

V.M.Andreyeva

В.М.Андреева

TERRESTRIAL
AND AEROPHILIC
GREEN ALGAE
(Chlorophyta: Tetrasporales,
Chlorococcales, Chlorosarcinales)

ПОЧВЕННЫЕ И
АЭРОФИЛЬНЫЕ
ЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ
(Chlorophyta: Tetrasporales,
Chlorococcales, Chlorosarcinales)



St. Petersburg
"NAUKA"
1998



Санкт-Петербург
"НАУКА"
1998

УДК 582.263
ББК 28.591
А 65

А н д р е е в а В. М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). — СПб: Наука, 1998. — 351 с.
ISBN 5-02-026094-0

Монография представляет собой критическую сводку всех известных по мировой литературе представителей порядков *Tetrasporales*, *Chlorococcales* и *Chlorosarcinales*, обитающих в почве и на различных аэрофильных субстратах. Она содержит описания 3 порядков, 12 семейств, 87 родов, 329 видов, 11 разновидностей и 10 форм. Описания родовых, видовых и внутривидовых таксонов составлены на основе исходных диагнозов и с учетом сведений последующих таксономических ревизий. Видовые и внутривидовые таксоны снабжены данными о местонахождении, взятыми из первоисточников соответствующих водорослей и дополнены оригинальными материалами автора и его коллег.

Книга рассчитана на круг исследователей, работающих в области почвенной альгологии, преподавателей и студентов университетов и сельскохозяйственных вузов.
Библиогр. 318 назв. ил. 112 (4 рис. + 108 табл.)

Ответственный редактор
доктор биологических наук К. Л. ВИНГРАДОВА

Издание осуществлено при поддержке Российского фонда
фундаментальных исследований
по проекту № 97-04-62039



ТП-98-П-№ 235
ISBN 5-02-026094-0

© В. М. Андреева, 1998
© Российская академия наук, 1998
© Художественное оформление —
А. Т. Пожванов, 1998

Посвящается памяти моих учителей
Василия Сергеевича Федорова, генети-
селекционера, под руководством кото-
рого я прошла хорошую биологическую школу
Максимилиана Максимилиановича Голте,
внушившего мне мысль о необходимости
создания данной сводки.

ВВЕДЕНИЕ

Неподвижные одноклеточные и колоннальные зеленые водоросли — представители порядков *Chlorococcales* и *Chlorosarcinales*, реже порядка *Tetrasporales* относятся к числу обязательных компонентов любых почвенных фитоценозов. Обычно заселяют разнообразные наземные и аэрофильные субстраты, нередко образуя на них хорошо заметные налеты. Зеленые водоросли этих местообитаний и прежде всего различных почв, стали предметом внимания отдельных альгологов в начале XX века, а объектами целенаправленного изучения — только с середины столетия.

К сожалению, таксономическим изучением почвенных и аэрофильных зеленых водорослей отечественные альгологи, за редким исключением, не занимались. Интересы до сих пор сконцентрированы на флористических исследованиях. В то же время за рубежом к проблемам систематики почвенных водорослей с начала 50-х годов подключилась школа американских альгологов, которую основал профессор Техасского университета С. Н. Bold. Работа этой школы оказалась весьма плодотворной, прежде всего в области систематики. Интересные таксономические исследования зеленых микроводорослей, в том числе почвенных и аэрофильных, стали проводиться учеными Австрии (L. Geitler, E. Tschermak-Woess, H. R. G. Gärtner, H. Trenkwalder, G. Vinatzer), Чехии (B. Fott, H. Ettl, J. Komárková, T. Kalina, M. Punčochářová и др.), Словакии (F. Hindák), Японии (T. Nishida, S. Watanabe) и некоторых государств Южного полушария (P. A. Broady, J. I. M. T. Philipson и др.). В итоге появились многочисленные описания новых родов и видов тетраспоровых, хлорококковых и хлоросарциновых водорослей, ревизии отдельных родов и таксонов более высоких рангов, которые рассеяны по различным и не всегда доступным изданиям многих стран Старого и Нового Света.

Впервые они были собраны в виде таблиц и включены в один из выпусков Определителя по фитопланктону пресных вод (Komárková, Fott, 1983). С помощью описаний и иллюстраций часть таксонов (кл. *Chlamydomonadales*) была опубликована H. Ettl и G. Gärtner в 1988 г. И недавно появилась небольшая сводка по почвенным, аэрофильным и симбиотическим водорослям (Ettl, Gärtner, 1995).

Отсутствие планомерных отечественных исследований и сводок по систематике неподвижных зеленых микроводорослей, связанных с почвой и аэрофильными субстратами, побудило автора обобщить и опубликовать в России данные мировой литературы. К необходимости создания такой сводки привели и многие

флористико-систематические исследования автора и его ближайших коллег — О. Я. Чаплыгиной и Н. В. Сдобниковой, а также постоянные обращения альгологов и биологов широкого профиля из различных учреждений страны за помощью в идентификации их материалов. Все это оказалось возможным лишь благодаря использованию обширной мировой литературы.

Нашим исследованиям были подвергнуты территории практически всех растительных зон, входящих в состав бывшего СССР, а именно: зона тундры (полуострова Кольский, Таймыр и Чукотка), лесная зона (Ленинградская, Московская, Костромская, Кировская области, Приморский край и Украинское Полесье), степная зона (Оренбургская обл. и Прибайкалье), полупустынная, или саванноидная зона (Туркмения), некоторые горные районы Киргизии и Таджикистана и территории, подвергавшиеся вулканическим извержениям (Камчатка и Курильские острова).

В итоге этих исследований было определено свыше 60 родов и 150 видов обсуждаемой здесь группы водорослей (Андреева, Чаплыгина, 1996). Сопоставление этого списка с мировым показывает, что нами обнаружено примерно 2/3 всех известных родов и не менее трети видов почвенных и аэрофильных неподвижных зеленых водорослей. Новыми для всей обследованной территории оказались 18 родов и более 60 видов.

В связи с приведенными данными все включенные в монографию роды и виды, пока не обнаруженные в России, рассматриваются как потенциальные для ее почв. То же следует сказать и в отношении некоторых (немногих) видов, описанных из водосемов, но входящих в роды, которые объединяют преимущественно водоросли почвенных и воздушных местообитаний.

Выявление в почве и напочвенных субстратах России и ряда сопредельных территорий большого числа родов и видов неподвижных зеленых микроводорослей, впервые обнаруженных и описанных из более или менее сходных местообитаний других стран и континентов, привело к выводу, что поселение и распространение по земному шару этих водорослей определяется в первую очередь экологическими условиями. Кроме того, стало совершенно очевидным, что разделение водорослей по водным и вневодным местообитаниям проходит, как правило, на уровне родов, хотя некоторые из них объединяют виды обоих типов местообитаний. Хорошо известно, что во влажных почвах и почвах с берегов водосемов встречаются (обычно в культурах) типично водные организмы.

Представленные в монографии описания родовых и видовых таксонов составлены на основе исходных диагнозов и результатов последующих ревизий, в том числе проводимых автором (Андреева, 1975, 1978). Они дополнены данными наших публикаций по изучению новых и редких видов для обследованных территорий (Андреева и др., 1985, 1986; Андреева и Чаплыгина, 1989; Чаплыгина, 1985, 1987, 1992). В монографию включены описанные ранее новые для науки роды, виды и формы (Андреева, 1973, 1975, 1995).

Видовые и внутривидовые таксоны снабжены сведениями о местонахождении, взятыми из их первоописаний, и дополнены оригинальными данными автора и его коллег. Кроме того, использованы и результаты наших определений чужих материалов, прежде всего кафедры ботаники Вятской сельскохозяйственной академии (г. Киров). Если они остались неопубликованными, то в соответствующих местах наряду со ссылками на публикации сделаны пометки — «неопубликованные данные».

Заканчивая небольшую вступительную часть, не могу не обратиться со словами благодарности к коллегам, в той или иной мере способствующим написанию монографии. Сердечную благодарность за постоянную поддержку, неформальное и внимательное прочтение рукописи и ее редактирование выражаю д-ру биол. наук К. Л. Виноградовой, за аннотацию приводимых в книге описаний и ключей для определения водорослей — ст. науч. сотр. О. Я. Чаплыгиной. Искреннюю благодарность приношу И. Г. Гай, подготовившей к печати практически все иллюстрации, приводимые в книге, Р. В. Суховерко и Л. Барышниковой — за подготовку к печати текста рукописи, проф. Э. А. Штинин — за предоставленную возможность воспользоваться ее видовым каталогом по почвенным водорослям, который послужил отправной точкой в отборе родов и видов, включенных в данную сводку.

Подготовка рукописи к печати частично осуществлена при поддержке проекта «Биологическое разнообразие» (проект 2.1.17 «Почвенные зеленые водоросли России»).

I. ОБЩАЯ ЧАСТЬ

1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ТЕТРАСПОРОВЫХ, ХЛОРОКОККОВЫХ И ХЛОРОСАРЦИНОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (ПОРЯДКИ *TETRASPOALES*, *CHLOROCOCCALES* И *CHLOROSARCINALES*)

Основные признаки тетраспоровых, хлорококковых и хлоросарциновых водорослей, их сходство и различие. К порядкам тетраспоровых, хлорококковых и хлоросарциновых водорослей относятся неподвижные одноклеточные, цепочные, центральные, колоннальные и образующие сарциноидные комплексы водоросли, свободноживущие, прикрепленные к различным субстратам или ведущие симбиотический, реже паразитический образ жизни.

Клетки водорослей радиально или билатерально симметричные, разнообразной формы, реже асимметричные и гетерополярные. Оболочка вегетативных клеток гладкая, скульптурированная или слаженная выростами разной формы и величины, иногда окруженная слизью. Хлоропласты от одного до многих, пристенные, центральные и субцентральные или соединяющие в себе признаки пристенного и центрального, с пиреноидами от одного до нескольких и многих или без них. Клетки одноядерные и многоядерные. Запасные продукты — крахмал и масло.

Бесполое размножение осуществляется зооспорами, апланоспорами и автоспорами.

Половое размножение изучено слабо и обнаружено у представителей немногих родов.

Вегетативное размножение происходит путем фрагментации колоний и сарциноидных комплексов.

Различие между водорослями 3 порядков выражается прежде всего в уровне организации их талломов, или типах морфологической структуры, подробно охарактеризованных Н. П. Масюк (1985, 1993).

Порядок *Tetrasporales* объединяет одноклеточные и колоннальные водоросли с гемимонадной организацией таллома, иногда называемой пальмеллоидной, капсальной или транспрессивной. Гемимонадный таллом представлен одной клеткой, которая сохраняет черты монадной организации: полярность, стигму и сократительные вакуоли. Вегетативные клетки некоторых родов обладают настоящими жгутиками и способны к ограниченному движению в пределах колонии. Отличительной особенностью тетраспоровых водорослей часто называют обильную слизь и связанное с ней образование слизистых колоний. Для некоторых родов порядков *Tetrasporales* из водных местообитаний характерно наличие длинных слизистых выростов — псевдоцилий. Считается, что они представляют собой редуцированные жгутики и не несут никакой функциональной нагрузки.

В порядках *Chlorococcales* включены водоросли с коккоидной организацией таллома, или клетки, для которой характерно, как правило, наличие в оболочке целлюлозы и отсутствие элементов монадной организации. Исключение составляют сократительные вакуоли, которые могут сохраняться в вегетативных клетках водорослей, размножающихся зооспорами.

Водоросли порядков *Chlorosarcinales* по типу клеточной организации аналогичны хлорококковым водорослям. Отличает этот порядок вегетативное клеточное строение, называемое связанным, или десмосхизисом, которое приводит к образованию специфических клеточных комплексов. В их основе лежит, как правило, тетраэдрическая или изобилатеральная тетрада. Эти комплексы рассматриваются как особый (сарциноидный) уровень организации. Хлоросарциновые водоросли существуют в виде комплексов и одиночных клеток.

Происхождение и родственные связи. В настоящее время стало совершенно очевидным, что каждый из 3 приводимых здесь порядков, как и весь отдел *Chlorophyta* в целом, гетерогенен по своему происхождению. При этом огромное по числу видов совокупность неподвижных одноклеточных и колоннальных водорослей изучена весьма неравномерно, а в отношении многих представителей очень слабо. Это относится к изучению водорослей в световом и, тем более, в электронных — трансмиссионном и сканирующем — микроскопах. Прежде всего явно недостаточны сведения, касающиеся строения клеточной оболочки (ее тонкого строения и химизма), тонкого строения жгутикового аппарата, цито- и кинеза и некоторых других особенностей строения и размножения водорослей. Все эти обстоятельства, естественно, затрудняют выяснение родственных связей обсуждаемых групп водорослей как с нижестоящими по уровню организации, так и с более продвинутыми и сложно организованными представителями отряда *Chlorophyta*.

Тем не менее уже накопились определенные сведения, которые позволяют судить в общих чертах о родственных связях водорослей из порядков *Tetrasporales*, *Chlorococcales* и *Chlorosarcinales*. Известно, что в пределах отряда *Chlorophyta sensu lato* имеется несколько эволюционных линий (от водорослей с монадной организацией до более или менее сложно организованных).

Здесь следует сказать о том, что у современных эволюционистов нет единого мнения в отношении выбора признаков, позволяющих однозначно намечать эволюционные линии у зеленых водорослей. Одни исследователи опираются в первую очередь на происхождение и строение клеточных покровов у подвижных вегетативных или репродуктивных клеток неподвижных водорослей (Ettl, 1982; Ettl, Komárek, 1982; Ettl, Gärtner, 1988c). Другие отдают приоритет тонкому строению жгутикового аппарата подвижных клеток, особенностям цито- и кинеза (Deason, 1984; Mattox, Stewart, 1984; Fawley et al., 1986; Watanabe, Fl 1989a, 1989b, 1992, и др.). Некоторые кроме перечисленных особенно признают использовать или используют данные биохимических и молекулярных исследований (например, Watanabe, Floyd, 1992; Hoek et al., 1995).

Так, в соответствии со взглядами Н. Ettl и его последователей, тетраспоровые водоросли связаны с 2 разными группами зеленых фитомонад: имеющими жесткую оболочку типа теки (например, у родов *Chlamydomonas* и *Carteria*) или лигнумной оболочкой (например, род *Dunaliella*) (Ettl, 1980). Это родство выявлено прежде всего через подвижные репродуктивные клетки тетраспоровых водорослей, поскольку их вегетативные клетки лишены подвижности, и лишь некоторые из них имеют ее в весьма ограниченных пределах. Таким образом, в порядках *Tetrasporales* существуют 2 группы организмов: с зооспорами типа *Chlamydomonas* и с зооспорами типа *Dunaliella*.

Относительно связей водорослей порядков *Tetrasporales* с водорослями из порядков *Chlorococcales* и *Chlorosarcinales* существуют разные точки зрения. Этот порядок водорослей с монадной и коккоидной или более сложными уровнями организации таллома (Smith, 1950; Fott, 1971b), либо как боковая и тупиковая ветвь филогенетического древа отряда *Chlorophyta* (Ettl, Komárek, 1982; Ettl, Gärtner, 1988c).

Решить этот вопрос окончательно при современном уровне изученности этих микроводорослей невозможно. Однако вполне вероятно, что часть тетра-

ровых водорослей, прежде всего образующих мощные слизистые колонии и снабженных весьма специфическими слизистыми жгутиками, или псевдоцилиями, действительно вышла за пределы основных эволюционных линий отдела *Chlorophyta* как очень специализированная группа.

Что касается одноклеточных форм с гемимонадной организацией, то их с определенной долей условности можно рассматривать как промежуточный этап в эволюционных линиях отдела.

Пор. *Chlorococcales sensu lato* также объединяет водоросли различных эволюционных линий. Поскольку среди хлорококковых немало организмов, в вегетативном состоянии сохраняющих сократительные вакуоли, то логично предположить, что своим происхождением они обязаны непосредственно монадным водорослям. Именно так их и рассматривают при построении современных эволюционных схем (Fott, 1971b; Ettl, Komárek, 1982; Ettl, Gärtner, 1988c; Hoek et al., 1988, 1992, 1995). Но полностью исключать родственные связи некоторых хлорококковых с одноклеточными представителями тетраспоровых, вероятно, также пока не следует. Возможно, наличие сократительных вакуолей в вегетативных клетках говорит не столько о связи с прямыми предками, сколько является следствием того, что эти водоросли имеют в цикле своего развития подвижную репродуктивную стадию — зооспоры, у которых сократительные вакуоли обычно присутствуют, и они иногда способны длительное время сохраняться в вегетативных клетках.

По наличию или отсутствию жесткой оболочки у зооспор хлорококковых водоросли по системе Н. Ettl (1981) разделяются между 2 эволюционными линиями. Первая представлена водорослями с подвижными вегетативными и репродуктивными или только репродуктивными клетками, покрытыми жесткой оболочкой. Вторую линию составляют водоросли с вегетативными клетками и зооспорами или только зооспорами, лишенными оболочки, покрытыми тонкими чешуйками или очень тонкой и лабильной оболочкой.

Хлорококковые водоросли, не имеющие подвижных стадий в жизненном цикле и размножающиеся только автоспорами, помещаются вместе с водорослями, продуцирующими голые зооспоры, и рассматриваются как утратившие этот способ размножения в процессе эволюции. Такое предположение базируется на строении и химизме оболочки вегетативных клеток (например, Deason, 1984) и подтверждается тем, что у отдельных видов из некоторых родов с голыми зооспорами имеются 2 типа неподвижных репродуктивных клеток. Одни из них связаны с зооспорами, не реализовавшими подвижность по разным причинам. Вторые изначально формируются как неподвижные дочерние клетки (автоспоры). Такой особенностью обладают, например, виды родов *Myrmecia* и *Neochloris*.

Как уже упоминалось, при рассмотрении вопроса о путях эволюции зеленых водорослей рядом исследователей приоритет отдается тонкому строению жгутикового аппарата, в частности его корешковой системе и ориентации базальных тел, особенностям ядерного и клеточного деления (Громов, Гаврилова, 1986; Deason, 1984; Mattox, Stewart, 1984; Fawley et al., 1986, и др.). В связи с этими особенностями в пределах *Chlorophyta* выявляется несколько эволюционных линий. Как конкретно решается судьба тех или иных водорослей с гемимонадной организацией, сказать трудно, так как филогенетические схемы зеленых водорослей, учитывающие перечисленные выше признаки, разработаны в основном на уровне таксонов высокого ранга. И гемимонадные водоросли, как правило, объединяются с монадными.

Коккоидные водоросли попадают в 2 из 4 эволюционных линий (или классов), предложенных К. Р. Mattox и К. Д. Stewart (1984). Одна из них представляет кл. *Chlorophyceae sensu atr.*, вторая — кл. *Pleurostrophyceae*. Но, как уже говорилось, электроно-микроскопическим исследованиям подверглись водоросли сравнительно небольшого количества родов. Поэтому основная масса хлорококковых водорослей отнесена к кл. *Chlorophyceae* условно. И только несколько родов представляют коккоидный уровень организации водорослей во второй линии — кл.

Pleurostrophyceae. Следует сказать, что по мере включения в орбиту электрон-микроскопических исследований коккоидных зеленых водорослей кл. *Pleurostrophyceae* постепенно пополняется.

Таким образом, хлорококковые водоросли играют роль определенных звеньев или этапов в эволюционных линиях отдела *Chlorophyta*, идущих от монадных более высокоорганизованным водорослям. Однако и здесь пока нельзя говорить с уверенностью, являются ли они необходимым звеном в эволюции зеленых водорослей или, так же как тетраспоровые, могут быть боковыми, слепо закрывающимися ветвями.

О существовании еще одной эволюционной линии зеленых водорослей, характеризующейся своеобразным тонким строением жгутиковой системы и некоторыми другими структурами у зооспор, предположили Б. В. Громов и О. В. Гаврилова (1986). Речь шла об одноклеточной неподвижной зеленой водоросли рода *Bracteacoccus* (*B. minor*), которая продуцирует зооспоры с 2 изоморфными жгутиками след перавной длины. Среди зеленых водорослей с монадным, коккоидным и сарциноидным уровнями организации таллома известно еще несколько родов со следами неравными по длине жгутиками. Обособленность этой группы водорослей подтвердили С. Watanabe и Г. Л. Floyd (1992) после изучения *Dictyochlois fragilis* и *Bracteacoccus* sp. Более того, они обнаружили сходство в ультратонком строении жгутикового аппарата между коккоидными водорослями названных выше родов монадными водорослями рода *Heterochlamydomonas*, который также имеет жгутики слегка неравной длины. С. Watanabe и Г. Л. Floyd высказали предположение, «все эти водоросли, возможно, имели общего предка, тесно связаны между собой и образуют особую эволюционную ветвь в отделе *Chlorophyta*».

Пор. *Chlorosarcinales* объединяет водоросли с сарциноидным уровнем организации таллома, который возникает в результате особого вегетативного клеточного деления, или десмосхизиса (Brown, Bold, 1964; Groover, Bold, 1969; Масюк, 1992 и др.) Некоторые альгологи рассматривают эту группу водорослей как боковую продвинутую по отношению к хлорококковым и связывают ее полностью и частично с зелеными нитчатками, например с порядками *Chaetophorales* (Boutwell, 1966), *Ulotrichales* (Fott, 1971), *Pleurostrophyceae* (Deason, 1984, Mattox, Stewart, 1984) и *Klebsormidiales* (Hoek et al., 1995).

Хлоросарциновые водоросли, так же как и 2 предыдущих порядка, не однородны по происхождению и содержат организмы разных эволюционных линий.

Сем. *Tetracystidaceae*, по-видимому, завершает эволюционную линию, выходящую по критериям Н. Ettl (1981), у представителей которой подвижные вегетативные и репродуктивные клетки покрыты жесткой оболочкой. Среди более высоко организованных водорослей неизвестны репродуктивные клетки с такой оболочкой. И связано ли происхождение сем. *Tetracystidaceae* с коккоидными водорослями типа *Chlorococcum*, монадными — типа *Chlamydomonas* или теми другими, предположить пока трудно. Это обусловлено в известной мере наличием в вегетативных клетках водорослей данного семейства сократительных вакуолей. Такая же особенность присуща и водорослям сем. *Chlorosarcinaceae*. Более того, у отдельных его представителей вегетативные клетки могут обретать жгутики соответственно подвижность, что отмечалось и для ряда родов пор. *Tetrasporales*. Отсутствие жестких оболочек у зооспор собственно хлоросарциновых водорослей может свидетельствовать о том, что они непосредственно или опосредованно (через гемимонадную или коккоидную ступени) обязаны своим происхождением различным, скорее всего лишенным оболочки, зеленым флагеллятам, возможно, разным строением жгутикового аппарата и другими особенностями. И тогда, согласно К. Р. Mattox и К. Д. Stewart (1984), Т. Р. Deason (1984) и др., водоросли сем. *Chlorosarcinaceae* попадают в разные эволюционные линии, представленные классами *Chlorophyceae* и *Pleurostrophyceae*. Но в связи с тем, что предложенная К. Р. Mattox и К. Д. Stewart эволюционная схема разработана только до уровня классов, остается неясным, играют ли собственно хлоросарци-

новые водоросли роль основных звеньев в эволюционных линиях и связаны ли они родственными узлами с вышестоящими по уровню организации водорослями.

Особый интерес из водорослей пор. *Chlorosarcinales* представляет род *Chlorokybus*. Обладающий зооспорами с латеральными жгутиками и своеобразной их тонкой организацией, а также рядом других особенностей, этот род имеет определенное сходство с харовыми (Mattox, Stewart, 1984) или клебсормидиевыми водорослями (Hock et al., 1995), имеющими ряд общих черт и рассматриваемыми как одна большая группа (Mattox, Stewart, l.c.). Следует заметить, что среди зеленых флагаелл до сих пор не обнаружены водоросли, близкие к предковым, с которыми можно было бы связать род *Chlorokybus* и более высоко продвинутые и сложно организованные собственно хлорхормидиевые и харовые водоросли.

Распространение. Водоросли, включенные в настоящее руководство, обитают в почве, на ее поверхности и других наземных и аэрофильных субстратах, иногда ведут симбиотический образ жизни. Почвенные водоросли населяют почвы всех известных типов, целинные и окультуренные. Они нередко появляются среди первопоселенцев на различных техногенных субстратах и не образуют (за редким исключением) макроскопических разрастаний, обычно распределены в почве дисперсно, но наиболее богато и разнообразно представлены в ее верхних горизонтах, хотя иногда проникают достаточно глубоко (Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976). Кроме поверхности почвы аэрофилы используют самые разнообразные субстраты: скалы, камни, стены каменных и деревянных построек, стволы и ветви деревьев и кустарников, мхи, лишайники и т. д., покрывая их зеленым палетом.

Географическое распространение почвенных и аэрофильных водорослей очень широкое. Они встречаются по всему Земному шару и проникают в высокие широты, включая Арктику и Антарктику. Среди наиболее широко распространенных и часто встречаемых в почвах различных типов следует назвать роды *Vivactococcus*, *Chlorococcum*, *Chlorella*, *Tetracystis* (Андреева, Чаплыгина, 1996). Можно отметить интересную тенденцию, хотя и не всегда четко выраженную, которая заключается в большей приуроченности отдельных родов хлоросарциновых водорослей к открытым пространствам: степям и полунустыням.

Пор. *Chlorosarcinales* представлен практически целиком обитателями почв и аэрофильных субстратов. Пор. *Chlorococcales* приурочен к водной среде, но он также богат почвенными и аэрофильными организмами. Среди водорослей пор. *Tetrasporales* обитатели почв и воздушных субстратов являются практически исключением и ограничены всего несколькими родами и видами.

Методы сбора и изучения. В случае массовых разрастаний водорослей (преимущественно аэрофильных) они доступны для прямого микроскопирования и идентификации. Дисперсно распределенные в поверхностных слоях и толще почвы водоросли изучаются обычно в лаборатории путем их культивирования. Для этого в природе отбираются почвенные образцы. Методика отбора проб, рецепты питательных сред и основные способы культивирования почвенных водорослей с целью выявления их видового состава и количественного учета детально описаны в ряде отечественных руководств (Голлербах, 1936; Голлербах, Зауер, 1959; Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976). Все приводимые в них приемы пригодны для изучения почвенных и аэрофильных водорослей из порядков *Tetrasporales*, *Chlorococcales* и *Chlorosarcinales*. Кроме сред, указанных в перечисленных руководствах, для выявления родового и видового состава водорослей рассматриваемых здесь порядков можно рекомендовать еще следующие среды.

1. Среда Ф (Квитко, Хропова, 1963). KNO_3 — 1.444 г/л, KH_2PO_4 — 0.156 г/л, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0.100 г/л, $\text{CaSO}_4 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ — 0.010 г/л, $\text{Co}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — 0.02 мг/л, $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ — 0.01 мг/л, $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 0.04 мг/л, $\text{MnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 1.0 мг/л, H_3BO_3 — 1.4 мг/л, $(\text{NH}_4)_6\text{Mo}_7\text{O}_{24}$ — 0.5 мг/л, $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 2.6 мг/л, ЭДТА — 10 мг/л.

2. Основная среда Болла (Bold's basal medium, или сокращенно ВВМ) (Bischoff, Bold, 1963). Ее приготовление начинается с подготовки маточных растворов

макро- и микроэлементов. Растворы макроэлементов (по 400 мл каждый): NaNO_3 — 10 г, KH_2PO_4 — 7.0 г, K_2HPO_4 — 3.0 г, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 3.0 г, $\text{CaCl}_2 \cdot 2\text{H}_2\text{O}$ — 1.0 г, NaCl — 1.0 г.

Растворы микроэлементов (по 1 л каждый): 1) ЭДТА — 50.0 г, КОН — 31.0 г; 2) $\text{FeSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 4.98 г (999 мл H_2O и 1 мл концентрированной H_2SO_4); 3) H_3BO_3 — 11.42 г; 4) $\text{ZnSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ — 8.82 г, $\text{MnCl}_2 \cdot 4\text{H}_2\text{O}$ — 1.44 г, MoO_3 — 0.71 г, $\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$ — 1.57 г, $\text{Co}(\text{NO}_3)_2 \cdot 6\text{H}_2\text{O}$ — 0.49 г (999 мл H_2O и 1 мл концентрированной H_2SO_4). Растворы макро- и микроэлементов готовятся и дистиллированной воде. Для приготовления питательной среды к 940 мл дистиллированной воды добавляется по 10 мл каждого из 6 растворов макро- и по 1 мл каждого из 4 растворов микроэлементов. Основная среда Болла позже стала использоваться с увеличенным количеством азота, т. е. первый маточный раствор должен содержать 30 г NaNO_3 (Brown, Bold, 1964). Увеличение количества азота в среде замедляет старение культур и обеспечивает возможность более продолжительного наблюдения за водорослями в благоприятных для их существования условиях. В таком варианте среда получила соответствующий новый акроним — 3N ВВМ (Groover, Bold, 1969).

Методы получения альгологически чистых культур (монокультур). Идентификация одноклеточных и колониальных зеленых водорослей, в первую очередь почвенных, наземных и аэрофильных, имеет свою специфику: она нередко требует сведений о жизненном цикле водорослей, в частности о строении и особенностях поведения репродуктивных клеток. У водорослей из естественных местообитаний смешанных накопительных культур и со стеклов обростания эти данные получить трудно или невозможно. Поэтому становится необходимым отделение нужных водорослей от остальных, т. е. доведение их до альгологически чистого состояния (монокультур).

В альгологической литературе описано несколько способов выделения водорослей в монокультуры. Здесь предлагаются 3 метода с использованием твердых агаровых сред.

Подробное описание метода последовательного разбавления содержится в любом микробиологическом руководстве. Его пригодность для получения монокультур от одной особи показал К. В. Квитко (1961) на примере водорослей из рода хлорелла.

Материалом для работы могут служить хорошо растущие жидкие и агаровые культуры, водоросли со стеклов обростания или природный материал. В последних случаях перед началом работы водоросли следует перенести в стерильную питательную среду или дистиллированную воду.

Работа начинается с определения плотности исходной суспензии, т. е. числа клеток в 1 мл. Подсчет клеток удобно проводить в камере Горяева. Затем, по необходимости, проводится серия последовательных разбавлений (каждый пассаж дает разбавление в 10 раз) с тем, чтобы в 0.1 мл последнего разбавления (инкулята) содержалось не более 100 клеток водоросли. Такая плотность инкулята гарантирует при посеве на агаровую среду возникновение колоний из отдельных особей.

Разбавление проводится стерильной мерной пипеткой в пробирках со стерильной дистиллированной водой путем переноса суспензии последовательно из одной пробирки в другую.

Инокулят требуемой плотности в объеме 0.1 мл вносится пипеткой в чашку Петри с предварительно разлитой и застывшей агаровой питательной средой. Внесенный в чашку инокулят стерильным шпателем равномерно распределяется по поверхности агара. Затем чашки помещаются на свет — в люминисцент или на северное окно. Через некоторое время (обычно 2—3 недели) на поверхности агара появляются зеленые пятнышки — колонии водорослей. Прозрачная агаровая пластинка позволяет микроскопировать посев в закрытых чашках — со стороны дна чашки через толщу агара. Применяя объективы с увеличением от 2^x и более

и окуляр 8^x, можно легко рассмотреть растущие колонии и выбрать среди них разные по величине, форме и окраске, а также, по возможности, свободные от сопутствующих грибов и бактерий. Отобранные колонии переносятся в чашки Петри на свежую среду с помощью петли — посев штрихом. Подросшие штрихи, как правило, будут представлять собой монокультуры разных водорослей. Их дальнейшее культивирование и соответствующие наблюдения обеспечат получение необходимых сведений для идентификации нужных водорослей.

Описанный метод, как показывает многолетний опыт работы, хорош для мелких, преимущественно одноклеточных водорослей. Водоросли с крупными клетками и тем более колонияльные, состоящие из нескольких или многих клеток, часто теряются в процессе разведения и не попадают в последнюю пробирку. Соответственно и до монокультуры довести такие водоросли удается крайне редко.

Микровегетационный альгологический метод разработан К. А. Некрасовой (1977), предполагает использование мембранных фильтров (№ 4 и № 5) и применим для выделения водорослей из выросших на фильтре колоний или отдельных клеток. Суть этого метода сводится к следующему. Стерильный мембранный фильтр помещается в чашку Петри на предварительно налитую и остывшую питательную среду с агаром. Капля водорослевой суспензии — инокулята (желательно, чтобы число клеток водорослей было небольшим) — переносится пипеткой или петлей на фильтр. Через 2—3 недели водоросли разрастаются на поверхности фильтра в виде колоний. Фильтры просматриваются под микроскопом и выбираются изолированные колонии. Из них с помощью петли, лопаточки или кощачьего вибрисса берется небольшое количество водорослей и переносится на свежую среду. Предварительно фильтры снимаются с агара и кладутся на предметное стекло. Эта процедура несколько подсушивает фильтр и способствует лучшему прилипанию водорослей к инструментам, используемым при выделении. После завершения работы фильтры возвращаются в чашку Петри на питательную среду, чтобы при неудаче выделение можно было повторить.

Крупные отдельные клетки водорослей (несколько десятков микрон и более) можно снимать вибриссом или другим инструментом под микроскопом сразу же после нанесения инокулята на фильтр и для дальнейшего роста помещать их на питательные среды. При удачном проведении операции часть колонии или отдельные клетки дают начало монокультурам.

Оба описанных метода являются достаточно трудоемкими и в известной мере «капризными». Поэтому был разработан (Андреева и др., 1983) более простой и доступный метод получения монокультур, пригодный для водорослей с клетками и колониями любой величины.

В чашки Петри разливается агаризованная (1.6—1.8 %) питательная среда. На поверхность застывшей среды вносится 0.2—0.3 мл (в зависимости от размера чашек Петри) стерильной дистиллированной воды, которая равномерно распределяется шпателем по поверхности агара. Количество воды должно быть таким, чтобы в течение 1.5—2 суток вода полностью впиталась в среду. Сразу же после распределения воды в центр чашки на поверхность агара вносится небольшая капля суспензии из накопительной культуры или материала другого происхождения и чашки помещаются на свет. Через некоторое время, обычно через 2—3 недели, на поверхности агара начинают появляться колонии водорослей. Среди них, особенно по краям чашки, всегда можно найти колонии, представленные одним видом. Если в разные сроки отбирать под биолокляром или микроскопом колонии, различные по виду и окраске, и пересевать их штрихом на свежие среды, то можно получить монокультуры практически всех присутствующих в данный момент в накопительной культуре микроводорослей.

Как известно, в накопительных культурах с возрастом происходит постепенная смена водорослевого населения. По мере появления в них новых форм процедуру выделения монокультур следует повторять.

Практическое значение. В настоящее время хорошо известна важная роль водорослей в процессах почвообразования, которую играют водоросли, в том числе неподвижные зеленые, как продуценты органического вещества — фактор, способствующий закреплению в почве минеральных удобрений, необходимое звено пищевой цепи обитателей почв. Установлено, что роль почвенных водорослей возрастает в условиях интенсификации земледелия, при широкой химизации, мелиорации и ирригации земель.

Почвенные водоросли, по данным ряда исследователей, оказывают благоприятное действие на урожай сельскохозяйственных культур в основном путем стимулирования соответствующей микрофлоры.

Водоросли рассматриваемой группы встречаются среди первопоселенцев эродированных почвах, переваемых песках, промышленных отвалах и других безжизненных техногенных субстратах. Они могут быть использованы в качестве индикаторных организмов при оценке плодородия почвы, ее потребности в удобрениях, степени загрязнения и токсичности.

Некоторые представители зеленых микроводорослей давно стали объектами массового культивирования и в качестве корма находят свое применение в сельском хозяйстве. При современном уровне промышленного культивирования водорослей и развития технологии они оцениваются как нетрадиционный, весьма перспективный источник белка и других ценных соединений. Некоторые из них стали объектами направленной селекции и геной инженерии.

2. МОРФОЛОГИЯ И РАЗМНОЖЕНИЕ ТЕТРАСПОРОВЫХ, ХЛОРОКОККОВЫХ И ХЛОРОСАРЦИНОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Почвенные и аэрофильные тетраспоровые и хлорококковые водоросли в сравнении с водными организованы проще, более однообразно и имеют много общего в строении клеток и колоний. За очень редким исключением хлоросарциновые водоросли — обитатели почв и аэрофильных субстратов. Они так же достаточно однообразны и по организации клетки сходны с водорослями 2-го порядка. Поэтому нет необходимости рассматривать строение и размножение водорослей отдельно по каждому из порядков.

Подробные сведения об особенностях строения и размножения водорослей можно получить в ряде отечественных и зарубежных публикаций (например: Bourrelly, 1966, 1972; Fott, 1971b, 1972b; Седова, 1977, 1996; Bold, Wynne, 1981; Ettl, 1981; Komárek, Fott, 1983; Тонацкий, Масюк, 1984; Ettl, Gartner, 1995; Масюк, 1993; Hock et al., 1995, и др.). Можно рекомендовать также руководство «Жизнь растений» (Голлербах и др., 1977) и справочник «Водоросли» (Вассер и др., 1989).

Строение клетки. Форма. Неподвижные одноклеточные и колонияльные зеленые водоросли характеризуются большим разнообразием клеточной формы, которое наблюдается больше у водных, преимущественно планктонных организмов геммифитного и кокконидного типов. Почвенные, напочвенные, аэрофильные водоросли-симбионты в массе представлены шаровидными, эллипсоидными, яйцевидными клетками. Сравнительно часто встречаются водоросли с грушевидными и лимонovidными клетками, реже — с веретеновидными, цилиндрическими, почковидными, булавовидными, мешковидными и полигональными. Клетки всегда абсолютно симметричные, одна из сторон удлиненных клеток часто бывает выгнута. Длинные клетки нередко разнообразно изогнутые и с более или менее четко выраженной гетерополярностью. Клетки колонии, сарциноидных комплексов или образующие временные скопления в силу взаимного сдавливания обычно приобретают неправильно-угловатую форму.

Форма клетки иногда используется в таксономии водорослей как диагностический признак на родовом и видовом уровнях.

Клеточная оболочка. У водорослей рассматриваемых порядков клеточная оболочка достаточно разнообразна по строению и составу. В зависимости от группы водорослей она может состоять из 2—3 слоев или быть многослойной. Слои бывают однородными, а также слоистыми. В световом микроскопе слоистость оболочки видна не всегда. Различают первичные и вторичные оболочки. Последние возникают между плазмолеммой и первичной оболочкой. У разных водорослей оболочки различной толщины и нередко утолщаются при неблагоприятных условиях существования в природе. Толщина оболочки у водорослей, растущих в культуре, часто зависит от возраста последней. При их старении оболочка, как правило, утолщается. Утолщение может быть равномерным и захватывать всю поверхность клетки или какую-то ее часть. Возможны локальные утолщения в одном или нескольких местах и появление 1—2 пузыревидных выростов. Известны случаи сбрасывания наружных слоев оболочки.

Современные данные о химическом составе оболочки противоречивы и явно недостаточны. Устоявшееся ранее представление об обязательном присутствии целлюлозы в оболочке зеленых водорослей в настоящее время частично опровергается. Применительно к тетраспоровым водорослям считается, что их оболочка лишена целлюлозы и по составу аналогична оболочке хламидомонадовых и волюкокковых водорослей. Следовательно, она должна содержать гликопротеин. Существует представление, что и среди хлорококковых водорослей, а возможно и хлоросарциновых, есть роды и виды с оболочкой, не содержащей целлюлозы. При наличии в оболочке целлюлозы она составляет один внутренний слой или несколько слоев. В составе оболочек обнаружены и другие полисахариды, пектин и спорополленин — стойкий полимерный каротиноид.

Оболочки водорослей часто снабжены разнообразными выростами, что в большей мере присуще планктонным организмам. У тетраспоровых водорослей иногда видны небольшие утолщения — папиллы на переднем полюсе клетки. Оболочки хлорококковых водорослей могут нести полярные утолщения в виде бородавочек, сосочков, а также ребра, складки, сетчатые структуры, изредка длинные прямые или изогнутые, однородные или слоистые, наружные и внутренние выросты и короткие выросты типа шипов.

Освобождение дочерних клеток из оболочки материнской клетки происходит путем ее разрыва или ослизнения. Ослизнение захватывает всю оболочку или только часть. Этот процесс может происходить быстро или медленно. У некоторых водорослей материнские оболочки сохраняются целыми и окружают дочерние клетки длительное время. При этом они обычно растягиваются, иногда частично ослизняются, образуя своего рода пузырь, в котором заключены дочерние клетки. Существуют водоросли, у которых оболочки, ослизняясь, расплываются, и дочерние клетки оказываются заключенными в общую слизь. Ослизненные остатки материнской оболочки могут принимать вид слизистых тяжей, простых или разветвленных, определенным образом соединяющих дочерние клетки в цепочки или колонии.

Слизь вокруг клеток, как установлено, бывает двойного происхождения: эндогенного — путем выделения через поры в оболочке и экзогенного — путем ослизнения наружного слоя оболочки. Слизь может иметь разную консистенцию, четкий или расплывчатый контур, быть однородной или слоистой.

В настоящее время предпринимаются попытки использовать строение оболочки в систематике зеленых водорослей. Однако исполнота сведений, несовершенство методов изучения, а отсюда противоречивость данных по строению оболочки в пределах одного рода, пока не позволяют делать решительные шаги в этом направлении. Тем не менее кое-что уже сделано. Например, присутствие в оболочке спорополленина использовано для выделения подсемейства *Scotiellopsytoidae* (сем. *Chlorellaceae*).

Хлоропласт. По составу пигментов и тонкому строению хлоропласты неподвижных одноклеточных и колониальных водорослей аналогичны таковым у высших зеленых водорослей. Интенсивность их окраски и оттенки зеленого цвета могут варьировать у разных водорослей. По положению в клетке выделяют 2 основных типа хлоропластов: пристенный и центральный. При этом пристенные хлоропласты могут находиться в клетке по одному, по несколько или быть многочисленными. Один пристенный хлоропласт очень разнообразен по форме, которая определяется, в частности, наличием или отсутствием у него отверстия и формообразующими выростами. Пристенный хлоропласт может быть сплошным, т. е. кроме одного отверстия не иметь больше никаких вырезок, надсеченным с поверхности, перфорированным, лопастным, или состоять из отдельных участков, соединенных между собой в одно целое узкими мостиками, обычно не различимыми в световом микроскопе. Такой тип пристенного хлоропласта характерен для рода *Scotiellopsis*. Основные типы пристенных хлоропластов и их названия приведены на рис. 1.

Центральный хлоропласт всегда лопастной и один в клетке. Он может быть радиально (*Actinochloris*) или билатерально (*Radiosphaera*) симметричным, а также асимметричным (*Trebouxia*, *Axilosphaera*) (рис. 2).

Кроме пристенных и центрального существует субцентральный лопастной хлоропласт (рис. 2, 26, 27). Его особенность заключается в том, что центральная часть, от которой отходят лопасти, занимает в клетке положение от близкого к оболочке (но не соприкасается с ней) до близкого к центру клетки. Таким хлоропластом обладает род *Macrochloris*. Известны также хлоропласты, сочетающие признаки пристенного и центрального, — это губчатый и сетчатый хлоропласты. Губчатый хлоропласт (рис. 2, 28, 29) заполняет всю клетку за исключением нескольких лагун (небольшие выемки). Хлоропласты такого строения при сущи родам *Neospongiococcum* и *Spongiococcum*. Сетчатый хлоропласт (например у родов *Dictyochloris* и *Spongiochloris*) состоит из перелетающих тяжей, частично прилегающих к оболочке (пристенная часть), частично пронизывающих полость клетки (рис. 2, 30). Хлоропласты двух последних типов содержатся в клетке всегда по одному. Многочисленные пристенные хлоропласты имеют дисквидную или линзовидную (рис. 1, 13), глыбистую, столбчатую, пирамидальную или конусовидную (рис. 1, 15, 16) формы. Они характерны для родов *Bractea coccus*, *Planktosphaeria*, *Pseudodictyococcus* и ряда других. Край хлоропласта иногда загибаются в полость клетки и несут на внутренней поверхности по одному или несколько выростов, направленных к центру клетки (род *Dictyococcus*, рис. 1, 14). С поверхности клетки все многочисленные хлоропласты выглядят как округлые пластинки, если их немного и они сравнительно свободно расположены в клетке (рис. 1, 17). При большом числе хлоропласты часто тесно прилегают друг к другу и с поверхности клетки имеют вид полигональных пластинок (рис. 1, 18). Они могут частично мигрировать в полость клетки.

Для почвенных и аэрофильных тетраспоровых водорослей характерно наличие в клетке одного пристенного хлоропласта. Все остальные типы хлоропластов расположены по одному в клетке, встречаются как у хлорококковых, так и у хлоросарциновых водорослей. Многочисленные хлоропласты известны лишь у хлорококковых водорослей.

Положение хлоропласта в клетке и его количество (от одного или нескольких до многих) в современной систематике оцениваются как признаки родового уровня. Форма хлоропласта, как правило, исползуется при разграничении видов. Хлоропласты нередко содержат пиреноиды, реже лишены их.

Пиреноид. По своему происхождению пиреноид тесно связан с хлоропластом и обычно погружен в него. Известна пока только одна зеленая водоросль (*Muriellopsis pyrenigera*), пиреноид которой, согласно H. Reisingl (1964), расположен вне хлоропласта. Функции пиреноида связаны с синтезом и накоплением в клетке крахмала. У большинства видов из всех 3 порядков в хлоропласте находится по 1 пиреноиду, реже их 2—3 или несколько. Увеличение числ

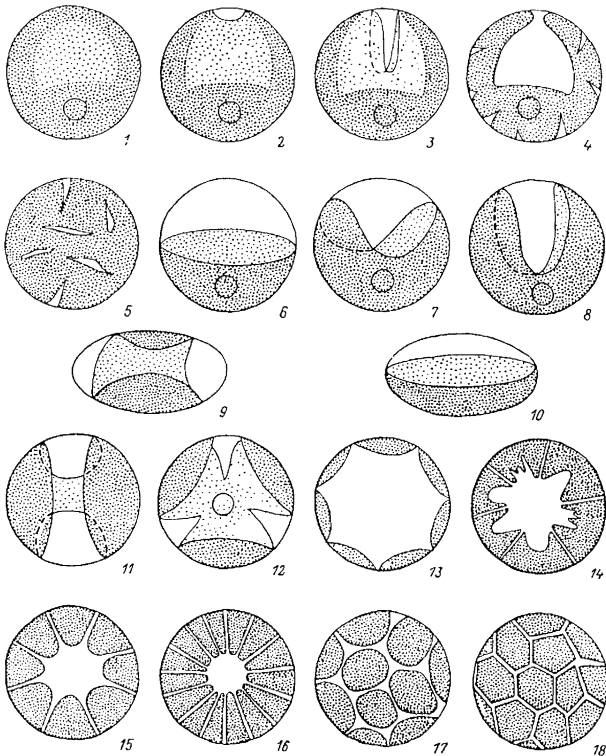


Рис 1. Пристенные хлоропласты.

1 — полный, шаровидный. 2 — полный, шаровидный, с отверстием; 3 — мантиевидный (полный, шаровидный, со шлевчатым отверстием). 4, 5 — расчлененный с поверхности (4 — оптическое сечение, 5 — вид с поверхности); 6 — блюдцевидный; 7 — чашевидный или горшковидный; 8, 9 — широкий посковидный; 10 — корытовидный или желобчатый; 11 — двулопастный или гантелевидный; 12 — лопастной; 13 — многочисленные дисквидные; 14 — многочисленные с внутренними выростами; 15 — многочисленные глыбистые; 16 — многочисленные иррегулярные или конусовидные (13—16 — оптическое сечение); 17, 18 — многочисленные хлоропласты всех типов (вид с поверхности)

пиреноидов в зрелых вегетативных клетках нередко обусловлено их делением, предшествующим делению хлоропласта и протопласта в целом. Положение пиреноида в клетке определяется типом хлоропласта. В центральном хлоропласте его положение совпадает с центром хлоропласта и клетки. В пристенном — пиреноид расположен в его утолщенной части, занимающей периферическое положение в клетке. В губчатых и сетчатых хлоропластах положение пиреноида или нескольких пиреноидов может быть эксцентричным и более или менее центральным.

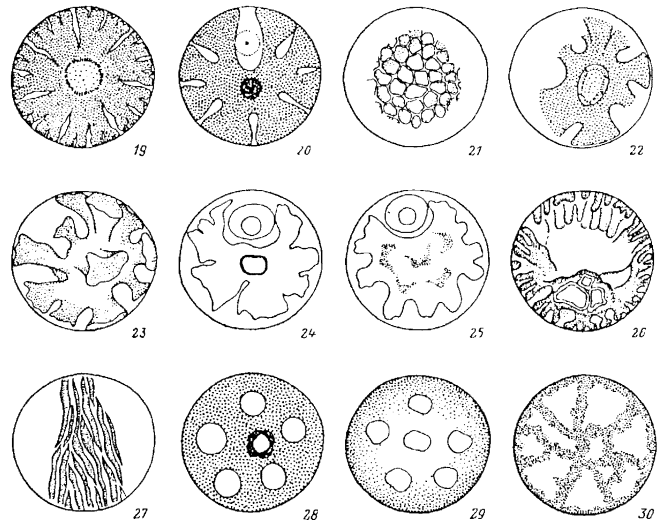


Рис 2. Центральные хлоропласты.

19 — радиально симметричный или звездчатый; 20 — билатерально симметричный (19, 20 — оптическое сечение); 21 — центрально симметричный (вид с поверхности); 22—25 — центрально асимметричный (22, 24 — оптическое сечение, 23, 25 — вид с поверхности); 26, 27 — субцентрально асимметричный (26 — оптическое сечение, 27 — вид с поверхности); 28, 29 — губчатый (28 — оптическое сечение, 29 — вид с поверхности); 30 — сетчатый

Пиреноиды чаще всего имеют шаровидную и эллипсоидную, реже линзовидную или неправильную формы. Как правило, пиреноиды окружены крахмальной оберткой. Она делает пиреноид рельефным и обычно хорошо различимым в световом микроскопе. У разных водорослей обертка пиреноида устроена по-разному. Она может иметь вид сплошной полой сферы, состоять из 2 полусферических скорлупок, из 3—4, нескольких или большого количества зерен. Крахмальные зерна при небольшом количестве относительно крупные, часто угловатые и довольно тесно примыкают к телу пиреноида. Многочисленные зерна крахмала, как правило, очень мелкие и располагаются вокруг пиреноида более свободно. Они могут быть ориентированы определенным образом (например, радиально — у *Actinochloris sphaerica* или тангентально — у *Actinochloris terrestris*), окружая пиреноид, располагаясь в виде обширной сферы, повторяющей контур пиреноида (например, *Parietochloris alveolaris*, *Chlorokybus atmophyticus*). Основные типы крахмальной обертки пиреноида приведены на рис. 3.

Пиреноиды, лишенные крахмальной обертки, у зеленых водорослей встречаются реже. Они плохо видны в световом микроскопе, но иногда становятся различимыми после обработки клеток раствором Люголя.

Наличие или отсутствие пиреноидов у зеленых микроводорослей в современной систематике считается диагностическим признаком родового уровня, хотя из этого правила есть и некоторые исключения. Строение крахмальной обертки пиреноида учитывается обычно при разграничении видов, а в некоторых случаях и родов водорослей.

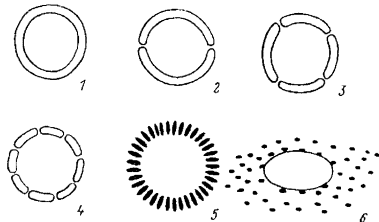


Рис. 3 Строение крахмальной обертки пиреноида (оптическое сечение)

1 — сплошная, состоящая 2 — из 2 полусферических скорлупок; 3 — из 4 скорлупок, 4 — из нескольких крупных зерен, 5 — из многочисленных радиально ориентированных удлиненных зерен; 6 — из многочисленных мелких и свободно расположенных зерен

Запасные продукты. В качестве запасных, или резервных, веществ для одноклеточных и колониальных водорослей обычно указывается крахмал, масло (липиды) и изредка волютин или белковые гранулы. Крахмал откладывается вокруг пиреноида, образуя его разнообразные обертки, и в строме хлоропласта в виде более или менее мелких, иногда крошечных зернышек. Масло чаще появляется и накапливается в цитоплазме стареющих и покоящихся клеток. Оно может быть представлено отдельными мелкими каплями или сливаться в одну крупную каплю. Масло бесцветное или окрашено в желтый, оранжевый, красный или оливковый цвет. Соответствующую окраску получают клетки и нередко старые культуры водорослей. Волютин, имеющий полифосфатную природу, и белок рассеяны в виде гранул по цитоплазме. Они отмечены только для отдельных представителей рассматриваемой группы водорослей.

Ядро. Среди неподвижных одноклеточных и колониальных зеленых водорослей известны одноядерные и многоядерные организмы. Молодые клетки многоядерных водорослей, как правило, содержат 1 ядро. С ростом клетки число ядер увеличивается. Известны водоросли, изначально содержащие по несколько ядер (например, *Planktosphaeria paradoxalis* и *Chlorosphaeropsis alveolaris*). Форма ядер обычно шаровидная, размеры варьируют от 2 до нескольких мкм. Крупные ядра даже без специальной обработки часто видны в световом микроскопе (например, у родов *Myrmecea*, *Elliptochloris*, *Borodinellopsis* и др.). Иногда после обработки клеток раствором Люголя можно увидеть и более мелкие ядра (например, у некоторых видов *Chlorella*). Положение ядра или ядер в клетке до некоторой степени связано с формой хлоропласта. Так, у водорослей с пристенным хлоропластом ядро может находиться в центре клетки или сдвигаться к периферии. В случае многочисленных хлоропластов (например, у рода *Bracteacoccus*) ядра отнесены от оболочки и свободно распределены по внутренней (относительно хлоропластов) части цитоплазмы (*B. minor*) или компактно сгруппированы в центре клетки (*B. medionucleatus*). При наличии центрального хлоропласта многочисленные ядра располагаются по периферии клетки между лопастями хлоропласта (*Acinochloris sphaerica*). Положение одного крупного ядра между соседними лопастями хлоропласта часто приводит к билатеральной симметричной форме центрального хлоропласта (виды родов *Radiosphaera*, *Borodinellopsis* и *Tetracystis*).

В некоторых современных системах числу ядер придается большое таксономическое значение: одноядерные и многоядерные водоросли распределяются по разным родам и разным ветвям эволюционных линий (например, Ettl, Komárek, 1982; Komárek, Fott, 1983; Ettl, Gärtner, 1988c). С нашей точки зрения, применительно к хлорококковым и хлоросарциновым водорослям, имеющим одноядерные и многоядерные клетки, такой подход не всегда оправдан, ибо единые по

всем остальным признакам водоросли оказываются разобщенными и стоящими далеко друг от друга.

Вакуоли. Присутствие вакуолей в цитоплазме вегетативных клеток часто связано со старением последних. Действительно, в стареющих клетках нередко можно видеть одну крупную вакуоль, занимающую большую часть клеточного пространства, или от нескольких до многих мелких вакуолей. В световом микроскопе они выглядят оптически пустыми или содержащими включения. В то же время известно, что для ряда водорослей наличие вакуолей в клетках является нормой и не зависит ни от возраста клетки или культуры, ни от условий содержания.

Сократительные вакуоли до недавнего времени считались характерными для монадного и гемимонадного типов организации водорослей, а у хлорококковых водорослей они связывались лишь с подвижными репродуктивными клетками. У тетраспорных водорослей сократительные вакуоли относятся к числу обязательных компонентов вегетативных клеток. В течение последних десятилетий была выявлена также большая группа хлорококковых и хлоросарциновых зооспоровых водорослей, у которых сократительные вакуоли присутствуют и в вегетативных клетках, обычно по 2 (роды *Chlorococcum*, *Tetracystis*), реже по 4—8 (род *Macrorochloris*) или больше (род *Acinochloris*). Наличие или отсутствие в вегетативных клетках сократительных вакуолей и их количество используются в качестве видовых признаков. Однако следует помнить, что сократительные вакуоли относятся к числу непостоянных (лабильных) структур: при некоторых условиях существования или выращивания водорослей (например, в жидких средах с высокой концентрацией солей) они обычно исчезают.

Стигма. Эта структура часто присутствует в вегетативных клетках тетраспорных водорослей. Функционально она связана со жгутиковым аппаратом и расположена в хлоропласте. Различают палочковидную, линзовидную, шаровидную точечную стигмы, реже — иной формы. Окрашена стигма в красный или оранжевый цвет. При частичной редукции у некоторых почвенных и аэрофильных водорослей она может терять интенсивную окраску, становиться слабо различимой и исчезать.

Жутики. Вегетативные клетки тетраспорных водорослей снабжены жутиками, которые неподвижны или способны к весьма ограниченному движению. Они аналогичны жутикам хламидомонад и считаются свидетельством близкого родства тетраспорных водорослей и зеленых флагеллят.

Колонии. Если колонии и цепочки водных тетраспорных и хлорококковых водорослей имеют очень разнообразные формы, то у почвенных и аэрофильных представителей этих групп колонии, за небольшим исключением, устроены сравнительно просто. Истинно цепочные водоросли — обитатели водоемов, если и встречаются в почвах, то как исключение. Что же касается колоний почвенных и аэрофильных водорослей, то это в первую очередь шаровидные или бесформенные слизистые образования различной величины (вплоть до макроскопически размеров) с гомогенной (*Schizochlamydeella*) или слоистой (*Chlamydocapsa*, *Coccolithus*) слизью разной консистенции, с разрывающимися или более или менее жестко очерченными краями. Клетки в колониальной слизи расположены довольно беспорядочно и на некотором расстоянии друг от друга (*Schizochlamydeella*) или группами с определенной ориентацией в их пределах (*Chlamydocapsa*, *Sphaerocystis*). Нередко клетки окружены слоем собственной слизи, сливающимся с общей или отграниченным от нее (*Palmellopsis*).

Весьма своеобразно выглядят колонии, имеющие вид простых или разветвленных, гомогенных или слоистых и относительно массивных слизистых тяжей. Они содержат клетки на всем своем протяжении или только на концах (*Hormotila*, *Hormotilopsis*). Дихотомически и тетрадомически, однократно или многократно разветвленные слизистые тяжи, идущие радиально от центра колонии и несущие на своих концах клетки, которые часто окружены индивидуальной слизью присущи роду *Dictyosphaerium*.

Образование колоннальной слизи происходит за счет ослижнения оболочек материнских клеток и выделения индивидуальной слизи вегетативными клетками.

Отдельного внимания заслуживают весьма специфические клеточные комплексы хлоросарциновых водорослей, которые, как уже говорилось выше, оцениваются рядом альгологов как особые — сарциноидный — уровень организации таллома. Они образуются в результате вегетативного клеточного деления, называемого также связанным, или десмосхизисом. В зависимости от взаимного расположения плоскостей клеточного деления — под тупым или прямым углом — возникают тетраэдрические тетрады, октады и более сложные комплексы (например, у родов *Borodniella*, *Borodniellopsis*, *Tetracystis*) или изобилатеральные тетрады, кубические, реже однослойные пакеты (например, роды *Chlorosarcina*, *Chlorosarcinopsis*, *Neochlorosarcina*). Пакеты иногда окружены слизью. В некоторых случаях клетки пакетов выделяют индивидуальную слизь, которая отграничена от общей слизи или сливается с ней (например, род *Chlorokybus*).

Покоящиеся стадии. При неблагоприятных условиях вегетативные клетки тетраспоровых, хлорококковых и хлоросарциновых водорослей часто покрываются толстой, иногда слоистой или скульптурированной оболочкой, запасают большое количество крахмала и масла (липидов). В клетках некоторых водорослей, особенно при недостатке азота, образуются вторичные каротиноиды. Покоящиеся клетки часто окрашены в желтый, оранжевый, красный или оливковый цвет, их обычно называют акинетами. Покоящиеся клетки с шиповатой оболочкой получили название гипноспор. При изменении условий существования на благоприятные покоящиеся клетки либо сбрасывают утолщенную оболочку и принимают вид нормальных вегетативных клеток, либо делятся и дают начало дочерним клеткам, подвижным или неподвижным в зависимости от родовой принадлежности. У водорослей, имеющих половой процесс, неблагоприятные условия может переживать зигота. Она также покрывается утолщенной, гладкой или структурированной оболочкой, заполняется запасными продуктами и нередко меняет цвет. После периода покоя зигота «прорастает», продуцируя дочерние клетки.

Размножение. Для водорослей каждого из порядков известны все 3 способа размножения: бесполое, половое и вегетативное.

Бесполое размножение осуществляется подвижными (*зооспоры*) и неподвижными (*апланоспоры* и *автоспоры*) репродуктивными клетками. *Зооспоры* обладают всеми особенностями, присущими клеткам монадной организации: полярностью, жгутиками, сократительными вакуолями и стигмой. Последняя иногда может отсутствовать. *Зооспоры* различаются по положению, числу и соотносительной длине жгутиков, наличию или отсутствию оболочки. Они разнообразны по форме: эллипсоидные, яйцевидные, цилиндрические, бочковидные, веретеновидные, каплевидные, реповидные, морковкообразные и шаровидные. *Зооспоры* нередко дорсо-вентрального строения: с одной вынутой, второй более плоской или слегка вогнутой сторонами. Жгутики у *зооспор*, как правило, апикальные. Их число равно 2, реже 4. Они одинаковы по строению и обычно равной длины. Однако существует несколько родов среди хлорококковых и хлоросарциновых водорослей со жгутиками слегка неравной длины (*Bracteococcus*, *Dictyochloris*, *Heterotetracystis*). Латеральные жгутики присущи только одному моноцитному роду *Chlorokybus*. По строению клеточных покровов выделяют 3 типа *зооспор*.

1. *Зооспоры* с жесткой оболочкой, не меняющие свою форму при движении и после его прекращения (семейства *Chlorococcaceae*, *Tetracystidaceae*). Считается, что оболочка этих *зооспор* по химическому составу аналогична оболочке хламидомонад и имеет гликопротеиновую природу.

2. *Зооспоры*, лишённые оболочки (или голые) и поэтому метаболические. Они меняют свою форму во время движения, по мере его замедления и резко округляются в момент остановки (семейства *Neochloridaceae*, *Chlorosarcinaceae*). Голые *зооспоры* некоторых водорослей могут быть покрыты тонкими чешуйками, различимыми только в электронном микроскопе. Они обнаружены у 3 видов

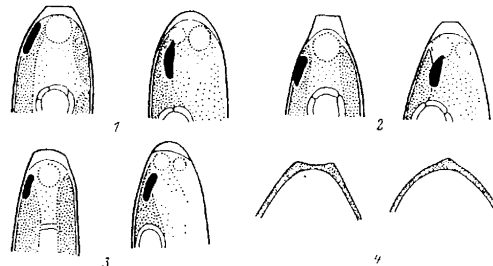


Рис. 4 Форма папиллы у зооспор (2 проекции)

1 — плоская килевидная или ладьевидная, 2 — конусовидная, 3 — кольчатковидная, 4 — седловидная или двубугорчатая

рода *Neochloris*. Однако открывшие их исследователи (Watanabe, Floyd, 1989) считают, что чешуйки не имеют ничего общего с оболочкой.

3. *Зооспоры* с очень тонкой лабильной оболочкой, также метаболические, округляющиеся после прекращения движения. Интересно, что оболочка оставшихся *зооспор* у водорослей рода *Neochlorosarcina* сохраняет первоначальную форму, а округляется только протопласт, который затем покрывается новой оболочкой. До сравнительно недавнего времени *зооспоры* такого типа относили к числу голых. Их оболочка пока не изучена и ее химический состав неизвестен.

Зооспоры с жесткой оболочкой обычно несут на переднем полюсе небольшое утолщение, называемое носиком или чаще папиллой. Формы папилл можно свести к основным типам: 1) плоская, более или менее четко выраженная, обычно именуемая килевидной или ладьевидной (например, у *зооспор Actinochloris sphaerica*, *Neospongiococcum saccata*, *Tetracystis pulchra*), 2) усеченная конусовидная (например, у *Chlorococcum minimum*), 3) кольчатковидная (например, у *Neospongiococcum mobile*), 4) двубугорчатая или седловидная (например, у *Macrochloris multinucleata*). В профиль папиллы часто имеют вид небольшого кольца округлого или заостренного бугорка или бородавочки. Основные формы папилл представлены на рис. 4.

Двужгутиковые *зооспоры* большинства водорослей содержат по 2 сократительные вакуоли, обычно передние, четырехжгутиковые *зооспоры* — по 4 сократительные вакуоли. Имеются водоросли и с многочисленными сократительными вакуолями в *зооспорах*. Примером может служить род *Characiochloris*, у двужгутиковых *зооспор* которого кроме 2 передних многочисленных сократительных вакуолей беспорядочно разбросаны в полости клетки. В описаниях некоторых водорослей указывается на наличие только одной сократительной вакуоли (например, род *Dictyochloropsis*).

Стигма, как правило, расположена в передней части хлоропласта *зооспор*; реже — в его задней части (например, у видов рода *Bracteococcus*). Она обычно окрашена в различные оттенки красного цвета и имеет линейную, палочковидную, штриховидную или овальную, лизовидную и точечную формы. В *зооспор* отдельных водорослей стигма не видна, считается, что она отсутствует (например, у рода *Dictyochloropsis*).

Каждая *зооспора* содержит 1—2 хлоропласта, ядро и пиреноид, если он присущ соответствующему роду. Положение ядра и пиреноида варьирует от переднего заднего.

Поскольку в альгологической литературе понятия «апланоспоры» и «автоспоры» трактуются неоднозначно, целесообразно пояснить, какой смысл вкладывается в эти понятия в настоящей работе.

Апланоспорами здесь называются неподвижные дочерние клетки, которые по своей сути являются несостоявшимися зооспорами, пропустившими подвижную стадию. Иногда они содержат стигму и сократительные вакуоли. Апланоспоры образуются либо в том же количестве, что и зооспоры, либо в меньшем. Они обычно приходят на смену зооспорам при изменении условий существования водорослей в худшую сторону.

Автоспоры в отличие от апланоспор по своему происхождению не связаны с зооспорами. Они специально формируются как неподвижные дочерние клетки и репродуцируются той группой водорослей, которая лишена подвижных стадий. Однако у некоторых зооспоровых родов наряду с апланоспорами имеются и автоспоры (например, рода *Muticella* и *Parvotichonia*).

Автоспоры в отличие от зооспор и апланоспор образуются в меньшем количестве. Их число обычно четное, кратное 2, но может быть и нечетным. При этом одна автоспора в спорангии обычно крупнее остальных, которые также не всегда равнозначные. Образование паряду с четным и нечетного числа автоспор имеет место у 3 видов рода *Chlorella* (*Ch. ellipsoidea*, *Ch. luteoviridis* и *Ch. saccharophila*).

Половое размножение известно для немногих представителей рассматриваемой группы почвенных и аэрофильных водорослей. Если оно и имеет место, то обычно в форме изогамии. Гаметы по строению не отличимы от зооспор и могут функционировать как зооспоры.

Зиготы имеют вид обычных вегетативных клеток или окружены утолщенной, иногда скульптурированной оболочкой и заполняются запасными продуктами.

Подвижные репродуктивные клетки и апланоспоры возникают в ходе последовательного (сукцессивного), одновременного (симультантного) или прогрессивного (сегментационного) деления протопласта материнской клетки. Автоспоры обычно образуются последовательным делением. Освобождение дочерних клеток всех типов происходит путем разрыва, локального или общего ослизнения оболочки материнской клетки, или спорангия. Оболочки дочерних клеток, если они имеются, всегда возникают заново, без участия оболочки материнской клетки.

Для сравнительно небольшой группы водорослей, составляющих пор. *Chlorosarcinales*, кроме упомянутых выше типов деления характерно наличие особого клеточного деления — вегетативного или связанного, получившего название «десмосхизис» (Groover, Bold, 1969). От остальных типов клеточного деления оно отличается тем, что внутренний слой материнской оболочки принимает участие в формировании оболочки дочерних клеток. Наружный слой материнской оболочки сохраняется, окружает образовавшиеся клетки, часто плотно прилегая к ним. Число клеток, образующихся в ходе вегетативного деления, обычно равно 4, реже 2 или 8. Они расположены в виде тетраэдрической или изобилатеральной тетрады, октады, однослойного или кубического пакета. Вегетативное деление редко заканчивается после первого этапа, обычно оно повторяется неоднократно, в результате чего возникают сложные клеточные комплексы. Дочерние клетки, возникающие в ходе десмосхизиса, мало отличаются от материнской клетки. Их принято считать менее специализированными, чем апланоспоры и автоспоры. Однако в ряде случаев клетки (продукты вегетативного деления) трудно отличимы от автоспор. И некоторые альгологи склонны причислять их к последним (например, Komárek, Fott, 1983; Ettl, Gärtner, 1988c, и др.).

Распадение клеточных комплексов, образованных путем десмосхизиса, а также фрагментация колонии тетраспоровых и хлорококковых водорослей часто называют вегетативным размножением.

Способам размножения водорослей в настоящее время придется серьезное диагностическое значение. Особый вес в современной таксономии зеленых водо-

рослей имеют тип клеточных покровов и тонкое строение корневой системы жгутикового аппарата у зооспор. Эти признаки вместе с некоторыми другим составляют основу для выделения классов в ряде современных систем отдела *Chlorophyta*.

3. СИСТЕМА ТЕТРАСПОРОВЫХ, ХЛОРОКОККОВЫХ И ХЛОРОСАРЦИНОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ

Неподвижные одноклеточные и колониальные водоросли, в том числе почвенные и аэрофильные, относятся, как уже говорилось, к числу неравномерно и недостаточно полно изученных. И если пор. *Chlorococcales* был установлен L. Marchand в 1895 г., пор. *Tetrasporales* — A. Pascher в 1914-м, то пор. *Chlorosarcinales* был окончательно оформлен R. D. Groover и H. C. Bold лишь в 1969 г. В основе этих таксонов лежит один принцип, предложенный A. Pascher в 1914 г., — уровень организации таллома у водорослей.

