Дополнения к флоре зеленых водорослей серой лесной почвы

А. Д. Темралеева[1, 2], С. А. Дронова[1, 2], С. В. Москаленко[1], И. М. Вагапов[1], А. Ю. Овчинников[1]

[1] Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, ул. Институтская, д. 2, г. Пущино, 142290, Россия; temraleeva.anna@gmail.com

[2] Пущинский государственный естественно-научный институт, пр. Науки, д. 3, г. Пущино, 142290, Россия

Резюме. Описаны результаты изучения морфологии и экологии зеленых водорослей, изолированных из серой лесной почвы. Из 41 штамма, определенного до вида, 22 % (9 видов) приводятся впервые для альгофлоры почв России, в том числе серых лесных почв. Обсуждаются интересные, новые или спорные находки зеленых водорослей серой лесной почвы.

Ключевые слова: зеленые водоросли, флора, серая лесная почва.

Additions to the algaflora (*Chlorophyta*) of gray forest soil

A. D. Temraleeva[1, 2], S. A. Dronova[1, 2], S. V. Moskalenko[1], I. M. Vagapov[1], A. Yu. Ovchinnikov[1]

[1] Institute of Physico-Chemical and Biological Problems of Soil Science RAS, Institutskaya Str., 2, Pushchino, 142290, Russia; temraleeva.anna@gmail.com

[2] Pushchino State Institute of Natural Sciences, Nauki Avenue, 3, Pushchino, 142290, Russia

Abstract. The results of the study of morphology and ecology of green algae isolated from the gray forest soil are presented. Of the 41 strains identified to species level, 22 % (9 species) are first found in the algal flora of Russian soils including gray forest soils. Interesting, new or uncertain findings of the green algae of gray forest soil are discussed.

Keywords: green algae, flora, gray forest soil.

Введение

Серые лесные почвы формируются в лесостепной зоне в автоморфных условиях под пологом широколиственных, смешанных или мелколиственных лесов с разнообразной и обильной травяной растительностью (Dobrovolskiy, Urusevskaya, 2004). В зависимости от интенсивности гумусирования и развития признаков оподзоливания тип подразделяется на 3 подтипа: светло-серые, серые и темно-серые лесные почвы (Bogatyrev *et al.,* 1988). Альгологические исследования серой лесной почвы проводились на территории России в Воронежской (цит. по: Alexakhina, Shtina, 1984), Кировской (Noskova, 1968; Andreyeva *et al.,* 1986), Курской (Matvienko, 1950), Московской (Zvereva, Novichkova-Ivanova, 1990) и Новосибирской областях (Androsova, 1964), а также в Красноярском крае (Gael *et al.*, 1980). В целом, видовое разнообразие зеленых водорослей данного типа почвы выявлено далеко не полностью и насчитывает от 6 до 41 вида (Alexakhina, Shtina, 1984). Проведение мета-анализа флористических списков зеленых водорослей серой лесной почвы сильно затруднено малым числом альгологических работ, во многих из которых не указан тип почвы; сложностью доступа к первоисточникам (публикации в тезисах конференций); отсутствием или недостаточностью информации о продолжительности исследования альгофлоры лесных почв, способах отбора и культивирования водорослей, систематическом положении изученных штаммов. Тем не менее, мы попытались не только описать собственные результаты, но и сравнить их с имеющимся материалом.

Объект и методы

Объект исследования. Было изучено 75 усредненных проб серой лесной почвы из верхнего (5 см) слоя гумусового горизонта А (без учета лесной подстилки), стерильно отобранных на двух ключевых участках в 2008–2013 гг.

1-й участок — пробная площадка № 4, расположена в районе опытно-полевой станции ИФХиБПП РАН в окрестностях г. Пущино (Московская обл.). Почва серая лесная под вторичным мелколиственно-широколиственным лесом.

2-й участок — разрез-обнажение 1-2013, заложен в стенке карьера вблизи д. Карпово (Веневский р-н, Тульская обл.). Почва светло-серая лесная под вторичным широколиственным лесом.

Изоляция и культивирование зеленых водорослей. Для культивирования почвенных водорослей использовали методы получения смешанных культур: чашечные культуры со «стеклами обрастания» (Kuzyakhmetov, Dubovik, 2001) и водно-почвенные культуры (Kostikov *et al.*, 2001). Альгологически чистые культуры выделяли из смешанных культур, выращивая в жидкой и агаризованной питательной среде Bold 3N и BG-11 с азотом (Temraleeva *et al.*, 2014) при температуре 23–25 °C, освещенности 2000 Лк и 12-часовом световом режиме.

Световая микроскопия. Изучение морфологии и жизненных циклов монокультур зеленых водорослей проводили методами световой микроскопии (светлое поле и интерференционный контраст) с помощью микроскопов Leica DM750 и Carl Zeiss Axio Scope A1

(Германия). Результаты наблюдений документированы рабочими рисунками и фотографиями, снятыми с помощью цветных цифровых камер «Видеозавр» (Россия) и Carl Zeiss MRc 5 (Германия). Для таксономической идентификации проводили несколько прижизненных цитохимических реакций: на крахмал — раствором Люголя; на общие очертания слизи — 1%-ным раствором туши; на структуру слизи — 0.1%-ным раствором метиленового синего. Сроки наблюдения за штаммами зеленых водорослей составляли до 12 месяцев. Всего было исследовано более 300 культур. При определении видов зеленых водорослей использовали отечественные и зарубежные определители (Ettl, Gärtner, 1995; Andreyeva, 1998), монографии: «Водорості грунтів…» (Kostikov *et al.*, 2001), «Freshwater algae of North America: ecology and classification» (2003), «Unraveling the algae: the past, present, and future of algal systematics» (2007), а также отдельные статьи (Konstantinova, Boldina, 2000; Bold, 1930; Lewin, 1957; Reisigl, 1964; Cox, 1971; Deason, 1971; Tschermak-Woess, 1980; Watanabe, 1983; Broady, 1987; Khaybullina *et al.*, 2010; Fučíková *et al.*, 2012). Штаммы зеленых водорослей, которые удалось перевести в монокультуры, вошли в состав альгологической коллекции Института — ACSSI (Algal Collection of Soil Science Institute).

Результаты

Классификация и синонимия зеленых водорослей в приведенном ниже списке принята согласно Международной электронной базе данных AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2015). Расположение в классах порядков, а в них семейств, далее родов и видов дается в алфавитном порядке.

Отдел **CHLOROPHYTA**

Класс **CHLOROPHYCEAE**

Пор. CHLAMYDOMONADALES

Сем. **Chlamydomonadaceae**

Chlamydomonas cf. **applanata** Pringsheim, 1930, Arch. Protistenk. 69: 98.

Chlamydomonas cf. **oblonga** Pringsheim, 1930, Arch. Protistenk. 69: 97. = *Chlamydomonas mexicana* Lewin, 1957, Canad. J. Bot. 35: 323.

Chlamydomonas cf. **pumilio** Ettl, 1965, Arch. Protistenk. 108: 382.

