



Original researches

Ecological and Floristic Characteristics of Cyanophyceae of Pryazovskyi National Nature Park**L. I. Arabadzy-Tipenko***Bogdan Khmelnytsky Melitopol State Pedagogical University, Melitopol, Ukraine*Received: 06 March 2020
Revised: 11 March 2020
Accepted: 12 March 2020Bogdan Khmelnytsky Melitopol State
Pedagogical University, Hetmanska Str., 20,
72318, Melitopol, UkraineTel.: +38-061-944-04-64
E-mail: luidmila108@ukr.net**Cite this article:** Arabadzy-Tipenko, L. I. (2020). Ecological and floristic characteristics of Cyanophyceae of Pryazovskyi National Nature Park. *Agrology*, 3(2), 66–79. doi: 10.32819/020009

Abstract. The north-western coast of the Sea of Azov is a set of natural systems that are characterized by a high level of biological diversity, economic value and have a high recreational potential. The harmonization of nature protection goals, optimization of economic efficiency and maintenance of recreational value are extremely complex scientific and scientific-practical tasks. The development of a strategy for the rational use of nature should be based on the study of natural complexes that are within the protected areas as reference areas. In addition to the role of markers of the level of biological diversity, the objects of the nature reserve fund act as factors of functional stability of natural complexes in general. Therefore, the study of ecological features of Cyanoprokaryota Pryazovsky National Nature Park is an important scientific problem. There were 9 experimental landfills on the territory of Pryazovsky Park, which covered steppe areas or slopes, salt marshes, coastal sandy soils (bars) and reservoirs (rivers, lakes, estuaries, sea bays, lagoons). As a result of research, 124 species of cyanoprokaryotes were identified, which include 127 intraspecific taxa. According to the systematic structure, the found species of cyanoprokaryotes belong to the class Cyanophyceae Sachs, within which 3 subclasses, 6 orders, 18 families and 33 genera are represented. The subclass Oscillatoriophyceae is the most diverse in terms of the number of species, which includes 62 species, or 49% of the regional flora of cyanoprokaryotes. Fewer species belong to the subclass Synechococcophyceae (38 species). The subclass Nostocophyceae (27 species) is the least diverse in terms of species. Cluster analysis by number of species in subclasses indicates that cenoses can be divided into two groups: steppe groups and salt marshes on the one hand, and groups on sandy soils and water groups on the other. The groups of salt water and sandy soils are the most similar. The number of genus in a family among subclasses is almost constant, equal to 1.8. The saturation of family species is highest for the subclass Synechococcophyceae and is 7.6. For subclasses Nostocophyceae and Oscillatoriophyceae this indicator is almost identical and is 6.8–6.9. The genus coefficient is the largest for the subclass Synechococcophyceae and is 4.2. This figure is lower for Nostocophyceae and is 3.9. For Oscillatoriophyceae, the birth rate is 3.6. Taxonomic diversity of flora at the genus level in terms of the number of taxa is characterized by a stable level, except for freshwater, the flora of Cyanophyceae which is represented by a much smaller number of genera compared to other types of biogeocenoses. According to the Shannon index, diversity increases in the series steppe → salt marsh → psammophytic stations → salt water and decreases sharply in freshwater. According to Pielou, the diversity grows within this range and reaches the highest level in freshwater. Prospects for further research include assessing the systematic nature of the taxonomic structure of flora depending on the type of ecosystems, the study of ecotype groups of Cyanophyceae in the context of their preferences for habitat types and salinity conditions. the flora of Cyanophyceae is represented by a much smaller number of genera compared to other types of biogeocenoses. According to the Shannon index, diversity increases in the series steppe → salt marsh → psammophytic stations → salt water and decreases sharply in freshwater. According to Pielou, the diversity grows within this range and reaches the highest level in freshwater. Prospects for further research include assessing the systematic nature of the taxonomic structure of flora depending on the type of ecosystems, the study of ecotype groups of Cyanophyceae in the context of their preferences for habitat types and salinity conditions. According to Pielou, the diversity grows within this range and reaches the highest level in freshwater. Prospects for further research include assessing the systematic nature of the taxonomic structure of flora depending on the type of ecosystems, the study of ecotype groups of Cyanophyceae in the context of their preferences for habitat types and salinity conditions.

Keywords: biological diversity; nature protection; monitoring; taxonomic structure; ecological gradient; blue-green algae.

Еколого-флористична характеристика Cyanophyceae Приазовського національного природного парку

Л. І. Арабаджи-Тіпенко

Мелітопольський державний педагогічний університет імені Богдана Хмельницького, Мелітополь, Україна

Анотація. Північно-західне узбережжя Азовського моря являє собою сукупність природних систем, які характеризуються високим рівнем біологічного різноманіття, господарської цінності та мають високий рекреаційний потенціал. Гармонізація цілей охорони природи, оптимізація господарської ефективності та підтримання рекреаційної цінності, представляють собою вкрай складне наукове та науково-практичне завдання. Розробка стратегії раціонального природокористування повинно базуватися на дослідженні природних комплексів, які знаходяться в межах заповідних еталонних територій. Крім ролі маркерів рівня біологічного різноманіття, об'єкти природно-заповідного фонду виступають як фактори функціональної стійкості природних комплексів у цілому. Тому дослідження екологічних особливостей Cyanophycota Приазовського національного природного парку становить собою важливу наукову проблему. На території парку розміщено 9 експериментальних полігонів, які охоплюють степові ділянки або схили, солончаки, берегові піщані ґрунти (бари) та водойми (річки, озера, лимани, морські затоки, лагуни). У результаті досліджень виявлено 124 види ціанопрокаріот, що включають 127 внутрішньовидових таксонів. За систематичною структурою знайдені види ціанопрокаріот належать до класу Cyanophyceae Sachs, у межах якого представлені 3 підкласи, 6 порядків, 18 родин і 33 роди. Найрізноманітнішим за кількістю видів є підклас Oscillatoriothysidae, до складу якого входять 62 види, або 49% регіональної флори ціанопрокаріот. Менше видів входить до підкласу Synechococcophycidae (38 видів). Найменш різноманітним у видовому аспекті є підклас Nostocophycidae (27 видів). Кластерний аналіз за кількістю видів у підкласах указує на те, що ценози можуть бути розподілені на дві групи: степові угруповання та солончаки, з одного боку, та угруповання на піщаних ґрунтах та водні угруповання – з іншого. Угруповання солоних вод та піщаних ґрунтів є найбільш подібними. Кількість родів у родині серед підкласів є практично константою, яка дорівнює 1,8. Насиченість видами родин найбільша для підкласу Synechococcophycidae і становить 7,6. Для підкласів Nostocophycidae та Oscillatoriothysidae цей показник практично ідентичний – 6,8–6,9. Родовий коефіцієнт, найбільший для підкласу Synechococcophycidae, становить 4,2. Менший цей показник для Nostocophycidae, дорівнює 3,9. Для Oscillatoriothysidae родовий коефіцієнт становить 3,6. Таксономічне різноманіття флори на рівні роду за показником кількості таксонів характеризується стабільним рівнем, за винятком прісних водойм, флора Cyanophyceae яких представлена значно меншою кількістю родів порівняно з іншими типами біогеоценозів. За індексом Шеннона різноманіття зростає в ряду степ → солончак → псамофітні стації → солона вода і різко зменшується в прісних водах. За показником Пієлу різноманіття зростає в межах зазначеного ряду та сягає найнайвищого рівня в прісних водах. Перспективи подальших досліджень передбачають оцінку системності таксономічної структури флор залежно від типу екосистем, вивчення екологічних груп Cyanophyceae в контексті їх переважності до типів середовищ існування та умов солоності.

Ключові слова: біологічне різноманіття; охорона природи; моніторинг; таксономічна структура; екологічний градієнт; синьозелені водорості.

Вступ

Синьозелені водорості є однією з найдавніших груп на планеті (Shestakov & Karbysheva, 2017). Вважають, що Cyanophyta виникли приблизно 3,5–3,8 млрд років тому (для порівняння – вік Землі, за даними аналізу метеоритного свинцю, становить 4,6 млрд років, перші еукаріоти з'явилися 1,5 млрд років по тому). Найдавніші викопні рештки синьозелених водоростей (строматоліти) датуються віком приблизно 3,5 млрд років (Golubic & Seong-Joo, 1999). Молекулярна філогенія ціанобактерій комплементарна відомостям, які одержані при вивченні викопних решток і свідчить про давність групи, про роль ціанобактерій в еволюції планетарної первинної продукції та про походження від ціанобактерій пластид водоростей і рослин (Rodríguez-Ezpeleta et al., 2005; Archibald, 2009; Uyeda, Harmon, & Blank, 2016). З моменту виникнення та протягом майже 2 млрд років Cyanophyta панували на Земній кулі. Синьозелені водорості, або ціанобактерії, є єдиним відділом прокаріотичних організмів, що здатні до окисненого фотосинтезу (Sánchez-Baracaldo & Cardona, 2020). Відділ налічує приблизно 2,698 виду. Прогнозна оцінка переконує, що ця група може містити 6,280 виду (Nabout, da Silva Rocha, Carneiro, & Sant'Anna, 2013). Синьозелені водорості бувають одно- та багатоклітинні, причому нині існуючі одноклітинні форми переважно походять від багатоклітинних предків. Повернення до одноклітинності в синьозелених водоростей відбувалося не менше п'ятьох разів за період еволюційного розвитку, а багатоклітинність виникла

приблизно 2,45–2,22 млн років по тому (Schirrmeister, Antonelli, & Bagheri, 2011). Вони є переважно мікроскопічними, і лише деякі колоніальні види сягають значних розмірів (наприклад, *Nostoc commune* або види *Gloeoetrichia*) (Wright, Prickett, Helm, & Potts, 2001; Mohr, Brinkmann, & Friedl, 2011; Xiao, Li, & Reynolds, 2018). Завдяки здатності синьозелених водоростей до окисненого фотосинтезу на планеті виникла киснева атмосфера (Golubic & Seong-Joo, 1999; Frei, Gaucher, Poulton, & Canfield, 2009). Синьозелені водорості забарвлені переважно в блакитно-зелений колір, в екстремальних умовах найчастіше мають забарвлення з різними відтінками червоного кольору (Haselkorn, 2009). Відомо також кілька представників, у яких клітини зелені. До недавнього часу вважалося, що склад пігментів у Cyanophyta досить одноманітний: зеленого відтінку клітинам надає хлорофіл "a" (Glazer, 1977; Satoh, Ikeuchi, Mitsuho, & Tanaka, 2001). Червоний і блакитний колір обумовлені наявністю значної кількості фікобілінових пігментів – фікоціаніну (A. Walter et al., 2011; Hazra & Saha Kesh, 2017), аллофікоціаніну (сині пігменти) (Lemasson, Marsac, & Cohen-Bazire, 1973; Esteban et al., 1990; Sonani, Gupta, Madamwar, & Kumar, 2015) та фікоеритрину (червоний пігмент) (Stadnichuk, Romanova, & Selyakh, 1985; Rodriguez, Rivas, Guerrero, & Losada, 1989; Posch, Köster, Salcher, & Pernthaler, 2012). Каротиноїди представлені лише β -каротином, ксантофілами лютеїнового циклу (лютеїном і зеаксантином) та специфічними ксантофілами синьозелених водоростей – переважно осцилоксантином, міксоксантином, афаніцином та афанізофілом (Hirschberg & Chamovitz, 1994).

Майже в усіх Cyanophyta основним продуктом асиміляції є глікогеноподібний полісахарид – крохмаль синьозелених водоростей, зрідка – полісахарид, що нагадує справжній рослинний крохмаль (у “прохлорофітів”). Крім вуглеводів, більшість синьозелених водоростей запасує також ціанофіцин (Stubbe et al., 2005) та волютин (Nemergut et al., 2014). Ціанофіцин є полімером амінокислот аргініну та аспарагіну і використовується як резервне джерело доступного для клітини азоту. Волютин є запасною речовиною фосфорних сполук і утворює так звані поліфосфатні гранули (Achbergerová & Nahálka, 2011).

Розповсюджені Cyanophyta надзвичайно широко: в морях, прісних та гіпергалійних водоймах, у ґрунтах, на снігу та льоду, в гарячих джерелах, в аерофітних умовах та ін. (Hoffman, 1999; Liu et al., 2016). За стійкістю до дії екстремальних факторів Cyanophyta посідають перші місця на планеті (Rampelotto, 2013). Так, у модельних експериментах синьозелені водорості зберігали життєздатність у діапазоні температур від -195 до $+130$ °C (Inoue et al., 2001; Červený, Sinetova, Závěřel, & Los, 2015), тиску від 0,05 до 300 атм (Qin et al., 2014; Kitahara et al., 2019), витримували опромінювання радіоактивним ^{60}Co у 160 тис. Р на годину (*Microcoleus vaginatus* – до 1280 тис. Р на годину) (Kraus, 1969; Yatagai & Ishioka, 2014; Badri, Monsieures, Coninx, Wattiez, & Leys, 2015; Varshney, Mikulic, Vonshak, Beardall, & Wangikar, 2015).