Каждый из порядков за историю своего существования менял объем, а иногда и статус. Так, A. Pascher в 1931 г. предложил систему, где уровни организации водорослей рассматривались как основа классов, и тетраспоровые, и хлорококковые водоросли наряду с волювоксовыми и более высокоорганизованными получили статус классов. Этой системы придерживались и наши отечественные альгологи М. М. Голлербах и В. И. Полянский (1951). Согласно системе Н. Н. Воронихин и Е. В. Шлапниковой (1949), данная группа водорослей распределена между 3 классами: *Tetrasporineae*, *Chlorococcineae* (*Protococcineae*) и *Centroplastineae*. П. А. Коршикову (1953), неподвижные одноклеточные и колониальные зеленые водоросли составили подкласс протококковых с 2 порядками: *Vacuolales* и *Protococcales*. А. М. Матвеев (1977) объединила их в один класс *Protococcyphyceae*. Р. Bourrelly (1966, 1972) соединил в одном классе *Euchlorophyceae* порядки *Volvocales*, *Tetrasporales* и *Chlorococcales*. F. E. Fritsch (1956) рассматривал тетраспоровые водоросли в ранге подпорядка среди волювоксовых. Примеры также оценил место тетраспоровых в системе *Chlorophyta* и W. Herndon (1958a). Он же первым предложил установить для водорослей с вегетативным клеточным делением (десмосхизисом) пор. *Chlorosphaerales*. Состав и статус последнего, как упоминалось выше, были определены R. D. Groover и H. C. Bold в 1969 г. Они изменили и обосновали новое название порядка — *Chlorosarcinales*. Р. Bourrelly (1966, 1972), признав обособленность хлоросарциновых водорослей, отнес их к ранге ссм. *Chlorosarcinaceae* к пор. *Chaetophorales*. В. Fott (1971b) оценил вегетативное клеточное деление как серьезный эволюционный шаг и в ранге подпорядка включил хлоросарциновые водоросли в пор. *Ultrichales*. H. C. Bold и M. J. Wynne (1978) сохранили порядки *Tetrasporales* и *Chlorococcales*. Последний они ограничили водорослями с подвижными репродуктивными клетками, для автоспоровых водорослей предложили новый пор. *Chlorellales*.

Принципиально новые подходы к построению систем отдела *Chlorophyta*, которые, естественно, коснулись и неподвижных зеленых микроводорослей, были обусловлены накоплением новых данных в ходе изучения их жизненных циклов, ультраструктуры и биохимии. Эти исследования показали, что в отделе *Chlorophyta* существует несколько хорошо обособленных групп водорослей. Однако, как уже отмечалось, современные альгологи-эволюционисты придерживаются разных взглядов в оценке таксономической значимости новых признаков и выделения из них приоритетных и соответственно предлагают разные варианты системы зеленых водорослей. Применительно к одноклеточным и колониальным водорослям целесообразно затронуть лишь некоторые из них. Так, H. Ettl (1981), отдавая должное ультратонкой организации зеленых водорослей, прежде всего их подвижных клет-

(вегетативных и репродуктивных), большое значение придавал плану строения организма как прототипу каждой естественной группы (принцип А. Meyer-Abich, 1943). Согласно принципу А. Meyer-Abich и взглядам Н. Ettl, план строения зеленых водорослей проявляется прежде всего в подвижной стадии монад (или фиагеллят) и зооспор у более продвинутых групп. Н. Ettl подчеркивает также, что план строения может быть виден и в морфологических формах вегетативных клеток, и в способах размножения водорослей, лишенных зооспор. При этом он не отбросил идею, по которой водоросли каждой естественной группы ведут свое начало от одноклеточных фиагеллят и в ходе дальнейшего развития превращаются в неподвижные клетки, нити или сложные тканевые таломы. С учетом сказанного в отделе *Chlorophyta*, согласно Н. Ettl, выделяется несколько рядов, или классов, с различным планом строения, причем в них обязательно присутствуют все ступени организации. Наряду с разделением отдела *Chlorophyta* на несколько классов выяснилось, что и кл. *Chlorophyceae*, в свою очередь, распадается на несколько естественных групп. В частности, одну из таких групп, действительно обладающую единым планом строения, Н. Ettl выделил как новый кл. *Chlamydomyces*. Для этого класса, во-первых, характерно наличие специфических клеточных оболочек у вегетативных клеток, отличающихся по составу и строению от оболочек остальных зеленых водорослей. Во-вторых, зооспоры и гаметы неподвижных водорослей покрыты жесткой оболочкой, сходной по составу и строению с таковой хламидомонад. Н. Ettl перечисляет еще ряд признаков, присущих только кл. *Chlamydomyces*. Последний объединяет 4 порядка: *Chlamydomonadales*, *Volvocales*, *Tetrasporales* и *Chlorococcales*. В следующей публикации (Ettl, Komárek, 1982) система кл. *Chlamydomyces* проработана более детально, т. е. до семейств и родов.

Водоросли, обладающие зооспорами с оболочкой типа *Chlamydomonas* и способные к десмосхизису, первоначально оценивались как сем. *Tetracystoideae* и включались в пор. *Chlorococcales* (Ettl, Komárek, 1982); позднее (Ettl, Gärtner, 1988с) стали рассматриваться как представители сем. *Chlorococcaceae*, причем продукты вегетативного клеточного деления здесь получили название автоспор. Последнее обстоятельство трудно объяснить, поскольку в ходе изучения видов рода *Tetracystis* (Brown, Bold, 1964) были обнаружены дочерние клетки 3 типов: зооспоры, апланоспоры и клетки — продукты десмосхизиса. Тогда же было показано принципиальное различие в ходе формирования оболочек дочерних клеток у зооспор и апланоспор, с одной стороны, и у клеток, возникающих путем десмосхизиса, — с другой.

Одноклеточные и колониальные водоросли с голыми протопластами у монадных форм (типа *Dunaliella*) и с голыми метаболическими зооспорами у неподвижных остались в кл. *Chlorophyceae* (Ettl, 1981; Ettl, Komárek, 1982; Ettl, Gärtner, 1988с). Они были распределены между порядками *Dunaliellales*, *Gloeodendrales*, *Chlorellales* и *Protosiphonales*. Каждый из порядков содержит описания входящих в него семейств, а последние — перечни составляющих их родов.

Оценивая систему, которую предложили Н. Ettl и его коллеги, могу сказать, что кл. *Chlamydomyces*, сравнительно небольшой по объему, действительно выглядит монолитным в отношении плана строения объединяемых водорослей. Что же касается более многочисленного по количеству родов и видов водорослей кл. *Chlorophyceae* даже в объеме рассматриваемой здесь группы, то он, безусловно, неоднороден. Разнообразие планов строения у водорослей кл. *Chlorophyceae*, как в старом традиционном его понимании, так и в объеме, очерченном Н. Ettl и J. Komárek (1982), вскрывают исследования по отдельным родам, группам родов и обобщающие сводки, опубликованные в последние десятилетия (Pickett-Heaps, 1979; Melkonian, 1977, 1978, 1984; Deason et al., 1979; Rogers et al., 1980; Mattox, Stewart, 1984; Fawley, Stewart, Mattox, 1986; Громов, Гаврилова, 1986; Watanabe, Floyd, 1989b, 1992; Deason et al., 1991; Floyd et al., 1993; Hoek et al., 1995, и др.) Это разнообразие проявляется прежде всего в строении жгутиковых клеток,

структурные элементы которых оцениваются как эволюционно консервативные признаки. В связи с этим особенности строения и биохимии жгутикового аппарата рекомендуется использовать при классификации зеленых водорослей на всех таксономических уровнях — от класса до родов и видов (Melkonian, 1984).

Совокупность накопленных данных по ультраструктуре репродуктивных и вегетативных клеток зеленых водорослей, их ядерного и клеточного деления, тонкой биохимии легла в основу системы отдела *Chlorophyta*, предложенной К. R. Mattox и К. D. Stewart (1984), позднее дополненной и несколько видоизмененной (Fawley et al., 1986; Hoek et al., 1988, 1992, 1995).

По этой системе неподвижные зеленые водоросли разделяются на несколько классов. Родственные им фиагелляты помещаются в те же классы.

Аэрофильные и почвенные зеленые водоросли, представленные в данной монографии, попадают в 3 класса зеленых водорослей: *Chlorophyceae*, *Pleurostrophyceae* и *Charophyceae* (Mattox, Stewart, 1984) или *Chlorophyceae*, *Pleurostrophyceae* и *Klebsormidiophyceae* (Hoek et al., 1995). Неподвижные зеленые водоросли, сохраняющие признаки монадной организации (стигму, жгутики, псевдоцилиндр) рассматриваются в этой системе вместе с фиагеллятами, т. е. не выделяются в самостоятельные порядки.

Данная система хорошо проработана на уровне классов. Что же касается порядков и семейств, то они даются, если имеется достаточная информация. Для классов *Chlorophyceae*, *Pleurostrophyceae*, *Charophyceae* или *Klebsormidiophyceae* порядки и частично семейства в системе приводятся. Как уже говорилось выше современные электронно-микроскопические и биохимические данные имеются для весьма ограниченного числа зеленых микроводорослей. И пока основная масса родов гемимонадных, коккоидных и сарциноидных зеленых водорослей отнесена к кл. *Chlorophyceae*, в котором они должны быть распределены между порядками *Chlamydomonadales*, *Chlorococcales*, *Sphaeropleales* и *Chlorosarcinales*. В кл. *Pleurostrophyceae*, содержащем один пор. *Pleurostiales*, они представлены пока несколькими родами: коккоидные водоросли — *Fusochlois*, *Murmezia*, *Parietochloris*, сарциноидные — *Desmotetra* и *Friedmannia*. По мере подключения к электронно-микроскопическим исследованиям следующих родов и видов гемимонадных, коккоидных и сарциноидных зеленых водорослей их представительств в кл. *Pleurostrophyceae* должно возрасти. Со временем, вероятно, будет увеличено и число порядков. Согласно более поздним данным (например, Friedl, 1996), класс в который вошли 5 последних родов, следует называть *Trebouxiophyceae*.

И лишь один сарциноидный род *Chlorokybus*, обладающий латеральными жгутиками с весьма своеобразной корневой системой и рядом других специфических черт, считался вначале членом кл. *Charophyceae* в ранне монолитных семействах и порядках (Rogers et al., 1980; Mattox, Stewart, 1984). Позднее, согласно системе С. Hoek et al. (1995), род *Chlorokybus* включен в пор. *Klebsormidiales* класса *Klebsormidiophyceae*.

Как уже говорилось, в последнее десятилетие у небольшой группы зеленых водорослей, имеющих подвижные вегетативные и репродуктивные или только репродуктивные клетки со жгутиками слегка неравной длины, была выявлена особая организация корневой системы жгутикового аппарата. В связи с этим был поставлен вопрос о наличии в отделе *Chlorophyta* еще одной эволюционной линии (Громов, Гаврилова, 1986; Floyd et al., 1990; Watanabe, Floyd, 1992). И, вероятно, вскоре будет предложен еще один новый класс зеленых водорослей. Пока данная группа водорослей состоит из одного монадного — *Heterochlamydomonas*, 2 коккоидных — *Bracteacoccus* и *Dictyococcus* и 2 сарциноидных родов — *Fasciculus* и *Heterotetracystis*.

Безусловно, обе из представленных выше систем зеленых водорослей по сравнению с системами, построенными по принципу А. Пашера (Pascher, 1914-1931) и получившими широкое распространение и признание, значительно ближе подходят к пониманию путей эволюции и построению филогенетического древа

отдела *Chlorophyta*. Однако неполная проработка обеих систем, их параллельное существование и выбор разных признаков в качестве фундаментальных для выделения классов весьма существенно затрудняют пользование ими. Сравнительно слабая изученность зеленых микроводорослей в отношении деталей строения жгутикового аппарата, клеточных покровов, особенностей кардио- и цитокинеза также осложняет определение их места в новых системах *Chlorophyta*.

Все эти обстоятельства вынудили использовать при разграничении порядков принцип морфологической организации и, таким образом, оставить порядки в их старом понимании и с традиционными названиями: *Tetrasporales*, *Chlorococcales* и *Chlorosarcinales*. При выборе семейств из числа существующих акцент сделан на особенности размножения и жизненные формы водорослей. Применительно к водорослям с подвижными репродуктивными клетками учтены некоторые особенности их организации, в частности клеточные покровы и апикальное или латеральное прикрепление жгутиков.

II. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Отдел CHLOROPHYTA

Порядок TETRASPORALES Pasch.

Водоросли неподвижные, одноклеточные, чаще в слизистых колониях. Коло свободноживущие или прикрепленные. Клетки монадной организации: с выраженной полярностью, с папиллой, жгутиками, сократительными вакуолями и стигмой или без папиллы, стигмы и жгутиков. Оболочка гладкая, часто ослизняющая. Хлоропласт 1, пристенный или центральный, с пиреноидами или без них. Запасные продукты — крахмал и масло.

Бесполое размножение двужгутиковыми зооспорами, апланоспорами и иными вегетативными клетками, освобождающимися из колонии слизи.

Половое размножение, если имеется, — изо- или анизогамия.

Вегетативные клетки некоторых тетраспоровых водорослей, обладающие плавательными жгутиками, могут двигаться внутри колонии слизи и иногда выплыть за ее пределы. В этом случае их принято считать выполняющими репродуктивную функцию, поскольку они, как и зооспоры, останавливаясь, дают начало новым колониям.

Тетраспоровые водоросли обитают преимущественно в водоемах, в почве и на аэрофильных субстратах встречается несколько видов из отдельных родов. Значительная часть из них объединены в одном семействе.

Семейство PALMELLOPSIDACEAE Korsch.

Водоросли колонияльные, реже одноклеточные. Колонии слизистые, аморфные или структурированные, от микроскопических до макроскопических. Колонияльная слизь обширная, однородная или слоистая. Клетки со жгутиками, с передними сократительными вакуолями и стигмой, или без жгутиков и стигмы.

Покоящаяся стадия — акинеты.

Бесполое размножение освобождающимися из колонии слизи вегетативными клетками с 2 жгутиками, зооспорами с 2 жгутиками и оболочкой, сохраняющими свою форму после прекращения движения, и апланоспорами.

Типовой род: *Palmellopsis* Korsch.

Достоверных сведений о наличии полового размножения применительно к рассматриваемым водорослям не имеется.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

I. Водоросли колонияльные.

1. Колонияльная слизь однородная.

- А. В колониях вегетативные клетки со жгутиками 1. *Gloeocystis*
Б. В колониях вегетативные клетки без жгутиков 2. *Palmellopsis*

- 2 Колониальная слизь слоистая 3. *Chlamydocapsa*
 II Водоросли одноклеточные 4. *Cystomonas*

Род 1. **GLOEOCOCCUS** A. Br.

Braun, 1851 : 170; Fott, 1972b : 20; Ettl, Gartner, 1988c : 75. — *Gloeocystis* Nageli, 1849 : 65—66 pr p. — *Planctococcus* Korsch., Коршиков, 1953 : 218

Колонии слизистые, шаровидные или неопределенной формы, микроскопические или макроскопические, свободноплавающие, реже прикрепленные. Колониальная слизь гомогенная. Клетки распределены в колониальной слизи беспорядочно или сгруппированы по 2—4. Подвижные внутри колониальной слизи клетки и иногда выплывающие из нее, от эллипсоидных, яйцевидных до шаровидных, с 2 жгутиками, 2 передними сократительными вакуолями и стигмой; неподвижные клетки почти шаровидные и шаровидные. Хлоропласт 1, пристенный, с пиреноидом или без него.

Бесполое размножение зооспорами или апланоспорами, образующимися по 2—4, реже по 8.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода *Gloeococcus minor* A. Br.

Известен только 1 почвенный вид.

Gloeococcus minutissimus King (табл. 1, I)

King, 1973 : 349—350, fig. 1—4; Ettl, Gartner, 1988c : 79.

Колонии шаровидные, не всегда правильной формы, до 155 мкм в диам. Колониальная слизь гомогенная, полужидкая. Клетки со жгутиками, подвижные внутри колониальной слизи, яйцевидные и эллипсоидные, 5—10 мкм дл., 2,5—5 мкм шир., жгутики в 2 раза длиннее клетки. Стигма от срединной до передней. Хлоропласт с надрезанным краем. Пиреноид с крахмальной оберткой из нескольких зерен. Ядро срединное. Неподвижные клетки почти шаровидные.

Зооспоры по 2—4. Оболочка материнской клетки некоторое время видна, затем сливается с общей слизью. Подвижные клетки могут освобождаться из колониальной слизи и свободно плавать. Остановившиеся вегетативные клетки и зооспоры образуют новые колонии.

Почва

США (штат Техас)

Род 2. **PALMELLOPSIS** Korsch.

Коршиков, 1953 : 75—76; Ettl, Gartner, 1988c : 67—68.

Колонии слизистые, аморфные, микроскопические, иногда макроскопические. Клетки разбросаны в колониальной слизи группами по 2—4—8 или более или менее равномерно. Колониальная слизь бесструктурная; слизь, окружающая одиночные клетки, бесструктурная или с концентрическими слоями. Зрелые клетки шаровидные, без жгутиков, пиллилы и стигмы. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид 1 (иногда 2), расположен в утолщении хлоропласта. Две сократительные вакуоли (у 2 видов) видны в вырезке хлоропласта. Ядро 1. Акинеты шаровидные, с утолщенной оболочкой и оранжево-красными каплями масла.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами, образующимися по 2—4—8. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, 2 передними сократительными вакуолями, с оболочкой; не окружающиеся после прекращения движения.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода *Palmellopsis gelatinosa* Korsch

Род *Palmellopsis* характеризуется следующим комплексом признаков: аморфными колониями с бесструктурной слизью, вегетативными клетками с 1 пристенным

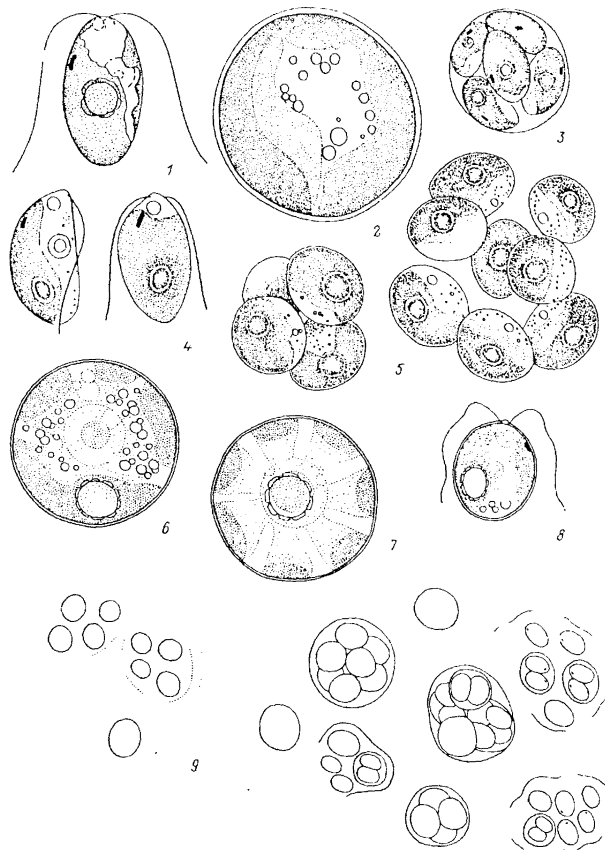


Таблица 1

1 — *Gloeococcus minutissimus* King — подвижная вегетативная клетка, 2—5 — *Palmellopsis gelatinosa* Korsch, 2 — зрелая клетка, 3 — зооспория, 4 — зооспора (2 проросли), 5 — апланоспора, 6—9 — *Chlamydocapsa lobata* Broadb, 6, 7 — зрелые клетки, 8 — зооспора, 9 — слизистые колонии (1 — по Bold, Wynne, 1978, 2—5 — по Коршиков, 1953, 6—9 — по Broadb, 1977)

хлоропластом и 1—2 пиреноидами, без жгутиков, папиллы и стигмы; зооспорами с 2 жгутиками одинаковой длины и оболочкой.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Vegetативные клетки с сократительными вакуолями; слизь, окружающая одиночные клетки, гомогенная.
1. Клетки 7—13 мкм в диам., зооспоры удлиненно-яйцевидные, с более или менее передней стигмой 1. *P. gelatinosa*
 2. Клетки 9—18 мкм в диам, зооспоры эллипсоидные, со срединной или задней стигмой 2. *P. muralis*
- II. Vegetативные клетки без сократительных вакуолей, слизь, окружающая одиночные клетки, слоистая 3. *P. texensis*

1. *Palmellopsis gelatinosa* Korsch. (табл. 1, 2—5).
 Коршиков, 1953 : 76, рис. 18; Ettl, Gärtner, 1988c : 68, fig. 54. — *Palmella mucosa* Kutzing, 1845 : 150.

Колонии макроскопические, свободноплавающие или прикрепленные к субстрату в естественных условиях, с клетками, распределенными в колонизальной слизи более или менее равномерно. Молодые клетки слегка тетраэдрические, эллипсоидные или яйцевидные, зрелые — шаровидные, 7—13 мкм в диам. Оболочка сравнительно толстая, слегка ослизненная. Хлоропласт глубокочашевидный, с небольшим отверстием, до лопастного, с сильно утолщенным основанием. Пиреноид 1, с крахмальной оберткой, сплошной или из нескольких крупных зерен. Ядро центральное.

Акинеты немного крупнее вегетативных клеток, с гладкой оболочкой. Зооспоры и апланоспоры образуются по 2—4—8 путем последовательного деления. Зооспоры удлиненно-яйцевидные, 7—9,5 мкм дл., с маленькой папиллой, стигмой и ядром в передней части клетки, боковым хлоропластом, срединным или задним пиреноидом. Апланоспоры обычно в группах, окруженные слизью, образовавшиеся из материнской оболочки.

Лука с грязной водой, болота
 Украина (окрестн. г. Харьков). — Австрия (Тироль). — Дания (на север от Копенгагена).

Описание вида, предложенное Н. Ettl и G. Gärtner (1988c), дополняет и в некотором отношении конкретизирует видовой диагноз А. А. Коршикова (1953). В предлагаемом здесь описании вида учтены все имеющиеся данные.

2. *Palmellopsis muralis* Bold et King (табл. 2, 1—4).
 Bold et al., 1981 : 13—14, fig. 1—13; Ettl, Gärtner, 1988c : 68, fig. 55.

Колонии микроскопические, состоящие из более или менее шаровидных комплексов с 2—8 клетками одного поколения, часто расположенными тетраэдрически, или клетками 2 поколений. Молодые клетки, происходящие от зооспор, эллипсоидные, зрелые — шаровидные, 9—18 мкм в диам. Оболочка тонкая, со слизью. Хлоропласт глубокочашевидный до почти полого, шаровидного, с небольшим отверстием, массивный. Пиреноид 1, с многочисленными крахмальными скорлупками. Цитоплазма с многочисленными полифосфатными гранулами. Ядро переднее или центральное.

Зооспоры по 4—8, эллипсоидные, около 9 мкм дл., 5 мкм шир., без папиллы, со стигмой и пиреноидом, расположенными в средней или задней части глубокочашевидного хлоропласта, с передним или центральным ядром. Апланоспоры обычно по 2—4, яйцевидные.

Налет на известковой стене.
 США (штат Техас — г. Остин).

Авторы исследовали водоросль в естественных условиях и в культуре. Водоросль размножается преимущественно апланоспорами, обычно образующимися по

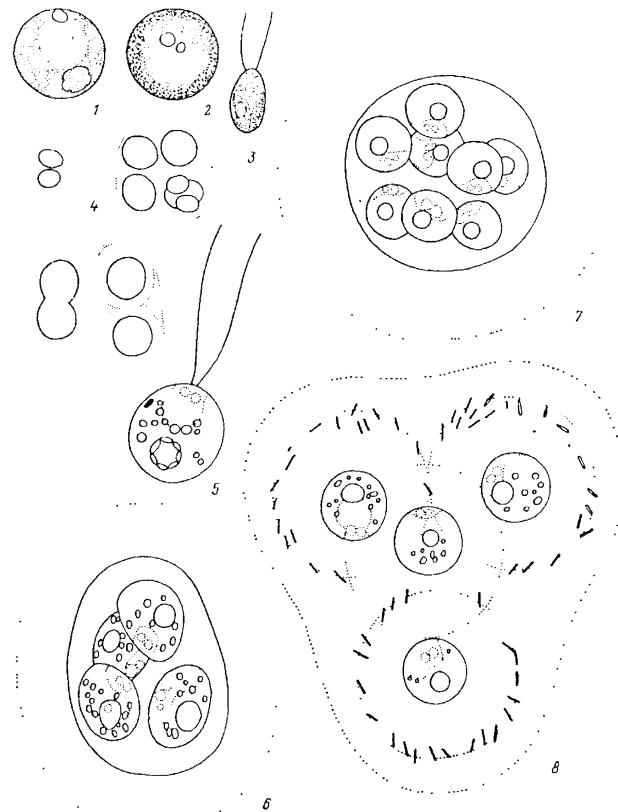


Таблица 2

1—4 — *Palmellopsis muralis* Bold et King 1, 2 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 3 — зооспора, 4 — слизистые колонии; 5—8 — *Chlamydomonas mucifera* Hind 5 — зооспора, 6—8 — слизистые колонии (1—4 — по: Bold et al., 1981, 5—8 — по: Hindák, 1980).

2—4. Оболочка материнской клетки постепенно ослизняется и разбухает. Дочерние клетки оказываются расположенными в слизи, которая постепенно сливается с общей колонизальной слизью. В природе рост водорослей происходит в период дождей. Образование зооспор наблюдалось в культуре (после пересева водоросли с агара в дистиллированную воду или свежую среду) в течение 12—24 ч. Период

подвижности зооспор — 1—3 ч. Зооспоры, останавливаясь, превращаются в эллипсоидные вегетативные клетки, которые в течение суток округляются и окружаются слизью до 10 мкм толщ. Через 48 ч шаровидные клетки делятся и дают начало апланоспорам, из которых возникают слизистые комплексы клеток.

3. *Palmellopsis texensis* (Groover et Bold) Ettl et Gartner
Ettl, Gartner, 1988c : 68. — *Palmella texensis* Groover et Bold, 1969 : 48, fig. 35, 143—149, 159 : 30.

Колонии макроскопические, с одиночными клетками или сгруппированными по 2—4—8 в общей слизи; одиночные клетки окружены слоистой слизью. Клетки шаровидные, 5—14 мкм в диам., перед делением эллипсоидные. Хлоропласт глубочашевидный, массивный, сплошной. Пиреноиды по 1—2, окруженные несколькими крупными крахмальными зернами, расположены в утолщении хлоропласта. Сократительные вакуоли отсутствуют. Покоящиеся клетки (акинеты) 16—20 мкм в диам., с оболочкой до 2 мкм толщ., окруженные слоем слизи, с красно-оранжевыми каплями масла.

Зооспоры яйцевидные, 7.5—12.5 мкм дл., 3.5—7.5 мкм шир., с 2 передними сократительными вакуолями, передней стигмой, хлоропластом от лентовидного до выступающего большую часть клеточной периферии, со средним пиреноидом и задним ядром. Неподвижные дочерние клетки (апланоспоры ?) образуются путем деления материнской клетки в трех плоскостях.

Проба песка.
США (штат Техас).

Род 3. CHLAMYDOCAPSA Fott

Fott, 1972a : 198; 1972b : 29, Ettl, Gartner, 1988c : 83—84. — *Gloeocystis* Nägeli, 1849 : 65—66 pr. p. — *Gloeocapsa* Kutzling, 1849 : 216 pr. p. — *Sphaerellocystis* Ettl pr. p. sensu Nováková, 1964 : 161.

Колонии слизистые, массивные, микроскопические или макроскопические. Колонияльная слизь слоистая, реже гомогенная. Клетки в общей колонияльной слизи одиночные или в группах по 2—4—8—16, окруженных гомогенной или концентрически слоистой слизью. Клетки с 2 передними сократительными вакуолями, неотчетливой стигмой или без нее, без жгутиков и пиллилы. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноиды по 1—2.

Бесполое размножение зооспорами с 2 одинаковыми жгутиками и апланоспорами; апланоспоры окружаются слоем слизи, образованной в результате ослизнения материнской оболочки, и остаются в общей колонияльной слизи.

Тип рода: *Chlamydocapsa ampla* (Kutz.) Fott.

Род объединяет 6 видов, из которых 2 — почвенные и аэрофильные водоросли.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|--|------------------------|
| 1. Хлоропласт в вегетативных клетках глубоколопастной; зооспоры 6—8.5 мкм дл. | 1. <i>Ch. lobata</i> |
| 2. Хлоропласт в вегетативных клетках чашевидный, без лопасти; зооспоры 5—15 мкм дл. | 2. <i>Ch. mucifera</i> |

1. *Chlamydocapsa lobata* Broady (табл. 1, 6—9)

Broady, 1977 : 10, fig. 2, Ettl, Gartner, 1988c : 90, 92, fig. 70

Клетки расположены в общей слизи группами по 2—4—8 или менее упорядоченно. Слизь вокруг клеточных групп и отдельных клеток слоистая. Клетки почти шаровидные или шаровидные, 7—13 мкм в диам. Хлоропласт лопастной. Пиреноиды по 1—2, с крахмальным оберткой из нескольких отдельных зерен. Клетки в стареющих культурах с хорошо выраженной индивидуальной слизью и оранжевоокрашенным содержанием.

Зооспоры и апланоспоры образуются по 2—4—8—16 и освобождаются путем ослизнения материнской оболочки. Зооспоры эллипсоидные, 6—8.5 мкм дл., 3.5—4.5 мкм шир., с маленькой пиллилой, передней стигмой, пристенным хлоропластом и боковым пиреноидом.

Почва и мхи.
Антарктика (Южн. Оркнейские о-ва).

2. *Chlamydocapsa mucifera* Hind. (табл. 2, 5—8).

Hindák, 1980 : 289, fig. 1—2; Ettl, Gartner, 1988c : 92—93, fig. 71.

Колонии прикрепленные или свободные. Клетки расположены в общей слизи по одной или группами по 2—4—8—16 беспорядочно, за исключением тетрад, сгруппированных тетраэдрически. Слизь вокруг клеток и клеточных групп слоистая, 4—15 мкм толщ., иногда толще. Клетки широкоэллипсоидные и шаровидные, иногда слегка асимметричные, 5—10, максимум 15 мкм в диам. Хлоропласт сплошной, чашевидный. Пиреноид 1. Стигма отсутствует. Цитоплазма с многочисленными гранулами разных размеров.

Зооспоры и апланоспоры образуются по 2—4—8—16, эллипсоидные и шаровидные, освобождаются путем расширения и разрыва материнской оболочки. Зооспоры без пиллилы, 5—15 мкм дл., 5—10 мкм шир., со жгутиками до 20 мкм дл., 2 передними сократительными вакуолями и маленькой стигмой в передней части хлоропласта. Апланоспоры с 2 сократительными вакуолями, без стигмы.

На бетонных стенках мелкого бассейна (фонтан).
Словакия (г. Брагислава).

Род 4. CYSTOMONAS Ettl et Gartner

Ettl, Gartner, 1987 : 511; 1988c : 167—168.

Клетки одиночные, часто с пиллилой, эллипсоидные, яйцевидные или почти шаровидные, не всегда симметричные. Оболочка без слизи или окружена слизью. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид 1. Стигма отчетливая, иногда редуцированная, маленькая и бледноокрашенная. Две сократительные вакуоли обычно передние, реже боковые. Ядро 1.

Бесполое размножение зооспорами, апланоспорами, образующимися путем последовательного деления. Зооспоры с 2 жгутиками, оболочкой; не окружаются слизью после прекращения движения.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Cystomonas actinosphaerii* (Skuja) Ettl et Gartner.

Из 4 видов данного рода 2 описаны как почвенные.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|---|----------------------|
| I. Вегетативные клетки без слизи, эллипсоидные до почти шаровидных, до 12—26 мкм в диам. | 1. <i>C. starrii</i> |
| II. Вегетативные клетки окружены толстым слоем слизи, яйцевидные, до 10 мкм в диам. | 2. <i>C. indica</i> |

1. *Cystomonas starrii* (Tranor et Verses) Ettl et Gartner (табл. 3, 1—5).

Ettl, Gartner, 1987 : 511; 1988c : 171—173, fig. 117 — *Chlorococcum starrii* Tranor et Verses, 1967 : 237—239, fig. 1—4

Клетки эллипсоидные до почти шаровидных, с редуцированной пиллилой или без нее, до 12, реже до 26 мкм в диам. Оболочка тонкая, без слизи. Хлоропласт глубокочашевидный с маленьким овальным, иногда трехлопастным отверстием и сильно утолщенным основанием. Пиреноид шаровидный или широкоэллипсоидный, окруженный многочисленными зернами крахмала. Стигма отсутствует. Сократительные вакуоли передние.

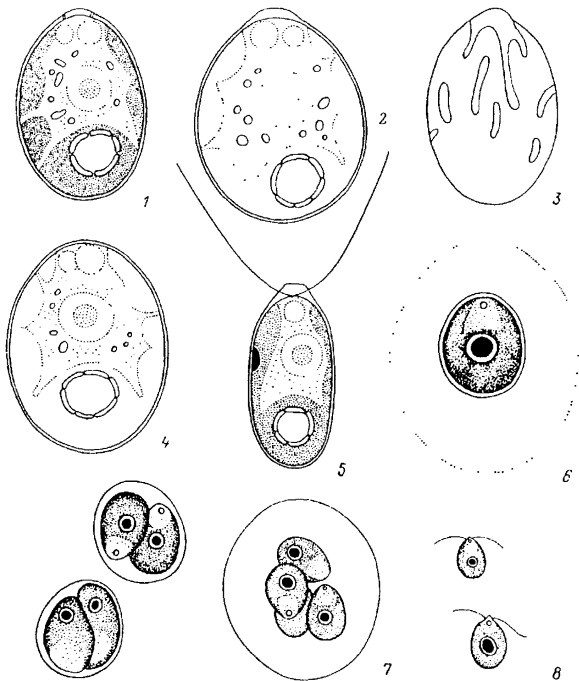


Таблица 3

1—5 — *Cystomonas stuartii* (Trainor et Versas) Ettl et Gärtner: 1—3 — клетки с папиллой (1, 2 — оптическое сечение, 3 — вид с поверхности), 4 — клетка без папиллы (оптическое сечение), 5 — зооспора; 6—8 — *C. indica* (Iyengar) Ettl et Gärtner: 6 — зрелая клетка, 7 — слизистые колонии, 8 — зооспоры. (1—5 — по Ettl, Gärtner, 1988c; 6—8 — по Iyengar, 1974).

Зооспоры обычно по 2, реже по 4, эллипсоидные, 8—12 мкм дл., 4,5—7 мкм шир., со слабо выраженной округло-килевидной папиллой, со жгутиками, равными длине тела зооспоры, срединной стигмой, глубококашевидным хлоропластом с пиреноидом и центральным ядром. Апланоспоры по 2—4.

Почва с кукурузного поля.

США (штат Коннектикут).

Согласно первоописанию, зооспоры появляются лишь при чередовании света и темноты. Они формируются в темный период, при непрерывном освещении не образуются.

2. *Cystomonas indica* (Iyengar) Ettl et Gärtner (табл. 3, 6—8).

Ettl, Gärtner, 1987 : 511; 1988c : 171, fig. 116. — *Hypnomonas indicus* Iyengar, 1974 : 248, fig. 6.

Клетки яйцевидные, с папиллой, 9—10 мкм дл., 5,5—7 мкм шир. Оболочка с толстой, часто слоистой слизью. Хлоропласт глубококашевидный. Палочковидная стигма видна у отдельных клеток в передней части хлоропласта. Сократительные вакуоли передние.

Зооспоры образуются путем косоугольного деления протопласта материнской клетки. Зооспоры с папиллой и 2 жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры.

Влажная садовая почва.

Индия (г. Мадрас).

Порядок CHLOROCOCCALES Marchand

Водоросли неподвижные, одноклеточные, ценобиальные и колониальные, разнообразной формы, микроскопические, иногда образующие макроскопические разрастания. Клетки кокковидной организации. Оболочка гладкая или снабженная шетниками, иглами, шипиками, бородавчатыми выростами, ребрами и другими образованиями, иногда окружена слизью. Хлоропласты от 1 до многих, пристенные, центральные, сплошные, рассеченные, лопастные, сетчатые и губчатые, с пиреноидами или без них. Запасные продукты — крахмал и масло. В вегетативных клетках иногда сохраняются сократительные вакуоли.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами или автоспорами.

Половое размножение, если имеется, — изогамия, реже гетерогамия, у отдельных представителей — оогамия.

Порядок объединяет водоросли разнообразных местообитаний: континентальные водоемы всех типов, почвы и аэрофильные субстраты. Большинство среди них — свободноживущие организмы, нередко прикрепленные к разным субстратам, встречаются симбионты и паразиты.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ

- I. Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами.
 1. Зооспоры неметаболические, не меняющие форму при движении и не округляющиеся после его прекращения.
 - A. Водоросли свободноживущие 1. *Chlorococcaceae*
 - B. Водоросли прикрепленные к субстрату с помощью специального устройства или без него 2. *Characioidaceae*
 2. Зооспоры метаболические, меняющие форму при движении и округляющиеся после его прекращения.
 - A. Клетки гетерополярные 3. *Characiaceae*
 - B. Клетки без выраженной полярности.
 - a. Клетки одиночные, иногда во временных скоплениях 4. *Neochloridaceae*
 - b. Клетки в слизистых колониях 5. *Palmellaceae*
- II. Бесполое размножение автоспорами.
 1. Клетки в слизистых колониях.
 - A. Слизь обычно в виде стеблевых ослизненных остатков материнской оболочки 6. *Botryococcaceae*
 - B. Слизь мощная, сплошная или сетчатая 7. *Radiococcaceae*
 2. Клетки одиночные или в ценобиях 8. *Chlorellaceae*

Семейство I CHLOROCOCCACEAE Blackman et Tansley

Клетки свободнoживущие, одиночные или во временных скоплениях, шаровидные, яйцевидные, грушевидные или неправильной формы. Оболочка гладкая, различной толщины, иногда неравномерно утолщенная, у некоторых представителей с колпачком. Хлоропласт 1, пристенный, сплошной, рассеченный, лопастной или сетчатый, губчатый, центральный, звездчатый или неправильно-лопастной; реже хлоропласты многочисленны. Пиреноиды от 1 до нескольких или отсутствуют. В вегетативных клетках иногда присутствуют сократительные вакуоли. Зрелые клетки одноядерные и многоядерные.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с оболочкой, не округляющиеся, за небольшим исключением, после прекращения движения, с 2—4 жгутиками одинаковой длины.

Половое размножение — изогамия, наблюдается редко.

Типовой род: *Chlorococcum* Menegh.

Преимущественно почвенные, напочвенные, аэрофильные, реже водные водоросли.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I Пиреноид имеется
- 1 Клетки без колпачка
 - A. Хлоропласт пристенный
 - а Зооспоры с 2 жгутиками
 - α Зрелые клетки симметричные, шаровидные, эллипсоидные, реже яйцевидные 1. *Chlorococcum*
 - β Зрелые клетки асимметричные, разнообразной формы, биполярные, с более узкой апикальной и расширенной базальной частями 2. *Apodochloris*
 - б Зооспоры с 4 жгутиками 3. *Pseudoplanophila*
 - Б. Хлоропласт центральный, субцентральный.
 - а. Хлоропласт центральный, радиально или билатерально симметричный
 - α. Клетки до 7—150 мкм в диам., многоядерные, часто с сократительными вакуолями, обертка пиреноида из многочисленных зерен крахмала 4. *Actinochloris*
 - β. Клетки меньшей величины, одноядерные, без сократительных вакуолей, обертка пиреноида из нескольких зерен крахмала 5. *Radiosphaera*
 - б. Хлоропласт от центрального до субцентрального, асимметричный.
 - α. Зооспоры с относительно толстой, жесткой оболочкой, неметаболические 6. *Macrochloris*
 - β. Зооспоры с тонкой оболочкой, разнообразной формы 7. *Axilococcus*
 - В. Хлоропласт губчатый, прилегающий к оболочке и занимающий почти всю полость клетки 8. *Neospongiococcum*
 - 2 Клетки с колпачком 9. *Nautococcus*
- II Пиреноид отсутствует
- 1 Хлоропласт 1, пристенный, полый, шаровидный, сетчатопродрывленный или рассеченный на отдельные пластинки разной формы, часто с компактной центральной частью, связанной тяжами с пристенными частями 10. *Pseudodictyochloris*
 - 2 Хлоропласты многочисленные, пристенные, иногда и внутренние, глыбистые, пирамидальные или конусовидные 11. *Pseudodictyococcus*

Род I. CHLOROCOCCUM Menegh

Meneghini, 1842 (1843) : 24—25; Starr, 1955 : 16—17; Ettl, Gärtner, 1988c : 173—174. — *Hypomonas* Korsch., Korshikov, 1926 : 492—493.

Клетки одиночные или во временных скоплениях, эллипсоидные, яйцевидные, зрелые — обычно шаровидные. Хлоропласт 1, пристенный, полый, сплошной или рассеченный, иногда лопастной. Пиреноид обычно 1, реже 2 или несколько. Запасные продукты — крахмал и масло, иногда окрашенное в оранжевый цвет. Зрелые клетки одноядерные, реже многоядерные. Иногда имеются по 2 сократительные вакуоли.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами, образующимися путем последовательного или прогрессивного деления. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, с оболочкой и 2 передними сократительными вакуолями, не округляющиеся после остановки.

Половой процесс, если имеется, — изогамия, зиготы с гладкой, реже скульптурированной оболочкой.

Тип рода: *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Menegh.

Род *Chlorococcum* имеет сложную и достаточно длинную историю. Хорошо известным род стал благодаря R. Starr (1955), который четко определил его границы. Что же касается всей совокупности видов, то последние требуют самой серьезной ревизии. От части видов, преимущественно самых старых и не подтвержденных живым типовым материалом, на наш взгляд, целесообразно сразу же отказаться. В свое время R. Starr (1955) совершенно справедливо отнес их к разряду сомнительных и недостаточно изученных. Перечень этих видов дается в конце примечания. Однако и виды, обнаруженные в последние десятилетия, за небольшим исключением, не получили исчерпывающей характеристики, особенно в отношении морфологии вегетативных клеток. Более того, многие из современных видов, описанные по культуральному материалу, часто отражают лишь индивидуальные особенности соответствующих клонов или штаммов. Наличие в коллекциях ряда стран живых типовых культур для большинства современных видов делает принципиально возможной ревизию данного рода.

По типу описания виды можно разделить на 2 группы.

1) описанные в традиционной манере и 2) со строгой привязкой к определенным срокам стандартной культуры (Archibald, Bold, 1970a; Archibald, 1979). Выработать унифицированную модель описания, суммирующую данные исследований разных авторов, не удалось, так как в этом случае границы между видами, прежде всего из 2-й группы, исчезли, т. е. виды теряли свою индивидуальность. Поэтому в приводимых здесь характеристиках в первую очередь отражены особенности первоописания. Для видов, вторично изученных в стандартных условиях культивирования, приводятся оба описания.

Следующую серьезную ревизию рода *Chlorococcum* осуществили H. Ettl и G. Gärtner. Во-первых, они описали несколько новых видов (Ettl, Gärtner, 1987), во-вторых, провели сравнительное изучение штаммов 49 видов и предложили свой вариант их описаний (Ettl, Gärtner, 1988c). Неохваченными остались только 2 вида — *Ch. paniricum* и *Ch. salinum*, открытые P. Archibald (1988). Одновременно G. Gärtner и H. Ettl (1988) опубликовали статью, где из 49 видов действительными оставили только 25, а 24 вида перевели в синонимы. Эта ревизия касалась только номенклатуры. Описание видов, признанных действительными, по всей видимости, даны в недавно опубликованной и пока недоступной сводке (Ettl, Gärtner, 1995). В связи с этим они не получили соответствующего отражения и в настоящей монографии. Однако представляется целесообразным дать их перечень вместе с синонимами:

1. *Chlorococcum pinguedum* Arce et Bold 1958
Syn. *Chlorococcum refringens* Archibald et Bold 1970a
2. *Chlorococcum macrostigmatum* Starr 1953a

- 3 Chlorococcum vacuolatum Starr 1953a
- Syn Chlorococcum texanum Archibald et Bold 1970a
- Chlorococcum subsugineum Archibald et Bold 1970a
- Chlorococcum loculatum Archibald et Bold 1970a
- Chlorococcum perforatum Arce et Bold 1958
- 4 Chlorococcum elbense Archibald 1979
- 5 Chlorococcum novae-angliae Archibald et Bold 1970a
- 6 Chlorococcum echinozygotum Starr 1955
- 7 Chlorococcum hyposporum Starr 1955
- Syn Chlorococcum compactum Ettl et Gartner 1987
- 8 Chlorococcum ellipsoideum Deason et Bold 1960
- Syn Chlorococcum oviforme Archibald et Bold 1970a
- Chlorococcum perplexum Archibald et Bold 1970a
- Chlorococcum arenosum Archibald et Bold 1970a
- Chlorococcum pulchrum Archibald et Bold 1970a
- 9 Chlorococcum elkhatense Archibald et Bold 1970a
- Syn Chlorococcum paludosum Archibald et Bold 1970a
- Chlorococcum uliginosum Archibald et Bold 1970a
- 10 Chlorococcum acidum Archibald et Bold 1970a
- 11 Chlorococcum citriforme Archibald et Bold 1970a
- 12 Chlorococcum minutum Starr 1955
- Syn Chlorococcum scabellum Deason et Bold 1960
- Chlorococcum aureum Archibald et Bold 1970a
- Chlorococcum reticulatum Archibald et Bold 1970a
- Chlorococcum sphaeosum Archibald et Bold 1970a
- Chlorococcum typicum Archibald et Bold 1970a
- 13 Chlorococcum isabellense Archibald et Bold 1970a
- Syn Chlorococcum lacustre Archibald et Bold 1970a
- 14 Chlorococcum oleofaciens Trainor et Bold 1953
- Syn Chlorococcum aquaticum Archibald 1979
- Chlorococcum croceum Archibald et Bold 1970a
- Chlorococcum granulosum Archibald 1979
- Chlorococcum microstigmatum Archibald et Bold 1970a
- Chlorococcum nivale Archibald 1979
- Chlorococcum rugosum Archibald et Bold 1970a
- 15 Chlorococcum pleuroyrenigerum (L. Moewus) Ettl et Gartner 1987
- 16 Chlorococcum schwarzii Ettl et Gartner 1987
- 17 Chlorococcum schroechlamys (Korsch) Philippe 1967
- 18 Chlorococcum infusionum (Schrank) Meneghini 1842
- 19 Chlorococcum minimum Ettl et Gartner 1987
- 20 Chlorococcum aegyptiacum Archibald 1979
- 21 Chlorococcum lobatum (Korsch) Fritsch et John 1942
- 22 Chlorococcum diplobionticum Herndon 1958b
- 23 Chlorococcum costatozygotum Ettl et Gartner 1987
- 24 Chlorococcum tatrense Archibald 1979
- 25 Chlorococcum robustum Ettl et Gartner 1987

Несомненно, ревизия рода *Chlorococcum* и сокращение числа его видов своевременны и оправданны. Однако не все результаты можно признать беспорядочными. В первую очередь это относится к сохранению в пределах рода вида *Ch. novae-angliae*, который обладает некоторыми особенностями, присущими возросшим монадной организации. Последнее подтверждается и данными электронно-микроскопического исследования типового штамма (Седова, Константинова, 1994; Константинова, 1998).

ПЕРЕЧЕНЬ СОМНИТЕЛЬНЫХ И НЕДОСТАТОЧНО ИЗУЧЕННЫХ ВИДОВ И РАЗНОВИДНОСТЕЙ РОДА CHLOROCOCCUM

- 1 Ch. africanum Reinsch 1877
- 2 Ch. agardhii Meneghini 1842
- 3 Ch. botryoides Rabenhorst 1868
- 4 Ch. caldariorum (Magnus) Brunthaler 1915
- 5 Ch. cocconia Rabenhorst 1868
- 6 Ch. crassum Meneghini 1842
- 7 Ch. dissectum Korschikov 1953
- 8 Ch. endozocum Collins 1909
- 9 Ch. frustulosum (Carm.) Rabenhorst 1868

- 10 Ch. gigas Grunov, in Rabenhorst 1868
- 11 Ch. glomeratum (Ag.) Rabenhorst 1868
- 12 Ch. grumosum (Richter) Brunthaler 1915
- 13 Ch. humicolo (Näg.) Rabenhorst 1868
- 14 Ch. humicolum var. incrassata Fritsch et John 1942
- 15 Ch. infusionum var. marcostigmatica Moewus 1953
- 16 Ch. intumescens Terzaghi 1923
- 17 Ch. lobatum var. tenue Fritsch et John 1942
- 18 Ch. monas Meneghini 1842
- 19 Ch. montagnei (Montag.) Meneghini 1842
- 20 Ch. murorum Greville 1827
- 21 Ch. murorum Montagne, in Kutzing 1849
- 22 Ch. natans Snow 1903
- 23 Ch. novae-angliae Archibald et Bold 1970a
- 24 Ch. olivaceum Rabenhorst 1868
- 25 Ch. orsini Meneghini, in Rabenhorst 1868
- 26 Ch. protogenitum Rabenhorst 1868
- 27 Ch. regulare W. West 1892
- 28 Ch. sphagnii Dangeard 1934
- 29 Ch. sociabile Brand in Brand und Stockmayer 1925
- 30 Ch. submarina Alvik 1934
- 31 Ch. umbellatum Rabenhorst 1868
- 32 Ch. variable (Hansg.) Brunthaler 1915
- 33 Ch. viridis (Ag.) Brunthaler 1915
- 34 Ch. viscosum Chodat 1913
- 35 Ch. vitiosum Printz 1920
- 36 Ch. vulgare Greville 1827

Предлагаемый ниже ключ для определения видов рода *Chlorococcum* суммирует данные первоописания и повторных исследований типовых культур, осуществленных Р. Archibald и Н. С. Bold (1970a).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

I. Крахмальная обертка пиреноида состоит из 2 скорлупок или более или менее многочисленных зерен.

I. Пиреноид обычно I.

A. Пиреноид неотчетливый, окруженный мелкими многочисленными зернами крахмала, расположенными рядами; зооспоры и молодые вегетативные клетки, происходящие из зооспор, с хвостобразным выростом оболочки 1. **Ch. schwarzii**

B. Пиреноид отчетливый, крахмальные зерна не образуют рядов вокруг пиреноида; зооспоры и вегетативные клетки без хвостобразных выростов оболочки.

a. Крахмальная обертка пиреноида состоит из 2 полушаровидных скорлупок 2. **Ch. paniricum**

b. Крахмальная обертка пиреноида состоит из большего числа зерен.

α. Половой процесс — изогамия.

* Зиготы со скульптурированной оболочкой.

+ Оболочка зигот шиповатая 3. **Ch. echinozygotum**

++ Оболочка зигот гребневидно-бородавчатая

. 4. **Ch. costatozygotum**

** Зиготы с гладкой грубой оболочкой 5. **Ch. minimum**

β. Половой процесс неизвестен.

* В стареющих культурах появляются покоящиеся клетки со скульптурированной оболочкой.

+ Оболочка покоящихся клеток бородавчатая

. 6. **Ch. schroechlamys**

++ Оболочка покоящихся клеток с гладким наружным и шиповатым внутренним слоями.

- × Vegetативные клетки до 30 мкм в диам. 7. *Ch. hyposporum*
- ×× Vegetативные клетки до 50 мкм в диам. 8. *Ch. compactum*
- ** В стареющих культурах покоящиеся клетки со скульптурированной оболочкой не наблюдались.
- + Vegetативные клетки до 20 мкм в диам. 9. *Ch. lobatum*
- ++ Vegetативные клетки до 40 мкм в диам. 10. *Ch. infusorium*
- 2 Пиреноиды от 1 до 2 или нескольких.
 - А Половой процесс — изогамия 11. *Ch. diploboticum*
 - Б Почовой процесс неизвестен
 - а Vegetативные клетки до 30—35 мкм в диам.
 - α Оболочка вегетативных клеток с одним или несколькими сосочковидными выростами 12. *Ch. papillatum*
 - β Оболочка вегетативных клеток без выростов.
 - * Клеточная оболочка в старых культурах до 3—10 мкм толщ., клетки многоядерные 13. *Ch. aegyptiacum*
 - ** Клеточная оболочка в старых культурах до 2 мкм толщ.; клетки одноядерные.
 - + Зооспоры 7 мкм дл., 3 мкм шир., с 1 пиреноидом 14. *Ch. refringens*
 - ++ Зооспоры 11 мкм дл., 6 мкм шир., иногда с 2—3 пиреноидами 15. *Ch. pleiopyrenigerum*
 - б Vegetативные клетки до 47 мкм в диам. 16. *Ch. pinguidum*
 - Крахмальная обертка пиреноида сплошная.
 - 1 Vegetативные клетки до 20 мкм в диам.
 - А Клетки мало меняются в размере с возрастом культуры.
 - а Зрелые клетки наряду с шаровидными грушевидные и яйцевидные 17. *Ch. oviforme*
 - б Зрелые клетки шаровидные
 - α Оболочка вегетативных клеток в жидких культурах окружена слизью 18. *Ch. rugosum*
 - β Слизь отсутствует 19. *Ch. isabellense*
 - Б Клетки увеличиваются в размере с возрастом культуры.
 - а Клеточная оболочка в стареющих культурах утолщается равномерно.
 - α Оболочка утолщается до 1 мкм.
 - * Зооспоры 7 мкм дл. 20. *Ch. pulchrum*
 - ** Зооспоры 10 мкм дл. 21. *Ch. typicum*
 - β Оболочка утолщается до 2—5 мкм.
 - * Оболочка утолщается до 2—3 мкм.
 - + Половой процесс — изогамия, зиготы с гладкой оболочкой; вегетативные клетки одноядерные 22. *Ch. minutum*
 - ++ Половой процесс неизвестен, вегетативные клетки многоядерные
 - × Пиреноид рельефный, отчетливый 23. *Ch. aquaticum*
 - ×× Пиреноид не очень отчетливый 24. *Ch. salinum*
 - 25. *Ch. tatrense*
 - ** Оболочка утолщается до 5 мкм
 - + Утолщенная оболочка слоистая 26. *Ch. scabellum*
 - ++ Утолщенная оболочка не слоистая 27. *Ch. perplexum*
 - б Клеточная оболочка в старых культурах с локальными утолщениями внутреннего слоя 9. *Ch. lobatum*
 - 2 Vegetативные клетки до 25—60 мкм в диам.
 - А Клетки до 25 мкм в диам.

- а. Клетки мало меняются в размере с возрастом культуры
 - α Оболочка не утолщается с возрастом культуры 28. *Ch. arenosum*
 - β Оболочка утолщается с возрастом культуры.
 - * Оболочка утолщается до 1 мкм 29. *Ch. sphacosum*
 - ** Оболочка утолщается до 2 мкм.
 - + Зооспоры 9 мкм дл. 30. *Ch. citriforme*
 - ++ Зооспоры 12,5 мкм дл. 31. *Ch. loculatum*
- б. Клетки увеличиваются в размере с возрастом культуры.
 - α Оболочка не утолщается с возрастом культуры.
 - * Зооспоры 11 мкм дл., 3 мкм шир. 32. *Ch. reticulatum*
 - ** Зооспоры 12 мкм дл., 6 мкм шир. 33. *Ch. uliginosum*
 - β Оболочка утолщается с возрастом культуры.
 - * Оболочка с возрастом культуры окружается слизью 5—7 мкм толщ. 34. *Ch. aureum*
 - ** Слизь отсутствует.
 - + Оболочка утолщается до 1 мкм 35. *Ch. paludosum*
 - ++ Оболочка утолщается до 2—5 мкм.
 - × Оболочка утолщается до 3 мкм
 - ο Vegetативные клетки одноядерные; зооспоры эллипсоидные, 7 мкм дл., 4 мкм шир. 36. *Ch. acidum*
 - οο Vegetативные клетки многоядерные, зооспоры яйцевидные 8—10 мкм дл., 4—6 мкм шир. 37. *Ch. nivale*
 - ×× Оболочка утолщается до 5 мкм
 - ο Утолщенная оболочка приобретает концентрическую слоистость 38. *Ch. ellipsoideum*
 - οο Утолщенная оболочка не слоистая 39. *Ch. lacustre*
 - Б. Vegetативные клетки до 30—60 мкм в диам.
 - а. Vegetативные клетки до 35 мкм в диам.
 - α Пиреноид 1.
 - * Клеточная оболочка с возрастом культуры не утолщается 40. *Ch. granulatum*
 - ** Клеточная оболочка утолщается с возрастом культуры.
 - + Клеточная оболочка утолщается с возрастом культуры до 2—3 мкм.
 - × Vegetативные клетки в молодых (2-недельных) культурах до 10—15 мкм в диам. 41. *Ch. elkhartiense*
 - ×× Vegetативные клетки в молодых (2-недельных) культурах большей величины.
 - ο Клетки до 15—20 мкм в диам. 42. *Ch. salsugineum*
 - οο Клетки до 20—25 мкм в диам. 43. *Ch. croceum*
 - ++ Клеточная оболочка утолщается с возрастом культуры до 5 мкм и более.
 - × Клеточная оболочка утолщается с возрастом культуры до 5 мкм; зооспоры до 12,5 мкм дл. 44. *Ch. robustum*
 - ×× Клеточная оболочка утолщается с возрастом культуры до 6—9 мкм; зооспоры меньшей длины.
 - ο Зооспоры 8—10,5 мкм дл. 45. *Ch. perforatum*
 - οο Зооспоры 7 мкм дл. 46. *Ch. fissum*
 - β. Пиреноидов несколько 47. *Ch. elbense*
 - б Vegetативные клетки до 40—60 мкм в диам.
 - α. Vegetативные клетки до 40 мкм в диам.

- * Молодые растущие клетки с большим количеством вакуолей 48. *Ch. vacuolatum*
- ** Молодые растущие клетки без вакуолей.
+ Утолщенная оболочка в старых культурах не слоистая; зооспоры около 10 мкм дл., 4 мкм шир. 49. *Ch. microstigmatum*
- ++ Утолщенная оболочка в старых культурах слоистая; зооспоры около 6 мкм дл., 3 мкм шир. 10. *Ch. infusorium*
- β. Вегетативные клетки до 45—60 мкм в диам.
* Вегетативные клетки до 50 мкм в диам.; оболочка сильно утолщается с возрастом культуры.
+ Клетки до 46 мкм в диам.; с возрастом культуры оболочка утолщается до 6—9 мкм и в клетках накапливается большое количество масла 50. *Ch. oleofaciens*
- ++ Клетки до 50 мкм в диам.; с возрастом культуры оболочка утолщается до 7—11 мкм; накопления масла не отмечалось 51. *Ch. texanum*
- ** Вегетативные клетки до 60 мкм в диам.; клеточная оболочка с возрастом культуры заметно не утолщается 52. *Ch. macrostigmatum*

1 *Chlorococcum schwarzii* Ettl et Gartner (табл. 4, 1—4).

Ettl, Gartner 1987 : 512, 1988c : 186, fig. 128 — *Hypnomonas schizochlamys* Archib. sensu Schwarz, 1975 : 64, fig. 20 (цит. по: Ettl, Gartner, 1988c).

Клетки обычно в скоплениях, зрелые — шаровидные, 10—15 мкм в диам. Молодая тонкая, гладкая, у молодых клеток, переходящих от зооспор, часто с четливым хвостовидным выростом на заднем конце; у старых клеток иногда 2 мкм толщ. Хлоропласт обычно немного рассеченный. Пиреноид 1, небольшой, не всегда отчетливый, расположенный в утолщенной части хлоропласта, руденный мелкими, расположенными продольными рядами крахмальными зернами. Сократительные вакуоли 2, апикальные. Ядро 1.

Зооспоры реповидные, спереди тупо закругленные, без папиллы, сзади постепенно суживающиеся и заостренные, 6—11 мкм дл., 3—4 мкм шир., с маленькой грибовидной стигмой, хлоропластом, не достигающим до заднего конца клетки, и длинным пиреноидом. Апланоспоры по 2—4.

Половое размножение и покоящиеся стадии не наблюдались.

Почва.

Югославия (Далмация).

2 *Chlorococcum pamiricum* Archib. (табл. 4, 5—8).

Archibald, 1988 : 122—123, fig. 1—4.

Шаровидные клетки в молодых культурах 4—7 мкм в диам., эллипсоидные, 10 мкм дл., 5 мкм шир., с возрастом культуры — шаровидные, до 18 мкм в диам. и эллипсоидные, до 20 мкм дл., 13 мкм шир. Оболочка 0.5 мкм толщ. или более — в молодых и до 1.5 мкм толщ. — в стареющих культурах. Пиреноид отчетливый, окруженный 2 крахмальными скорлупками. Ядра от 2 до многих.

Зооспоры овальные, 8—10 мкм дл., 3.5 мкм шир., с небольшой папиллой, со стороны стигмы и передним ядром; образуются крайне редко. Апланоспоры по 2—16.

Половое размножение не наблюдалось.

Происхождение типового образца неизвестно.

Приведенные в первоописании сведения о помере и происхождении типового образца со ссылкой на коллекцию Ботанического института им. В.Л. Комарова не ошибочны. Эти сведения относятся к водоросли другого рода, содержащейся в названной коллекции. Согласно исходному диагнозу, водоросль размножается одновременно апланоспорами, зооспоры образуются крайне редко.

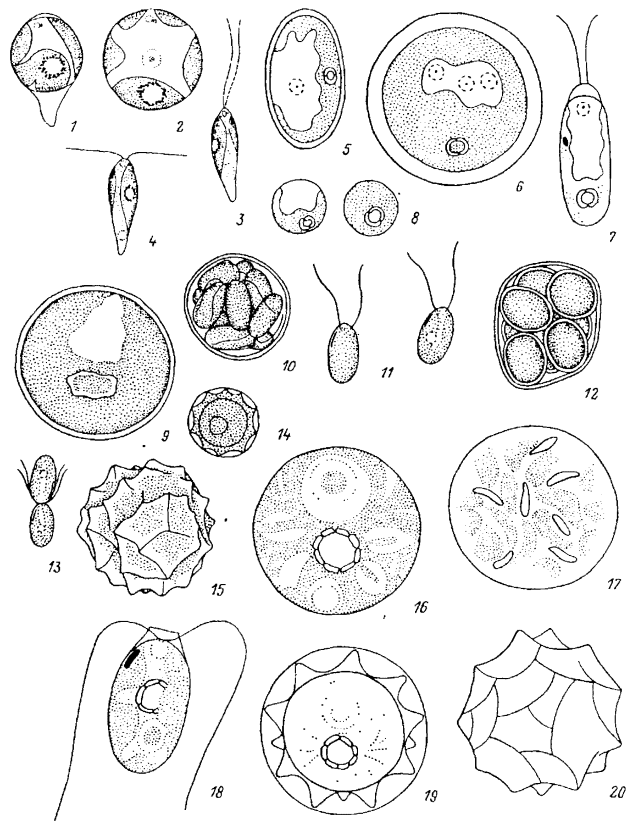


Таблица 4

1—4 — *Chlorococcum schwarzii* Ettl et Gartner 1 — молодая клетка, 2 — зрелая клетка, 3, 4 — зооспоры, 5—8 — *Ch. pamiricum* Archib.: 5 — молодая клетка, 6 — зрелая клетка, 7 — зооспора, 8 — апланоспора, 9—15 — *Ch. echinozygotum* Starr: 9 — зрелая клетка, 10 — зооспорангий, 11 — зооспоры, 12 — апланоспорангий, 13 — слияние гамет, 14 — незрелая зигота, 15 — зрелая зигота; 16—20 — *Ch. costatozygotum* Ettl et Gartner: 16, 17 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 18 — зооспора, 19 — незрелая зигота, 20 — зрелая зигота (1—4, 16—20 — по Ettl, Gartner, 1988c; 5—8 — по Archibald, 1988; 9—15 — по Starr, 1955)

3. *Chlorococcum echinozygotum* Starr (табл. 4, 9—15).

Starr, 1955 : 18—26, fig. 22—57; Archibald, Bold, 1970a : 27—28, fig. 16, 52.

Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, до 30 мкм в диам. Оболочка до 1.5 мкм толщ., с возрастом культуры заметно не утолщающаяся

хлоропласт полый, шаровидный, с отверстием или без него. Пиреноид 1 (иногда окруженный несколькими зернами крахмала). Запасные продукты — крахмал в большом количестве, иногда масло. Иногда видны 2 сократительные вакуоли.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления. Зооспоры по 2—32, эллипсоидные, в среднем 7,5 мкм дл., 4 мкм шир., с передней венной стигмой.

Почвоный процесс — изогамия, гаметы не отличимы от зооспор. Зрелые зиготы шиноватой оболочкой, при прорастании дают начало 4 подвижным или неподвижным клеткам.

Почва.
Филиппинские о-ва.

P. Archibald и H. C. Bold (1970a) дали виду следующую характеристику. Клетки молодых культур яйцевидные или почти шаровидные, 5—10 мкм, с возрастом культуры — шаровидные, до 20—30 мкм в диам. и оболочкой до 5—6 мкм толщ. реноид со сплошной крахмальной оберткой. Зооспоры 6 мкм дл., 4 мкм шир., средней стигмой и ядром, расположенным в передней половине клетки. Гаметы апланоспоры известны.

В этом описании в отличие от исходного приводятся данные о сильном истончении клеточной оболочки при старении культуры и ничего не говорится о ризитальных вакуолях в вегетативных клетках, так же как и о способе точного деления при образовании репродуктивных клеток. По видимому, у этой водоросли деление может происходить различным путем последовательно, как указывается в первоописании, или прогрессивным, которое наблюдалось и изучении типового штамма (Deason, 1965).

4 *Chlorococcum costatoyzotum* Ettl et Gartner (табл. 4, 16—20).

Ettl, Gartner, 1987 : 512; 1988c : 193, fig. 134.

Молодые клетки эллипсоидные или яйцевидные, зрелые — шаровидные, 12—иногда до 30 мкм в диам. Оболочка умеренно толстая, при старении культур 5 мкм толщ. Хлоропласт глубококашевидный, с 2 супротивно расположенными вырезками, на поверхности трещиноватый и отчетливо полосатый благодаря густым, идущим от центральной, содержащей пиреноид части. Пиреноид 1, эллипсоидный, шаровидный или неправильной формы, окруженный слоем крупных крахмальных зерен. Две сократительные вакуоли и ядро расположены в противоположных маленькой апикальной и большой базальной вырезках хлоропласта.

Зооспоры эллипсоидные, 7—12 мкм дл., 3—5 мкм шир., с широкой ладьевидной папиллой, со жгутиками, в 1,5 раза длиннее тела зооспоры, с передней стигмой, боковым хлоропластом, средним пиреноидом и задним ядром. Апланоспоры образуются часто.

Половой процесс — изогамия; гаметы идентичны зооспорам. Зигота с гребне-но-бородчатой оболочкой, до 25 мкм в диам.

Лесная почва

Италия (Южн. Тироль).

По авторской характеристике хлоропласта создается впечатление, что он имеет не пристенное, а центральное положение. Поэтому принадлежность этой водоросли к роду *Chlorococcum* представляется сомнительной. Водоросль больше похожа на представителей рода *Macrochloris*. Однако для окончательного решения вопроса о ее родовой принадлежности необходимо посмотреть типовой образец, которым мы не располагаем.

По строению оболочки у зиготы вид сходен с *Ch. echinozygotum*, от которого отличается прежде всего формой хлоропласта.

5 *Chlorococcum minimum* Ettl et Gartner (табл. 5, 1—3).

Ettl, Gartner, 1987 : 511—512; 1988c : 180, fig. 122.

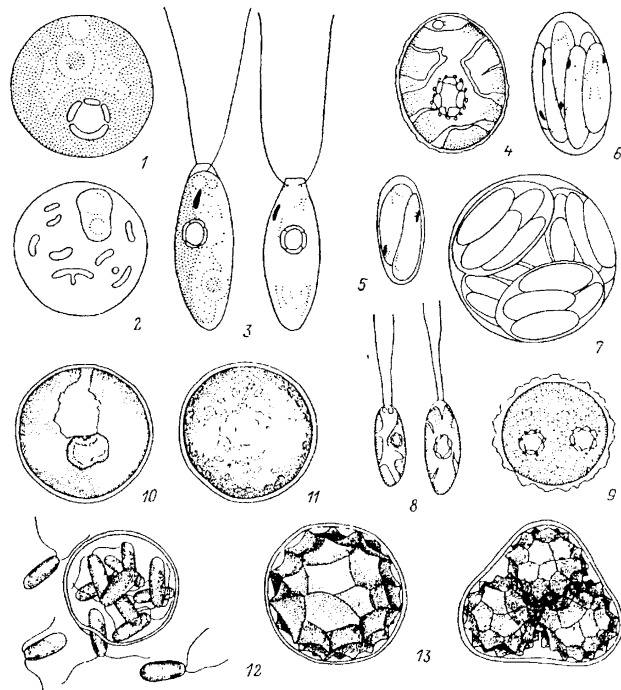


Таблица 5

1—3 — *Chlorococcum minimum* Ettl et Gartner. 1, 2 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 3 — зооспора (2 проекции); 4—9 — *Ch. schizochlamys* (Korsch.) Philpote. 4 — зрелая клетка, 5—7 — зооспорангии, 8 — зооспора, 9 — акинета, 10—13 — *Ch. hypnosporum* Starr. 10, 11 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 12 — освобождение зооспор, 13 — апланоспоры (1—9 — по Ettl, Gartner, 1988c, 10—13 — по Starr, 1955)

Молодые клетки яйцевидные и эллипсоидные, зрелые — шаровидные, 8—14, реже 16 мкм в диам. Оболочка всегда тонкая. Хлоропласт массивный, от глубококашевидного (горшковидного) до почти шаровидного, полого, с апикальным отверстием и сильно утолщенным основанием, часто рассеченный небольшими трещинами; у молодых клеток — с глубокими вырезками, позднее исчезающими. Пиреноид 1, крупный, шаровидный или широкоэллипсоидный, расположенный в утолщенном основании хлоропласта и окруженный 2—5 крупными зернами крахмала. Сократительные вакуоли 2, апикальные. Ядро 1.