C. reinhardtii Dangeard, 1888, Ann. Sci. Nat., Bot. 7: 130.

Chloromonas actinochloris Pröschold, Marin, Schlösser et Melkonian, 2001, Protist, 152: 286.

Lobochlamys culleus (Ettl) Pröschold, Marin, Schlösser et Melkonian, 2001, Protist, 152: 290. ≡ *Chlamydomonas culleus* Ettl, 1965, Arch. Protistenk. 108: 358.

Сем. **Chlorosarcinaceae**

Chlorosarcina sp. [см. Gerneck, 1907, Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2, 21: 224].

Chlorosarcinopsis cf. **eremi** Chantanachat et Bold, 1962, Univ. Texas Publ. 6218: 36.

C. gelatinosa Chantanachat et Bold, 1962, Univ. Texas Publ. 6218: 34.

Desmotetra sp. [см. Deason et Floyd, 1987, J. Phycol. 23: 194].

Neochlorosarcina minor (Gerneck) Andreyeva, 1998, Terrestr. aeroph. green algae: 316. ≡ *Chlorosarcina minor* Gerneck, 1907, Beih. Bot. Centralbl., Abt. 2, 21: 224. ≡ *Chlorosarcinopsis minor* (Gerneck) Herndon, 1958, Amer. J. Bot. 45(4): 298.

Сем. **Palmellopsidaceae**

Palmellopsis sp. [см. Korshikov, 1953, Fresh. alg. Ukr. SSR, 5: 75].

Сем. **Scotiellocystoidaceae**

Graesiella vacuolata (Shihira et Krauss) Kalina et Puncochárová, 1987, Algol. Stud. 45: 494. = *Chlorella emersonii* Shihira et Krauss var. *globosa* Shihira et Krauss, 1965, Chlorella: 26.

Muriellopsis cf. **geosphaera** Cox, 1971, Phycologia, 10: 7.

M. pyrenigera Reisigl, 1964, Österr. Bot. Z. 116: 471.

Пор. CHLOROCOCCALES

Сем. **Chlorococcaceae**

Chlorococcum isabeliense Archibald et Bold, 1970, Univ. Texas Publ. 7015: 31. = *C. lacustre* Archibald et Bold, 1970, Univ. Texas Publ. 7015: 32.

C. infusionum (Schrank) Meneghini, 1842, Mem. Reale Accad. Sci. Torino: 27. ≡ *Chantransia infusionum* Schrank, 1814, Denkschr. Königl. Akad. Wiss. München, 1813: 20. = *Chlorococcum humicola* (Nägeli) Rabenhorst, 1868, Fl. Eur. Alg. 3: 58. = *C. humicola* var. *incrassatum* Fritsch et John, 1942, Ann. Bot. 6: 377.

Chlorococcum cf. **typicum** Archibald et Bold, 1970, Phytomorphology, 20: 386. = *C. minutum* Starr, 1955, Indiana Univ. Publ., Sci. Ser. 20: 30.

Neospongiococcum alabamense (Deason) Deason, 1976, Phycologia, 15: 206. ≡ *Spongiococcum alabamense* Deason, 1959: 574. = *Neospongiococcum rugosum* Deason, 1976, Phycologia, 15: 202. = *N. solitarium* Deason, 1976, Phycologia, 15: 203. = *N. sphaericum* Deason, 1976, Phycologia, 15: 203.

Spongiochloris excentrica Starr, 1955, Indiana Univ. Publ., Sci. Ser. 20: 72.

Spongiochloris cf. **incrassata** Chantanachat et Bold, 1962, Univ. Texas Publ. 6218: 27.

S. minor Chantanachat et Bold, 1962, Univ. Texas Publ. 6218: 26.

Tetracystis aplanospora (Arce et Bold) Brown et Bold, 1964, Univ. Texas Publ. 6417: 26. ≡ *Chlorococcum aplanosporum* Arce et Bold, 1958, Amer. J. Bot. 45: 492.

T. excentrica Brown et Bold, 1964, Univ. Texas Publ. 6417: 18.

T. tetraspora (Arce et Bold) Brown et Bold, 1964, Univ. Texas Publ. 6417: 28. ≡ *Chlorococcum tetrasporum* Arce et Bold, 1958.

Сем. **Coccomyxaceae**

Coccomyxa subglobosa Pascher, 1915, Die Süsswasserflora Deutschlands, Österreich und der Schweiz: 210. ≡ *Neocystis subglobosa* (Pascher) Hindák, 1968, Biol. Práce Slov. Akad. Vied, 34: 66.

Сем. **Protosiphonaceae**

Protosiphon botryoides (Kützing) Klebs, 1896, Ueber Die Fortpflanzungs-Physiologie der niederen Organismen, der Protobionten: 222. ≡ *Protococcus botryoides* Kützing, 1846, Tabulae phycologicae, 1: 2.

Сем. **Scotiellocystoidaceae**

cf. **Mychonastes homosphaera** (Skuja) Kalina et Punčochářová, 1987, Algol. Stud. 45: 509. ≡ *Chlorella homosphaera* Skuja, 1948, Symb. Bot. Upsal. 9(3): 130. ≡ *Palmellococcus homosphaera* (Skuja) Handa et Nakano, 1988, Nova Hedw. 46: 165.

Пор. SPHAEROPLEALES

Сем. **Bracteacoccaceae**

Bracteacoccus minor (Chodat) Petrová, 1931, Beih. Bot. Centralbl. 48: 221.

Сем. **Characiaceae**

Characium sp. [см. Braun, 1849, Species algarum: 208].

Сем. **Neochloridaceae**

Chlorotetraëdron bitridens (Beck-Mannagetta) Komárek et Kováčik, 1985, Preslia, 57: 295. ≡ *Tetraëdron bitridens* Beck-Mannagetta, 1926, Archiv Protistenk. 55: 182. ≡ *Polyedriopsis bitridens* (Beck-Mannagetta) Kováčik, 1975, Archiv Protistenk. 117: 250.

Neochloris sp. [см. Starr, 1955, Indiana Univ. Publ., Sci. Ser. 20: 86].

Сем. **Radiococcaceae**

Coenochloris sp. [см. Korshikov, 1953, Fresh. alg. Ukr. SSR, 5: 322].

Coenocystis sp. [см. Korshikov, 1953, Fresh. alg. Ukr. SSR, 5: 328].

Сем. **Scenedesmaceae**

Coelastrella rubescens (Vinatzer) Kaufnerová et Eliáš, 2013, Nova Hedwigia, 7(3–4): 426. ≡ *Scotiellopsis rubescens* Vinatzer, 1975, Pl. Syst. Evol. 123: 216.

C striolata Chodat, 1922, Bull. Soc. Bot. Genève, 13: 94.