Синьозелені водорості відіграють планетарну роль в азотному балансі (Jiang et al., 2017; Zhang, Zhou, Burnap, & Peng, 2018). Це обумовлено здатністю представників Cyanophyta засвоювати азот безпосередньо з атмосфери (Bothe, Schmitz, Yates, & Newton, 2010; Ahmed, Hemida, & Ohyam, 2014). З діяльністю синьозелених водоростей-азотфіксаторів пов'язані явища відновлення родючості ґрунтів “під паром”, збереження родючості цілинних ґрунтів (Pankratova, 2006; Singh, Kumar, Rai, & Singh, 2016), продуктивності біогідроценозів Світового океану (Flombaum et al., 2013; Hamilton, Bryant, & Macalady, 2016; Fuchsman et al., 2019). Види роду *Arthrospira* (*A. platensis* та *A. maxima*) є цінними біотехнологічними об'єктами (Avila-Leon, Chuei Matsudo, Sato, & de Carvalho, 2012; Comte, Coursin, & Carre-Mlouka, 2013; Furmaniak et al., 2017). Вони введені в промислову культуру, і їх біомаса використовується для виробництва дієтичних харчових продуктів, вітамінних домішок, фармакологічних препаратів (у першу чергу – радіопротекторів, стимуляторів обміну речовин, гормональних препаратів), харчових барвників тощо (Abdulqader, Barsanti, & Tredici, 2000; Román, Álvarez-Pez, Fernández, & Grima, 2002; Becher, Leuchat, Gademann, & Jüttner, 2005; Angermayr, Hellingwerf, Lindblad, & Teixeira de Mattos, 2009; Grewe & Pulz, 2012; Sharma, Rai, & Stal, 2013). Синьозелені водорості застосовують також для контролю якості води (Mateo, Leganés, Perona, Loza, & Fernández-Piñas, 2015; Monteagudo & Moreno, 2016; J. M. Walter et al., 2018), у геологічній практиці при датуванні віку докембрійських осадових порід (Sergeev, Gerasimenko, & Zavarzin, 2002).

Серед Cyanophyta є надзвичайно шкідливі види – збудники “цвітіння” води (Bláha, Babica, & Maršálek, 2009; Brookes & Carey, 2011; Carey, Ibelings, Hoffmann, Hamilton, & Brookes, 2012; Coad, Cathers, Ball, & Kadluczka, 2014; Rastogi, Madamwar, & Incharoensakdi, 2015). При цвітінні різко погіршується кисневий режим, у воду потрапляють продукти розкладання відмерлих клітин, живі особини виділяють токсичні речовини (Davidson et al., 2014; Rastogi et al., 2015; J. M. Walter et al., 2018; Kimambo, Gumbo, & Chikoore, 2019). Факторами, що сприяють розвитку “цвітіння”, є висока температура води ($23-32$ °C), висока концентрація біогенних елементів (азоту, фосфору, калію), відсутність перемішування водних мас (Codd, Morrison, & Metcalf, 2005; Posch et al., 2012; Backer, Manassaram-Baptiste, LePrell, & Bolton, 2015; Zhang et al., 2016; Lüring et al., 2018; Kimambo et al., 2019). За механізмом дії токсини синьозелених водоростей відносять до трьох груп: гепатотоксини (Zurawell, Chen, Burke, & Prepas, 2005), нейротоксини (Aráoz, Molgó, &

Tandeu de Marsac, 2010) та дерматотоксини (Kumar, Singh, Tyagi, & Kumar, 2018). Перші два типи розрізняють за клінічною картиною загибелі мишей у разі внутрішнього введенні досліджуваного токсину в летальних дозах при стандартних тестах. Гепатотоксини (фактори швидкої смерті) спричиняють прогресуючий цироз печінки і викликають загибель дослідної тварини протягом 45 хв – кількох годин (Lindholm, Eriksson, Reinikainen, & Meriluoto, 1992; Zurawell et al., 2005; Kaasalainen et al., 2012). Нейротоксини (фактори дуже швидкої смерті) у гострій дозі спричиняють смерть протягом 2–30 хв унаслідок порушення дихальної функції (Zanchett & Oliveira-Filho, 2013; Hinojosa et al., 2019). Дерматотоксини викликають гострі дерматити за поверхневого контакту (Miller, Beversdorf, Weirich, & Bartlett, 2017). У Cyanophyta виявлено три основні гепатотоксини: мікроцистин (Zhang et al., 2012; Corbel, Mouglin, & Bouaicha, 2014; Turner et al., 2018; Xiao et al., 2018), нодулярин (Cox et al., 2005; Gehringer et al., 2012). Обидва є низькомолекулярними токсинами пептидної природи (Pearson, Mihali, Moffitt, Kellmann, & Neilan, 2010) та алкалоїд циліндроспермонсин (Rücker et al., 2007; Bláha et al., 2009; Kokociński et al., 2009, 2013). Мікроцистин виробляють *Microcystis aeruginosa*, *Anabaena flosaquae*, *Planktothrix agardhii*. Нодулярин та циліндроспермонсин виявлені в кількох видів ностокальних водоростей (Boyer, 2008; Pearson et al., 2010; Voopathi & Ki, 2014). З нейротоксинів для людини найбільшу небезпеку являють алкалоїди групи анатоксинів та сакситоксинів (Jančula, Straková, Sadílek, Maršálek, & Babica, 2014; Voopathi & Ki, 2014; Testai, Scardala, Vichi, Buratti, & Funari, 2016). Серед збудників “цвітіння” води головними продуцентами анатоксинів є планктонні види роду *Anabaena* (у першу чергу – *A. flos-aquae*) та деякі *Phormidium* (зокрема, *Ph. formosum*) (Gupta, 2009; Voopathi & Ki, 2014). Сакситоксини синьозелених водоростей відомі під назвою токсин моллюскового паралічу (*paralytic shellfish*). Цей токсин нешкідливий для холоднокрівних, зокрема, моллюсків, проте здатний накопичуватися в їх тканинах (Pearson et al., 2010; Cusick & Sayler, 2013).

Синьозелені водорості відіграли найважливішу роль в еволюції біосфери Землі та є функціонально значущим компонентом сучасних екосистем (Komárek & Anagnostidis, 2005). Ця група організмів завдяки своїм біологічним та екологічним особливостям представлена у широкому різноманітті екологічних систем світу (Rejmánková, Komárek, & Komárková, 2004). Представники ціанопротокариот входять до складу екосистем від екватора до полюсів Землі та від верхівок гір до глибин океанів. Велике функціональне значення цієї групи обумовлене біологічним різноманіттям синьозелених водоростей (Vinogradova, 2012). Ціанопротокариоти формують базис для функціональної стійкості екосистем, а також можуть виступати як фактор порушення екологічної рівноваги в екосистемах, які зазнають антропогенного впливу. Важливе значення ціанопротокариот в екстремальних місцезабудуваннях, особливо в засолених ектопах (Vinogradova, 2014).

Значне поширення та екологічна толерантність ціанопротокариот, як групи в поєднанні з високим рівнем спеціалізації окремих видів, робить синьозелені водорості перспективним об'єктом фітоіндикаційних досліджень. Представники цієї групи здатні для індикації різних типів антропогенного забруднення середовища, а також для характеристики впливу на екосистему різних типів екологічних чинників (Barinova, Medvedeva, & Anisimova, 2006). В остаточному підсумку ціанопротокариоти можуть стати показником функціональної стійкості екосистем у цілому і особливо таких, що знаходяться в екстремальних природних умовах, або в умовах значної антропогенної трансформації екосистем. Значне біологічне та екологічне різноманіття угруповань ціанопротокариот у різних середовищах існування живих організмів – наземному, ґрунтовому, водному та в амфібіотичних середовищах – робить цю групу ідеальним об'єктом для комплексних досліджень на ландшафтно-екологічному рівні.

Північно-західне узбережжя Азовського моря являє собою сукупність природних систем, які характеризуються високим рівнем біологічного різноманіття, господарської цінності та мають високий рекреаційний потенціал (Maltseva et al., 2019). Гармонізація цілей охорони природи, оптимізації господарської ефективності та підтримання рекреаційної цінності – вкрай складне наукове та науково-практичне завдання. Розробка стратегії раціонального природокористування повинно базуватися на дослідженні природних комплексів, які знаходяться в межах заповідних / еталонних територій. Крім ролі маркерів рівня біологічного різноманіття, об'єкти природно-заповідного фонду виступають як фактори функціональної стійкості природних комплексів у цілому. Тому вивчення екологічних особливостей Суапорокагуота Приазовського національного природного парку становить важливу наукову проблему, що й стало метою нашого дослідження.

Матеріал та методи

Дослідження проведені в межах Приазовського національного природного парку, який розташований на території Запорізької області, тобто в Якимівському, Мелітопольському, Приазовському, Бердянському районах (м. Бердянськ). Територія парку витягнута з південного заходу на північний схід уздовж приморської смуги Азовського моря від крайнього західного адміністративного кордону з Херсонською областю до крайнього східного кордону з Донецькою областю уздовж усього узбережжя адміністративної території області за винятком приморської смуги в межах території Приморського адміністративного району. З півночі на південь територія парку найбільш витягнута в західній частині парку уздовж Молочного та Утлюцького лиманів. Парк розташований між $46^{\circ}12'49.65''$ та $46^{\circ}44'04.80''$ пн.ш. і $35^{\circ}06'57.88''$ та $37^{\circ}04'33.70''$ сх.д. Центральна частина парку розташована приблизно на кордоні між Приазовським і Приморським адміністративними районами та має географічні координати $46^{\circ}38'47.98''$ пн.ш. і $35^{\circ}54'37.04''$ сх.д. Територія парку знаходиться в приморській смузі Азовського моря й включає аквальні (прибережна літоральна частина моря, лимани, затоки, русла та заплави малих річок, їх гирла, невеликі штучні водойми) і наземні (приморські коси, узбережжя, значні по площах суходільні ділянки в заплавах річок, плакорні наземні ділянки, ділянки з первинною степовою рослинністю, незначні угруповання чагарників та деревинних насаджень) ландшафтно-біотопічні комплекси (Vogovka, 2011).

На території Приазовського парку було розміщено 9 експериментальних полігонів, які охоплювали степові ділянки або

схили, солончаки, берегові піщані ґрунти (бари) та водойми (річки, озера, лимани, морські затоки, лагуни) – рис. 1.

Майже всі наукові полігони знаходяться на територіях об'єктів природо-заповідного фонду місцевого або загальнодержавного значення (заказники, пам'ятки природи). Наводимо коротку характеристику експериментальних полігонів.

Полігон № 1. Ташенакський под ($46^{\circ}39'29.19''$ пн.ш. $35^{\circ}16'14.08''$ сх.д.). Орнітологічний заказник місцевого значення. Площа 370,4 га. Являє собою знижену рівнинну ділянку гирлової частини пересихаючої річки Ташенак, яка впадає в Молочним лиман. Ташенакський под є важливим місцем гніздування та відпочинку птахів водно-болотного комплексу. На полігоні були відібрані проби на степових схилах, солончаках, піщаних наливних ґрунтах уздовж Молочного лиману та водах лиману зі солоністю 25–39‰. Довжина профілю відбору проб – 400 м.

Полігон № 2. Річка Малий Утлюг ($46^{\circ}33'7.32''$ пн.ш. $35^{\circ}12'42.58''$ сх.д.). Мала степова річка, яка впадає в Утлюцький лиман. Полігон знаходиться в межах Приазовського парку, поблизу с. Шелюги. Ширина річки в місцях відбору проб 30–35 м, глибина до 2 м. Береги річки порослі очеретом південним. Профіль охоплює лише відбір проби води.

Полігон № 3. Верхів'я Утлюцького лиману ($46^{\circ}30'41.17''$ пн.ш. $35^{\circ}11'9.75''$ сх.д.). Комплексна пам'ятка природи загальнодержавного значення. Площа 280 га. Полігон дослідження розташований у гирлі річки Малий Утлюг і займає правий її берег. До складу полігону входять Степовий схил, солончак та солончато-водна водойма. Довжина профілю відбору проб становить 350 м.

Полігон № 4. Лиман Сивашик ($46^{\circ}24'28.51''$ пн.ш. $35^{\circ}6'9.79''$ сх.д.). Ландшафтний заказник загальнодержавного значення. Площа 2800 га. Являє собою солончато-водну водойму, яка має сполучення з Азовським морем і приберегову смугу (степові схили, які переходять у засолені луки та солончаки). У літній період верхів'я лиману пересихає і дно вкривається самосадною сіллю. Солоність води в лимані коливається від 17 до 28‰, у пересихаючих лагунах лиману – до 120‰. Полігон розташований на правому березі лиману в 3 км на північ від с. Нове. Профіль відбору проб становить 360 м і включає степові схили, солончаки, воду лиману.

Полігон № 5. Федотова коса ($46^{\circ}17'14.26''$ пн.ш. $35^{\circ}17'38.54''$ сх.д.). Ландшафтний заказник загальнодержавного значення. Площа 1910 га. Однак не вся коса є заказником, а лише частина її від с. Степок до меж Приазовського парку. Коса представлена піщано-черепашковими відкладами акумулятивного походження і витягнута до острова Бірючий майже



Рис. 1. Карто-схема розташування наукових полігонів району дослідження: 1 – Ташенакський под; 2 – річка Малий Утлюг; 3 – Верхів'я Утлюцького лиману; 4 – Лиман Сивашик; 5 – Федотова коса; 6 – Степанівська коса; 7 – урочище Тубальський лиман; 8 – гирло річки Корсак; 9 – заплава р. Берда

на 30 км; ширина коси коливається від 360 до 800 м. Науковий полігон розташований неподалік від с. Степок. Довжина профілю відбору проб – 540 м, від Утлюцького лиману до піщаних наливних барів Азовського моря. Профіль охоплює води Утлюцького лиману із солоністю 8–11‰, степову рослинність урочища Степок і піщані ґрунти.

