzi 1914

Родина **Scytonemataceae** Rabenhorst ex Bornet et Flahault 1888

Brachytrichia Zanardini (1), *Brasilonema* Fiore et al. (1), *Petalonema* M.J.Berkeley ex Wolle (3), *Scytonema* Agardh ex Bornet et Flahault (6), *Scytonematopsis* E.I.Kisseleva (1).

Родина ***Heteroscytonemataceae*** G.B.McGregor et Sendall 2018

Heteroscytonema G.B.McGregor et Sendall (1).

Родина ***Hapalosiphonaceae*** Elenkin 1916

Fischerella (Bornet et Flahault) Gomont (1), *Hapalosiphon* Nägeli ex Bornet et Flahault (1).

Родина ***Rivulariaceae*** Bornet et Flahault 1886

Calothrix C.Agardh ex Bornet et Flahault (29), *Isactis* Thuret ex Bornet et Flahault (1), *Kyrtuthrix* Ercegovic (1), *Mastigocoleus* Lagerh. ex Bornet et Flahault (1), *Microchaete* Thuret ex Bornet et Flahault (3), *Rivularia* C.Agardh ex Bornet et Flahault (9), *Sacconema* Borzi (1).

Родина ***Nostocaceae*** Eichler 1886

Desmonostoc Hrouzek et Ventura (1), *Isocystis* Borzi ex Bornet et Flahault (2), *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault (16), *Roholtiella* Bohunická et al. (1).

Родина ***Leptobasaceae*** Elenkin 1916

Aulosira Kirchner ex Bornet et Flahault (4), *Fortiea* De Toni (2).

Родина ***Nodulariaceae*** Elenkin 1916

Anabaenopsis (Wołosz.) V.V.Mill. (8), *Chryso sporum* E.Zapomelová et al. (2), *Nodularia* Mertens ex Bornet et Flahault (6).

Родина ***Aphanizomenonaceae*** Elenkin 1938

Anabaena Bory ex Bornet et Flahault (21), *Aphanizomenon* Morren ex Bornet et Flahault (2), *Cylindrospermum* Kützing ex Born et Flahault (14), *Cuspidothrix* P.Rajaniemi et al. (2), *Dolichospermum* (Ralfs ex Bornet et Flahault) Wacklin et al. (18), *Gloeotrichia* J.Agardh ex Bornet et Flahault (8), *Macrospermum* Komárek (2), *Raphidiopsis* Fritsch et Rich (1), *Sphaerospermopsis* Zapomelová et al. (3), *Trichormus* (Ralfs ex Bornet et Flahault) Komárek et Anagn. (8), *Wollea* Bornet et Flahault (3).

Родина ***Tolypothrichaceae*** Hauer et al. 2014

Hassallia Berkeley ex Bornet et Flahault (2), *Tolypothrix* Kützing ex Bornet et Flahault (9).

Родина ***Stigonemataceae*** (Bornet et Flahault) Borzi 1892

Pulvinularia Borzi (1), *Stigonema* C.Agardh ex Bornet et Flahault (8).

Родина ***Capsosiraceae*** Geitler 1925

Capsosira Kützing ex Bornet et Flahault (1).

Заклучення

Систематика ціанобактерій переживає період швидких змін, що визначає необхідність оновлення відомостей про систематичну структуру флори ціанобактерій України. Станом на 2024 р. до її складу входить 769 видів з 153 родів, що належать до 37 родин, 14 порядків класу *Cyanophyceae*. Провідні позиції за видовим багатством займають *Nostocales* (11 родин, 41

рід, 205 видів), *Oscillatoriales* (2 родини, 23 роди, 170 видів), *Chroococcales* (6 родин, 36 родів, 161 вид) та *Leptolyngbyales* (2 родини, 13 родів, 97 видів). Разом вони охоплюють 81,6% виявлених видів; частки решти порядків складають 3,1–0,1%. Найбагатшими родинами є *Microcystaceae* (94 види, або 12,2% загального видового складу), *Oscillatoriaceae* (86 видів/11,2%), *Microcoleaceae* (83 види/10,8%), *Leptolyngbyaceae* та *Aphanizomenonaceae* (82 види/10,7% кожна).

Родовий спектр ціанобактерій України та їхнє видове різноманіття постійно поповнюються завдяки таксономічним, флористичним та гідроекологічним дослідженням, тому представлений в роботі оновлений варіант систематичної структури ціанобактерій ми розглядаємо як проміжний етап у вивченні ціанобактерій України.