C. terrestris (Reisigl) Hegewald et Hanagata, 2002, Algol. Stud. 105: 8. ≡ *Scotiella terrestris* Reisigl, 1964, Österr. Bot. Z. 116: 474. ≡ *Scotiellocystis terrestris* (Reisigl) Fott, 1976: 298. ≡ *Scotiellopsis terrestris* (Reisigl) Puncochárová et Kalina, 1981, Algol. Stud. 427: 137. ≡ *Scenedesmus terrestris* (Reisigl) Hanagata, 1998, J. Phycol. 34: 1053.

Scotiellopsis sp. [см. Vinatzer, 1975, Pl. Syst. Evol. 123: 216].

Класс **TREBOUXIOPHYCEAE**

Пор. CHLORELLALES

Сем. **Chlorellaceae**

Chlorella mirabilis Andreyeva, 1973, Bot. Zhurn. (Leningrad), 58: 1740.

C. vulgaris Beijerinck, 1890, Bot. Zeitung (Berlin), 47: 758. = *Pleurococcus beijerinckii* Artari, 1892, Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou, 6: 246. = *Chlorella pyrenoidosa* Chick, 1903, Proc. Roy. Soc. London, Ser. B, Biol. Sci. 71(475): 460. = *C. communis* Artari, 1906, Jahrb. Wiss. Bot. 43(2): 179. = *C. vulgaris* var. *viridis* Chodat, 1913, Mater. Fl. Cryptog. Suisse, 5(2): 88. = *C. terricola* Hollerbach, 1936, Trudy Bot. Inst. Akad. nauk S.S.S.R., Ser. 2(3): 238. = *C. candida* Shihira et Krauss, 1965, Chlorella: 38.

Muriella cf. **terrestris** Petersen, 1932, Arch. Protistenk. 76: 403.

Nannochloris sp. [см. Naumann, 1921, Ark. Bot. 16(2): 18].

Сем. **Leptosiraceae**

Leptosira sp. [см. Borzì, 1883, Studi algologici: 17].

Сем. **Oocystaceae**

Pseudococcomyxa simplex (Mainx) Fott, 1981, Preslia 53: 5. ≡ *Coccomyxa simplex* Mainx, 1928, Arch. Protistenk. 60: 93. = *Pseudococcomyxa adhaerens* Korshikov, 1953, Fresh. alg. Ukr. SSR, 5: 283.

Пор. PRASIOLALES

Сем. **Prasiolaceae**

Stichococcus bacillaris Nägeli, 1849, Neue Denkschr. Allg. Schweiz. Ges. Gesammten Naturwiss. 10(7): 76. = *Stichococcus pallescens* Chodat, 1909, Étude critique et experimentale sur le polymorphisme des algues: 118. = *Stichococcus coniocybes* Letellier, 1917. = *Stichococcus nivalis* Chodat, 1922, Bull. Soc. Bot. Genève, 13: 79. = *Stichococcus chloranthus* Raths, 1938, Ber. Schweiz. Bot. Ges. 48: 329–416; = *Stichococcus viridis* Nakano, 1988.

Prasiolales incertae sedis

Elliptochloris bilobata Tschermak-Woess, 1980, Pl. Syst. Evol. 136: 71.

E. reniformis (Watanabe) Ettl et Gärtner, 1995, Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen: 424. ≡ *Chlorella reniformis* Watanabe, 1977, J. Jap. Bot. 52: 173. ≡ *Palmellococcus reniformis* (Watanabe) Watanabe, 1979, Stud. Cryptog. Papua New Guinea: 93.

Пор. TREBOUXIALES

Сем. **Trebouxiaceae**

Dictyochloropsis sp. [см. Geitler, 1966, Österr. Bot. Z. 133: 162].

Lobosphaera incisa (Reisigl) Karsten, Friedl, Schumannn, Hoyer et Lembcke, 2005, J. Phycol. 41: 565. ≡ *Myrmecia incisa* Reisigl, 1964, Österr. Bot. Z. 116: 460. ≡ *Parietochloris incisa* (Reisigl) Watanabe, 1996, Phycol. Res. 44: 108.

Myrmecia astigmatica Vinatzer, 1975, Pl. Syst. Evol. 123: 223.

M. bisecta Reisigl, 1964, Österr. Bot. Z. 116: 460.

Parietochloris bilobata (Vinatzer) Andreyeva, 1998, Terrestr. aeroph. green algae: 145. ≡ *Neochloris bilobata* Vinatzer, 1975, Pl. Syst. Evol. 123: 221.

Обсуждение

В целом в исследованных пробах серой лесной почвы обнаружены 52 представителя зеленых водорослей из 36 родов, 18 семейств, 6 порядков и 2 классов. Из 41 штамма, определенного до вида, 9 видов (22 %) приводятся впервые для альгофлоры почв России, в том числе серых лесных почв. Если сравнить наши результаты с исследованием почвенных водорослей широколиственных лесов в окрестностях г. Пущино, проведенным почти 30 лет назад, то доля общих видов составляет только 17.1 % (7 видов): *Neochlorosarcina minor*, *Bracteacoccus minor*, *Chlorella mirabilis*, *C. vulgaris*, *Pseudococcomyxa simplex*, *Stichococcus bacillaris* и *Myrmecia bisecta* (Zvereva, Novichkova-Ivanova, 1990). Однако в данной работе многие представители зеленых водорослей, которые были выявлены нами в серой лесной почве Московской и Тульской областей, были определены только до рода (например, *Characium* A. Braun, *Chlamydomonas* Ehrenberg, *Chlorococcum* Meneghini, *Chlorosarcina* Gerneck, *Coccomyxa* Schmidle, *Neochloris* Starr, *Neospongiococcum* Deason, *Spongiochloris* Starr, *Tetracystis* Brown et Bold). Далее обсудим некоторые интересные, новые или спорные находки зеленых водорослей серой лесной почвы.

Muriellopsis cf. **geosphaera** (рис., *1*)

Клетки одиночные, молодые — полушаровидные, эллипсоидные или лимоновидные, зрелые — широкоэллипсоидные и шаровидные, до 10 мкм в диам. Оболочка гладкая, тонкая. Хлоропласты многочисленные, пристенные, дисковидной формы, в молодых клетках до 4, в зрелых — до 12–16. Пиреноид один, крупный, до 3 мкм в диам., со сплошной крахмальной обверткой, расположен в одном из хлоропластов. Ядро одно. Чаще встречаются 4 автоспоры.

От первоописания отличается меньшим количеством хлоропластов в зрелых клетках.

Светло-серая лесная почва, Тульская обл., Россия.

M. pyrenigera (рис., *2*)

Клетки одиночные, эллипсоидные, яйцевидные, шаровидные, до 6.2 мкм дл., до 5.5 мкм шир. Оболочка гладкая. Хлоропласты пристенные, обычно по 4. Пиреноид один, до 1.5 мкм в диам., со сплошной обверткой, расположен в одном из хлоропластов. Размножение автоспорами, по 2–4. Не краснеет при старении. Оболочки автоспорангиев сохраняются в культуре.

Серая лесная почва, Московская обл., Россия.