Зооспоры эллипсоидно-веретеновидные, на переднем конце с широкой усеченно-конусовидной папиллой, сзади слегка заостренные, 6—8 мкм дл., около 3,5 мкм шир., со жгутиками, в 1,5 раза длиннее тела зооспоры, с передней стигмой, корытообразным хлоропластом, средним пиреноидом и задним ядром.

Половой процесс — изогамия; гаметы морфологически не отличимы от зооспор. Зиготы вначале похожи на вегетативные клетки, позднее — с более грубой темной оболочкой и большим количеством масла.

Лесная почва.

Италия (Южн. Тироль).

Согласно авторам, *Ch. minimum* отличается от *Ch. minutum* рассеченным зоропластом и наличием паниллы у зооспор.

6. *Chlorococcum schizochlamys* (Korsch.) Philipose (табл. 5, 4—9).

Philipose, 1967 : 75; Ettl, Gärtner, 1988c : 186—188, fig. 129. — *Hypomonas schizochlamys* Korsch, Коршиков, 1953 : 57, рис. 1.

Молодые клетки эллипсоидные и яйцевидные, зрелые — широкоэллипсоидные или шаровидные, до 15—20, изредка 25 мкм в диам. В молодых клетках центральная часть хлоропласта с пиреноидом занимает боковое пристенное положение, от нее отходят и простираются на противоположную сторону лучевидные тонкие лопасти, в зрелых клетках хлоропласт чашевидный. Пиреноид 1, окруженный многочисленными зернами крахмала. Ядро 1. Сократительные вакуоли 2, пикальные. Покоящиеся клетки (акинеты) с бороздчатой оболочкой и 2 пиреноидами.

Зооспоры по 2—8, редко по 16, освобождающиеся путем разрыва оболочки материнской клетки, цилиндрические или эллипсоидные, 8—10 мкм дл., 5—7 мкм шир., с низкой тупой неотчетливой паниллой, со жгутиками, немного длиннее тела зооспоры, боковым звездчато-рассеченным хлоропластом, с передними стигмой и ядром. Апланоспоры известны.

Половое размножение не наблюдалось.

В культуре водорослей, почва.

Украина (окрестн. г. Харькова). — Югославия (Далмация).

В приведенном описании использованы данные А. А. Коршикова (1953) и Ettl и G. Gärtner (1988c). В диагнозе вида А. А. Коршикова клетки с 2 ядрами, хлоропластами и 2 пиреноидами названы зрелыми вегетативными. По мнению Ettl и G. Gärtner, их следует считать делящимися. Последняя оценка представляется более правильной.

7. *Chlorococcum hypnosporum* Starr (табл. 5, 10—13).

Starr, 1955 : 25—30, fig. 58—80, Archibald, Bold, 1970a : 30—31, fig. 56—57; Андреева и др., 1985 : 8, рис. 1 : 9—12.

Молодые клетки яйцевидные, зрелые — шаровидные, до 30 мкм в диам. Оболочка тонкая, при старении культуры заметно не утолщающаяся. Хлоропласт чашевидный, шаровидный. Пиреноид 1, окружен несколькими (2—5) крупными зернами крахмала.

Запасные продукты — крахмал в большом количестве, иногда масло. Часто видны 2 сократительные вакуоли. Ядро 1.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления. Зооспоры эллипсоидные, в среднем 7.5 мкм дл., 3.5 мкм шир., с передней линейной стигмой.

Половое размножение не наблюдалось.

Покоящиеся клетки, обильные в стареющих культурах, с гладким наружным и шиповатым внутренним слоями оболочки, заполненные маслом, при прорастании дают начало 2 клеткам.

Почвы

США (штат Теннесси). — Россия (Исп. и Моск. обл., Прибайкалье). — Украина (Полесье) (Андреева, Сдобникова, 1975; Андреева, Стрелкова, 1983; Андреева и др., 1985; Чашлыгина, 1975, 1976, 1996).

Согласно первоописанию, отклонения в 1 мкм от средних размеров у зооспор весьма обычны. P. Archibald и H. C. Bold (1970a) дали виду *Ch. hypnosporum*

следующую характеристику. Шаровидные клетки в молодых культурах 11—16 мкм в диам., с возрастом культуры — до 25—30 мкм в диам. и оболочкой до 5—6 мкм толщ. Пиреноид с крахмальной оберткой, состоящей из 4—5 скорлупок. Шиповатые гинноспоры (покоящиеся клетки) обычны в стареющих культурах. Зооспоры 13 мкм дл., 5.5 мкм шир., с передней стигмой около 2 мкм дл. и ядром, расположенным в задней половине клетки (срединно-задним).

Половой процесс — изогамия, гаметы не отличимы от зооспор. Зиготы с гладкой оболочкой.

Между описаниями R. Starr и P. Archibald, H. C. Bold имеется ряд существенных различий, среди которых в первую очередь следует назвать разные размеры зооспор. Возможно, это вызвано неодинаковыми условиями выращивания водоросли.

8. *Chlorococcum compactum* Ettl et Gärtner (табл. 6, 1—3).

Ettl, Gärtner, 1987 : 512—513; 1988c : 197, fig. 138.

Молодые клетки эллипсоидные или почти шаровидные, зрелые — шаровидные, 15—30, в старых культурах — до 50 мкм в диам. Оболочка тонкая до умеренно толстой. Хлоропласт массивный, почти шаровидный, снаружи трещиноватый, с бороздчатой внутренней поверхностью и локальным утолщением, содержащим пиреноид. Пиреноид 1, от более или менее шаровидного до широкоэллипсоидного, окружен многочисленными зернами крахмала. Две сократительные вакуоли расположены в вырезке хлоропласта. Покоящиеся клетки с шиповатой оболочкой.

Зооспоры удлиненно-эллипсоидные до почти цилиндрических, 10—11 мкм дл., 3.5—5 мкм шир., с отчетливой округло-ладьевидной паниллой, со жгутиками, в 1.5 раза длиннее тела зооспоры, передней линейной стигмой, корытовидным бороздчатым хлоропластом, средним пиреноидом и задним ядром. Апланоспоры по 4.

Половое размножение не наблюдалось.

Происхождение неизвестно.

Вид описан по культуре UTEX 1242 из коллекции университета в Техасе (Starr, 1978), хранящиеся под названием *Chlorococcum polymorphum* Bischoff et Bold.

9. *Chlorococcum lobatum* (Korsch) Fritsch et John (табл. 6, 4—12).

Fritsch, John, 1942 : 376—377; Ettl, Gärtner, 1988c : 180—182, fig. 123—124. — *Hypomonas lobata* Korsch., Korshikov, 1926 : 493, tab. 4, fig. 8—18. Коршиков, 1953 : 59, рис. 3.

Клетки одиночные или во временных скоплениях, молодые — эллипсоидные, зрелые — шаровидные, около 20 мкм в диам. Оболочка относительно толстая, в очень старых культурах — с мощными локальными утолщениями внутреннего слоя. Хлоропласт чашевидный, лопастный, в зрелых клетках с небольшим основанием, содержащим пиреноид, и боковыми стенками, рассеченными на отдельные части. Пиреноид 1. Запасный продукт — крахмал. Сократительные вакуоли 2. Ядро 1.

Зооспоры по 2—16, освобождающиеся путем разрыва оболочки материнской клетки, удлиненно-эллипсоидные, 6—9 мкм дл., с широким тупым носиком, передней стигмой, пластинчатым боковым хлоропластом, 1 пиреноидом и ядром, расположенным в средней или задней частях клетки.

Половое размножение не наблюдалось.

Лука, почвы.

Украина (Сумская обл.). — Россия (Лен. обл., Прибайкалье) (Андреева, Сдобникова, 1975; Чашлыгина, 1996). — Англия. — Австрия. — Антарктида.

Вероятно, широко распространенный вид.

А. А. Коршиков (1926) в кратком диагнозе и в более подробном описании водоросли указывает разные размеры зооспор: 6—9 мкм в первом случае и 8—10 мкм — во втором. В определителе (Коршиков, 1953) в характеристике зоо-

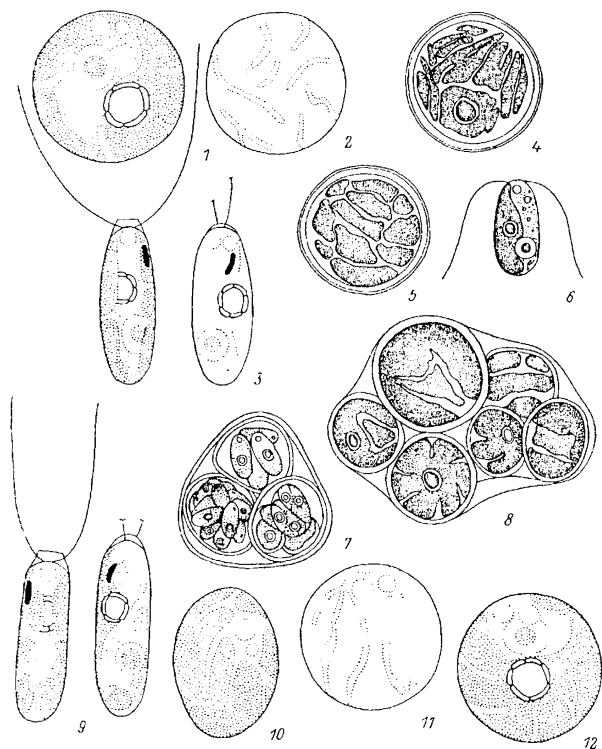


Таблица 6

— *Chlorococcum contractum* Ettl et Gartner. 1, 2 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 3 — зооспора (вид с поверхности), 4—12 — *Ch. lobatum* (Korsch.) Fritsch et John. 4, 5 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 6, 7 — зооспоры (9 — 2 проекции), 7 — зооспорангий, 8 — группа клеток, 10 — молодая клетка (вид с поверхности), 11, 12 — зрелая клетка (вид с поверхности и оптическое сечение) (1—3, 9—12 — по Ettl, Gartner, 1988c, 4—8 — по Коршиков, 1926)

ор приведены первые цифры. Там же сказано, что покоящиеся стадии у данной группы не наблюдались. Согласно Fritsch et John (1942), у *Ch. lobatum* покоящиеся клетки известны, и их оболочка имеет бородавчатую структуру. Что касается крахмальной оболочки пиреноида, то у А. А. Коршикова нигде нет сведений о ее строении, а на рисунках, сопровождающих описание вида *Pyrenomonas lobata*, она изображена в виде сплошного кольца. Согласно Ettl et Gartner (1988c), оболочка пиреноида состоит из отдельных крахмальных зерен. Отсутствие новой культуры не позволяет точно охарактеризовать оболочку пиреноида. Возможно, что она может быть и сплошной, и сегментированной.

10 *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Menegh. (табл. 7, 1—10) Meneghini, 1842 : 27—28, tab. 2, fig. 3; Bold, 1931 : 577—599, tab. 32—36, Archibald, Bold, 1970a : 21, Ettl, Gartner, 1988c : 177—178, fig. 119—120. — *Chlorococcum chlorococcoides* (Korsch.) Philipose, 1967 : 74. — *Lepitaria infusionum* Schrank, 1811 : 11—13. — *Hypomonas chlorococcoides* Korsch, Korshikov, 1926 : 493, tab. 4, fig. 1—7, Коршиков, 1953 : 57—58, рис. 2

Клетки одиночные или в скоплениях, иногда объединяющих несколько поколений Шаровидные клетки 9—40 мкм в диам. Оболочка молодых клеток тонкая, с возрастом утолщающаяся и приобретающая слоистую структуру, не всегда различимую у живых клеток. Хлоропласт шаровидный, полный, с отверстием или без него. Пиреноид 1, изредка 2, часто неправильной формы, со сплошной или сегментированной крахмальной оболочкой. Запасные продукты — крошечные эллипсоидные или клиновидные зерна стромагического крахмала и бесцветные капли масла, часто многочисленные. Вакуоли иногда имеются. Клетки одноядерные, непосредственно перед делением многоядерные.

Зооспоры и апланоспоры образуются в результате прогрессивного деления. Зооспоры от 2 до многочисленных (свыше 40), часто освобождающиеся в слизистом пузырьке, эллипсоидные, до 6 мкм дл и 3 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, с маленькой передней линзовидной стигмой, влажничатым или лентовидным пристенным хлоропластом, пиреноидом, расположенным в задней части хлоропласта, и передним ядром. Апланоспоры иногда задерживаются в оболочке материнской клетки.

Половое размножение не наблюдалось.

Стоячие воды, почвы.

Италия — Россия (Лен. обл., Прибайкалье). — Таджикистан (Гиссарский хр., 1800—2000 м над ур. м.) (Андреева, Слободкина, 1975, Чапыгина, 1992, 1996)

Предложенное описание составлено по работе Н. С. Bold (1931), который в качестве лекотипа изучал живую культуру неизвестного происхождения и существенно дополнил видовую диагностику. В более поздней публикации (Archibald, Bold, 1970a) для *Ch. infusionum* указываются другие размеры зооспор: 6—8 мкм дл и 3—4 мкм шир.

11 *Chlorococcum diplobonticum* Hernd (табл. 8, 1—7)

Herndon, 1958b : 308—312, fig. 1—3, Archibald, Bold, 1970a : 25—26, fig. 14, 48—49, Андреева и др., 1985 : 7, рис. 1 : 5—8; Ettl, Gartner, 1988c : 191—193, fig. 132—133

Клетки образуются в результате слияния гамет, шаровидные, молодые — 9—13, зрелые — 25—30, максимум 40 мкм в диам. Оболочка тонкая, с возрастом клетки утолщающаяся незначительно. Хлоропласт шаровидный, полный. Пиреноид 1, иногда их несколько. Запасные продукты — крахмал, часто в большом количестве, и масло. Ядро 1. Старые актиноидоподобные клетки (или зигоспоры) с утолщенной, 1.5—4 мкм толщ., часто слоистой оболочкой, с оранжевоокрашенным содержимым, большим количеством крахмала и небольшими скоплениями масла.

Половой процесс — изогамия. Гаметы образуются путем последовательного деления, от 4 до многочисленных (более 100), цилиндрические, эллипсоидные, иногда почти шаровидные и зауженные на заднем конце, 8—12 мкм дл., 3—5 мкм шир., с передней стигмой, пристенным хлоропластом, не всегда хорошо различимым пиреноидом и задним ядром; освобождаются путем разрыва материнской оболочки. Гаметы иногда могут функционировать как зооспоры. Апланоспоры известны.

Почвы.

Ямайка. — Россия (Киров. обл., Примор. край). — Украина (Полесье). — Казахстан (Андреева, Стрелкова, 1983; Андреева и др., 1986; Андреева, Чапыгина, 1989)

W. Herndon (1958b) назвал клетки, возникающие в результате слияния гамет, вегетативными, поскольку они растут и развиваются аналогично таковым других видов рода *Chlorococcum*, и высказал предположение, что они диплоидные.

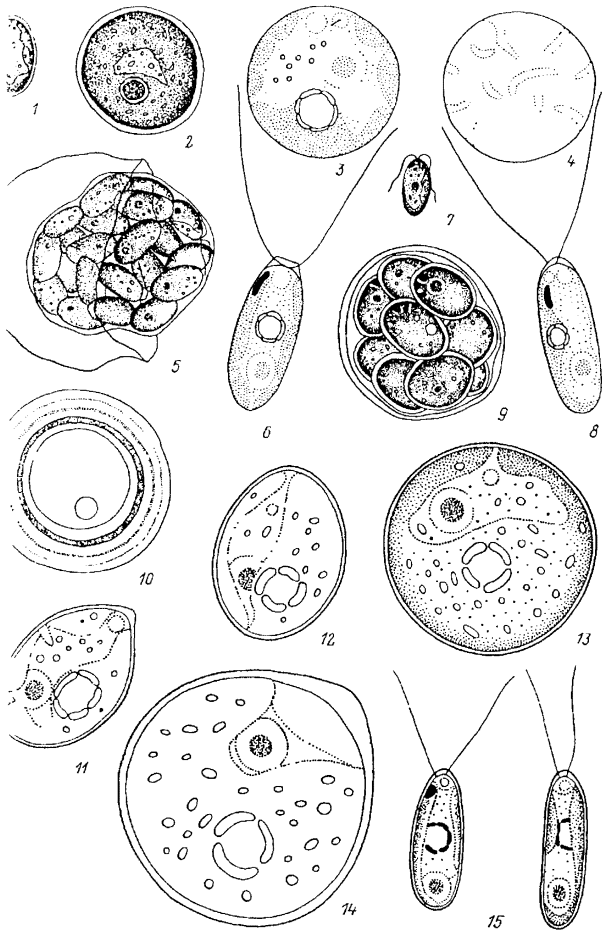


Таблица 7

Chlorella thuyabotanicum (Schrank) Menegh. 1 — молодая клетка, 2—4 — зрелые клетки (3 — оптическое сечение, 4 — вид с поверхности), 5 — зооспорангий, 6—8 — зооспоры, 9 — апланоспорангий, 10 — старая клетка с толстой слизистой оболочкой, 11—15 — *Ch. rapallatum* Demetz. 11, 12 — молодые клетки, 13, 14 — зрелые клетки, 15 — зооспора (2 проекции) (1, 2, 5, 7, 9, 10 — по Bold 1931, 3, 4, 6, 8 — по Eil, Gärtner, 1988c, 11—15 — по Демченко, 1996)

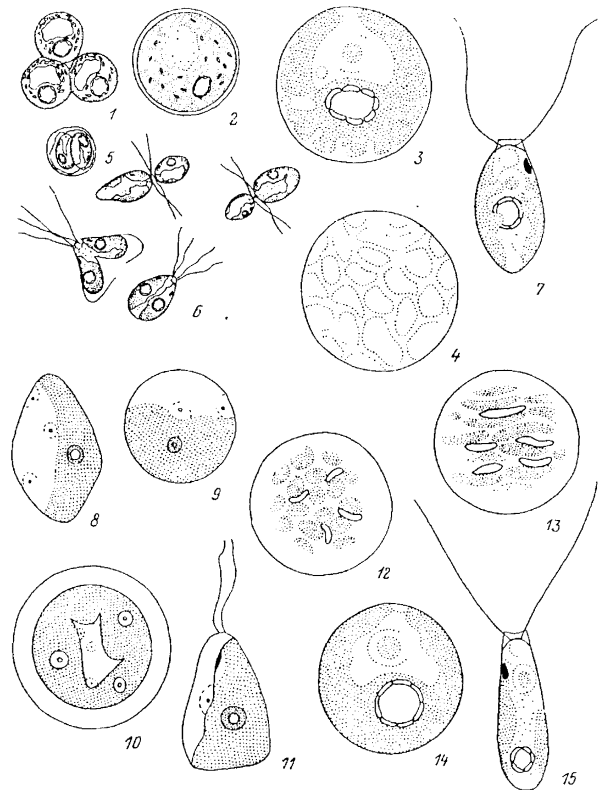


Таблица 8

1—7 — *Chlorella thuyabotanicum* Herd.: 1 — молодые клетки, 2—4 — зрелые клетки (2, 3 — оптическое сечение, 4 — вид с поверхности), 5 — зооспорангий, 6 — слияние гамет, 7 — зооспора, 8—11 — *Ch. aeruginosa* Archib. 8, 9 — молодые клетки, 10 — зрелая клетка, 11 — зооспора, 12—15 — *Ch. refringens* Archib. et Bold. 12—14 — зрелые клетки (вид с поверхности, 14 — оптическое сечение), 15 — зооспора (1, 2, 5, 6 — по Herndon, 1958b; 8—11 — по Archibald, 1979, 3, 4, 7, 12—15 — по Eil, Gärtner, 1988c)

Р. Archibald и Н. С. Bold, изучавшие позже ту же самую культуру, по которой был описан вид, составили несколько иное описание шаровидные вегетативные клетки в культурах 2-недельного возраста 9—16 мкм в diam., с оболочкой до 1 мкм толщ., позже — до 30—40 мкм в diam и оболочкой до 9 мкм толщ. Пиреноид обычно 1, иногда 2, со слоистой крахмальной оберткой. Акинетоидные оранжевоокрашенные клетки в старых культурах не наблюдались. Раз-

поение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры 6 мкм дл., 3 мкм шир., с редицей стигмой и задним ядром. Половое размножение не наблюдалось.

Отсутствие полового процесса, по мнению Р. Archibald, объясняется длительным содержанием водоросли в культуре. Это предположение вполне допустимо наших материалах у водорослей, быстро выделенных в монокультуру послебора почвенных образцов, половой процесс всегда имел место, и развитие клеток, образующихся в результате слияния гамет, и их характеристика полностью совпадают с данными первоописания вида.

12. *Chlorococcum papillatum* Demcz. (табл. 7, 11—15).

Демченко, 1996 : 199—200, рис. 1—3.

Клетки эллипсоидные, яйцевидные и шаровидные, молодые — 8.4—9 мкм дл., 4—7.2 мкм шир., или 8.4—9.6 мкм в диам., зрелые и старые — 9—26.4 мкм дл., 6—24 мкм шир., или 10.8—36 мкм в диам. Оболочка молодых клеток 0.5 мкм толщ., у зрелых клеток до 1.5 мкм толщ., часто с 1 или несколькими сократительными изгибами. Хлоропласт в молодых клетках корытообразный, нередко с 2—4 лопастями, в зрелых клетках — чашевидный. Пиреноид один, иногда с крахмальной оберткой из 3—6 зерен. В молодых клетках сохраняются сократительные вакуоли. Ядро 1. Старые клетки с каплями оранжевого масла.

Спорангии шаровидные, 10.8—20.4 мкм в диам., или неправильные эллипсоидные и яйцевидные, 16.8—30 мкм дл., 15.6—27.6 мкм шир. Зооспоры и апланоспоры по 8—16—32, освобождающиеся путем ослизнения оболочки спонгизации. Зооспоры цилиндрические, слегка дорсовентральные, 7.2—8.4 мкм дл., 1—3.6 мкм шир., с небольшой седловидной пиллилой, со жгутиками, равными длине клетки, с передней небольшой овальной стигмой, пристенным корытообразным хлоропластом, выступающим около 2/3 клеточной периферии, боковым пиреноидом и задним ядром. Апланоспоры эллипсоидные, яйцевидные и шаровидные, после освобождения часто соединенные вместе.

Половое размножение не наблюдалось.

Дерново-подзолистая почва в дубово-сосновом лесу.

Украина (Киев. обл. — Пуша-Водница).

Размеры апланоспор в первоописании не приводятся.

Согласно автору вида, *Ch. papillatum* близок к видам *Ch. lobatum* и *Ch. schwarzi*, от которых отличается отсутствием сократительных вакуолей и непоявлением хлоропласта в зрелых клетках. Кроме того, оболочка *Ch. lobatum* лишена ярустов, а *Ch. schwarzi* имеет другое строение крахмальной обертки пиреноида. Зооспоры иной формы.

13. *Chlorococcum aegyptiacum* Archib. (табл. 8, 8—11).

Archibald, 1979 : 306—308, fig. 3, 14; Ettl, Gärtner, 1988c : 182—183, fig. 125.

В молодых культурах эллипсоидные клетки 10 мкм дл., 7 мкм шир., с тонкой оболочкой, шаровидные клетки до 15 мкм в диам., с тонкой (около 0.3 мкм) оболочкой, с возрастом культуры — до 30 мкм в диам. и оболочкой 3—10 мкм толщ. Пиреноиды от 1 до нескольких, рельефные, со сплошной крахмальной оберткой. Ядра многочисленные.

Зооспоры грушевидные, 10 мкм дл., 5—7 мкм шир., с хорошо очерченной стигмой и ядром, расположенными в передней половине клетки.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва с поля.

Египет.

Автор вида отмечает, что *Ch. aegyptiacum* имеет некоторое сходство с *Ch. laetevirens*, но отличается от него формой зооспор, толщиной оболочки у старых клеток и некоторыми другими особенностями.

14. *Chlorococcum refringens* Archib. et Bold (табл. 8, 12—15).

Archibald, Bold, 1970a : 41—42, fig. 32, 77; Ettl, Gärtner, 1988c : 190—191, fig. 131.

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 10—15 мкм в диам., с оболочкой около 0.3 мкм толщ., с возрастом культуры — до 30—35 мкм в диам. и оболочкой толщ. до 2 мкм. Часто по 2—3 пиреноида, с крахмальной оберткой, состоящей из нескольких отдельных зерен. Ядро 1.

Зооспоры веретеновидные, 7 мкм дл., 3 мкм шир., с передними стигмой и ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва из горфяного болота.

США (штат Индиана — окрестн. г. Эшкарта).

15. *Chlorococcum pleiopyrenigerum* (Moewus) Ettl et Gärtner (табл. 9, 1—6).

Ettl, Gärtner, 1987 : 512; 1988c : 183—185, fig. 127. — *Hyphomonas pleiopyrenigera* Moewus, 1953 : 408—409, fig. 3.

Шаровидные клетки до 30 мкм в диам. Оболочка 1—2 мкм толщ. Хлоропласт с отверстием неправильной формы и тонкими щелями. Пиреноиды от 1 до нескольких, с крахмальной оберткой из отдельных зерен. В молодых клетках сохраняются 2 сократительные вакуоли. Ядро 1.

Зооспоры по 16 и более, 11 мкм дл., 6 мкм шир., с заостренной пиллилой, жгутиками, равными длине зооспоры, удлиненной стигмой в передней трети клетки, 1 хлоропластом, занимающим разное положение, иногда с 2 или 3 пиреноидами и средним ядром. Апланоспоры по 4—8 или 16 (на лагере).

Половое размножение не наблюдалось.

В удлинении сильно пересохшего ручья, почва.

Австралия (окрестн. Брокен Хилл) — Россия (Лен. обл.) (Чаплыгина, 1996).

16. *Chlorococcum pinguidum* Arce et Bold (табл. 9, 7—9).

Arce, Bold, 1958 : 498—499, fig. 32—41, 93; Archibald, Bold, 1970a : 40, fig. 30—72; Ettl, Gärtner, 1988c : 188—189, fig. 130.

Шаровидные клетки до 47 мкм в диам. Оболочка гонкая, с возрастом культуры утолщающаяся за счет наружных пектиновых слоев до 3.4 мкм и приобретающая слоистость, без слизи. Хлоропласт молодых клеток с однополярным отверстием, в зрелых клетках массивный. Пиреноид обычно 1, иногда их несколько. Запасные продукты — желтоокрашенные капли масла. Ядро 1.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления. Зооспоры по 2—32 и более, цилиндрические или эллипсоидные, 5—10 мкм дл., 3—5 мкм шир., с передней стигмой, пристенным хлоропластом, 1 пиреноидом и передним ядром. Апланоспоры по 2—8.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы и вулканические выбросы.

Куба. — Россия (Лен. обл., п-ов Камчатка — вулкан Толбачек) (Штина и др., 1992; Чаплыгина, 1996).

Р. Archibald и Н. С. Bold (1970a), повторно изучавшие типовой штамм, составили следующее описание вида. Vegetативные клетки в молодых культурах 10—15 мкм в диам., с оболочкой 2 мкм толщ., с возрастом культуры клетки до 45—50 мкм в диам. Пиреноид 1, иногда 2, с крахмальной оберткой, состоящей из 4—5 зерен. Зооспоры около 11 мкм дл., 5 мкм шир., с передними стигмой и ядром. Апланоспоры известны.

17. *Chlorococcum oviforme* Archib. et Bold (табл. 9, 10—12).

Archibald, Bold, 1970a : 37—38, fig. 31, 75—76; Андреева и др., 1986 : 5, рис. 1, 9—13, 2, 1—5; Ettl, Gärtner, 1988c : 205, fig. 145.

Клетки в культурах 2-недельного возраста грушевидные, яйцевидные или шаровидные, до 15 мкм в диам. и оболочкой около 1 мкм толщ., заметно не

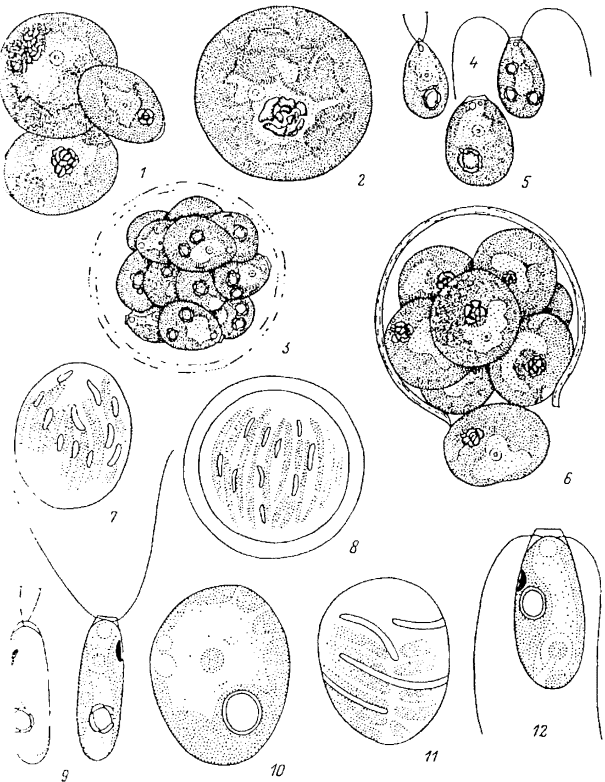


Таблица 9

Chlorococcum pleurococcum (Moeswus) Litt et Sjöberg. 1 — молодые клетки, 2 — зрелая клетка, 3 — зооспора, 4 — зооспора, 5 — остановившаяся зооспора (без жгутиков), 6 — алгаенолит, 7—9 — *Ch. pinguidum* Arce et Bold: 7 — клетка, 8 — старая клетка с утолщенной оболочкой, 9 — зооспора (2 проекции), 10—12 — *Ch. oviforme* Archib et Bold: 10 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 11 — зооспора (1—6 — по Moeswus, 1953, 7—12 — по Ettl, Gärtner, 1988c)

увеличиваются в размере с возрастом культуры, с оболочкой, утолщающейся до 3 мкм. Хлоропласт массивный. Пиреноид обычно 1, расположенный в центре хлоропласта, окруженный сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1. Споры яйцевидные, 10 мкм дл., 5 мкм шир., с передней стигмой и задним

Половое размножение не наблюдалось.

США (штат Теннесси) — Россия (Лен. и Киров. обл.) (Андреева и др., 1986; Чаплыгина, 1996).

18. *Chlorococcum rugosum* Archib. et Bold (табл. 10, 1—3). Archibald, Bold, 1970a : 43—44, fig. 8, 80, Ettl, Gärtner, 1988c : 229—231, fig. 175.

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста до 15 мкм в диам., с возрастом культуры заметно не увеличивающиеся. Оболочка около 1 мкм толщ независимо от возраста культуры, в жидких культурах окруженная слизью. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1.

Зооспоры 10 мкм дл., 5 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром. Половое размножение не наблюдалось.

Песок на морском побережье.

США (штат Техас — г. Порт-Изабель).

Согласно первоописанию, отличается от остальных видов особым характером роста, что подчеркивается видовым эпитетом.

19. *Chlorococcum isabeliense* Archib. et Bold (табл. 10, 4, 5). Archibald, Bold, 1970a : 31—32, fig. 20, 58—59, Ettl, Gärtner, 1988c : 216, fig. 158.

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 12—15 мкм в диам., с оболочкой около 0.3 мкм толщ., с возрастом культуры заметно не изменяющиеся. Хлоропласт массивный. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1.

Зооспоры яйцевидные, 10 мкм дл., 3.5 мкм шир., с передней стигмой и средне-задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Песок и трещины в скалах, заполненные водой, на морском побережье.

США (штат Техас — г. Порт-Изабель). — Россия (Кольский п-ов, Дальние Зеленцы) (Андреева и Стрелкова, 1983)

Согласно авторам вида, *Ch. isabeliense* больше всего похож на *Ch. hypnosporum*, от которого отличается размерами вегетативных клеток и зооспор, тонкой оболочкой и отсутствием гинноспор.

20. *Chlorococcum pulchrum* Archib. et Bold (табл. 10, 6, 7). Archibald, Bold, 1970a : 40—41, fig. 4, 73—74; Ettl, Gärtner, 1988c : 210, fig. 150

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 10—15 мкм в диам. и оболочкой около 0.3 мкм толщ., с возрастом культуры — до 15—20 мкм в диам. и оболочкой до 1 мкм толщ. Хлоропласт массивный, с 1 отверстием и тонкими трещинами на поверхности. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1.

Зооспоры яйцевидные, 7 мкм дл., 3 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром. Пустые оболочки зооспорангиев продолжительное время сохраняются в чистых культурах.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва из торфяного болота.

США (штат Индиана — окрестн. г. Элкхарга).

Благодаря тонким щелям на поверхности хлоропласт водоросли выглядит как сегчатый или кружевной и этой особенностью отличается от хлоропластов осуживших видов.

21. *Chlorococcum typicum* Archib. et Bold (табл. 10, 8, 9). Archibald, Bold, 1970a : 46—47, fig. 36, 89—91, Ettl, Gärtner, 1988c : 225, fig. 168.

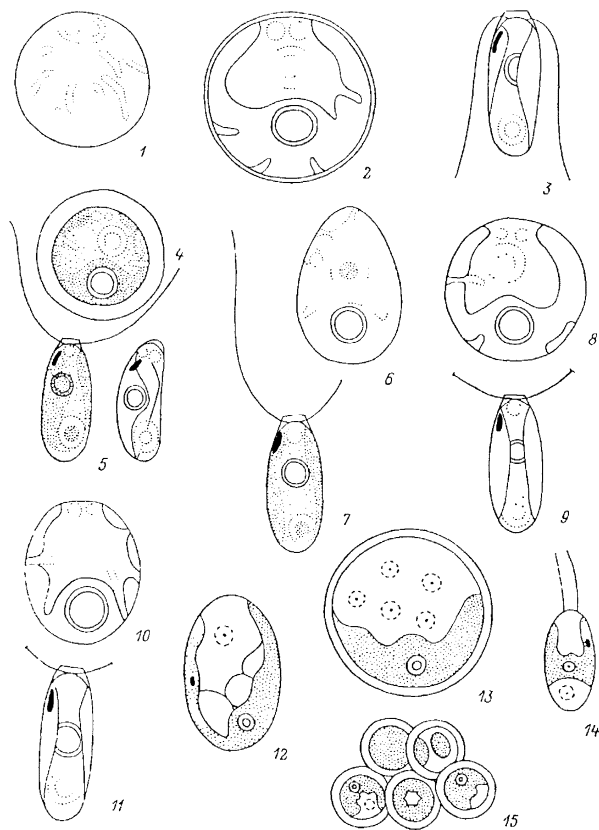


Таблица 10

— *Chlorococcum rugosum* Archib. et Bold, 1, 2 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 3 — зооспора, — *Ch. pulchrum* Archib. et Bold 4 — зрелая клетка (оптическое сечение), 5 — зооспора (2 просмотра), 6, 7 — *Ch. pulchrum* Archib. et Bold 6 — зрелая клетка (оптическое сечение), 7 — зооспора 8, 9 — *Ch. rugosum* Archib. et Bold 8 — зрелая клетка (оптическое сечение), 9 — зооспора 10, 11 — *Ch. aquaticum* Archib.; 10 — зрелая клетка (оптическое сечение), 11 — зооспора 12—15 — *Ch. salinum* Archib.; 12 — молодая клетка, 13 — зрелая клетка, 14 — зооспора, 15 — апланоспоры (1—11 — по Lut, Gärtner, 1988c, 12—15 — по Archibald, 1988)

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 10—15 мкм в диам., с оболочкой (около 0,3 мкм толщ.) оболочкой, с возрастом культуры — до 20 мкм и точкой до 1 мкм толщ. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1

Зооспоры яйцевидные, 10 мкм дл., 4 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось

Почва из болотистой местности

США (штат Огайо)

22. *Chlorococcum minutum* Starr (табл. 11, 1—10). Starr, 1955 : 30—35, fig 81—103, Archibald, Bold, 1970a : 35, fig. 25, 64

Молодые клетки яйцевидные, зрелые — шаровидные, максимум 10 мкм в диам. Пиреноид 1. Запасные продукты — крахмал в большом количестве, иногда масло. Часто видны 2 сократительные вакуоли. Ядро 1.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления. Зооспоры яйцевидные, в среднем 6 мкм дл., 3 мкм шир., с передней линенной стигмой.

Половой процесс — изогамия, гаметы не отличимы от зооспор. Зиготы с гладкой оболочкой и большим количеством масла; прорастания не наблюдалось. Почвы.

Индия (г. Бомбей). — Россия (Моск. и Костром обл., п-ов Таймыр). — Таджикистан (Гиссарский хр., около 2800 м над ур. м.) (Андреева, Стрелкова, 1983, Чаплигина, 1976, 1992).

Характеристика этого вида по Р. Archibald и П. С. Bold (1970a) следующая: в молодых культурах много яйцевидных и субшаровидных клеток, шаровидные клетки 4—6 мкм в диам., с возрастом культуры — до 20 мкм в диам. и оболочкой 5—6 мкм толщ. Пиреноид со сплошной крахмальной оберткой. Зооспоры 6—7 мкм дл., 3—5 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром. Половое размножение не наблюдалось.

23. *Chlorococcum aquaticum* Archib. (табл. 10, 10, 11) Archibald, 1979 : 309—310, fig 7; Ettl, Gärtner, 1988c : 227, fig 171.

В молодых культурах эллипсоидные клетки 10—12 мкм дл., 5—7 мкм шир., шаровидные клетки 10—12 мкм в диам., оболочка около 0,5 мкм толщ., с возрастом культуры клетки до 20 мкм в диам., оболочка до 2,5 мкм толщ. Пиреноид 1, рельефный, со сплошной крахмальной оберткой. Ядра многочисленные.

Зооспоры 7 мкм дл., 3 мкм шир., с передней стигмой и срединным ядром. Половое размножение не наблюдалось.

Озеро, планктон.

Куба.

Согласно автору вида, *Ch. aquaticum* сходен с *Ch. oleofaciens* и *Ch. pulchrum*, но от первого отличается величиной клеток в стареющих культурах, а от второго — отсутствием щелей в хлоропласте, наличием в стареющих культурах эллипсоидных клеток и более сильным утолщением клеточной оболочки.

24. *Chlorococcum salinum* Archib. (табл. 10, 12—15). Archibald, 1988 : 123—124, fig. 5—8.

Шаровидные клетки в молодых культурах 8—10 мкм в диам., эллипсоидные — 10—12 мкм дл., 4—6 мкм шир., с возрастом культуры — шаровидные, до 18 мкм в диам. Оболочка 0,5 мкм толщ. или менее в молодых культурах, до 3 мкм толщ. — в стареющих. Пиреноид не очень отчетливый, окружен сплошной крахмальной оберткой. Ядра многочисленные.

Зооспоры взретенковидные, 6 мкм дл., 3 мкм шир., со срединной стигмой и задним ядром; образуются крайне редко. Апланоспоры образуются часто.

Половое размножение не наблюдалось.

Происхождение типового образца неизвестно.

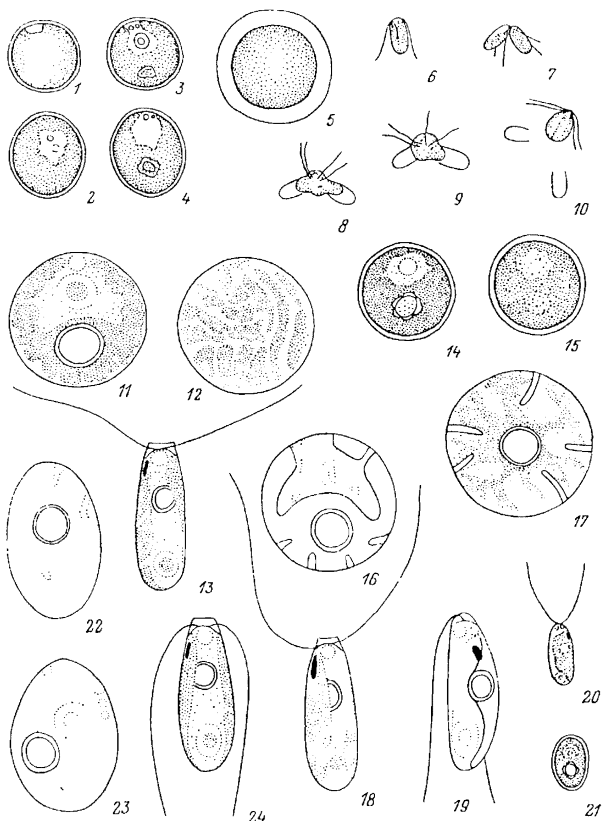


Таблица 11

1—4 — *Chlorococcum minutum* Starb. 1—4 — зрелые клетки (1, 2 — вид с поверхности, 3, 4 — оптическое сечение), 5 — молодая клетка, 6 — зооспора, 7—10 — сливные гаметы; 11—13 — *Ch. tatrense* Archib. 11, 12 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 13 — зооспора; 14—21 — *Ch. scabellum* Deason et Bold. 14—17 — зрелые клетки (14, 16 — оптическое сечение, 15, 17 — вид с поверхности), 18—20 — зооспоры, 21 — апланоспора; 22—24 — *Ch. arenosum* Archib. et Starb. 22, 23 — зрелые клетки (вид с поверхности и оптическое сечение), 24 — зооспора (1—10 — по Starb, 1955, 11—13, 16—19, 22—24 — по Ettl, Gärtner, 1988c; 14, 15, 20, 21 — по Deason, Bold, 1960).

Приведенные в исходном диагнозе сведения о местонахождении водоросли и чере типового образца (со ссылкой на коллекцию Ботанического ин-та РАН) избыточны и относятся к водоросли другого рода.

25 *Chlorococcum tatrense* Archib. (табл. 11, 11—13)

Archibald, 1979 : 306, fig. 1; Ettl, Gärtner, 1988c : 213, fig. 154.

В молодых культурах клетки эллипсоидные и шаровидные, 10—15 мкм в диам., с оболочкой 0,5 мкм толщ., с возрастом культуры — до 20 мкм в диам. и оболочкой до 2,5 мкм толщ. Пиреноид 1, неотчетливый, со сплошной крахмальной оберткой. Ядра многочисленные.

Зооспоры яйцевидные, 7 мкм дл., 3 мкм шир., с рельефной передней стигмой и задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Снежный детрит.

Чехия (горы Татры).

Согласно автору вида, *Ch. tatrense* больше всего похож на *Ch. pulchrum*, но отличается от него неотчетливым пиреноидом и сильным утолщением клеточной оболочки в стареющих культурах. Кроме того, хлоропласт *Ch. tatrense* менее массивный, лишен отверстия и не рассечен на поверхности.

26 *Chlorococcum scabellum* Deason et Bold (табл. 11, 14—21).

Deason, Bold, 1960 : 23—25, fig. 26—29, 93—95; Archibald, Bold, 1970a : 44—45, fig. 33, 83; Ettl, Gärtner, 1988c : 220, fig. 162, Андреева, Чаплыгина, 1989 : 13, рис. 2 : 9—14.

Клетки часто в скоплениях, молодые — яйцевидные или эллипсоидные, зрелые — шаровидные, до 20 мкм в диам. Оболочка с возрастом культуры утолщающаяся до 5 мкм и приобретающая концентрическую слоистость. Хлоропласт чашевидный. Пиреноид 1. Запасный продукт — капли масла различной величины, в стареющих культурах окрашивающиеся в оранжевый цвет. Ядро 1.

Зооспоры по 2—16, образующиеся путем последовательного деления, 7—9 мкм дл., 2,5—3 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром. Апланоспоры по 4—8, часто задерживающиеся в оболочке материнской клетки и дающие начало сложным клеточным комплексам.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы

США (штат Техас). — Россия (Лен и Костром. обл., Примор край — южн. отроги Сихотэ-Алиня). — Таджикистан (Гиссарский хр., 1800—3300 м над ур. м.) (Андреева, Стрелкова, 1983; Андреева, Чаплыгина, 1989; Чаплыгина, 1992).

Авторы вида подчеркивают следующие его особенности: обильное образование апланоспор, которые часто задерживаются в материнской оболочке, что приводит к возникновению сложных клеточных комплексов, и наличие в клетках старых культур оранжевоокрашенных капель масла, одна из которых, самая крупная, обычно расположена эксцентрично; клетки приобретают шаровидную форму только после прекращения роста, до этого они сохраняют эллипсоидную форму, т. е. округляются не быстро.

По данным Р. Archibald и Н. С. Bold (1970a), *Ch. scabellum* имеет следующую характеристику. Шаровидные клетки в молодых культурах 10—15 мкм в диам., с возрастом культуры — до 20 мкм в диам. и слоистой оболочкой до 5—6 мкм толщ. Пиреноид 1, гладкий, со сплошной крахмальной оберткой. В стареющих культурах оранжевоокрашенные капли масла. Зооспоры 7—9 мкм дл., 2,5—3 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром. Апланоспоры образуются обильно, пустые оболочки апланоспорангиев сохраняются продолжительное время.

27. *Chlorococcum perplexum* Archib. et Bold (табл. 12, 1—4)

Archibald, Bold, 1970a : 39—40, fig. 29, 71; Ettl, Gärtner, 1988c : 205—206, fig. 146.

Клетки в культурах 2-недельного возраста чаще эллипсоидные, шаровидные — до 11 мкм в диам., с возрастом культуры — до 15 мкм в диам., с оболочкой до 5 мкм толщ. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1.

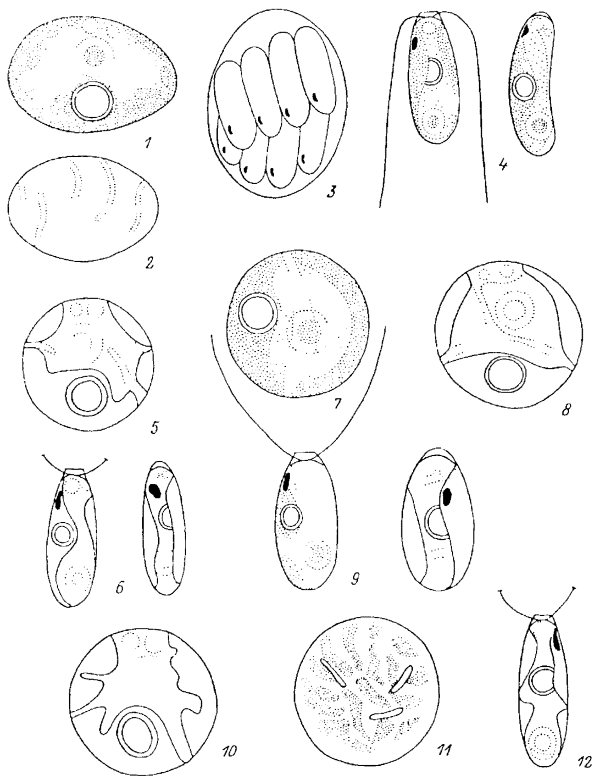


Таблица 12

Chlorococcum reticulatum Archib. et Bold: 1, 2 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 3 — зооспора; 4 — зооспора (2 проекции); 5, 6 — *Ch. sphaerosum* Archib. et Bold: 5 — зрелая клетка (оптическое сечение), 6 — зрелая клетка (вид с поверхности); 7—9 — *Ch. citrifforme* Archib. et Bold: 7, 8 — зрелая клетка (вид с поверхности и оптическое сечение), 9 — зооспора (2 проекции); 10—12 — *Ch. loculatum* Archib. et Bold: 10, 11 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 12 — зооспора (По: Ettl, Gartner, 1988c)

Зооспоры эллипсоидные, 9 мкм дл., 5 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром.
Половое размножение не наблюдалось.
Почва из торфяного болота.

США (штат Индиана — окрестн. г. Элкхарта)
По первоописанию, типовая культура характеризуется обильным образованием зооспор и по своему облику до некоторой степени сходна с водорослями рода *Chlamydomonas*.

28. ***Chlorococcum arenosum*** Archib. et Bold (табл. 11, 22—24).
Archibald, Bold, 1970a: 22—23, fig. 10, 40—41; Ettl, Gartner, 1988c: 208—209, fig. 149.

Эллипсоидные клетки обычно многочисленные, 9—25 мкм дл., 6,5—13 мкм шир., шаровидные — 10—25 мкм в диам. независимо от возраста культуры. Оболочка до 1 мкм толщ. Хлоропласт, выступающий большую часть клеточной периферии, лопастной по краю и гребничатый с поверхности. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1.

Зооспоры яйцевидные, 10 мкм дл., 4 мкм шир., с передней стигмой, со средним пиреноидом и задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва с морского берега

США (штат Техас — г. Порт-Изабель).

29. ***Chlorococcum sphaerosum*** Archib. et Bold (табл. 12, 5, 6).
Archibald, Bold, 1970a: 45—46, fig. 34; Ettl, Gartner, 1988c: 224, fig. 164.

Клетки часто эллипсоидные и шаровидные, 15—25 мкм в диам. независимо от возраста культуры, с оболочкой в культурах 2-недельного возраста около 0,5 мкм толщ., с возрастом культуры утолщающейся до 1 мкм. Хлоропласт массивный. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1.

Зооспоры яйцевидные, 10 мкм дл., 3,5 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва из болота со сфагнумом.

США (штат Массачусетс)

30. ***Chlorococcum citrifforme*** Archib. et Bold (табл. 12, 7—9).
Archibald, Bold, 1970a: 24—25, fig. 12, 44—45, Ettl, Gartner, 1988c: 219—220, fig. 161.

Шаровидные клетки в культуре 2-недельного возраста 10—25 мкм в диам., с оболочкой 1 мкм толщ., в стареющих культурах заметно не увеличивающиеся в размере, с оболочкой, утолщающейся до 2 мкм. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой.

Зооспоры яйцевидные, 9 мкм дл., 4 мкм шир., с передней стигмой, средним ядром и хлоропластом, не достигающим до концов клетки.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва из торфяного болота

США (штат Индиана — окрестн. г. Элкхарта).

31. ***Chlorococcum loculatum*** Archib. et Bold (табл. 12, 10—12).
Archibald, Bold, 1970a: 33, fig. 22, 61; Ettl, Gartner, 1988c: 215, fig. 156.

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 20—25 мкм в диам., с оболочкой до 1 мкм толщ., с возрастом культуры заметно не меняющиеся в размере, с оболочкой, утолщающейся до 2 мкм. Хлоропласт массивный, заполняющий почти всю полость клетки, с поверхности рассеченный щелями на лопасти. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1.

Зооспоры яйцевидные, 12,5 мкм дл., 5 мкм шир., с передней стигмой и средним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.
Почва из торфяного болота.
США (штат Индиана — окрестн. г. Элкхарта).

32. *Chlorococcum reticulatum* Archib. et Bold (табл. 13, 1, 2).
Archibald, Bold, 1970a : 42—43, fig. 7, 78—79; Ettl, Gärtner, 1988c : 2, fig. 166.

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 15—20, с возрастом культуры — до 25 мкм в диам. Оболочка около 2 мкм толщ. независимо от возраста культуры. Хлоропласт с 1 отверстием. Пиреноид обычно 1, угловатый, сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1.
Зооспоры эллипсоидные, 11 мкм дл., 3 мкм шир., с передней стигмой и редне-средним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.
Почва из торфяного болота.

США (штат Индиана — окрестн. г. Элкхарта).

В видовом названии, согласно замечанию авторов вида, отражена структура растений водоросли на агаровой среде. Этой особенностью вид прежде всего отличается от остальных видов рода.

33. *Chlorococcum uliginosum* Archib. et Bold (табл. 13, 3—5).
Archibald, Bold, 1970a : 47—48, fig. 6, 92; Ettl, Gärtner, 1988c : 1—215, fig. 155.

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 15—20, с возрастом культуры — до 25 мкм в диам. Оболочка около 2 мкм толщ. независимо от возраста культуры. Хлоропласт с отверстием. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1.

Зооспоры эллипсоидные, 12 мкм дл., 6 мкм шир., с передней стигмой и ядром, расположенным в передней половине клетки. Пустые оболочки зооспорангиев обычно присутствуют в культуре.

Половое размножение не наблюдалось.
Почва из торфяного болота.

США (штат Индиана — окрестн. г. Элкхарта).

34. *Chlorococcum aureum* Archib. et Bold (табл. 13, 6, 7).
Archibald, Bold, 1970a : 23—24, fig. 11, 42—43; Ettl, Gärtner, 1988c : 1—222, fig. 164.

Шаровидные клетки в культуре 2-недельного возраста 10—15 мкм в диам., с пучком 1 мкм толщ., в стареющих культурах — до 25 мкм в диам., окруженном слоем слизи 5—7 мкм толщ. Хлоропласт тонкий, нежный. Пиреноид обычно со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1. Сократительные вакуоли присутствуют часто.

Зооспоры янцевидные, 8 мкм дл., 4 мкм шир., с крошечной передней стигмой и одним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.
Почва.

США (штат Теннесси).

По данным авторов вида, *Ch. aureum* в некоторой степени сходен с *Ch. ellipticum*, *Ch. oleofaciens* и *Ch. minutum*, но отличается от них наличием слизи вокруг вегетативных клеток в стареющих культурах.

35. *Chlorococcum paludosum* Archib. et Bold (табл. 13, 8—10).
Archibald, Bold, 1970a : 38—39, fig. 27, 67—69; Ettl, Gärtner, 1988c : 1, fig. 152.

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 10—15 мкм в диам., с пучком около 0.5 мкм толщ., с возрастом культуры — до 20—25 мкм в диам.,

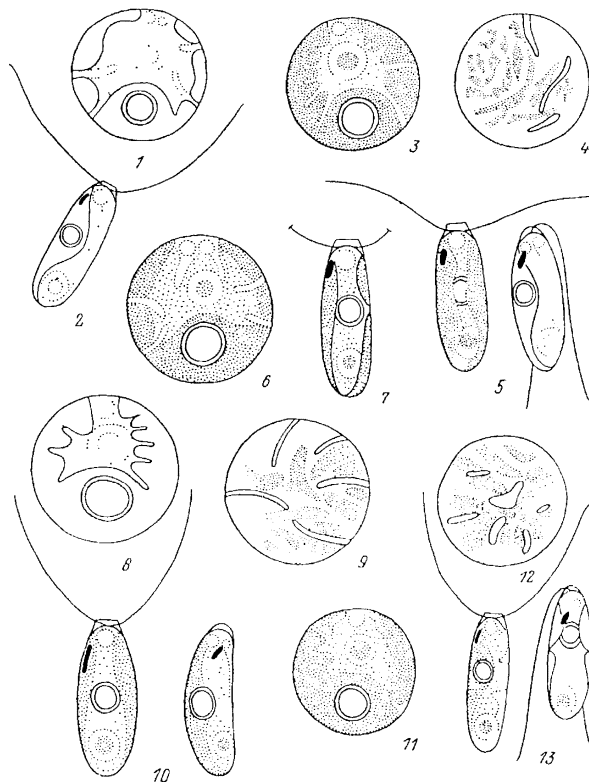


Таблица 13

1, 2 — *Chlorococcum reticulatum* Archib. et Bold 1 — зрелая клетка (оптическое сечение), 2 — зооспора, 3—5 — *Ch. uliginosum* Archib. et Bold: 3, 4 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 5 — зооспора (2 проекции), 6, 7 — *Ch. aureum* Archib. et Bold 6 — зрелая клетка (оптическое сечение), 7 — зооспора; 8—10 — *Ch. paludosum* Archib. et Bold: 8, 9 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 10 — зооспора (2 проекции); 11—13 — *Ch. acidum* Archib. et Bold 11, 12 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 13 — зооспора (2 проекции) (по Ettl, Gärtner, 1988c)

с оболочкой, утолщающейся до 1 мкм. Хлоропласт рассеченный. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1.

Зооспоры яйцевидные, 12 мкм дл., 4.5 мкм шир., с передней стигмой и средне-задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.
Почва из торфяного болота.

США (штат Индиана — окрестн. г. Элкхарта).

36 *Chlorococcum acidum* Archib. et Bold (табл. 13, 11—13)
Archibald, Bold, 1970a : 21—22, fig. 9, 38—39; Андреева и др., 1986 :
5, рис. 1 : 1—2; Ettl, Gartner, 1988c : 216—219, fig. 160

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 15—20 мкм в диам., с оболочкой до 1 мкм толщ., с возрастом культуры — до 25 мкм в диам. и оболочкой до 3 мкм толщ. Пиреноид 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1.

Зооспоры эллипсоидные, 7 мкм дл., 4 мкм шир., с крошечной передней стигмой и задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы и вулканические выбросы.

США (штат Индиана — окрестн. г. Элхарта). — Россия (Лен. и Костром. обл., Примор. край — южн. отроги Сихотэ-Алиня, Курил о-ва — вулкан Фудзияма). — Таджикистан (Гиссарский хр., 1200 м над ур. м.) (Андреева, Стрелкова, 1983; Андреева, Чаплыгина, 1989; Чаплыгина, 1992; Штина и др., 1992).

Согласно первоописанию, зооспоры образуются редко и двигаются вяло. Авторы указывают на его сходство с *Ch. lacustre* и *Ch. paludosum*, от которых он отличается утолщением оболочки в стареющих культурах, размерами и строением стигмы.

37 *Chlorococcum nivale* Archib. (табл. 14, 1, 2)

Archibald, 1979 : 306, fig. 2; Ettl, Gartner, 1988c : 229, fig. 176

В молодых культурах шаровидные клетки 7—15 мкм в диам., с оболочкой 5—1 мкм толщ., эллипсоидные клетки до 12 мкм дл. и 5 мкм шир., с оболочкой около 1 мкм толщ.; в стареющих культурах клетки до 20—25 мкм в диам., с оболочкой до 2,5 мкм толщ. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядра многочисленны.

Зооспоры яйцевидные, 8—10 мкм дл., 4—6 мкм шир., с рельефной передней стигмой и ядром, расположенным в задней половине клетки.

Половое размножение не наблюдалось.

Снежные дерги

Чехия (Высокие Татры)

Данный вид, как отмечает его автор, мало похож на остальные виды.

38 *Chlorococcum ellipsoideum* Deason et Bold (табл. 14, 3—8)

Deason, Bold, 1960 : 20—23, fig. 20—25, 90—92; Archibald, Bold, 1970a : 9, fig. 18, 54; Ettl, Gartner, 1988c : 207—208, fig. 147—148; Чаплыгина, 1992 : 52—53, рис. 1 : 13—21 — *Chlorococcum ellipticum* Philipose, 1967 : 5 — *Hypnotomas ellipsoidea* Korsch., Коршиков, 1953 : 60, рис. 4.

Молодые клетки яйцевидные или эллипсоидные, зрелые — шаровидные, до 6 мкм в диам. Оболочка тонкая, с возрастом культуры утолщающаяся до 5 мкм. Приобретающая концептрическую слоистость. Хлоропласт полый. Пиреноид 1. Анаэробный продукт — многочисленные капли масла, с возрастом культуры приобретающие желто-оранжевый цвет. Ядро 1.

Зооспоры по 2—32, образующиеся путем последовательного деления, 7—9 мкм дл., 2,5—3 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром. Пустые оболочки зооспорангиев обычно долго не разрушаются. Апланоспоры образуются в числе, равном 2.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы

США (штат Техас) — Россия (Лен., Костром. и Кемеров. обл., Краснояр. край) — Таджикистан (Гиссарский хр., 1500 м над ур. м.) (Андреева, Стрелкова, 1983).

По первоописанию, клетки в процессе роста сохраняют эллипсоидную или яйцевидную форму продолжительное время и округляются с прекращением роста (Archibald и Н. С. Bold (1970a) характеризуют этот вид следующим образом.

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста от 10 до 20, с возрастом культуры — до 25—35 мкм в диам. и оболочкой 5—6 мкм толщ. Пиреноид со сплошной крахмальной оберткой. Зооспоры 7—9 мкм дл., 2,5—3 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром, в стареющих культурах размножение апланоспорами.

39 *Chlorococcum lacustre* Archib. et Bold (табл. 14, 9).

Archibald, Bold, 1970a : 32, fig. 21, 60; Андреева и др., 1985 : 8—9, рис. 1 : 13—15; Ettl, Gartner, 1988c : 216, fig. 159.

Клетки часто в скоплениях, шаровидные, в культурах 2-недельного возраста — 10—15 мкм в диам., с оболочкой около 0,3 мкм толщ., с возрастом культуры — до 20—25 мкм в диам. и оболочкой 1—5 мкм толщ., без слизи. Хлоропласт тонкий. Пиреноид 1, обычно уловатый, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1. Сократительные вакуоли часто присутствуют в вегетативных клетках.

Зооспоры веретеновидные, 11 мкм дл., 3 мкм шир., с передней стигмой и ядром и срединно-задним пиреноидом.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы

США (штат Индиана — окрестн. г. Элхарта). — Россия (Карелия, Моск. и Костром. обл.). — Украина (Полесье) (Андреева, Стрелкова, 1983).

Согласно замечанию авторов вида, к нему ближе всего стоят виды *Ch. acidum* и *Ch. paludosum*. От первого *Ch. lacustre* отличается более крупными зооспорами, от второго — более толстой оболочкой вегетативных клеток.

40 *Chlorococcum granulorum* Archib. (табл. 14, 10—13)

Archibald, 1979 : 308, fig. 5—6, 13; Ettl, Gartner, 1988c : 227—229, fig. 173.

В молодых культурах эллипсоидные клетки 10—12 мкм дл., 5—7 мкм шир., с оболочкой около 0,5 мкм толщ., шаровидные клетки 10—15 мкм в диам. и оболочкой около 0,5 мкм толщ.; с возрастом культуры клетки до 30 мкм в диам. Хлоропласт с возрастом гранулированный. Пиреноид 1, рельефный, со сплошной крахмальной оберткой. Ядра многочисленные.

Зооспоры 7 мкм дл., 2 мкм шир., с передней стигмой и ядром, расположенным в передней части клетки.

Половое размножение не наблюдалось.

Снежные дерги

Чехия (Татры).

41 *Chlorococcum elkhartiense* Archib. et Bold (табл. 14, 14—16)

Archibald, Bold, 1970a : 28—29, fig. 17, 53; Ettl, Gartner, 1988c : 211, fig. 151.

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 10—15 мкм в диам., с оболочкой около 0,3 мкм толщ., с возрастом культуры — до 25—30 мкм в диам. и оболочкой до 2 мкм толщ. Хлоропласт массивный, рассеченный. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1. Сократительные вакуоли часто присутствуют.

Зооспоры обычно немногочисленные, яйцевидные, 8 мкм дл., 4 мкм шир., с передней стигмой и срединно-задним ядром; пустые оболочки зооспорангиев могут некоторое время сохраняться в чистых культурах.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы

США (штат Индиана — окрестн. г. Элхарта) — Россия (п-ов Таймыр — пос. Кресты, п-ов Чуколка, Оренбург., Омск. и Кемеров. обл.) (Андреева, Стрелкова, 1983; Андреева и др., 1983).

Согласно авторам, вид *Ch. elkhartiense* похож на *Ch. uliginosum* и *Ch. loculatum*, но отличается от них меньшими размерами зооспор и рядом других признаков.

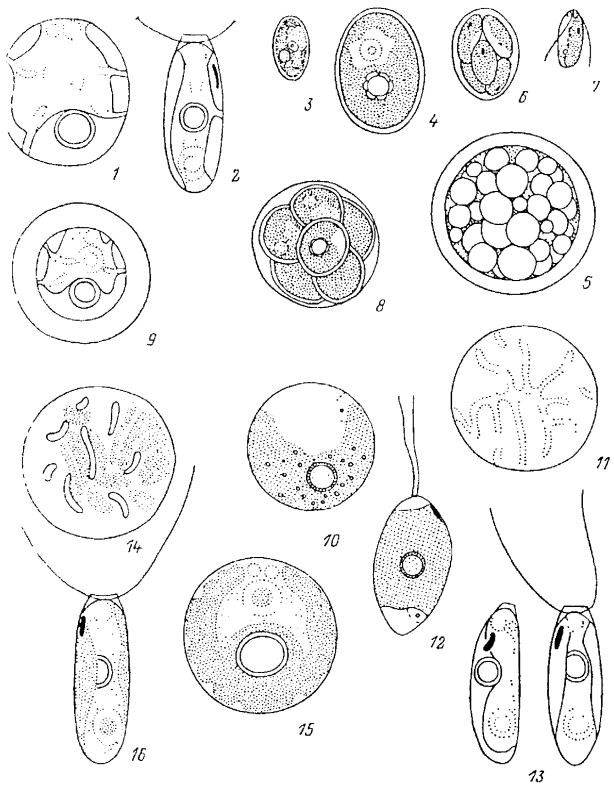


Таблица 14

Chlorococcum salsugineum Archib. et Bold. 1 — зрелая клетка (оптическое сечение), 2 — зооспора, 3 — *Ch. ellipticoideum* Deason : 1 — молодая клетка, 4 — зрелая клетка, 5 — старая клетка с утолщенной оболочкой и каплями масла, 6 — зооспоран-
 зооспора, 8 — апланоспорангий; 9 — *Ch. lacustre* Archib. et Bold. старая клетка, 10—13 — *Ch. granulatum* Archib. :
 зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 12, 13 — зооспоры (13 — 2 проекции); 14—16 — *Ch. el-
 lipticoideum* Archib. et Bold. 14, 15 — зрелая клетка (вид с поверхности и оптическое сечение), 16 — зооспора. (1, 2, 9, 11,
 13—16 — по Ettl, Gärtner, 1988c; 3—8 — по Deason, Bold, 1960; 10, 12 — по Archibald, 1979).

Chlorococcum salsugineum Archib. et Bold (табл. 15, 1—3).
 Archibald, Bold, 1970a : 44, fig. 5, 81—82; Ettl, Gärtner, 1988c :
 213, fig. 153, Андреева, Чаплыгина, 1989 : 11, 13, рис. 2 : 4—8.
 Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 15—20 мкм в диам., с
 точкой 1 мкм толщ., с возрастом культуры — до 30 мкм в диам. и оболочкой
 1 мкм толщ. Хлоропласт массивный. Пиреноид обычно 1, со сплошной
 частью обертки. Ядро 1.

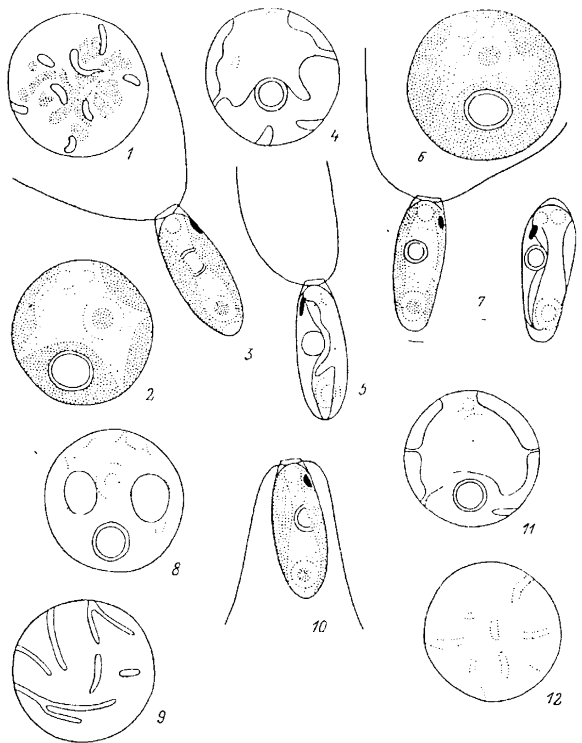


Таблица 15

1—3 — *Chlorococcum salsugineum* Archib. et Bold. 1, 2 — зрелая клетка (вид с поверхности и оптическое сечение), 3 — зооспора; 4, 5 — *Ch. croceum* Archib. et Bold. 4 — зрелая клетка (оптическое сечение), 5 — зооспора; 6, 7 — *Ch. gibbatum* Litt et Gärtner. 6 — зрелая клетка (оптическое сечение), 7 — зооспора (2 проекции); 8—10 — *Ch. elbense* Archib. : 8, 9 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 10 — зооспора; 11, 12 — *Ch. muscogmatum* Archib. et Bold. вегетативная клетка (оптическое сечение и вид с поверхности) (По Ettl, Gärtner, 1988c).

Зооспоры веретеновидные, 10 мкм дл., 5 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром.

Почвы.

США (штат Массачусетс) — Россия (Примор. край — южн. отроги Сихотэ-Аджия).

43. **Chlorococcum croceum** Archib. et Bold (табл. 15, 4, 5).
 Archibald, Bold, 1970a : 25, fig. 13, 46—47; Ettl, Gärtner, 1988c : 227,
 fig. 172.

шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 20—25 мкм в диам., с оболочкой до 1 мкм толщ., в стареющих культурах — до 35 мкм в диам. и оболочкой до 3 мкм толщ. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1.

Зооспоры яйцевидные, 10 мкм дл., 5 мкм шир., с передней стиммой и задним полюсом. Половое размножение не наблюдалось.

Мочвы
ША (штам Теннесси — г. Нэшвилл). — Россия (Костром. и Кемеров. обл.) (Стрелкова, 1983).

Относно авторам вида, *Ch. sloeum* больше всего сходен с *Ch. scabellum*, от которого отличается размерами вегетативных клеток и зооспор, а также неслоистостью мочвы у вегетативных клеток при старении культуры.

4. *Chlorococcum robustum* Ettl et Gartner (табл. 15, 6, 7).