Список літератури

- Anagnostidis K., Komárek J. 1988. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 3. *Oscillatoriales*. *Algol. Stud./Arch. Hydrobiol. Suppl.* 80(50–53): 327–472.
- Boyer S.L., Johansen J.R., Flechtner V.R. 2002. Phylogeny and genetic variance in terrestrial *Microcoleus* (*Cyanophyceae*) species based on sequence analysis of the 16S rRNA gene and associated 16S-23S ITS region. *J. Phycol.* 38: 1222–1235.
- Casamatta D.A., Vis M.L., Sheath R.G. 2003. Cryptic species in cyanobacterial systematics: a case study of *Phormidium retzii* (*Oscillatoriales*) using RAPD molecular markers and 16S rDNA sequence data. *Aquat. Bot.* 77(4): 295–309.
- Dvořák P., Jahodářová E., Casamatta D.A., Hašler P., Pouličková A. 2018. Difference without distinction? Gaps in cyanobacterial systematics; when more is just too much. *Fottea* (Olomouc). 18(1): 130–136.
- Dvořák P., Pouličková A., Hašler P., Belli M., Casamatta D.A., Papini A. 2015. Species concepts and speciation factors in cyanobacteria, with connection to the problems of diversity and classification. *Biodivers. Conserv.* 24: 739–757. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0888-6>
- Hoffmann L., Komárek J., Kastovsky J. 2005. System of Cyanoprokaryotes (Cyanobacteria) – State in 2004. *Algol. Stud.* 117(1): 95–115. <https://doi.org/10.1127/1864-1318/2005/0117-0095>
- Johansen J.R., Casamatta D.A. 2005. Recognizing cyanobacterial diversity through adoption of a new species paradigm. *Arch. Hydrobiol./Algol. Stud.* 117(1): 71–93. <https://doi.org/10.1127/1864-1318/2005/0117-0071>
- Komárek J., Anagnostidis K. 1986. Modern approach to the classification system of cyanophytes, 2. *Chroococcales*. *Arch. Hydrobiol./Algol. Stud.* 43: 157–226.
- Komárek J., Anagnostidis K. 1989. Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4. *Nostocales*. *Arch. Hydrobiol./Algol. Stud.* 56: 247–435.
- Komárek J., Anagnostidis K. 1998. *Cyanoprokaryota*. 1. Teil: *Chroococcales*. In: *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd 19/1. Jena; etc.: Gustav Fisher. 548 p.

- Komárek J. 2013. *Cyanoprokaryota*. 3. Heterocytous genera. In: *Süswasserflora von Mitteleuropa*. Berlin, Heidelberg: Springer Spektrum. 1130 p.
- Komárek J. 2016. A polyphasic approach for the taxonomy of cyanobacteria: principles and applications. *Eur. J. Phycol.* 51(3): 346–353.
<https://doi.org/10.1080/09670262.2016.1163738>
- Komárek J., Kaštovský J., Mareš J., Johansen J.R. 2014. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014 using a polyphasic approach. *Preslia*. 6(4): 295–335.
- Mareš J., Strunecký O., Bučinská L., Wiedermannová J. 2019. Evolutionary patterns of thylakoid architecture in cyanobacteria. *Front. Microbiol.* 10: 277.
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2019.00277>
- Mikhailyuk T.I., Vinogradova O.M., Gromakova A.B., Glaser K., Karsten U. 2023. A polyphasic approach leading to the discovery of new taxa of terrestrial Cyanobacteria for the flora of Ukraine. *Int. J. Algae*. 25(4): 301–322.
<https://doi.org/10.1615/InterJAlgae.v25.i4.10>
- Siegismund M.A., Johansen J.R., Karsten U., Friedl T. 2008. *Coleofasciculus* gen. nov. (Cyanobacteria): morphological and molecular criteria for revision of the genus *Microcoleus* Gomont. *J. Phycol.* 44: 1572–1585.
- Strunecký O., Ivanova A.P., Mareš J. 2023. An updated classification of cyanobacterial orders and families based on phylogenomic and polyphasic analysis. *J. Phycol.* 59(1): 12–51.
<https://doi.org/10.1111/jpy.13304>
- Thuret G. 1875. Essay de classification des Nostochinées. *Ann. Sci. Nat. Bot. Sér.* 6(1): 372–382.
- 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>
- Whitton B.A., Potts M. 2012. Introduction to the cyanobacteria. In: *Ecology of Cyanobacteria. II: Their Diversity in Space and Time*. Dordrecht: Springer Science+Business Media B.V: pp. 1–13. https://doi.org/10.1007/978-94-007-3855-3_1

Vinogradova O.M. (<https://orcid.org/0000-0002-9243-8231>)

M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine,
2 Tereshchenkivska Str., Kyiv 01004, Ukraine

Cyanobacteria of Ukraine: taxonomic structure of the flora 2024

Systematics of cyanobacteria experiencing a period of rapid changes associated with the appearance of new molecular markers, the improvement of molecular phylogenetic methods,

and widely used polyphasic approach. Many characters previously considered taxonomically significant have been found to have repeatedly arisen in different phylogenetic lineages during the evolution of cyanobacteria, and genetic diversity of taxa often greatly exceeds their morphological diversity. Attempts to combine the approaches of morphological taxonomy with molecular data did not solve the problem, although they helped to systematize the results of floristic studies. The emergence of a new classification system of cyanobacteria (NCSC), in which the authors relied on genomic phylogeny, determined the need to revise the taxonomic structure of the flora of cyanobacteria of Ukraine, since its last published version, based on taxonomic information as of 2021, no longer corresponds to the modern classification of cyanobacteria. The paper analyzes the main innovations of the NCSC and the changes that have occurred with the leading taxa of the Ukrainian flora, and also provides an updated taxonomic structure of the cyanobacteria of Ukraine.

Key words: cyanobacteria, taxonomy, new classification, taxonomic structure, Ukraine