M. pyrenigera был отмечен в степных почвах Прибайкалья (Andreyeva, Sdobnikova, 1975), почвах Оренбургской области (Andreyeva, Chaplygina, 1996), в пахотной светло-серой лесной почве под посевами многолетних трав и в пахотной серой лесной почве под посевами яровой пшеницы (Kuzyakhmetov, 2006). В монографии И. Ю. Костикова с соавт. (Kostikov *et al.*, 2001) указано, что оба вида *Muriellopsis* встречались в почвах хвойных, широколиственных, смешанных лесных фитоценозов, а также в почвах высокогорных районов и остепненных лугов территории Украины. По нашим наблюдениям находки этих видов достаточно часты в образцах серой лесной почвы указанных регионов.

Spongiochloris excentrica (рис., *8a, b*)

Клетки одиночные, шаровидные, до 30 мкм в диам. Оболочка гладкая, до 1.5 мкм толщ., слегка утолщается с возрастом культуры. Хлоропласт один, в молодых клетках пристенный, иногда сегментированный, в зрелых — грубый сетчатый. Пиреноид один, периферический, со сплошной крахмальной обверткой. Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления. Зооспоры многочисленные, вытянутые, освобождаются через разрыв в оболочке материнского спорангия. Апланоспоры по 8, шаровидные, часто задерживаются в оболочке материнского спорангия.

Серая лесная почва, Московская обл., Россия.

Spongiochloris cf. **incrassata** (рис., *6*)

Клетки одиночные, шаровидные, до 50 мкм в диам. Оболочка до 1.5 мкм толщ., слоистая. Хлоропласт один, в молодых клетках пристенный, чашевидный, по мере старения культуры сегментируется и приобретает сетчатую структуру, с тонкими периферическими и грубыми центральными тяжами. Пиреноид один (иногда два), с крахмальной обверткой, состоящей из нескольких близко расположенных крупных зерен крахмала, субцентральный. Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления и освобождаются путем разрыва материнской оболочки. Зооспоры яйцевидные, 7–8 мкм дл., 2–4 мкм шир., с передней стигмой и ядром, пристенным хлоропластом и задним пиреноидом.

От первоописания отличается меньшей толщиной оболочки и субцентральным положением пиреноида.

Серая лесная почва, Московская обл., Россия; светло-серая лесная почва, Тульская обл., Россия.

S. minor (рис., *7*)

Клетки одиночные, шаровидные или слегка неправильной формы, до 22 мкм в диам. Хлоропласт один, в молодых клетках глубокочашевидный, по мере старения культуры сегментируется и приобретает типичную сетчатую структуру. Пиреноид один или несколько, смещен от центра, его крахмальная обвертка состоит из нескольких крупных зерен. Оболочка тонкая, незначительно утолщающаяся с возрастом культуры, неслоистая. Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления. Зооспоры яйцевидные, 7–8 мкм дл., около 3 мкм шир., с передней стигмой и ядром, пристенным хлоропластом и задним пиреноидом. Апланоспоры шаровидные, 4–6 мкм в диам.

Серая лесная почва, Московская обл., Россия; светло-серая лесная почва, Тульская обл., Россия.

Все три представителя рода *Spongiochloris* приводятся в списке водорослей, обнаруженных в почвах на территории бывшего СССР (Shtina *et al.*, 1998), также встречаются на территории Украины в почвах широколиственных, хвойных и смешанных лесов Украинского Полесья, в почвах остепненных лугов и луговых степей, а также газонов, дорожек и троп (Kostikov *et al.*, 2001). *S. excentrica* описан в составе альгофлоры почв Кировской области (Andreyeva, Chaplygina, 1996), *S. incrassata* — почв Оренбургской области (Andreyeva, Chaplygina, 1996) и в пахотной светло-серой лесной почве под посе-

Рис. Зеленые водоросли серой лесной почвы

1 — *Muriellopsis* cf. *geosphaera*, зрелая клетка; *2* — *M. pyrenigera*, зрелая клетка; *3* — *Coccomyxa subglobosa*: *a* — зрелая клетка, *b* — образование автоспор; *4* — cf. *Mychonastes homosphaera*: *a*, *b* — зрелые клетки, *c* — автоспора; *5* — *Pseudococcomyxa simplex*: *a* — зрелая клетка, *b*, *c* — образование автоспор; *6* — *Spongiochloris* cf. *incrassata*, зрелая клетка; *7* — *S. minor*, зрелая клетка; *8* — *S. excentrica*: *a* — зрелая клетка; *b* — апланоспорангий; *9* — *Elliptochloris bilobata*, зрелая клетка; *10* — *E. reniformis*: *a* — молодая клетка; *b* — зрелая клетка; *11* — *Myrmecia astigmatica*: *a* — зрелая клетка; *b* — молодая клетка; *12* — *Parietochloris bilobata*: *a* — делящаяся клетка; *b* — молодая клетка. Масштабная линейка: 10 мкм.

Green algae of gray forest soil

1 — *Muriellopsis* cf. *geosphaera*, mature cell; *2* — *M. pyrenigera*, mature cell; *3* — *Coccomyxa subglobosa*: *a* — mature cell, *b* — autospore formation; *4* — cf. *Mychonastes homosphaera*: *a*, *b* — mature cells, *c* — autospore; *5* — *Pseudococcomyxa simplex*: *a* — mature cell, *b*, *c* — autospore formation; *6* — *Spongiochloris* cf. *incrassata*, mature cell; *7* — *S. minor*, mature cell; *8* — *S. excentrica*: *a* — mature cell; *b* — aplanosporangium; *9* — *Elliptochloris bilobata*, mature cell; *10* — *E. reniformis*: *a* — young cell; *b* — mature cell; *11* — *Myrmecia astigmatica*: *a* — mature cell; *b* — young cell; *12* — *Parietochloris bilobata*: *a* — dividing cells; *b* — young cell. Scale bar: 10 μm.

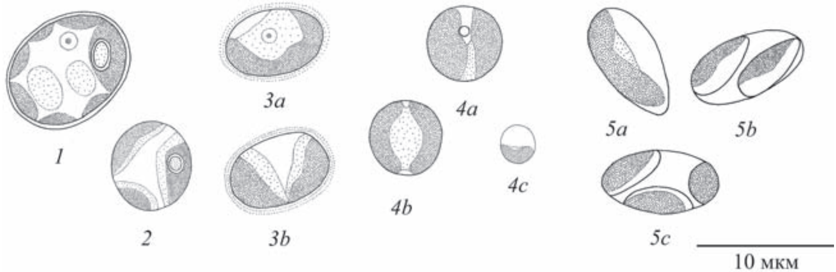
вами многолетних трав (Kuzyakhmetov, 2006). *Spongiochloris* sp. выделен из серой лесной почвы широколиственных фитоценозов Московской обл. (Zvereva, Novichkova-Ivanova, 1990).