Полігон № 6. Степанівська коса (46°27'6.58" пн.ш. 35°28'33.40" сх.д.). Ландшафтний заказник місцевого значення. Площа 200 га. Коса відокремлює Молочний лиман від Азовського моря. Науковий полігон охоплює води Молочного лиману (25–40 ‰), солончаки узбережжя Молочного лиману та піщані ґрунти наливного бару вздовж Азовського моря. Довжина профілю відбору проб становить 340 м.

Полігон № 7. Урочище Тубальський лиман (46°35'28.85" пн. ш. 35°42'56.69" сх. д.). Являє собою знижену рівнинну частину гирла пересихаючої річки Домузла, яка впадає в Азовське море. Науковий полігон розташований поблизу правого схилу урочища, в районі тимчасових солоних водойм. Тимчасові водойми відокремлені від Азовського моря піщаним берегом 200–250 м завширшки. Профіль відбору проб становить 350 м і включає степові схили, солончаки, піщані наливні бари Азовського моря і солоні водойми із мінералізацією 34 ‰.

Полігон № 8. Гирло річки Корсак (46°38'38.71" пн. ш. 35°51'28.30" сх. д.). Рівнинна частина території заплави річки Корсак. Заплава періодично підтоплюється водами Азовського моря. На прилеглих територіях утворюються тимчасові мілководні водойми з пересоленою водою. Рівень мінералізації в цих водоймах коливається в межах 14–40‰. Прилеглий території представлені солончаковою рослинністю. Профіль відбору проб становить 352 м від правого схилу урочища до Азовського моря і включає степовий схил, солончак, солоні тимчасові озера та піщаний бар уздовж моря.

Полігон № 9. Заплава річки Берда (46°47'49.07" пн. ш. 36°52'24.31" сх. д.). Ландшафтний заказник загальнодержавного значення. Площа 1416,90 га. Заказник лише частково ввійшов до території ПНПП. Являє собою рівнинну територію зі заростями очерету та лучно-галофільної рослинності. Науковий полігон охоплює степові схили, засолені луки, солончаки та мінералізовані тимчасові водойми зі солоністю 12–15‰. Профіль відбору проб – 660 м.

Матеріалом для вивчення синьозелених водоростей слугували 124 альгологічні індивідуальні та об'єднані водні і ґрунтові проби. Індивідуальні проби відбирали з метою визначення макроскопічних розростань на поверхні ґрунту або у водному середовищі. Відбір проб проводили на 9 визначених наукових полігонах у весняно-зимовий період, під час експедиційних маршрутних досліджень, протягом 2013–2019 рр., у декількох послідовностях на кожному біотопі (степовий схил, солончак, піщаний літоральний вал, водойма). Координати кожного полігону визначали за допомогою GPS-навігатора (Garmin GPS 12 MAP).

Матеріал відбирали за загальноприйнятою в ґрунтовій альгології методикою з дотриманням правил стерильності (Hollerbach & Stina, 1969). Паперові конверти були попередньо прожарені в сушильній шафі за температури 130–150° протягом однієї години. Шпатель для ґрунту стерилізували безпосередньо в містах відбору; інструмент протирали спиртом і багаторазово встромляли в досліджуваний ґрунт. Відібрані проби обробляли у свіжому стані протягом однієї–двох діб з моменту відбору, висушували в темному місці до повітряно-сухого стану і зберігали для подальшого опрацювання протягом декількох місяців.

Для відбору проб для кількісного аналізу використовували металевий профіль із поперечним перерізом прямокутної форми та внутрішньою площею 25 см². Індивідуальні проби відбирали за наявності на ґрунті або у воді локальних макроскопічних розростань водоростей (шкуринок, пльок, кірок, "цвітіння") з метою встановити або дослідити види, що утворюють ці розростання. Індивідуальна проба охоплює невелику

глибину (переважно лише 1–2 мм), з невеликою площею (до 10 см²). Індивідуальні проби дали змогу виявити домінуючі види, які утворюють макроскопічні розростання. Об'єднані ґрунтові проби відбирали в межах одного біотопу та фітоценозу, мікрорельєфу пробної ділянки, розмір якої від 5–30 до 100–200 м². Об'єднана проба складалася з 5–50 індивідуальних проб, відібраних стохастично на глибину ґрунту пробної ділянки до 2 см. Площа кожної індивідуальної проби становила від 1 до 25 см². Нумерацію проб проводили згідно з хронологією їх відбору. Усі відібрані проби ґрунту зберігаються на кафедрі ботаніки і садово-паркового господарства Мелітопольського державного педагогічного університету імені Богдана Хмельницького.

Водні проби відбирали в тимчасових водоймах, солоних озерах, лиманах, річках, переважно на мілководді до 1 м глибини, оскільки перелічені водойми не мали значних глибин. Відбір проб фітопланктону та фітобентосу здійснювався гідробіологічними методами. За інтенсивного розвитку водоростей на поверхні водойми та бентосі були відібрані індивідуальні проби. Фітопланктон відбирали методом фільтрування. Через планктонну сітку пропускали 50–100 літрів води з поверхневого шару 15 см; водну пробу відбирали в скляні стерильні ємкості з маркуванням. При зборі планктону з поверхневих шарів води сітку опускали у воду так, щоб верхній отвір мережі перебував на відстані 5–10 см над її поверхнею. Проби фітобентосу відбирали за допомогою сифона – гумового шланга зі скляними трубками на кінцях, в одну з яких засмоктуються верхній мул. За наявності макроскопічних розростань водоростей на дні водойми проби відбирали механічним способом (скребокми, шпателем).

Для більш детального вивчення і визначення водоростей використовували метод отримання чистих культур. Альгологічно чисті культури виділяли відсівом ізольованих колоній, що розвивалися в агарових накопичувальних культурах. За необхідності (наприклад, для додаткового очищення культури, або отримання клонів) відсіяні з накопичувальних культур колонії проводили через декілька відсівів до отримання потрібного результату. Групи водоростей з відділу *Synechococcus* досить задовільно підтримувалися в колекції на поживному агаровому середовищі Болда (1NBVM). Зроблена колекція мікрофотографій водоростей з водних, ґрунтових, агарових та ґрунтово-водних культур, а також колекція мікрофотографій виділених штамів.

Камеральну обробку матеріалу проводили прямим мікроскопіюванням індивідуальних проб та за допомогою культуральних методів, що дозволяють достатньо повно виявити видовий склад *Synechococcus*. Кожну пробу вивчали в трьох типах культур:

а) ґрунтові культури зі скельцями обростання (Hollerbach & Stina, 1969). Добре перемішаний ґрунт з однієї ґрунтової проби вміщували у чашку Петрі, ґрунт зволожували дистильованою водою до 60–80% від повної вологості; після 2–3 діб 3–5 покровних скелець обережно притискали до ґрунту до утворення вологих комірок – повітряних порожнин і виставляли на люмінолат. Через 2–3 тижні оглядали кожне скельце з проб;

б) в агарові (1,5%) культури на поживних середовищах Болда з нормальною та потроєною кількістю азоту (1N BVM та 3 N BVM, відповідно). Невелику кількість ґрунту зі свіжовідібраної проби чи ґрунтової культури висівали на 1,5–2,0%-ве агаризоване поживне середовище. Чашки Петрі з висівним дрібноземом на агарові поживне середовище ставили на люмінесцентні освітлювачі. Через деякий час (два–чотири тижні) на агарі розвивалися колонії різних водоростей. За допомогою стереоскопічного мікроскопа "МБС-1" робили препарати і досліджували як окремі колонії водоростей, так і різні розростання на поверхні агару;

в) у ґрунтово-водних культурах пробу ділили на дві частини. Одну з них заливали трьома частинами води і ставили на вікна північної експозиції. Перегляд починали з моменту появи каламуті, зелених нальотів по урізу води або "цвітіння" суспен-

зі. Грунтово-водні культури використовували для виявлення гідрофільних видів.

Культури вирощували на освітлювачі з люмінесцентними лампами ЛБ-40, з 12-годинним чергуванням світлової та темної фаз (рис. 2.2). Водні проби спочатку обробляли в живому стані, потім фіксували 4%-вим розчином формальдегіду. Фіксований матеріал використовували для визначення видового складу водоростей та оцінки відносної чисельності конкретних видів.

Досліджували і визначали водорості методами світлової мікроскопії за допомогою стереоскопічного мікроскопа MICROmed XS-5520, з використанням об'єктивів зі збільшенням 10^x, 20^x, 40^x, 100^x і окулярів 10^x, та 15^x. Для фотофіксації видів водоростей використовували фотонасадку DCM 500. За допомогою стереоскопічного мікроскопа МБС-1 виділяли альгологічно чисті культури та описували морфологію колоній водоростей на агаризованих середовищах.

Результати визначення задокументовані оригінальними мікрофотографіями, на яких представлені всі ознаки, за якими проведено ідентифікацію виду. Матеріали визначень зберігаються у вигляді протоколів обробки конкретних проб та культур; вони неодноразово обговорювалися та перевірялися іншими альгологами. Флористичний аналіз проводили за методами, прийнятими для вищих рослин. Провідні родини та роди виділяли з урахуванням середньої кількості видів у родині чи роді, відповідно. Ті родини та роди, що мали кількість видів вище середнього показника, вважали провідними. Ідентифікацію проводили на основі дослідження культур водоростей. Альгологічно чисті культури виділяли за методом агарових платівок. Назви таксонів наведено відповідно до системи Cyanoprokaryota (Komárek, Kaštovský, Mareš, & Johansen, 2014).

Результати

У результаті наших досліджень території Приазовського національного природного парку було виявлено 124 види ціанопрокаріот, які включають 127 внутрішньовидових таксонів. Знайдені за систематичною структурою види ціанопрокаріот належать до класу *Cyanophyceae* Sachs, у межах якого представлено 3 підкласи, 6 порядків, 18 родин і 33 роди. Найрізноманітнішим за кількістю видів є підклас *Oscillatoriothycidae*, до складу якого входять 62 види, або 49% регіональної флори ціанопрокаріот (рис. 2). Менше видів входить до підкласу *Synechococcophycidae* (38 видів). Найменш різноманітним у видовому аспекті є підклас *Nostocophycidae* (27 видів).

Найбільш наближеною до регіонального розподілу між підкласами є структура флори угруповань піщаних ґрунтів (рис. 3). Для цієї флори характерним є переважання підкласу *Oscillatoriothycidae* (47,5%), дещо менше видів входить до під-

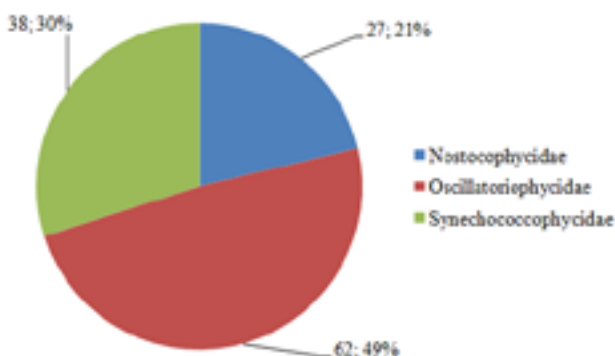


Рис. 2. Розподіл видів ціанопрокаріот флори північного Приазов'я по підкласах (кількість видів та % від загальної кількості видів)

класу *Synechococcophycidae* (30%) і найменш різноманітним у видовому аспекті є підклас *Nostocophycidae* (22,5%). Домінуючий підклас *Oscillatoriothycidae* зменшує свою присутність у структурі флори степових ценозів (43,1%) та у ценозах прісних вод (41,7%). Але в таких ценозах, як солончаки та солоні води, цей таксон значно збільшує свою присутність (54,7 та 50,0%, відповідно).

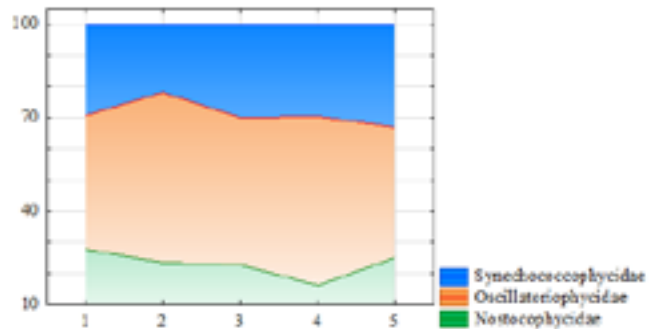


Рис. 3. Розподіл видів ціанопрокаріот флори північного Приазов'я по підкласах (кількість видів та % від загальної кількості видів): 1 – степові ценози; 2 – солончаки; 3 – угруповання на піщаних ґрунтах; 4 – угруповання солоних вод; 5 – угруповання прісних вод; % відповідного таксона від загальної кількості видів у регіональній флорі

Присутність у флорі підкласу *Nostocophycidae* варіює в межах від 16,2 до 27,6% і залежить від типу біогеоценозу. Найбільше значення у флорі цей таксон відіграє в степових ценозах, а найменше – у солоних водах. Підклас *Synechococcophycidae* становить від 21,9% до 33,3% від загальної кількості видів локальних флор. Найбільший його вклад у видове багатство встановлений для прісних вод, а найменший – для солончаків.