Ettl, Gartner, 1987 : 513; 1988c : 215—216, fig. 157.

Клетки одиночные, шаровидные, 14—18, иногда до 33 мкм в диам. Оболочка этих клеток около 2 мкм толщ., с возрастом культуры — до 5 мкм толщ. Она пласт массивный, глубококашевидный (горшковидный), сильно утолщенный в центре и постепенно утончающийся к краям, изнутри зазубренный, снаружи впадины, перфорированный щелями разной длины. Пиреноид шаровидный, плоский или неправильной формы, со сплошной крахмальной оберткой, с возрастом неравномерной толщины. Две сократительные вакуоли в вырезке хлоропласта. Ядро 1.

Зооспоры по 16—32, эллипсоидные до слегка реповидных, часто с задним полюсом зауженным концом, 7.5—12.5 мкм дл., 3—5 мкм шир., с плоской ланцетной папиллой, со шпигулами, немного длиннее тела зооспоры, с одной стиммой, корытообразным хлоропластом, срединным пиреноидом и задним полюсом. Апланоспоры по 8—16, с горшковидным хлоропластом.

Половое размножение не наблюдалось.

Точное местонахождение неизвестно.

Культура, по которой был описан вид, содержится в коллекции Н. Hubel в Геттингене. Сведения о ее происхождении отсутствуют (Ettl, Gartner, 1987).

5. *Chlorococcum perforatum* Arce et Bold (табл. 16, 1—9).

Arce, Bold, 1958 : 497, fig. 24—31; Archibald, Bold, 1970a : 38—39, 28, 70. Ettl, Gartner, 1988c : 203—204, fig. 142—143.

Молодые клетки яйцевидные, зрелые — шаровидные, до 32 мкм в диам. Оболочка тонкая, с возрастом культуры утолщающаяся до 8.5 мкм. Хлоропласт шаровидный, с отверстием напротив пиреноида, в зрелых клетках перфорированный. Пиреноид 1. Цитоплазма с вакуолями. Ядро 1, перед цитокinesis или многоядерные.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления. Зооспоры многочисленные (около 100), эллипсоидные, в среднем 8.5 мкм дл., 3.4 мкм шир., с одной выпуклой передней стиммой, присогнутым хлоропластом, 1 пиреноидом и срединным ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Мочвы

Куба — Россия (Лен., Моск. и Костром. обл.) (Андреева, Стрелкова, 1983; Андреева, 1996).

Одной из особенностей данного вида, подчеркнутой его авторами, является раннее образование зооспор даже в культурах 2-месячного возраста. Следует подчеркнуть, что в латинском диагнозе и следующим за ним подробном описании являются разные (средние) размеры зооспор: в первом случае 8.5×3.4 мкм, во втором — 7×2.5 мкм.

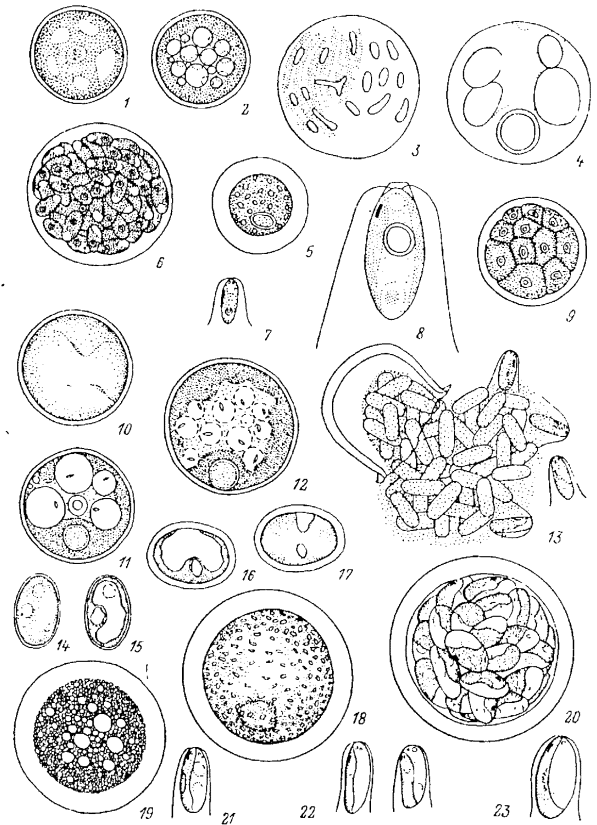


Таблица 16

1—9 — *Chlorococcum perforatum* Arce et Bold. 1—4 — зрелые клетки (1, 3 — вид с поверхности, 2, 4 — оптическое сечение), 5 — старая клетка с утолщенной оболочкой, 6 — зооспора, 7, 8 — зооспоры, 9 — зооспора с жгутиком. 10—13 — *Ch. vasicolatum* Stal. 10—12 — зрелые клетки (10 — вид с поверхности, 11, 12 — оптическое сечение), 13 — освобождение зооспор. 14—23 — *Ch. defluens* Yamag. et Bold. 14—17 — молодые клетки (14, 17 — вид с поверхности, 15, 16 — оптическое сечение), 18, 19 — зрелые клетки, 20 — зооспоры, 21—23 — зооспоры (1, 2, 5—7, 9 — по Arce, Bold, 1958, 3, 4, 8 — по Ettl, Gartner, 1988c; 10—13 — по Stal, 1953, 14—21 — по Yamag. et Bold, 1953).

Р. Archibald и Н. С. Bold (1970a) после изучения тинового штамма составили следующее описание. Шаровидные клетки в молодых культурах 15—20 мкм в диам., с оболочкой до 1 мкм толщ., с возрастом культуры — до 30—35 мкм в диам. и оболочкой до 6—8 мкм толщ. Хлоропласт с 1 гладким пиреноидом,

сплошной крахмальной оберткой. Зооспоры 8—10,5 мкм дл., 2,5—3 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром. Интересно отметить одну особенность при сравнении обоих описаний, а именно касается положения ядра в зооспоре: переднего по первому описанию и заднего — по второму. Р. Archibald и Н. С. Bold придавали положению ядра в зооспоре диагностическое значение. Однако ядро, видимо, строго не зафиксировано в клетке, если у одного и того же штамма оно может находиться в разных положениях зооспоры. И это сразу же ставит под сомнение возможность использования этого признака в качестве диагностического.

Chlorococcum fissum Archib. et Bold

Archibald, Bold, 1970a : 26—27, fig. 15, 50—51.

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 15—20 мкм в диам., с оболочкой около 0,3 мкм толщ., в стареющих культурах — до 25—30 мкм, с оболочкой, утолщающейся до 6—9 мкм. Хлоропласт массивный, часто глубоко лопастный и почти лопастной. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1.

Зооспоры эллипсоидные, 7 мкм дл., 4 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром. Пустые оболочки зооспорангиев могут некоторое время сохраняться в культуре.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва из торфяного болота.

США (штат Индиана — окрестн. г. Элксхарта).

Chlorococcum elbense Archib. (табл. 15, 8—10).

Archibald, 1979 : 311, fig. 8; Ettl, Gärtner, 1988c : 204—205, fig. 144.

Шаровидные клетки в культурах эллипсоидные клетки 7—18 мкм дл., 5—12 мкм шир., молодые — 7—12 мкм в диам., оболочка 1—2 мкм толщ.; с возрастом клетки до 35 мкм в диам. и оболочкой до 4 мкм толщ. Пиреноидов много, со сплошной крахмальной оберткой. Ядра многочисленные.

Зооспоры 7 мкм дл., 3 мкм шир., с передней стигмой и ядром, расположенным в одной половине клетки.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва перифитон.

Почва (г. Гамбург — р. Старая Южная Эльба).

Ch. elbense, по замечанию автора вида, имеет некоторое сходство с *Ch. periphyton*, но у последнего клетки, ведущие свое начало от зооспор, быстрее приобретают шаровидную форму и при старении культуры клеточная оболочка утолщается сильнее.

Chlorococcum vacuolatum Starr (табл. 16, 10—13).

Starr, 1955 : 143—146, fig. 7—10; Archibald, Bold, 1970a : 48, fig. 37.

Молодые клетки яйцевидные, зрелые — шаровидные, до 40 мкм в диам. Клетка гладкая, с возрастом утолщающаяся до 3 мкм. Хлоропласт полный, видный, иногда с поверхности слегка рассеченный. Пиреноид 1. Запасный крахмал — крахмал. Цитоплазма часто вакуолизирующаяся, особенно у молодых клеток. Сократительные вакуоли 2, периферические. Ядро 1.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления. Зооспоры освобождающиеся в слизистом пузыре путем разрыва оболочки материнской клетки, в среднем 9 мкм дл., 3 мкм шир., с передней стигмой средней величины.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва.

Южн. Африка.

Главной отличительной особенностью вида, по мнению его авторов, является сильная вакуолизация цитоплазмы, которая особенно хорошо видна в молодых растущих клетках. В отношении размера зооспор авторы указывают, что отклонения в 1—2 мкм от средней величины весьма обычны.

Р. Archibald и Н. С. Bold (1970a) дали следующую характеристику этому виду. Шаровидные клетки в молодых культурах 25—30 мкм в диам., с оболочкой 2 мкм толщ., с возрастом культуры клетки до 40 мкм в диам. и оболочкой 3—9 мкм толщ. Пиреноид 1, со сплошной крахмальной оберткой. Зооспоры 9 мкм дл. и 3 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром.

49. Chlorococcum microstigmatum Archib. et Bold (табл. 15, 11, 12)

Archibald, Bold, 1970a : 34—35, fig. 24, 63; Ettl, Gärtner, 1988c : 229, fig. 174.

Шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 10—15 мкм в диам., с оболочкой около 0,5 мкм толщ., с возрастом культуры — до 35—40 мкм в диам. и оболочкой до 6 мкм толщ. Хлоропласт с небольшим отверстием. Пиреноид обычно 1, со сплошной крахмальной оберткой. Ядро 1. Сократительные вакуоли часто присутствуют в вегетативных клетках.

Зооспоры веретеновидные, 10 мкм дл., 4 мкм шир., с передней стигмой и срединно-задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва из торфяного болота

США (штат Индиана — окрестн. г. Элксхарта).

50. Chlorococcum oleofaciens Trainor et Bold (табл. 16, 14—23)

Trainor, Bold, 1953 : 759—763, fig. 20—41; Archibald, Bold, 1970a : 36—37, fig. 26, 66; Андреева и др., 1985 : 9, рис. 1 : 16—20.

Молодые клетки яйцевидные, зрелые — шаровидные, до 46 мкм в диам. Оболочка 0,5 мкм толщ., в стареющих культурах — до 6,5 мкм. Хлоропласт полный, шаровидный, с отверстием или без него. Пиреноид 1, расположенный напротив отверстия в хлоропласте. Запасные продукты — в большом количестве крахмал и масло, в стареющих культурах окрашенное в желтый цвет. Ядро 1.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления. Зооспоры от 2 до многих (свыше 100), освобождающиеся в слизистом пузыре путем разрыва оболочки материнской клетки, эллипсоидные, с одной утолщенной стороной, 8—10,6 мкм дл., 2,7—5,3 мкм шир., с передней стигмой и пристенным хлоропластом. Апланоспоры обильны в стареющих культурах.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы и вулканические выбросы.

США (штат Нью-Йорк). — Россия (Костром., Оренбург. и Новосибир. обл., о-в Врангеля, п-ов Чукотка, Курил. о-ва, о-в Кунашир, вулкан Тятя). — Украина (Полесье) (Андреева, Стрелкова, 1983; Андреева и др., 1983, 1985; Штина и др., 1992).

Одной из основных отличительных особенностей данного вида, по мнению его авторов, можно считать образование в большом количестве масла, которое в стареющих культурах окрашивается в желтый цвет.

Р. Archibald и Н. С. Bold (1970a) дали следующую характеристику виду: шаровидные клетки в молодых культурах 10—15 мкм в диам., с оболочкой до 1 мкм толщ., с возрастом культуры — до 46 мкм в диам. и оболочкой до 6—9 мкм толщ. Пиреноид 1, со сплошной крахмальной оберткой. Зооспоры 7 мкм дл. и 4 мкм шир., с передней стигмой и ядром.

Сравнение обоих описаний показывает, что они различаются величиной зооспор.

51. Chlorococcum texanum Archib. et Bold (табл. 17, 1—3).

Archibald, Bold, 1970a : 46, fig. 35, 86—88; Ettl, Gärtner, 1988c : 202—203, fig. 141.

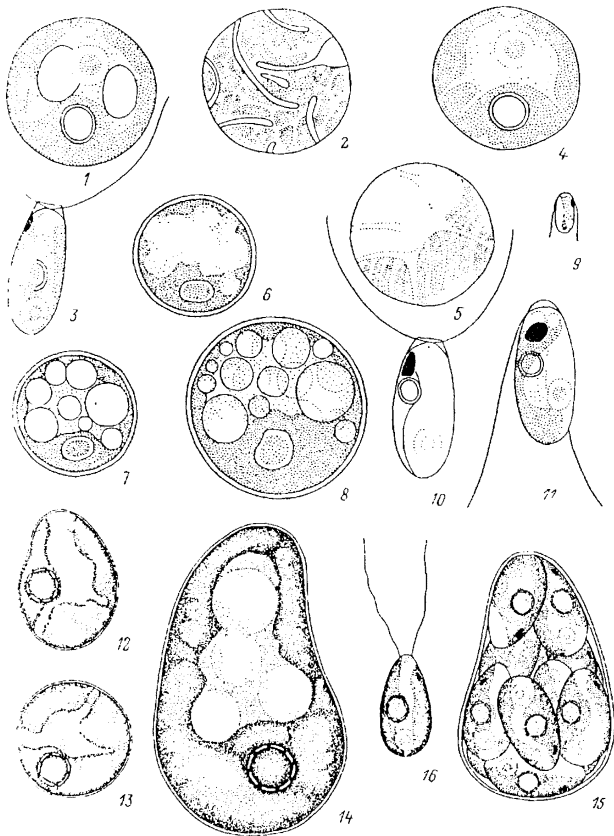


Таблица 17

Chlorococcum tetanum Archib. et Bold 1, 2 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 3 — зооспора, 4, 5 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 6—8 — клетки с вакуолями, 9—11 — зооспоры, 12—16 — *Apodochloris polymorpha* (Bisch. et Bold) Kom. 12, 13 — молодые клетки, 14 — зрелая зооспорангия, 15 — зооспора (1—5, 10, 11 — по Ettl, Gartner, 1988c, 6—9 — по Starr, 1953, 12—16 — по Bischoff, Bold, 1963)

шаровидные клетки в культурах 2-недельного возраста 20—25 мкм в диам., с оболочкой около 0,5 мкм толщ., с возрастом культуры — до 40—50 мкм в диам. оболочкой до 7—11 мкм толщ. Пиреноид 1, со сплошной крахмальной оболочкой. Ядро 1.

Зооспоры яйцевидные, 8 мкм дл., 2 мкм шир., с передней стигмой и задним ядром

Половое размножение не наблюдалось

Почва

США (штат Техас — окрестн. г. Остина).

52. *Chlorococcum macrostigmatum* Starr (табл. 17, 4—11).

Starr, 1953a : 146—148, fig. 11—18; Archibald, Bold, 1970a : 33—34, fig. 23, 62; Ettl, Gartner, 1988c : 199—201, fig. 139

Молодые клетки яйцевидные, зрелые — шаровидные, до 60 мкм в диам. Оболочка гладкая, с возрастом культуры заметно не утолщающаяся. Хлоропласт полый, шаровидный, слегка рассеченный с поверхности. Пиреноид 1, со сплошной крахмальной оболочкой, занимающий пристенное положение. Цитоплазма расщепленных клеток часто с вакуолями. Ядро 1, перед цитокinesis ядра многочисленные

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления. Зооспоры, освобождающиеся в слизистом пузырьке путем разрыва оболочки материнской клетки, эллипсоидные, в среднем 7,5 мкм дл., 3 мкм шир., с хорошо заметной большой передней вогнутой стигмой.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва.

США (Иельский ун-т, Ботан. лаборатория Осборна)

Отличительной чертой вида его авторы считают большую вогнутую стигму в передней части зооспоры. Отклонения в размерах зооспор от их средней величины составляют 1 мкм.

Р. Archibald и Н. С. Bold (1970a) характеризуют вид следующим образом. Шаровидные клетки в молодых культурах 20—30 мкм в диам., с оболочкой 1 мкм толщ., в стареющих культурах — до 60 мкм в диам. и оболочкой до 9 мкм толщ. Пиреноид со сплошной крахмальной оболочкой. Зооспоры 8 мкм дл., 4 мкм шир., с большой передней стигмой и задним ядром.

Следует отметить, что, хотя в обоих случаях изучался один и тот же штамм водоросли, во втором описании указывается на сильное утолщение клеточной оболочки в стареющих культурах, тогда как R. Starr подчеркивал, что она заметно не утолщается с возрастом культуры.

Род 2. APODOCHLORIS Kom.

Komárek, 1959 : 318—319; Ettl, Gartner, 1988c : 252—253

Клетки одиночные, асимметричные, грушевидные, яйцевидные, веретеновидные, почти цилиндрические, эллипсоидные, неправильно-округлые, изредка приближающиеся к шаровидным, биполярные, с более узким апикальным концом и расширяющимся основанием. Оболочка без заметных утолщений. Хлоропласт 1, пристенный, выстилающий около 2/3 клеточной периферии, сплошной, со слегка волнистым или изрезанным краем, или продырявленный. Пиреноид 1, округлый. Ядро 1, обычно расположенное в основании клетки

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами, образующимися по 4—16 путем последовательного деления и освобождающимся через апикальное, суб-апикальное или боковое отверстие в оболочке. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины и оболочкой, не окружающейся после остановки

Половое размножение не наблюдалось

Тип рода: *Apodochloris simplicissima* (Korsch.) Kom.

Род объединяет 3 вида: *A. simplicissima* (Korsch.) Kom., *A. dinobryonis* (Lund) Ettl et Gartner и *A. polymorpha* (Bisch. et Bold) Kom. Два первых вида — обитатели водоемов, последний — почвенная водоросль. Ее описание и приводится ниже.

Отличительная особенность данного рода — биполярные вегетативные клетки

Pseudochloris polymorpha (Bischoff et Bold) Kom. (табл. 17, 12—16).
 Komárček, 1979 : 241, fig. 1d—i; Ettl, Gärtner, 1988c : 253—255,
 fig. 96 — *Chlorococcum polymorphum* Bischoff et Bold, 1963 : 22, fig.
 12, 92—98 — *Tetracystis polymorpha* (Bischoff et Bold) Archibald, Bold,
 1939, fig. 21—30.

Клетки яйцевидные, грушевидные, эллипсоидные, мешковидные, трубчовид-
 ные с расширенной базальной частью, величиной до 50 мкм. Оболочка гладкая,
 тонкая. Хлоропласт снаружи изредка рассечен, внутри с неровной поверх-
 нью из-за крупных цитоплазматических вакуолей. Пиреноид, окруженный
 крахмалом, расположен в утолщении хлоропласта.

Зооспоры по 4—16, яйцевидные, 8—8.5 мкм дл., 3—3.5 мкм шир., со
 2 жгутиками, примерно в 1.5 раза длиннее тела зооспоры, с 2 передними сокра-
 тительными вакуолями, передней лицевой или дисковидной стигмой, пристенным
 пиреноидом и задним ядром.

Роды: *Chlorococcum* (штадт Техас). — Россия (Лен. обл., Примор. край — южн. отроги
 г. Азия) (Андреева, Чаплыгина, 1989; Чаплыгина, 1996).

Род 3. PSEUDOPLANOPHILA Ettl et Gärtner

Ettl, Gärtner, 1987 : 513. — *Planophila* Gerneck 1907 pr.p. sensu Pas-
 cher, 1939 : 167—168.

Клетки одиночные или соединенные материнской оболочкой по 2—4, на
 этих заболоченных местах образуют небольшие макроскопические разрастания
 из зеленых или оранжевых пятен. Оболочка тонкая или утолщенная, обычно
 разбухшая. Хлоропласт 1, пристенный, глубоководный, лопастной или
 звездчатый. Пиреноид 1. Запасные продукты — крахмал и масло, в стареющих
 клетках окрашенное в оранжевый цвет.

Половое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с тонкой
 оболочкой и 4 жгутиками одинаковой длины. Апланоспоры длительное время
 остаются в оболочке материнской клетки.

Половой процесс — изогамия. Гаметы с тонкой оболочкой и 2 жгутиками
 одинаковой длины. Зигота шаровидная, с тонкой или толстой слоистой оболочкой,
 красной или окрашенная в красный цвет заполняющим ее маслом. При прорас-
 тании зигота дает начало 1—2 зооспорам или 1—2 неподвижным клеткам.

Типичный род: *Pseudoplanophila sphagnothermalis* (Pasch.) Ettl et Gärtner.

Сходный род: *Planophila* (по количеству ядер в описании водоросли отсутствуют).

Остальные роды отличаются 4-жгутиковыми зооспорами.

Pseudoplanophila sphagnothermalis (Pasch.) Ettl et Gärtner (табл. 18, 1—6).

Ettl, Gärtner, 1987 : 513. — *Planophila sphagnothermalis* Pascher, 1939 :
 168, fig. 1—3.

Клетки 15—22 (и более) мкм в диам., образующие небольшие разрастания
 величиной 0.5—3 мм.

Зооспоры по 2, со жгутиками, в 1.5 раза длиннее тела зооспоры, с паниллой,
 передними сократительными вакуолями, красной стигмой, с выступающей
 частью клетки хлоропластом, часто неправильно-лопастным. После оста-
 тки зооспоры сбрасывают оболочку, образуя новую. Апланоспоры длительное
 время остаются в материнской оболочке.

Гаметы по 2, со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, без
 паниллы, с редуцированной, слабо различимой маленькой желтоватой стигмой.

Обитает на влажной почве из болота с ключами, обогащенными кислородом и различными
 ионами.

Род: *Planophila* (Франтишкови Лазне).

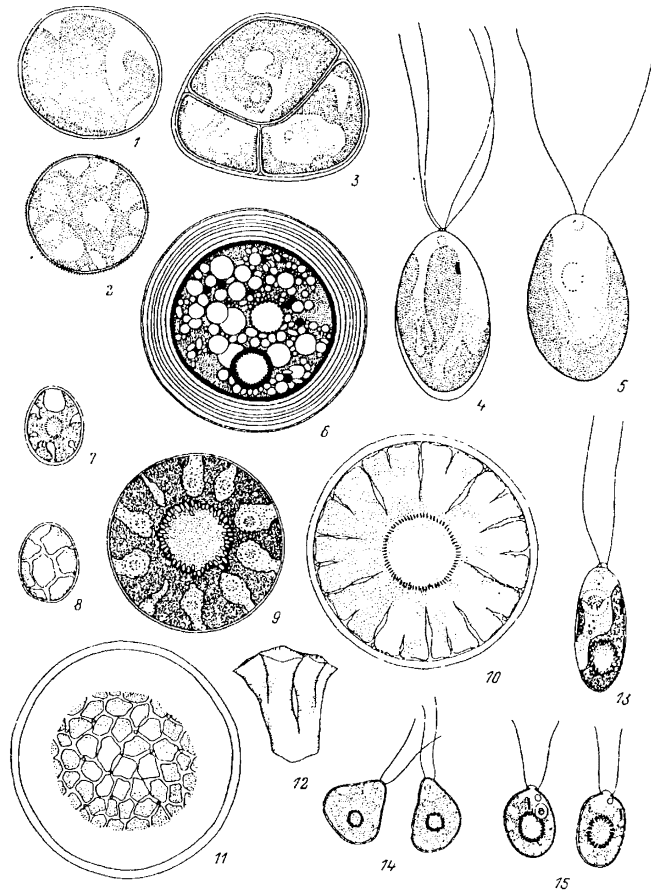


Таблица 18

1—6 — *Pseudoplanophila sphagnothermalis* (Pasch.) Ettl et Gärtner 1 — зрелая клетка, 2 — старая клетка, 3 — тетрада клеток, 4 — зооспора, 5 — гамета, 6 — зигота, 7—15 — *Astinochloris sphaerica* Korsch 7, 8 — молодая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 9, 10 — зрелые клетки (оптическое сечение), 11 — зрелая клетка (вид с поверхности), 12 — фрагмент хлоропласта, 13—15 — зооспоры. (1—6 — по Pascher, 1939, 7—9, 13 — по Foti, 1972b, 10—12 — по Stagg, 1955; 14, 15 — по Коршиков, 1953)

Водоросль описана по природному материалу, в ее характеристике подчеркиваются аэрофильный образ жизни и приуроченность к болотам определенного типа

Род 4. ACTINOCHLORIS Korsch.

Коршиков, 1953 69

Клетки одиночные, молодые обычно эллипсоидные или яйцевидные, зрелые — шаровидные. Хлоропласт 1, центральный, массивный, в зрелых клетках радиально симметричный, состоящий из центральной части и отходящих от нее и обычно отомически разделенных лопастей, у поверхности клетки имеющих вид округлых, линзовидных или угловатых пластинок, иногда мелких зернышек или почти сплошной. Пиреноид 1, окруженный многочисленными зернами крахмала. Запасные вещества — крахмал и масло. Сократительные вакуоли имеются (у одного вида) отсутствуют. Зрелые клетки многоядерные.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами, образующимися путем одновременного (симультантного) деления. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, 2 передними сократительными вакуолями и оболочкой; после прекращения деления сохраняющие свою форму.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода. *Actinochloris sphaerica* Korsch.

Род характеризуется следующим комплексом признаков, отличающим его от других родов с центральным хлоропластом: радиально симметричный хлоропласт, шаровидная оболочка пиреноида, состоящая из многочисленных зерен, многочисленные ядра в вегетативных клетках.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

Клетки в естественных условиях (природном материале) до 85 мкм в диам., в культуре — до 150 мкм 1. *A. sphaerica*
 Клетки до 70 мкм в диам. 2. *A. terrestris*

1. *Actinochloris sphaerica* Korsch. (табл. 18, 7—15).

Коршиков, 1953 . 69—70, рис. 12. — *Radiosphaera dissecta* (Korsch.) Frielm, 1955 . 50—52, fig. 117—127. — *Radiosphaera sphaerica* (Korsch.) Fott, 1967 . 87, tab. 42, fig. 103.

Молодые клетки широкоэллипсоидные или яйцевидные, зрелые — шаровидные, в естественных условиях до 85, в культуре — до 150 мкм в диам. Оболочка тонкая, часто голстая. Хлоропласт звездчатый, радиально симметричный, состоит из многочисленных, дихотомически (часто многократно) разделенных лопастями, исходящих от центральной части и расширяющихся у поверхности клетки, снаружи обычно имеющих вид правильных полигональных пластинок. Пиреноид центральный, окруженный многочисленными продолговатыми и радиально ориентированными зернами крахмала. Многочисленные ядра и сократительные вакуоли, если имеются, расположены по периферии клетки между лопастями хлоропласта. Зрелая стадия — акинеты, заполненные тематохромом.

Зооспоры различной величины, в среднем 12 мкм дл. и 5 мкм шир., с маленькой бороздчатой пиллией и жгутиками, примерно равными длине тела споры, с передней линией стигмой, пристенным пластинчатым или звездчатым хлоропластом, 1 пиреноидом и 1 ядром.

Живет на пнищных листьях, часто в почвенных культурах. Широко распространенный вид.

Согласно первоописанию (Коршиков, 1953), зооспоры неправильно-яйцевидные, округло-треугольные. По собственным наблюдениям, а также иллюстрациям Staig (1955), зооспоры обычно имеют эллипсоидную или слегка яйцевидную форму и возникают путем прогрессивного деления.

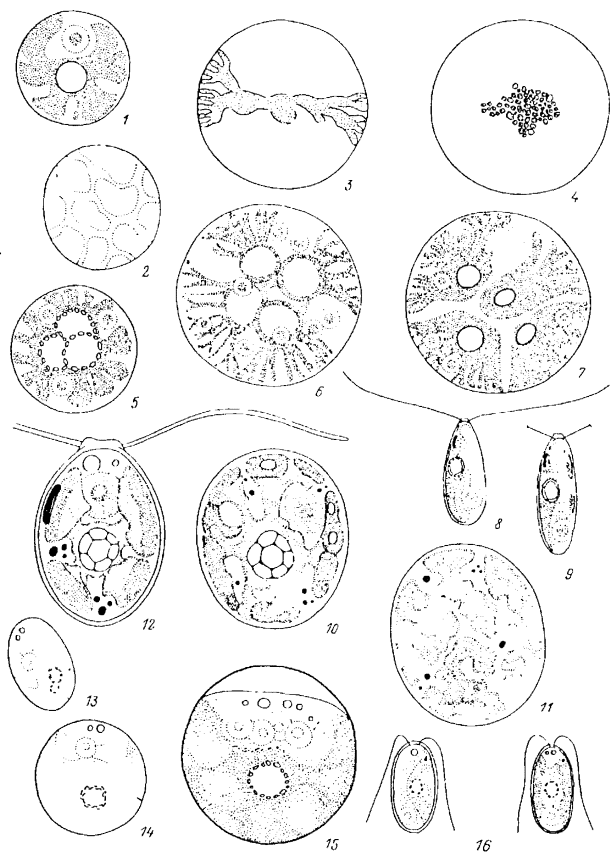


Таблица 19

1—9 — *Actinochloris terrestris* (Visch.) Ettl et Gartner. 1, 2 — молодая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности). 3 — молодая клетка (часть хлоропласта в оптическом сечении). 4 — зрелая клетка (вид с поверхности). 5, 7 — делящаяся клетка, 8, 9 — зооспоры. 10—12 — *Radiosphaera negensis* Oscanro-Paus et Friedlm. 10, 11 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности). 12 — зооспора. 13—16 — *Macrochloris chlorococcoides* Ettl et Gartner. 13, 14 — молодые клетки. 15 — зрелая клетка. 16 — зооспора. 17—19 — по Frielm, 1955. 17, 18 — по Frielm, 1955. 19 — по Oscanro-Paus et Friedlm, 1956.

Actinochloris terrestris (Visch.) Ettl et Gartner (табл. 19, 1—9).
Ettl, Gartner, 1987 : 514; 1988c : 344, fig. 265—267. — *Asterococcus ter-*
ris Vischer, 1945, цит. по: Ettl, Gartner, 1987.

Молодые клетки широкоэллипсоидные или яйцевидные, зрелые — шаровид-
30—50, реже до 70 мкм в диам. Оболочка с возрастом обычно утолщенная,
лопасть звездчатый, вначале с многочисленными радиальными лопастями,
ширяющимися на периферии и с поверхности клетки имеющими вид линзо-
вых пластинок, с ростом клетки лопасти хлоропласта многократно раздваива-
ются и заканчиваются тонкими лучами, снаружи имеющими вид мелких зерен
точек. Пиреноид крупный, расположенный в центральной части хлоропласта,
сидящий тангентально лежащими мелкими крахмальными зернами, или без
Перед образованием репродуктивных клеток по периферии клетки располо-
жены многочисленные части симулиантно поделившегося хлоропласта с тонкими,
чешуйками к оболочке лопастями и 1 маленьким пиреноидом. Сократительные
нити не наблюдались. Ядра многочисленные.

Зооспоры по 16—128, 9—10 мкм дл., 3—4 мкм шир., с несчетливой панциллой,
рым цельнокрайним, иногда волнистым хлоропластом и задним ядром.

Южн. Африка (Альпы). — Швейцария (Альпы). — Англия — Дания

Род 5. RADIOSPHAERA Snow ex Hernd.

Hernd., 1918, цит. по: Herndon, 1958b; Herndon, 1958b : 317; Ettl,
Gartner, 1988c : 248—249.

Клетки одиночные, молодые обычно эллипсоидные или яйцевидные, зрелые —
шаровидные. Хлоропласт 1, центральный, массивный, в зрелых клетках радиально
билатерально симметричный, состоящий из центральной части и отходящих
от нее простых или разветвленных лопастей, у поверхности клетки имеющих вид
тонких полигональных, не всегда правильных пластинок. Пиреноид обычно 1,
сидящий несколькими зернами крахмала. Зрелые клетки одноядерные.
Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 жгутиками
равной длины, 2 передними сократительными вакуолями и оболочкой; не
сливающиеся после остановки.

Бесполое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Radiosphaera minuta* Hernd.

В род *Actinochloris*, с которым его некоторые авторы объединяют, *Radios-*
sphaera отличается одноядерными клетками, другим строением крахмальной оболоч-
ки пиреноида и отсутствием сократительных вакуолей в вегетативных клетках.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

Хлоропласт в зрелых клетках радиально симметричный 1. *R. minuta*
Хлоропласт в зрелых клетках билатерально симметричный 2. *R. negevensis*
Зооспоры в среднем 12.7 мкм дл. и 7.8 мкм шир., апланоспоры 11.8 мкм
в диам. 2а. f. *negevensis*
Зооспоры в среднем 7 мкм дл. и 5.5 мкм шир., апланоспоры около 8 мкм
в диам. 2б. f. *minor*

Radiosphaera minuta Hernd. (табл. 20, 1—12).

Herndon, 1958b : 317—320, fig. 70—89; Чаплыгина, 1987 : 87, рис. 2 :
3.

Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, до 45 мкм в диам.
Оболочка тонкая, при старении культуры утолщающаяся до 2—4 мкм, иногда с
ревидным выростом. Хлоропласт радиально симметричный, звездчатый, с
многочисленными простыми или разветвленными лопастями, у поверхности клетки

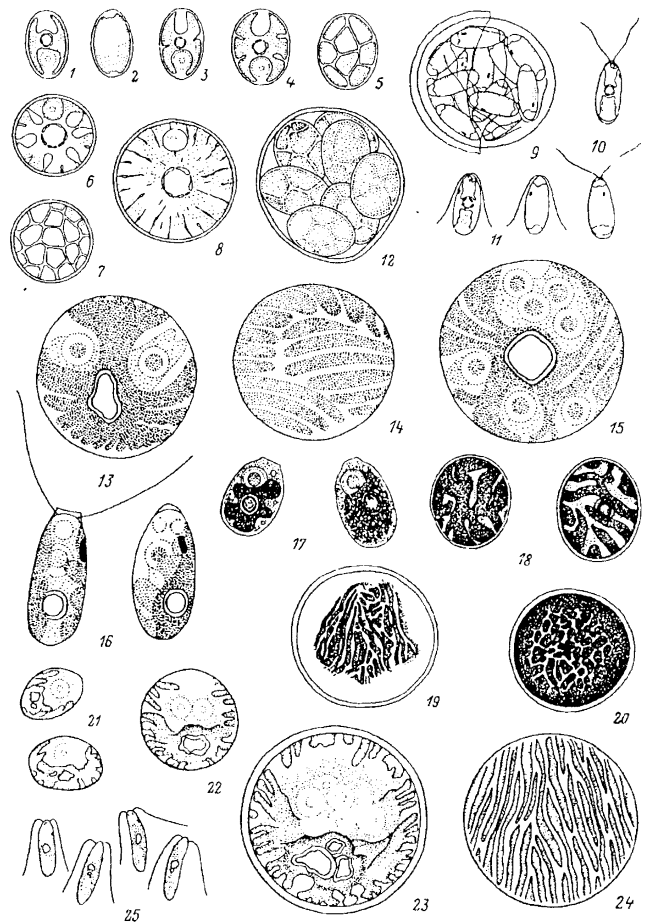


Таблица 20

1—12 — *Radiosphaera minuta* Hernd. 1—7 — молодые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 8 — зрелая клетка (оптическое сечение), 9 — зооспоры, 10, 11 — зооспоры, 12 — апланоспоры, 13—16 — *Macrochloris radiosa* Lutz et Gartner: 13—15 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 16 — зооспоры; 17—20 — *M. dissecta* Korsch: 17, 18 — молодые клетки, 19, 20 — зрелые клетки; 21—25 — *M. sobolensis* (Vinayak) Ettl et Gartner: 21, 22 — молодые клетки, 23, 24 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 25 — зооспоры (1—12 — по Herndon, 1958b, 13—16 — по Ettl, Gartner, 1988c, 17—20 — по Коршиков, 1926, 21—25 — по Vinayak, 1975).

одним из видов полигональных пластинок. Пиреноид 1, центральный или почти центральный, в зрелых клетках иногда дольчатый или фрагментированный. Запасные продукты — крахмал (иногда в большом количестве) и масло. Ядро крупное, но хорошо различимое без подкраски.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления и образуются посредством разрыва материнской оболочки в одном или нескольких местах. Зооспоры по 2—64, чаще по 16—32, эллипсоидные, 7—12 мкм дл., 5 мкм шир., часто с маленькой папиллой, передней стигмой и центральным выростом, имеющим H-образную форму в продольном сечении, пиреноидом, ширим в перемычке хлоропласта, и задним ядром.

Родина — Россия (Лен. обл.) — Туркмения (сев.-зап. предгорье Паропами-Таджикистан (Гиссарский хр., 1350—1800 м над ур. м.) (Чашлыгина, 1996).

Согласно исходному описанию, зрелые клетки обычно имеют в диаметре около 45 мкм. Клетки величиной до 45 мкм появляются на агаре с почвенной вытяжкой. В старых культурах иногда можно видеть клетки с частичным отставанием оболочки от оболочки.

Radiosphaera negevensis Ocampo-Paus et Friedm.

Ocampo-Paus, Friedmann, 1966 : 663—669; Ettl, Gartner, 1988c : 250—251, fig. 193—194.

Молодые клетки эллипсоидные и яйцевидные, зрелые — шаровидные, 14—20 мкм в диам. Оболочка гладкая, 0,7—1,4 мкм толщ. Хлоропласт билатерально ветвистый, гладкий или морщинистый, с простыми или разделенными лопастями, различными по величине и числу лопастями, отходящими от центральной части, что достигают оболочки и уплощающимися около нее, с поверхности клетки имеющими вид неправильных пластинок. Пиреноид 1 (иногда 2), расположенный в центральной части хлоропласта и окруженный несколькими крахмальными пластинками. Запасные продукты — крахмал, иногда в большом количестве, и желтоватые капли масла. Ядро крупное, с отчетливым ядрышком.

Зооспоры и апланоспоры образуются прогрессивным делением и освобождаются путем постепенного расширения и последующего растворения материнской оболочки. Зооспоры по 2—32, яйцевидные и обратнояйцевидные, 12—17 мкм дл. и 12 мкм шир., с папиллой, несущей 2 боковых выроста, и отходящими от них пилками, равными длине тела зооспоры или слегка превышающими ее, с эллиптическими сократительными вакуолями, боковой стигмой, центральным хлоропластом и пиреноидом. Апланоспоры шаровидные.

На нижней стороне камней, лежащих на поверхности или погруженных в меду, в трещинах известковых скал.

Израиль (пустыня Неgev).

В исходных диагнозах вида и форм приведены только средние размеры вегетативных и репродуктивных клеток. Они приведены в описаниях обеих форм. Назовем величины для вегетативных и репродуктивных клеток у вида в целом из работы Н. Ettl и G. Gartner (1988c).

Обе формы данного вида описаны из одного местообитания, которое указано в работе. В почвах России обнаружена только гниловая форма.

От гнилового вида *R. negevensis* отличается билатерально симметричным хлоропластом, между лопастями которого в боковой части клетки лежит крупное ядро.

2a *F. negevensis* (табл. 19, 10—12).

Ocampo-Paus, Friedmann, 1966 : 666—667, fig. 1—5, 8—9, 12—14, 17, 19, 21—22.

Вегетативные клетки 14,63 ± 2,13 мкм в диам. Зооспоры 12,7 ± 1,17 мкм дл., 5 ± 0,86 мкм шир. Апланоспоры 11,75 ± 1,6 мкм в диам.

Почвы

Россия (Лен. обл., Примор. край — южн. отроги Сихотэ-Алиня) (Андреева, Чашлыгина, 1989; Чашлыгина, 1996).

26 *F. minor* Ocampo-Paus et Friedm.

Ocampo-Paus, Friedmann, 1966 : 667, fig. 6—7, 10—11, 18, 20.

Вегетативные клетки 14,2 ± 2,67 мкм в диам. Зооспоры 7,02 ± 1,56 мкм дл., 5,51 ± 1,31 мкм шир. Апланоспоры 7,94 ± 1,32 мкм в диам.

От гниловой формы отличается меньшей величиной репродуктивных клеток.

Род 6 **MACROCHLORIS** Korsch

Korschikov, 1926 : 497, Коршиков, 1953 : 132. — *Chlorocobia* Reisinger, 1969 : 498.

Клетки одиночные, молодые — эллипсоидные или яйцевидные, зрелые — шаровидные. Оболочка гладкая, различной толщины. Хлоропласт от почти пристенного до более или менее центрального, асимметричный, состоящий из многочисленных, различных по величине и форме радиальных лопастей, отходящих от его центральной части и доходящих до оболочки. Пиреноиды от 1 до нескольких, расположенных в центральной части хлоропласта. Запасные продукты — крахмал и масло. Иногда в вегетативных клетках сохраняются сократительные вакуоли. Зрелые клетки многоядерные. Покоящиеся клетки, или акинеты, с утолщенной оболочкой, заполненные крахмалом и каплями масла, окрашенными гематохромом.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины и оболочкой, не окружающиеся после прекращения движения. Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода. *Macrochloris dissecta* Korsch.

От других родов *Macrochloris* отличается асимметричным лопастным хлоропластом, средняя часть которого, содержащая пиреноид, занимает в клетках положение от почти пристенного до центрального. К оболочке обычно прилегают только лопасти, которые более или менее радиально идут от средней части к периферии и заполняют полость клетки. С поверхности клетки они нередко выглядят как почти параллельные полосы, разделенные узкими просветами.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Зрелые вегетативные клетки до 37—52 мкм в диам.
 1. В вегетативных клетках 2—4, реже 8 сократительных вакуолей 1. *M. chlorococcoides*
 2. В вегетативных клетках сократительные вакуоли не наблюдались.
 - А. Пиреноиды со сплошной крахмальной оберткой 2. *M. radiosa*
 - Б. Пиреноиды с оберткой из отдельных зерен крахмала.
 - а. Зооспоры до 15 мкм дл. 3. *M. dissecta*
 - б. Зооспоры до 10—12 мкм дл. 4. *M. cohaerens*
- II Зрелые вегетативные клетки до 40—60 мкм в диам. 5. *M. multinucleatum*

1 *Macrochloris chlorococcoides* Ettl et Gartner (табл. 19, 13—16).
Ettl, Gartner, 1988b : 354—356, fig. 1.

Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, 20—37 мкм в диам. Оболочка до 2 мкм толщ., при старении — с односторонним внутренним утолщением. Хлоропласт массивный, от глубококашевидного до радиально лопастного. Пиреноид крупный, расположенный в базальной части хлоропласта, окруженный мелкими зернами крахмала. В зрелых клетках по 2—4 ядра. Сократительные вакуоли по 2—4, реже по 8.

Зооспоры эллипсоидные до цилиндрических, 10—12 мкм дл., 7 мкм шир., с тонкой точечной стигмой и задним ядром.

Известковая почва.

Альпы (гора Пичберг, 2300 м над ур. м.).

Сведения об апланоспорах и покоящихся клетках отсутствуют.

2 Macrochloris radiosa Ettl et Gärtner (табл. 20, 13—16).

Ettl, Gärtner, 1987 : 514; 1988c : 354—356, fig. 272.

Клетки изредка во временных скоплениях, молодые — эллипсоидные, зрелые — шаровидные, 10—40, реже до 52 мкм в диам. Оболочка крепкая, иногда утолщенная. Хлоропласт состоит из прилегающей к оболочке базальной утолщенной, ребристой части и радиально идущих от нее выростов с широко лопастными и тонко рассеченными концами. Пиреноид 1, иногда 2—3, эллипсоидный, ровный, полигональный или неправильный, со сплошной крахмальной оберткой. Сократительные вакуоли не наблюдались. Ядра многочисленные, рассеянные между лопастями хлоропласта или собранные в его выемке.

Зооспоры по 32—64, эллипсоидные или яйцевидные, 7—10 мкм дл., 3,5—5 мкм шир., гильевидно-округлой папиллой, жгутиками, равными длине тела зооспоры, 2 сократительными вакуолями, передней эллипсоидной стигмой, пристенным лопастным зрелым ядром, задним пиреноидом и передним ядром. Апланоспоры известны.

Местонахождение неизвестно.

Водоросль описана по культуре, которая содержится в коллекции Геттингенского университета (Schlosser, 1982).

3 Macrochloris dissecta Korsch (табл. 20, 17—20).

Korschikov, 1926 : 476—479, 497, fig. 0; Коршиков, 1953 : 132—133, рис. 72. — *Chlosophaera dissecta* (Korsch.) Fott, 1972b : 87—88, tab. 42, fig. 104.

Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, до 45 мкм в диам. оболочка толстая. Хлоропласт асимметричный, состоящий из центральной части сходящихся от нее многочисленных и разнообразных по форме лопастей, на периферии клетки заканчивающихся округлыми, полигональными или удлиненными пластинками. Один или несколько пиреноидов окружены зернами крахмала и расположены в центральной части хлоропласта. Сократительные вакуоли не наблюдались. Многочисленные ядра рассеяны между лопастями хлоропласта. Цветы известны.

Зооспоры многочисленные, от широкоэллипсоидных до почти цилиндрических, они обычно тупо закругленные, до 15 мкм дл., с небольшой плоской папиллой, редкой стигмой, неправильно-лопастным центральным хлоропластом, содержащим в центре 1 пиреноид, и 1 ядром. Апланоспоры известны.

В небольшом бассейне, часто в почвенных культурах.

Широко распространенный вид.

Характеристика апланоспор в диагнозах отсутствует.

4 Macrochloris cohaerens (Vinatzer) Ettl et Gärtner (табл. 20, 21—25).

Ettl, Gärtner, 1987 : 514; 1988c : 351—354, fig. 271. — *Chlorozebra cohaerens* Vinatzer, 1975 : 218—219, fig. 3.

Клетки шаровидные, до 30—50 мкм в диам. Оболочка с возрастом клетки утолщается. Хлоропласт массивный, заполняющий почти всю полость клетки, с периферической средней частью и идущими от нее многочисленными лопастями, дающими на периферии клетки характерный полосатый узор. Пиреноиды от 1 до нескольких, неправильной формы, окруженные немногочисленными крахмальными зернами или одной сплошной скорлупкой. Сократительные вакуоли не наблюдались. Ядра многочисленные.

Зооспоры цилиндрические, часто немного искривленные, 10—12 мкм дл., 4—5 мкм шир., со жгутиками, равными длине тела зооспоры, 2 передними

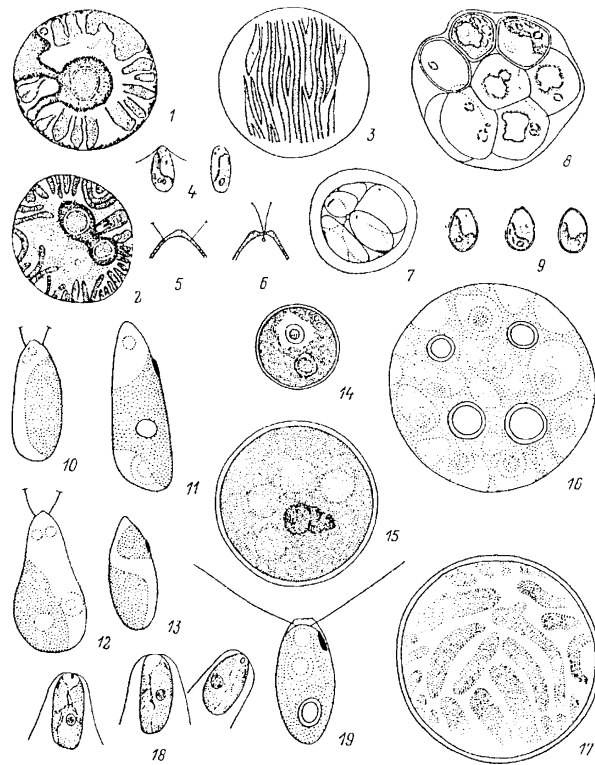


Таблица 21

1—9 — *Macrochloris multinucleata* (Reissig) Ettl et Gärtner. 1—3 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 4 — зооспоры, 5, 6 — передний конец зооспоры (2 проекции), 7, 8 — апланоспорангии, 9 — апланоспора, 10—13 — *Actinosphaera chlamydiae* Deason et Hernd. зооспоры, 14—19 — *Neosporangium unguiculatum* Deason. 14 — молодая клетка, 15—17 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 18, 19 — зооспоры (18—19 — по Reissig, 1969, 10—13 — по Deason, Herndon, 1989. 14, 15, 18 — по Stag, 1955, 16, 17, 19 — по Ettl et Gärtner, 1988c).

сократительными вакуолями, отчетливой красной стигмой, пристенным хлоропластом, 1—2 пиреноидами и 1 ядром. Апланоспоры известны.

Известковая почва.

Альпы (гора Пичберг, около 2300 м над ур. м.).

5. Macrochloris multinucleatum (Reissig) Ettl et Gärtner (табл. 21, 1—9)

Ettl, Gärtner, 1987 : 514; 1988c : 350—351, fig. 269—270; Чаплыгина, 1992 : 53—54, рис. 1 : 5—12. — *Chlorozebra multinucleata* Reissig, 1969 : 498, fig. 1—2.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- клетки более 50 мкм в диам.
 Vegetативные клетки могут превышать в размере 100 мкм.
 А Vegetативные клетки до 100, максимум 180 мкм (в 2-месячной культуре) 1. *N. giganticum*
 Б Vegetативные клетки часто до 80, иногда до 160 мкм 2. *N. proliferum*
 Vegetативные клетки не превышают в размере 100 мкм.
 А Пиреноид 1 3. *N. granatum*
 Б Пиреноиды от 1 до нескольких.
 а Клетки часто в скоплениях 4. *N. cohaerens*
 б Клетки одиночные.
 α Зрелые клетки часто мешковидной формы (типа *Protosiphon*) 5. *N. saccatum*
 β Зрелые клетки яйцевидные или шаровидные; мешковидные клетки не образуются.
 * Зрелые клетки обычно шаровидные, оболочка стареющих клеток до 5 мкм толщ, снаружи часто слоистая, с точечной или гранулированной структурой 6. *N. punctatum*
 ** Зрелые вегетативные клетки яйцевидные, почти шаровидные или шаровидные, оболочка старых клеток до 3.6 мкм толщ, без скульптуры 7. *N. ovatum*
- клетки размером 50 мкм и менее
 Клетки размером до 50 мкм.
 А Молодые клетки часто яйцевидные и грушевидные, зрелые — от грушевидных до шаровидных; клеточная оболочка грушевидных клеток иногда с утолщением на узком конце, с возрастом заметно не утолщается, без слизи 8. *N. multinucleatum*
 Б Молодые клетки обычно эллипсоидные, зрелые — шаровидные; оболочка иногда окружена слизью, с возрастом утолщается до 4 мкм 9. *N. alabamense*
- Клетки меньших размеров
 А Максимальный размер вегетативных клеток более 30 мкм.
 а Крахмальная обертка пиреноида слоистая и ровная.
 α Клетки без слизи.
 * Клетки всегда одиночные, не образующие скоплений 10. *N. mahleri*
 ** Клетки иногда образуют скопления 11. *N. concentricum*
 β Зрелые клетки, особенно в стареющих культурах, часто окружены слизью 12. *N. gelatinosum*
 б Крахмальная обертка пиреноида неровная, состоящая из отдельных зерен
 α Зрелые вегетативные клетки обычно шаровидные 13. *N. solitarium*
 β Зрелые вегетативные клетки от яйцевидных до шаровидных 14. *N. commatiforme*
- Б Максимальный размер вегетативных клеток не более 30 мкм.
 а Максимальный размер клеток 30 мкм.
 α Пиреноиды от 1 до 3 15. *N. polymorphum*
 β Пиреноид 1.
 * Зрелые клетки многоядерные 16. *N. variabile*
 ** Зрелые клетки одноядерные.
 + Сократительные вакуоли в зооспорах расположены у основания жгутиков 17. *N. sphaericum*

- ++ Сократительные вакуоли в зооспорах расположены в передней части клетки, но не у самого основания жгутиков 18. *N. longisporum*
 б. Максимальный размер клеток менее 30 мкм.
 α. Клетки окружены слизью 19. *N. mobile*
 β. Клетки без слизи.
 * Максимальный размер вегетативных клеток более 20 мкм.
 + В зрелых вегетативных клетках видны сократительные вакуоли.
 × Клетки иногда во временных скоплениях; оболочка в стареющих культурах утолщается до 3 мкм 20. *N. butyrosom*
 ×× Клетки одиночные, клеточная оболочка с возрастом культуры утолщается незначительно.
 о Vegetативные клетки максимум 26 мкм в диам.; жгутики зооспор примерно равны длине их тела 21. *N. perforatum*
 оо Vegetативные клетки максимум 21 мкм в диам.; жгутики длиннее тела зооспоры 22. *N. vacuolatum*
 ++ Сократительные вакуоли в вегетативных клетках отсутствуют.
 × Клеточная оболочка утолщается с возрастом культуры до 4 мкм и более.
 о Пиреноид со слоистой гладкой крахмальной оберткой 23. *N. bisporum*
 оо Пиреноид с неровной оберткой, состоящей из отдельных крахмальных зерен 24. *N. rugosum*
 ×× Клеточная оболочка незначительно утолщается с возрастом культуры.
 о Зрелые вегетативные клетки шаровидные, зооспоры удлиненно-эллипсоидные, 6×3,2 мкм 25. *N. excentricum*
 оо Зрелые вегетативные клетки яйцевидные, эллипсоидные или шаровидные; зооспоры разнообразной формы, часто усеченные сзади, 6,4—11,5×2,5—5,4 мкм 26. *N. irregulare*
 ** Клетки менее 20 мкм 27. *N. macropyrenoidosum*

1. *Neospongiococcum giganticum* Deason (табл. 22, 1—3).
 Deason, 1971 : 21—22, fig. 4—7. — *Deasonia gigantea* (Deason) Ettl et Komárek, 1982 : 360; Ettl, Gärtner, 1988c : 367—369, fig. 283.

Клетки шаровидные, яйцевидные или грушевидные, обычно до 100, иногда до 180 мкм в диам. Оболочка до 10 мкм толщ, без слизи. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, быстро превращающийся в губчатый, в зрелых клетках — тонкогубчатый до ячеистого. Пиреноид 1 или несколько, с крахмальной оберткой из 2 полушаровидных скорлупок в молодых клетках, из нескольких зерен во взрослых. Зрелые клетки многоядерные. Сократительные вакуоли отсутствуют.

Зооспоры многочисленные, разнообразной формы, чаще веретеновидные или эллипсоидные, 8,5—12,5 мкм дл., 2,2—4 мкм шир., с округло-килевидной папиллой, со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, с варьирующими по положению сократительными вакуолями, передней точечной стигмой, пристенным хлоропластом, срединным или задним пиреноидом, передним или срединным ядром, освобождающиеся путем разрыва оболочки материнской клетки; при остановке большинство зооспор сохраняет свою форму.

Почва с хлопкового поля.

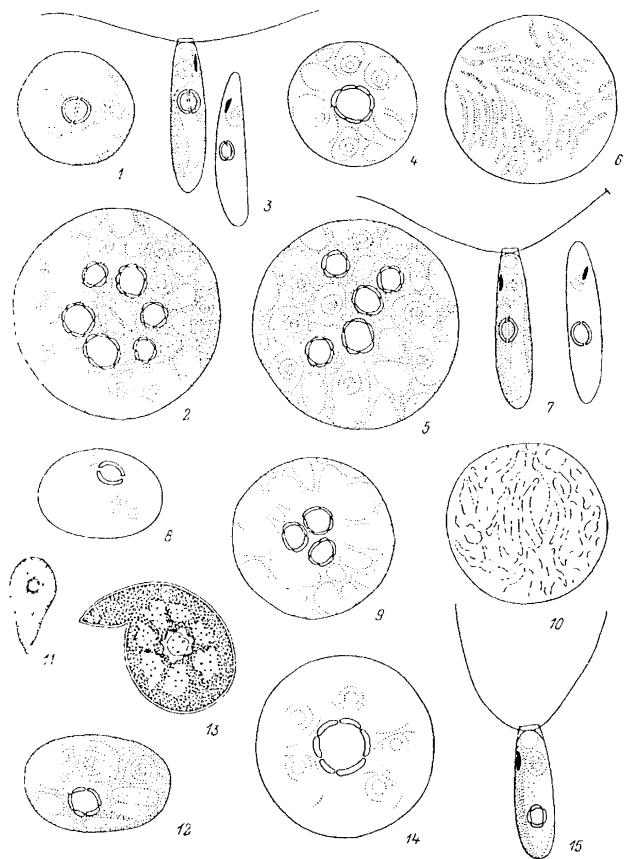


Таблица 22

Neosporoglossum giganteum Deason: 1, 2 — молодая и зрелая клетки (оптическое сечение), 3 — зооспора (2 проекции); *N. proliferum* Deason: 4, 5 — молодая и зрелая клетки (оптическое сечение), 6 — зрелая клетка (вид с поверхности; зооспора (2 проекции)); 7 — зооспора; 8—10 — *N. cohaerens* Deason: 8, 9 — молодая и зрелая клетки (оптическое сечение), 10 — зрелая клетка (вид с поверхности); 11—15 — *N. coccatum* Deason: 11, 12 — молодые клетки, 13, 14 — зрелые клетки (оптическое сечение), 15 — зооспора; 11—10, 12, 14, 15 — по Ettl, Gärtner, 1988c; 11, 13 — по Андреева, Чаплыгина, 1989).

США (штат Теннесси — г Мемфис)

Если агаровая культура засеивается зооспорами, вегетативные клетки через 2 недели достигают в диаметре около 65 мкм. В случае засева вегетативными клетками последние через 2 недели вырастают до 100 мкм и более. В 2-месячных культурах появляются клетки до 180 мкм в диам. Клетки быстро отвечают на раствор иода крахмальной реакцией. Культура на агаре в течение 2 мес сохраняет зеленую окраску, затем начинает оранжеветь. Зооспоры продуцируются сотнями, большинство после прекращения движения сохраняет свою форму, но некоторые округляются (Deason, 1971). По данным H. Ettl и G. Gärtner (1988c), зооспоры образуются по 8—16.

2 *Neosporoglossum proliferum* Deason (табл. 22; 4—7).

Deason, 1971 : 19—20, fig. 1—3; Чаплыгина, 1987 : 83, 85, рис. 1; 1—8 — *Deasonia prolifera* (Deason) Ettl et Komárek, 1982 : 360, Ettl, Gärtner, 1988c : 370, fig. 285.

Клетки шаровидные, почти шаровидные, яйцевидные или грушевидные, в культурах 2-недельного возраста обычно не более 80, в 2-месячных культурах иногда до 160 мкм в диам. Оболочка от 2 до 7 мкм толщ., без слизи. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, полый, шаровидный, с неправильными вырезками, в зрелых — губчатый до ячеистого, с ребристой поверхностью. Пиреноиды от 1 до нескольких, округло-уловатые или эллипсоидные. Запасный продукт — масло. Сократительные вакуоли отсутствуют. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры многочисленны, разнообразной формы, чаще эллипсоидные, 7,1—12 мкм дл., 2,3—3,4 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, со срединными или задними сократительными вакуолями, с передним пятнообразным стимой, пристенным хлоропластом, срединным или задним пиреноидом; освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки, при останковке большинство сохраняет свою форму.

Почвы

США (штат Теннесси — г Мемфис). — Туркмения (сев.-зап. предгорье Паропамиза) — Таджикистан (Гиссарский хр., 1200—2200 м над ур. м) (Чаплыгина, 1992).

Размеры вегетативных клеток в 2-недельной культуре зависят от посевного материала. Если он представлен зооспорами, вегетативные клетки достигают около 40 мкм в диам., если — вегетативными клетками, то через 2 недели они часто вырастают до 80 мкм в диам. В 2-месячных агаровых культурах наблюдались клетки до 160 мкм в диам. Раствором иода клетки прокрашиваются медиченно и слабо. Колонии на агаре в течение 2 мес сохраняют зеленый цвет, а затем по периферии приобретают оранжевую окраску (Deason, 1971).

3 *Neosporoglossum granatum* Deason (табл. 21, 14—19).

Deason, 1971 : 25, fig. 20. — *Chlorococcum multinucleatum* Starr, 1955 : 35—36, fig. 104—106. — *Deasonia granata* (Deason) Ettl et Komárek, 1982 : 360; Ettl, Gärtner, 1988c : 358, fig. 275.

Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, до 75 мкм в диам. Оболочка без слизи, утолщается в стареющих культурах. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, быстро превращающийся в губчатый, в зрелых клетках нежный, губчатый, с многочисленными большими и маленькими выемками (лакунами), хорошо выраженными ребрами и гребнями на поверхности. Пиреноид 1, часто дольчатый, фрагментирующийся в старых клетках. Запасные продукты — крахмал в большом количестве, в клетках старых культур — масло, окрашенное в желтый цвет. Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры по 4—8, эллипсоидные, 8 мкм дл., 3 мкм шир., со слабо выраженной панихой, со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, с передними

атгильными вакуолями, передней линейной стигмой, пристенным хлоропластом и задним пиреноидом и 1 ядром.

Точка неизвестного происхождения.

Зодорель неизвестного происхождения получена из Пражской коллекции (Deason, 1971). Согласно данным более позднего исследования типовой культуры (Gartner, 1988c), максимальный размер вегетативных клеток ограничен 35—45 мкм в диам., а зооспоры достигают 11 мкм дл. и 5—6 мкм шир.

Neosporogioecococcus cohaerens Deason (табл. 22, 8—10).

Deason, 1971 : 23—35, fig. 16—19. — *Deasonia cohaerens* (Deason) Ettl et Komárek, 1982 : 360; Ettl, Gartner, 1988c : 369—370, fig. 284.

Клетки одиночные или в группах, молодые — эллипсоидные и яйцевидные, старые — шаровидные или яйцевидные, до 90 мкм в диам. Оболочка в стареющих торах до 10 мкм толщ., без слизи. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, мелкошаровидный, с несколькими лопастями, быстро превращающийся в губчатый, в зрелых клетках — губчатый, на поверхности часто сетчатый. Пиреноиды до нескольких, окруженные 2 или несколькими крахмальными скорлупками. Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры многочисленные, до 128, от узкоэллипсоидных до удлиненно-цилиндрических, 5,6—11,8 мкм дл., 2,1—5,6 мкм шир., с округлой килевидной папиллужутиками, длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями, точечной стигмой, пристенным хлоропластом, варьирующим по положению пиреноидом, передним или средним ядром; освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки.

Точка

ША (штат Теннесси — г. Мемфис). — Россия (Оренбург. обл.) (Андреева, 1983).

Вегетативные клетки в 2-недельной агаровой культуре, засеянной зооспорами, имеют 32 мкм в диам. В жидкой культуре клетки быстро прокрашиваются розовым цветом. Агаровые культуры на среде Бристоль через 2 мес окрашиваются фиолетовый цвет (Deason, 1971).

Neosporogioecococcus saccatum Deason (табл. 22, 11—15; табл. 23, 1, 2).

Deason, 1971 : 23, fig. 12—15, Андреева, Чаплыгина, 1989 : 14, 16, 3, 1—8. — *Deasonia saccata* (Deason) Ettl et Komárek, 1982 : 360; Gartner, 1988c : 359—360, fig. 276.

Молодые клетки эллипсоидные до яйцевидных или неправильно-шаровидных, старые — шаровидные, грушевидные или мешковидные, обычно до 55 мкм в диам., изредка до 70 мкм. Оболочка 3—6 мкм толщ., без слизи. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, полный, шаровидный, с большим неправильным осетом и несколькими щелями, быстро превращающийся в губчатый, в зрелых клетках с несколькими лакунами и утолщениями, идущими от центра к периферии. Пиреноиды от 1 до нескольких, с крахмальной оберткой из нескольких слоев. Зарезервированный продукт — масло. Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры многочисленные, разнообразной, чаще эллипсоидной формы, 5—11 мкм дл., 2,1—5,6 мкм шир., со слабо бугорчатой папиллой, со жгутиками, длина которых превышает длину тела зооспоры, с передними до средних сократительными вакуолями и точечной стигмой, пристенным хлоропластом, маленьким пиреноидом, передним или средним ядром; освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки.

Точка

ША (штат Теннесси — г. Мемфис). — Россия (Примор. край — юж. часть Сихотэ-Алиня).

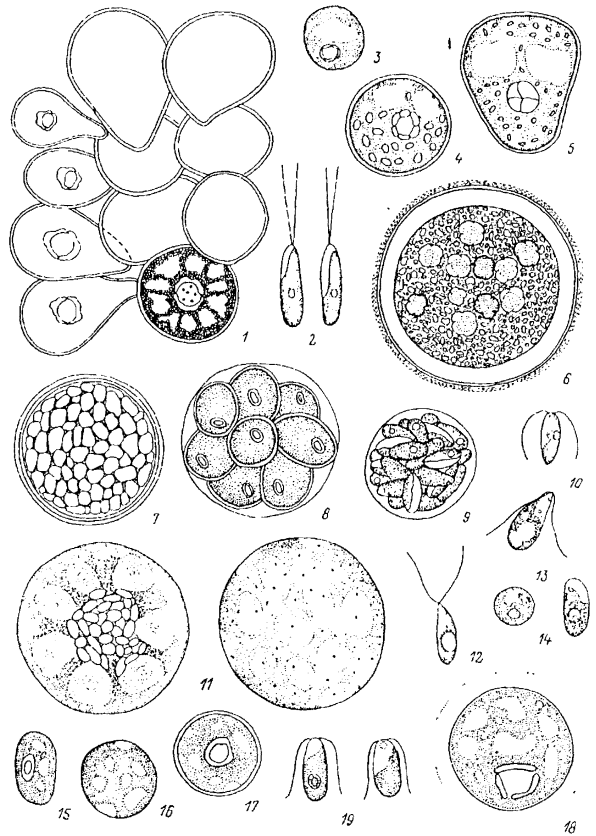


Таблица 23

1, 2 — *Neosporogioecoccus saccatum* Deason: 1 — группа клеток, 2 — зооспора; 3—10 — *N. punctatum* (Alce et Bold) Deason: 3—5 — молодые и зрелая клетки (оптическое сечение), 6 — клетка с толстой слоистой оболочкой из старой культуры, 7 — клетка, заполненная крахмалом, 8 — планозиготы, 9 — зооспорангий, 10 — зооспора; 11—14 — *N. multiseptatum* (Deason et Bold) Deason: 11 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 12, 13 — зооспоры, 14 — молодые клетки со стигмой; 15—19 — *N. alabamense* (Deason) Deason: 15 — молодая клетка, 16 — зрелая клетка (вид с поверхности), 17 — зрелая клетка с утолщенной оболочкой, 18 — зрелая клетка, окруженная слизью (17, 18 — оптическое сечение), 19 — зооспоры (1, 2 — по Андреева, Чаплыгина, 1989, 3—10 — по Alce, Bold, 1958; 11—14 — по Deason, Bold, 1960, 15—19 — по Deason, 1959).

Клетки медленно прокрашиваются раствором йода. Двухмесячные агаровые культуры окрашены в оранжевый цвет (Deason, 1971).
И Ettl и G. Gartner (1988c) уточнили количество образующихся зооспор в периспоровой клетке: обычно 16—32, реже 64.

6. *Neosporogium punctatum* (Arce et Bold) Deason (табл. 23, 3—10).
Deason, 1971 : 25, fig. 21. — *Chlorococcum punctatum* Arce et Bold, 1958 : 9, fig. 42—54, 94. — *Deasonia punctata* (Arce et Bold) Ettl et Komárek, 1982 : 360, Ettl, Gärtner, 1988c : 367, fig. 282.

Клетки обычно шаровидные, иногда неправильной формы, зрелые — от 17 до 55 мкм в диам. Оболочка молодых клеток тонкая, у старых — до 10 мкм толщ., слоистая, снаружи с точечной или гранулированной структурой. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, глубококашевидный, с несколькими веретенистыми, в зрелых клетках грубый, губчатый, с несколькими большими правильными лакунами. Пиреноиды от 1 до нескольких, окруженные зернами крахмала. Запасный продукт — крахмал. Сократительные вакуоли отчетливые. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры по 8—16, реже 64—128, эллипсоидные, 8 мкм дл., 3 мкм шир., с имбрированной папиллой, со жгутиками, передними сократительными вакуолями и стигмой, пристенным хлоропластом, задним пиреноидом и передним ядром; освобождающиеся путем экваториального разрыва материнской оболочки.

Почвы
Куба — Украина (Полесье) (Андреева и др., 1985).
Сведения о строении крахмальной обертки пиреноида, наличии сократительных вакуолей в вегетативных клетках и количестве образующихся зооспор взяты из последнего исследования водоросли (Ettl, Gärtner, 1988c), так как ранее они не приводились.

7. *Neosporogium ovatum* Deason
Deason, 1971 : 22—23, fig. 8—11. — *Deasonia ovata* (Deason) Ettl et Komárek, 1982 : 360, Ettl, Gärtner, 1988c : 364, fig. 279.
Клетки яйцевидные, неправильно-шаровидные и шаровидные, до 32—60 мкм в диам. Оболочка до 3,6 мкм толщ., без слизи. Хлоропласт в молодых клетках листовидный, с несколькими лопастями, в зрелых клетках губчатый, с более или менее грубыми утолщениями на поверхности со щелями и полостями (лакунами). Пиреноиды от 1 до нескольких, окруженные отдельными немногочисленными крахмальными зёрнами. Запасный продукт — крахмал. Сократительные вакуоли иногда присутствуют. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры различной формы, чаще веретеновидные или эллипсоидные, 8—12 мкм дл., 2,3—4 мкм шир., с низкой срединной папиллой, со жгутиками, тонким телом зооспоры, срединными или задними сократительными вакуолями, задним точечной стигмой, пристенным хлоропластом, срединным пиреноидом, задним или срединным ядром; освобождающиеся в слизистом пузырьке.