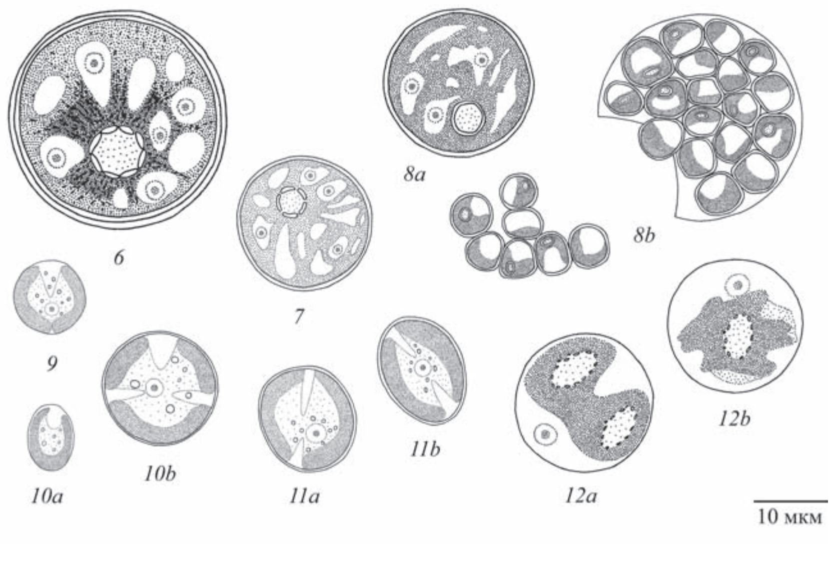
Coccomyxa subglobosa (рис., *3a*, *b*)

Клетки собраны в колонии, окружены колониальной гомогенной слизью. Клетки широкоэллипсоидные, яйцевидные, почти шаровидные, 6–8 мкм дл., 2–4 мкм шир. Оболочка тонкая. Хлоропласт один, пристенный, блюдцевидный или чашевидный, с ровным краем. Пиреноид отсутствует. Автоспоры по 2–4, редко 8.

Серая лесная почва, Московская обл., Россия.

Вид не указывался в списке водорослей, встреченных в почвах лесов СССР (Alexakhina, Shtina, 1984), и общем списке водорослей,





обнаруженных в почвах на территории бывшего СССР (Shtina *et al.*, 1998). Вместе с тем, *Coccomyxa* sp. отмечен в составе альгофлоры серой лесной почвы широколиственных фитоценозов Московской обл. (Zvereva, Novichkova-Ivanova, 1990).

cf. **Mychonastes homosphaera** (рис., *4a–c*)

Клетки одиночные или во временных скоплениях, шаровидные, до 5 мкм в диам. Оболочка тонкая, в световом и электронно-сканирующем микроскопе гладкая (Темралеева, неопубл.). Хлоропласт один, пристенный, чашевидный или гантелевидный. Пиреноид отсутствует. Ядро одно. Капли масла в полости клетки. Культура при старении не желтеет. Размножение автоспорами, по 2–4. Оболочек материнских спорангиев в среде не обнаружено.

От диагноза вида и рода штамм отличается более мелкими размерами, отсутствием ребер на оболочке, сохранением культуры зеленого цвета при старении, быстрым лизисом оболочек спорангия. В силу достаточно сильного расхождения с первоописанием принадлежность штамма к роду *Mychonastes* сомнительна и требует дальнейших исследований с использованием молекулярно-генетических методов.

Серая лесная почва, Московская обл., Россия.

Несмотря на то что находки *M. homosphaera* повсеместны в почвах России (Andreyeva, Chaplygina, 1996; Andreyeva, 1998; Kuzyakhmetov, 2006), в списке водорослей, встреченных в почвах лесов СССР (Alexakhina, Shtina, 1984), и общем списке водорослей, обнаруженных в почвах на территории бывшего СССР (Shtina *et al.*, 1998), он отсутствует. Причина этого может быть в том, что в смешанных культурах вид может быть принят за *Auxenochlorella protothecoides* (Shihira et Krauss) Kalina et Puncochárová или мелкие молодые клетки некоторых видов *Bracteacoccus* и *Muriella*. Тем не менее, остается открытым вопрос, относятся ли распространенные находки *Mychonastes*-подобных водорослей в различных типах почв России к роду *Mychonastes*. Ведь представители рода, в том числе и типовой вид — *Mychonastes ruminatus* Simpson et Valkenburg, являются обитателями водных экосистем, что подтверждается многочисленными работами (Simpson, Van Valkenburg, 1978; Hanagata, 1999; Krienitz *et al.*, 2011; Kaufnerová, Eliáš, 2013). Мы предполагаем, что, как и в нашем случае, идентификация зеленых водорослей как *M. homosphaera* может быть ошибочна, особенно при отсутствии живого культивируемого штамма.

Pseudococcomyxa simplex (рис., *5a–c*)

Клетки одиночные, удлиненные, с одним более узким концом, другим более широким, до 8 мкм дл., до 2.5 мкм шир., часто с небольшой слизистой подушечкой на более узком конце. Хлоропласт один, пристенный, корытовидный. Пиреноид отсутствует. Ядро одно. Размножение автоспорами, по 2–4.

Серая лесная почва, Московская обл., Россия; светло-серая лесная почва, Тульская обл., Россия.

Вид встречается в почвах Ленинградской, Московской, Кировской областей и Приморского края (Andreyeva *et al.*, 1986; Andreyeva, Chaplygina, 1996), а также в почвах остепненных лугов лесостепи Украины (Kostikov *et al.*, 2001). Возможно, в смешанных культурах его принимают за виды родов *Chloricystis* или *Coccomyxa*.

Elliptochloris bilobata (рис., *9*)

Клетки одиночные, шаровидные до 13 мкм в диам., эллипсоидные до 12 мкм дл. и 10 мкм шир. Оболочка тонкая, без слизи. Хлоропласт один, пристенный, состоит из двух долей, соединенных узким мостиком. Пиреноид отсутствует. Цитоплазма часто вакуолизирована. Ядро одно. Размножение 2–4 шаровидными автоспорами и 8–32 палочковидными спорами.

Серая лесная почва, Московская обл., Россия.

E. reniformis (рис., *10a, b*)

Клетки почковидные, эллипсоидные, 4–9 мкм дл., 2–5 мкм шир., шаровидные до 15 мкм в диам. Оболочка тонкая. Хлоропласт один, пристенный, блюдцевидный в молодых клетках, в зрелых — лопастный, разделенный на 2 или 3 доли. Пиреноид отсутствует. Цитоплазма часто вакуолизирована. Ядро одно. Размножение автоспорами: короткоэллипсоидными по 2–4 и удлиненными по 8–16, освобождающимися путем глубокого разрыва материнской оболочки.

Серая лесная почва, Московская обл., Россия.

E. bilobata был отмечен в горных почвах Северного Кавказа (Andreyeva, 1996), оба вида встречались в почвах хвойных, широколиственных, смешанных лесных фитоценозов, а также в почвах высокогорных районов территории Украины (Kostikov *et al.*, 2001). По нашим наблюдениям оба вида достаточно часто встречаются в серой лесной почве, но в смешанных культурах могут быть приняты за виды рода *Myrmecia*.