Кластерний аналіз за кількістю видів у підкласах підтверджує, що ценози можуть бути розподілені на дві групи: степові угруповання та солончаки, з одного боку, та угруповання на піщаних ґрунтах та водні угруповання – з іншого (рис. 4). Між тим угруповання солоних вод та піщаних ґрунтів є найбільш подібними. Якщо кластеризацію проводити за пропорцією видів, тоді чітко можуть виокремлені наземні та водні угруповання. Найбільш подібними є угруповання солончаків та степових біогеоценозів.

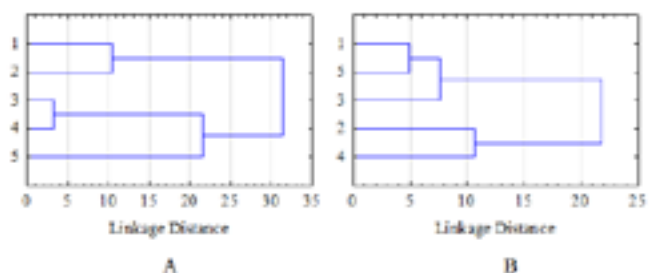


Рис. 4. Кластерний аналіз флор ціанопрокаріот різних типів біогеоценозів за співвідношенням підкласів (метод Варда, відстань Евкліда). А – на основі кількості видів; В – на основі пропорцій видів. Вісь абсцис – відстань між типами біогеоценозів, вісь ординат – типи біогеоценозів: 1 – степові ценози; 2 – солончаки; 3 – угруповання на піщаних ґрунтах; 4 – угруповання солоних вод; 5 – угруповання прісних вод; вісь ординат – % відповідного таксона від загальної кількості видів у регіональній флорі

У регіональній флорі ціанопрокаріот за кількістю видів переважають представники порядку Oscillatoriales (33,9% від загальної кількості видів) (рис. 5). Дещо за видовим багатством їм поступаються представники порядку Synechococcales (29,9%). Важливу складову флори є представники порядку Nostocales, які представляють 21,3% від видового багатства флори. Порядки Pleurocapsales та Spirulinales представлені 1 та 2 видами, відповідно.



Рис. 5. Розподіл видів ціанопрокаріот флори північного Приазов'я по рядах (кількість видів та % від загальної кількості видів)

Розподіл порядків між найголовнішими типами біогеоценозів дослідженої території не однорідний (рис. 6). Степові ценози представлені трьома порядками: Nostocales, Oscillatoriales та Synechococcales. У солончаках представлено вже п'ять порядків. Порядок Chroococcales збільшує своє значення у флорі в ряду степ → солончак → солона вода → прісна вода, а порядок Oscillatoriales зменшує свою участь у цьому ряду. Відповідно, у крайніх позиціях ряду відсутній порядок Chroococcales (степ) або Oscillatoriales (прісні води). Порядок Pleurocapsales є специфічним для водних біогеоценозів, при чому його частка найбільша в прісних водах.

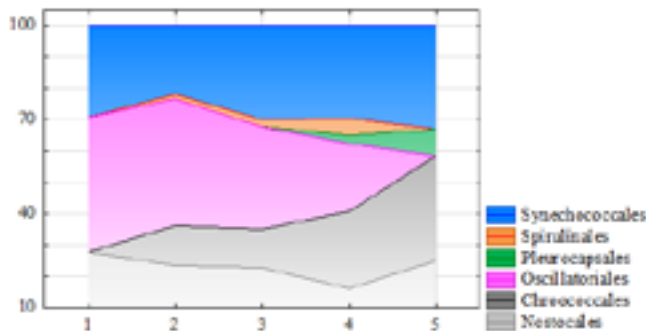


Рис. 6. Розподіл видів ціанопрокаріот флори північного Приазов'я по порядках (кількість видів та % від загальної кількості видів) залежно від основних типів біогеоценозу: вісь абсцис: 1 – степові ценози; 2 – солончаки; 3 – угруповання на піщаних ґрунтах; 4 – угруповання солоних вод; 5 – угруповання прісних вод; вісь ординат – % відповідного таксона від загальної кількості видів у регіональній флорі

Кластерний аналіз флори різноманітних типів біогеоценозів на основі структури порядків за кількістю видів дозволяє встановити дві гомогенні групи флор: степів та солончаків, з одного боку, та пісків і водойм – з іншого боку (рис. 7,А). За структурою флор чітко виділяються наземні та водні угруповання (рис. 7,В). При цьому солончаки та угруповання на піщаних ґрунтах характеризуються найбільшою подібністю.

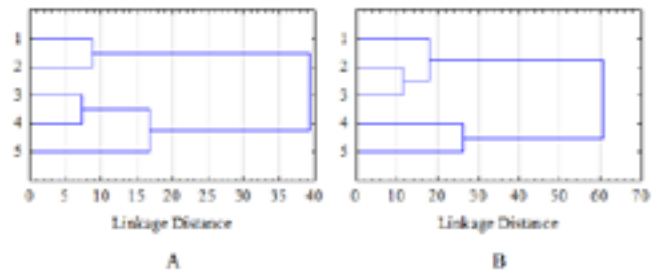


Рис. 7. Кластерний аналіз флор ціанопрокаріот різних типів біогеоценозів за співвідношенням порядків (метод Варда, відстань Евкліда). А – на основі кількості видів; В – на основі пропорцій видів. Вісь абсцис – відстань між типами біогеоценозів, вісь ординат – типи біогеоценозів: 1 – степові ценози; 2 – солончаки; 3 – угруповання на піщаних ґрунтах; 4 – угруповання солоних вод; 5 – угруповання прісних вод; вісь ординат – % відповідного таксона від загальної кількості видів у регіональній флорі

Важливим кількісним показником будь-якої флори є флористичне багатство, рівень якого визначається кількістю видів, родів і родин (Moysiyyenko, 2013). До показників систематичної різноманітності відносять флористичні пропорції, а також співвідношення середньої кількості видів у роді, родині та середньої кількості родів у родині (Yurtsev, 1968; Tolmachev, 1974). Для досліджуваної території флористична пропорція становить 1:1,8:7,1, середня кількість видів у родині – 7,1, а в роді – 3,8 (табл. 1).

Таблиця 1. Основні пропорції флори Cyanophyceae

Підклас	Порядок	Родина	Рід	Вид	Пропорція	Родовий коефіцієнт
Nostocophycidae	1	4	7	27	1 : 1,8 : 6,8	3,9
Oscillatoriohycidae	4	9	17	62	1 : 1,9 : 6,9	3,6
Synechococophycidae	1	5	9	38	1 : 1,8 : 7,6	4,2
У цілому	6	18	33	127	1 : 1,8 : 7,1	3,8

Кількість родів у родині серед підкласів є практично константою, яка дорівнює 1,8. Насиченість видами родин найбільша для підкласу Synechococophycidae і становить 7,6. Для підкласів Nostocophycidae та Oscillatoriohycidae цей показник практично ідентичний (6,8–6,9). Родовий коефіцієнт найбільший для підкласу Synechococophycidae і становить 4,2. Менший цей показник для Nostocophycidae (3,9). Для Oscillatoriohycidae родовий коефіцієнт становить 3,6.

Провідним показником систематичної структури флори є спектр перших 10 родин, який відображає головні властивості флори (Moysiyyenko, 2013). Регіональна флора Cyanophyceae включає 18 родин, тому ми наводимо повний спектр (табл. 2). Найбільшим видовим різноманіттям характеризуються родини Oscillatoriaceae (33 види, 25,98% від загальної кількості видів), Nostocaceae (20 видів, 15,71% від загальної кількості видів) та Leptolyngbyaceae (15 видів, 11,81% від загальної кількості видів).

Основні типи біогеоценозів характеризуються особливостями таксономічних спектрів флори Cyanophyceae в аспекті співвідношення родин (рис. 8). Для інтегрального аналізу ди-

Таблиця 2. Спектр родин флори Суанорфусеає північно-східного Приазов'я

№	Родина	% від загальної кількості видів	Кількість видів	№	Родина	% від загальної кількості видів	Кількість видів
1	Oscillatoriaceae	25,98	33	10	Aphanizomenonaceae	2,36	3
2	Nostocaceae	15,75	20	11	Calothricaceae	2,36	3
3	Leptolyngbyaceae	11,81	15	12	Gomphosphaeriaceae	2,36	3
4	Merismopediaceae	10,24	13	13	Spirulinaceae	1,57	2
5	Microcoleaceae	7,09	9	14	Scytonemataceae	0,79	1
6	Aphanothecaceae	4,72	6	15	Microcystaceae	0,79	1
7	Chroococcaceae	4,72	6	16	Gomontiellaceae	0,79	1
8	Pseudanabaenaceae	3,94	5	17	Hyellaceae	0,79	1
9	Schizotrichaceae	3,15	4	18	Synechococcaceae	0,79	1

наміки таксономічної також був проведений аналіз головних компонент (рис. 9). Одержані результати свідчать про те, що головним трендом варіювання таксономічної структури флори на рівні родин є протилежна динаміка родин Aphanizomenonaceae, Merismopediaceae, Aphanothecaceae, Gomontiellaceae, Hyellaceae, з одного боку (позитивні значення головної компоненти 1), та, з іншого боку – погоджена динаміка інших родин (за винятком Leptolyngbyaceae) (від'ємні значення головної компоненти 1). Ця головна компонента та, відповідно, тренд змін співвідношення родин, чітко упорядкована в послідовності типів біогеоценозів степ → солончак → псамофіті стації → солоні водойми → прісні водойми. Ми бачимо, що ліве поле діаграми зайнято значно більшою кількістю родин, ніж правую, що відповідає більшому таксономічному різноманіттю на рівні родин. Таким чином, за вказаною послідовністю біогеоценозів варіювання таксономічної структури на рівні родин супроводжується зменшенням їх різноманіття.

Інший тренд варіювання таксономічної структури флори на рівні родин розкриває головна компонента 2. Її позитивні значення маркуються більшою часткою у флорі видів родини Leptolyngbyaceae, а негативні значення маркуються більшою часткою таких родин, як Spirulinaceae та Chroococcaceae. Ця головна компонента протиставляє морські екосистеми, з одного боку, та наземні й прісноводні – з іншого.

За кількістю таксонів найбільшим різноманіттям характеризуються морські екосистеми (рис. 10), а наземні або прісновод-

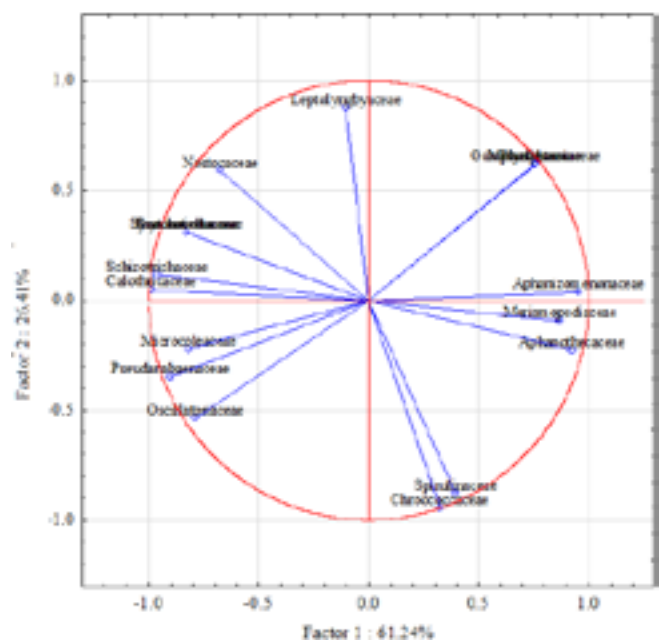


Рис. 9. Аналіз головних компонент варіювання таксономічної структури регіональної флори Суанорфусеає на рівні родин.