Почва из розария.
США (штат Теннесси — г. Мемфис).
Яйцевидная форма характерна для некрупных вегетативных клеток. Более крупным и зрелым клеткам присуща шаровидная или почти шаровидная форма. Максимальный размер клеток (60 мкм) был отмечен в 2-месячной агаровой культуре, которая в этом возрасте обычно окрашивается в оранжевый цвет. Клетки быстро окрашиваются раствором йода (Deason, 1971).

8. *Neosporogium multinucleatum* (Deason et Bold) Deason (табл. 23, 11—14).
Deason, 1971 : 25. — *Sporogium multinucleatum* Deason et Bold, 1960 : 31, fig. 38—42, 101—104. — *Deasonia multinucleata* (Deason et Bold) Ettl et Komárek, 1982 : 360; Ettl, Gärtner, 1988c : 364, fig. 278.

Клетки одиночные или во временных скоплениях (на агаре), молодые — от яйцевидных до грушевидных, зрелые — грушевидные или шаровидные, до 50 мкм в диам. Оболочка без слизи, у грушевидных клеток иногда утолщена на узком конце. Хлоропласт в молодых клетках полый, шаровидный, неравномерно рассеченный, быстро превращающийся в губчатый, в зрелых клетках губчатый, с отчетливыми лакунами, с сетчатой структурированной поверхностью. Пиреноид 1, крупный, с крахмальной оберткой из отдельных спорушек. Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры узкоэллипсоидные, 8,4 мкм дл., 3,2 мкм шир., с плоской папиллой, со жгутиками, немного длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями и стигмой, пристенным хлоропластом и пиреноидом, различным только у остановившихся особей, с ядром, немного смещенным к переднему концу клетки, после остановки часть зооспор сохраняет эллипсоидную форму, часть округляется.

Чернозем на открытом месте и под дубом.
США (штат Техас).
Агаровые культуры на среде Бристоль покрываются оранжевыми пятнами (Deason, 1971). В последней публикации (Ettl, Gärtner, 1988c) говорится о том, что в зрелых клетках может содержаться до 5 пиреноидов.

9. *Neosporogium alabamense* (Deason) Deason (табл. 23, 15—19).
Deason, 1976 : 206; Ettl, Gärtner, 1988c : 246, fig. 191. — *Sporogium alabamense* Deason, 1959 : 574—575, fig. 10—18, 33—37.

Клетки одиночные или в слизистых неправильных скоплениях, молодые — эллипсоидные, зрелые — шаровидные, в среднем 20, максимум 50 мкм в диам. Оболочка со слизью, с возрастом культуры утолщается до 4 мкм. Хлоропласт в молодых клетках полый, шаровидный, с многочисленными большими отверстиями щелями и трещинами, в зрелых клетках отчетливо губчатый. Пиреноид 1, с неровной, состоящей из отдельных зерен крахмальной оберткой. Запасный продукт — крахмал, часто в большом количестве. Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры по 2—32 и более, эллипсоидные, 7—9,5 мкм дл., 2,5—3,5 мкм шир., с округлой конической папиллой, со жгутиками, примерно в 1,5 раза длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями и рельефной стигмой, пристенным хлоропластом, со срединным или немного смещенным к заднему концу пиреноидом, передним ядром; часто освобождающиеся в слизистом пузырьке. Антиспоры до 64.

Почвы.
США (штат Алабама). — Россия (Лен. обл.) (Чаплыгина, 1996).
Образование слизи вокруг клеток чаще наблюдается и легче проследивается в жидких культурах. Перенос зрелых вегетативных клеток в свежую жидкую среду стимулирует образование зооспор (Deason, 1959). По данным последнего исследования тиновой культуры (Ettl, Gärtner, 1988c), вегетативные клетки имеют размеры от 7,5 до 22 мкм в молодых культурах, в старых культурах клетки увеличиваются до 33 мкм в диам. и одеты оболочкой свыше 1 мкм толщ. Встречаются клетки, содержащие до 5 пиреноидов.

10. *Neosporogium mahleri* Deason (табл. 24, 1).
Deason, 1976 : 202, fig. 7—8, 26; Ettl, Gärtner, 1988c : 236, fig. 178.

Зрелые вегетативные клетки яйцевидные или почти шаровидные, в 2-недельных культурах максимум 19, в 2-месячных — максимум 42 мкм в диам. Хлоропласт в молодых клетках полый, шаровидный, с относительно большим и лопастным по краю отверстием, на поверхности с изогнутыми, иногда вилкообразно разветвленными щелями, в зрелых клетках типично губчатый. Пиреноид 1, с гладкой и сплошной крахмальной оберткой. Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки одноядерные.

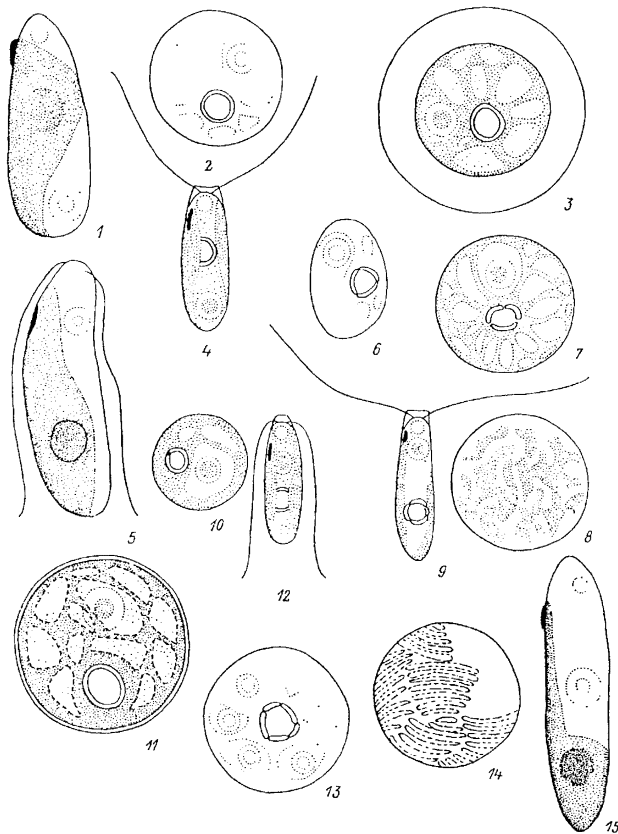


Таблица 24

1 — *Neosporogococcum mahleri* Deason зооспора; 2—4 — *N. gelatinosum* (Archib. et Bold) Ettl et Gärtner 2 — молодая клетка (оптическое сечение), 3 — зрелая клетка со слизью (оптическое сечение), 4 — зооспора; 5 — *N. solitarium* Deason зооспора; 6—9 — *N. conuiforme* Deason: 6 — молодая клетка, 7, 8 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 9 — зооспора; 10—12 — *N. polymorphum* (Anderson et Nichols) Deason. 10, 11 — молодая и зрелая клетки (оптическое сечение), 12 — зооспора; 13—15 — *N. variabile* Deason. 13, 14 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 15 — зооспора (1, 3, 15 — по Deason, 1976; 2—4, 6—14 — по Ettl, Gärtner, 1988c)

Зооспоры яйцевидные или эллипсоидные, 6.1—10.3 мкм дл., 2.6—4.4 мкм шир., с неотчетливой копчатковидной папиллой, со жгутиками, длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями и стигмой, пристенным хлоропластом, средним пиреноидом и задним ядром.

Почва с поля.

США (штат Техас — окрест. г. Остина).

Согласно первоописанию, сократительные вакуоли в вегетативных клетках отсутствуют. При последующем изучении типовой культуры (Ettl, Gärtner, 1988c) в вегетативных клетках наблюдались по 2 сократительные вакуоли, расположенные на периферии клетки в разрезах хлоропласта. Для зооспор отмечено наличие большой эллипсоидной стигмы и более длинные жгутики (в 1.5 раза превышающие длину тела зооспоры).

11 *Neosporogococcum concentricum* (Anderson et Nichols) Deason

Deason, 1976 : 206—207, Ettl, Gärtner, 1988c : 240—241, fig. 183 — *Sporogococcium concentricum* Anderson et Nichols, 1968 : 207, fig. 1—17.

Клетки одиночные или в скоплениях, яйцевидные, шаровидные, иногда узло ватые (в скоплениях), до 40 мкм в диам. Оболочка тонкая, около 0.5, в старых культурах — до 5 мкм толщ., без слизи. Хлоропласт в молодых клетках полый, шаровидный, очень быстро приобретающий губчатую структуру, в зрелых клетках типично губчатый, обычно с прямыми гребнями на поверхности. Пиреноид 1, с гладкой и сплошной крахмальной оберткой. Запасные продукты — крахмал и масло. Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры яйцевидные, 8 мкм дл., 3 мкм шир., с низкой колпачковидной папиллой, со жгутиками, длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями, с шероховатой до срединной стигмой, пристенным боковым хлоропластом, средним пиреноидом и задним ядром. Апланоспоры до 32—34.

Родник, почвы и вулканические выбросы.

США (штат Миссури) — Россия (Оренбург обл., Курильские о-ва — о-в Кунашир, вулкан Головина) (Андреева и др., 1983; Штина и др., 1992).

По первоописанию (Anderson, Nichols, 1968), крахмальная обертка пиреноида состоит из нескольких отдельных пластинок. Последующие исследователи вида (Deason, 1976; Ettl, Gärtner, 1988c) охарактеризовали ее как гладкую и сплошную. Два последних автора отмечали наличие в цитоплазме большого количества крупных вакуолей и образование 2, 4 и более, иногда до 64 зооспор.

12. *Neosporogococcum gelatinosum* (Archib. et Bold) Ettl et Gärtner (табл. 24, 2—4).

Ettl, Gärtner, 1987 : 243, 1988c : 238, fig. 180. — *Chlorococcum gelatinosum* Archibald et Bold, 1970a : 29—30, fig. 19, 55.

Клетки одиночные или в слизистых скоплениях, молодые — эллипсоидные до слегка яйцевидных, 7.5—10.5 мкм дл., 4—6.5 мкм шир., зрелые — шаровидные, 9—20, реже до 35 мкм в диам. Оболочка тонкая, с возрастом культуры незначительно утолщенная (до 1 мкм), окруженная слизью. Хлоропласт в молодых клетках полый, шаровидный, с большим отверстием и глубокими разрезами, снаружи с неправильными, часто вилкообразно разветвленными трещинами и прорезами, у взрослых клеток типично губчатый, с поперечными углублениями. Пиреноид 1, эллипсоидный до шаровидного, со сплошной крахмальной оберткой. Запасный продукт — мелкие капли масла. Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры удлиненно-эллипсоидные до почти цилиндрических, 8 мкм дл., 2.5—4 мкм шир., с широкой округлой килевидной папиллой, со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, передней палочковидной стигмой, пристенным хлоропластом, средним пиреноидом и задним ядром. Апланоспоры по 8—16.

Бедовистая почва.

США (штат Индиана — окрестн г. Элкхарта).

13. *Neosporogium solitarium* Deason (табл. 24, 5).

Deason, 1976 : 203, fig. 10—11, Ettl, Gärtner, 1988c : 248, fig. 190.

Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — почти шаровидные или шаровидные, в 2-недельной культуре до 20, в 2-месячной — до 36 мкм в диам. Оболочка без слизи, с возрастом культуры утолщающаяся до 1.8 мкм. Хлоропласт в молодых клетках полярный, шаровидный, с трещинами и щелями, в зрелых клетках губчатый, многочисленными отверстиями и щелями. Пиреноид 1, с неровной, состоящей из нескольких зерен крахмальной оберткой. Сократительные вакуоли не наблюдаются. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры эллипсоидные, 7.65—11 мкм дл., 2.5—5 мкм шир., со слабо развитой округло-килевидной павиллой, жгутиками, длиннее тела зооспоры, с длинными сократительными вакуолями и стигмой, пристенным хлоропластом, винным или задним пиреноидом и передним ядром.

Почва с хлопкового поля.

США (штат Теннесси — г. Мемфис).

14. *Neosporogium commatiforme* Deason (табл. 24, 6—9).

Deason, 1976 : 198, 200, fig. 4, 18—20, Ettl, Gärtner, 1988c : 245, fig. 188.

Молодые клетки эллипсоидные или слабояйцевидные, зрелые — яйцевидные, или шаровидные или шаровидные, в 2-недельной культуре до 15, в 2-месячной — до 32 мкм в диам. Оболочка без слизи, в старых культурах до 4.5 мкм толщ. Хлоропласт в молодых клетках полярный, шаровидный, сильно рассеченный, при превращающийся в губчатый, в зрелых клетках типично губчатый, распавшийся на многочисленные и очень тонкие тяжи, на поверхности мелкосетчатый. Пиреноид 1, крупный, округлый или уловатый, с несколькими крахмальными зернами. Запасные продукты — крахмал и масло, обильное в стареющих культурах. Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры удлинено-эллипсоидные или слегка каплевидные, иногда удлинено-реповидные или с несколько вздутым задним концом, 6.1—10.7 мкм дл., 1.4—4.4 мкм шир., с небольшой килевидной павиллой, жгутиками, длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями и стигмой, пристенным хлоропластом, средним или задним пиреноидом, передним ядром.

Почва из розария.

США (штат Теннесси — г. Мемфис).

15. *Neosporogium polymorphum* (Anderson et Nichols) Deason (табл. 24, 12).

Deason, 1976 : 207, Ettl, Gärtner, 1988c : 238—240, fig. 181. — *Sporogium polymorphum* Anderson et Nichols, 1968 : 211—212, fig. 18—32.

Клетки яйцевидные, грушевидные, шаровидные, до 15—30 мкм, изредка до 40 мкм в диам. Оболочка без слизи, утолщающаяся с возрастом культуры. Хлоропласт в молодых клетках полярный, шаровидный, перфорированный до лопастной, с глубокими разрезами и трещинами, в зрелых клетках типично губчатый, с глубокими трещинами. Пиреноиды от 1 до 3, окруженные крахмальными скорлупками. Запасные продукты — крахмал и многочисленные капли масла. При делении культуры в цитоплазме обычно по несколько крупных вакуолей. Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры и апланоспоры по 16—32, иногда 64, освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки. Зооспоры от слабояйцевидных до удлинено-эллипсоидных или почти цилиндрических, 6—7 мкм дл., 3 мкм шир., с нечеткой павиллой, жгутиками, длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями и линзовидной стигмой, пристенным хлоропластом, средним, часто

слабо различимым пиреноидом, передним или средним ядром. Апланоспоры обильны в культурах в возрасте от 3 недель и старше.

Родник, песчаный берег водохранилища.

США (штат Миссури). — Россия (Оренбург. обл., Ириклинское водохр.) (Андреева и др., 1983).

Согласно первоописанию (Anderson, Nichols, 1968), молодые клетки, происходящие от зооспор, обычно почти яйцевидные и спереди уплощенные. Зрелые клетки более разнообразны по форме: яйцевидные, грушевидные и почти шаровидные, причем последние преобладают в культурах. Перед делением клетки обычно приобретают шаровидную форму. В активно растущих культурах клетки в среднем около 15 мкм, шаровидные клетки часто достигают 30 мкм в диам. Исследователи, изучавшие водоросль позднее (Deason, 1976; Ettl, Gärtner, 1988c), привели максимальный размер клеток, равный 35 мкм, и охарактеризовали крахмальную обертку пиреноида как гладкую и сплошную.

16. *Neosporogium variabile* Deason (табл. 24, 13—15).

Deason, 1976 : 206, fig. 15—16, 31. — *Deasonia variabilis* (Deason) Ettl et Gärtner, 1987 : 515, 1988c : 365—366, fig. 280.

Молодые клетки эллипсоидные, слегка яйцевидные и грушевидные, зрелые — почти шаровидные и шаровидные, в 2-недельной культуре до 23.7, в 2-месячной — до 30 мкм в диам. Оболочка без слизи, в 2-месячной культуре до 1.8 мкм толщ. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, глубокоочаговый, лопастной, в зрелых клетках губчатый, с неправильными выемками, на поверхности с ребрами. Пиреноид 1, с неровной оберткой, состоящий из отдельных крахмальных зерен. Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры удлинено-эллипсоидные, 6.9—11 мкм дл., 2.1—4.9 мкм шир., со жгутиками, длиннее тела зооспоры, с передними сократительными вакуолями, стигмой, занимающей разное положение, пристенным хлоропластом, средними или задними пиреноидом и ядром.

Почва с хлопкового поля.

США (штат Теннесси — г. Мемфис).

17. *Neosporogium sphaericum* Deason (табл. 25, 1).

Deason, 1976 : 203, fig. 13—14, 29—30, Ettl, Gärtner, 1988c : 248.

Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, в 2-недельной культуре до 18, в 2-месячной — до 30 мкм в диам. Оболочка без слизи, утолщающаяся максимум до 1.4 мкм. Хлоропласт в молодых клетках полярный, шаровидный, с большим отверстием, вырезками и трещинами, в зрелых клетках губчатый, с несколькими большими отверстиями, с разбросанными по поверхности ребрами и трещинами. Пиреноид 1, с неровной оберткой, состоящий из отдельных зерен крахмала. Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры яйцевидные, с сильно выпуклой спинной и слабо вогнутой брюшной сторонами, 6.8—11.3 мкм дл., 2.8—5.7 мкм шир., с округлой килевидной павиллой, со жгутиками, длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями, передними до средних стигмой и ядром, пристенным хлоропластом, средним, иногда задним пиреноидом.

Почва с хлопкового поля.

США (штат Теннесси — г. Мемфис).

18. *Neosporogium longisporum* Deason (табл. 25, 2—7).

Deason, 1976 : 200, 202, fig. 23—25. — *Deasonia longispora* (Deason) Ettl et Gärtner, 1987 : 515, 1988c : 364—365, fig. 281.

Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — яйцевидные или шаровидные, в 2-недельных культурах до 23, в 2-месячных — до 30 мкм в диам. Оболочка без слизи, в старых культурах до 3.6 мкм толщ. Хлоропласт от губчатого до

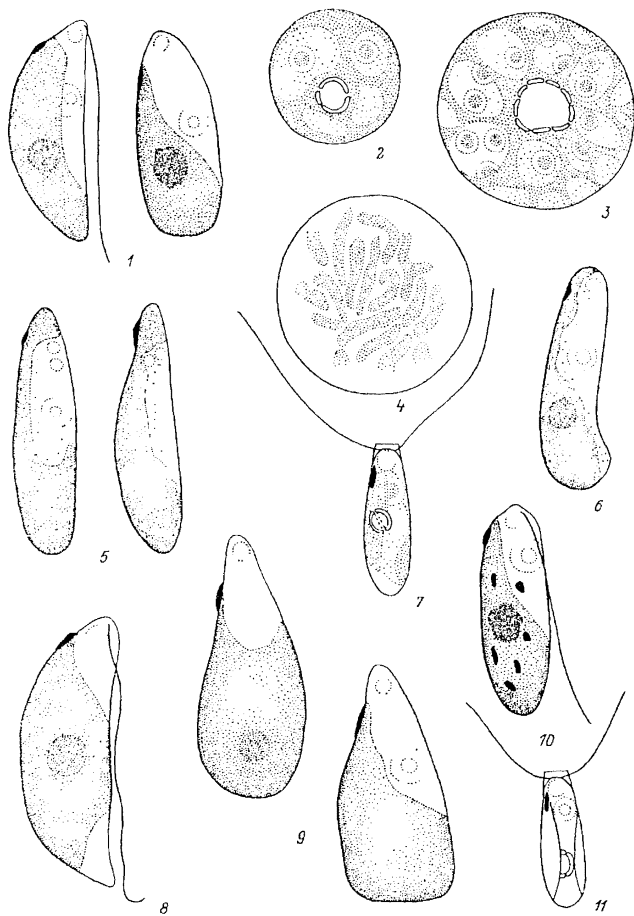


Таблица 25

1 — *Neosporangium sphaericum* Deason зооспора, 2—7 — *N. longisporum* Deason, 2, 3 — молодая и зрелая клетки (оптическое сечение), 4 — зрелая клетка (вид с поверхности), 5—7 — зооспоры, 8 — *N. hisporum* Deason зооспора, 9 — *N. irregularis* Deason зооспора, 10, 11 — *N. rugosum* Deason зооспоры (1, 5, 6, 8—10 — по Deason, 1976; 2—4, 7, 11 — по Ettl, Gärtner, 1988c)

нежно-губчатого, с многочисленными лакунами, на поверхности с многочисленными более или менее параллельными ребрами Пиреноид 1, неровной, состоящей из отдельных зерен крахмальной обертки Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки одноядерные

Зооспоры удлинненно-эллипсоидные, часто изогнутые, 6,5—10,1 мкм дл., 1,8—3,7 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, с сократительными вакуолями, расположенными в передней половине клетки (но не основания жгутиков), с передней стигмой, пристенным хлоропластом, срединным пиреноидом и ядром.

Почвы из розария.

США (штат Теннесси — г. Мемфис).

В первоописании вида (Deason, 1976) указывалось на наличие одного ядра вегетативных клетках. Позже (Ettl, Gärtner, 1988c) данная водоросль была отнесена к многоядерным организмам.

19. *Neosporangium mobile* Deason et Cox

Deason, Cox, 1971 : 257, fig. 1—6; Ettl, Gärtner, 1988c : 238, fig. 179

Клетки от эллипсоидных, в среднем 8,5 мкм дл., 5,6 мкм шир., до почти шаровидных, до 25 мкм в диам., обычно лежащие в общей слизи. Оболочка с индивидуальной слизью, в старых культурах утолщающаяся до 3,5 мкм. Хлоропласт в молодых клетках почти шаровидный, с несколькими глубокими щелями, вырезками и большими отверстиями, в зрелых клетках губчатый, с довольно глубокими гребнями на поверхности Пиреноид 1, со сплошной крахмальной оберткой. Сократительные вакуоли не наблюдались. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры по 2—32, эллипсоидные, 6,7—7,1 мкм дл., 2,1—3,5 мкм шир., со слабо выраженной колпачковидной паннелой, со жгутиками, длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями и стигмой, пристенным хлоропластом, срединным пиреноидом и задним ядром; освобождающиеся путем растворения участка материнской оболочки. Пустые оболочки зооспорангиев постоянно с 2 порами.

Влажный песок на морском пляже.

США (штат Алабама).

Авторы вида указывают, что 2-недельная культура на агаровой среде Бристоль состоит из подвижных и неподвижных мелких, 8,5 мкм дл., 5,6 мкм шир., эллипсоидных клеток. Более крупные и почти шаровидные, около 25 мкм в диам., клетки наблюдались в 8-дневной жидкой культуре на той же среде. Образование зооспор продолжалось и в старых культурах 2-месячного возраста. Интересно, что мелкие эллипсоидные клетки могли давать начало одной зооспоре. На оболочках пустых зооспорангиев отмечались 2 поры, которые, по мнению авторов, своим происхождением связаны со жгутиками. Индивидуальная и общая слизь вокруг клеток лучше видна после подкрашивания. Повторное исследование водоросли (Ettl, Gärtner, 1988c) не подтвердило наличия пор на оболочках мелких зооспорангиев и слизи, образования по одной зооспоре в спорангии, но выявило в вегетативных клетках по 2 периферические, медленно пульсирующие сократительные вакуоли. Культуры 2-месячного возраста сохраняют зеленую окраску.

20. *Neosporangium butyrosus* Deason et Cox

Deason, Cox, 1971 : 257, 259, fig. 7—9, Ettl, Gärtner, 1988c : 243, fig. 186.

Клетки одиночные или в скоплениях, молодые — эллипсоидные, зрелые — шаровидные, не всегда правильной формы, до 25 мкм в диам. Оболочка без слизи, в старых культурах до 3 мкм толщ. Хлоропласт в молодых клетках полый, шаровидный, с щелями и гребнями, в зрелых — отчетливо губчатый Пиреноид 1, окруженный несколькими скорлупками крахмала. Две сократительные вакуоли хорошо видны на периферии клетки. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры по 2—64, эллипсоидные, немного суживающиеся на заднем конце.

—12.5 мкм дл., 3.5—7.1 мкм шир., иногда шаровидные, с плоской округло-клиевидной папиллой, со жгутиками, длиннее тела зооспоры, с передними сократительными вакуолями и стигмой до 1.9 мкм дл., пристенным хлоропластом, латеральным пиреноидом и задним ядром. Остатки пустых материнских оболочек разяются в культуре длительное время.

Дюна.
США (штат Алабама).

21. *Neosporogioecum perforatum* Deason et Cox
Deason, Cox, 1971 : 260—261, fig. 14—15; Ettl, Gartner, 1988c : 245, 187

Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, в среднем 15, максимум 26 мкм в диам. Оболочка без слизи, заметно не утолщающаяся с возрастом культуры. Хлоропласт в молодых клетках полый, шаровидный, перфорированный, слегка губчатый, в зрелых клетках губчатый, местами с грубыми гребнями. Пиреноид 1, окруженный несколькими крупными крахмальными скорлупками. Две сферические сократительные вакуоли различны не всегда хорошо. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры по 2—32, эллипсоидные, 5.4—10.8 мкм дл., 2.8—4.6 мкм шир., с короткой округло-клиевидной папиллой, со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, передними сократительными вакуолями и крупной шаровидной стигмой до 2.6 мкм дл., перфорированным пристенным хлоропластом, средним пиреноидом и ядром, расположенным в задней половине клетки.

Почва из соснового леса.
США (штат Алабама).
Культуры водорослей в течение 2 мес не меняют окраски и остаются зелеными. Клетки зооспорангиев перед освобождением зооспор разбухают, становятся непрозрачными, затем растворяются или разрываются (Deason, Cox, 1971).

22. *Neosporogioecum vacuolatum* Deason et Cox
Deason, Cox, 1971 : 260, fig. 12—13; Ettl, Gartner, 1988c : 243, fig. 185.
Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, обычно до 15, реже 21 мкм в диам. Оболочка без слизи, тонкая, при старении культуры утолщается значительно. Хлоропласт в молодых клетках полый, шаровидный, с более или менее глубокими, часто вилкообразно разветвленными вырезками, в зрелых клетках отчетливо губчатый. Пиреноид 1, окруженный 2 полусферическими или кольцевыми скорлупками крахмала. На периферии клетки видны 2 сократительные вакуоли. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры эллипсоидные, 7—11.2 мкм дл., 2.8—5.6 мкм шир., с широкоокруглой клиевидной папиллой, со жгутиками, длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями и изогнутой стигмой до 2.6 мкм дл., пристенным хлоропластом с неровным краем и рассеченным продольной щелью, средним пиреноидом и задним ядром.

Почва из кедрового леса.
США (штат Теннесси).

Отличительной особенностью данного вида служит длинная изогнутая стигма.

23. *Neosporogioecum bisporum* Deason (табл. 25, 8).
Deason, 1976 : 198, fig. 1—3, 17. — *Deasonia bispora* (Deason) Ettl et Gartner, 1987 : 515; 1988c : 358, fig. 274.

Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, в 2-недельных культурах до 20.3, в 2-месячных — до 26 мкм в диам. Оболочка без слизи, в 2-месячных культурах до 4.6 мкм толщ. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, полый, шаровидный, с лопастным краем, быстро преобразующийся в губчатый, в зрелых клетках грубый, губчатый, с несколькими большими лакунами. Пиреноид 1, с

гладкой и сплошной крахмальной оберткой. Сократительные вакуоли не наблюдались. Цитоплазматические вакуоли иногда присутствуют. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры янцевидные или асимметричные, с сильно выпуклой спинной и слегка вогнутой брюшной сторонами, 6—12.8 мкм дл., 3.8—6.6 мкм шир., со слабо выраженной, срезанной клиевидной папиллой, со жгутиками, длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями и стигмой, пристенным хлоропластом, средним или задним пиреноидом, передним ядром. Апланоспоры в стареющих культурах часто группируются по 2.

Почва из розария.
США (штат Теннесси — г. Мемфис).
В исходном диагнозе (Deason, 1976) сведения о количестве образующихся в спорании зооспор отсутствуют. В последующем варианте описания вида (Ettl, Gartner, 1988c) говорится об образовании 2—3 зооспор.

24. *Neosporogioecum rugosum* Deason (табл. 25, 10, 11; табл. 26, 1—3).
Deason, 1976 : 202—203, fig. 9, 27, Ettl, Gartner, 1988c : 247, fig. 189.

Зрелые клетки почти шаровидные и шаровидные, в 2-недельных культурах до 15.3, в 2-месячных — до 21 мкм в диам. Оболочка без слизи, в старых культурах до 5 мкм толщ. Хлоропласт в молодых клетках полый, шаровидный, перфорированный щелями и несколькими большими отверстиями, в зрелых клетках губчатый, с полосатой или ребристой поверхностью. Пиреноид 1, с неровной крахмальной оберткой, состоящей из отдельных зерен. Сократительные вакуоли не наблюдались. В цитоплазме старых клеток иногда возникают вакуоли. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры по 4—16, реже по 32, эллипсоидные или янцевидные, часто изогнутые, 6.8—10 мкм дл., 2.3—5 мкм шир., с небольшой округло-клиевидной папиллой, со жгутиками, длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями и стигмой, пристенным хлоропластом, средним пиреноидом и передним ядром.

Почва с хлопкового поля.
США (штат Теннесси — г. Мемфис).
При повторном изучении водоросли (Ettl, Gartner, 1988c) в старых культурах на агаровых средах были обнаружены клетки до 45 мкм в диам. Указанное в первоописании утолщение оболочки в старых культурах не наблюдалось.

25. *Neosporogioecum excentricum* (Deason et Bold) Deason et Cox
Deason, Cox, 1971 : 261; Ettl, Gartner, 1988c : 240, fig. 182. — *Sporogioecum excentricum* Deason et Bold, 1960 : 31—32, fig. 43—45, 105—107.

Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, до 21 мкм в диам. Оболочка без слизи и заметного утолщения при старении культуры. Хлоропласт в молодых клетках почти шаровидный, полый, часто с вилкообразно разветвленными трещинами и щелями, в зрелых клетках отчетливо губчатый, нередко с прямыми гребнями на поверхности. Пиреноид 1, со сплошной крахмальной оберткой. Сократительные вакуоли не наблюдались. Несколько крупных цитоплазматических вакуолей часто присутствуют в клетке. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры по 32—64, реже по 128, удлиненно-эллипсоидные, 6 мкм дл., 3.2 мкм шир., с низкой кольцевидной папиллой, со жгутиками, слегка длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями и стигмой, пристенным хлоропластом, хорошо заметным пиреноидом, задним ядром.

Вода из аквариума.
США (штат Айова).
В старых агаровых культурах были обнаружены клетки до 75 мкм в диам. с оболочкой до 5 мкм толщ (Ettl, Gartner, 1988c).

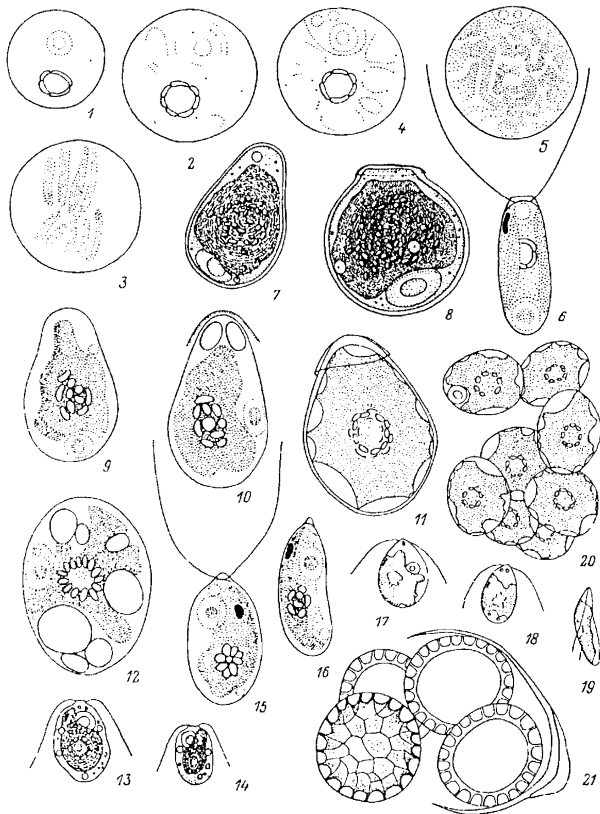


Таблица 26

Neosporangium irregularis Deason: 1, 2 — молодая и зрелая клетки (оптическое сечение), 3 — зрелая клетка (вид с поверхности), 4—6 — *N. macropyrenoidosum* Deason et Cox: 4, 5 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 6 — зрелая клетка (вид с поверхности), 7—21 — *Neosporangium pyraformis* Korsch: 7—11 — клетки с коллагеном и без него, 12 — клетка с вакуолями, 13—16 — зооспоры, 17—21 — покоящиеся клетки с пилловидной оболочкой. (1—6, 9, 10, 12, 15, 16 — по Ettl, Gartner, 1988c; 7, 8, 13, 14 — по Коршикову, 1926; 11, 17—21 — по: Starr, 1955)

26 *Neosporangium irregulare* Deason (табл. 25, 9). Deason, 1976 : 200, fig. 5—6, 21—22. — *Deasonia irregularis* (Deason) Ettl Gartner, 1987 : 515; 1988c : 361—362, fig. 277. Клетки эллипсоидные, яйцевидные, почти шаровидные и шаровидные, в 2-пелной культуре до 20, в 2-месячной — до 28 мкм в диам. Оболочка до 1 мкм

толщ, без слизи. Хлоропласт в молодых клетках расчлененный и быстро приобретающий губчатую структуру, в зрелых клетках губчатый, с глубокими лопастями и пузыревидными отверстиями между ними, на поверхности с большим количеством лопастей и разбросанными ребрами. Пиреноид 1, с неровной оберткой, состоящей из отдельных зерен крахмала. Сократительные вакуоли не наблюдались. Цитоплазматические вакуоли иногда имеются. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры изменчивой формы, часто сзади усеченные, 6.5—11.5 мкм дл., 2.5—5.4 мкм шир., со срезанной папиллой, со жгутиками, длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями и стигмой, пристенным хлоропластом, средним пиреноидом и передним ядром

Почва.

США (штат Теннесси — г Мемфис).

Характерная особенность вида — изменчивость формы и размеров у зооспор

27 *Neosporangium macropyrenoidosum* Deason et Cox (табл. 26, 4—6). Deason, Cox, 1971 : 259, fig. 10—11; Ettl, Gartner, 1988c : 242—243, fig. 184.

Молодые клетки эллипсоидные до почти шаровидных, зрелые — шаровидные, до 19.6 мкм в диам. Оболочка без слизи, до 1.5 мкм толщ, в старых культурах утолщенная до 3 мкм, не всегда равномерно. Хлоропласт в молодых клетках полевой, шаровидный или глубококашевидный, сильно рассеченный глубокими щелями и вырезками, в зрелых клетках отчетливо губчатый. Пиреноид 1, до 7 мкм в диам., окруженный несколькими зернами крахмала. Две сократительные вакуоли иногда видны. Зрелые клетки одноядерные

Зооспоры по 2—16, эллипсоидные, 7—11.2 мкм дл., 2.8—5.6 мкм шир., с округло-килевидной папиллой, со жгутиками, длиннее тела зооспоры, передними сократительными вакуолями и стигмой до 1.9 мкм дл., пристенным рассеченным хлоропластом, средним пиреноидом и задним ядром; освобождающиеся путем растворения материнской оболочки.

Почва из кедрового леса

США (штат Теннесси).

Род 9. NAUTOCOCCUS Korsch

Korshikov, 1926 : 493, Коршиков, 1953 : 61, Starr, 1955 : 90—93, Fott, 1972b : 81; Ettl, Gartner, 1988c : 256—257.

Клетки обычно сидящие на поверхностной пленке воды, погруженные или погруженные в воду, шаровидные, грушевидные, реже эллипсоидные, яйцевидные и луковичеобразные. Оболочка хорошо выраженная, иногда утолщенная, с плавательным колпачком, одевающим погруженную в воду или, наоборот, выступающую над водой часть клетки. Колпачок часто окрашен солями железа в коричневый цвет. Хлоропласт 1, центральный, массивный, заполняющий большую часть клетки, неправильно-округлый, иногда с короткими лопастями или звездчатый. Пиреноид обычно 1 (иногда несколько), расположен в центре хлоропласта. Сократительные вакуоли от 2 до нескольких. Зрелые клетки одноядерные. Известны покоящиеся клетки с утолщенной оболочкой и тематохромом и шиноспоры с шиноватой оболочкой

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины и оболочкой; не округляющиеся после остановки

Половой процесс не наблюдался.

Тип рода: *Nautococcus mamillatus* Korsch.

Отличительной особенностью данного рода является наличие у клеток особого образования — плавательного колпачка, обеспечивающего водоросли непостоянный образ жизни. Хотя первоначально род был установлен для водных обитателей, его представители позднее были обнаружены в почве, точнее, в почвенных

линеальных культурах. В настоящее время известно 8 видов *Nautococcus*, 3 из которых встречаются в почве. Их описания и приводятся ниже.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- Зооспоры с папиллой 1. *N. pyriformis*
 Зооспоры без папиллы 2. *N. solutus*
 1. Клетки в стареющих культурах до 25 мкм в диам. 2. *N. solutus*
 2. Клетки в стареющих культурах до 30—35 мкм в диам. ... 3. *N. terrestris*

Nautococcus pyriformis Korsch. (табл. 26, 7—21).
 Коршиков, 1926 : 494, tab. 6, fig. 6—24; Коршиков, 1953 : 63—65, рис 9;
 Archibald, 1972 : 210, fig. 1—3; Fott, 1972b : 83, tab. 39, fig. 97; Ettl,
 Gartner, 1988c : 259, fig. 199—200.

Клетки грушевидные или почти шаровидные, до 23 мкм в диам., со слабо
 развитым колпачком. Хлоропласт неправильный, округлый. Пиреноид 1, крупный,
 расположен в центре хлоропласта. Сократительные вакуоли от 2 до несколь-
 ко.

Ядро линзовидное, расположено в узкой части клетки. Покоящиеся шино-
 споры известны.
 Зооспоры неправильно-эллипсоидные, явно уплощенные, 8—13 мкм дл., с
 тонкой гунной папиллой, 2 сократительными вакуолями, занимающими различ-
 ное положение в клетке, со стигмой в передней части толстого пластинчатого
 хлоропласта, заполняющего большую часть клетки, с пиреноидом, лежащим ниже
 гра клетки, и передним ядром.

Украина (окрестн. г. Харькова). — Россия (Оренбург. обл.) (Андреева и др.,
 1973) — США (штат Массачусетс).

Согласно данным В. Fott (1972b), хлоропласт имеет умеренно развитые лопасти.
 Клетки в стареющих культурах могут достигать в размере 35 мкм, при этом
 тонкая оболочка утолщается до 8 мкм и становится слоистой (Archibald, 1972).

Nautococcus solutus Archib. (табл. 27, 1—5).
 Archibald, 1972 : 209—210, fig. 9—12, Ettl, Gartner, 1988c : 265—266,
 205.

Клетки эллипсоидные, чаще шаровидные, 10—25 мкм в диам. в зависимости
 от возраста культуры. Оболочка 0.5—1 мкм толщ. в культурах разного возраста,
 опилочком, иногда хорошо развитым и большим, или без него. Пиреноид 1,
 часто их несколько, со сплошной крахмальной оберткой. Вакуоли имеются.
 Шиноспоры известны.

Зооспоры 10—12 мкм дл., 5—6 мкм шир., без папиллы, с крупной передней
 стигмой и передним ядром.

Почва с выгона.
 США (штат Техас — Бертрап).

Согласно диагнозу вида, вегетативные клетки чаще имеют шаровидную форму.
 Величина и толщина клеточной оболочки зависят от возраста культуры: в
 молодых культурах клетки до 10—12 мкм в диам., с оболочкой около 0.5
 мкм толщ., в стареющих культурах (стационарная фаза роста) клетки увеличива-
 ются до 20—25 мкм в диам. и оболочка утолщается до 1 мкм.

Nautococcus terrestris Archib. (табл. 27, 6—8).
 Archibald, 1972 : 207—209, fig. 4—8; Ettl, Gartner, 1988c : 264—265,
 204.

Клетки янцевидные или чаще шаровидные, 12—35 мкм в диам. Оболочка
 2 мкм толщ., иногда (на агаре) со слизью, обычно с колпачком. Пиреноиды
 1 до нескольких, с крахмальной оберткой из отдельных зерен. Вакуоли
 имеются. Гипноспоры известны.

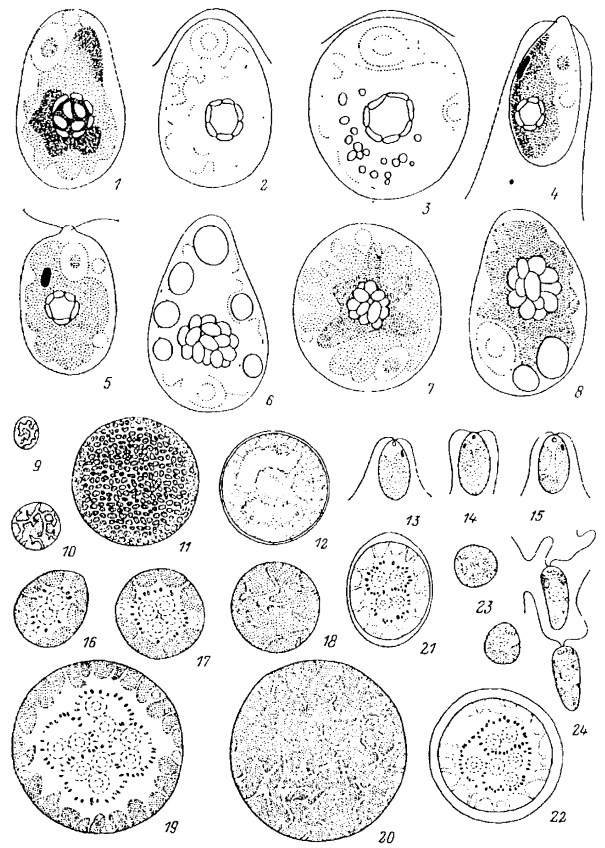


Таблица 27

1—5 — *Nautococcus solutus* Archib. 1—3 — клетки разной формы (2, 3 — с колпачком), 4, 5 — зооспоры; 6—8 — *N. terrestris* Archib. — клетки разной формы, 9—15 — *Pseudodictyochloris dissecta* Vinatzer 9, 10 — молодые клетки, 11, 12 — зрелые клетки (вид с поверхности и оптическое сечение), 13—15 — зооспоры; 16—24 — *P. multinucleata* (Broady) Ettl et Gartner 16—18 — молодые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 19—20 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 21, 22 — клетки с утолщенной оболочкой, 23 — апланоспоры, 24 — зооспоры (1—8 — по Ettl, Gartner, 1988c, 9—15 — по Vinatzer, 1973, 16—24 — по Broady, 1977).

Зооспоры 11—12 мкм дл., 4—5 мкм шир., без пашинки, с передней крошечной стигмой и ядром, расположенным в средней или задней части клетки.

Почва с выгона
ША (штат Техас)

Величина клеток и толщина оболочки, как и у предыдущего вида, зависят от возраста культуры. В культурах 2-недельного возраста клетки обычно 12—15 мкм дл., с оболочкой 1 мкм толщ. В стареющих культурах клетки увеличиваются до 30—35 мкм, оболочка утолщается до 2 мкм.

Род 10. PSEUDODICTYOCHLORIS Vinatzer

Vinatzer, 1975 : 220; Komárek, Fott, 1983 : 59; Ettl, Gärtner, 1987 : 515; 1988c : 370—371; 1995 : 364—365. — *Signiosphaera Broady*, 1977 : 7.

Клетки одиночные, молодые — эллипсоидные до округло-яйцевидных, зрелые — шаровидные. Оболочка тонкая, немного утолщающаяся с возрастом культуры. Хлоропласт 1, полый, шаровидный, сетчато продырявленный или рассеченный на отдельные пластинки или полосы, в крупных клетках — часто с выпячивающейся центральной частью, связанной тяжами с присетными пластинками. Реноид отсутствует. Многочисленные сократительные вакуоли расположены при хлоропласте и между его частями. Зрелые клетки многоядерные.

Бесполое размножение 2—64 зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 пенистыми сократительными вакуолями и передней красной стигмой, с 2 жгутиками наковней длины и оболочкой; сохраняющие свою форму после прекращения жения.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Pseudodictyochloris dissecta* Vinatzer.

От остальных родов сем. *Chlorococcaceae* данный род отличается хлоропластом, что или дольчато рассеченным по периферии клетки.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

Зооспоры эллипсоидные или цилиндрические, 6—7 мкм дл., 4 мкм шир. 1. *P. dissecta*
Зооспоры с передним расширенным и задним более узким концами или почковидные, 9—12 мкм дл., 3.5—6 мкм шир. 2. *P. multinucleata*

1. *Pseudodictyochloris dissecta* Vinatzer (табл. 27, 9—15).

Vinatzer, 1975 : 220—221, fig. 4 a—h.

Клетки шаровидные, обычно 20—30 мкм в диам., реже до 85 мкм. Оболочка значительно утолщается с возрастом культуры. Хлоропласт сетчатый или разбитый на мелкие пластинки или полосы, расположенные пристенно, в мелких клетках частично смещенные в полость клетки. Ядра мелкие.

Зооспоры эллипсоидные, реже цилиндрические, 6—7 мкм дл., 4 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, передней красной стигмой, астным хлоропластом и задним ядром.

Почвы.

Альпы (гора Пичберг, около 2300 м над ур. м.). — Россия (Оренбург. обл.) Андреева и др., 1983).

Согласно первоописанию, в клетках водоросли иногда можно видеть отставание толстого слоя от оболочки, которое можно принять за ее утолщение. Оболочка у взрослых этого вида обычно тонкая, и незначительное ее утолщение наблюдается только у стареющих клеток.

Сведения о запасных продуктах в диагнозе не приводятся.

2. *Pseudodictyochloris multinucleata* (Broady) Ettl et Gärtner (табл. 27, 16—24).
Ettl, Gärtner, 1987 : 515 — *Signiosphaera multinucleata* Broady, 1977 : 7—8, fig. 1.

Клетки шаровидные, 10—33 мкм в диам. Оболочка стареющих клеток до 3 мкм толщ. Хлоропласт сетчатый. Запасные продукты — многочисленные зерна крахмала и капли масла, в стареющих культурах часто многочисленные и окрашенные в оранжевый цвет. Ядра обычно расположены в центре клетки и часто окружены ореолом гранул. В молодых клетках по 2 сократительные вакуоли, в зрелых они более многочисленные, расположены в прорезях хлоропласта по периферии клетки.

Зооспорангии до 63 мкм в диам. Зооспоры с передним широким и более узким задним концами, часто почковидные, 9.5—12 мкм дл., 3.5—6 мкм шир., с передней стигмой, сетчатым пристенным хлоропластом и центральным ядром; обычно образующиеся в молодых культурах. Апланоспоры по 2—64, почти шаровидные, 5—10 мкм в диам.

Почва и напочвенные мхи.

Антарктика (Южн. Оркнейские о-ва).

От предыдущего вида отличается формой и размерами зооспор.

Род 11. PSEUDODICTYOCOCCUS V. Andr.

Андреева, 1995 : 107—108.

Клетки одиночные, иногда во временных скоплениях, молодые — эллипсоидные и шаровидные, зрелые — обычно шаровидные, иногда слабояйцевидные. Оболочка у молодых клеток, происходящих от зооспор, нередко с однополярным утолщением, у взрослых массивная, равномерно утолщенная или с однополярным утолщением. Хлоропласты пристенные и внутренние, от нескольких сравнительно тонких пластинчатых в молодых клетках до многочисленных глыбистых, пирамидальных и конусовидных, вытянутых, с округлым или полигональным контуром в основании и тесно сомкнутых — в зрелых. Пиреноиды отсутствуют. Запасные продукты — многочисленные мелкие зерна строматического крахмала и светлые капли масла, накапливающиеся при старении культуры. Зрелые клетки многоядерные.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 одинаковыми жгутиками и оболочкой, не округляющиеся при остановке.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Pseudodictyococcus pyramidalis* V. Andr.

От остальных родов семейства отличается многочисленными хлоропластами без пиреноидов.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

I. Зрелые вегетативные клетки до 35, иногда 45 мкм в диам., с удлиненно-конусовидными и пирамидальными хлоропластами 1. *P. pyramidalis*
II. Зрелые вегетативные клетки до 30—40, иногда до 60 мкм в диам., с глыбистыми хлоропластами 2. *P. fusisporus*

1. *Pseudodictyococcus pyramidalis* V. Andr. (табл. 28, 1—7).

Андреева, 1995 : 108, рис. 1—2.

Клетки одиночные, иногда во временных скоплениях, шаровидные, реже слабояйцевидные, 10—35, иногда до 45 мкм в диам., и эллипсоидные, 8—17 мкм дл., 4—14 мкм шир. Оболочка 0.5—1.5 мкм толщ., при старении культуры до 5.5 мкм толщ., иногда с внутренним однополярным утолщением до 8—10 мкм; оболочка молодых клеток, происходящих от зооспор, с однополярным утолщением. Хлоропласты от немногочисленных пристенных и относительно тонких в молодых клетках до многочисленных пристенных и внутренних — в

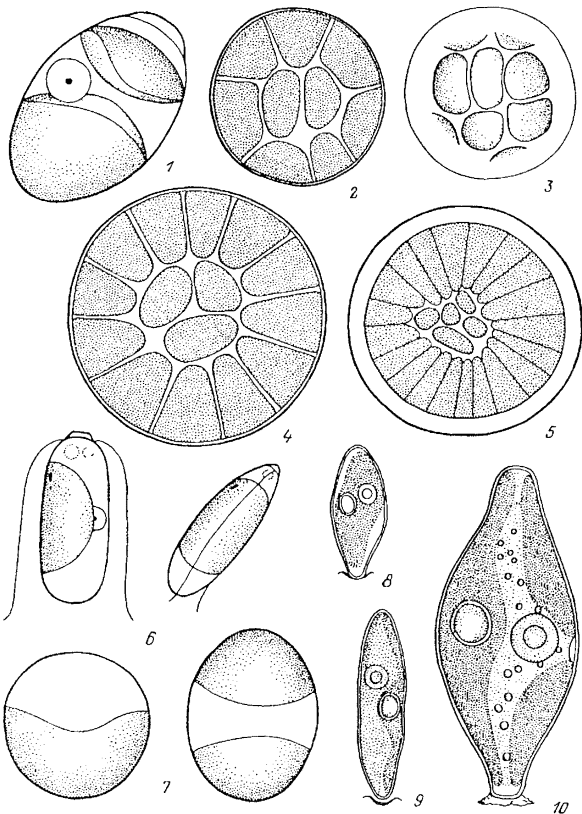


Таблица 28

1-3 — *Pseudodictyococcus pyramidalis* V. Andr.; 1 — молодая клетка с папиллой и 2 хлоропластами, 2, 3 — клетка с несколькими хлоропластами (оптическое сечение и вид с поверхности), 4 — зрелая клетка (оптическое сечение), 5 — стареющая клетка с утолщенной оболочкой (оптическое сечение), 6 — зооспора (2 проекции), 7 — апланоспора; 8-10 — *Characioclorella simplex* (Korsch.) Ettl et Kem. 8, 9 — молочные клетки, 10 — зрелая клетка. (1-7 — по Андреева, 1995, 8-10 — по Коршиков, 1953).

зрелых, от толстых и глыбистых до пирамидально или конусовидно вытянутых, плотно сомкнутых в основании и по бокам.

Зооспоры и апланоспоры по 4—64, освобождающиеся путем ослизнения и растворения всей оболочки материнской клетки или, реже, путем ее локального ослизнения и разрыва. Зооспорангии шаровидные, 13—25 мкм в диам. Зооспоры

доросентральные, в одной плоскости почти цилиндрические, в другой — веретеновидные, иногда с одной вынуклой, второй — почти прямой или слегка вогнутой сторонами, 7—9 мкм дл., 2,5—4 мкм шир., с невысокой килевидной папиллой, широко расставленными жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры или немного длиннее, с 2 передними сократительными вакуолями, передней продолговатой красной стигмой, с 1 (реже 2) хлоропластами, 1 средним ядром. Апланоспорангии обычно шаровидные, 14—35 мкм в диам., реже эллипсоидные, около 20 мкм дл. и 14—15 мкм шир. Апланоспоры эллипсоидные, около 7 мкм дл., 3—4 мкм шир., и шаровидные, 4—8 мкм в диам., с 1—2 тонкими пристенными хлоропластами, иногда задерживающиеся в материнской оболочке и после освобождения часто остающиеся соединенными в группы.

Дриаловая тундра (почва) и ложе снежника.
Россия (п-ва Таймыр и Чукотка).

2 *Pseudodictyococcus fusisporus* (Reisigl) V Andr (табл 30, 9—15).

Андреева, 1995 : 109. — *Dictyococcus fusisporus* Reisigl, 1969 : 502, tab. 4
Клетки одиночные, шаровидные или слегка яйцевидные, до 30—40, максимум 60 мкм в диам. Оболочка грубая, почти всегда односторонне утолщенная, на поверхности с нежным неправильным крупноячеистым рисунком. Хлоропласты массивные, глыбистые, тесно сомкнутые, иногда немногочисленные, неправильно-округлые и очень крупные или многочисленные и довольно мелкие.

Зооспоры очень редки, правильно-цилиндрические, около 7,5 мкм дл., 2,5—3 мкм шир., со жгутиками, равными длине зооспоры, с передней штриховидной стигмой и 1 хлоропластом; сократительные вакуоли и ядро не видны. Апланоспоры по 4—64, веретеновидные, с бледно-зеленым хлоропластом, освобождающиеся путем растворения материнской клетки.

Поверхность почвы на склоне горы.

Австрия (окрестн. г. Инсбрука, около 2300 м над ур м.).

От типового вида отличается более крупными вегетативными клетками, наличием рисунка на клеточной оболочке, формой хлоропласта зрелых клеток, редким образованием зооспор.

Согласно Н. Ettl et G. Gartner (1988c, 1995), *Dictyococcus fusisporus* следует рассматривать как синоним вида *Pseudodictyochloris dissecta* Vinatzer. Однако последний имеет 1 хлоропласт, а данный вид характеризуется многочисленными хлоропластами (Reisigl, 1969).

Семейство 2. CHARACIOCHLORIDACEAE Skuja

Клетки прикреплены к субстрату с помощью ножки, подошвы или другого устройства или свободноживущие, одиночные, изредка собранные в рыхлые группы, гетерополярные, удлиненно-яйцевидные, грушевидные, эллипсоидные, веретеновидные, неправильно-рукавообразные или вздуто-шаровидные. Оболочка отчетливая, участвующая в формировании ножки или подошвы, прикрепляющихся к субстрату с помощью слизистой подушечки, обычно окрашенной гидроокисью железа в коричневый цвет. Хлоропласт 1, пристенный, выстилающий большую часть клеточной периферии, часто надсеменным, перфорированным, сетчатым или лопастным. Пиреноиды от 1 до многих, со сплошной или расчлененной крахмальной оберткой. Сократительные вакуоли и вакуоли с клеточным соком только у отдельных представителей.

Бесполое размножение зооспорами, реже апланоспорами и автоспорами (?) Зооспоры с 2 жгутиками и оболочкой.

Половое размножение, если имеется, — изогамия.

Типовой род *Characioclorella* Pasch.

В основном обитатели водоемов, несколько видов обнаружено в почве.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Вегетативные клетки с сократительными вакуолями 1. *Characiochloris*
 1. Вегетативные клетки без сократительных вакуолей.
 1. Клетки прикреплены к субстрату 2. *Chlamydropodium*
 2. Клетки свободноживущие 3. *Rhopalocystis*

Род 1. CHARACIOCHLORIS Pasch.

Pascher, 1927 : 485, Fott, 1972b : 52—53.

Клетки одиночные, грушевидные, яйцевидные, эллипсоидные до веретеновидных, прикрепленные к субстрату с помощью слизистой подушечки, часто окрашенной окислами железа в коричневый цвет. Оболочка часто окружена тонким слоем слизи. Хлоропласт сильно рассеченный и частично распадающийся на пинные лопасти. Пиреноиды от 1 до многих. Многочисленные сократительные вакуоли беспорядочно разбросаны в полости клетки. Клетки одноядерные.

Зооспоры по 2—4—8—16, реже 64, эллипсоидные, яйцевидные или веретеновидные, с тонкой оболочкой и 2 жгутиками, с 2 передними и многочисленными, беспорядочно разбросанными сократительными вакуолями, стигмой, пристенным опастным хлоропластом, пиреноидом и ядром. Останавливаясь, зооспоры прикрепляются к субстрату передним концом, теряя жгутики и стигму.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Characiochloris characioides* (Korsch.) Pasch.

Обитатели водоемов, преимущественно в качестве эвзифитов на литчатых дорослях, погруженных высших растениях, реже на мелких животных с хитиновым панцирем. Один вид обнаружен в почве, его описание и приводится ниже.

Отличительная особенность рода — многочисленные сократительные вакуоли в зооспорах и вегетативных клетках.

Characiochloris acuminata Lee et Bold (табл. 32, 5—9).

Lee, Bold, 1974 : 40, fig. 120—131.

Клетки удлиненно-веретеновидные, часто широкоокруглые в основании и в редине, суживающиеся и заостренные к верхушке, в основании часто с 2 разрывшимися остатками жгутиков и слизистой подушечкой, прикрепленной к субстрату, до 60 мкм дл. и 30 мкм шир. Оболочка тонкая, в культурах от 4 недель старше со слизистой оберткой. Хлоропласт с продольными щелями. Пиреноид шаровидный, окруженный 4—6 сегментами крахмала. Мелкие сократительные вакуоли от нескольких до многих.

Зооспоры по 2—16, удлиненные до яйцевидных, сзади конусовидные, 12—15 мкм дл., 4,5—7,7 мкм шир., со жгутиками до 19 мкм дл., с 2 передними сократительными вакуолями у основания жгутиков и несколькими до многих, разбросанными по цитоплазме, с крупной передней оранжевой стигмой, пристенным щелевидно рассеченным хлоропластом, задним пиреноидом и центральным ядром.

Почва с поля.

Египет (Эль-Таир).

Род 2. CHLAMYDOPIDIUM Ettl et Kom.

Ettl, Komárek, 1982 : 356; Ettl, Gartner, 1988c : 331. — *Characium* A. Br. p. sensu Коршиков, 1953 : 157.

Клетки одиночные, реже в рыхлых скоплениях, эллипсоидные, веретеновидные, бутылочковидные, булавовидные или булавообразные, часто вытянутые, иногда прорванные и с возрастом приближающиеся к шаровидным, нередко асимметричные, более или менее отчетливой короткой ножкой или без нее и лишь с небольшим задним утолщением оболочки, с не всегда отчетливым слизистым прикрепля-

ющим диском или подошвой, свободный конец клетки округлый или заостренный. Оболочка от тонкой до умеренно толстой. Хлоропласт пристенный, слегка лопастной или перфорированный. Пиреноиды от 1 до нескольких, со сплошной крахмальной оберткой. Сократительные вакуоли не наблюдались. В цитоплазме иногда содержится несколько вакуолей с клеточным соком. Клетки одноядерные. Покоящаяся стадия — акинеты с утолщенной оболочкой.

Зооспоры с папиллой или без нее, с оболочкой, 2 жгутиками, 2 передними сократительными вакуолями, стигмой, желобчатым хлоропластом. Останавливаясь, зооспоры прикрепляются к субстрату передним концом, теряя жгутики, теряя стигму и сократительные вакуоли. Актиноспоры шаровидные или продолговатые. Половой процесс — гетероталлическая изогамия (у одного вида).

Тип рода *Chlamydropodium pluricocum* (Korsch.) Ettl et Kom.

Известны как водные, так и почвенные виды. Описания последних приведены ниже.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Клетки с хорошо выраженным прикрепляющим диском 1. *Ch. simplex*
 II. Клетки со слабо выраженным прикрепляющим диском или без него.
 1. Клетки до 45 мкм дл. 2. *Ch. fusiforme*
 2. Клетки меньших размеров
 А. Клетки до 35 мкм дл. 3. *Ch. vacuolatum*
 Б. Клетки до 20 мкм дл. 4. *Ch. starrii*

1. *Chlamydropodium simplex* (Korsch.) Ettl et Kom. (табл. 28, 8—10; табл. 29, 1—3)

Ettl, Komárek, 1982 : 356; Ettl, Gartner, 1988c : 335, fig. 259 — *Characium simplex* Korsch., Коршиков, 1953 : 166, 168, рис. 112.

Клетки вытянутые, прямоугольные, обычно веретеновидные, симметричные, часто узкие, ланцетовидные и слегка асимметричные, с округлой верхушкой, сужающиеся к основанию и прикрепляющиеся к субстрату подошвой (прикрепляющим диском), до 40 мкм дл., 17 мкм шир. Оболочка тонкая. Хлоропласт, выстилающий почти всю периферию клетки, с небольшим боковым отверстием. Пиреноид 1, иногда 2.

Зооспоры образуются путем последовательного деления и освобождаются через боковой разрыв материнской оболочки около верхушки клетки; вытянутые, веретеновидные, удлиненно-яйцевидные, 8,5—12 мкм дл., со стигмой, расположенной в передней части клетки, боковым пластинчатым хлоропластом, пиреноидом и средним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Украина (окрестн. г. Харькова). — Россия (Моск. обл. — почвы, Нижегород. (Горьк.) обл.).

Сведения о местообитании водоросли в первоописании не указаны. Сообщено лишь, что кроме Украины водоросль была обнаружена в Горьковской обл. В почвах Московской обл. вид был найден О. Я. Чаплигиной (1976).

В описании вида, предложенном Н. Ettl и G. Gartner (1988c), применительно к хлоропласту добавлено, что он может быть рассеченным.

2. *Chlamydropodium fusiforme* (Lee et Bold) Ettl et Kom. (табл. 30, 5—8)

Ettl, Komárek, 1982 : 356; Ettl, Gartner, 1988c : 333, fig. 255. — *Characium fusiforme* Lee et Bold, 1974 : 22—23, fig. 48—52.

Клетки одиночные или в небольших рыхлых скоплениях, веретеновидные, эллипсоидные, иногда удлиненно-яйцевидные, 20—45 мкм дл., 7—20 мкм шир., с короткой бесцветной ножкой без явного прикрепляющего диска. Оболочка тонкая до умеренно толстой. Хлоропласт желобчатый до выступающего почти всю

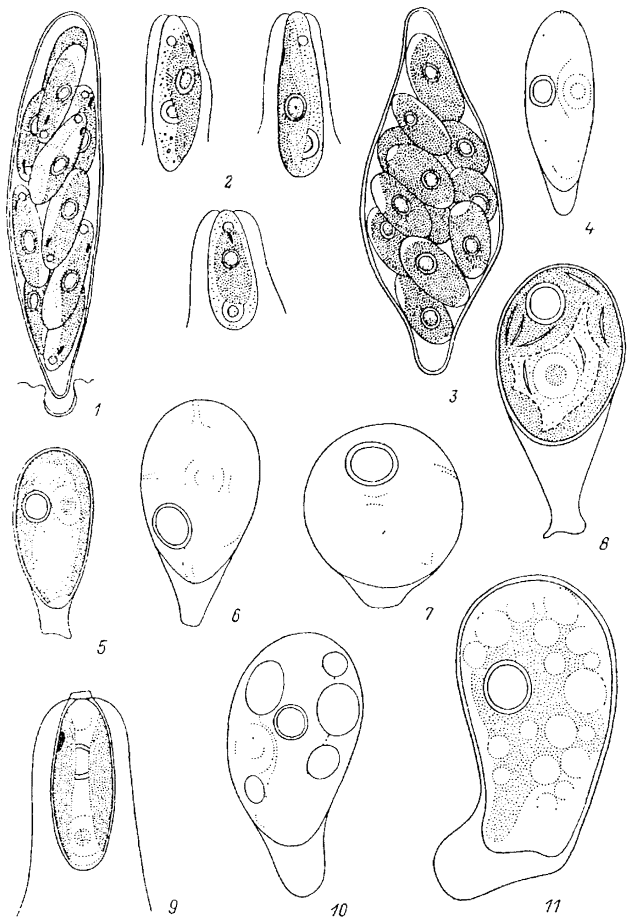


Таблица 29

— *Chlamydomonas simplex* (Korsch.) Etl et Kom. 1 — зооспорангий, 2 — зооспоры, 3 — апланоспорангий, 4—9 — клетки (Fot) Etl et Kom. 4—8 — клетки разных величин и формы, 9 — зооспора; 10, 11 — *Ch. vacuolatum* (Lec et Bold) Etl et Kom. 10 — клетка с вакуолями, 11 — клетка с утолщенной оболочкой и вакуолями (1—3 — по Коршиков, 1953; 4—11 — по Etl, Gärtner, 1988c).

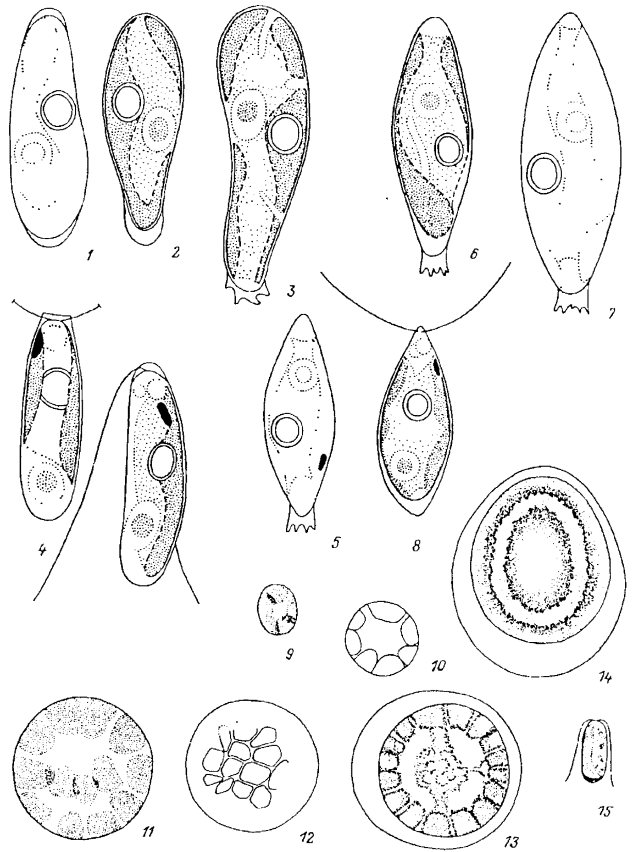


Таблица 30

1—4 — *Chlamydomonas vacuolatum* (Lec et Bold) Etl et Kom. 1 — молодая клетка, 2, 3 — зрелые клетки, 4 — зооспора (2 проекции), 5—8 — *Ch. fusiforme* (Lec et Bold) Lul et Kom. 5 — молодая клетка со стигмой, 6, 7 — зрелые клетки, 8 — зооспора; 9—15 — *Pseudodictyosphaera fusiformis* (Reisigl) V. Andr. 9, 10 — молодые клетки, 11, 12 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 13, 14 — зрелая и старая клетки с неравномерно утолщенной оболочкой и заполненной хлоропластами центральной частью (оптическое сечение), 15 — зооспора (1—8 — по Etl, Gärtner, 1988c. 9—15 — по Reisigl, 1969).

периферии клетки, с 1 или несколькими вырезками, иногда глубоколопастной, обычно не доходящими до концов клетки. Пиреноид 1, со сплошной или состоящей из нескольких крупных зерен крахмальной оберткой.

Зооспоры удлинено-яйцевидные или веретеновидные, 10—14,5 мкм дл., 4—6 мкм шир., с маленькой неотчетливой папиллой, со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, переднем стигмой, пристенным хлоропластом, срединным пиреноидом и задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва.

США (штат Техас)

3. *Chlamydomonium vacuolatum* (Lee et Bold) Ettl et Kom. (табл. 29, 10, 11; табл. 30, 1—4)

Ettl, Komárek, 1982 : 356; Ettl, Gartner, 1988c : 334, fig. 257. — *Characium vacuolatum* Lee et Bold, 1974 : 32, fig. 105—108. — *Apodococcus vacuolatus* (Lee et Bold) Hindák, 1984 : 211.

Клетки веретеновидные, эллипсоидно-веретеновидные, обратнояйцевидные или неправильно-булавовидные, старые — почти шаровидно-эллипсоидные, до 35 мкм дл., 15 мкм шир. Грубая бесцветная ножка без отчетливого прикрепляющего диска лишь у отдельных зрелых клеток. Оболочка тонкая. Хлоропласт от бокового блюдцевидного до мантиевидного, часто неправильной формы, слегка лопастной, с возрастом клетки рассечен несколькими щелями. Пиреноид со сплошной крахмальной оберткой. Актинеллы до 20 мкм в diam., с умеренно толстой оберткой.

Зооспоры обычно по 4—8, удлинено-эллипсоидные до цилиндрических, 10—15 мкм дл., 3—4 мкм шир., с округлой килевидной папиллой, со жгутиками до 15 мкм дл., передней оранжевой стигмой, желобчатым хлоропластом, срединным пиреноидом, задним ядром. Апланоспоры обычно по 16, шаровидные, до 7 мкм diam.

Почва

Куба (провинция Гавана)

4. *Chlamydomonium starrii* (Fott) Ettl et Gartner (табл. 29, 4—9).

Ettl, Gartner, 1987 : p. 514. — *Characium starrii* Fott in Fott, Truncová, 1964 : 102. — *Characium saccatum* Filarsky sensu Starr, 1953b : 308—312, fig. 1—22.