Myrmecia astigmatica (рис., *11a, b*)

Клетки одиночные или в скоплениях, шаровидные, грушевидные или яйцевидные, до 15–20 мкм в диам. Оболочка тонкая. Хлоропласт один, лопастный, состоит из 2 долей, соединенных узким мостиком. Пиреноид отсутствует. Ядро одно, хорошо различимо без окрашивания. Зооспоры яйцевидные, 7–8 мкм дл., 3–4 мкм шир., с одним пристенным хлоропластом, без пиреноида. Автоспоры по 4.

Светло-серая лесная почва, Тульская обл., Россия.

Вид отмечен на территории бывшего СССР (Shtina *et al.*, 1998). По нашим наблюдениям встречается редко, для альгофлоры серой лесной почвы приводится впервые.

Parietochloris bilobata (рис., *12a, b*)

Клетки одиночные, шаровидные, до 30 мкм в диам. Оболочка тонкая. Хлоропласт один, в молодых клетках пристенный, выстилающий $^{2}/_{3}$ клеточной оболочки, отстает от оболочки. В зрелых клетках хлоропласт двулопастный. Пиреноид один, крахмальная обвертка плохо заметная и состоит из многочисленных мелких зерен. Ядро одно, крупное, хорошо различимое. Зооспоры и апланоспоры по 16–32. Зооспоры веретеновидные, 7–8 мкм дл., 4–5 мкм шир., с одним пристенным хлоропластом и срединной стигмой.

Светло-серая лесная почва, Тульская обл., Россия.

P. bilobata был обнаружен в почвах Ленинградской и Кировской областей (Andreyeva, Chaplygina, 1996), на территории Украины в почвах широколиственных, хвойных и смешанных лесных фитоценозов (Kostikov *et al.*, 2001).

Необходимо отметить, что к первым находкам видов зеленых водорослей семейств *Chlamydomonadaceae* (*Chlamydomonas* cf. *applanata*, *Chloromonas actinochloris*, *Lobochlamys culleus*), *Chlorococcaceae* (*Tetracystis tetraspora*) и *Chlorosarcinaceae* (*Chlorosarcinopsis* cf. *eremi*) в составе почвенной альгофлоры России и альгофлоры серой лесной почвы в частности следует отнестись осторожно. Во-первых, в силу недостаточной изученности альгофлоры лесных почв страны с применением культуральных методик и исследованием чистых, а не смешанных культур зеленых водорослей. Во-вторых, представителей указанных семейств возможно с уверенностью идентифицировать только при использовании современных молекулярно-генетических методов (Pröschold *et al.*, 2001; Watanabe *et al.*, 2006), что планируется в наших дальнейших исследованиях.

Заключение

Зеленые почвенные водоросли порядков *Chlamydomonadales*, *Chlorococcales*, *Sphaeropleales*, *Chlorellales* и *Treibouxiales* относятся к числу широко распространенных на земном шаре, однако их таксономия, экология и биогеография изучены недостаточно. При определении этих групп в серой лесной почве мы еще раз убедились, что ряд родов водорослей нуждается в ревизии (*Chlamydomonas*, *Chlorosarcinopsis*, *Chlorococcum*, *Tetracystis* и др.). Следовательно, не вызывает сомнения необходимость использования широкого спектра культуральных приемов, длительных наблюдений за штаммами и применения полифазного подхода, который комбинирует классические ботанические приемы описания таксонов с современными молекулярными методами.

Благодарности

Авторы благодарят зав. кафедрой ботаники Учебно-научного центра «Института биологии» Киевского национального университета им. Т. Шевченко И. Ю. Костикова за консультации и валидацию некоторых штаммов зеленых водорослей. Выражают признательность В. М. Алифанову и Л. А. Гугалинской за организацию полевой экспедиции, а также Д. Л. Пинскому за помощь в проведении исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 14-04-31016 мол_а.

Литература

[Alexakhina, Shtina] Алексахина Т. И., Штина Э. А. 1984. *Почвенные водоросли лесных биогеоценозов*. М.: 149 с.

[Andreyeva] Андреева В. М. 1996. Elliptochloris Tsch.-Woess. — новый для территории России род зеленых водорослей. *Новости сист. низш. раст*. 31: 3–8.

[Andreyeva] Андреева В. М. 1998. *Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales)*. СПб.: 351 с.

[Andreyeva, Chaplygina] Андреева В. М., Чаплыгина О. Я. 1996. Неподвижные зеленые микроводоросли в почвах России и некоторых сопредельных территорий. *Бот. журн*. 81(1): 52–58.

[Andreyeva, Chaplygina, Strelkova] Андреева В. М., Чаплыгина О. Я., Стрелкова Л. А. 1986. Почвенные хлорококковые (Chlorococcales) и хлоросарциновые (Chlorosarcinales) водоросли Кировской области. *Новости сист. низш. раст*. 23: 3–12.

[Andreyeva, Sdobnikova] Андреева В. М., Сдобникова Н. В. 1975. О почвенных водорослях степных районов Прибайкалья. *Новости сист. низш. раст*.12: 3–10.

[Androsova] Андросова Е. Я. 1964. О составе водорослей почв г. Новосибирска и его окрестностей. *Водоросли и грибы Западной Сибири*. Новосибирск: 148–157.

[Bogatyrev *et al.*] Богатырев Л. Г., Васильевская В. Д., Владыченский А. С. и др. 1988. *Почвоведение. Ч. 2. Типы почв, их география и использование*. М.: 368 с.

Bold H. C. 1930. Life history and cell structure of Chlorococcum infusionum. *Bull. Torrey Bot. Club*. 57(9): 577–604.

Broady P. A. 1987. The morphology, distribution and ecology of Pseudococcomyxa simplex (Mainx) Fott (Chlorophyta, Chlorellaceae), a widespread terrestrial Antarctic alga. *Polar Biol*. 7: 25–30.

Cox E. R. 1971. A new Muriellopsis species (Chlorophyceae) from Tennessee soil. *Phycologia*. 10(1): 7–10.

Deason T. R. 1971. The genera Spongiococcum and Neospongiococcum. I. The genus Spongiococcum and the multinucleate species of the genus Neospongiococcum. *Phycologia*. 10(1): 17–27.

[Dobrovolskiy, Urusevskaya] Добровольский Г. В., Урусевская И. С. 2004. *География почв*. М.: 460 с.

Ettl H., Gärtner G. 1995. *Syllabus der boden-, luft- und flechtenalgen*. *2. Aufl*. Stuttgart: 718 p. doi: 10.1007/978-3-642-39462-1.

Freshwater Algae of North America: ecology and classification. 2003. San Diego: 918 p.

Fučíková K., Fletchner V. R., Lewis L. A. 2012. Revision of the genus Bracteacoccus Tereg (Chlorophyceae, Chlorophyta) based on a phylogenetic approach. *Nova Hedwigia*. 96(1–2): 15–59.