Родина розміщені в просторі перших двох головних компонент

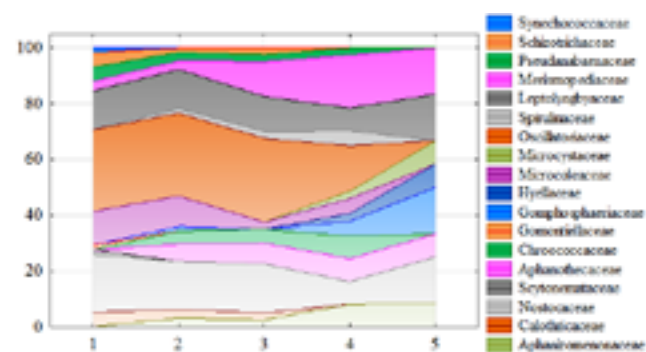


Рис. 8. Розподіл видів Суанорфусеає флори північного Приазов'я по родинях (кількість видів та % від загальної кількості видів) залежно від основних типів біогеоценозі. Вісь абсцис: 1 – степові ценози; 2 – солончаки; 3 – угруповання на піщаних ґрунтах; 4 – угруповання солоних вод; 5 – угруповання прісних вод; вісь ординат – % відповідного таксона від загальної кількості видів у регіональній флорі

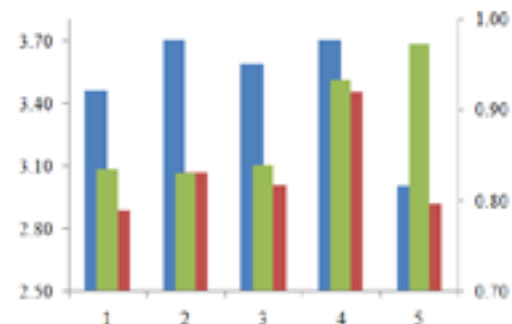


Рис. 10. Різноманіття флор Суанорфусеає флори північного Приазов'я по родинях. Вісь абсцис: 1 – степові ценози; 2 – солончаки; 3 – угруповання на піщаних ґрунтах; 4 – угруповання солоних вод; 5 – угруповання прісних вод; вісь ординат (зліва): N – логарифм кількості родин; N – індекс Шеннона різноманіття; (вісь справа): вирівняність за Пілеоу

Таблиця 3. Спектр провідних родів флори Суанорфусеає північно-Східного Приазов'я (наведено роди з кількістю видів не менше 3)

№	Рід	% від загальної кількості видів	Кількість видів	№	Родина	% від загальної кількості видів	Кількість видів
1	Phormidium	18,90	24	10	Merismopedia	3,15	4
2	Leptolyngbya	11,02	14	11	Schizothrix	3,15	4
3	Nostoc	6,30	8	12	Synechocystis	3,15	4
4	Anabaena	4,72	6	13	Calothrix	2,36	3
5	Trichormus	4,72	6	14	Chroococcus	2,36	3
6	Aphanothece	4,72	6	15	Gomphosphaeria	2,36	3
7	Oscillatoria	4,72	6	16	Lyngbya	2,36	3
8	Microcoleus	3,94	5	17	Pseudanabaena	2,36	3
9	Aphanocapsa	3,94	5				

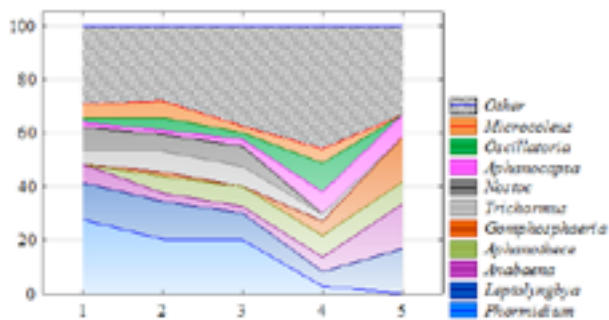


Рис. 11. Розподіл видів Суанорфусеає флори північного Приазов'я по провідних родах (кількість видів та % від загальної кількості видів) залежно від основних типів біогеоценозу: 1 – степові ценози; 2 – солончаки; 3 – угруповання на піщаних ґрунтах; 4 – угруповання солоних вод; 5 – угруповання прісних вод; вісь ординат – % відповідного таксона від загальної кількості видів у регіональній флорі

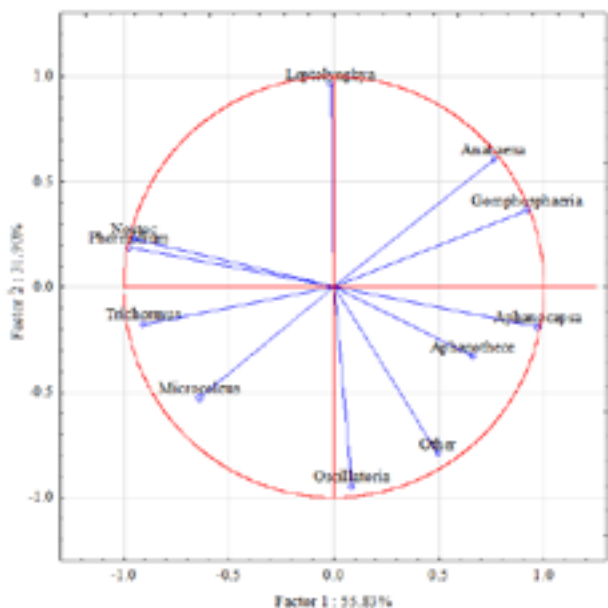


Рис. 12. Аналіз головних компонент варіювання таксономічної структури регіональної флори Суанорфусеає на рівні провідних родів. Роди розміщені в просторі перших двох головних компонент

ні екосистеми дещо поступаються за кількістю родин. Різноманіття флори на рівні родин за індексом Шеннона є найбільшим у солоних водах, а за індексом Пієлу – у прісних водах.

Родинний спектр відображає найбільш фундаментальні особливості флори. Чим нижчий ранг таксономічної одиниці, тим більш екологічно однорідною вона є і більш чутливо реагує на зміни середовища (Moysiyyenko, 2013). Найбільш багаті видами такі роди, як *Phormidium* (24 види), *Leptolyngbya* (14 видів) та *Nostoc* (8 видів) – табл. 3. Монотипні роди складають третину (36,4%) від загальної кількості родів. Поліморфних родів, рівень видового багатства яких понад 10, налічується тільки 2 (6,1%), і включають вони 38 видів, що становить 29,9% від загального переліку видів регіональної флори Суанорфусеає. Найбільш багатими на види є роди *Phormidium* та *Leptolyngbya*.

Таксономічна структура флори на рівні провідних родів демонструє закономірні патерни залежно від типологічних особливостей біогеоценозів (рис. 11). Найважливішим трендом таксономічної структури флори є протилежна динаміка групи родів *Aphanothece*, *Anabaena*, *Gomphosphaeria*, *Aphanocapsa*, з одного боку (позитивні значення головної компоненти 1), та групи родів *Phormidium*, *Nostoc*, *Trichormus*, *Microcoleus* – з іншого (від'ємні значення головної компоненти 1) – рис. 12.

За значенням головної компоненти 1 біогеоценози можуть бути ранжовані від від'ємних до позитивних значень: степ → солончак → псамофітні стації → солоня вода → прісна вода.

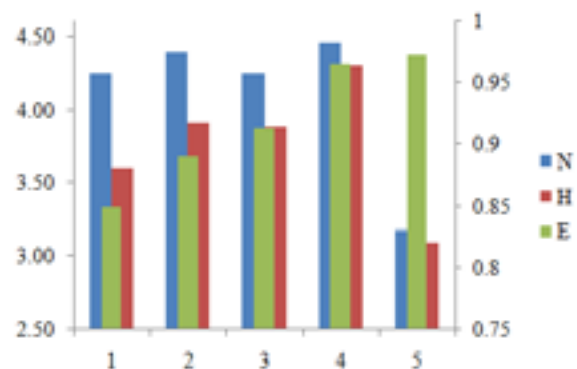


Рис. 13. Різноманіття флор Суанорфусеає флори північного Приазов'я по родах. Вісь абсцис: 1 – степові ценози; 2 – солончаки; 3 – угруповання на піщаних ґрунтах; 4 – угруповання солоних вод; 5 – угруповання прісних вод; вісь ординат (зліва): N – логарифм кількості родин; H – індекс Шеннона різноманіття; (вісь справа): E – вирівняність за Пієлу

Отже, головна компонента 1 диференціює флору Суанопхусеає за критерієм середовища існування та відокремлює водні стації від наземних стацій.

Головна компонента 2 маркується родами *Gomphosphaeria*, *Anabaena*, *Leptolyngbya* (позитивні значення головної компоненти 2) та родами *Oscillatoria*, *Microcoleus*, *Aphanothece* (від'ємні значення головної компоненти 2).

Головна компонента 2 розподіляє за структурою родів Суанобактерія прісні та солоні води. Відмінності між солоними та прісними водами полягають у значно меншому видовому різноманітті прісних вод. Тому можна узагальнити, що представники роду *Leptolyngbya* є найбільш толерантними до екологічних особливостей існування в солоній та прісній воді, тоді як представники *Oscillatoria* найбільшою мірою пристосовані до існування в солоній воді.

Таксономічне різноманіття флори на рівні роду за показником кількості таксонів характеризується стабільним рівнем, за винятком прісних водойм, флора Суанопхусеає яких представлена значно меншою кількістю родів порівняно з іншими типами біогеоценозів. За індексом Шеннона різноманіття зростає в ряду степ → солончак → псамофітні стації → солонна вода і різко зменшується в прісних водах (рис. 13). За показником Пієлоу різноманіття зростає в межах зазначеного ряду та сягає найбільшого рівня в прісних водах.

Обговорення

Структура флори Суанопрокаруота дослідженої території значною мірою відповідає аналогічними типам місцеперебувань. Так, у солонцях Кульницького лиману флора ціанопрокаріот представлена трьома підкласами: *Synechococophycidae* (41,5%), *Oscillatoriohycidae* (34,1%) та *Nostochophycidae* (24,4%) (Vinogradova, 2016). Одержані нами дані свідчать про переважання *Oscillatoriohycidae* в структурі флори. Очевидно, причина цього полягає в більш широкому діапазоні типів екосистем, які нами досліджені. Це припущення підтверджується залежністю структури локальних флор від екологічних умов, унаслідок чого різноманіття типів екосистем визначає особливості регіональної флори в цілому. Важливою особливістю регіональної флори є її розподіл на два відносно відокремлених блоки: флора степових і солончакових угруповань та флора піщаних ґрунтів і водних екосистем. Така диференціація простежується на різних таксономічних рівнях, що підкріплює проведений кластерний аналіз на рівні підкласів та порядків. Відзначимо, що аспект подібності флор, який пов'язаний з кількістю видів, найбільшою мірою залежить від просторового поширення відповідних угруповань, так як видове різноманіття залежить від площі території, на якій знаходиться угруповання (Arrhenius, 1921; York, 1999; Gaitán et al., 2018). Потенціал розселення пропорційний площі, яку займає таксон. Тому оцінка відносин подібності між ценофлорами за кількістю видів є відображенням відношень розмірів, чутливих до загального видового багатства. У свою чергу оцінка подібності за пропорціями – це відображення подібності за формою, яка є інваріантною до кількості видів. Безумовно, для об'ємної оцінки відношень подібності між біологічними явищами значення має як розмір (масштаб явища), так і форма. Ці аспекти відображені нами за допомогою різних підходів для проведення кластерного аналізу: на основі кількості видів (масштаб явища) та на основі пропорцій видів (форма явища). Під явищем тут ми розуміємо таксономічну диференціацію флори залежно від конкретних екологічних умов. Обидва підходи дозволяють чітко диференціювати флори ціанопрокаріот наземних (степ, солончак) та водних (солоні та прісні) біогеоценозів. Відмінності між підходами полягають у визначенні позиції перехідних (амфіценотичних) угруповань (Belgard, 1950, 1971). Кількісний аспект наближає угруповання піщаних ґрунтів до наземних угруповань, а аспект форми – до водних. Очевидно, що екологічна пластич-

ність ціанопрокаріот сприяє утворенню амфіценотичних угруповань; причому фактори і екологічної, і географічної природи позначаються на таксономічній структурі флори.

Аспектом форми таксономічної структури є таксономічні пропорції. Існує думка, що неоднакові флористичні пропорції вказують на нерівномірність процесів еволюції. Низькі пропорції свідчать про затухання видоутворення в таксонах, що є тушковими гілками еволюції (Tolmachev, 1974; Moysiyeenko, 2013). Стосовно флори синьозелених водоростей перевагу ми надаємо екологічному поясненню цього явища. Більш екологічно пластичні таксони характеризуються більшою таксономічною насиченістю таксономічними одиницями меншого ієрархічного рівня.

Домінування небагатьох родин є характерною рисою регіональних природних флор території (Dubina, 1990) та флори Голарктики в цілому (Moysiyeenko, 2013). Родина *Oscillatoriaceae* включає в себе 25,9% усієї кількості видів (33 види), родина *Nostocaceae* – 15,8% (20 видів), *Leptolyngbyaceae* – 11,8% (15 видів) та *Merismopediaceae* – 10,2% (13 видів). Таким чином, чотири найбільші родини охоплюють 63,8% від загальної кількості видів. Одно-тривидові родини складають 56,3% від загальної кількості. За величиною цього показника досліджувана флора відповідає структурі флори вищих судинних рослин Північного Причорномор'я, у якій одно-тривидові родини складають 55,0% від загальної кількості, що також указує на значний рівень синантропізації флори (Moysiyeenko, 2013).

Рід *Phormidium* є найбільш різноманітним за кількістю видів у регіональній флорі. Представники роду *Phormidium* є космополітично поширеними та виконують важливі функції у водних екосистемах, утворюючи макроскопічні мати (Sheath & Cole, 1992), а також суттєво впливають на інші бактеріопланктонні та водоростеві угруповання (Casamatta & Vis, 2003). Представники роду *Phormidium* складають 8,4% від видового багатства флори синьозелених водоростей України (Vinogradova, 2007). Сім із 69 видів роду *Phormidium* української флори мають високу екологічну валентність і зустрічаються у водних та наземних умовах, у прісних та мінералізованих водах, у ґрунті та аерофітно. Переважна більшість видів *Phormidium* з флори України є більш спеціалізованими, входять до складу таких екологічних груп, як мешканці прісних вод, морські, галобіонти, терестріальні види, субаерофіти та термофіли (Komárek & Anagnostidis, 1999). Половина видів *Phormidium* з переліку української флори належить до мешканців прісних вод та є бентосно-перифітонними формами, які утворюють плівчасті розростання на поверхні різних субстратів (Vinogradova, 2012). Група мешканців моря тісно примикає до галобіонтів, які найчастіше зустрічаються як у морях, так і в засолених водоймах або солончаках. Галобіонти здатні існувати за умов високих або понадвисоких показників солоності (Vinogradova, 2006). Наступний за важливістю в регіональній флорі є рід *Leptolyngbya*, який в Україні представлений 38 видами. Представники роду *Leptolyngbya* є екологічно різноманітними та включають у себе прісноводні види, види з мінеральних і термальних джерел, ендоглейні види, ґрунтові види, субаерофітні, морські та галофільні види (Vinogradova & Kovalenko, 2012). Характер альгофлори та її специфічні риси – адаптованість до умов періодичного пересяхання й різких коливань солоності – визначаються під час аналізу екологічних особливостей виявлених видів водоростей на досліджених полігонах; передусім з'ясовується належність її до певних місцезростань, галобіонності тощо.