Клетки обратнояйцевидные, удлинено-яйцевидные или булавовидные, при гаметии почти шаровидные, со свободным широкоокруглым концом и обращенным к субстрату, слегка вытянутым и более узким концом, образующим ножку, 15—20 мкм дл., 8,5—16 мкм шир. Ножка, если имеется, расширяется и заканчивается маленьким, едва заметным прикрепляющим диском. Оболочка тонкая. Хлоропласт мантиевидный или боковой чашевидный, в зрелых клетках глубоководно-чашевидный, с отверстием, обращенным к основанию клетки, рассеченный тонкими щелями. Пиреноид широкоэллипсоидный до шаровидного, со сплошной крахмальной оберткой.

Зооспоры и гаметы, образующиеся путем прогрессивного деления и освобождающиеся посредством бокового разрыва материнской оболочки, морфологически неразличимы, эллипсоидные или удлинено-яйцевидные, до 8 мкм дл., 3 мкм шир., с отчетливой широкой папиллой, жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, с передней стигмой, желобчатым хлоропластом, задним ядром.

Половой процесс — гетероталическая изогамия. Зигота шаровидная, до 10 мкм в diam., с гладкой оболочкой.

Почвы

Южная Африка (окрестн. Кеншадта).

Род 3 RHOPALOCYSTIS Schussnig

Schussnig, 1955 : 444—459.

Клетки свободноживущие, одиночные, булавовидные, огурцевидные, бутылковидные, грушевидные, яйцевидные, более или менее шаровидные, часто асимметричные, с одним более или менее узким конусовидным, прямым или изогнутым концом, иногда с верхушечной или боковой папиллой. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид обычно 1, иногда 2. Запасные продукты — крахмал и масло.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры метаболические, с тонкой целлюлозной оболочкой и 2 жгутиками.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Rhopalocystis oleifera* Schussnig

Предложенное В. Fott (1975) объединение данного рода с родом *Coleochlamys* Korsch вряд ли оправдано, поскольку роды различаются строением зооспор. У *Coleochlamys*, согласно первоописанию (Коршиков, 1953), зооспоры лишены оболочки, тогда как у типового вида *Rhopalocystis* они одеты тонкой целлюлозной оболочкой (Täumer, 1959).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Клетки часто булавовидные, без папиллы 1. *R. oleifera*
II. Клетки часто огурцеобразные, с верхушечной или боковой папиллой 2. *R. cucumis*

1. *Rhopalocystis oleifera* Schussnig (табл. 31, 1—10).

Schussnig, 1955 : 444—459, fig. 1—10; Täumer, 1959 : 265—291, fig. 1—30. — *Coleochlamys oleifera* (Schussnig) Fott, 1975 : 217, fig. 4.

Молодые клетки обычно грушевидно-булавовидные, зрелые — асимметричные, изогнуто-булавовидные, с одной почти прямой или слегка вогнутой стороной и второй сильно выпуклой, с округло-усеченным конусовидным, прямым или изогнутым коротким выростом на одном полюсе, по мере роста клетки часто перемещающимся на ее боковую сторону; изредка клетки S-образные или треугольные, с тупыми концами; зрелые клетки 15—30 мкм дл., 8—14 мкм шир. Оболочка тонкая, целлюлозная. Хлоропласт пластинчатый, опоясывающий клетку, но не смыкающийся и обычно не доходящий до полюсов, с ровным краем у молодых клеток, неправильно-лопастным, обычно с выемкой на одной из сторон — у зрелых клеток. Пиреноид 1, иногда 2, с крахмальной оберткой из 2 полушаровидных скорлупок. Запасные продукты — крошечные зерна крахмала и капли масла различной величины. Цианозама зернистая, с белковыми включениями. Ядро иногда видно в живых клетках.

Зооспоры по 16—32—64, грушевидные, с вытянутым и заостренным передним концом, 8—9 мкм дл., 3—3,5 мкм шир., со жгутиками 7—9 мкм дл., с передней стигмой, блюдцевидным хлоропластом, 1 пиреноидом и ядром, часто с крупной каплей масла, расположенной в заднем конце и делающей его слегка асимметричным, и 1—2 более мелкими каплями. Апланоспоры обычно по 32—64, удлиненные, слегка грушевидные, с передним узкозаостренным, задним тупым или слегка суживающимся концом, 3,5 мкм дл., со стигмой. Зооспоры и апланоспоры освобождаются путем разрыва материнской оболочки; одна, редко несколько зооспор или апланоспор задерживаются в оболочке спорангия.

Лука, почвы.

Германия (г. Йена — Ботан. сад). — Россия (окрестн. г. Магадана (Андреева, Штина, неопубликованные данные)).

Сведения о происхождении водоросли в первоописании даны как предположительные.

Одна из характерных особенностей вида заключается в том, что хлоропласт

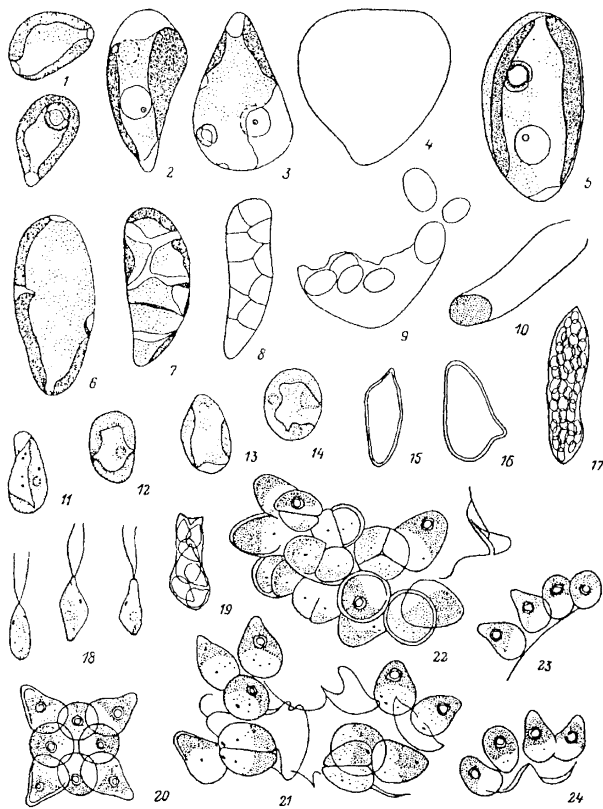


Таблица 31

1—10 — *Rhopalocystis oleifera* Schussnig. 1 — молодые клетки, 2—4 — зрелые клетки, 5 — старая клетка, 6, 7 — деление клеток, 8 — спорангий, 9 — освобождение апланоспор, 10 — пустой спорангий с одной задержавшейся апланоспорой; 11—16 — *R. cucumis* Reitsgl. 11—16 — клетки разной формы, 17 — зооспорангий, 18 — зооспоры, 19 — апланоспорангий; 20—24 — *Ferdinandella alpina* Chod var. *alpina*, деления разной формы (видны остатки оболочки спорангия и делавшихся клеток) (1—10 — по Schussnig, 1955; 11—19 — по Reitsgl, 1964; 20—24 — по Chodat, 1922).

не всегда плотно прилегает к клеточной оболочке. Между ними остается узкое пространство, где размещаются мелкие капли масла. Другая интересная особенность водоросли — интенсивный запас паряду с крахмалом и маслом белковых веществ. Они видны в виде цитоплазматических включений каплевидной формы и различной величины в живом и окрашенном состоянии и по своему составу являются мегафосфатом (Täuber, 1959).

Автору вида не удалось проследить образования зооспор у водоросли. Он наблюдал и описал только апланоспоры. Зооспоры были обнаружены и охарактеризованы позже (Täuber, 1959). Их образование можно вызвать, если водоросли из 4—6-дневной агаровой культуры на среде Принксима перенести на агаровую среду того же состава, лишенную азота или содержащую 1,5% глюкозы. Через 2—3 дня перенос водоросли в каплю дистиллированной воды приводит к образованию и освобождению зооспор. Внутри спорангия зооспоры имеют округлую форму, но при освобождении они вытягиваются. Вскоре после формирования зооспоры покрываются тонкой целлюлозной оболочкой (Täuber, 1 с.).

2 *Rhopalocystis cucumis* Reitsgl (табл. 31, 11—19).

Reitsgl, 1964. 455—457, fig. 19, Андреева и др., 1985: 12—13, рис. 2, 17—21, 3. 1

Клетки огурцеобразные, бутычковициные, грушевидные, овальные, до 30 мкм дл., 12—15 мкм шир. Оболочка часто с верхушечной или боковой папиллой. Хлоропласт большой, массивный, неравномерно утолщенный, протон или высветленный по краю до лопастного, интенсивно зеленого цвета. Пиреноид крупный, 1 или 2, расположен в утолщениях хлоропласта. Запасные продукты — крахмал и бесцветные капли масла, многочисленные в старых клетках, иногда сливающиеся в одну большую каплю, заполняющую почти всю полость клетки. Цитоплазма в старых клетках ячеистая.

Зооспорангии мешковидные, до 40 мкм дл., 15—20 мкм шир., с желтоватым оттенком. Зооспоры многочисленные, 9 мкм дл., 3,6 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, красной стигмой, глубококашевидным хлоропластом, 1 пиреноидом. Апланоспоры округлые, около 5 мкм в диам.

Почвы.

Австрия (Центральные Эццальские Альпы, 3450 м над ур. м.). — Украина (Полесье).

В диагнозе вида отсутствуют сведения об оболочке у зооспор. До выяснения вопроса о ее наличии или отсутствии принадлежность водоросли к роду *Rhopalocystis* остается условной.

Согласно первоописанию, форма и величина клеток *R. cucumis* зависят от возраста культуры. При старении последней клетки увеличиваются в размере и приобретают более округлую или овальную форму. Хлоропласт при этом может редуцироваться, а цитоплазма приобретает ячеистую структуру. Рост водоросли на среде с глюкозой благоприятствует образованию зооспор.

От тинового вида отличается более постоянным присутствием папиллы на клеточной оболочке.

Семейство 3. CHARACIACEAE (Nag.) Wille

Клетки прикрепленные к субстрату с помощью ножки, слизистого диска или другого устройства, иногда просто основанием, реже свободноживущие, одиночные или соединенные основаниями в группы или колонии, гетерополярные, от удлиненно-веретеновидных до мешковидных и почти шаровидных. Хлоропласт 1. Пиреноиды имеются или отсутствуют. Покоящиеся клетки известны.

Бесполое размножение голыми зооспорами с 2 или 4 жгутиками.

Половой процесс, если имеется, — изогамия.

Типовой род *Characium* A. Br.
 Поправление на подсемейства сделано по системе J. Komárek et B. Fott (1983). Здесь приведены лишь те подсемейства, которые содержат почвенные одоросли.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДСЕМЕЙСТВ

Клетки обычно прикрепленные к субстрату, реже свободноживущие, одиночные или в группах.

- 1 Клетки с округлым основанием, без ножки, к субстрату прикрепляются обычно с помощью слизистого диска 1. *Fernandinelloideae*
- 2 Клетки в основании более или менее вытянутые в виде ножки, к субстрату прикрепляются с помощью слизистого диска, реже без него 2. *Characioideae*

Клетки свободноживущие, преимущественно планктонные или сидящие на планктонных организмах и частичках детрита, редко почвенные, обычно одиночные, изредка соединены по 2 3. *Schroederioideae*

Подсемейство 1. FERNANDINELLOIDEAE

Клетки эллипсоидные, яйцевидные, неправильно-шаровидные, мешковидные до цилиндрических, с округлым или округло суженным основанием, иногда прикрепленные к субстрату с помощью слизистого диска или живущие в слизи других водорослей. Хлоропласт притенный, с 1, реже с несколькими пиреноидами или без них.

Входящие в это подсемейство роды водорослей нуждаются в дальнейшем изучении некоторых особенностей жизненного цикла и рассмотрении вопроса о сохранении родового статуса некоторых из них (Komárek, Fott, 1983).

Здесь приведен только 1 род, широко распространенный в почвах различных типов.

Род FERNANDINELLA Chod.

Chodat, 1922 : 114; Petersen, 1932b : 35—36; Коршиков, 1953 : 200—1, Fott, 1975 : 224; Komárek, Fott, 1983 : 176. — *Tetraciella* Pasch. et Petrová in Petrová, 1930 : 550—556.

Клетки в естественных условиях прикрепленные, в культуре прикрепленные или свободноживущие, одиночные или в плотных или более или менее свободных скоплениях различной величины, яйцевидные, грушевидные или шаровидные. оболочка без слизи или окруженная слоем нежной слизи. Хлоропласт 1, приенный, глубококашевидный. Пиреноид 1.

Размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры голые (?), с 4 жгутиками длиной, после короткого периода подвижности прикрепляются к субстрату. Апланоспоры часто со стигмой и сократительными вакуолями.

В первоописании рода (Chodat, 1922) было высказано лишь предположение о наличии зооспор у *Fernandinella*, поскольку автор наблюдал только неподвижные черные клетки, которые имели стигму. Образование зооспор проследил J. Boue Petersen (1932b), он же и охарактеризовал их. По его мнению, *Fernandinella* обладает также способностью к вегетативному делению, которым объясняется образование клеточных групп. Об этом же писал А. А. Коршиков (1953). Однако явных доказательств существования вегетативного клеточного деления получено было. Что же касается образования клеточных скоплений, то их возникновение обязательно связано с вегетативным делением. Для окончательного решения вопроса о наличии или отсутствии вегетативного деления род должен быть

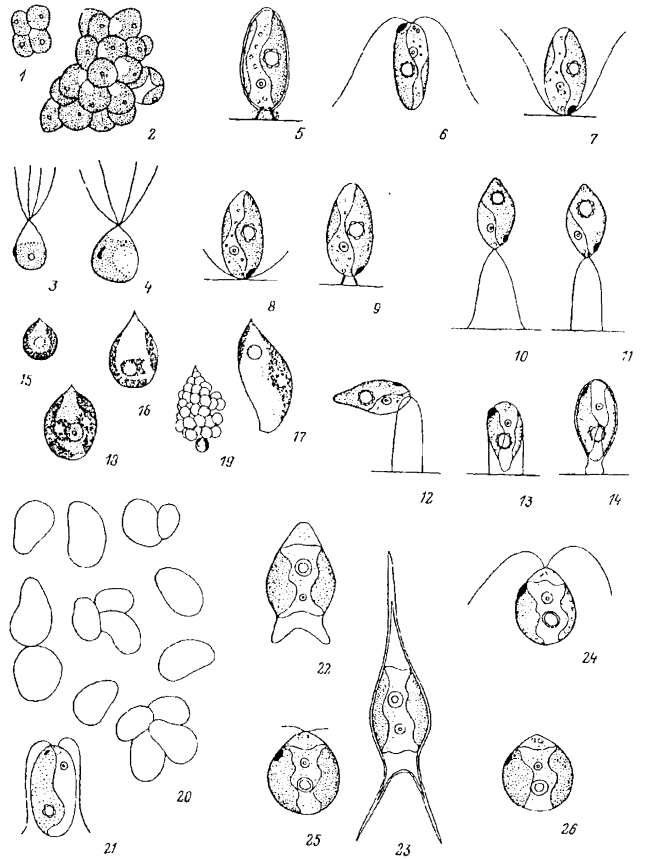


Таблица 32

1—4 — *Fernandinella alpina* var. *semiglobosa* Fritsch et John 1 — группы клеток, 2 — зооспоры, 3, 4 — зооспоры, 5—9 — *Characium bloris acuminata* Lee et Bold: 5 — зрелая клетка, 6 — зооспора, 7, 8 — прикрепление зооспор к субстрату, 9 — молодая клетка со стигмой, 10—14 — *Characium typicum* Lee et Bold: 10, 11 — прикрепление зооспор к субстрату, 12 — поворот зооспоры, 13 — перевернувшаяся зооспора, 14 — молодая клетка, 15—19 — *Characium rusciforme* Philpote: 15—18 — клетки разных форм и размеров, 19 — апланоспоры, 20, 21 — *Characium astratum* Metting: 20 — клетки разных форм и размеров, 21 — зооспора, 22—26 — *Ankura starrii* Lee et Bold: 22, 23 — клетки разной формы, 24 — зооспора, 25, 26 — превращение зооспоры в вегетативную клетку (1—4 — по Fritsch, John, 1942, 5—14, 22—26 — по Lee, Bold, 1974, 15—19 — по Lund, 1947, 20, 21 — по Metting, 1980)

соответствующему исследованию. Пока он условно отнесен к порядку торкокковых водорослей.

Отличительные особенности рода зооспоры с 4 жгутиками, по всей видимости, типичные, прикрепленный образ жизни и своеобразная форма клеток.

Род с 2 видами.

В почве встречается только 1 вид.

Fernandinella alpina Chod.

Chodat, 1922 : 114(49), fig. 19—20; Коршиков, 1953 : 201; Fott, Kalina, 1965 : 372; Fott, 1975 : 224; Komárek, Fott, 1983 : 177.

Клетки прикрепленные или свободноживущие, одиночные или в скоплениях по 2—32, плотно или свободно расположенные, иногда соединенные остатками свернутой материнской оболочки, яйцевидные, грушевидные, обращенные к субстрату широким концом, или шаровидные, до 12 мкм в diam. Оболочка тонкая, эластичная, без слизи. Хлоропласт чашевидный, обычно выстилающий узкую часть клетки.

Почвы различных типов. Широко распространенный в Европе вид.

а Var *alpina* (табл. 31, 20—24).

Chodat, 1922 : 114(49), fig. 19—20; Petersen, 1932b : 34, fig. 16; Fott, Kalina, 1965 : 372—373, fig. 21 : 2—3; Fott, 1975 : 224; Komárek, Fott, 1983 : 177, tab. 51, fig. 2.

Клетки одиночные или в скоплениях по 2—4—8, грушевидные или яйцевидные, эллипсоидные, суженная часть клетки 2—2.5 мкм дл.

Зооспоры короткояйцевидные или почти шаровидные, с хорошо заметной линией Антланоспоры по 2—4—8, после освобождения остающиеся соединенными остатками оболочки материнской клетки.

Почвы различных типов.

Широко распространенная в Европе водоросль (Англия, Дания, Исландия, Бельгия, Франция, Швеция, Россия, Украина).

б Var *semiglobosa* Fritsch et John (табл. 32, 1—4).

Fritsch, John, 1942 : 380, fig. 3 K—Q; Fott, Kalina, 1965 : 374, fig. 2 : 1—10; Fott, 1975 : 224—225; Komárek, Fott, 1983 : 177.

Клетки одиночные или группами по 4—32, с одним округлым, вторым остроконечным полюсами, чаще шаровидные, до 8—10 мкм в diam. в жидких средах, до 12 мкм — на агаре.

Зооспоры до 8, широко округлые сзади и заостренные спереди, около 11 мкм дл., 5—7 мкм шир., со жгутиками, длиннее тела зооспоры, с линейной, хорошо заметной стигмой. Антланоспоры известны, часто со стигмой.

Почвы.

Англия — Россия (Приморский край — южн. отроги Сихотэ-Алиня). — Таджикистан (Гиссарский хр., 1200—1800 м над ур. м.) (Андреева, Чашлыгина, 1989; Чашлыгина, 1992).

От типовой разновидности отличается более крупными клетками, которые в культуре чаще имеют шаровидную форму.

Подсемейство 2. CHARACIOIDEAE

Клетки эллипсоидные, яйцевидные, цилиндрические или веретеновидные, редко почти шаровидные, часто изогнутые, с широкоокруглой или вытянутой, тупой или острой верхушкой, с округлым или постепенно сужающимся основанием, с ножкой различной длины, иногда без нее, часто прикрепленные к субстрату с помощью слизистого диска или другого устройства. Хлоропласт пристенный, пластинчатый

до глубокочашевидного, реже звездчатого, с 1 или несколькими пиреноидами, иногда без них.

Размножение голыми зооспорами, освобождающимися через боковой или верхушечный разрыв оболочки материнской клетки, и антланоспорами.

Род CHARACIUM A. Br.

A. Braun in: Kützting, 1849 : 208. — *Characiopodium* Floyd et Watanabe in: Floyd et al., 1993 : 72. — *Fusochloris* Floyd et Watanabe in: Floyd et al., 1993 : 72.

Одноклеточные водоросли, обычно прикрепленные к субстрату с помощью ножки различной длины и слизистого диска, другого приспособления или без них. Клетки гетерополярные, яйцевидные, эллипсоидные, веретеновидные, цилиндрические, прямые или изогнутые, реже почти шаровидные, шаровидные или мешковидные, с гладкой верхушкой, заканчивающейся бородавочкой или выростом оболочки различной длины. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид 1, со сплошной или фрагментированной крахмальной оберткой. Известны покоящиеся клетки с толстой оболочкой, часто окрашенные в красный цвет. Зрелые клетки многоядерные и одноядерные.

Размножение голыми зооспорами с 2 жгутиками одинаковой длины и антланоспорами.

Половой процесс наблюдается редко и изучен слабо.

Тип рода: *Characium acuminatum* A. Br.

Characium относится к числу старых, довольно крупных и гетерогенных родов. В настоящее время род насчитывает несколько десятков видов, однако многие из них считаются сомнительными. Виды, открытые в последние десятилетия, описаны, как правило, по культурам, поэтому в их диагнозах часто отражены особенности строения вегетативных и репродуктивных клеток, отсутствующие у большинства «старых» видов. Соответственно последние оказались охарактеризованными менее полно и нуждаются в дополнительном изучении. В их число входит и типовой вид *Ch. acuminatum*.

В связи с гетерогенностью род неоднократно подвергался таксономическим ревизиям с переводом части видов в другие, уже существующие роды и установлением новых родов. Так, в частности, виды *Characium*, зооспоры которых одеты оболочкой, выделены в особый род *Chlamydropodium* (Ettl, Komárek, 1982). А в роде *Characium* оставлены водоросли с голыми метаболитными зооспорами, округляющимися после остановки. Последняя ревизия была проведена с использованием электронного микроскопа и ограничена изучением типовых культур 8 видов (Floyd et al., 1993). Она подтвердила самостоятельность рода *Chlamydropodium* с 3 видами и показала, что остальные 5 видов, в свою очередь, разделяются на 2 группы. В одну группу входят *Characium typicum*, *Ch. californicum*, *Ch. hundakii* и *Ch. pseudopolymorphum*, во вторую — пока только 1 вид *Ch. perforatum*. Различия между группами заключаются в количестве ядер у зрелых вегетативных клеток, в тонком строении пиреноида, клеточного покрова и корешковой системы жгутикового аппарата у зооспор. Обе группы получили статус новых родов, *Characiopodium* и *Fusochloris*. Однако если различия между вновь предложенными родами сформулированы достаточно четко, то этого не сделано по отношению к роду *Characium*, из которого выделены оба рода. Остается неясным, чем же род *Characium* отличается от каждого из них. Поэтому пока признать самостоятельность новых родов не представляется возможным и составляющие их виды оставлены в роде *Characium* под старыми названиями. К соответствующим видам новые названия приведены в качестве синонимов.

Объем рода здесь ограничен только почвенными и аэрофильными водорослями.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

I Клетки с ножкой.

1 Клетки с явным слизистым диском или другими прикрепляющими устройствами.

А. Ножка 7—10,5 мкм дл. 1. *Ch. terrestre*

Б. Ножка менее 5 мкм дл.

а. Вегетативные клетки с 1 пиреноидом, зооспоры до 10,5 мкм дл., прикрепляются к субстрату передним концом 2. *Ch. hindakii*

б. Вегетативные клетки с 1—8 пиреноидами, зооспоры до 8 мкм дл., прикрепляются к субстрату задним концом 3. *Ch. typicum*

2 Клетки без слизистого диска и других прикрепляющих устройств.

А. Клетки до 35 мкм дл.

а. Клетки удлиненные, мешковидные или яйцевидные, с округлой или зауженной верхушкой 4. *Ch. californicum*

б. Клетки широкогрушевидные 5. *Ch. pseudopyriforme*

Б. Клетки более крупные 6. *Ch. oviforme*

II Клетки без ножки.

1 Клетки до 60 мкм дл. 7. *Ch. perforatum*

2 Клетки до 36 мкм дл. 8. *Ch. astipitatum*

1 *Characium terrestre* Kanth (табл. 33, 1—8).

Kanthamma, 1940 : 174, fig. 1—23, илл. по Komárek, Fott, 1983; Komárek, Fott, 1983 : 204—206, tab. 59, fig. 4. — *Characium polymorphum* Triantor et Bold, 1953 : 763, fig. 42—58, 62—63 (non *Characium polymorphum* Prinitz, 1916) — *Characium pseudopolymorphum* Philpote, 1967 : 86. — *Characium boldi* Ripo, 1972 : 197—198, tab. 15, fig. 16. — *Characiopodium pseudopolymorphum* (Philpote) Floyd et Watanabe in: Floyd et al., 1993 : 72.

Молодые клетки каплевидные, зрелые — шаровидные, широкояйцевидные или широкоэллипсоидные, 25—45 мкм дл. (без ножки), 22—45 мкм шир., старые клетки иногда свыше 100 мкм в диам., за исключением самых крупных с ножкой. Ножка 7—10,5 мкм дл., прикрепленный к субстрату конец дисковидно расширен и он состоит из 2—4 веточек. Оболочка толстая, 5—6, у старых клеток до 12 мкм толщ., слоистая, без выростов и утолщений на верхушке. Хлоропласт, выстилающий всю клетку, полый. Пиреноид 1, иногда несколько. Запасные продукты — крахмал в большом количестве и масло, при старении культуры приобретающее оранжевую окраску. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры многочисленные, мегабольные, 8—19 мкм дл., 2—5,5 мкм шир., с 2 передними сократительными вакуолями, 1 пристенным хлоропластом, 1 пиреноидом, 1 ядром и обычно с несколькими крупными зернами крахмала, без стигмы, освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки, иногда в слизистом пузырьке. Апланоспоры известны.

Почтовое размножение не наблюдалось.

Почва

Индия (окрестн. Мадраса). — Мозамбик. — США (штаты Техас, Джорджия).

Предложенное описание вида составлено с учетом данных, взятых из работ, перечисленных в синонимике. Первописание вида, к сожалению, оказалось недоступным. Синонимика, за исключением последнего названия, приводится по: J. Komárek и V. Fott (1983).

2. *Characium hindakii* Lee et Bold

Lee, Bold, 1974 : 24—25, fig. 53—56. — *Characiopodium hindakii* (Lee et Bold) Floyd et Watanabe in: Floyd et al., 1993 : 72.

Клетки удлиненные, иногда яйцевидные, постепенно сужающиеся к верхушке и основанию, в стареющих культурах — яйцевидные, с острой верхушкой, до 85 мкм дл., 23 мкм шир. Ножка короткая, 4 мкм дл., крепкая, с хорошо

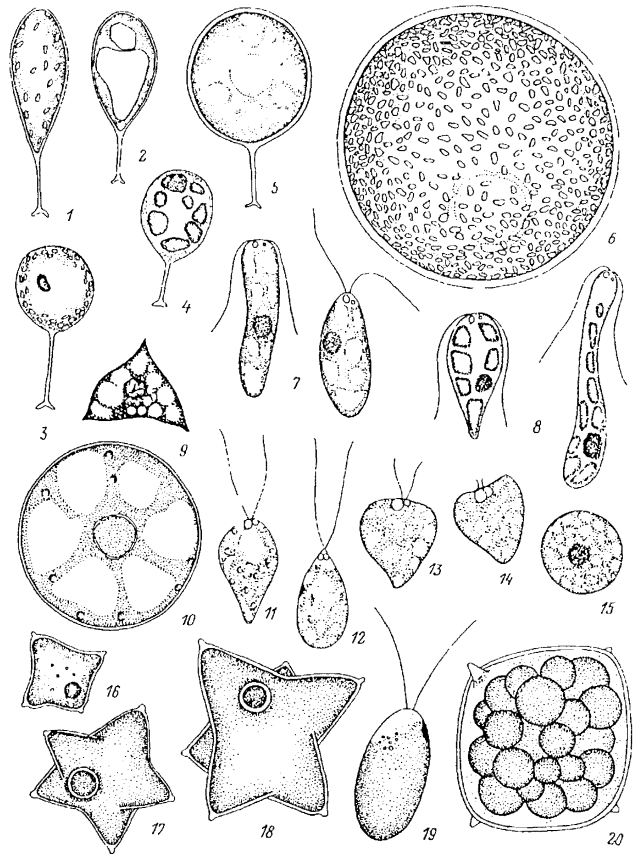


Таблица 33

1—8 — *Characium terrestre* Kanth. 1, 2 — молодые клетки (вид с поверхности и оптическое сечение), 3 — клетка с длинной ножкой, 4 — клетка с зернами крахмала, окрашенная раствором Люголя, 5 — стареющая клетка, 6 — зрелая шаровидная клетка без ножки, 7 — живые зооспоры, 8 — зооспоры с зернами крахмала, окрашенные раствором Люголя, 9—15 — *Characium hindakii* Lee et Bold. 9, 10 — молодая и зрелая клетки (оптическое сечение), 11—14 — зооспоры (изменение формы по мере замедления плавания), 15 — округлившаяся после остановки зооспора; 16—20 — *Characium hindakii* (Beck-Mannag) Kom. et Kováč. 16—18 — молодая и зрелые клетки, 19 — зооспора, 20 — апта носпорангия. (1—8 — по Triantor, Bold, 1953, 9—15 — по Mac Entee et al., 1978, 16—20 — по Komárek, Kováčik, 1985)

окрашенным слизистым диском до 4 мкм в диам. Оболочка тонкая, с возрастом заметно не утолщающаяся. Хлоропласт в зрелых клетках массивный. Пиреноиды от 1 до 8, со сплошной гладкой, иногда неравномерно утолщенной крахмальной оберткой. Запасные продукты — многочисленные зерна крахмала и при старении культуры оранжевые капли масла, скапливающиеся в основании и у верхушки клетки. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры удлиненно-яйцевидные, слегка суживающиеся на переднем конце, 10,5 мкм дл., 3,5 мкм шир., со жгутиками до 9,6 мкм дл., 2 передними сократительными вакуолями, с передней до срединной стигмой, пристенным хлоропластом, задним пиреноидом и центральным ядром. Останавливаясь, зооспоры прикрепляются к субстрату передним концом и втягивают жгутики.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва

Куба (провинция Гавана)

3. *Characium typicum* Lee et Bold (табл. 32, 10—14).

Lee, Bold, 1974 : 30—31, fig. 97—104. — *Characiopodium typicum* (Lee et Bold) Floyd et Watanabe in: Floyd et al., 1993 : 72.

Клетки веретеновидные, около 20 мкм дл., 10 мкм шир., с возрастом культуры приобретающие яйцевидную или шаровидную форму, до 75 мкм в диам., постепенно сужающиеся в основании, переходящие в ножку. Ножка до 4,5 мкм дл., отчетливым слизистым прикрепляющим диском до 3,5 мкм в диам. Оболочка тонкая, незначительно утолщающаяся с возрастом культуры. Хлоропласт с боковым отверстием, в зрелых клетках массивный, губчатый, заполненный крахмалом. Пиреноид 1, с гладкой сплошной крахмальной оберткой. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры по 16—32, яйцевидные, иногда вытянутые, 7—8 мкм дл., 3—5 мкм шир., со жгутиками, чуть длиннее тела зооспоры, 2 передними сократительными вакуолями, передней стигмой, пристенным хлоропластом, со срединным до заднего пиреноидом и центральным ядром. Останавливаясь, зооспоры прикрепляются к субстрату задним концом, жгутики втягиваются.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва

США (штаты Техас, Пенсильвания).

4. *Characium californicum* Lee et Bold

Lee, Bold, 1974 : 21—22, fig. 36—47. — *Characiopodium californicum* (Lee et Bold) Floyd et Watanabe in: Floyd et al., 1993 : 72.

Клетки удлиненные, мешковидные или яйцевидные, с зауженной или округлой верхушкой, до 35 мкм дл., 11 мкм шир., с ножкой или без нее. Ножка маленькая, конусовидная, до 1,1 мкм дл. Оболочка тонкая, с возрастом культуры утолщается до 1,5 мкм. Хлоропласт чашевидный, утолщенный в основании. Пиреноид обычно реже 2 или более, с гладкой сплошной крахмальной оберткой. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры по 16—32, от яйцевидных до эллипсоидных, 8 мкм дл., 3 мкм шир., со жгутиками до 9 мкм дл., 2 передними сократительными вакуолями, передней стигмой, пристенным хлоропластом, задним пиреноидом и центральным ядром. Останавливаясь, зооспоры прикрепляются жгутиками, затем клетка переворачивается, на ее заднем конце формируется ножка и прикрепляется к субстрату; жгутики втягиваются. Апланоспоры по 8—32.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва

США (штат Калифорния).

Авторы вида отмечают, что он похож на *Ch. oviforme*, от которого отличается ведущими особенностями: основание клетки может быть заостренным и лишен-

ным knobковидной ножки, максимальной длиной клетки и утолщением оболочки не более чем до 1,5 мкм.

5. *Characium pseudopyriforme* Philpote (табл. 32, 15—19).

Philpote, 1967 : 86. — *Characium pyriforme* Lund, 1947 : 47, fig. 2 h—l (non *Characium pyriforme* A. Br. 1855). — *Characium lundii* Fott in: Komárek, Fott, 1983 : 201.

Зрелые клетки обычно широкогрушевидные, до 34 мкм дл., 13 мкм шир., резко сужающиеся и переходящие в короткую ножку без прикрепляющего диска. Хлоропласт пристенный, выстилающий большую часть периферии клетки. Пиреноид 1, реже 2.

Зооспоры предполагаются. Апланоспоры многочисленные, шаровидные.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы.

Англия. — Россия (Моск. обл.) (Чаплыгина, 1976)

Вид изучен и охарактеризован недостаточно полно. В первоописании водоросли (Lund, 1947) приведены лишь косвенные доказательства наличия зооспор. Кроме того, в литературе (Komárek, Fott, 1983) высказывается предположение о его идентичности *Rhopalocystis cucumis* Reitsgl. Вид нуждается в дополнительном изучении и получении сведений о строении зооспор, количестве ядер в вегетативных клетках, которые необходимы для точного определения его места в системе зеленых кокковидных водорослей.

6. *Characium oviforme* Lee et Bold

Lee, Bold, 1974 : 25—27, fig. 57—72.

Клетки яйцевидные до удлиненных, с округлой или конусовидной верхушкой, сужающиеся в основании, 15—60 мкм дл., 5—8 мкм шир., с короткой прямой почковидной (бутоновидной) ножкой без прикрепляющего диска; в стареющих культурах клетки шаровидные, без ножки. Оболочка тонкая, при старении культуры до 3,2 мкм толщ. Хлоропласт в зрелых клетках массивный. Пиреноид 1, в старых клетках до 4 и более, со сплошной, не всегда равномерно утолщенной крахмальной оберткой. Запасный продукт — крахмал, обильно образующийся с ростом клетки и заполняющий хлоропласт. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры по 8—128, голые, яйцевидные, удлиненно-яйцевидные, с конусовидным задним концом, 6,5—8 мкм дл., 2,5—4 мкм шир., со жгутиками до 10 мкм дл., 2 передними сократительными вакуолями, передней стигмой, пристенным хлоропластом, задним пиреноидом и центральным ядром. Зооспоры, останавливаясь, прикрепляются кончиками жгутиков, переворачиваются, на заднем конце клетки развивается ножка и прикрепляется к субстрату; жгутики втягиваются. Апланоспоры до 64, 4—8 мкм в диам.

Половое размножение не наблюдалось.

Эпифит на пресноводных нитчатых водорослях, в почве

США (штаты Канзас, Техас).

Автор вида указывает на его сходство с *Ch. californicum*. Различия между ними указаны в примечании к последнему.

7. *Characium perforatum* Lee et Bold

Lee, Bold, 1974 : 27—29, fig. 73—80. — *Fusochloris perforata* (Lee et Bold) Floyd et Watanabe in: Floyd et al., 1993 : 72.

Клетки полиморфные, неправильно-яйцевидные, асимметрично эллипсоидные до удлиненных, с округлой или слегка конической верхушкой, с округлым или сужающимся до заостренного основания, в среднем около 25 мкм дл., 10 мкм шир., максимум 60 мкм дл., 20 мкм шир., без ножки. Оболочка тонкая. Хлоропласт в зрелых клетках перфорированный. Пиреноид окружен несколькими зернами крахмала. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры по 8—64, колбасовидные, с округлым задним и вытянутым передним концами, 7—9 мкм дл., 3—4 мкм шир., со жгутиками, слегка короче тела зооспоры, 2 передними сократительными вакуолями, пристенным хлоропластом, задним пиреноидом и центральным ядром. Зооспоры прикрепляются к субстрату передним концом, жгутики втягиваются. Апланоспоры по 4—64, до 3.5 мкм в diam.

Половое размножение не наблюдалось.

Снежный детрит.

Челязя (Высокие Татры).

8 *Characium astipitatum* Metting (табл. 32, 20, 21).
Metting, 1980 : 296—298, fig. 1, 8.

Клетки шаровидные, яйцевидные или каплевидные, 12—36 мкм дл., без ножек. Оболочка от 0.5 до 1.5 мкм толщ. в зависимости от возраста клетки и культуры. Хлоропласт с 2, 3 или 4 долями. Пиреноиды от 1 до нескольких. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры вытянутые, 9 мкм дл., 3 мкм шир., со стигмой. Апланоспоры многочисленные.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва

США (штат Вашингтон).

Водоросль, согласно первоописанию, размножается преимущественно апланоспорами. Зооспоры образуются редко.

Подсемейство 3. SCHROEDERIOIDEAE

Клетки свободноживущие, обычно одиночные, реже соединены основаниями в 2, веретеновидные, реже цилиндрические, конические, на обоих концах остро заостренные и тогда почти изоэлярные или биполярные, с отчетливо дифференцированными узком, заостренной или округлой верхушкой и округлым основанием, обычно с якоревидным или шпательвидным образованием, у отдельных представителей с 2 длинными шипами. Оболочка крепкая, с 1—2 или несколькими длинными шипами. Хлоропласт 1, пристенный, с пиреноидом или без него.

Размножение многочисленными зооспорами, образующимися путем последовательного деления и освобождающимися через отверстие в оболочке или путем ее скола на 2 примерно одинаковые части.

В соответствии с последними данными подсемейство объединяет 4 планктонных вида, в одном из которых (*Ankyra*) обнаружен вид, обитающий в почве.

Род ANKYRA Fott

Fott, 1957 : 302.

Клетки одиночные, веретеновидные, цилиндрические или реже конические, с шипами, постепенно сужающимися концами. Один конец простой заостренный, другой — с якоревидным или шпательвидным образованием, не всегда хорошо окрашенным, или с 2 длинными выростами. Оболочка из 2 примерно равных по длине половинок, соединенных между собой в средней части клетки. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид 1.

Бесполое размножение голыми зооспорами, с 2 жгутиками одинаковой длины, с которыми начало вегетативным клеткам или превращающимися в шаровидные оболочки на 2 равные части.

Тип рода: *Ankyra ancora* (G. M. Smith) Fott.

Род объединяет планктонные виды. Из почвы описан только 1 вид, принадлежность которого к данному роду оспаривается (Komárek, Fott, 1983).

Ankyra starrii Lee et Bold (табл. 32, 22—26).
Lee, Bold, 1974 : 36, fig. 114—119.

Клетки конические, до 38.5 мкм дл., 8.5 мкм шир., с длинным, резко заостренным шипом на одном полюсе и 2 одинаковыми шипами, расходящимися под углом примерно 140°, 19—32 мкм дл. — на другом. Оболочка тонкая, иногда окружена слизью. Хлоропласт пристенный, сплошной, иногда рассеченный. Пиреноид шаровидный или неправильной формы, иногда угловатый, со сплошной или состоящей из 2—3 сегментов крахмальной оберткой.

Зооспоры яйцевидные, 13.5 мкм дл., 9.5 мкм шир., со жгутиками до 9.5 мкм дл., с 2 передними сократительными вакуолями, передние или слегка сдвинутой к середине стигмой, пристенным, часто лопастным хлоропластом, срединным или задним пиреноидом и центральным ядром.

Неподвижные (покоящиеся) споры по 1—2, шаровидные, до 9 мкм в diam.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва.

Австралия.

Согласно авторам, вид отличается от остальных видов рода парными шипами, наличием слизи у вегетативных клеток в культурах 6-недельного возраста и образованием пары неподвижных спор, которые, прорастая, дают начало вегетативным клеткам. Из описания неясно, чем данные споры отличаются от апланоспор.

По мнению J. Komárek, B. Fott (1983), данная водоросль должна быть выделена в новый самостоятельный род.

Семейство 4. NEOCHLORIDACEAE Ettl et Kom

Клетки одиночные или во временных скоплениях, часто шаровидные, реже иной, не всегда правильной формы. Оболочка гладкая, различной толщины, иногда неравномерно утолщенная или с одним или несколькими внутренними и наружными утолщениями или выростами различной формы и величины, у некоторых представителей слоистая или ячеистая, без слизи или окружена слизью. Хлоропласты от 1 пристенного, сплошного, рассеченного, лопастного или центрального лопастного, сегчатого до многочисленных пластинчатых, дисковидных, глыбистых, пирамидальных и конусовидных. Пиреноиды от 1 до многих или отсутствуют. В вегетативных клетках иногда присутствуют сократительные вакуоли. Клетки с 1, несколькими или многочисленными ядрами.

Бесполое размножение зооспорами, апланоспорами, иногда и автоспорами. Зооспоры метаболические, обычно округляющиеся после прекращения движения, голые, покрытые чешуйками или тонкой оболочкой, со жгутиками одинаковой или слегка неравной длины.

Половое размножение — изо-, реже гетерогамия.

Типовой род: *Neochloris* Starr.

Преимущественно почвенные, напочвенные и аэрофильные, реже водные и симбиотические водоросли. Половое размножение известно только для отдельных видов некоторых родов.

Семейство принято в первоначальном понимании и объеме (Ettl, Komárek, 1982).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Клетки с пиреноидами.

1. Клетки тетраэдрические, полиэдрические, с короткими выростами на углах, зрелые клетки иногда мешковидные или почти шаровидные 1. *Chlorotetraëdron*

- 2 Клетки иной формы.
- А Зрелые клетки обычно булавовидные, часто немного изогнутые, в скоплениях 2. **Botryokoryne**
- Б. Клетки иной формы.
- а Хлоропласт 1.
- α. Хлоропласт пристенный, сплошной, рассеченный или лопастной.
- * Пиреноиды от 1 до нескольких или многочисленных, со сплошной или состоящей из нескольких скорлупок крахмальной оберткой.
- + Хлоропласт сплошной, чашевидный или полевой, шаровидный, с отверстием или без него 3. **Neochloris**
- ++ Хлоропласт рассеченный на полосы 4. **Lautosphæria**
- ** Пиреноид 1, иногда 2, окружен многочисленными мелкими зёрнами крахмала 5. **Parietochloris**
- β Хлоропласт сетчатый, состоящий из пристенных и пронизывающих полость клетки тяжей
- * Зооспоры толые 6. **Spongiochloris**
- ** Зооспоры с тонкой оболочкой 7. **Ascochloris**
- γ Хлоропласт центральный, с более или менее выраженными лопастями, илушими к периферии клетки.
- * Клеточная оболочка тонкая, иногда немного утолщающаяся при старении культуры, изредка с односторонним утолщением; фикобионт лишайников, реже свободноживущая водоросль 8. **Trebouxia**
- ** Клеточная оболочка обычно толстая и слоистая, с 1 или несколькими наружными, иногда внутренними выростами различной величины и формы, свободноживущая водоросль 9. **Kentosphæria**
- б. Хлоропласты многочисленные 10. **Planktosphæria**
- II Клетки без пиреноидов.
- 1 Клеточная оболочка скульптурированная
- А. Оболочка ячеистая, с многочисленными мелкими полушаровидными бо-
родавчатыми выростами, связанными между собой тонкими ребрами 11. **Pseudotrochiscia**
- Б. Оболочка с 10 и более грубыми меридиональными ребрами 12. **Trochisciopsis**
- 2 Клеточная оболочка без скульптур.
- А. Хлоропласт 1.
- а. Хлоропласт сетчатый, состоящий из пристенных и пронизывающих полость клетки тяжей.
- α. Зрелые клетки многоядерные, зооспоры с 2 жгутиками слегка неравной длины 13. **Dictyochloris**
- β. Зрелые клетки одноядерные, зооспоры с 2 жгутиками равной длины 14. **Dictyochloropsis**
- б. Хлоропласт пристенный, не сетчатый.
- α. Вегетативные клетки короткоэллипсоидные, с ярко выраженной полярностью — на одном полюсе оболочка сильно утолщенная и слоистая 15. **Poloidion**
- β. Вегетативные клетки шаровидные, эллипсоидные, яйцевидные, грушевидные, иногда с небольшим, односторонним неслоистым утолщением, но без ярко выраженной полярности.
- * Хлоропласт выстилает более половины клеточной периферии, подвижные репродуктивные клетки образуются 16. **Myrmecia**
- ** Хлоропласт выстилает менее половины клеточной периферии,

образование подвижных репродуктивных клеток подавлено 17. **Elliptochloris**

- Б. Хлоропласты многочисленные
- а. Хлоропласты дисковидные или пластинчатые, с прямыми, незагнутыми краями; зооспоры с 2 жгутиками слегка неравной длины 18. **Bracteacoccus**
- б. Хлоропласты пластинчатые, с загнутыми внутрь краями и иногда с выростами на внутренней стороне; зооспоры с 2 жгутиками равной длины 19. **Dictyococcus**

Ред 1. **CHLOROTETRAËDRON** Mac Entee, Bold et Archib.

Mac Entee et al., 1978 : 234; Komárek, Kováčik, 1985 : 289—295. — *Pseudotetraëdron* Mac Entee, Bold et Archibald, 1977 : 162—163 (non *Pseudotetraedron* Pascher, 1912)

Клетки одиночные или в неправильных скоплениях, тетраэдрические или полиэдрические, мешковидные, неправильные до почти шаровидных, часто на улах с короткими шипиками или сосочковидными выростами, иногда с утолщениями оболочки. Хлоропласт 1. Пиреноид имеется. Зрелые клетки многоядерные.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры толые, округляющиеся после остановки, с 2 одинаковыми жгутиками. Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Chlorotetraedron polymorphum* (Mac Entee, Bold et Archib.) Mac Entee, Bold et Archib.

Согласно авторам последней ревизии рода (Komárek, Kováčik, 1985), он объединяет 3 вида, из которых 2 были встречены в почве Третьи вид — *Ch. incisa* (Teil.) Kom et Kováč. — планктонная водоросль.

От остальных родов семениства отличается формой вегетативных клеток.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Молодые клетки тетраэдрические, с короткими выростами на улах, зрелые — обычно шаровидные или мешковидные, реже тетраэдрические, с 4 крошечными рудиментарными выростами, до 90 мкм в диам., зооспоры без стигмы 1 **Ch. polymorphum**
2. Клетки обычно тетраэдрические или полиэдрические (4—6-угольные), с короткими сосочковидными выростами на улах, до 25 мкм в диам.; зооспоры со стигмой 2 **Ch. bitridens**

1. **Chlorotetraedron polymorphum** (Mac Entee, Bold et Archib.) Mac Entee, Bold et Archib. (табл. 33, 9—15).

Mac Entee et al., 1978 : 234 — *Pseudotetraedron polymorphum* Mac Entee, Bold et Archibald, 1977 : 234, textfig. 1—8, fig. 1—16.

Клетки одиночные. Молодые клетки, развивающиеся из зооспор, тетраэдрические, часто с короткими выростами на улах, зрелые — обычно шаровидные, до 90 мкм в диам., или мешковидные, реже тетраэдрические, с 4 крошечными рудиментарными выростами. Оболочка с возрастом культуры утолщается до 10 мкм. Хлоропласт сетчатый или губчатый. Пиреноид обычно 1, центральный или слегка эксцентричный; в клетках стареющих культур иногда их несколько. В зрелых клетках до 30 и более ядер и несколько крупных вакуолей. Клетки стареющих культур с толстой оболочкой и обычно окрашены в оранжевый цвет.

Зооспоры метаболические, сразу после освобождения заостренные с обоих концов, но мере замедления движения округляются, 9—10 мкм дл., 4,5 мкм шир., с 2 передними сократительными вакуолями, без стигмы, с передним ядром и слабо различимым пиреноидом.

Почва

Австралия.

Авторы вида подчеркивают его полиморфность как главную отличительную особенность. Тетраэдрическая форма в основном характерна для клеток, только что образовавшихся из зооспор. По мере их роста форма обычно становится шаровидной или мешковидной. Максимальный размер клеток, приведенный в описании, наблюдается в стареющих культурах. Мешковидные клетки могут достигать больших размеров. К образованию зооспор способны как зеленые клетки, так и окрашенные в оранжевый цвет.

2. *Chlorotetraëdron bitridens* (Beck-Mannag.) Kom. et Kováč. (табл. 33, 16—20)

Komárek, Kováček, 1985 : 294—295, fig. 2. — *Tetraëdron bitridens* Beck-Mannagetta, 1926 : 182, fig. 11.

Клетки одиночные или в неправильных группах, тетраэдрические или политетраэдрические, 4—6-угольные, с короткими сосочковидными выростами на углах, 4—15, с ред до 25 мкм в диам. Хлоропласт пристенный, в старых клетках лопастной или состоящий из дисковидных частей. Пиреноиды от 1 до нескольких. В зрелых клетках обычно 16—32 ядра.

Зооспоры по 4—32, эллипсоидные, 5,5—13 мкм дл., 3,7—7 мкм шир., со шпилькой, передним ядром; после остановки приобретающие тетраэдрическую форму. Апланоспоры вскоре после освобождения становятся тетраэдрическими.

В прибрежной части мелких чистых водоемов и влажной почве. Широко распространённый вид (предположительно космополит).

Согласно последней ревизии (Komárek, Kováček, 1985), молодые клетки, начиная свое начало от апланоспор, имеют также тетраэдрическую, но более круглую форму, чем вырастающие из зооспор. Среди особенностей вида выделяется поведение пиреноида в зрелых или стареющих клетках. Он исчезает, а в разных частях хлоропласта появляются мелкие дисковидные пиреноиды.

Род 2. *BOTRYOKORYNE* Reitsgl

Reitsgl, 1964 : 480.

Клетки обычно в скоплениях, реже одиночные, молодые — округлые, с возрастом булавовидные, часто немного изогнутые. Оболочка сравнительно тонкая. Хлоропласт 1, пристенный, ярко-зеленый, в молодых клетках глубоководный, часто двулопастной и массивный, в зрелых клетках выступающий большую часть периферии, с утолщенными и истонченными участками, иногда с отверстиями, щелями. Пиреноид 1, окруженный крахмалом. Строматический крахмал диффузно рассеян по хлоропласту. Ядро 1.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, без оболочки.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Botryokoryne simplex* Reitsgl.

Моногиный род.

Характерная особенность рода — булавовидные вегетативные клетки.

Botryokoryne simplex Reitsgl (табл. 34, 1—8).

Reitsgl, 1964 : 478—481, fig. 34.

Зрелые клетки 20—30 мкм дл., 8—10 мкм шир. Ядро крупное, не всегда хорошо различимое. Вакуоль обычно 1, по величине примерно равная ядру, в клетках стареющих культур чаще их несколько.

Зооспоры образуются только в одиночных клетках, в мелких округлых — по 4, в более крупных булавовидных — по 16, грушевидные, до 8 мкм дл., 4,5 мкм шир.

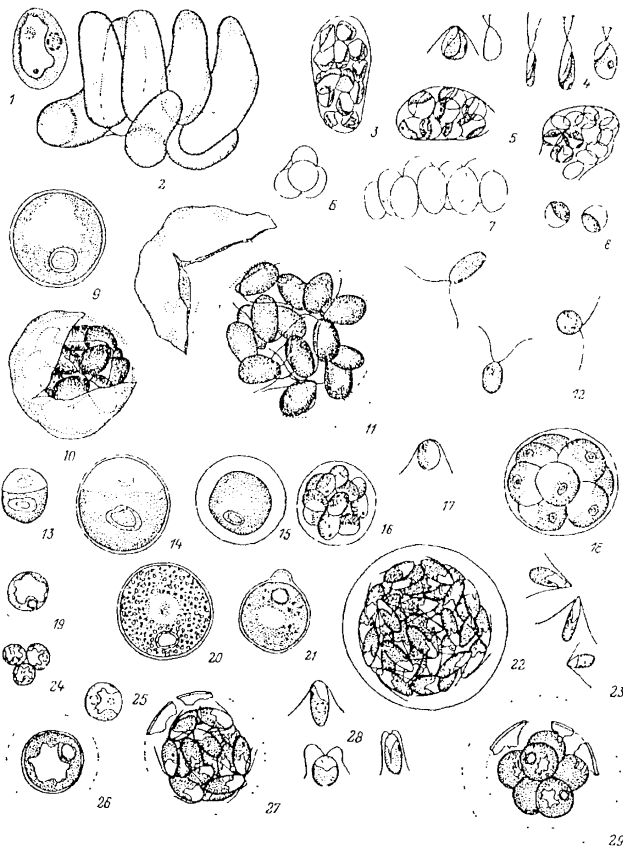


Таблица 34

1 — *Botryokoryne simplex* Reitsgl 1 — зрелая клетка (оптическое сечение), 2 — группа клетчатых клеток, 3 — зооспора, 4 — зооспора, 5 — апланоспора, 6, 7 — группы апланоспор, 8 — одиночные апланоспоры, 9—12 — *Neochloris aquatica* Slat. 9 — зрелая клетка (оптическое сечение), 10, 11 — освобождение зооспор в слизистом пузырьке, 12 — зооспора, 13—18 — *N. tunica* Ace et Bold 13 — молодая клетка, 14 — зрелая клетка, 15 — старая клетка с утолщенной оболочкой, 16 — зооспора, 17 — зооспора, 18 — апланоспора, 19—24 — *N. terrestris* Hernd. 19 — молодая клетка, обрзасшая слизью, 20 — зрелая клетка, 21 — клетка с пузыревидным утолщением оболочки, 22 — зооспора, 23 — зооспора, 24 — остановившаяся зооспора, 25—29 — *N. gelatinosa* Hernd 25 — молодая клетка со стиппой, 26 — зрелая клетка (оптическое сечение), 27 — зооспора, 28 — зооспора, 29 — апланоспора (1—8 — по: Reitsgl, 1964, 9—12 — по: Stan, 1955, 13—18 — по: Ace, Bold, 1958, 19—29 — по: Herndow, 1958b)

бир, со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, пристенным поропластом, крупной стигмой, сократительные вакуоли не видны.

Апланоспоры по 2—16, освобождающиеся по одной или чаще задерживающиеся в материнской оболочке и образующие небольшие группы.

Почва, корневая зона.

Альпы (3160 м над ур. м.).

Согласно исходному диагнозу, зооспоры образуются независимо от возраста культуры. Иногда можно видеть синзооспоры.

Род 3 NEOCHLORIS Starr

Starr, 1955 . 86—87; Komárek, 1989 . 268, Deason et al., 1991 . 217. — *Chlorococcopsis* Watanabe et Floyd, 1989a . 215 pr.p. — *Etilia* Komárek, 1989 . 270 pr. p.

Клетки одиночные или во временных, иногда слизистых скоплениях, шаровидные. Оболочка гладкая, постоянно тонкая или утолщающаяся с возрастом культуры равномерно или с образованием однополярных пузыревидных выростов, у некоторых видов окружена гомогенной, реже слоистой слизью. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноиды от 1 до нескольких, с крахмальной оберткой. Зпасные продукты — крахмал и масло. Зрелые клетки многоядерные, реже одноядерные.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами, у некоторых видов еще автоспорами, образующимися путем последовательного или прогрессивного деления. Зооспоры метаболические, голые, покрытые чешуйками или гошкой оболочкой, после прекращения движения приобретающие шаровидную форму, с жгутиками одинаковой длины и 2 передними сократительными вакуолями.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода *Neochloris aquatica* Starr.

От остальных родов сем. *Neochloridaceae* данный род отличается следующим комплексом признаков: пристенный хлоропласт с 1 или несколькими пиреноидами; метаболические зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины.

У некоторых видов *Neochloris* наряду с обычными апланоспорами (т. е. спорами, не реализовавшими подвижность по разным причинам) могут возникать неподвижные репродуктивные клетки, своим происхождением не связанные со спорами и лишенные поперечной подвижности. Они обычно образуются в меньшем количестве и имеют более крупные размеры, чем апланоспоры. Их можно называть автоспорами и под таким названием они и упоминаются в описаниях соответствующих видов.

Род *Neochloris* с момента описания (Starr, 1955) неоднократно подвергался изменению таксономическим ревизиям (Archibald, 1973, Komárek, 1989, Watanabe, Floyd, 1989a, Deason et al., 1991). К диагностическим признакам, разделяющим род *Neochloris* на несколько самостоятельных родов, предлагались многоядерность вегетативных клеток (Komárek, 1989), тонкое строение жгутикового аппарата зооспор и наличие или отсутствие у них клеточных покровов (Deason et al., 1991). О наличии у зооспор волокнистого материала (или шетинок), выдающегося снаружи клеточную мембрану, впервые сообщили S. Watanabe, L. Floyd (1989a), подчеркивая при этом, что его нельзя идентифицировать с истинной оболочкой. Такое строение покрова было обнаружено у зооспор 3 видов *Neochloris* *N. pseudostigmatica*, *N. pyrenoidosa* и *N. vigenis*.

Итогом исследования типовых штаммов большинства видов рода стало его деление на 3 самостоятельных рода. Собственно *Neochloris* охватывал многогранные виды с голыми или покрытыми чешуйками зооспорами. Одноядерные виды с голыми зооспорами составили род *Parietochloris* (Watanabe, Floyd, 1989a), с зооспорами, одетыми тонкой оболочкой, — род *Etilia* (Komárek, 1989). В последнем исследовании (Kouwets, 1995) было установлено, что типовой вид рода *Littia* — *E. carotinoza* (= *Neochloris wimmeri*) по типу жизненного цикла и

тонкому строению зооспор сходен с родами *Chlamydomonas*, *Carteria* и некоторыми видами рода *Chlorococcium*. Поэтому род уже в качестве монотипного был перенесен в сем. *Chlorococcaceae*. Что же касается 2 других видов данного рода, то в первую до дополнительного изучения они оставлены здесь как члены рода *Neochloris*.

Типовой штамм *N. wimmeri*, или *Etilia carotinoza*, прислан в Ботанический институт РАН из коллекции водорослей Техасского университета США (Starr, Zeigler, 1987). С нашей точки зрения, он представляет собой монадный организм и при выращивании на жидких средах выглядит и ведет себя как типичный представитель рода *Haematococcus*. Следует подчеркнуть, что при продолжительном культивировании на агаровых средах вегетативные клетки данного штамма теряют подвижность и действительно становятся похожими на кокковидные организмы.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Пиреноид в зрелых клетках обычно 1, иногда 2
 1. Клеточная оболочка без слизи.
 - А. Клеточная оболочка всегда тонкая, независимо от возраста клетки и культуры 1. *N. aquatica*
 - Б. Клеточная оболочка утолщается с возрастом культуры.
 - а. Клетки в молодых культурах до 10 мкм в диам., в стареющих культурах — до 20—25 мкм.
 - α. Клетки до 18—20 мкм в диам., в стареющих культурах с оболочкой до 5 мкм толщ.; пиреноид с крахмальной оберткой, состоящей из нескольких скорлупок 2. *N. minuta*
 - β. Клетки до 25 мкм в диам., в стареющих культурах с оболочкой до 1,5—2 мкм толщ.; пиреноид со сплошной крахмальной оберткой 3. *N. texensis*
 - б. Клетки больших размеров
 - α. Зрелые клетки в зависимости от возраста культуры от 20 до 50 мкм в диам. 4. *N. conjuncta*
 - β. Зрелые клетки до 35—45, максимум до 75 мкм в диам. 5. *N. terrestris*
 2. Клеточная оболочка окружена слизью.
 - А. Клетки в молодых культурах до 20, в стареющих — до 50 мкм в диам. 6. *N. gelatinosa*
 - Б. Клетки в молодых культурах до 45 мкм, в стареющих — до 75 мкм в диам. 5. *N. terrestris*
- II. Пиреноидов в зрелых клетках обычно несколько (больше 2).
 1. Клеточная оболочка без слизи.
 - А. Зооспоры 7—10 мкм дл. 7. *N. pyrenoidosa*
 - Б. Зооспоры до 5 мкм дл.
 - а. Пиреноиды со сплошной крахмальной оберткой 8. *N. vigenis*
 - б. Пиреноиды с крахмальной оберткой, состоящей из нескольких скорлупок 9. *N. oleoabundans*
 2. Клеточная оболочка окружена слизью.
 - А. Слизь слоистая, с одной оранжево-красной каплей масла на наружном слое или по одной капле на каждом слое слизи 10. *N. pseudostigmatica*
 - Б. Слизь гомогенная, без оранжево-красных капель масла 6. *N. gelatinosa*

1. *Neochloris aquatica* Starr (табл. 34, 9—12).
Starr, 1955 . 87—88, fig. 226—232; Archibald, 1973 . 191, fig. 10
Клетки одиночные, шаровидные, до 13,5 мкм в диам. Оболочка тонкая

независимо от возраста клетки в культуре, без слизи. Хлоропласт полый, шаровидный, часто с одним отверстием. Пиреноид 1, окруженный, по-видимому, сплошной крахмальной оберткой. Запасные продукты — крахмал, изредка масло. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления. Зооспоры при освобождении удлинены, быстро приобретающие яйцевидную или шаровидную форму, в среднем около 5,5 мкм дл. и 2,5 мкм шир., голые, с передней именной стигмой.

Стенки аквариума, почва.

США (штат Индиана) — Россия (Моск. обл.) (Чапыгина, 1976).

Данное описание вида повторяет его исходное описание (Starr, 1955). Правда, в последнем отсутствовали сведения о строении крахмальной обертки пиреноида. Эти вкратце с рисунков R. Starr, сопровождающих первоначальный диагноз вида. По данным P. Archibald (1973), изучавшей повторно типовые образцы, размеры вегетативных клеток зависят от возраста культуры. В молодых культурах клетки вырастают до 15, в стареющих они могут достигать 30 мкм в диам. Зооспоры *N. aquatica* характеризуются как сердцевидные, 6 мкм дл., 4 мкм шир. P. Archibald считает форму зооспор одним из диагностических признаков данного вида.

2. *Neochloris minuta* Arce et Bold (табл. 34, 13—18)

Arce, Bold, 1958 : 500, fig. 55—61; Archibald, 1973 : 191 — *Ettlia minuta* Arce et Bold; Komárek, 1989 : 27; Deason et al., 1991 : 215. — *Chlorococcopsis minuta* (Arce et Bold) Watanabe et Floyd, 1989a : 216. — *Nautococcus minuta* (Arce et Bold) Kouwets, 1995 : 498.

Клетки шаровидные, до 18—20 мкм в диам. Оболочка тонкая, в стареющих культурах до 5 мкм толщ. Хлоропласт глубококашевидный, массивный, занимающий почти всю полость клетки. Пиреноид 1, с крахмальной оберткой из нескольких скорлупок. Запасные продукты — крахмал, иногда масло. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления. Зооспоры почти шаровидные, 3—5 мкм дл., 2—3,4 мкм шир., с тонкой оболочкой, 2 крапивообразными вакуолями, передней стигмой и пристенным хлоропластом. Апланоспоры иногда задерживаются в материнской оболочке.

Почва.

Куба (Санта Марта).

Размеры клеток у водоросли зависят от возраста культуры: в молодых 2-недельных культурах диаметр равен 5—10, с возрастом культуры клетки могут достигать 18—20 мкм в диам. (Archibald, 1973). Сведения о толщине клеточной оболочки в разных работах сообщаются разные. По первоначальному водоросли Arce, Bold, 1958), в стареющих культурах оболочка утолщается до 5 мкм. P. Archibald (1973), изучавшая тот же штамм водоросли, сообщает, что клеточная оболочка всегда тонкая, независимо от возраста культуры. Имеются расхождения в характеристике крахмальной обертки пиреноида. Первоначально она называлась сплошной, и лишь в последнем исследовании (Watanabe, Floyd, 1989a) установлено, что она состоит из нескольких скорлупок.

F. Kouwets (1995) определил хлоропласт *Neochloris minuta* как центральный, хотя во всех предшествующих исследованиях типового штамма, в том числе и при составлении первоописания вида, он назывался пристенным, иногда пристенным, массивным. Но вполне возможно, что прав именно F. Kouwets. Однако согласиться с тем, что рассматриваемый вид следует перенести в род *Nautococcus*, трудно, даже если он и имеет центральный хлоропласт и зооспоры типа *Chlamydomonas*. Водоросль в первую очередь следовало бы сравнить с представителями родов сем. *Chlorococcaceae* с тем же самым набором диагностических родовых признаков, что и *Nautococcus*, но обладающими шаровидными клетками без признаков (например, *Axilococcus* и *Radiosphaera*).

3. *Neochloris texensis* Archib.

Archibald, 1973 : 187—188, fig. 1—4.

Клетки одиночные, шаровидные, в культурах 2—3-недельного возраста 8—10 мкм в диам., с оболочкой около 0,3 мкм толщ., в стареющих культурах — до 25 мкм в диам., с оболочкой до 1,5—2 мкм толщ. Слизь отсутствует. Хлоропласт массивный. Пиреноид 1, окруженный, по-видимому, сплошной крахмальной оберткой. В старых клетках появляются капли масла. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры 5—6 мкм дл., 2—3 мкм шир., голые, с передней стигмой и средним ядром. Автоспоры образуются обильно.

Почвы.

США (штат Индиана) — Россия (Оренбург. обл. — берег Ириклинского водохр.) (Андреева и др., 1983).

P. Archibald отметила, что *N. texensis* сходен с *N. aquatica*, от которого он отличается утолщением оболочки у клеток в стареющих культурах.

4. *Neochloris conjuncta* Archib.

Archibald, 1973 : 188, fig. 5—7.

Клетки одиночные, шаровидные, в культурах 2—3-недельного возраста 5—20 мкм в диам., с оболочкой около 0,3 мкм толщ., в стареющих культурах — до 50 мкм в диам., с оболочкой до 1,5 мкм толщ. Слизь отсутствует. Хлоропласт массивный. Пиреноид 1, окруженный, по-видимому, сплошной крахмальной оберткой. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры 5 мкм дл., 3 мкм шир., голые, с крошечной срединной стигмой и передним ядром. Апланоспоры и автоспоры иногда задерживаются в материнской оболочке.

Пруд.

США (штат Техас).

N. conjuncta, согласно авторскому примечанию, имеет сходство с *N. gelatinosa*, но отличается от него отсутствием слизи и меньшей длиной зооспор.

5. *Neochloris terrestris* Hernd. (табл. 34, 19—24).

Herndon, 1958b : 313—314, fig. 31—49.

Клетки одиночные, шаровидные, обычно до 35—45 мкм, иногда до 75 мкм в диам. Оболочка около 1 мкм толщ., с возрастом культуры утолщается до 2,5—3,5 мкм, иногда с однополярным пузыревидным выростом, без слизи или окружена не всегда хорошо заметной слизью. Хлоропласт полый, шаровидный, у молодых клеток с отверстием, у зрелых — без отверстия. Пиреноид 1, со сплошной или состоящей из нескольких скорлупок крахмальной оберткой, в старых клетках — иногда дольчатый. Запасные продукты — обильно образующийся крахмал, при старении культуры — капли масла желтого цвета. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры и апланоспоры освобождаются в слизистом пузыре. Зооспоры 5—12 мкм дл., 2—6 мкм шир., голые, с передней стигмой, пристенным хлоропластом и пиреноидом.

Почва с кукурузного поля.

Ямайка (Даниел-таун).

Согласно первоописанию, клетки в агаровых культурах, как правило, лишены слизи. Слизь появляется при выращивании водоросли в жидкой среде, ее появление способствует добавке почвенной вытяжки. Слизь обычно видна плохо, но после подкрашивания метиленовой синькой становится заметнее. Крахмальная обертка пиреноида на рисунках, сопровождающих первоначальный диагноз, изображена сплошной или состоящей из 4 скорлупок.

P. Archibald (1973) наблюдала у клеток типового штамма образование слоистой оболочки и ее утолщение при старении культуры до 6 мкм.

От *N. gelatinosa* и *N. pseudostigmatica*, также обладающими слизью, данный вид отличается наличием только 1 пиреноида, отсутствием характерных для *N. gelatinosa* слизистых клеточных скопления и оранжево-красных капель масла на оболочке, имеющих у *N. pseudostigmatica*.

6 Neochloris gelatinosa Hernd. (табл. 34, 25—29).

Herndon, 1958b : 314—316, fig. 50—69; Archibald, 1973 : 191.

Клетки обычно в слизистых скоплениях по 2, 4, 8 и более, реже одиночные, шаровидные, обычно до 17, иногда до 37 мкм в diam. Оболочка у взрослых клеток до 1—1.5 мкм толщ, иногда с пузыревидным утолщением на одном полюсе, окружена широким слоем слизи не всегда равной толщины. Хлоропласт почный, шаровидный, с боковым отверстием или без него. Пиреноид 1, иногда их несколько, со сплошной или состоящей из нескольких скорлупок крахмальной оберткой. Запасные продукты — крахмал в большом количестве и, при старении клеток, масло. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры обычно по 8—16, узкоэллипсоидные до почти шаровидных, 5—7 мкм дл., 2.5—4 мкм шир, с передней стигмой, пристенным хлоропластом и не всегда заметным пиреноидом. Апланоспоры обычно по 4—8.