[Gael *et al.*] Гаель А. Г., Штина Э. А., Петрова Н. И. 1980. О Минусинских борах и распределении в них почвенных водорослей. *Биол. науки*. 3: 86–95.

Guiry M. D., Guiry G. M. 2015. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org

Hanagata N., Malinsky-Rushansky N., Dubinsky Z. 1999. Eukaryotic picoplankton, Mychonastes homosphaera (Chlorophyceae, Chlorophyta). *Phycol. Res*. 47(4): 263–269. doi: 10.1046/j.1440-1835.1999.00176.x

Kaufnerová V., Eliáš M. 2013. The demise of the genus Scotiellopsis Vinatzer (Chlorophyta). *Nova Hedwigia*. 97(3–4): 415–428.

Khaybullina L. S., Gaysina L. A., Johansen J. R., Krautová M. 2010. Examination of the terrestrial algae of the Great Smoky Mountains National Park. *Fottea*. 10(2): 201–215.

[Konstantinova, Boldina] Константинова И. А., Болдина О. Н. 2000. Сравнительный анализ ультраструктуры пиреноидов зеленых монадных и коккоидных водорослей. *Физиология растений*. 47(5): 747–751.

[Kostikov *et al.*] 2001. Костіков І. Ю., Романенко П. О., Демченко Є. М. та ін. *Водорості грунтів України (Історія та методи дослідження, система, конспект флори)*. Київ: 300 р.

Krienitz L., Bock C., Dadheech P. K., Pröschold T. 2011. Taxonomic reassessment of the genus Mychonastes (Chlorophyceae, Chlorophyta) including the description of eight new species. *Phycologia*. 50(1): 89–106.

[Kuzyakhmetov] Кузяхметов Г. Г. 2006. *Водоросли зональных почв степи и лесостепи*. Уфа: 286 с.

[Kuzyakhmetov, Dubovik] Кузяхметов Г. Г., Дубовик И. Е. 2001. *Методы изучения почвенных водорослей*. Уфа: 60 с.

Lewin R. A. 1957. Four new species of Chlamydomonas. *Canad. J. Bot*. 35: 321–326.

[Matvienko] Матвиенко А. М. 1950. Почвенные водоросли заповедника «Лес на Ворскле». *Учен. записки ЛГУ, сер. биол. наук*. 25(134): 151–188.

[Noskova] Носкова Т. С. 1968. *Сообщества водорослей некоторых почв Кировской области*: Автореф. дис. … канд. биол. наук. Горький: 19 с.
Pröschold T., Marin B., Schlösser U. W., Melkonian M. 2001. Molecular phylogeny and taxonomic revision of Chlamydomonas (Chlorophyta). I. Emendation of Chlamydomonas Ehrenberg and Chloromonas Gobi, and descripription of Oogamochlamys gen. nov. and Lobochlamys gen. nov. *Protist.* 152: 265–300.
Reisigl H. 1964. Zur Systematik und Ökologie alpiner Bodenalgen. *Österr. Bot. Z.* 116: 492–506. doi: 10.1007/BF01379645.
[Shtina *et al*.] Штина Э. А., Кабиров Р. Р., Хайбуллина Л. С. и др. 1998. *Список водорослей, обнаруженных в почвах на территории бывшего СССР.* Уфа: 31 с.
Simpson P. D., Van Valkenburg S. D. 1978. The ultrastructure of Mychonastes ruminatus gen. et sp. nov., a new member of the Chlorophyceae isolated from brackish water. *Brit. Phycol. J*. 13(2): 117–130.
[Temraleeva *et al*.] Темралеева А. Д., Минчева Е. В., Букин Ю. С., Андреева А. М. 2014. *Современные методы выделения, культивирования и идентификации зеленых водорослей (Chlorophyta)*. Кострома: 215 с.
Tschermak-Woess E. 1980. Elliptochloris bilobata, gen. et spec. nov., the phycobiont of Catolechia wahlenbergii. *Pl. Syst. Evol*. 136: 63–72.
Unraveling the algae: the past, present, and future of algal systematics. 2007. Boca Raton, FL: 402 p.
Watanabe S. 1983. New and interesting green algae from soils of some Asian and Oceanian regions. *Arch. Protistenk*. 127: 223–270.
Watanabe S., Mitsui K., Nakayama T., Inouye I. 2006. Phylogenetic relationships and taxonomy of sarcinoid green algae: Chlorosarcinopsis, Desmotetra, Sarcinochlamys gen. nov., Neochlorosarcina, and Chlorosphaeropsis (Chlorophyceae, Chlorophyta). *J. Phycol*. 42(3): 679–695.
[Zvereva, Novichkova-Ivanova] Зверева М. Г., Новичкова-Иванова Л. Н. 1990. Видовой состав почвенных водорослей широколиственных лесов в окрестностях г. Пущина. *Биоценозы окрестностей Пущина*. Пущино: 80–92.

References

Alexakhina T. I., Shtina E.A. 1984. *Pochvennye vodorosli lesnykh biogeotsenozov* [Soil algae of forest biogeocenoses]. Moscow: 149 p. (In Russ.).
Andreyeva V. M. 1996. Elliptochloris Tsch.-Woess. — novyy dlya territorii Rossii rod zelenykh vodorosley [Elliptochloris Tsch.-Woess. — new genus of green algae for Russia]. *Novosti Sist. Nizsh. Rast*. 31: 3–8.
Andreyeva V. M. 1998. *Pochvennye i aerofilnye zelenye vodorosli (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales)* [Terrestrial and aerophilic green algae (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales)]. St. Petersburg: 351 p. (In Russ.).
Andreyeva V. M., Chaplygina O. Ya. 1996. Nepodvizhnye zelenye mikrovodorosli v pochvakh Rossii i nekotorykh sopredelnykh territotiy [Immobile green microalgae of Russian soils and some adjacent territories]. *Bot. Zhurn.* 81(1): 52–58. (In Russ.)
Andreyeva V. M., Chaplygina O. Ya., Strelkova L. A. 1986. Pochvennye khlorokokkovye (Chlorococcales) i khlorosarcinovye (Chlorosarcinales) vodorosli Kirovs-

koy oblasti [Soil chlorococcales and chlorosarcinales algae of Kirov region]. *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 23: 3–13. (In Russ.).

Andreyeva V. M., Sdobnikova N. V. 1975. O pochvennykh vodoroslyakh stepnykh rayonov Pribaykalya [About soil algae of steppe areas of the Baikal region]. *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 12: 3–10. (In Russ.).

Androsova E. Ya. 1964. O sostave vodorosley pochv g. Novosibirska i ego okrestnostey [About structure of soil algae of Novosibirsk and its environs]. *Vodorosli i griby Zapadnoy Sibiri*. Novosibirsk: 148–157. (In Russ.).

Bogatyrev L. G., Vasil'evskaya V. D., Vladychenskiy A. S. *et al*. 1988. *Pochvovedenie. Ch. 2. Tipy pochv, ikh geografiya i ispolzovanie* [Soil Science. Pt 2. Soil types, their geography and use]. Moscow: 368 p. (In Russ.).