На основі складу провідних родів можна визначити специфічність ціанокмпоненти території Приазовського національного природного парку, яка проявляється в домінуванні тирхальних ціаней. Однак деякі види з хроококкових водоростей проявляли масовий розвиток у солоних водоймах (*Chondrocystis sarcinoides* (Elenkin) Komárek et Anagn.), тоді як роль трихальних у формуванні ценозів була майже не помітна. Переважання трихальних видів з таких родів, як *Phormidium*,

Leptolyngbya, *Oscillatoria*, проявляється переважно на степових схилах та засоленних ґрунтах по берегах озер та лиманів. Роль хроококових з родів *Aphanothece*, *Aphanocapsa*, *Merismopedia*, *Synechocystis* притаманна здебільшого для водних галофільних та прісноводних місцезростань. Отже, найбільшим видовим багатством досліджених наукових полігонів території ПНПП характеризуються ніччасті гормогонієві водорості з порядку Oscillatoriales, гетероцитні з порядку Nostocales і кокоїдні з порядку Chroococcales. На різних таксономічних рівнях альгофлора представляє комбінований варіант, поєднуючи риси прісноводних, морських, солончакових та степових угруповань. Більшість знайдених синьо-зелених водоростей мають слизові піхви чи обгортки, які складаються з гідрофільних колоїдних полісахаридів і здатні швидко поглинати й утримувати велику кількість води. Така адаптивна риса дає змогу, з одного боку, витримувати посушливі сезони року, з іншого – протидіяти фізіологічному водному дефіциту, зумовленому високою концентрацією солі.

Висновок

На території Приазовського національного природного парку виявлено 124 види ціанопрокаріот, які включають 127 внутрішньовидових таксонів. За систематичною структурою знайдені види належать до класу *Cyanophyceae* Sachs, у межах якого представлені 3 підкласи, 6 порядків, 18 родин і 33 роди. Найрізноманітнішим є підклас Oscillatoriorhynchocales, до складу якого входять 62 види, або 49%, регіональної флори ціанопрокаріот. Менше видів входить до підкласу Synchococcosporocales (38 видів). Найменш різноманітним у видовому аспекті є підклас Nostocophycocales (27 видів). Розподіл порядків між найголовнішими типами біогеоценозів дослідженої території не однорідний. У степових ценозах представлені три порядки: Nostocales, Oscillatoriales та Synchococcales, у солончаках – уже п'ять порядків. Порядок Chroococcales збільшує своє значення у флорі в ряду степ → солончак → солончакова вода → прісна вода, а порядок Oscillatoriales зменшує свою участь у цьому ряду. Відповідно, в крайніх позиціях ряду відсутній порядок Chroococcales (степ) або Oscillatoriales (прісна вода). Порядок Pleurocapsales є специфічним для водних біогеоценозів. Для флори середня кількість видів у родині становить 7,1, а в роді – 3,8. Найбільшим видовим різноманіттям характеризуються родини Oscillatoriaceae (33 види, 25,98% від загальної кількості видів), Nostocaceae (20 видів, 15,71% від загальної кількості видів) та Leptolyngbyaceae (15 видів, 11,81% від загальної кількості видів). Найбільш багаті видами такі роди, як *Phormidium* (24 види), *Leptolyngbya* (14 видів) та *Nostoc* (8 видів). Відомості про біологічне різноманіття флори Суанопрокаріота Приазовського національного природного парку можуть бути використані як відповідний пункт програм моніторингу біологічного різноманіття екосистем різного рівня антропогенної трансформації та для оцінки рівня відновлення екосистем при запровадженні природоохоронних заходів.

Подальші дослідження передбачають оцінку системності таксономічної структури флор залежно від типу екосистем, вивчення екологічних груп Суанопрокаріот в контексті їх переваг до типів середовищ існування та умов солоності.

References

- Abdulqader, G., Barsanti, L., & Tredici, M. R. (2000). Harvest of *Arthrospira platensis* from Lake Kossorom (Chad) and its household usage among the Kanembu. *Journal of Applied Phycology*, 12(3–5), 493–498. doi: [10.1023/A:1008177925799](https://doi.org/10.1023/A:1008177925799)
- Achbergerová, L., & Nahálka, J. (2011). Polyphosphate – an ancient energy source and active metabolic regulator. In *Microbial Cell Factories*, 10(1), 63. doi: [10.1186/1475-2859-10-63](https://doi.org/10.1186/1475-2859-10-63)
- Ahmed, A., Hemida, M., & Ohyam, T. (2014). Nitrogen Fixing Cyanobacteria: Future Prospect. In T. Ohyama (Ed.), *Advances in Biology and Ecology of Nitrogen Fixation*. InTech. doi: [10.5772/56995](https://doi.org/10.5772/56995)
- Angermayr, S. A., Hellingwerf, K. J., Lindblad, P., & Teixeira de Mattos, M. J. (2009). Energy biotechnology with cyanobacteria. In *Current Opinion in Biotechnology*, 20(3), 257–263. doi: [10.1016/j.copbio.2009.05.011](https://doi.org/10.1016/j.copbio.2009.05.011)
- Aráoz, R., Molgó, J., & Tandeau de Marsac, N. (2010). Neurotoxic cyanobacterial toxins. In *Toxicon*, 56(5), 813–828. doi: [10.1016/j.toxicon.2009.07.036](https://doi.org/10.1016/j.toxicon.2009.07.036)
- Archibald, J. M. (2009). The Puzzle of Plastid Evolution. In *Current Biology*, 19(2). doi: [10.1016/j.cub.2008.11.067](https://doi.org/10.1016/j.cub.2008.11.067)
- Arrhenius, O. (1921). Species and Area. *The Journal of Ecology*, 9(1), 95. doi: [10.2307/2255763](https://doi.org/10.2307/2255763)
- Avila-Leon, I., Chuei Matsudo, M., Sato, S., & de Carvalho, J. C. M. (2012). *Arthrospira platensis* biomass with high protein content cultivated in continuous process using urea as nitrogen source. *Journal of Applied Microbiology*, 112(6), 1086–1094. doi: [10.1111/j.1365-2672.2012.05303.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2672.2012.05303.x)
- Backer, L. C., Manassaram-Baptiste, D., LePrel, R., & Bolton, B. (2015). Cyanobacteria and algae blooms: Review of health and environmental data from the harmful algal bloom-related illness surveillance system (HABISS) 2007–2011. *Toxins*, 7(4), 1048–1064. doi: [10.3390/toxins7041048](https://doi.org/10.3390/toxins7041048)
- Badri, H., Monsieus, P., Coninx, I., Wattiez, R., & Leys, N. (2015). Molecular investigation of the radiation resistance of edible cyanobacterium *Arthrospira* sp. PCC 8005. *MicrobiologyOpen*, 4(2), 187–207. doi: [10.1002/mbo3.229](https://doi.org/10.1002/mbo3.229)
- Barinova, S. S., Medvedeva, L. A., & Anisimova, O. V. (2006). Biodiversity of algae – indicators of environment. *Pilies Studio*, Tel-Aviv.
- Becher, P. G., Beuchat, J., Gademann, K., & Jüttner, F. (2005). Nostocarboline: Isolation and synthesis of a new cholinesterase inhibitor from *Nostoc* 78-12A. *Journal of Natural Products*, 68(12), 1793–1795. doi: [10.1021/np050312i](https://doi.org/10.1021/np050312i)
- Belgard, A. L. (1950). Forest vegetation of South–East part of the Ukraine. *Kyiv University Press*, Kyiv (in Russian).
- Belgard, A. L. (1971). *Steppe Forestry*. Forest Industry, Moscow (in Russian).
- Bláha, L., Babica, P., & Maršálek, B. (2009). Toxins produced in cyanobacterial water blooms – toxicity and risks. *Interdisciplinary Toxicology*, 2(2), 36–41. doi: [10.2478/v10102-009-0006-2](https://doi.org/10.2478/v10102-009-0006-2)
- Boopathi, T., & Ki, J. S. (2014). Impact of environmental factors on the regulation of cyanotoxin production. In *Toxins*, 6(7), 1951–1978. MDPI AG. doi: [10.3390/toxins6071951](https://doi.org/10.3390/toxins6071951)
- Bothe, H., Schmitz, O., Yates, M. G., & Newton, W. E. (2010). Nitrogen Fixation and Hydrogen Metabolism in Cyanobacteria. *Microbiology and Molecular Biology Reviews*, 74(4), 529–551. doi: [10.1128/mmb.00033-10](https://doi.org/10.1128/mmb.00033-10)
- Boyer, G. L. (2008). Cyanobacterial toxins in New York and the Lower Great Lakes ecosystems. In: H. K. Hudnell (Eds.), *Cyanobacterial Harmful Algal Blooms: State of the Science and Research Needs* (pp. 153–165), Springer. doi: [10.1007/978-0-387-75865-7_7](https://doi.org/10.1007/978-0-387-75865-7_7)
- Brookes, J. D., & Carey, C. C. (2011). Ecology: Resilience to blooms. In *Science*, 334(6052), 46–47. doi: [10.1126/science.1207349](https://doi.org/10.1126/science.1207349)
- Carey, C. C., Ibelings, B. W., Hoffmann, E. P., Hamilton, D. P., & Brookes, J. D. (2012). Eco-physiological adaptations that favour freshwater cyanobacteria in a changing climate. *Water Research*, 46(5), 1394–1407. doi: [10.1016/j.watres.2011.12.016](https://doi.org/10.1016/j.watres.2011.12.016)
- Casamatta, D. A., & Vis, M. L. (2003). Ecological role of *phormidium retzii* (cyanobacteria) in a small ohio woodland stream. *Journal of Freshwater Ecology*, 18(3), 395–404. doi: [10.1080/02705060.2003.9663975](https://doi.org/10.1080/02705060.2003.9663975)
- Červený, J., Sinetova, M. A., Zavřel, T., & Los, D. A. (2015). Mechanisms of high temperature resistance of *Synechocystis* sp. PCC 6803: An Impact of histidine kinase 34. *Life*, 5(1), 676–699.