Почва с банановой плантации
Ямайка (Робин таун)

Согласно первоописанию вида, в активно растущих культурах взрослые клетки обычно около 17 мкм, но наблюдались клетки и до 37 мкм в diam. Постоянный, хорошо выраженный слой слизи с возрастом клетки увеличивается, одновременно происходит и небольшое утолщение клеточной оболочки. Водоросль размножается преимущественно апланоспорами. Апланоспоры, окруженные слизью материнской клетки, обычно располагаются на равном расстоянии друг от друга благодаря образованию собственной слизи. Зооспоры образуются реже. Их возникновение можно вызвать переносом зрелых клеток с агара в жидкую среду, содержащую ночевную вытяжку. Период подвижности зооспор обычно не превышает 1—2 ч. При остановке зооспор жгутики загнуты назад и слегка разведены в стороны.

Сведения о строении крахмальной обертки пиреноида в первоописании отсутствуют, но на сопровождающих его рисунках она изображена сплошной или состоящей из нескольких скорлупок.

По данным Р. Archibald (1973), в культурах 2—3-недельного возраста клетки *N. gelatinosa* достигают в диаметре 10—25 мкм, в более старых культурах они увеличиваются до 30—50 мкм. Слой слизи вокруг клеток обычно неравной толщины.

N. gelatinosa отличается от *N. terrestris* наличием постоянного, хорошо развитого и четко очерченного слоя слизи, более мелкими вегетативными клетками, которые, как правило, лежат в слизистых скоплениях, а от *N. pseudostigmatica* — отсутствием оранжево-красных капель на оболочке и меньшей величиной клеток.

7 Neochloris pyrenoidosa Arce et Bold (табл. 35, 1—6).

Arce, Bold, 1958 : 500—501, fig. 71—84, 97; Archibald, 1973 : 191.

Клетки одиночные, шаровидные, от 13 до 25, иногда до 45 мкм в diam. Оболочка тонкая, при старении культуры до 3.5 мкм толщ, без слизи. Хлоропласт почный, шаровидный, с отверстием или без него. В молодых клетках обычно по 1 пиреноиду, в зрелых — до 5, со сплошной или состоящей из нескольких скорлупок крахмальной оберткой. Запасный продукт — масло, иногда окрашенное в оранжево-красный цвет. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры 7—10 мкм дл., 3—5 мкм шир, покрыты тонкими чешуйками, с передними стигмой и ядром, пристенным хлоропластом.

Почва с сахарной плантации.
Куба

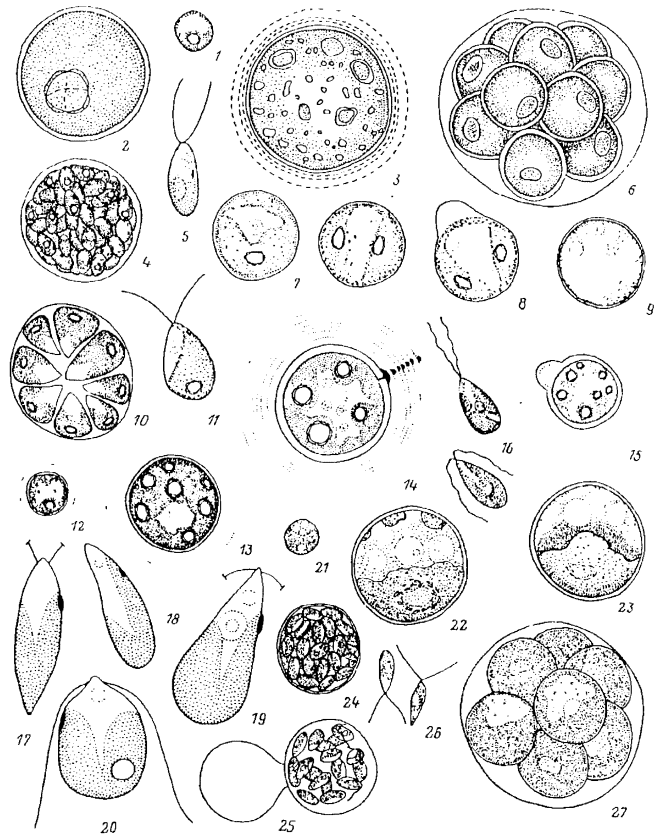


Таблица 35

1—6 — *Neochloris pyrenoidosa* Arce et Bold 1 — молодая клетка, 2 — зрелая клетка, 3 — старая клетка, 4 — зооспора, 5 — зооспора, 6 — апланоспорангий; 7—11 — *N. oitochondans* Chant et Bold 7 — зрелая клетка, 8 — клетка с пузыревидным утолщением оболочки, 9 — клетка с каплями масла, 10 — зооспорангий, 11 — зооспора; 12—16 — *N. pseudostigmatica* Bischoff et Bold 12, 13 — молодые клетки с слизью, опни и несолькими пиреноидами, 14 — зрелая клетка с каплей масла на каждом слое слизи, 15 — клетка с пузыревидным утолщением оболочки (12—15 — оптическое сечение), 16 — зооспора; 17—20 — *Laetisphaeria moniformis* Deason et Hernd. зооспоры, 21—27 — *Parietochloris alveolaris* (Bold) Watanabe et Floyd 21 — молодая клетка, 22 — зрелая клетка с лопастным хлоропластом, 23 — стареющая клетка, 24 — зооспорангий, 25 — освобождение зооспор в слизистом пузыре, 26 — зооспора, 27 — апланоспорангий (1—6 — по Arce, Bold, 1958, 7—11 — по Chantapachai, Bold, 1962, 12—16 — по Bischoff, Bold, 1963, 17—20 — по Deason, Herndon 1989 21—27 — по Bold, 1958).

Клетки *N. pyrenoidosa* в стареющих культурах могут приобретать оранжево-красную окраску и, согласно иллюстрациям к первоописанию, слоистую оболочку. По иллюстрациям можно судить и о строении крахмальной обертки пиреноида: она изображена сплошной или состоящей из нескольких скорлупок. Авторы вида подчеркивают непродолжительный, длящийся менее 1 ч период подвижности зооспор, а также весьма частое превращение их в апланоспорию.

От видов с несколькими пиреноидами *N. pyrenoidosa* отличается отсутствием слизи (от *N. gelatinosa* и *N. pseudostigmatica*), формой и размерами зооспор (от *N. vigenis*).

8 *Neochloris vigenis* Archib

Archibald, 1973 : 188, fig. 8—9.

Клетки одиночные, шаровидные, в культурах 2—3-недельного возраста 8—16 мкм в диам., с оболочкой около 1 мкм толщ., в более старых культурах — до 35 мкм в диам., с оболочкой до 2 мкм толщ. Слизь отсутствует. Хлоропласт массивный. Пиреноиды от 1 до нескольких, со сплошной крахмальной оберткой. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры 5 мкм дл., 3 мкм шир., с тонкими чешуйками, передней крошечной стигмой и средним ядром. Апланоспорию и аутоспоры известны, пустые оболочки аутоспориации некоторое время сохраняются в культуре.

Пруд с пресной водой.

США (штат Техас).

Согласно авторскому примечанию (Archibald, 1973), *N. vigenis* по строению молодых вегетативных клеток похож на *N. gelatinosa*, но отличается от него отсутствием слизи.

9 *Neochloris oleoabundans* Chant. et Bold (табл. 35, 7—11).

Chantanachai, Bold, 1962 : 15—18, fig. 1—8, 73—75; Archibald, 1973 : 191. — *Eutlia oleoabundans* (Chant. et Bold) Komárek, 1989 : 271; Deason et al., 1991 : 217.

Клетки обычно в скоплениях неопределенной формы, шаровидные, 6—25 мкм в диам. Оболочка тонкая, в стареющих культурах с пузыревидным утолщением на одном полюсе. Хлоропласт чашевидный. Пиреноиды продолговатые, в молодых клетках по 1, в зрелых обычно по 2, реже по 3, с крахмальной оберткой, вероятно состоящей из нескольких скорлупок. Запасные продукты — крахмал и масло в больших количествах. Зрелые клетки одноядерные.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления. Зооспоры по 4—8, реже по 16, яйцевидные, 3,6—4,5 мкм дл., 2—3,5 мкм шир., голые (?), с передними сократительными вакуолями, передней стигмой, пристенным хлоропластом, задним пиреноидом и передним ядром. Апланоспоры по 4—8—16.

Почва с вершины песчаной дюны.

Саудовская Аравия.

Сведения о строении крахмальной обертки пиреноида взяты из рисунков, сопровождающих первоописание (Chantanachai, Bold, 1962). По данным Р. Archibald (1973), размер вегетативных клеток меняется по мере старения культуры: в молодых культурах — 5—8, в более старых — до 25 мкм в диам., с оболочкой, немного утолщенной на одном полюсе.

Согласно F. Kouwets (1995), родовая принадлежность данной водоросли неясна. Для ее установления типовая культура должна быть подвергнута ультратонкому изучению на предмет уточнения особенностей жизненного цикла и строения зооспор (жгутиковый аппарат, покровы). В связи со сказанным *N. oleoabundans* оставлен пока в пределах рода *Neochloris*.

Отличительные особенности вида — наличие 2, иногда 3 продолговатых пиреноидов и однополярное утолщение клеточной оболочки.

10. *Neochloris pseudostigmatica* Bisch et Bold (табл. 35, 12—16).

Bischoff, Bold, 1963 : 32—35, fig. 39—49, 110—118; Archibald, 1973 : 191, fig. 11—12.

Клетки одиночные или в слизистых скоплениях, всегда шаровидные, обычно 20—28, максимум до 65 мкм в диам. Оболочка молодых клеток тонкая, у зрелых клеток до 3,5—7,7 мкм толщ., в стареющих культурах иногда с пузыревидными утолщениями, окруженная гомогенной или слоистой слизью разной толщины, с одной маленькой оранжевой каплей масла на наружном слое оболочки или по одной на каждом слое слизи. Хлоропласт полый, шаровидный, с отверстием неправильной формы. Пиреноиды от 1 до 12. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры по 16—32, яйцевидные, спереди заостренные, сзади округлые, 6,8—8 мкм дл., 3,2—3,8 мкм шир., с тонкими чешуйками, пристенным, иногда рассеченным хлоропластом, передним ядром, стигмой и пиреноид не видны, образуются редко и освобождаются в слизистом пузыре.

Почва.

США (штат Техас).

Приведенные в описании размеры клеток и толщина оболочки взяты из первоописания вида. Согласно Р. Archibald (1973), вегетативные клетки типового штамма в культурах 2—3-недельного возраста до 20 мкм в диам., с оболочкой до 2 мкм толщ. В культурах более старшего возраста можно встретить клетки до 65 мкм в диам., с оболочкой 4—8 мкм толщ.

По наличию обилия и индивидуальной слизи вокруг клеток данный вид сходен с *N. gelatinosa*, но отличается от него утолщением оболочки с возрастом культуры и наличием оранжево-красных капелек на оболочке и слизи, а также иной формой редко образующихся зооспор.

Род 4 LAUTOSPHAERIA Deason et Hernd.

Deason, Herndon, 1989 : 128.

Клетки одиночные, шаровидные. Хлоропласт 1, пристенный, рассеченный, с прорезями, образующими почти параллельно идущие полосы. Пиреноиды многочисленные. Ядро 1.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры голые, с 2 жгутиками одинаковой длины.

Тип рода: *Lautosphaeria monsumosa* Deason et Hernd.

Монотипный род.

Отличительная особенность рода — рассеченный на полосы пристенный хлоропласт.

Lautosphaeria monsumosa Deason et Hernd. (табл. 35, 17—20).

Deason, Herndon, 1989 : 128, fig. 3.

Клетки до 40 мкм в диам. Оболочка без слизи, с возрастом культуры заметно не утолщается. Пиреноиды с гладкой крахмальной оберткой.

Зооспоры многочисленные, образующиеся путем прогрессивного деления и освобождающиеся в слизистом пузыре через отверстие в оболочке спорангия, 6,3—9 мкм дл., 2,1—4,2 мкм шир., с 2 передними сократительными вакуолями, передними стигмой и ядром, пристенным хлоропластом с пиреноидом. Зооспорангии не всегда правильной формы, обычно с гладкой оболочкой.

Почва.

США (штат Теннесси).

Авторы вида подчеркивают, что величина вегетативных клеток и толщина оболочки почти не меняются при старении культуры, которая сохраняет зеленую окраску после 2 мес роста на агаровой среде Болда. Кроме того, они отмечают, что в культуре иногда встречаются клетки с 4 жгутиками. По их мнению, это могут быть зиготы, хотя слияния клеток наблюдать не удалось.

Род 5 PARIETOCHLORIS Watanabe et Floyd

Watanabe, Floyd, 1989a : 216. — *Neochloris* Starr, 1955 : 86—87 рг р.

Клетки одиночные или в скоплениях, иногда в стареющих культурах лежащие в общей слизи, шаровидные, реже эллипсоидные или неправильной формы. Оболочка гладкая, обычно без слизи. Хлоропласт 1, пристенный, полый, чаще видны, в зрелых клетках с двумя или несколькими хорошо выраженными лопастями. Пиреноид 1, иногда 2, с крахмальной оберткой из отдельных мелких зерен. Ядро 1.

Бесполое размножение зооспорами, антагоспорами и автоспорами, образующимися путем последовательного деления. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, голые, метаболические, округляющиеся после прекращения движения.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Parietochloris alveolaris* (Bold) Watanabe et Floyd.

Род *Parietochloris* объединяет виды, ранее относившиеся к роду *Neochloris*. Выделенные в новый род водоросли отличаются от водорослей рода *Neochloris* тонким строением пиреноида и зооспор. Пиреноид у них пронизан несколькими параллельно идущими тилакоидами, вследствие чего имеет крахмальную обертку, состоящую из многочисленных мелких крахмальных зерен. Зооспоры *Parietochloris* лишены оболочки и чешуйчатого покрова, характеризуются абсолютной ориентацией базальных тел против часовой стрелки и рядом других особенностей. Все это вместе взятое позволяет авторам рода говорить о его родственных связях с представителями кл. *Pleurostrophyceae*. Но поскольку мы придерживаемся здесь старой системы классов, рассматриваемый род оставлен как самостоятельный в кл. *Chlorophyceae*. Один из видов — *Neochloris bilobata* — не был исследован в электронном микроскопе, но по строению хлоропласта и пиреноида он очень похож на *P. cohaerens*, поэтому отнесен к данному роду.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1. Вегетативные клетки шаровидные.
 - 1. Хлоропласт в зрелых клетках обычно с несколькими хорошо выраженными лопастями 1. *P. alveolaris*
 - 2. Хлоропласт в зрелых клетках обычно двулопастной.
 - А. Клетки одиночные или в гроздевидных скоплениях, до 20 мкм в диам. 2. *P. cohaerens*
 - Б. Клетки одиночные, до 30—37 мкм в диам. 3. *P. bilobata*
- 1. Вегетативные клетки, наряду с шаровидными, эллипсоидные или неправильной формы 4. *P. pseudoalveolaris*

1. *Parietochloris alveolaris* (Bold) Watanabe et Floyd (табл. 35, 21—27). Watanabe, Floyd, 1989a : 216. — *Neochloris alveolaris* Bold, 1958 : 737, fig. 1—16, 31—38; Андреева и др., 1985 : 10, 12, рис. 2 : 8—11.

Клетки одиночные, шаровидные, до 25 мкм в диам. Оболочка тонкая, заметно утолщающаяся с возрастом клетки и культуры. Хлоропласт полый, шаровидный, тонкий в основании, обычно с несколькими длинными лопастями. Пиреноид 1, удлиненно-эллипсоидный, окруженный многочисленными, свободно лежащими, мелкими веретеновидными зёрнами крахмала. Цитоплазма часто пенно-альвеолярная. Ядро обычно хорошо различимо.

Зооспоры по 16—32, освобождающиеся в слизистом пузыре, веретеновидные: их заостренные спереди и округлые сзади, 8—10 мкм дл., 4—5 мкм шир., с передними сократительными вакуолями и передней стигмой, корытовидным хлоропластом и 1 пиреноидом. Антагоспоры и автоспоры по 4—8—16.

Водоем с известковой водой
США (штат Теннесси).

Широко распространенный вид в почвах России и сопредельных государств (Андреева и др., 1983, 1986, Андреева, Чанлыгина, 1989, 1996; Чанлыгина, 1996).

Согласно первоописанию (Bold, 1958), водоросли данного вида чаще размножаются неподвижными дочерними клетками, которые Н. С. Bold хотя и называет антагоспорами, но предполагает, что они по своему происхождению не связаны с зооспорами, а изначально возникают как неподвижные клетки и поэтому могут быть названы автоспорами. Зооспоры с очень коротким (около получаса) периодом подвижности, образуются лишь в жидких культурах, а на агарах — только при постоянном смачивании поверхности среды. Возможно, что последняя особенность относится только к типовому штамму и не распространяется на весь вид. Образование зооспор легко вызвать, если агаровую культуру 5—6-дневного возраста залить дистиллированной водой спустя некоторое время после полудня и затем поместить ее в темноту. Зооспоры появятся утром следующего дня при освещении культуры.

От остальных видов рода *P. alveolaris* отличается своеобразным хлоропластом, который обычно снабжен немногочисленными длинными лопастями. Иногда, особенно в молодых или, наоборот, в старых культурах, хлоропласт может иметь вид чаши, выступающей поперек клетки. В делящихся клетках можно видеть двулопастные хлоропласты. Такие клетки сходны со зрелыми вегетативными клетками *P. bilobata* и *P. cohaerens*. Но если у последних такое строение хлоропласта является нормой для зрелых клеток, то у *P. alveolaris* оно наблюдается только на определенных стадиях.

2. *Parietochloris cohaerens* (Groover et Bold) Watanabe et Floyd (табл. 36, 1).

Watanabe, Floyd, 1989a : 216. — *Neochloris cohaerens* Groover et Bold, 1969 : 45—47, fig. 34, 134—142, 159 : 29; Archibald, 1973 : 191.

Клетки одиночные или в гроздевидных скоплениях, шаровидные, в молодых культурах 3—12, в стареющих — до 20 мкм в диам. Оболочка всегда тонкая. Хлоропласт светло-зеленый, в молодых клетках чаще видны, в зрелых иногда рассеченный на 2 лопасти. Пиреноид 1, окруженный многочисленными крошечными зёрнами крахмала. Запасный продукт — крахмал в виде многочисленных зерен, рассеянных по хлоропласту. Цитоплазма обычно с многочисленными мелкими включениями.

Зооспоры и антагоспоры по 16—32. Зооспоры яйцевидные до вытянутых, со слегка заостренным передним концом, 6—8 мкм дл., 2—3 мкм шир., с 2 передними сократительными вакуолями, маленькой передней или средней стигмой, пристенным хлоропластом и крошечным срединным или задним пиреноидом. Автоспоры по 4—8, шаровидные или слегка эллипсоидные, обычно задерживающиеся в оболочке материнской клетки и остающиеся соединенными после ее разрушения.

Почвы, в том числе засоленные, вулканические выбросы.

США (штат Техас). — Россия (Оренбург. обл., Куринские о-ва — о. Кунашир, вулкан Головинна) (Андреева и др., 1983, Штина и др., 1992).

Данному виду, как и предыдущему, наряду с зооспорами присуще образование неподвижных клеток 2 типов: антагоспор и автоспор (Groover, Bold, 1969). Размножение зооспорами и антагоспорами обычно происходит в культурах в возрасте до 2 недель. В более старых культурах размножение осуществляется преимущественно автоспорами. Последние часто задерживаются в материнской оболочке, которая по мере их роста может сильно растягиваться. После ее разрушения автоспоры остаются соединенными в гроздевидные группы.

По чашевидной или двулопастной форме хлоропласта, как он изображен в первоописании, и строению крахмальной обертки пиреноида *P. cohaerens* похож на *P. bilobata*, но отличается от него меньшими размерами вегетативных клеток и наличием в культуре гроздевидных кисточных скоплений.

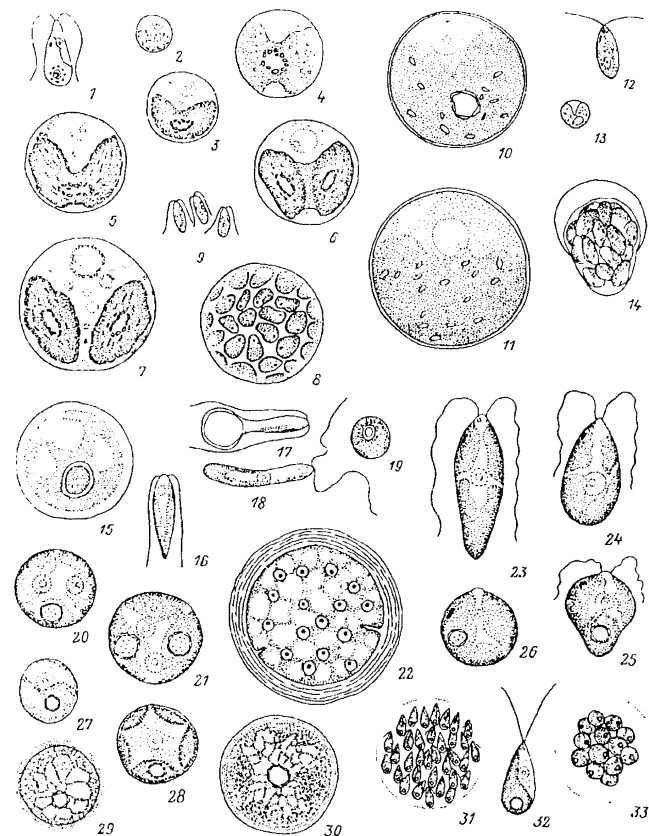


Таблица 36

— *Parietochloris cohaerens* (Groen et al. Bold) Watanabe et Floyd: зооспора; 2—9 — *P. bilobata* (Vinatzer) V. Andr.: 2, 3 — молодые клетки, 4—5 — зрелые клетки, 6, 7 — делящаяся клетка, 8 — зооспорангий, 9 — зооспора, 10—14 — *P. pseudoalveolaris* Deason et Bold: Watanabe et Floyd: 10, 11 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 12 — зооспора, 13 — округлившаяся зооспора, 14 — освобождение апланоспор в слизистом пузыре, 15—19 — *Spongiochloris lamellata* Deason et Bold: 15 — зрелая клетка, 16—18 — зооспоры, 19 — округлившаяся зооспора, 20—26 — *S. gigantea* Bisch. et Bold: 20 — молодые клетки, 22 — окрашенная клетка из старой культуры (видны ядра и начало деления), 23 — зооспора, 24—26 — различные формы зооспор при замедлении движения и превращение ее в вегетативную клетку, 27—33 — *S. incrassata* Lang et Bold: 27, 28 — молодые клетки, 29 — зрелая клетка, 30 — клетка из стареющей культуры, 31 — зооспорангий, 32 — зооспора, 33 — апланоспорангий. (1 — по Groen et al. Bold, 1969; 2—9 — по Vinatzer, 1975; 10—19 — по Deason, Bold, 1960; 20—26 — по Bischoff, Bold, 1963; 27—33 — по Chantaniach, Bold, 1962)

3 *Parietochloris bilobata* (Vinatzer) V. Andr. comb. nov. (табл. 36, 2—9)

Neochloris bilobata Vinatzer, 1975 : 221—222, fig. 5 a—g; Андреева и др., 1985 : 12, рис. 2 : 12—16.

Клетки одиночные, шаровидные, до 20—30, в старых культурах — до 37 мкм в диам. Оболочка всегда тонкая, иногда с ржаво-коричневой инкрустацией железа. Хлоропласт плотно прилегает к оболочке или слегка отстает от нее, вначале чашевидный, быстро становящийся двулопастным. Пиреноид 1, иногда 2, по одному в каждой лопасти хлоропласта, с крахмальной оберткой в виде многочисленных мелких зерен. Ядро крупное, хорошо различимое, с эксцентричным ядрышком, нередко окружено венцом из зернышек.

Зооспоры и апланоспоры по 16—32. Зооспоры от грушевидных до веретеновидных, 7—8 мкм дл., 4—5 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, несколькими сократительными вакуолями, расположенными примерно в середине клетки, с бледной палочковидной стигмой, сдвинутой ближе к середине клетки, и пристенным хлоропластом.

Почвы

Альпы (Южн. Тироль — гора Пичберг, 2300 м над ур. м.) — Россия (Лен и Киров. обл.). — Украина (Полесье). — Таджикистан (Гиссарский хр., 1820 м над ур. м.) (Андреева и др., 1986; Чаплыгина, 1992, 1996)

Японский альголог S. Watanabe (1983) на том основании, что в цикле развития *P. alveolaris* (*Neochloris alveolaris*) имеется стадия двулопастного хлоропласта, оценил рассматриваемый вид как его синоним, с чем согласиться довольно трудно. Если даже клетки *P. bilobata* с двулопастным хлоропластом и аналогичны клеткам *P. alveolaris*, проходящего в своем развитии стадию двулопастного хлоропласта, то они четко отличаются от типичных клеток этого вида, имеющих хлоропласт с несколькими лопастями. С нашей точки зрения, *P. bilobata* — «хороший» вид, обладающий рядом специфических черт, отделяющих его от остальных видов рода. От *P. cohaerens* он отличается прежде всего большими размерами вегетативных клеток и строением зооспор.

4 *Parietochloris pseudoalveolaris* (Deason et Bold) Watanabe et Floyd (табл. 36, 10—14)

Watanabe, Floyd, 1989a : 216. — *Neochloris pseudoalveolaris* Deason et Bold, 1960 : 28—30, fig. 33—37, 98—100; Archibald, 1973 : 191.

Клетки одиночные или в скоплениях, в старых культурах иногда окруженных слизью, шаровидные, иногда эллипсоидные или неправильной формы, до 25 мкм в диам. Оболочка тонкая, у клеток неправильной формы иногда утолщенная на одном полюсе, в молодых культурах без слизи. Хлоропласт глубокочашевидный, неправильно-лопастной. Пиреноид 1, шаровидный, с крахмальной оберткой из нескольких отдельных скорлупок. Цитоплазма часто альвеолярная.

Зооспоры по 8—16, освобождающиеся в слизистом пузыре, спереди заостренные, сзади округлые, 8—10 мкм дл., 4—5 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, с 2 передними сократительными вакуолями и передней стигмой, пристенным корытообразным хлоропластом и ядром, лежащим в средней части клетки или немного сдвинутым к ее переднему концу. Апланоспоры по 4—8—16, обычно после освобождения из материнской оболочки соединены в неправильные группы.

Почвы

США (штат Теннесси). — Россия (Кольский п-ов — окрестн. г. Апатиты, Лен. обл., Оренбург. обл. — берег Ириклинского водохр.) (Андреева и др., 1983; Чаплыгина, 1996; Андреева, Штина — неопубликованные данные).

Сведения о строении крахмальной обертки пиреноида приведены в настоящем описании в соответствии с иллюстрациями к первоописанию. В материале, собранном на Кольском полуострове, пиреноид был не всегда отчетливым и имел слабо развитую крахмальную обкладку.

От остальных видов рода *P. pseudoalveolaris* отличается более разнообразной формой вегетативных клеток и появлением в старых культурах слизи в виде общей массы, в которую погружены клетки.

Род 6. SPONGIOCHLORIS Starr

Starr, 1955 : 68.

Клетки одиночные, иногда во временных скоплениях, обычно почти шаровидные или шаровидные, реже грушевидные и мешковидные. Оболочка гладкая, иногда слоистая и утолщающаяся с возрастом. Хлоропласт 1, сетчатый, состоящий из пристенных и внутренних, пронизывающих полость клетки и соединяющихся между собой тяжей различной толщины, иногда почти губчатый. Пиреноид 1 или несколько. Клетки многоядерные.

Размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, с 2 передними сократительными вакуолями, без оболочки; после прекращения движения принимают шаровидную форму.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Spongiochloris spongiosa* Starr.

От других родов семейства *Spongiochloris* отличается следующим комплексом признаков: голыми зооспорами, окружающимися при остановке, с 2 одинаковыми жгутиками, вегетативными клетками с сетчатым, у одного вида — губчатым хлоропластом и наличием 1 или нескольких пиреноидов.

Хлоропласт у водорослей большинства видов состоит из сети перешнатообразных тяжей. В молодых клетках обычно занимает пристенное положение. С ростом эти хлоропласт сегментируется, его сегменты простираются к центру клетки, образуя сетку, ячейки которой по мере увеличения клетки становятся мельче. Степенью количества тяжей хлоропласта и анастомозов между ними увеличивается. Лишь у одного вида — *S. lamellata* Deason et Bold — хлоропласт больше поминает губчатый, чем сетчатый.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- Хлоропласт в зрелых клетках обычно губчатый 1. *S. lamellata*
 Хлоропласт в зрелых клетках сетчатый.
1. Клеточная оболочка сильно утолщается с возрастом клетки и культуры.
 - А. Клетки в среднем до 85—90, максимум 110 мкм в диам. 2. *S. gigantea*
 - Б. Клетки меньших размеров, максимум 54 мкм в диам. 3. *S. incrassata*
 2. Клеточная оболочка не утолщается или слабо утолщается с возрастом клетки и культуры.
 - А. Клетки до 70—100 мкм в диам.
 - а. Клетки максимум 100 мкм в диам., пиреноид обычно 1, в зрелых клетках иногда фрагментированный 4. *S. spongiosa*
 - б. Клетки максимум 70—80 мкм в диам., в зрелых клетках обычно несколько пиреноидов 5. *S. typica*
 - Б. Клетки меньших размеров.
 - а. Клеточная оболочка при старении культуры часто с одним или несколькими пузыревидными образованиями.
 - α. Хлоропласт состоит из грубых тяжей; клеточная оболочка иногда ослизняется; зооспоры 15 × 2 мкм 6. *S. excentrica*
 - β. Периферическая часть хлоропласта состоит из тонких тяжей, центральная часть — из более грубых; клеточная оболочка не ослизняется; зооспоры 6.2—7.5 × 3.5 мкм 7. *S. hanoensis*
 - б. Клеточная оболочка без пузыревидных образований ... 8. *S. minor*

1. *Spongiochloris lamellata* Deason et Bold (табл. 36, 15—19)

Deason, Bold, 1960 : 34—35, fig. 46—48, 108—110, 135.

Клетки часто в скоплениях, шаровидные, до 80 мкм в диам. Оболочка слоистая, толстая, у зооспорангиев до 25 мкм толщ., без слизи. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, в зрелых обычно занимающий почти всю полость клетки, губчатый. Пиреноиды от 1 до нескольких. Занасынный продукт — масло.

Зооспоры по 100 и более, метаболитные, вытянутые до веретеновидных, до 13 мкм дл., 3.7 мкм шир., со жгутиками, длинее тела зооспоры, с передней стигмой, пристенным рассеченным хлоропластом, срединным ядром, часто с каплями масла.

Почва под дубом.

США (штат Техас)

Для водоросли характерно сбрасывание наружных слоев оболочки по мере образования внутренних. От остальных видов рода отличается прежде всего хлоропластом, который по своему строению больше походит на губчатый.

2. *Spongiochloris gigantea* Bischoff et Bold (табл. 36, 20—26)

Bischoff, Bold, 1963 : 25—27, fig. 23, 32—33, 99—105.

Клетки шаровидные, до 110 мкм в диам. Оболочка гладкая, до 7.5—15 мкм толщ., иногда и более. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, рассеченный, в зрелых — сетчатый, состоящий из тонких перешнатообразных пристенных и внутренних тяжей, позже почти сплошной. Пиреноиды от 1 до 5, расположенные эксцентрично, в зрелых клетках фрагментирующиеся. Занасынный продукт — масло в клетках стареющих культур.

Зооспоры веретеновидные, 8—10 мкм дл., 2.5—3 мкм шир., с маленьким павиллоном, передней стигмой, пристенным рассеченным хлоропластом, не всегда различимым задним пиреноидом и срединным ядром, освобождающиеся в слизистом пузырьке через пору в материнской оболочке.

Почва.

США (штат Техас).

Согласно первоописанию, молодые клетки *S. gigantea* иногда могут слипаться, но легко отделяются друг от друга. Оболочка старых клеток водоросли похожа на таковую *S. lamellata*. Старые клетки, перенесенные в свежую среду, возобновляют рост и сбрасывают наружные слои оболочки. В 4-недельных агаровых культурах клетки в среднем достигают 85—90, максимум 110 мкм в диам. Клетки стареющих культур часто заполняются каплями масла, которые маскируют их внутреннюю структуру. Зооспорогенез чаще претерпевают клетки размером 20—30 мкм. Он осуществляется путем прогрессивного деления протопласта материнской клетки с образованием около 50 и более зооспор. Клетки больших размеров, хотя и реже, но также способны к зооспорообразованию. Зооспоры подвижны примерно в течение 15 мин. Останавливаясь, они быстро вытягивают жгутики и округляются.

S. gigantea больше всего похожа на *S. lamellata*, от которого отличается более крупными клетками с менее толстой оболочкой.

3. *Spongiochloris incrassata* Chant. et Bold (табл. 36, 27—33)

Chant. et Bold, 1962 : 27—31, fig. 29—35, 93—96.

Клетки одиночные, шаровидные, до 54 мкм в диам. Оболочка от 2—3 мкм толщ. и более, слоистая. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, глубококашевидный, с возрастом клетки сегментирующийся и приобретающий сетчатую структуру, с тонкими пристенными и более грубыми тяжами в центре клетки. Пиреноид 1, иногда 2 или больше, в молодых клетках периферический, в зрелых — центральный. Занасынные продукты — крахмал и масло.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления и освобождаются путем разрыва материнской оболочки. Зооспоры яйцевидные, 7—8 мкм

2—4 мкм шир., с передними стигмой и ядром, пристенным хлоропластом и нам пиреноидом

Почвы.

Садовская Аравия. — Россия (Оренбург. обл.) (Андреева и др., 1983).

Согласно исходному диагнозу, зооспоры образуются реже, чем апланоспоры. Количество тех и других зависит от величины материнской клетки. В старых агаровых культурах на зеленом фоне могут появляться кирпично-красные пятна.

От видов с утолщенными и слоистыми оболочками данный вид отличается большей величиной вегетативных клеток.

4. *Spongiochloris spongiosa* Starr (табл. 37, 1—6).

Starr, 1955 : 70—72, fig. 154—164.

Клетки шаровидные или почти шаровидные, максимум 100 мкм в диам. оболочка гладкая, до 1—1,5 мкм толщ. независимо от возраста. Хлоропласт гватый, нежный, из перелетающих тяжей, с мелкими периферическими и разрушающимися по направлению к центру клетки ячеекми. Пиреноид 1, в молодых клетках периферический, в зрелых — почти центральный или центральный, часто фрагментирующийся с образованием нескольких пиреноидов. Запасные продукты — крахмал и оранжевоокрашенное масло в старых клетках.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления. Зооспоры вытянутые до веретеновидных, обычно до 15 мкм дл., 2 мкм шир., с 2 передними крапительными вакуолями и передней стигмой.

Почвы и вулканические выбросы.

Швейцария — Россия (Курильские о-ва — о-в Кунашир, вулкан Тяга) Штина и др., 1992)

В примечании к первоописанию вида отмечалось, что в основном клетки выше 100 мкм. Хлоропласт в самых молодых клетках обычно занимает истинное положение, но по мере их роста тяжи хлоропласта устремляются к центру клетки, соединяются друг с другом и образуют тонкую сеть. Более позднее изучение типичного штамма (Trauor, McLean, 1964) показало, что в культуре 4-месячного возраста оболочка приобретает слоистость и утолщается до 3 мкм.

От крупноклеточных видов *S. spongiosa* отличается тонкой клеточной оболочкой в молодых культурах.

5. *Spongiochloris typica* Trauor et McLean (табл. 37, 7—11).

Trauor, McLean, 1964 : 58, fig. 1—8; Андреева и др., 1985 : 15, рис. 3 : 15

Клетки шаровидные, до 70 мкм в диам. Оболочка гладкая, с возрастом клетки культуры утолщающаяся до 3 мкм. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, в зрелых — сетчатый, с периферическими и пронизывающими полость стки гжами. Пиреноиды от 1, занимающего различные положения в клетке, нескольких, обычно расположенных группой. Старые клетки иногда с вакуолями.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления и освобождаются посредством разрыва материнской оболочки. Зооспоры многочисленые, мегаболитные, удлинненные, веретеновидные, 8—15 мкм дл., 2—4 мкм шир., с стигмой, занимающей разные положения, от переднего до заднего, с пристенным хлоропластом.

Почвы.

США (штат Коннектикут). — Россия (Киров. обл.). — Украина (Полесье) Андреева и др., 1986).

По замечанию авторов вида, сетчатая структура хлоропласта не всегда хорошо видна вследствие накопления запасных продуктов. Культуры 6-месячного

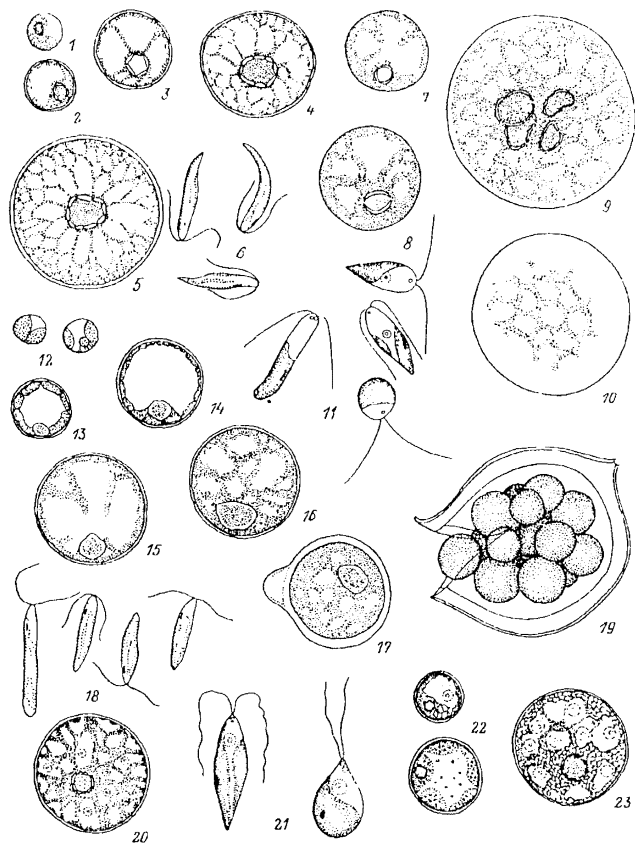


Таблица 37

1—6 — *Spongiochloris spongiosa* Starr 1—3 — молодые клетки, 4, 5 — зрелые клетки, 6 — зооспоры; 7—11 — *S. typica* Trauor et McLean 7, 8 — молодые клетки, 9, 10 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 11 — зооспоры, 12—19 — *S. excentrica* Starr 12—14 — молодые клетки, 15, 16 — зрелые клетки, 17 — стареющая клетка с пузыревидным утолщением оболочки, 18 — зооспоры, 19 — апланоспорий; 20, 21 — *S. lanosus* Bisch et Bold 20 — зрелая клетка, 21 — зооспоры, 22, 23 — *S. minor* Chant et Bold 22 — молодые клетки, 23 — зрелая клетка (1—6, 12—19 — по Starr, 1955 7—10 — по Андреева и др., 1985, 11 — по Trauor, McLean, 1964, 20, 21 — по Bischoff, Bold, 1963, 22, 23 — по Chantanachat, Bold, 1962)

возраста приобретают желто-оранжевую окраску, а клетки в них вакуолизируются. Зооспоры образуются сотнями, очень изменчивы по форме, при остановке быстро вянут и желтеют. Апланоспоры наблюдаются редко.

Вид очень сходен с *S. spongiosa*, но отличается от последнего величиной клеток. J. Komárek (1989) считает различия между этими видами несущественными и указывает *S. tyrica* как синоним *S. spongiosa*.

6 Spongiochloris excentrica Start (табл. 37, 12—19).

Start, 1955 : 72—73, fig. 165—186; Андреева и др., 1986 : 8—9, рис. 4.

Клетки шаровидные, до 30 мкм в диам. на свету и минеральных средах и до 60 мкм в темноте на органической среде. Оболочка гладкая, 1—1.5 мкм толщ., слегка утолщающаяся с возрастом культуры и иногда образующая пузыревидные утолщения, без слизи или окружена слизью. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, иногда сегментированный, в зрелых — грубый сетчатый, состоящий из переплетающихся тяжей. Пиреноид обычно 1, реже 2, периферически. Запасный продукт — крахмал.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления. Зооспоры вытянутые до веретеновидных, в среднем 15 мкм дл., 2 мкм шир., с 2 передними сократительными вакуолями, передней стигмой. Апланоспоры иногда задерживаются в оболочке материнской клетки.

Почва.

США (штат Теннесси). — Россия (Киров. обл.).

Авторы вида отметили, что клетки иногда окружаются слоем водянистого слизистого вещества. Слизь лучше видна после подкрашивания метиленовой синькой.

От видов с аналогичными размерами клеток *S. excentrica* отличается более грубым хлоропластом и ослизненным оболочкой.

7 Spongiochloris lanoensis Bisch. et Bold (табл. 37, 20, 21).

Bischoff, Bold, 1963 : 27—29, fig. 34—38, 106—109.

Клетки шаровидные, молодые иногда во временных скоплениях, зрелые обычно одиночные, 17—25, максимум 35 мкм в диам. Оболочка гладкая, тонкая, не более 1.5 мкм толщ., у стареющих клеток с пузыревидными выростами. Хлоропласт зрелых клеток состоит из тонкой сети переплетающихся и примыкающих к оболочке тяжей, становящихся более грубыми по направлению к центру. Пиреноид 1, периферически, с возрастом клетки фрагментирующийся.

Зооспоры до 100, веретеновидные при освобождении и яйцевидные перед остановкой, 6.2—7.5 мкм дл., 3 мкм шир., с передними сократительными вакуолями, со срединной до задней стигмой, пристенным, иногда рассеченным хлоропластом и передним ядром; освобождающиеся в слизистом пузырьке.

Почва.

США (штат Техас).

Согласно авторам вида, на поверхности жидких культур водоросль обычно образует пленочку за счет слипания молодых клеток. Слизистый пузырек, в котором зооспоры выходят из оболочки спорангия, обычно в 2 раза превышает диаметр последнего.

S. lanoensis сходен с *S. excentrica*, но отличается от него отсутствием слизи и меньшей величиной зооспор.

8 Spongiochloris minor Chant. et Bold (табл. 37, 22, 23; табл. 38, 1—5).

Chantanachat, Bold, 1962 : 26—27, fig. 21—28, 87—92; Чаплыгина, 1987 : 87—88, рис. 2 : 14—18.

Клетки одиночные, шаровидные, до 40 мкм в диам. Оболочка тонкая, незначительно утолщающаяся с возрастом культуры, несложная. Хлоропласт молодых клеток глубококашевидный, с ростом клетки сегментирующийся, превращающийся в губчатый, в зрелых клетках приобретающий типичную сетчатую структуру.

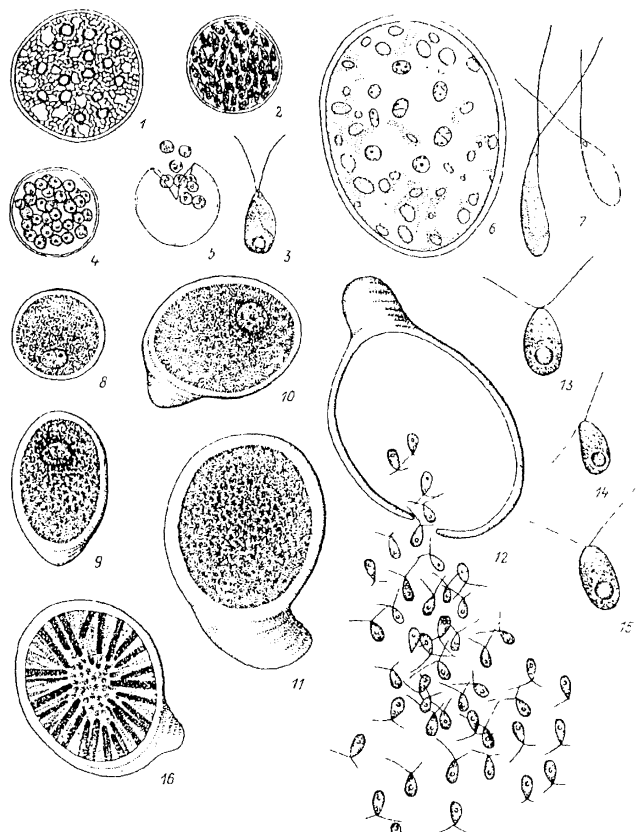


Таблица 38

1—5 — *Spongiochloris minor* Chant. et Bold. 1 — клетка из стареющей культуры, 2 — зооспорангий, 3 — зооспора, 4 — апланоспорангий, 5 — зооспора. 6, 7 — *Asochloris multiseptata* Bold et Mac Intee: 6 — зрелая клетка (окрашенная), 7 — зооспоры. 8—16 — *Kentrosphaera fasciata* Verzi. 8 — молодая клетка, 9—11 — клетки разного возраста, 12 — освобождение зооспор, 13—15 — зооспоры, 16 — зимующая спора (1—5 — по Chantanachat, Bold, 1962; 6—7 — по Bold, Mac Intee, 1974, 8—16 — по Bold, 1962).

Пиреноид 1, периферический, иногда их 2 и более. Запасные продукты — крахмал и масло в большом количестве.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления в различном количестве и освобождаются путем разрыва оболочки материнской клетки. Зооспоры яйцевидные, около 9 мкм дл., 3—3,5 мкм шир., с передними сократительными вакуолями, передними стигмой и ядром, пристенным хлоропластом и задним пиреноидом. Апланоспоры 4—6 мкм в диам.

Почвы, пустынные и горные.
США (штат Аризона). — Россия (Северо-Западный Кавказ — Тебердинский заповедник) — Туркмения (предгорье Паронамиза). — Таджикистан (Гиссарский хр.) (Андреева, Штина — неопубликованные данные, Чашлыгина, 1992).

Согласно авторскому примечанию, сетчатая структура хлоропласта может маскироваться крахмалом и маслом, которые накапливаются в клетках в большом количестве. Масло окрашивается в стареющих культурах в ярко-оранжевый цвет.

По размеру вегетативных клеток вид ближе всего стоит к *S. excentrica* и *S. llanoensis*, но для него не характерно образование пузыревидных утолщений на оболочке клеток в стареющих культурах.

Род 7 ASCOCHLORIS Bold et Mac Entee

Bold, Mac Entee, 1974 : 189—191

Клетки от шаровидных до грушевидно-мешковидных. Оболочка тонкая. Хлоропласт 1, сетчатый. Пиреноиды от 1 до нескольких. Ядра многочисленные.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с оболочкой, но метаболические, округляющиеся при остановке, с 2 жгутиками. Апланоспоры известны.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода *Ascochloris multinucleata* Bold et Mac Entee

Первоначально род был охарактеризован как имеющий голые зооспоры, поскольку они метаболически и округляются после прекращения движения. Позднее (Watanabe, Floyd, 1989b) было установлено, что зооспоры одеты тонкой оболочкой, которая не препятствует их округлению. В исходном описании водоросли не приведены сведения о соотносительной длине жгутиков. Однако по рисункам, их сопровождающим, можно предположить, что жгутики у зооспор одинаковой длины.

Ascochloris по строению хлоропласта сходен с родом *Spongiochloris*. Различаются они строением зооспор и тем, что для последнего характерна, как правило, шаровидная форма вегетативных клеток.

Монотипный род.

Ascochloris multinucleata Bold et Mac Entee (табл. 38, 6, 7).

Bold, Mac Entee, 1974 : 189—191, fig. 1—2, 5—10; Чашлыгина, 1992 : 50, 51, рис. 2.

Шаровидные клетки до 27 мкм в диам, грушевидно-мешковидные до 21—35 мкм дл., 16—20 мкм шир. — в молодых культурах, с возрастом культуры — до 60 мкм дл. Хлоропласт в молодых клетках состоит из более или менее пристенной части, содержащей пиреноид, и радиально идущих от нее лучей, в зрелых клетках массивный.

Зооспоры удлиненные, дорсовентрально сплюснутые, 7—9 мкм дл., 2,5—3 мкм шир., с передней стигмой и переднесрединным ядром; после остановки зооспоры шаровидные или очень недолго заостренные с обоих концов.

Садовая почва, налет на мелких камнях с песком.

Япония (г. Токио). — Таджикистан (Гиссарский хр., 1200 м над ур. м.).

Клетки стареющих культур, согласно первоописанию, приобретают оранжевую окраску.

Род 8 TREBOUXIA Puym.

Puymaly, 1924 : 107—114; Starr, 1955 : 82—86; Ahmadjian, 1960 : 678—679; 1967 : 143; Hildreth, Ahmadjian, 1981 : 77; Gartner, 1985 : 508—509. — *Cystococcus* Nag. sensu Фаминицы, Баранецкий, 1867 : 1—6, fig. 1—19; Treboux, 1912 : 89; Warén, 1920 : 36; Printz, 1927 : 89; non Nageli, 1849 : 84. — *Pseudotrebouxia* Archibald, 1975 : 131; Hildreth, Ahmadjian, 1981 : 69.

Клетки одиночные, по 4 в правильных группах или в рыхлых комплексах, шаровидные, эллипсоидные, реже яйцевидные, грушевидные или неправильной формы. Оболочка от 0,5 до 1 мкм толщ., у старых клеток иногда немного толще, изредка с односторонним утолщением, без слизи. Хлоропласт 1, в молодых клетках обычно пристенный, блюдевидный, в зрелых — центральный, более или менее массивный, слегка бороздчатый, с ребрами, гребнями, лопастями или шиновидными выростами, направленными к оболочке. Пиреноид 1, иногда несколько, с крахмальной оберткой или голый, у некоторых видов отсутствует. Ядро 1.

Бесполое размножение зооспорами, апланоспорами и автоспорами. Зооспорангии с внутренним локальным утолщением оболочки, превращающимся в отверстие при освобождении зооспор, с большим количеством крахмала и обычно более бледной желтоватой окраской. Зооспоры голые, округляющиеся после прекращения движения, с 2 одинаковыми жгутиками. Апланоспорангии и автоспорангии без локального утолщения оболочки.

Половой процесс — изо- или гетерогамия, наблюдается редко.

Тип рода *Trebouxia arboricola* Puym.

От остальных родов семейства *Trebouxia* отличается следующим комплексом признаков: центральным лопастным хлоропластом, у большинства видов с пиреноидом и голыми метаболическими зооспорами.

Род *Trebouxia* имеет достаточно длинную и непростую историю. Сложность его изучения объясняется в первую очередь тем, что его представители — преимущественно фикобиоты лишайников. Согласно последней ревизии (Gartner, 1985), род насчитывает 27 видов, из которых только 2 были обнаружены как свободноживущие аэрофильные водоросли.

Согласно G. Gartner (1985), вегетативные клетки всех видов *Trebouxia* содержат по 1 ядру. Многоядерное состояние свидетельствует о начавшемся клеточном делении. В более ранних публикациях (Archibald, 1975, и др.) ряд видов был отнесен к категории многоядерных.

Все виды *Trebouxia* размножаются преимущественно неподвижными клетками. Зооспоры образуются редко и, как правило, требуют специальных приемов, стимулирующих их появление. По способам размножения виды *Trebouxia* разделяются на 2 группы: первая образует зооспоры и чаще апланоспоры, а вторая кроме названных активно размножается изначально неподвижными клетками, или автоспорами. Последние обычно формируются в менее крупных, чем будущие зоо- и апланоспорангии, клетках, в меньшем количестве и в течение длительного времени остаются соединенными в характерные группы из 4—8, реже 16. По этим особенностям род разделен на 2 подрода. Вторая группа составляет подрод *Trebouxia*, первая — *Eleutherococcus* (Tschermak-Woess, 1989).

Сведения о наличии полового процесса (изо- или гетерогамии) у *Trebouxia* некоторыми исследователями ставятся под сомнение (Gartner, 1985).

Свободноживущие виды относятся к первому подроду, описания которых и приводятся ниже.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Клетки одиночные; зооспоры без стигмы 1 *T. arboricola*
 2. Клетки часто соединены материнской оболочкой в большие группы; зооспоры со стигмой 2 *T. corticola*

1 *Trebouxia arboricola* Puym (табл 39, 1—7)
 Puymaly, 1924 : 109; Коршиков, 1953 : 205, рис. 147, Archibald, 1975 : 126, fig 1, Komárek, Fott, 1983 : 123, tab. 32, fig. 2, Gartner, 1985 : 514, fig. 6, Tschermak-Woess, 1989 : 174—176, fig. 5—6 — *Cystococcus humicola* Nag. sensu Treboux, 1912 : 69, non sensu Nageli, 1849 : 84.

Клетки одиночные, шаровидные, 13—15 мкм в диам. Оболочка тонкая. Хлоропласт массивный до грубоузловатого, беспорядочно и слаболопастной, заполняющий почти всю полость клетки. Пиреноид более или менее центральный, угловатый, без крахмальной обертки. Строматический крахмал имеется.

Автоспоры по 2—16, несколько сплюснутые, часто неравно по величине, минимум 5,5—6 мкм в диам, иногда задерживающиеся в растянутой материнской оболочке. Зооспоры 6 мкм дл., 3 мкм шир., без стигмы, с задним ядром.

На коре деревьев и других аэрофильных субстратах. По-видимому, широко распространенный вид.

Сведения о первом нахождении водоросли не сохранились. По данным Р. Archibald (1975), в молодых культурах преобладают клетки величиной 6 мкм, реже они достигают 13 мкм в диам. Толщина клеточной оболочки по мере старения культуры меняется от 0,3 до 1 мкм. Согласно более поздним данным (Tschermak-Woess, 1989), вегетативные клетки могут достигать 17—23 мкм в диам. При оптимальных условиях роста хлоропласт имеет типично мелкоузловатое строение. В оптическом сечении лопасти выглядят округлыми или слегка выпянутыми. Более грубые лопасти появляются в клетках старых культур. И в дополнение к главному пиреноиду могут появиться 2—3 дополнительных.

2 *Trebouxia corticola* (Archib.) Gartner (табл 39, 8—11)
 Gartner, 1985 : 515, fig 7. — *Pseudotrebouxia corticola* Archibald, 1975 : 131—133, fig 13

Клетки часто соединены в большие группы тонкой материнской оболочкой, шаровидные, 8—10, реже 14 мкм в диам. Хлоропласт массивный, с короткими грубыми лопастями. Пиреноиды от 1—2 до 4, один из них обычно более крупный, отчетливые, углово-округлые, без крахмальной обертки. Строматический крахмал не обнаружен.

Автоспоры по 4—8, реже по 16, относительно долго задерживающиеся в материнской оболочке. Зооспоры 5 мкм дл., 3 мкм шир., с маленькой стигмой и передним ядром.

На коре деревьев, в песчаной почве с хвойным опадом.
 США — Россия (Оренбург. обл.) (Андреева и др., 1983)

Р. Archibald (1975) указала максимальный размер для вегетативных клеток — 18 мкм в диам.

Род 9. **KENTROSPHAERA** Borzi

Borzi, 1883 : 87; Smith, 1933 : 475—476; Pankow, 1976 : 259; Komárek, Fott, 1983 : 157.

Клетки свободноживущие, обычно одиночные, иногда в скоплениях, шаровидные, эллипсоидные, грушевидные или неправильные и асимметричные. Оболочка часто толстая и слоистая, состоящая из целлюлозы и пектина, с 1 или несколькими наружными и иногда внутренними выростами различной формы и величины. Хлоропласт 1, центральный, с многочисленными радиально идущими от центральной части и ветвящимися лопастями. Пиреноиды от 1, лежащего в центральной

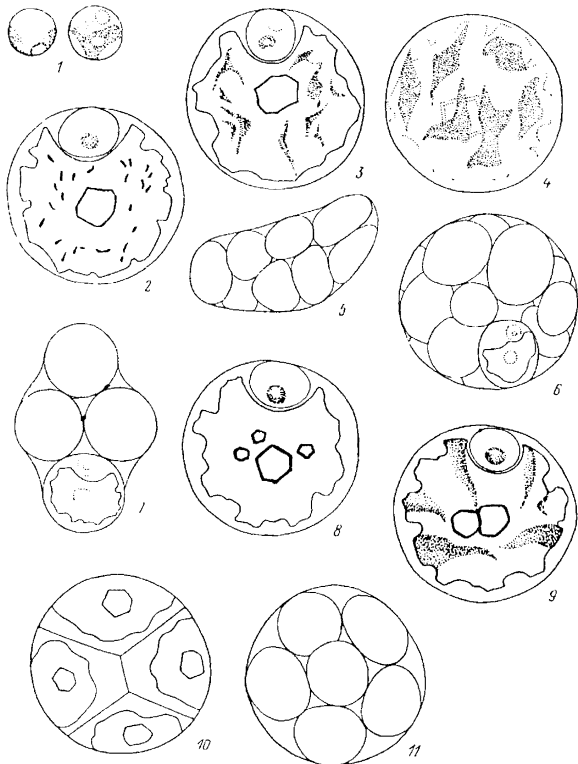


Таблица 39

1—7 — *Trebouxia arboricola* Puym; 1 — молодые клетки, 2—4 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 5 — апланоспорангии, 8—11 — *T. corticola* (Archib.) Gartner; 8, 9 — зрелые клетки, 10, 11 — апланоспорангии (По Gartner, 1985)

Подрод **Trebouxia** Tsch.-Woess

Tschermak-Woess, 1989 : 193.

Размножение автоспорами, зооспорами и апланоспорами. Автоспоры образуются в относительно небольших материнских клетках по 4—8 или по 16, не всегда эллиптической формы из-за взаимного сдавливания, долгое время соединены вместе. Зо- и апланоспорангии возникают из более крупных клеток. Зооспоры и апланоспоры образуются по 32 (редко), 64 и 128. Апланоспоры правильно-шаровидные.

части хлоропласта, до нескольких или многочисленных, распределенных по всему хлоропласту. Запасные продукты — крахмал и масло. Зрелые клетки одноядерные или многоядерные.

Бесполое размножение только зооспорами, имеющими 2 жгутика одинаковой длины, и аплаоспорами.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Kentrosphaera facciolae* Borzi.

Род *Kentrosphaera* в своей истории тесно связан с родом *Chlorochytrium*, описанным несколькими годами раньше (Cohn, 1872). Первоначально род объединял 2 вида — *K. facciolae* и *K. minor*, обнаруженных в водоемах Сицилии (Borzi, 1883). M. Bristol (1920) соединила е.о с родом *Chlorochytrium* и рассматривала как синоним последнего. G. M. Smith (1933) вновь разделил оба рода, ограничив род *Kentrosphaera* свободноживущими водорослями, оставив за родом *Chlorochytrium* водоросль-эпифиты других растений. В такой трактовке роды признаются и в настоящее время, хотя практически все систематики, сталкивающиеся с ними, говорят о необходимости их серьезного изучения и соответствующей ревизии (Pankow, 1976; Komárek, Fott, 1983).

В необходимости ревизии рода *Kentrosphaera* легко убедиться, если просмотреть листовки всех составляющих его видов. При большой изменчивости размеров и строения клеток виды выглядят очень похожими друг на друга. Поэтому заключение H. Pankow (1976), говорящее о том, что большая часть видов и внутривидовых таксонов рода входят в круг форм одного вида (*K. facciolae*), представляется вполне убедительным. В то же время виды рода *Kentrosphaera* изучены с различной степенью подробности и явно недостаточно. Последнее обстоятельство очень затрудняет их сравнение и оценку. Несомненно одно — роль действительно нуждается в монографической обработке.

В связи со всем сказанным, здесь приводятся все известные виды рода *Kentrosphaera*, подробная синонимика в ряде случаев опущена.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I Клетки (включая зооспорангии) размером до 200 мкм и более
 - 1. Вегетативные клетки обычно менее 100 мкм.
 - А Оболочка зооспорангиев с 1—3 небольшими коническими внутренними выростами 1. *K. facciolae*
 - Б Оболочка зооспорангиев с 1—2 наружными выростами и 1 или несколькими, часто достигающими значительной величины, простыми или ветвящимися внутренними выростами 2. *K. grande*
 - 2 Вегетативные клетки часто более 100 мкм
 - А Оболочка зрелых вегетативных клеток обычно без выростов, лишь утолщенная и слоистая на одном из полюсов 3. *K. willei*
 - Б Оболочка зрелых вегетативных клеток с 1 и более наружными выростами различной величины и формы.
 - а Зрелые клетки одноядерные, зооспоры с 1 хлоропластом 4. *K. bristolae*
 - б Зрелые клетки многоядерные, зооспоры с 1—3 хлоропластами 5. *K. gibberosa*
 - II Клетки меньших размеров.
 - 1 Зооспорангии с длинным, прямым, на конце головчато-утолщенным, неслоистым выростом 6. *K. appendiculata*
 - 2 Зооспорангии с хорошо выраженным прямым или слегка изогнутым коническим слоистым выростом 7. *K. minor*
1. *Kentrosphaera facciolae* Borzi (табл. 38, 8—16).
Borzi, 1883 : 87, tab. 7, fig. 1—13; Bourreilly, 1951 : 681, fig. 35; Pankow,

1976 : 259—260, fig. 6—9; Komárek, Fott, 1983 : 169, tab. 44, fig. 4 — *Chlorochytrium facciolae* (Borzi) Bristol, 1920 : 12.

Клетки одиночные или в разнообразных скоплениях, шаровидные, эллипсоидные, удлинненно-яйцевидные или неправильной формы, от 9 до 60, реже 90 мкм дл., от 5 до 35 мкм шир. Оболочка 1—3,5 мкм толщ., слоистая, обычно с утолщением на одном полюсе или 1 (редко 2) слоистым, длинным и изогнутым, иногда под углом 90°, выростом. Хлоропласт звездчатый, с немногочисленными лопастями в молодых и многочисленными — в зрелых клетках. Запасные продукты — зерна крахмала. Сведения о числе ядер отсутствуют. Показавшиеся клетки величиной до 80 мкм заполнены красноокрашенным маслом.

Зооспорангии до 200 мкм, с 1—3 небольшими коническими внутренними выростами оболочки. Зооспоры 2—3 мкм шир.

Небольшие водоемы, часто в скоплениях вместе с другими водорослями

Европа (Франция, Италия — г. Мессина, Швеция — Лапландия, Чехословакия) — Сев. Америка (США — штат Массачусетс).

Согласно первоописанию вида и сопровождающим его иллюстрациям (Borzi, 1883), вегетативные клетки имеют шаровидную форму. В следующем за диаграммой тексте говорится об овальных и эллипсоидных клетках и старых клетках неправильной формы. Зооспорангии очень крупные, до 200 мкм, с утолщенной слоистой оболочкой, несущей 1 наружный, также слоистый, конический, прямой или слегка изогнутый вырост. Приведенное здесь описание *K. facciolae* составлено на основе описания Borzi (l.c.) и с учетом дополнения, сделанных позднее (Bourreilly, 1966; Pankow, 1976; Komárek, Fott, 1983). Согласно последним авторам, к числу синонимов данного вида следует также отнести *K. facciolae* var. *irregularis* Hansgirg и *K. gloeophila* (Bohlin) Brunthaler, а по H. Pankow (1976), еще и *K. facciolae* f. *marina* Hansgirg.

Как уже говорилось в примечании к роду, H. Pankow (1976) считает, что большую часть видов и внутривидовых таксонов рода следует рассматривать как круг форм данного вида и что это предположение выглядит достаточно убедительным. Во всяком случае различия между обсуждаемым видом и *K. grande* очень незначительны и, возможно, объясняются тем, что их описания составлялись разными авторами.

2. *Kentrosphaera grande* (Bristol) G. M. Smith (табл. 40, 1—4)

Smith, 1933 : 476; Komárek, Fott, 1983 : 160, tab. 45, fig. 1 — *Chlorochytrium grande* Bristol, 1917 : 122, textfig. 1, tab. 5—6, 1920 : 13

Клетки шаровидные, почти шаровидные, до 65—70 мкм в диам., эллипсоидные — до 65—75, максимум 104 мкм дл., 55—65, максимум 97 мкм шир. Оболочка вегетативных клеток обычно тонкая, у шаровидных клеток одинаковой толщины, у эллипсоидных — иногда с небольшими утолщениями на полюсах, слоистая. Хлоропласт массивный, с многочисленными, доходящими до поверхности клетки лопастями. Пиреноиды в разном количестве, шаровидные или угловатые, с тонкой крахмальной оберткой. Запасные продукты — многочисленные мелкие зерна крахмала, разбросанные по всему хлоропласту, и капли масла различной величины. Ядро 1.

Зооспорангии обычно около 130 мкм в диам., с многослойной оболочкой, 6—15 мкм толщ., с 1—2 наружными нектинговыми выростами и 1 или несколькими, часто достигающими значительной величины, простыми или ветвящимися и перекрученными целлюлозными внутренними выростами. Зооспоры, образующиеся путем последовательного деления и освобождающиеся в слизистом пузире, многочисленные, до 1000, эллипсоидные или грушевидные, 3,5—5 мкм дл., до 2,4 мкм шир. Аплаоспоры, образующиеся путем одновременного деления, до 256, обычно шаровидные, 5,5—6,5 мкм в диам.

Канава, пл.

Англия (Зап. Йоркшир).

Описывая данную водоросль, M. Bristol (1917) подчеркивала, что выделение

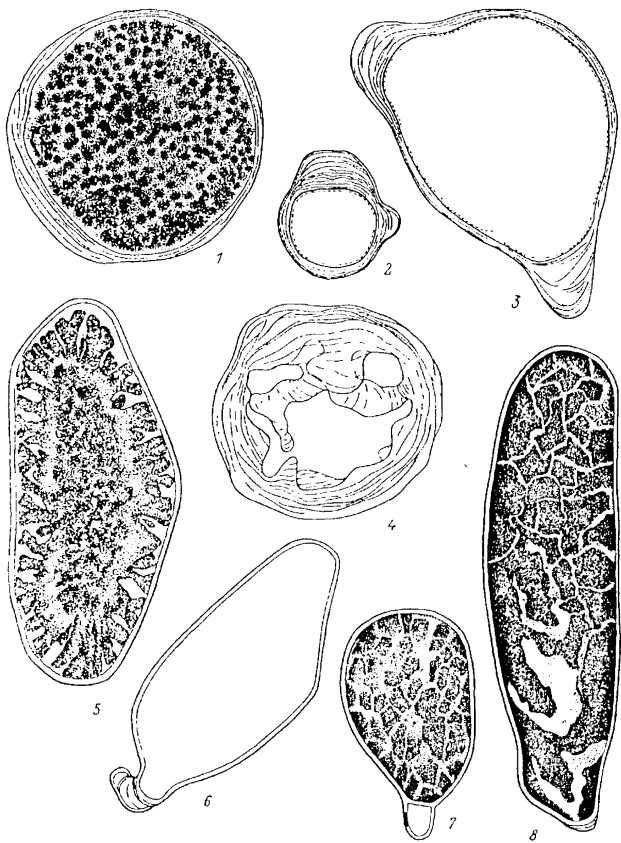


Таблица 40

1 — *Kentrosphaera grande* (Bristol) G. M. Smith 1 — зрелая клетка (вид с поверхности), 2, 3 — наружные утолщения оболочки, 4 — внутренние утолщения оболочки, 5 — *K. willei* Reichardt зрелая клетка, 6, 7 — *K. bristolae* G. M. Smith клетки разной формы (1—4 — по Bristol, 1917, 5 — по Reichardt, 1927; 6—8 — по Smith, 1933).

в качестве самостоятельного вида обусловлено крупными размерами зооспор и своеобразным и сильным утолщением их оболочки. Однако по этим признакам, так же как и по размерам вегетативных клеток, *K. grande* очень похожа на *K. facciolae*. Правда, у последней, согласно первоописанию (Borzi, 1933), внутренние выросты оболочки не имеют таких причудливых форм, как у

K. grande. Является ли это различие столь существенным, чтобы считать эти виды хорошо обособленными, сказать без дополнительного изучения трудно.

3. *Kentrosphaera willei* Reichardt (табл. 40, 5).

Reichardt, 1927 : 324—336, fig. 1—8; Komárek, Fott, 1983 : 158

Молодые клетки сильно вытянутые, клиновидные, «разветвленные», зрелые — шаровидные или угловатые (на агаре), до 200 мкм в диам. Оболочка крепкая, толстая, часто слоистая на одном полюсе. Хлоропласт с многочисленными, неоднократно ветвящимися лопастями, образующими у поверхности клетки плотный палисадообразный слой. Пиреноиды гроздевидные, в молодых клетках по 1, с ростом клетки увеличивающиеся в числе, исчезающие перед зооспорообразованием. Молодые клетки одноядерные, зрелые — многоядерные.

Зооспоры многочисленные, освобождающиеся путем разрыва оболочки материнской клетки, округлые, с 1 (?) жгутиком, пристенным хлоропластом и отчетливым пиреноидом.

Болота, моховая подушка.

Австрия (Штирия). — Россия (п-ов Камчатка — Долина Гензеров) (Андреева, Штина — неопубликованные данные).

В первоописании вида говорится о наличии у зооспор только 1 жгутика. Этот факт требует проверки, поскольку для хлорококковых водорослей характерно четное число жгутиков и у рода *Kentrosphaera* их, в частности, 2.

На *K. willei* по форме клеток и характеру утолщения клеточной оболочки очень похож *Characium maximum* Watanabe (1983), имеющий центральный хлоропласт и толые зооспоры с 2 жгутиками.

От остальных видов рода *K. willei* отличаются отсутствием длинных выростов оболочки.

4. *Kentrosphaera bristolae* G. M. Smith (табл. 40, 6—8)

Smith, 1933 : 476—477, fig. 318; Коршиков, 1953 : 131, рис. 70, Komárek, Fott, 1983 : 162, tab. 46, fig. 1 — *Chlorochytrium paradoxum* (Klebs) West sensu Bristol, 1920 : 8—12, tab. 2—3

Клетки шаровидные, эллипсоидные, грушевидные, треугольные или разнообразно угловатой формы, 50—165 мкм дл., 35—63 мкм шир., максимум 178 мкм дл., 105 мкм шир. Оболочка 2—3,5, иногда до 10 мкм толщ., слоистая, обычно с 1 или несколькими слоистыми наружными выростами различной формы и величины, иногда с небольшими внутренними коническими выростами. Хлоропласт часто массивный, состоящий из небольшой центральной части и отходящих от него радиальных ветвящихся лопастей, заполняющих полость клетки. Пиреноид 1, крупный, окруженный многочисленными крахмальными скорлупками и расположенный в центральной части хлоропласта, и обычно еще несколько мелких, распределенных по хлоропласту пиреноидов. Запасные продукты — мелкие зерна крахмала. Ядро 1. Покоящиеся клетки с ярко-оранжевым содержимым.