Bold H. C. 1930. Life history and cell structure of Chlorococcum infusionum. *Bull. Torrey Bot. Club*. 57(9): 577–604.

Broady P. A. 1987. The morphology, distribution and ecology of Pseudococcomyxa simplex (Mainx) Fott (Chlorophyta, Chlorellaceae), a widespread terrestrial Antarctic alga. *Polar Biol*. 7: 25–30.

Cox E. R. 1971. A new Muriellopsis species (Chlorophyceae) from Tennessee soil. *Phycologia*. 10(1): 7–10.

Deason T. R. 1971. The genera Spongiococcum and Neospongiococcum. I. The genus Spongiococcum and the multinucleate species of the genus Neospongiococcum. *Phycologia*. 10(1): 17–27.

Dobrovolskiy G. V., Urusevskaya I. S. 2004. *Geografiya pochv* [Soil geography]. Moscow: 460 p. (In Russ.).

Ettl H., Gärtner G. 1995. *Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. 2. Aufl*. Stuttgart: 718 p. doi: 10.1007/978-3-642-39462-1.

Freshwater Algae of North America: ecology and classification. 2003. San Diego: 918 p.

Fučíková K., Fletchner V. R., Lewis L. A. 2012. Revision of the genus Bracteacoccus Tereg (Chlorophyceae, Chlorophyta) based on a phylogenetic approach. *Nova Hedwigia*. 96(1–2): 15–59.

Gael A. G., Shtina E. A., Petrova N. I. 1980. O Minusinskikh borax i raspredelenii v nikh pochvennykh vodorosley [About the Minusinsk pine forests and distribution of soil algae in them]. *Biol. nauki*. 3: 86–95. (In Russ.).

Guiry M. D., Guiry G. M. 2015. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. http://www.algaebase.org

Hanagata N., Malinsky-Rushansky N., Dubinsky Z. 1999. Eukaryotic picoplankton, Mychonastes homosphaera (Chlorophyceae, Chlorophyta). *Phycol. Res*. 47(4): 263–269. doi: 10.1046/j.1440-1835.1999.00176.x

Kaufnerová V., Eliáš M. 2013. The demise of the genus Scotiellopsis Vinatzer (Chlorophyta). *Nova Hedwigia*. 97(3–4): 415–428.

Khaybullina L. S., Gaysina L. A., Johansen J. R., Krautová M. 2010. Examination of the terrestrial algae of the Great Smoky Mountains National Park. *Fottea*. 10(2): 201–215.

Konstantinova I. A., Boldina O. N. 2000. Sravnitelnyy analiz ultrastruktury pirenoidov zelenykh monadnykh i kokkoidnykh vodorosley [Comparative analysis of the ultrastructure of pyrenoids monadic and coccoid green algae]. *Fiziologiya rasteniy*. 47(5): 747–751. (In Russ.).

Kostikov I. Yu., Romanenko P. O., Demchenko E. M. *et al*. 2001. *Soil algae of Ukraine (history and research methods, system, synopsis flora)*. Kyiv: 300 p. (In Ukr.).
Krienitz L., Bock C., Dadheech P. K., Pröschold T. 2011. Taxonomic reassessment of the genus Mychonastes (Chlorophyceae, Chlorophyta) including the description of eight new species. *Phycologia*. 50(1): 89–106.
Kuzyakhmetov G. G. 2006. *Vodorosli zonalnykh pochv stepi i lesostepi* [Algae of zonal steppe and forest soils]. Ufa: 286 p. (In Russ.).
Kuzyakhmetov G. G., Dubovik I. E. 2001. *Metody izucheniya pochvennykh vodorosley* [Methods of soil algae research]. Ufa: 60 p. (In Russ.).
Lewin R. A. 1957. Four new species of Chlamydomonas. *Canad. J. Bot*. 35: 321–326.
Matvienko A. M. 1950. Pochvennye vodorosli zapovednika «Les na Vorskle» [Soil algae of the reserve «Forest of the Vorskla»]. *Uchen. Zapiski LGU, ser. biol. nauk.* 25(134): 151–188. (In Russ.).
Noskova T. S. 1968. *Soobshchestva vodorosley nekotorykh pochv Kirovskoy oblasti*: Avtoref. dis. … kand. biol. nauk [Algae community of some soils in the Kirov region. Abstr. PhD thesis]. Gorkiy: 19 p. (In Russ.).
Pröschold T., Marin B., Schlösser U. W., Melkonian M. 2001. Molecular phylogeny and taxonomic revision of Chlamydomonas (Chlorophyta). I. Emendation of Chlamydomonas Ehrenberg and Chloromonas Gobi, and descripription of Oogamochlamys gen. nov. and Lobochlamys gen. nov. *Protist.* 152: 265–300.
Reisigl H. 1964. Zur Systematik und Ökologie alpiner Bodenalgen. *Österr. Bot. Z.* 116: 492–506. doi: 10.1007/BF01379645.
Shtina E. A., Kabirov R. R., Khaybullina L. S. *et al*. 1998. *Spisok vodorosley, obnaruzhennykh v pochvakh na territorii byvshego SSSR* [List of algae found in the soil on the former USSR area]. Ufa: 31 p. (In Russ.).
Simpson P. D., Van Valkenburg S. D. 1978. The ultrastructure of Mychonastes ruminatus gen. et sp. nov., a new member of the Chlorophyceae isolated from brackish water. *Brit. Phycol. J*. 13(2): 117–130.
Temraleeva A. D., Mincheva E. V., Bukin Yu. S., Andreeva A. M. 2014. *Sovremennye metody vydeleniya, kultivirovaniya i identifikatsii zelenykh vodorosley (Chlorophyta)* [Modern approach to isolation, cultivation and identification of green algae (Chlorophyta)]. Kostroma: 215 p.
Tschermak-Woess E. 1980. Elliptochloris bilobata, gen. et. spec. nov., the phycobiont of Catolechia wahlenbergii. *Pl. Syst. Evol*. 136: 63–72.
Unraveling the algae: the past, present, and future of algal systematics. 2007. Boca Raton, FL: 402 p.
Watanabe S. 1983. New and interesting green algae from soils of some Asian and Oceanian regions. *Arch. Protistenk*. 127: 223–270.
Watanabe S., Mitsui K., Nakayama T., Inouye I. 2006. Phylogenetic relationships and taxonomy of sarcinoid green algae: Chlorosarcinopsis, Desmotetra, Sarcinochlamys gen. nov., Neochlorosarcina, and Chlorosphaeropsis (Chlorophyceae, Chlorophyta). *J. Phycol.* 42(3): 679–695.
Zvereva M. G., Novichkova-Ivanova L. N. 1990. Vidovoy sostav pochvennykh vodorosley shirikolistvennykh lesov v okrestnostyakh g. Pushchina. *Biotsenozy okrestnostey Pushchina* [Biocenoses of Pushchino environs]. Pushchino: 80–92. (In Russ.).