- doi: [10.3390/life5010676](https://doi.org/10.3390/life5010676)
- Coad, P., Cathers, B., Ball, J. E., & Kadluczka, R. (2014). Proactive management of estuarine algal blooms using an automated monitoring buoy coupled with an artificial neural network. *Environmental Modelling and Software*, 61, 393–409. doi: [10.1016/j.envsoft.2014.07.011](https://doi.org/10.1016/j.envsoft.2014.07.011)
- Codd, G. A., Morrison, L. F., & Metcalf, J. S. (2005). Cyanobacterial toxins: Risk management for health protection. *Toxicology and Applied Pharmacology*, 203(3 SPEC. ISS.), 264–272. doi: [10.1016/j.taap.2004.02.016](https://doi.org/10.1016/j.taap.2004.02.016)
- Comte, K., Coursin, T., & Carre-Mlouka, A. (2013). A new genotype in the genus *Arthrospira* (Oscillatoriales, cyanobacteria) revealed by a mosaic-like structure of the 16S-23SrRNA intergenic spacer region in strain PCC 9901. *Phycologia*, 52(4), 333–337. doi: [10.2216/12-063.1](https://doi.org/10.2216/12-063.1)
- Corbel, S., Mougin, C., & Bouaicha, N. (2014). Cyanobacterial toxins: Modes of actions, fate in aquatic and soil ecosystems, phytotoxicity and bioaccumulation in agricultural crops. *Chemosphere*, 96, 1–15. doi: [10.1016/j.chemosphere.2013.07.056](https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2013.07.056)
- Cox, P. A., Banack, S. A., Murch, S. J., Rasmussen, U., Tien, G., Bidigare, R. R., ... Bergman, B. (2005). Diverse taxa of cyanobacteria produce β -N-methylamino-L-alanine, a neurotoxic amino acid. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(14), 5074–5078. doi: [10.1073/pnas.0501526102](https://doi.org/10.1073/pnas.0501526102)
- Cusick, K. D., & Sayler, G. S. (2013). An overview of the marine neurotoxin, saxitoxin: Genetics, molecular targets, methods of detection and ecological functions. *Marine Drugs*, 11(4), 991–1018. doi: [10.3390/md11040991](https://doi.org/10.3390/md11040991)
- Davidson, K., Gowen, R. J., Harrison, P. J., Fleming, L. E., Hoagland, P., & Moschonas, G. (2014). Anthropogenic nutrients and harmful algae in coastal waters. *Journal of Environmental Management*, 146, 206–216. doi: [10.1016/j.jenvman.2014.07.002](https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.07.002)
- Dubina, D. V. (1990). Analysis of the flora of the flooded littoral landscape of the river Dnieper. *Ukrainian Botanic Journal*, 47(1), 25–30 (in Russian).
- Esteban, A., Sidler, W., Frank, G., Füglistaller, P., Rübli, R., & Zuber, H. (1990). Isolation and Characterization of the Allophycocyanin Complexes of the Cyanobacterium *Mastigocladus laminosus*. In M. Baltscheffsky (Ed.), *Current Research in Photosynthesis* (pp. 1053–1056). Springer, Netherlands. doi: [10.1007/978-94-009-0511-5_243](https://doi.org/10.1007/978-94-009-0511-5_243)
- Flombaum, P., Gallegos, J. L., Gordillo, R. A., Rincón, J., Zabala, L. L., Jiao, N., ... Martiny, A. C. (2013). Present and future global distributions of the marine Cyanobacteria *Prochlorococcus* and *Synechococcus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(24), 9824–9829. doi: [10.1073/pnas.1307701110](https://doi.org/10.1073/pnas.1307701110)
- Frei, R., Gaucher, C., Poulton, S. W., & Canfield, D. E. (2009). Fluctuations in Precambrian atmospheric oxygenation recorded by chromium isotopes. *Nature*, 461(7261), 250–253. doi: [10.1038/nature08266](https://doi.org/10.1038/nature08266)
- Fuchsman, C. A., Palevsky, H. I., Widner, B., Duffy, M., Carlson, M. C. G., Neibauer, J. A., ... & Roco, G. (2019). Cyanobacteria and cyanophage contributions to carbon and nitrogen cycling in an oligotrophic oxygen-deficient zone. *ISME Journal*, 13(11), 2714–2726. doi: [10.1038/s41396-019-0452-6](https://doi.org/10.1038/s41396-019-0452-6)
- Furmaniak, M. A., Misztak, A. E., Franczuk, M. D., Wilmotte, A., Waleron, M., & Waleron, K. F. (2017). Edible cyanobacterial genus *Arthrospira*: Actual state of the art in cultivation methods, genetics, and application in medicine. *Frontiers in Microbiology*, 8(DEC). doi: [10.3389/fmicb.2017.02541](https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02541)
- Gaitán, J. J., Bran, D. E., Oliva, G. E., Aguiar, M. R., Buono, G. G., Ferrante, D., ... Maestre, F. T. (2018). Aridity and Overgrazing Have Convergent Effects on Ecosystem Structure and Functioning in Patagonian Rangelands. *Land Degradation and Development*, 29(2), 210–218. doi: [10.1002/ldr.2694](https://doi.org/10.1002/ldr.2694)
- Gehring, M. M., Adler, L., Roberts, A. A., Moffitt, M. C., Mihali, T. K., Mills, T. J. T., ... Neilan, B. A. (2012). Nodularin, a cyanobacterial toxin, is synthesized in planta by symbiotic *Nostoc* sp. *ISME Journal*, 6(10), 1834–1847. doi: [10.1038/ismej.2012.25](https://doi.org/10.1038/ismej.2012.25)
- Glazer, A. N. (1977). Structure and molecular organization of the photosynthetic accessory pigments of cyanobacteria and red algae. *Molecular and Cellular Biochemistry*, 18(2–3), 125–140. doi: [10.1007/BF00280278](https://doi.org/10.1007/BF00280278)
- Golubic, S., & Seong-Joo, L. (1999). Early cyanobacterial fossil record: Preservation, palaeoenvironments and identification. *European Journal of Phycology*, 34(4), 339–348. doi: [10.1080/09670269910001736402](https://doi.org/10.1080/09670269910001736402)
- Grewe, C. B., & Pulz, O. (2012). The biotechnology of cyanobacteria. *Ecology of Cyanobacteria II: Their Diversity in Space and Time*, 9789400738553, 707–739. doi: [10.1007/978-94-007-3855-3_26](https://doi.org/10.1007/978-94-007-3855-3_26)
- Gupta, R. C. (2009). *Handbook of Toxicology of Chemical Warfare Agents*. Elsevier Inc. doi: [10.1016/B978-0-12-374484-5.X0001-6](https://doi.org/10.1016/B978-0-12-374484-5.X0001-6)
- Hamilton, T. L., Bryant, D. A., & Macalady, J. L. (2016). The role of biology in planetary evolution: Cyanobacterial primary production in low-oxygen Proterozoic oceans. *Environmental Microbiology*, 18(2), 325–340. doi: [10.1111/1462-2920.13118](https://doi.org/10.1111/1462-2920.13118)
- Haselkorn, R. (2009). Cyanobacteria. *Current Biology*, 19(7), R277–R278. doi: [10.1016/j.cub.2009.01.016](https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.01.016)
- Hazra, P., & Saha Kesh, G. (2017). Isolation and purification of phycocyanin from cyanobacteria of a mangrove forest. *Applied Biological Chemistry*, 60(6), 631–636. doi: [10.1007/s13765-017-0320-x](https://doi.org/10.1007/s13765-017-0320-x)
- Hinojosa, M. G., Gutiérrez-Praena, D., Prieto, A. I., Guzmán-Guillén, R., Jos, A., & Cameán, A. M. (2019). Neurotoxicity induced by microcystins and cylindrospermopsin: a review. *Science of the Total Environment*, 668(547–565). doi: [10.1016/j.scitotenv.2019.02.426](https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.02.426)
- Hirschberg, J., & Chamovitz, D. (1994). Carotenoids in Cyanobacteria. In D. A. Bryant (Ed.), *The Molecular Biology of Cyanobacteria* (pp. 559–579). Springer, Netherlands. doi: [10.1007/978-94-011-0227-8_18](https://doi.org/10.1007/978-94-011-0227-8_18)
- Hoffman, L. (1999). Marine cyanobacteria in tropical regions: Diversity and ecology. *European Journal of Phycology*, 34(4), 371–379. doi: [10.1080/09670269910001736432](https://doi.org/10.1080/09670269910001736432)
- Hollerbach, M. M., & Stina, E. A. (1969). Soil algae. *Science, Leningrad* (in Russian).
- Inoue, N., Taira, Y., Emi, T., Yamane, Y., Kashino, Y., Koike, H., & Satoh, K. (2001). Acclimation to the Growth Temperature and the High-Temperature Effects on Photosystem II and Plasma Membranes in a Mesophilic Cyanobacterium, *Synechocystis* sp. PCC6803. *Plant and Cell Physiology*, 42(10), 1140–1148. doi: [10.1093/pcp/pce147](https://doi.org/10.1093/pcp/pce147)
- Jančula, D., Straková, L., Sadílek, J., Maršálek, B., & Babica, P. (2014). Survey of cyanobacterial toxins in Czech water reservoirs—the first observation of neurotoxic saxitoxins. *Environmental Science and Pollution Research*, 21(13), 8006–8015. doi: [10.1007/s11356-014-2699-9](https://doi.org/10.1007/s11356-014-2699-9)
- Jiang, Y. L., Wang, X. P., Sun, H., Han, S. J., Li, W. F., Cui, N., ... Zhou, C. Z. (2017). Coordinating carbon and nitrogen metabolic signaling through the cyanobacterial global repressor NdhR. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(2), 403–408. doi: [10.1073/pnas.1716062115](https://doi.org/10.1073/pnas.1716062115)
- Kaasalainen, U., Fewer, D. P., Jokela, J., Wahlsten, M., Sivonen, K., & Rikkinen, J. (2012). Cyanobacteria produce a high variety of hepatotoxic peptides in lichen symbiosis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(15), 5886–5891. doi: [10.1073/pnas.1200279109](https://doi.org/10.1073/pnas.1200279109)
- Kimambo, O. N., Gumbo, J. R., & Chikoore, H. (2019). The occurrence of cyanobacteria blooms in freshwater ecosystems and their link with hydro-meteorological and environmental variations in Tanzania. *Heliyon*, 5(3), e01312. doi: [10.1016/j.heli](https://doi.org/10.1016/j.heli)

- [yon.2019.e01312](#)
- Kitahara, R., Oyama, K., Kawamura, T., Mitsuhashi, K., Kitazawa, S., Yasunaga, K., ... Terauchi, K. (2019). Pressure accelerates the circadian clock of cyanobacteria. *Scientific Reports*, 9(1), 1–8. doi: [10.1038/s41598-019-48693-1](#)
- Kokociński, M., Dziga, D., Spooft, L., Stefaniak, K., Jurczak, T., Mankiewicz-Boczek, J., & Meriluoto, J. (2009). First report of the cyanobacterial toxin cylindrospermopsin in the shallow, eutrophic lakes of western Poland. *Chemosphere*, 74(5), 669–675. doi: [10.1016/j.chemosphere.2008.10.027](#)
- Kokociński, M., Mankiewicz-Boczek, J., Jurczak, T., Spooft, L., Meriluoto, J., Rejmonczyk, E., ... Sojnen, J. (2013). Aphanizomenon gracile (Nostocales), a cylindrospermopsin-producing cyanobacterium in Polish lakes. *Environmental Science and Pollution Research*, 20(8), 5243–5264. doi: [10.1007/s11356-012-1426-7](#)
- Komárek, J., & Anagnostidis, K. (1999). Cyanoprokaryota. I. Chroococcales. Spektrum, Akademischer Verlag, Heidelberg & Berlin.
- Komárek, J., & Anagnostidis, K. (2005). Cyanoprokaryota. 2. Teil: Oscillatoriales / Susswasserflora von Mitteleuropa. Bd.19/1. G.Fischer, Jena-Stuttgart-Lübeck-Ulm.
- Komárek, J., Kaštovský, J., Mareš, J., & Johansen, J. R. (2014). Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera) 2014, using a polyphasic approach. *Preslia*, 86.
- Kraus, M. P. (1969). Resistance of blue-green algae to 60Co gamma radiation. *Radiation Botany*, 9(6), 481–489. doi: [10.1016/s0033-7560\(69\)80054-2](#)
- Kumar, J., Singh, D., Tyagi, M. B., & Kumar, A. (2018). Cyanobacteria: Applications in Biotechnology. *Cyanobacteria: From Basic Science to Applications*, 327–346. doi: [10.1016/B978-0-12-814667-5.00016-7](#)
- Lemasson, C., Marsac, N. T. D., & Cohen-Bazire, G. (1973). Role of Allophycocyanin as Light-Harvesting Pigment in Cyanobacteria. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 70(11), 3130–3133. doi: [10.1073/pnas.70.11.3130](#)
- Lindholm, T., Eriksson, J. E., Reinikainen, M., & Meriluoto, J. A. O. (1992). Ecological effects of hepatotoxic cyanobacteria. *Environmental Toxicology & Water Quality*, 7(1), 87–93. doi: [10.1002/tox.2530070108](#)
- Liu, X., Hou, W., Dong, H., Wang, S., Jiang, H., Wu, G., ... Li, G. (2016). Distribution and Diversity of Cyanobacteria and Eukaryotic Algae in Qinghai-Tibetan Lakes. *Geomicrobiology Journal*, 33(10), 860–869. doi: [10.1080/01490451.2015.1120368](#)
- Lürling, M., Mello, M. M., de van Oosterhout, F., de Senerpont Domis, L., & Marinou, M. M. (2018). Response of Natural Cyanobacteria and Algae Assemblages to a Nutrient Pulse and Elevated Temperature. *Frontiers in Microbiology*, 9(AUG), 1851. doi: [10.3389/fmicb.2018.01851](#)
- Maltseva, I., Yarova, T., Arabadzhy-Tipenko, L., Pavlenko, O., Yakoivichuk, O., Zinenko, A., & Manuilova, M. (2019). Innovative technologies for ensuring ecological safety of maritime recreation. In M. Ekkert, O. Nestorenko, & M. Szynek (Eds.), *Modern innovative and information technologies in the development of society. Series of monographs Faculty of Architecture, Civil Engineering and Applied Arts Katowice School of Technology Monograph 23* (pp. 29–38). Wydawnictwo Wyższej Szkoły Technicznej w Katowicach, Katowice.
- Mateo, P., Leganés, F., Perona, E., Loza, V., & Fernández-Piñas, F. (2015). Cyanobacteria as bioindicators and bioreporters of environmental analysis in aquatic ecosystems. *Biodiversity and Conservation*, 24(4), 909–948. doi: [10.1007/s10531-015-0903-y](#)
- Miller, T. R., Beversdorf, L. J., Weirich, C. A., & Bartlett, S. L. (2017). Cyanobacterial toxins of the Laurentian great lakes, their toxicological effects, and numerical limits in drinking water. *Marine Drugs*, 15(6). doi: [10.3390/md15060160](#)
- Mohr, K. I., Brinkmann, N., & Friedl, T. (2011). Cyanobacteria. *Encyclopedia of Earth Sciences Series*, 9781402092114, 306–311. doi: [10.1007/978-1-4020-9212-1_221](#)
- Monteagudo, L., & Moreno, J. L. (2016). Benthic freshwater cyanobacteria as indicators of anthropogenic pressures. *Ecological Indicators*, 67, 693–702. doi: [10.1016/j.ecolind.2016.03.035](#)
- Moysiienko, I. (2013). Floral diversity and taxonomic structure of the florat of he Pivnichne Prychornomoria (Northern Black Sea Coastal Plain). *Chornomorski Botanical Journal*, 9(1), 41–56 (in Ukrainian). doi: [10.14255/2308-9628/13.91/5](#)
- Nabou, J. C., da Silva Rocha, B., Carneiro, F. M., & Sant'Anna, C. L. (2013). How many species of Cyanobacteria are there? Using a discovery curve to predict the species number. *Biodiversity and Conservation*, 22(12), 2907–2918. doi: [10.1007/s10531-013-0561-x](#)
- Nemergut, D. R., Schmidt, S. S. K., Fukami, T., O'Neill, S. P., Bilinski, T. M., Stanish, L. F., ... Gallagher, E. D. (2014). Soil Type Is the Primary Determinant of the Composition of the Total and Active Bacterial Communities in Arable Soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 8(3), 1–8. doi: [10.1128/AEM.69.3.1800](#)
- Pankratova, E. M. (2006). Functioning of cyanobacteria in soil ecosystems. *Eurasian Soil Science*, 39(S1), S118–S127. doi: [10.1134/s1064229306130199](#)
- Pearson, L., Mihali, T., Moffitt, M., Kellmann, R., & Neilan, B. (2010). On the chemistry, toxicology and genetics of the cyanobacterial toxins, microcystin, nodularin, saxitoxin and cylindrospermopsin. *Marine Drugs*, 8(5), 1650–1680. doi: [10.3390/md8051650](#)
- Posch, T., Köster, O., Salcher, M. M., & Perthaler, J. (2012). Harmful filamentous cyanobacteria favoured by reduced water turnover with lake warming. *Nature Climate Change*, 2(11), 809–813. doi: [10.1038/nclimate1581](#)
- Qin, L., Yu, Q., Ai, W., Tang, Y., Ren, J., & Guo, S. (2014). Response of cyanobacteria to low atmospheric pressure. *Life Sciences in Space Research*, 3, 55–62. doi: [10.1016/j.lssr.2014.09.001](#)
- Rampelotto, P. H. (2013). Extremophiles and extreme environments. *Life*, 3(3), 482–485. doi: [10.3390/life3030482](#)
- Rastogi, R. P., Madamwar, D., & Incharoensakdi, A. (2015). Bloom dynamics of cyanobacteria and their toxins: Environmental health impacts and mitigation strategies. *Frontiers in Microbiology*, 6(NOV). doi: [10.3389/fmicb.2015.01254](#)
- Rejmánková, E., Komárek, J., & Komárková, J. (2004). Cyanobacteria – A neglected component of biodiversity: Patterns of species diversity in inland marshes of northern Belize (Central America). *Diversity and Distributions*, 10(3), 189–199. doi: [10.1111/j.1366-9516.2004.00077.x](#)
- Rodríguez-Ezpeleta, N., Brinkmann, H., Burey, S. C., Roure, B., Burger, G., Löffelhardt, W., ... & Lang, B. F. (2005). Monophyly of primary photosynthetic eukaryotes: Green plants, red algae, and glaucophytes. *Current Biology*, 15(14), 1325–1330. doi: [10.1016/j.cub.2005.06.040](#)
- Rodríguez, H., Rivas, J., Guerrero, M. G., & Losada, M. (1989). Nitrogen-Fixing Cyanobacterium with a High Phycoerythrin Content. *Applied and Environmental Microbiology*, 55(3), 758.
- Román, R. B., Álvarez-Pez, J. M., Fernández, F. G. A., & Grima, E. M. (2002). Recovery of pure b-phycoerythrin from the microalga porphyridium cruentum. *Journal of Biotechnology*, 93(1), 73–85. doi: [10.1016/S0168-1656\(01\)00385-6](#)
- Rücker, J., Stüken, A., Nixdorf, B., Fastner, J., Chorus, I., & Wiedner, C. (2007). Concentrations of particulate and dissolved cylindrospermopsin in 21 Aphanizomenon-dominated temperate lakes. *Toxicon*, 50(6), 800–809. doi: [10.1016/j.toxicon.2007.06.019](#)
- Sánchez-Baracaldo, P., & Cardona, T. (2020). On the origin of oxygenic photosynthesis and Cyanobacteria. *New Phytologist*, 225(4), 1440–1446. doi: [10.1111/nph.16249](#)
- Satoh, S., Ikeuchi, M., Mimuro, M., & Tanaka, A. (2001). Chlorophyll b Expressed in Cyanobacteria Functions as a Light-harvesting Antenna in Photosystem I through Flexibility of the Proteins. *Journal of Biological Chemistry*, 276(6), 4293–4297.

- doi: [10.1074/jbc.M008238200](https://doi.org/10.1074/jbc.M008238200)
- Schirmmeister, B. E., Antonelli, A., & Bagheri, H. C. (2011). The origin of multicellularity in cyanobacteria. *BMC Evolutionary Biology*, 11(1), 45. doi: [10.1186/1471-2148-11-45](https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-45)
- Sergeev, V. N., Gerasimenko, L. M., & Zavarzin, G. A. (2002). The Proterozoic history and present state of cyanobacteria. *Microbiology*, 71(6), 623–637. doi: [10.1023/A:1021415503436](https://doi.org/10.1023/A:1021415503436)
- Sharma, N. K., Rai, A. K., & Stal, L. J. (2013). Cyanobacteria: An economic perspective. In *Cyanobacteria: An Economic Perspective*. Wiley Blackwell. doi: [10.1002/9781118402238](https://doi.org/10.1002/9781118402238)
- Sheath, R. G., & Cole, K. M. (1992). Biogeography of stream Macroalgae in North America. *Journal of Phycology*, 28(4), 448–460. doi: [10.1111/j.0022-3646.1992.00448.x](https://doi.org/10.1111/j.0022-3646.1992.00448.x)
- Shestakov, S. V., & Karbysheva, E. A. (2017). The origin and evolution of cyanobacteria. *Biology Bulletin Reviews*, 7(4), 259–272. doi: [10.1134/s2079086417040090](https://doi.org/10.1134/s2079086417040090)
- Singh, J. S., Kumar, A., Rai, A. N., & Singh, D. P. (2016). Cyanobacteria: A precious bio-resource in agriculture, ecosystem, and environmental sustainability. *Frontiers in Microbiology*, 7(APR). doi: [10.3389/fmicb.2016.00529](https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.00529)
- Sonani, R. R., Gupta, G. D., Madamwar, D., & Kumar, V. (2015). Crystal structure of allophycocyanin from marine cyanobacterium *Phormidium* sp. A09DM. *PLoS ONE*, 10(4). doi: [10.1371/journal.pone.0124580](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0124580)
- Stadnichuk, I. N., Romanova, N. I., & Selyakh, I. O. (1985). A phycoerythrin-containing phycoerythrin from the cyanobacterium *Oscillatoria* sp. *Archives of Microbiology*, 143(1), 20–25. doi: [10.1007/BF00414762](https://doi.org/10.1007/BF00414762)
- Stubbe, J., Tian, J., He, A., Sinskey, A. J., Lawrence, A. G., & Liu, P. (2005). Nontemplate-dependent polymerization processes: Polyhydroxyalkanoate Synthases as a Paradigm. *Annual Review of Biochemistry*, 74(1), 433–480. doi: [10.1146/annurev.biochem.74.082803.133013](https://doi.org/10.1146/annurev.biochem.74.082803.133013)
- Testai, E., Scardala, S., Vichi, S., Buratti, F. M., & Funari, E. (2016). Risk to human health associated with the environmental occurrence of cyanobacterial neurotoxic alkaloids anatoxins and saxitoxins. *Critical Reviews in Toxicology*, 46(5), 385–419. doi: [10.3109/10408444.2015.1137865](https://doi.org/10.3109/10408444.2015.1137865)
- Tolmachev, A. I. (1974). *Introduction to Plant Geography*. Science, Leningrad (in Russian).
- Turner, A. D., Dhanji-Rapkova, M., O'Neill, A., Coates, L., Lewis, A., & Lewis, K. (2018). Analysis of Microcystins in Cyanobacterial Blooms from Freshwater Bodies in England. *Toxins*, 10(1). doi: [10.3390/toxins10010039](https://doi.org/10.3390/toxins10010039)
- Uyeda, J. C., Harmon, L. J., & Blank, C. E. (2016). A comprehensive study of cyanobacterial morphological and ecological evolutionary dynamics through deep geologic time. *PLoS ONE*, 11(9). doi: [10.1371/journal.pone.0162539](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162539)
- Varshney, P., Mikulic, P., Vonshak, A., Beardall, J., & Wangikar, P. P. (2015). Extremophilic micro-algae and their potential contribution in biotechnology. *Bioresour Technol*, 184, 363–372. doi: [10.1016/j.biortech.2014.11.040](https://doi.org/10.1016/j.biortech.2014.11.040)
- Vinogradova, O. (2012). Cyanoprokaryota in hyperhaline ecosystems of Ukraine. *Alterpres*, Kyiv (in Ukrainian).
- Vinogradova, O. M. (2006). Cyanoprokaryota in hyperhaline habitats and their adaptation strategies. *Ukrainian Phytocenological Collection*, 24, 33–44 (in Ukrainian).
- Vinogradova, O. N. (2007). The diversity of blue-green algae in Ukraine: results and prospects of research. In C. P. Vasser (Ed.), *Botany and Mycology: Modern Horizons* (pp. 27–40). Naukova Dumka, Kyiv (in Ukrainian).
- Vinogradova, O. N. (2014). Annotated list of Cyanoprokaryota hyperhaline ecotopes of natural and protected areas in the south of Ukraine. *Scientific Records of Cape Martyan Nature Reserve*, 5, 61–72.
- Vinogradova, O. N., & Kovalenko, O. V. (2012). The subfamily Leptolyngbyoideae Anagn. et Komárek (Cyanoprokaryota) in the flora of Ukraine. *Algologia*, 22(3), 316–330.
- Vorovka, V. P. (2011). Landscape diversity of the Priazovk National Nature Park. *Bulletin of the Donetsk Institute of Social Education*, VII(7), 24–27 (in Ukrainian).
- Vynogradova, O. M. (2016). Cyanoprokaryota of the coastal solonets of the Kuialnik Estuary. *Chornomorski Botanical Journal*, 12(1), 85–94 (in Ukrainian). doi: [10.14255/2308-9628/16.121/9](https://doi.org/10.14255/2308-9628/16.121/9)
- Walter, A., de Carvalho, J. C., Soccol, V. T., de Faria, A. B. B., Ghiggi, V., & Soccol, C. R. (2011). Study of phycocyanin production from spirulina platensis under different light spectra. *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 54(4), 675–682. doi: [10.1590/S1516-89132011000400005](https://doi.org/10.1590/S1516-89132011000400005)
- Walter, J. M., Lopes, F. A. C., Lopes-Ferreira, M., Vidal, L. M., Leomil, L., Melo, F., ... Thompson, F. L. (2018). Occurrence of harmful cyanobacteria in drinking water from a severely drought-impacted semi-arid region. *Frontiers in Microbiology*, 9(FEB). doi: [10.3389/fmicb.2018.00176](https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00176)
- Wright, D., Prickett, T., Helm, R. F., & Potts, M. (2001). Form species *Nostoc commune* (Cyanobacteria). *International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology*, 51(5), 1839–1852. doi: [10.1099/00207713-51-5-1839](https://doi.org/10.1099/00207713-51-5-1839)
- Xiao, M., Li, M., & Reynolds, C. S. (2018). Colony formation in the cyanobacterium *Microcystis*. *Biological Reviews*, 93(3), 1399–1420. doi: [10.1111/brv.12401](https://doi.org/10.1111/brv.12401)
- Yatagai, F., & Ishioka, N. (2014). Are biological effects of space radiation really altered under the microgravity environment? *Life Sciences in Space Research*, 3, 76–89. doi: [10.1016/j.lssr.2014.09.005](https://doi.org/10.1016/j.lssr.2014.09.005)
- York, A. (1999). Long-term effects of frequent low-intensity burning on the abundance of litter-dwelling invertebrates in coastal blackbutt forests of southeastern Australia. *Journal of Insect Conservation*, 3(3), 191–199. doi: [10.1023/A:1009643627781](https://doi.org/10.1023/A:1009643627781)
- Yurtsev, B. A. (1968). *The flora of Suntar Hayat*. Science, Leningrad (in Russian).
- Zanchett, G., & Oliveira-Filho, E. C. (2013). Cyanobacteria and cyanotoxins: From impacts on aquatic ecosystems and human health to anticarcinogenic effects. *Toxins*, 5(10), 1896–1917. doi: [10.3390/toxins5101896](https://doi.org/10.3390/toxins5101896)
- Zhang, C. C., Zhou, C. Z., Burnap, R. L., & Peng, L. (2018). Carbon/Nitrogen Metabolic Balance: Lessons from Cyanobacteria. *Trends in Plant Science*, 23(12), 1116–1130. doi: [10.1016/j.tplants.2018.09.008](https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.09.008)
- Zhang, D., Yang, Q., Xie, P., Deng, X., Chen, J., & Dai, M. (2012). The role of cysteine conjugation in the detoxification of microcystin-LR in liver of bighead carp (*Aristichthys nobilis*): A field and laboratory study. *Ecotoxicology*, 21(1), 244–252. doi: [10.1007/s10646-011-0783-1](https://doi.org/10.1007/s10646-011-0783-1)
- Zhang, M., Qin, B., Yu, Y., Yang, Z., Shi, X., & Kong, F. (2016). Effects of temperature fluctuation on the development of cyanobacterial dominance in spring: implication of future climate change. *Hydrobiologia*, 763(1), 135–146. doi: [10.1007/s10750-015-2368-0](https://doi.org/10.1007/s10750-015-2368-0)
- Zurawell, R. W., Chen, H., Burke, J. M., & Prepas, E. E. (2005). Hepatotoxic cyanobacteria: A review of the biological importance of microcystins in freshwater environments. *Journal of Toxicology and Environmental Health – Part B: Critical Reviews*, 8(1), 1–37. doi: [10.1080/10937400590889412](https://doi.org/10.1080/10937400590889412)