Зооспоры, образующиеся путем последовательного деления и освобождающиеся через небольшое отверстие в оболочке материнской клетки, веретеновидные, при остановке приобретающие вначале грушевидную, а затем и шаровидную формы, с 1 хлоропластом, расположенным в задней части клетки или опоясывающим ее и содержащим в передней части маленькую красноватую стигму.

Почвы.

Англия — Россия (Оренбург. обл., п-ов Таймыр). — Украина (Полесье) (Андреева и др., 1983, 1985; Андреева, Штина — неопубликованные данные).

5. *Kentrosphaera gibberosa* Vodenic et Benderl. (табл. 41, 1—8).

Воденичаров, Бендерлиев, 1971 : 125—126, табл. 1—3; Komárek, Fott, 1983 : 160—162, tab. 45, fig. 2.

Клетки неправильно-эллипсоидные, более или менее булавовидные или неправильной и разнообразной формы, 15—152 мкм дл., 11—134 мкм шир. — в

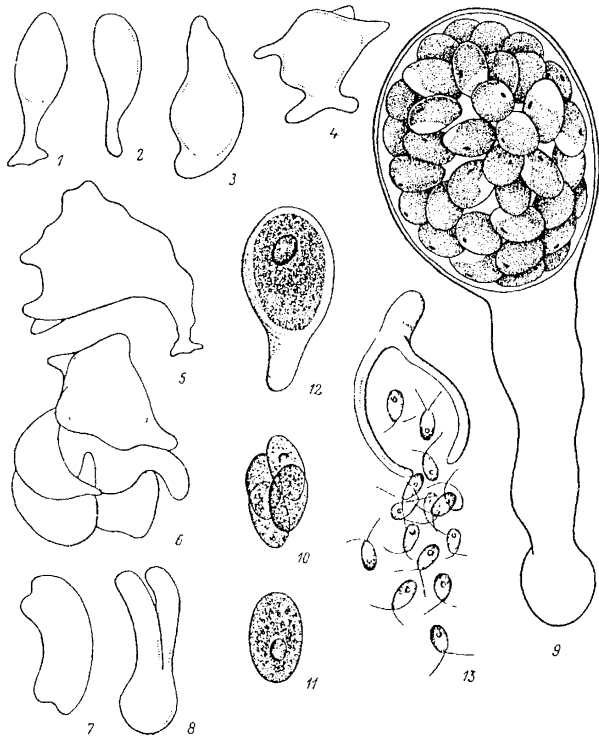


Таблица 41

1—8 — *Kentrosphaera gibberosa* Vodenic et Bendorf. 1—6 — клетки из естественной среды обитания, 7, 8 — клетки из культуры, 9 — *K. appendiculata* Korsch., зооспорангий; 10—13 — *K. minor* Borzi, 10, 11 — вегетативные клетки, 12 — зооспорангий, 13 — освобождение зооспор. (1—8 — по Воденичаров, Бендерлиев, 1971; 9 — по Коршиков, 1953, 10—13 — по Borzi, 1883)

естественных условиях и до 340 мкм дл. и 175 мкм шир. — в культуре. Оболочка 1,7—7 мкм, в культуре — до 20 мкм толщ., слоистая, часто с 1—4 наружными выростами до 30 мкм дл. и короткими и широкими внутренними выростами. Хлоропласт состоит из крупных сегментов, идущих от центральной части, расширенных и рассеченных в периферической части клетки. Пиреноиды от 1 крупного и центрального до многочисленных. Молодые клетки одноядерные, зрелые — многоядерные. Покоящиеся клетки с оболочкой 6,8—14,8 мкм толщ. и содержимым, заполненным оранжевыми капельками масла.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем одновременного деления. Зооспоры янцевидные, с сильно вытянутым клиновидным передним концом, 8—13 мкм дл., 1,8—5,2 мкм шир., со жгутиками, немного длиннее тела зооспоры, 2 сократи-

тельными вакуолями, расположенными в задней части клетки, 1—3 косо лежащими веретеновидными хлоропластами и 1 стигмой. Апланоспоры 7—9 мкм в диам., с 1—3 хлоропластами и пиреноидом в одном из них.

Влажные камни, цементная стена и поверхность воды искусственного бассейна. Болгария (г. Пловдив).

Несмотря на то что *K. gibberosa* изучалась в естественных и искусственных условиях, некоторые особенности ее строения до конца не были выяснены. Прежде всего это относится к хлоропласту. Так, остается непонятным, что же представляет собой хлоропласт вегетативных клеток, т. е. является ли он одной единой структурой или их несколько в клетке, поскольку для зооспор и апланоспор указывается число хлоропластов от 1 до 3. Правда, Д. Воденичаров и К. Бендерлиев (1971) высказывали предположение, что применительно к зрелым клеткам можно говорить о его вторичном происхождении и он составлен из изначально отдельных хлоропластов зооспоры или апланоспоры. Не совсем ясен вопрос, касающийся количества пиреноидов в клетке. С одной стороны, говорится об 1 центральном пиреноиде, а с другой — о наличии в клетках многочисленных пиреноидов.

От остальных видов рода отличается прежде всего «вегетативностью» клеток и числом хлоропластов в зооспорах и апланоспорах.

6. *Kentrosphaera appendiculata* Korsch. (табл. 41, 9).

Коршиков, 1953 : 131—132, рис. 71; Komárek, Fott, 1983 : 162, tab 45, fig. 3.

Клетки эллипсоидные, до 23 мкм дл. Оболочка с длинным, до 27 мкм дл., прямым, головчато-расширяющимся на конце выростом. Зооспоры 4—5 мкм дл. На листьях сфагнума.

Россия (север европ. части).

Вид недостаточно изучен и описан неполно. В естественных условиях А. А. Коршиков обнаружил только один зооспорангий, в культуре водоросль не изучалась.

От остальных видов *K. appendiculata* отличается относительно небольшим величиной зооспорангиев и своеобразным выростом их оболочки.

7. *Kentrosphaera minor* Borzi (табл. 41, 10—13)

Borzi, 1883 : 87—88, tab. 7, fig. 14—19; Pankow, 1976 : 260, Komárek, Fott, 1983 : 158. — *Chlorochytrium facciolae* var. *minor* (Borzi) Bristol, 1920 : 12.

Клетки эллипсоидные. Зооспорангий до 35 мкм дл., 10—12 мкм шир., с толстой слоистой оболочкой и хорошо выраженным прямым или слегка изогнутым коническим слоистым наружным выростом.

Зооспоры по 8—32, эллипсоидные, 5—6 мкм дл.

В прудах.

Италия (г. Мессина).

Отличительные особенности вида: небольшие по сравнению с другими видами размеры клеток и 1 конический слоистый вырост на оболочке зооспорангия.

Род 10. PLANKTOSPHAERIA G. M. Smith

Smith, 1918 : 626—627; Starr, 1955 : 93. — *Follikularia* Mill., Миллер, 1924 : 153—170; Komárek, 1989 : 268.

Клетки одиночные или в группах, окруженные слизью, шаровидные во всех возрастах. Оболочка тонкая или толстая и слоистая, гладкая или с пузыревидными утолщениями, обычно окружена слизью. Хлоропласты многочисленные, пристенные, у зрелых клеток частично переходящие в полость клетки. По 1 пиреноиду

в каждом хлоропласте. Запасные продукты — крахмал, иногда масло. Зрелые клетки многоядерные.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами, образующимися путем прогрессивного деления. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, голые, приобретающие шаровидную форму после прекращения движения, с 2 передними сократительными вакуолями.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Planktosphaeria gelatinosa* G. M. Smith.

От остальных водорослей семейства с шаровидными клетками *Planktosphaeria* отличается следующим комплексом признаков: многочисленными пристенными хлоропластами, каждый с пиреноидом, и голыми зооспорами с 2 жгутиками одинаковой длины.

В 1989 г. J. Komárek перевел в род *Ascochloris* 2 вида рода *Planktosphaeria* — *P. maxima* и *P. texensis* — на том основании, что они, как и род *Ascochloris*, лишены слизи. Согласиться с такой точкой зрения трудно. Если обратиться к первоописаниям обоих видов, то на фотоиллюстрациях к ним можно видеть индивидуальную слоистую слизь вокруг клеток первого вида и гомогенную индивидуальную и общую, окружающую молодые клетки слизи — у второго. Кроме того, зооспоры всех видов рода *Planktosphaeria*, согласно описаниям, лишены обочочки, тогда как зооспоры монотипного рода *Ascochloris* покрыты тонкой обочочкой. Признак наличия или отсутствия обочочки у зооспор в настоящее время считается родовым.

Соображения J. Komárek (1983, 1989) о приоритете *Follicularia* в качестве родового названия, на наш взгляд, не убедительны. Более того, представляется сомнительным и объединение *Follicularia* и *Planktosphaeria* в один род без их сравнительного изучения.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1 Зрелые вегетативные клетки до 200 мкм в диам. 1. *P. maxima*
- 1 Зрелые вегетативные клетки меньших размеров (максимум 109 мкм в диам.).
- 1 Клетка лежит в центре окружающей ее индивидуальной слизи, слизь гомогенная. 2. *P. botryoides*
- А Клетки до 45—50 мкм в диам., зооспоры со срединной или задней стигмой. 3. *P. texensis*
- а Зооспоры дорсовентрально сплюснутые, со сплошным хлоропластом. 4. *P. gelatinosa*
- б Зооспоры несплюснутые, с рассеченным хлоропластом. 5. *P. paradoxalis*
- Б Клетки до 32 мкм в диам., зооспоры с передней стигмой. 5. *P. paradoxalis*
- 2 Клетка лежит эксцентрично в окружающей ее индивидуальной слизи, слизь иногда слоистая (до 4 слоев). 5. *P. paradoxalis*

1 *Planktosphaeria maxima* Bisch. et Bold (табл. 42, 1, 2).
Bischoff, Bold, 1963: 39—41, fig. 61—67, 122—126. — *Ascochloris maxima* Bisch. et Bold) Komárek, 1989: 268.

Клетки обычно одиночные, до 200 мкм в диам., реже в скоплениях. Оболочка слоистая, до 30 мкм толщ., окруженная нежной слизью. Хлоропласты от 1—2 в старых молодых клетках до многочисленных, мелких, пластинчатых, частично переходящих в полость клетки — в зрелых. По 1 пиреноиду в каждом хлоропласте. Зооспорании от 35 до 140 мкм в диам. Зооспоры многочисленные, до 100 и более, освобождающиеся через пору в материнской оболочке, веретеновидные до шнековидных, 9—11 мкм дл., 2,5—4 мкм шир., с передней стигмой, 1 или хлоропластами и передним ядром, пиреноид обычно не виден.

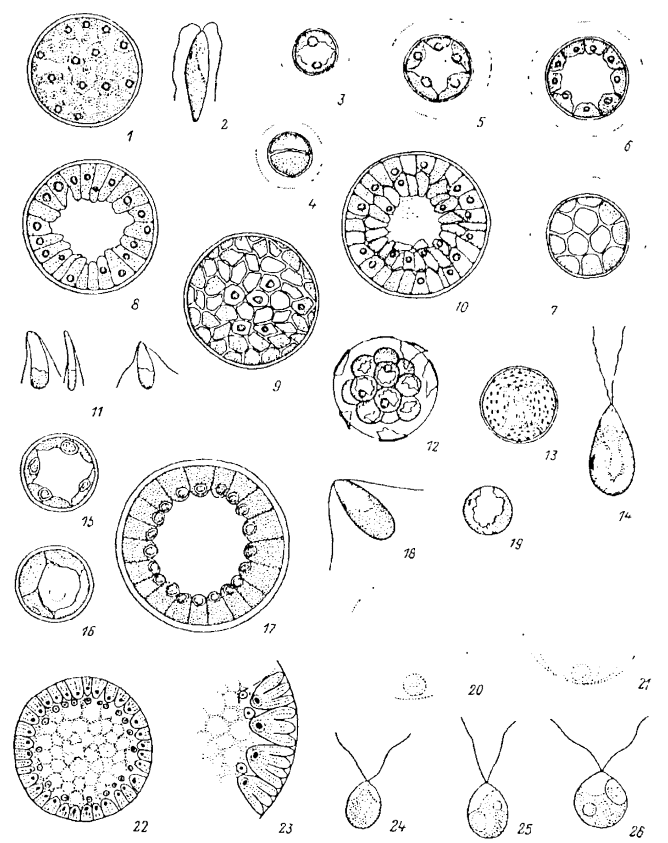


Таблица 42

1, 2 — *Planktosphaeria maxima* Bisch. et Bold: 1 — зрелая клетка, 2 — зооспора; 3—12 — *P. botryoides* Hernd.: 3—7 — молодые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 8—10 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности); 11 — зооспоры, 12 — апланоспорангии; 13, 14 — *P. gelatinosa* Bisch. et Bold: 13 — образующая молодая клетка с зернами крахмала, 14 — зооспора, 15—19 — *P. gelatinosa* G. M. Smith: 15, 16 — молодая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 17 — зрелая клетка, 18 — зооспора, 19 — остановившаяся зооспора; 20—26 — *P. paradoxalis* (Mill.) Starr: 20, 21 — эксцентричное положение клетки в слизи, 22 — зрелая клетка, 23 — фрагмент хлоропласта, 24—26 — зооспоры (1, 2, 13, 14 — по: Bischoff, Bold, 1963; 3—12 — по: Herndon, 1958b; 15—19 — по: Starr, 1955; 20—26 — по: Миллер, 1924).

Почвы

США (штат Техас) — Украина (Полесье) (Андрисева и др., 1985).

Клетки водоросли чаще одиночные, но благодаря палично окружающей их слизи иногда слипаются в группы. Наружние слои клеточной оболочки могут разрываться и сбрасываться. В зрелых вегетативных клетках мелкие хлоропласты могут заполнять почти всю их полость. Зооспорообразование у *P. maxima* можно вызвать пересевом водоросли из старой агаровой культуры в жидкую среду с последующим затемнением в течение 12 ч, затем освещением продолжительностью не менее 2 ч. Число образующихся зооспор определяется величиной материнской клетки.

От остальных видов рода отличается прежде всего величиной клеток и толстой оболочкой.

2. *Planktosphaeria botryoides* Hernd. (табл. 42, 3—12).

Herndon, 1958b. 320—322, fig. 90—118.

Клетки одиночные или по 2—4—8—16—32 в общей слизи, обычно до 15, изредка до 45 мкм в диам. Оболочка обычно до 1.5 мкм толщ., гладкая, иногда с узуревидными утолщениями, окруженная жидкой слизью; у зрелых клеток слизь иногда отсутствует. Хлоропласты от 1 полого, шаровидного в самых молодых клетках до многочисленных и вначале пластинчатых и только присегненных, позже с увеличением их числа внутренние и пристенные — призматические, в основании — полигональные. По 1 пиреноиду в каждом хлоропласте.

Зооспоры по 2—64 и более, освобождающиеся путем разбухания и последующего разрыва материнской оболочки, метаболические, от удлиненных и обычно дорсовентрально сплюснутых до шаровидных, 6—14 мкм дл., 1.5—6 мкм шир., с длинными стигмой и хлоропластом, содержащим пиреноид. Апланоспоры по 1—8—16 и более, обычно в группах, окруженных обильной слизью.

Почва на берегу реки, вулканические выбросы.

Ямайка — Россия (Курильские о-ва — о-в Кунашир, вулкан Голovina) (Шинна и др., 1992).

Зооспорогенез у водоросли индуцируется переносом клеток с агара в дистиллированную воду. Отличительная особенность данного вида — дорсовентрально сплюснутые зооспоры.

3. *Planktosphaeria texensis* Bisch. et Bold (табл. 42, 13, 14).

Bischoff, Bold, 1963 : 36—39, fig. 50—60, 119—121. — *Ascochloris texensis* (Bischoff et Bold) Komárek, 1989 : 268.

Клетки одиночные или в скоплениях до 50 и более, окруженные индивидуальной и общей слизью, от 3.8 до 50 мкм в диам. Оболочка тонкая и гладкая, заметно не утолщающаяся с возрастом культуры, окружена слизью. Хлоропласты от 1—2 в самых молодых клетках до многочисленных призматических, полигональных в основании — в зрелых. Запасный продукт — крахмал. Цитоплазма часто вакуолизированная.

Зооспоры многочисленные, освобождающиеся путем разбухания и последующего разрыва материнской оболочки, метаболические, от вытянутых до яйцевидных и шаровидных, 8.3—11.6 мкм дл., 2.5—3.5 мкм шир., с красной линейной стигмой, расположенной в средней или задней части клетки, одним расщепленным хлоропластом и передним ядром, пиреноид обычно не виден. Апланоспоры многочисленные, соединенные в группы общей слизью, каждая с индивидуальной слизью.

Почва

США (штат Техас).

Молодые вегетативные клетки, происходящие от зооспор, 3.8—5.5 мкм в диам. Средняя величина зрелых клеток — 20—25 мкм, но клетки величиной до 50 мкм наблюдаются довольно часто. Оболочка клеток тонкая, однако на агаре она может

утолщаться до 2 мкм. Зооспорогенез стимулируется обработкой жидких культур ультразвуком и последующим затемнением.

P. texensis отличается от *P. botryoides* иной формой зооспор и строением их хлоропласта, а от *P. gelatinosa* — большей величиной вегетативных клеток, срединным или задним положением стигмы в хлоропласте у зооспор.

4. *Planktosphaeria gelatinosa* G. M. Smith (табл. 42, 15—19).

Smith, 1918 : 627, tab. 10, fig. 8—11; Starr, 1954 : 392—395, fig. 1—16.

Клетки одиночные или по 4—8—16 в общей слизи, до 20—32 мкм в диам. Оболочка окружена слизью, у зрелых клеток слизь иногда отсутствует. Хлоропласты от 1 полого, шаровидного в самых молодых клетках до многочисленных, вначале пластинчатых, с возрастом клетки призматических. По 1 пиреноиду в каждом хлоропласте. Запасный продукт — крахмал.

Зооспоры по 2—64 и более, освобождающиеся путем сильного разбухания и последующего разрыва материнской оболочки, метаболические, от удлиненных до почти шаровидных, в среднем 9 мкм дл., 3 мкм шир., с передним стигмой, 1 хлоропластом и не всегда различимым пиреноидом. Апланоспоры по 4—8—16 обычно в группах, окруженных обильной слизью.

Озерный планктон, почва.

США (штаты Висконсин и Массачусетс).

Размер вегетативных клеток, согласно R. Starr (1954), зависит от питательной среды в жидкой среде с почвенной вытяжкой клетки достигают максимум 20, в агаре — 32 мкм в диам. Слизь обычно лучше выражена у молодых клеток, у зрелых она может отсутствовать. В жидких культурах клетки водоросли содержат пластинчатые хлоропласты. На агаре увеличение размера клеток сопровождается увеличением числа хлоропластов, которые приобретают призматическую форму. Образованию зооспор способствует перенос водоросли с агара в дистиллированную воду. Спустя 12—24 ч можно наблюдать различные стадии зооспорогенеза. В момент освобождения зооспоры имеют размеры, указанные в описании, однако возможны отклонения, составляющие несколько микрон, в ту или другую сторону.

5. *Planktosphaeria paradoxalis* (Mill.) Starr (табл. 42, 20—26).

Starr, 1954 : 395. — *Follicularia paradoxalis* Mill., Миллер, 1924 : 153—170, рис. 1—15, табл. 8, рис. 1—16.

Клетки одиночные или в слизистых скоплениях группами до 32, зрелые обычно 40—75 мкм, иногда 85—90, реже до 109 мкм в диам., лежащие всегда эксцентрично в индивидуальной слизи. Оболочка тонкая, с 1 или несколькими, обычно до 4, плотными по наружному контуру слоями слизи, превышающими по толщине диаметр клетки в 4—6 раз; внешний слой слизи по достижении определенной величины разламывается и сбрасывается. Хлоропласты многочисленные, в молодых клетках неправильные пластинчатые, выпуклые с внутренней стороны, в зрелых клетках призматические, с округлой, обращенной к центру клетки вершиной, полигональные и расщепленные на более мелкие части в основании. По 1 пиреноиду в каждом хлоропласте. Запасный продукт — крахмал. Цитоплазма часто вакуолизированная, в старых клетках равномерно зернистая.

Зооспоры от яйцевидных до более или менее правильных шаровидных, от 7—9 до 16—18 мкм в диам., с пластинчатыми хлоропластами, расположенными в задней части клетки, 1—5 пиреноидами и 1 ядром; при неполном расщеплении протопласта материнской клетки зооспоры с 2—5 парами жгутиков и таким же числом ядер; стигма и сократительные вакуоли не наблюдались, освобождение зооспор — в слизистом пузыре через 1 или 2 маленьких отверстия в ослизненной материнской оболочке. Апланоспоры различной величины с разным числом ядер.

Подсыхающая лужа

Россия (окрестн. г. Иваново).

Отличительной особенностью *P. paradoxalis* служит неравномерное выделение

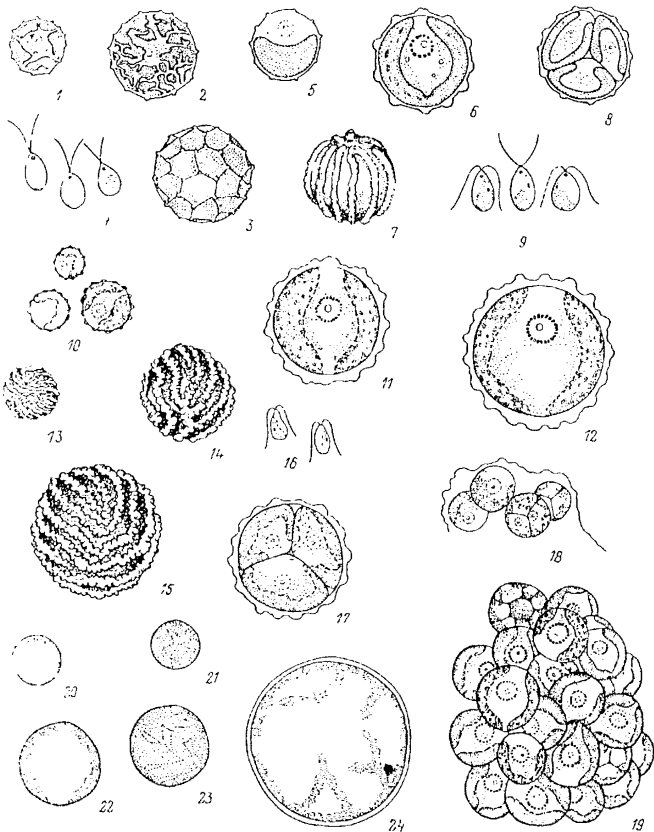


Таблица 43

1 — *Pseudotrochiscia areolata* Vinatzer, 1 — молодая клетка, 2 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 3 — зооспора, 4 — зооспора; 5 — *Trochiscopsis tetrapora* Vinatzer, 5, 6 — молодая и зрелая клетки, 7 — скульптура оболочки, 8 — тет-
рада зооспор, 9 — зооспора; 10—19 — *T. viridis* Treunkwalder, 10—12 — молодые и зрелые клетки, 13—15 — скульптура
оболочки, 16 — зооспора, 17 — тетрада апланоспор, 18, 19 — апланоспоры; 20—24 — *Dictyobrya fragrans* Vischer ex Starr,
20—23 — молодые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 24 — зрелая клетка (1—9 — по Vinatzer, 1975, 10—
19 — по Treunkwalder, 1975, 20—24 — по Starr, 1955)

слизи поверхностью клетки, благодаря чему клетка всегда занимает в слизистом пузырьке эксцентричное положение. Слизь имеет нежную консистенцию, но снаружи ограничена тонким плотным слоем. Кроме того, слизь вследствие периодического выделения нередко имеет слоистое строение. Размножение водоросли, как отмечал В. В. Миллер (1924), чаще осуществляется неподвижными дочерними клетками различной величины, которые образуются в результате распада протопласта материнской клетки на многоядерные участки. Они одеваются оболочками, покрываются слизью и дают начало нормальным вегетативным клеткам. Наряду с этим водоросль образует и зооспоры, имеющие 1 или 2—5 пар жгутиков и такое же количество ядер. По сравнению с нормальными зооспорами последние образуются в неопределенном и обыкновенно меньшем числе. Подвижность зооспор, особенно многожгутиковых, весьма слабая и вместо них чаще образуются апланоспоры.

Род 11. PSEUDOTROCHISCIA Vinatzer

Vinatzer, 1975 : 228.

Клетки одиночные, шаровидные. Оболочка несколько утолщенная, с ячеистой структурой, представленной многочисленными маленькими полушаровидными бородатчатыми выростами, связанными между собой тонкими ребрами. Хлоропласт 1, приростный, лопастной, очень изрезанный или сетчато-продырявленный. Пиреноид отсутствует. Ядро 1, крупное.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, голые, округляющиеся после прекращения движения.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода *Pseudotrochiscia areolata* Vinatzer

Монотипный род.

По строению клеточной оболочки род *Pseudotrochiscia* сходен с родами *Trochiscia* и *Trochisciopsis*, от первого он отличается образованием зооспор, от второго — отсутствием тетрад вегетативных клеток.

Pseudotrochiscia areolata Vinatzer (табл. 43, 1—4).

Vinatzer, 1975 : 228—230, fig. 9

Зрелые шаровидные клетки 20—30 мкм в диам. Ядро крупное, расположенное почти в центре клетки, обычно хорошо различимое без окраски.

Зооспоры и апланоспоры многочисленные, освобождающиеся в слизи путем разрыва или растворения материнской оболочки. Зооспоры после освобождения грушевидные, около 4 мкм дл., 3 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, с 2 передними сократительными вакуолями и маленьким хлоропластом, после прекращения движения округляющиеся и вырастающие в скульптурированные вегетативные клетки. Апланоспоры шаровидные, 3—4 мкм в диам., с гладкой оболочкой, приобретающей скульптуру по мере роста.

Известковая почва

Альпы (Южн. Тироль — гора Пичберг, 2300 м над ур. м.).

Согласно первоописанию, водоросль чаще размножается неподвижными дочерними клетками.

Род 12. TROCHISCIOPSIS Vinatzer

Vinatzer, 1975 : 225.

Клетки шаровидные, одиночные, в тетрадах или временных скоплениях, возникающих после деления тетрад. Оболочка одиночных клеток с 10 и более грубыми ребрами, у клеток тетрад и скоплениях — гладкая. Хлоропласт 1, приростный, двулопастной, иногда чашевидный, гангелевидный. Пиреноид отсутствует. Заносные продукты — многочисленные зерна крахмала, в старых клетках

иногда капли бесцветного масла. Ядро 1, крупное, часто окруженное венцом из крошечных гранул.

Бесполое размножение многочисленными зооспорами и автоспорами, образующимися по 4, реже по 8. Зооспоры голые, с 2 жгутиками одинаковой длины, 2 передними сократительными вакуолями, после остановки приобретающие шаровидную форму и быстро превращающиеся в вегетативные клетки со скульптурированной оболочкой. Автоспоры с гладкой оболочкой, образующиеся из клеток со скульптурированной оболочкой и непосредственно превращающиеся в зооспорангии (*T. tetraspora*) или повторно делящиеся на 4—8 дочерние клетки с гладкой оболочкой и дающие начало зооспорангиям или аплаоспорангиям (*T. insignis*).

Тип рода: *Trochisciopsis tetraspora* Vinatzer.

Согласно автору рода, последний относится к хлорококковым водорослям, несмотря на весьма своеобразный и не свойственный данной группе водорослей цикл развития. Он больше похож на цикл развития водорослей из пор. *Chlorococcales*. Однако отсутствие в описании рода сведений о путях формирования оболочек у автоспор и судьбе оболочки материнской клетки — участие или неучастие ее в формировании оболочек дочерних клеток — не позволяет точно определить место *Trochisciopsis* в системе микроскопических зеленых водорослей. В связи с размножением водоросли голыми зооспорами она отнесена к сем. *Neochloridaceae*, а не к сем. *Chlorococcaceae*, куда род был помещен при описании.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Вегетативные клетки в молодых культурах до 20, в старых — до 30—40 мкм в диам.; оболочка с 10—12 ребрами, разбросанными беспорядочно или соединяющимися на 2 полюсах; автоспоры непосредственно дают начало многочисленным зооспорангиям 1. *T. tetraspora*
2. Вегетативные клетки в молодых культурах до 35, в старых — до 60 мкм; оболочка с 16—18 ребрами, опоясывающими клетку и не соединяющимися на полюсах; автоспоры делятся каждая на 4—8 новых автоспор, которые уже дают начало зооспорангиям 2. *T. insignis*

1. *Trochisciopsis tetraspora* Vinatzer (табл. 43, 5—9).

Vinatzer, 1975 : 225—228, fig. 7—8.

Шаровидные клетки молодых культур до 20, старых — до 30—40 мкм в диам. Оболочка с 10—12 грубыми неровными ребрами, узловатыми, расположенными беспорядочно или соединяющимися на 2 полюсах. Старые клетки часто с крупными каплями бесцветного масла.

Зооспоры грушевидные, около 5 мкм дл., 3—4 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, с пристенным хлоропластом, содержащим примерно в середине точечную красную стигму. Автоспоры с гладкой оболочкой, непосредственно вырастающие в зооспорангии.

Известковая почва

Альпы (Южн. Тироль) — гора Пнчберг, 2300 м над ур. м.).

2. *Trochisciopsis insignis* Trenkwalder (табл. 43, 10—19).

Trenkwalder, 1975 : 12—16, fig. 3—5, 6B.

Шаровидные клетки в молодых культурах до 20—35, в старых — до 60 мкм в диам. Оболочка с 16—18 грубыми бородавчатыми ребрами, окружающими клетку и не соединяющимися на полюсах.

Зооспоры яйцевидные или грушевидные, 3—5 мкм дл., 2,5—3 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, с точечной стигмой и пристенным хлоропластом. Автоспоры с гладкой оболочкой, после освобождения остаются соединенными в группы благодаря ослизнению материнской оболочки.

вырастают до 18—22 мкм и повторно каждая делится на 4—8 автоспор, после периода роста превращающихся в зооспорангии

Почва из соснового леса.

Альпы (Южн. Тироль).

T. insignis отличается от предыдущего вида большей величиной вегетативных клеток и обязательным делением каждой автоспоры первого поколения на 4—8 автоспор второго поколения, которые, вырастая, дают начало зооспорангиям

Род 13. *DICTYOCHLORIS* Vischer ex Starr

Vischer, 1945 (nomen nudum), цит. по: Starr, 1955, Starr, 1955 : 77—78 (по *Dictyochloris* Korsch., Коршиков, 1953)

Клетки одиночные, шаровидные. Оболочка гладкая, без заметного утолщения при старении клеток и культуры. Хлоропласт 1, сетчатый, состоящий из переплетающихся тяжей, во взрослых клетках — пристенных и внутренних. Пиреноид отсутствует. Запасные продукты — крахмал, иногда масло. Зрелые клетки многоядерные.

Бесполое размножение зооспорами и аплаоспорами, образующимися путем прогрессивного деления. Зооспоры с 2 сближенными в основании жгутиками слегка неравной длины, голые, округляющиеся после прекращения движения.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Dictyochloris fragrans* Vischer ex Starr.

От остальных родов данного семейства *Dictyochloris* отличается следующим комплексом признаков: сетчатым хлоропластом без пиреноида и голыми зооспорами с 2 жгутиками слегка неравной длины.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Зрелые вегетативные клетки до 75 мкм в диам. 1. *D. fragrans*
2. Зрелые вегетативные клетки до 37 мкм в диам. 2. *D. pulchra*

1. *Dictyochloris fragrans* Vischer ex Starr (табл. 43, 20—24; табл. 44, 1—3). Vischer, 1945 (nomen nudum), цит. по Starr, 1955; Starr, 1955 : 79—80, 82, fig. 187—206.

Клетки до 75 мкм в диам. Оболочка около 1 мкм толщ. Хлоропласт в молодых клетках состоит только из пристенных тяжей, в зрелых — из пристенных и внутренних.

Зооспоры яйцевидные, в среднем 6 мкм дл., 2,5 мкм шир., со жгутиками, при движении обычно загнутому назад, со стигмой, расположенной в задней части клетки.

Почва.

Швейцария

R. Starr (1955) указывал, что хлоропласт водоросли изменяется по мере роста клетки. В самых молодых клетках он имеет вид более или менее рассеченного полого шара. В клетках постарше хлоропласт представляет собой грубую сеть, состоящую из почти отдельных, прилегающих к оболочке частей. В зрелых клетках хлоропласт состоит из пристенной части, от которой в полость клетки идут тяжи, иногда соединяющиеся между собой и образующие внутреннюю сеть с довольно крупными ячейками. Зооспоры *D. fragrans* обильно образуются в течение двух первых дней после посева водоросли на свежую агаровую среду. Позже водоросль продуцирует преимущественно аплаоспоры.

2. *Dictyochloris pulchra* Deason et Hernd. (табл. 44, 4—7).

Deason, Herndon, 1989 : 130, fig. 2 i—l, 4 a—d.

Клетки до 37 мкм в диам. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, рассеченный, в зрелых — сетчатый, состоящий из пристенных и внутренних тяжей.

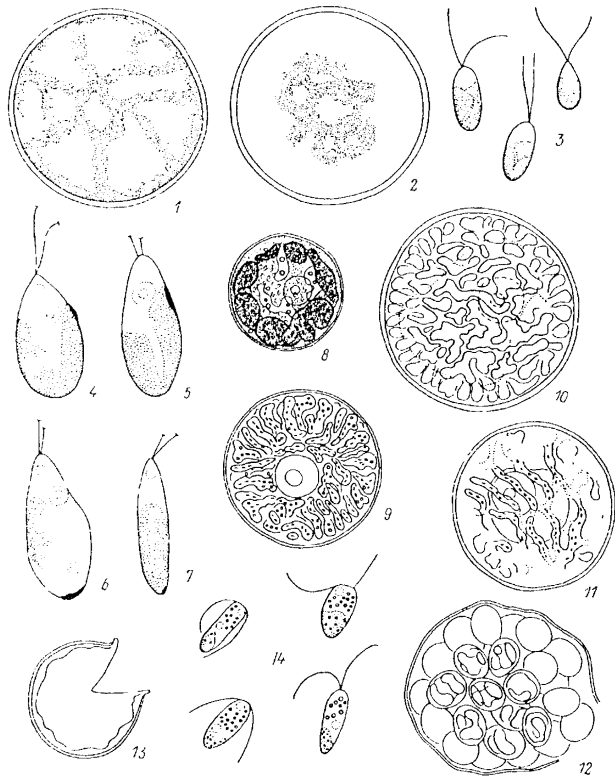


Таблица 44

1—3 — *Dictyochloropsis fragrans* Vischer ex Starb. 1, 2 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 3 — зооспора; 4—7 — *D. pulchra* Deason et Herndon. 4—7 — зооспоры (разное положение стигмы); 8—14 — *Dictyo chloropsis splendida* Geitler emend. Tsch. Woess var. *splendida*. 8 — материнская клетка, 9—11 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 12 — апланоспора, 13 — оболочка зооспорангия, 14 — зооспоры. (1—3 — по Starb, 1955; 4—7 — по Deason, Herndon, 1989; 8—12 — по Geitler, 1966; 13, 14 — по Tschermak Woess, 1978a)

Зооспоры кашлевидные или эллипсоидные, чуть уплощенные, 5,8—9,5 мкм дл., 2,1—3,7 мкм шир., с 1 сократительной вакуолью, варьирующей по положению стигмой, пристенным хлоропластом и передним ядром, из материнской оболочки освобождающиеся в слизистом пузыре.

Почва под рододендронами на высоте около 1000 м над ур. м.

США (штат Теннесси, Национальный парк).

D. pulchra отличается от предыдущего вида меньшей величиной вегетативных клеток и разнообразным положением стигмы в зооспорах.

Под 14 **DICTYOCHLOROPSIS** Geitl. emend. Tsch. Woess

Geitler, 1966 : 162, Tschermak-Woess, 1984 : 317

Клетки шаровидные, эллипсоидные, реже яйцевидные и грушевидные. Оболочка из целлюлозы и пектина, без слизи или окруженная слизью, иногда с чешуйками разнообразной формы неизвестной природы, покрывающими обычно не более половины поверхности клетки. Хлоропласт 1, сетчатый, однослойный, периферически или состоящий из нескольких слоев, с более или менее многочисленными пристенными и пронизывающими полость клетки тяжами. Запасные продукты — крахмал и масло. Ядро 1, крупное, центральное или слегка эксцентричное, довольно хорошо различимое в живых клетках. Рядом с ядром видна группа диктиосом.

Бесполое размножение зооспорами, апланоспорами и автоспорами, образующимися путем последовательного деления. Зооспоры освобождаются в слизистом пузыре посредством разрыва оболочки материнской клетки, апланоспоры и автоспоры — путем ее растворения или разрыва. Зооспорангия с желтоватым оттенком и большим количеством запасного крахмала. Зооспоры голые, метаболические, после прекращения движения принимающие шаровидную форму, с 2 широко расставленными жгутиками одинаковой длины, с 1—2 передними сократительными вакуолями, без стигмы.

Тип рода *Dictyo chloropsis splendida* Geitl. emend. Tsch. Woess.

Первоначально род был описан как размножающийся только автоспорами (Geitler, 1966). Способность водорослей к образованию наряду с автоспорами зооспор и апланоспор была обнаружена позже, тогда же было сделано соответствующее изменение родового диагноза (Tschermak-Woess, 1984).

Все водоросли, составляющие данный род, изучены в естественном состоянии, в том числе и в талломе лишайников, и в культуре. Это обстоятельство позволило сделать описание предельно полным.

Род характеризуется следующим комплексом признаков, отделяющим его от других родов, — сетчатым хлоропластом без пиреноида, голыми зооспорами, несущими 2 широко расставленных жгутика одинаковой длины, и неподвижными дочерними клетками 2 типов: апланоспорами и автоспорами.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Зрелые клетки шаровидные или эллипсоидные, без полярного утолщения
 1. Хлоропласт зрелых клеток многослойный, состоит из перешлепывающихся и заходящих в полость клетки тяжей
 - А. Зрелые вегетативные клетки до 28—40, изредка 45 мкм в диам., размножение осуществляется только зооспорами и апланоспорами 1. *D. splendida*
 - а. Клетки до 40—45 мкм в диам., без слизи 1a. var. *splendida*
 - б. Клетки до 28 мкм в диам., в культуре с толстым слоем индивидуальной слизи 1b. var. *gelatinosa*
 - Б. Зрелые вегетативные клетки до 29 мкм в диам., размножение осуществляется автоспорами, зооспорами и апланоспорами 2. *D. symbiontica*
 - а. Клетки шаровидные.
 - α. Клетки до 20 мкм в диам., размножение преимущественно автоспорами и в культуре, и в талломе лишайника 2a. var. *symbiontica*
 - β. Клетки до 29 мкм в диам., размножение зооспорами и апланоспорами, автоспоры образуются редко 2b. var. *pauciautosporea*
 - б. Клетки эллипсоидные 2в. var. *ellipsoidea*

Хлоропласт зрелых клеток состоит из 1 периферического слоя перенетянувшихся талес 3 *D. reticulata*
 15 Зрелые клетки почкорморфные шаровидные, эллипсоидные, яцевидные, грушевидные и почковидные, часто с утолщением на одном полюсе 4 *D. irregularis*

1 *Dictyochloropsis splendida* Geitl. emend. Tsch.-Woess.
 Geitler, 1966 : 162—163; Tschermak-Woess, 1978 : 188—191; 1984 : 317.
 Клетки одиночные, иногда в рыхлых скоплениях, шаровидные, реже слегка эллипсоидные, до 28—40, редко до 45 мкм в диам. Оболочка свободноживущих клеток тонкая, без слизи или со слизью, в естественных условиях иногда с чешуйками, покрывающими до 1/3—1/2 ее поверхности, в талломе лишайников (у фикобionтов) — до 3—3,5 мкм толщ. Хлоропласт от сплошного в самых молодых клетках до разнообразно и сильно рассеченного по мере роста клетки, в зрелых клетках состоящий из нескольких слоев перенетянувшихся талес и заполняющий почти всю полость клетки. Занасные продукты — мелкие эллипсоидные зерна крахмала, разбросанные преимущественно по внутренним язам хлоропласта, и бесцветное масло, обильное в покоящихся клетках.

Зооспоры обычно по 64—128, от широкоэллипсоидных до удлиненно-кашечевидных, с широкоокруглым или плоским передним концом, зауженным и иногда заостренным задним, дорсовентрально сплюснутые, 6—8 мкм дл., 2—4 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, с одной сократительной вакуолью, небольшим сплюснутым корытообразным хлоропластом, расположенным в задней части. Апланоспоры по 16—128, шаровидные, от 4 и более мкм в диам.; освобождающиеся путем разрыва или растворения материнской оболочки. Автоспоры не образуются.

Свободноживущая аэрофильная водоросль или фикобionт лишайников. Вид с 2 разновидностями.

1a Var. *splendida* (табл. 44, 8—14)
Dictyochloropsis splendida Geitler, 1966 : 162—163, fig. 1—5; Tschermak-Woess, 1978 : 188—191, fig. 1—2. — *Dictyochloropsis splendida* Geitler var. *splendida* in: Tschermak-Woess, 1984 : 316

Клетки до 40, максимум 45 мкм в диам., без слизи.
 Среди разнообразных аэрофильных водорослей, растущих на гнилой деревянной крыше; фикобionт лишайника *Chaenotheca bruneola*, растущего на гнилом дереве *Picea abies* (высота около 1000 м над ур. м.).
 Австрия (Лунц на р. Зее, окрестн. Биол. станции).

1b. Var. *gelatinosa* Tsch.-Woess. (табл. 45, 1—5).
 Tschermak-Woess, 1984 : 316—317, fig. 1—3.

Клетки до 25, максимум 28 мкм в диам., в талломе лишайника без слизи, изолированные в культуру окружены толстым слоем слизи.
 Фикобionт лишайника *Catinaria grossa*.
 Новая Зеландия.

От типовой разновидности отличается меньшей величиной вегетативных клеток, которые в культуре после изоляции из таллома лишайника окружаются толстым слоем слизи.

2 *Dictyochloropsis symbiontica* Tsch.-Woess.
 Tschermak-Woess, 1980b : 304.

Клетки шаровидные, до 29 мкм в диам., или эллипсоидные, до 25 мкм дл. и 21 мкм шир. Оболочка у свободноживущих клеток в естественных условиях или в культуре тонкая, иногда с чешуйками или слизью, в талломе лишайника — толстая. Хлоропласт в молодых клетках пристенный, сплошной или слегка рассеченный,

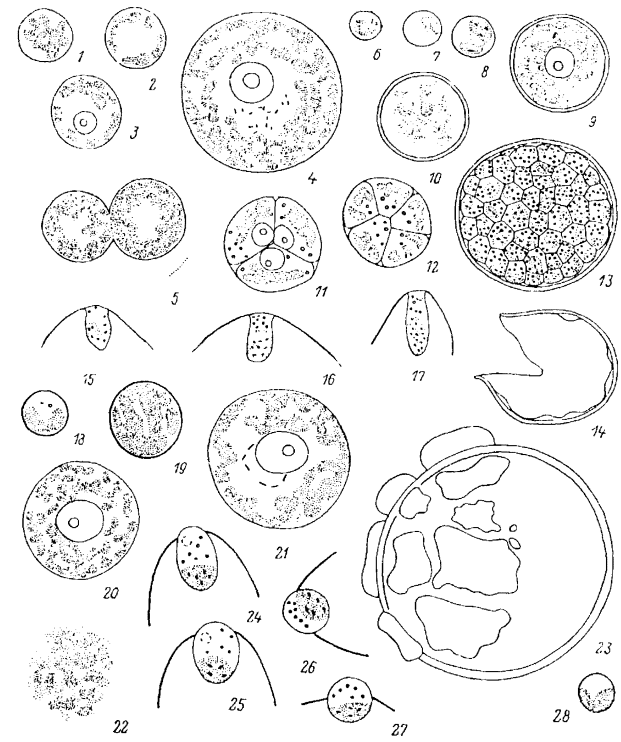


Таблица 45

1—5 — *Dictyochloropsis splendida* var. *gelatinosa* Tsch.-Woess 1—3 — молодые клетки, 4 — зрелая клетка, 5 — клетка со слизистой, 6—17 — *D. symbiontica* Tsch.-Woess var. *symbiontica* 6—8 — молодые клетки, 9, 10 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 11, 12 — апланоспоры, 13 — зооспоры, 14 — пустой зооспорангий, 15—17 — зооспоры, 18—28 — *D. symbiontica* var. *ruscistatorpica* Tsch.-Woess 18, 19 — молодые клетки, 20, 21 — зрелые клетки, 22 — фрагмент клетки (вид хлоропласта с поверхности), 23 — клетка с чешуйками, 24, 25 — зооспоры, 26, 27 — постепенное втягивание жгутиков оставшейся зооспорой, 28 — округлившаяся зооспора (1—5, 18—28 — по Tschermak-Woess, 1984, 6—17 — по Tschermak-Woess, 1980b).

с ростом клетки приобретающий сетчатую структуру и состоящий из грубых и часто пузырчато раздутых, расположенных в один слой талес или тонких и многослойных, пристенных и пронизывающих полость клетки. Занасные продукты — крахмал и многочисленные мелкие капли масла в клетках стареющей культуры.

Зооспоры и апланоспоры по 128, реже в меньшем количестве. Зооспоры с тупым передним концом, более или менее дорсовентрально сплюснутые, 5—7,5 мкм дл., 2—3 мкм шир., с 1 сократительной вакуолью, со сплошным

пристанным чашевидным хлоропластом; зооспорангии 14—19 мкм в диам. Автоспоры по 4—16, автоспорангии 7—11 мкм в диам.

Фикобионт лишайников или свободноживущая аэрофильная водоросль.

От *D. splendida* данный вид отличается меньшей величиной клеток и образованием наряду с зооспорами и апланоспорами автоспор. Из 3 разновидностей 2 — var. *symbiontica* и var. *ellipsoidea* — размножаются в таллом лишайника только автоспорами. Выделенные в культуру, они также преимущественно продуцируют автоспоры. Образование зооспор можно вызвать переносом водорослей в свежую среду. Третья разновидность, наоборот, редко образует автоспоры.

Вид с 3 разновидностями.

2a Var. *symbiontica* (табл. 45, 6—17).

Tschermak-Woess, 1980b : 304, fig. 5—7.

Клетки шаровидные, до 20 мкм в диам. Размножение преимущественно автоспорами.

Фикобионт лишайника *Chaenothecopsis consociata*, в свободноживущем состоянии — на *Pinus abies*

Австрия.

2b. Var. *pauciautosporica* Tsch.-Woess (табл. 45, 18—28).

Tschermak-Woess, 1984 : 317, fig. 6—7.

Клетки шаровидные, до 20—29 мкм в диам. Размножение преимущественно зооспорами и апланоспорами, редко автоспорами.

Фикобионт лишайника *Pseudocyphellaria aurata*.

Канарские о-ва (о-в Teneriffe).

От 2 других разновидностей отличается редким образованием автоспор.

2в Var. *ellipsoidea* Tsch.-Woess (табл. 46, 1—4)

Tschermak-Woess, 1980b : 304, fig. 8

Клетки эллипсоидные, до 25 мкм дл., 21 мкм шир. Хлоропласт более грубый, чем у глиновой разновидности. Размножение преимущественно автоспорами.

Фикобионт лишайника *Chaenothecopsis consociata*.

Австрия (Штирия).

От других разновидностей отличается эллипсоидными клетками.

3. *Dictyochloropsis reticulata* (Tsch.-Woess) Tsch.-Woess (табл. 46, 5—11).

Tschermak-Woess, 1984 : 317, fig. 4—5. — *Myrmecia reticulata* Tschermak-Woess, 1951 : 412—419, fig. 1—2; 1969 : 167—171; Geitler, 1965 : 603—605. — *Dictyochloris reticulata* (Tsch.-Woess) Reisinger, 1964 : 466.

Клетки одиночные или во временных скоплениях по 4—8, шаровидные, до 20 мкм в диам. Оболочка тонкая, иногда с тонким слоем слизи, в естественных условиях у свободноживущих особей иногда с чешуйками. Хлоропласт чашевидный или полый, шаровидный, обычно состоящий из 1 слоя переплетающихся тяжей различной толщины, изредка заходящих в полость клетки.

Зооспорангии и апланоспорангии 14—20 мкм в диам. Зооспоры и апланоспоры обычно по 32—64. Зооспоры веретеновидные, грушевидные и кашлевидные, с острым, реже тупым передним концом, 6—7,5 мкм дл., со жгутиками, немного длиннее тела зооспоры, 2 сократительными вакуолями, с корытообразным, слабо рассеченным хлоропластом, всегда с большим количеством крахмала; освобождающиеся в слизистом пузыре. Автоспоры по 4—8, редко по 16.

Аэрофильная свободноживущая водоросль и фикобионт многих лишайников.

Широко распространенный вид.

От других видов *D. reticulata* отличается однослойным хлоропластом, хотя иногда тяжи хлоропласта могут заходить и в полость клетки (Tschermak-Woess, 1984).

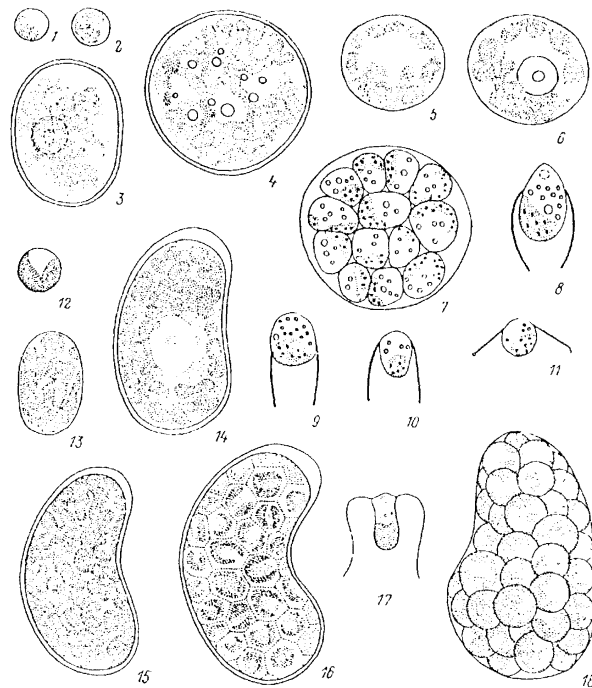


Таблица 46

1—4 — *Dictyochloropsis symbiontica* var. *ellipsoidea* Tsch.-Woess 1, 2 — молодые клетки, 3, 4 — зрелые клетки 5—11 — *D. reticulata* (Tsch.-Woess) Tsch.-Woess 5, 6 — зрелые клетки, 7 — зооспорангий, 8—11 — зооспоры 12—18 — *D. irregularis* Nakano et Isagi 12, 13 — молодые клетки, 14, 15 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 16 — зооспорангий, 17 — зооспора, 18 — апланоспорангий. (1—4 — по Tschermak-Woess, 1980, 5—11 — по Tschermak-Woess, 1984 12—18 — по Nakano, Isagi, 1987)

Под *Dictyochloropsis*, согласно его последнему описанию (Tschermak-Woess, 1984), имеет зооспоры с одной передней вакуолью В первоописании же *D. reticulata* (Tschermak-Woess, 1951) говорилось о 2 сократительных вакуолях, что подтверждалось и соответствующими рисунками.

4. *Dictyochloropsis irregularis* Nakano et Isagi (табл. 46, 12—18).

Nakano, Isagi, 1987 : 224, fig. 1—16.

Клетки одиночные, молодые — шаровидные, около 3 мкм в диам., или слегка эллипсоидные, зрелые — эллипсоидные, яйцевидные, грушевидные или почковидные, до 25 мкм дл., 18 мкм шир. Оболочка гладкая, 0,6—0,8 мкм толщ., у зрелых клеток с однополярным утолщением до 3,5 мкм. Хлоропласт в молодых клетках чашевидный, выступающий около половины поверхности клетки, в зрелых —

многослойный, сетчатый, состоящий из переплетающихся тяжей. Ядро центральное.

Зооспоры по 32—128, эллипсоидные, 3,5—5 мкм дл., 1,5—2,5 мкм шир., с 1 (?) сократительной вакуолью, с хлоропластом, выстилающим заднюю половину клетки, освобождающиеся в слизистом пузыре. Апланоспоры по 32—64, шаровидные, около 3 мкм в diam. Зооспоры и апланоспоры освобождаются путем разрыва материнской оболочки на ее утолщенном участке.

На коре *Picea jezoensis*.

Япония (о-в Хоккайдо).

Интересной особенностью данного вида является утолщение оболочки на одном из полюсов зрелых клеток. После превращения их в спорангии, при освобождении дочерних клеток разрыв материнской оболочки происходит именно на этом утолщенном участке. Кроме того, от остальных видов рода *D. irregularis* отличается большой полиморфностью зрелых вегетативных клеток.

Род 15. POLOIDION Pasch.

Pascher, 1944 : 358; Komárek, Fott, 1983 : 140—142.

Клетки одиночные, чаще в группах по 2, реже по 4, окруженные материнской оболочкой, короткоэллипсоидные, с ярко выраженной полярностью. Оболочка на одном полюсе сильно утолщенная и слоистая. Хлоропласт 1, пристенный, глубококашешевидный, у зрелых клеток часто надрезан выемкой. Пиреноид отсутствует. Ядро 1. Сократительные вакуоли иногда видны.

Бесполое размножение преимущественно апланоспорами, образующимися по 2 путем продольного деления прогонаста материнской клетки и освобождающиеся путем ее растворения. Зооспоры образуются редко, яйцевидно-грушевидные, толстые, с 2 жгутиками одинаковой длины, 2 сократительными вакуолями, глубококашешевидным хлоропластом, содержащим в передней части точечную стигму.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода. *Poloidion didymos* Pasch

Моногинный род.

Согласно первоописанию, апланоспоры обычно задерживаются в материнской оболочке, вследствие чего и образуются характерные для рода скопления, состоящие в массе из 2 клеток. Четырехклеточные группы редки и наблюдались только в культуре. Редко образующиеся зооспоры после короткого периода подвижности останавливаются и покрываются оболочкой, которая спереди утолщается и приобретает слоистость. Хотя А. Pascher (1944) и отнес свой род к хлорококковым водорослям, он в то же время указал на ряд особенностей, сближающих его с тетраспорными водорослями. В первую очередь это относится к полярности клеток, которая подчеркивается сильным утолщением оболочки на переднем полюсе клетки. В этом месте оболочка обычно состоит из нескольких слоев и по толщине может быть равной примерно 1/3 длины клетки. К этому же полюсу обращено и отверстие в хлоропласте. Полярность сохраняется и в 2-клеточных группах, где обе клетки ориентированы одинаково и передними полюсами они прижимаются к переднему полюсу материнской клетки. Кроме того, при выращивании водоросли в жидких средах в вегетативных клетках могут появляться сократительные вакуоли.

Poloidion didymos Pasch. (табл. 47, 1—5).

Pascher, 1944 : 359, fig. 1—5, tab. 5 a—e.

Клетки 15—17, реже 20 мкм дл.

На влажной почве и печеночных мхах.

Австрия (Альпы).

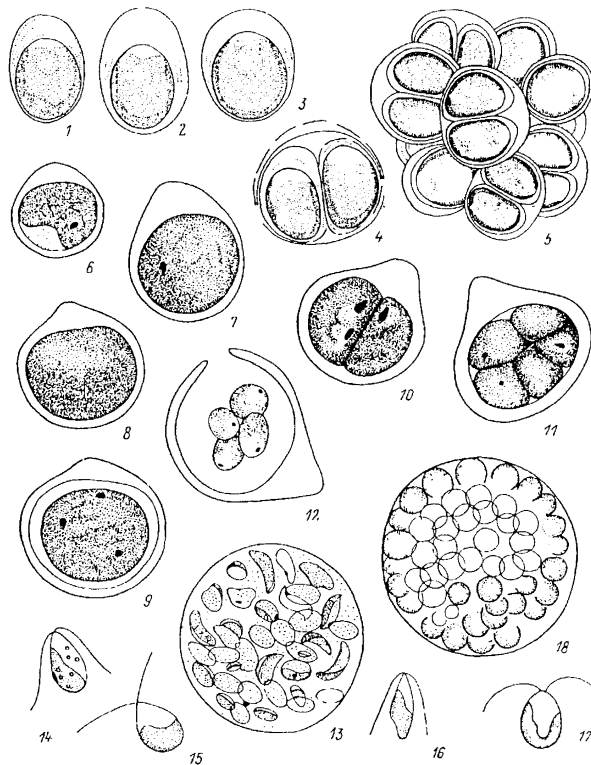


Таблица 47

1—5 — *Poloidion didymos* Pasch. 1—3 — одиночные клетки, 4, 5 — группы клеток; 6—12 — *Myrmecia globosa* Printz 6—9 — клетки разной величины, 10, 11 — образование зооспор, 12 — зооспорангий; 13—18 — *M. incisa* Reisingl 13 — зооспорангий, 14—17 — зооспоры, 18 — апланоспорангий (1—5 — по Pascher, 1944, 6—12 — по Printz, 1920, 13—18 — по Reisingl, 1964)

Род 16 MYRMECIA Printz

Printz, 1920 : 13—14; Tschermak-Woess, Plessl, 1948 : 203; Bourrelly, 1966 : 134; 1972 : 134; Андреева, 1978 : 442. — *Lobococcus* Reisingl, 1964 : 466; Komárek, Fott, 1983 : 145—146. — *Pulchrasphaera* Deason, 1967 : 20.

Клетки одиночные или в группах по 4—8 и более, шаровидные, эллипсоидные, яйцевидные или грушевидные, не всегда правильной формы. Оболочка тонкая или сравнительно толстая, с односторонним утолщением или без него, иногда утолщающаяся с возрастом культуры. Хлоропласт 1, пристенный, сплошной, рассе-

ядриной или лопастной. Пиреноид отсутствует. Запасный продукт — крахмал. Ядро 1, крупное.

Бесполое размножение зооспорами, апланоспорами и автоспорами. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, голые, после прекращения движения приобретают шаровидную форму.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода *Myrmecia globosa* Printz.

В первоначальных описаниях рода и типового вида (Printz, 1920) сведения относительно оболочек и жгутиков у зооспор отсутствовали. Однако в настоящее время эти признаки очень важны для установления родовых границ у одноклеточных зеленых водорослей. Поэтому Р. Bourrelly (1966, 1972) привел их в диагнозе рода, используя для этой цели описания тех видов рода, в которых такие данные имеются. Несомненно, что уточнение характеристики зооспор имеет большое значение и для *M. globosa* как типа рода. И если в дальнейшем обнаружится, что зооспоры этого вида построены по тому же типу, как и у остальных видов рода, т. е. голые и с 2 жгутиками равной длины, тогда объединение всех этих видов еще раз подтвердится. Если же у *M. globosa* будет обнаружен иной тип зооспор, встанет вопрос о разделении видов *Myrmecia* на разные роды. Н. Reising (1964) уже писал о возможном разделе *Myrmecia* на 2 рода: собственно *Myrmecia* (с видами *M. globosa* и *M. pyriformis*) и *Lobococcus*, который объединил бы остальные виды. Однако, опасаясь таксономических осложнений, он сохранил род *Myrmecia* единым, что и сейчас представляется вполне оправданным. Но, если к морфологическому своеобразию *M. globosa* при его дальнейшем изучении добавится нечто, чем у остальных видов тип зооспор, тогда последние придется выделять в самостоятельный род, для которого и будет использовано название *Lobococcus*.

В качестве представителей рода *Myrmecia* были описаны еще 2 вида: *M. aquatica* G. M. Smith (1933) и *M. pyriformis* Boye-Petersen (1928). Однако первый из них имеет центральный хлоропласт, а второй — пиреноид, вследствие чего оба вида должны быть исключены из данного рода. Точно определить их место в системе зеленых водорослей без повторного изучения типовых образцов невозможно, поскольку их описания недостаточно полны.

Водоросли рода *Myrmecia*, как и других родов данного семейства, продуцируют, в небольшом исключении, дочерини клетки 3 типов: зооспоры, апланоспоры и автоспоры.

От остальных родов сем. *Neochloridaceae* род *Myrmecia* отличает следующий комплекс признаков: 1) пристенный хлоропласт, без пиреноида, гладкие, лишенные структур оболочки вегетативных клеток и голые зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1 Оболочка вегетативных клеток толстая, около 2 мкм, с односторонним низким коническим утолщением 1. *M. globosa*
 1 Оболочка вегетативных клеток тонкая, с односторонним утолщением или без него
- 1 Хлоропласт сплошной, у молодых клеток в виде 2 округлых долей, соединенных более или менее узким мостиком, у взрослых клеток — с 3 и более, часто неправильными лопастями, иногда причудливо и сложно расщепленный 2. *M. incisa*
 2 Хлоропласт сплошной, реже перфорированный, всегда в виде двух округлых, соединенных мостиком долей, у взрослых клеток иногда выступающий почти всю периферию клетки, с ровным или неровным и слабоперфорированным краем.
 А Хлоропласт с неровным, слаболопастным краем, перфорированный 3. *M. macronucleata*

- Б Хлоропласт с ровным, лопастным краем, сплошной
 а. Оболочка зооспорангия с односторонним утолщением 4. *M. biatoremellae*
 б. Оболочка зооспорангия без утолщения
 а. Зооспоры со стигмой 5. *M. bisecta*
 б. Зооспоры без стигмы 6. *M. astigmatica*

1. *Myrmecia globosa* Printz (табл. 47, 6—12).

Printz, 1920 : 14—15, tab. 2, fig. 105—123; Андреева, 1978 : 444, табл. 1, рис. 1—18.

Клетки одиночные, от почти шаровидных до эллипсоидных, во взрослом состоянии 16—19 мкм в диам. Оболочка около 2 мкм толщ., с односторонним низким коническим утолщением. Хлоропласт выступающий всю периферию клетки или с отверстием, расположенным напротив утолщения оболочки. Ядро центральное.

Зооспоры, образующиеся путем последовательного деления, удлиненно-эллипсоидные, 3—3.5 мкм дл., с отчетливой стигмой, освобождающиеся через отверстие в материнской оболочке.

Кора дерева

Южн. Африка (окрестн. г. Дурбана).

M. globosa была описана по фиксированному материалу и по сравнению с другими, позднее открытыми видами, охарактеризована недостаточно полно.

От остальных видов рода *M. globosa* отличается более толстой оболочкой, несущей односторонний конический вырост, и ином формой хлоропласта.

2 *Myrmecia incisa* Reising (табл. 47, 13—18, табл. 48, 1—5).

Reising, 1964 : 460, fig. 20—21; Андреева, 1978 : 444, табл. 2, рис. 1—24.

Клетки одиночные, шаровидные, 3—3.5 мкм в диам. Оболочка тонкая, без односторонних утолщений. Хлоропласт молодых клеток с широкой вырезкой по середине поделен на 2 лопасти, с возрастом клетки, благодаря образованию глубоких боковых вырезов, неправильно-лопастной, расщепленной, с утолщенными (оптически более темными) участками, местами отступающий от оболочки, нередко с тонкоскладчатым краем и эллипсоидным или линзовидным, более светлым по окраске участком на одной из лопастей. Ядро почти центральное, 8 мкм в диам., с ядрышком 2.5 мкм в диам.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления. Зооспоры по 64 и 128, часто образующиеся, округлые, около 3 мкм в диам., яйцевидные, 3—3.5 мкм дл., 2—2.5 мкм шир., или веретеновидные и тогда дорсовентрально сплюснутые, со жгутиками, равными половине длины тела зооспоры, с коритовидным хлоропластом; сократительные вакуоли не видны, красная стигма видна только у зооспор, еще не вышедших из материнской оболочки, у подвижных зооспор она в виде утолщенной неокрашенной точки или отсутствует. Апланоспоры по 32 или 64, 3 мкм в диам., иногда, до освобождения из материнской оболочки, с крошечной палочковидной стигмой, после освобождения соединенные вместе.

Почвы.

Центральные Этальские Альпы (гора Белый Шар, 3739 м над ур. м.). — Россия (Кольский п-ов, Киров. обл., Прибайкалье) (Андреева, Штина — неопубликованные данные; Андреева, Сдобникова, 1975; Андреева и др., 1986).

От остальных видов рода *M. incisa* отличается формой хлоропласта, в частности наличием на одной из его лопастей более светлого линзовидного или эллипсоидного участка, объясняемого автором вида как следствие расхождения ламеллы в хлоропласте. Кроме того, у *M. incisa* не наблюдалось утолщения оболочки ни у вегетативных клеток, ни у зоо- и апланоспорангиев.

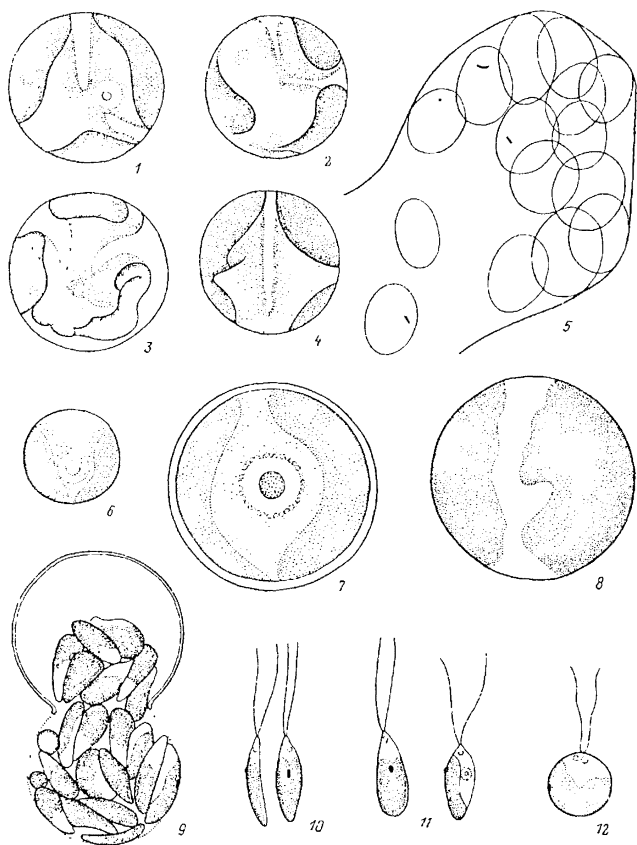


Таблица 48

1—5 — *Myrmecia tecta* Reisigl. 1—4 — зрелые клетки, 5 — освобождение апланоспор, 6—12 — *M. macronucleata* (Deason) V. Andr., 6 — молодая клетка, 7, 8 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 9 — освобождение зооспор, 10—12 — зооспоры (изменение формы по мере замедления движения). (1—5 — по Reisigl, 1964, 6—12 — по Deason, 1967).

3 *Myrmecia macronucleata* (Deason) V. Andr. (табл. 48, 6—12).
 Андреева, 1978 : 447—448, табл. 1, рис. 19—26. — *Pulchiasphaera macronucleata* Deason, 1967 : 20, fig. 1—15. — *Lobococcus macronucleata* (Deason) Bourdilly, 1972 : 524

Клетки одиночные или во временных скоплениях, шаровидные или почти шаровидные, до 25 мкм в диам. Оболочка от 0,5 до 1 мкм толщ., с возрастом культуры — до 5 мкм толщ. Хлоропласт в виде 2 больших дольчатых и иногда перфорированных лопастей, соединенных между собой узким мостиком. Запасный продукт — крахмал, равномерно распределенный по хлоропласту. Ядро до 7 мкм в диам., хорошо заметно в живых клетках.

Многочисленные зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления. Зооспоры веретеновидные, иногда дорсовентрально сплюснутые и изогнутые или шаровидные, 7 мкм дл., 3,5 мкм шир., с 2 передними сократительными вакуолями и маленькой стигмой в передней части хлоропласта; освобождающиеся в слизистом пузыре. Оболочка зооспорангия со слабым вздутием — место последующего образования выходной поры.

Песчаные дюны.

США (штат Алабама).

Согласно первоописанию, количество дочерних клеток зависит от размера материнской клетки. На агаре обычно образуются апланоспоры. Образование зооспор легко вызывается пересевом 2-недельной агаровой культуры в жидкую среду после полуночи. Утром следующего дня можно видеть активно движущиеся зооспоры. *M. macronucleata* имеет хлоропласт, по форме сходный с таковым *M. biatoretellae* и *M. bisecta*, но в отличие от последних он лопастной по краю и иногда перфорированный. *M. macronucleata* отличается от всех видов этого семейства образованием репродуктивных клеток.

4. *Myrmecia biatoretellae* Boye-Pet. (табл. 49, 1—8).

Petersen, 1957 : 634; Gertler, 1962 : 41—44, fig. 1—2; 1963 : 277—280, fig. 1—4; Андреева, 1978 : 444, табл. 3, рис. 1—5; Андреева и др. 1985 : 9—10, рис. 2 : 1—7. — *Myrmecia pyriformis* Tschermak-Woess & Plessl, 1948 : 203, fig. 1—4.

Клетки одиночные или в группах по 4—8, шаровидные, эллипсоидные и грушевидные, от 2,5 до 16 мкм, реже 31 мкм в диам. Оболочка тонкая, часто с одним боковым утолщением. Хлоропласт взрослых клеток выстилает почти всю внутреннюю поверхность оболочки, глубоким вырезом разделен почти до основания на 2 доли, гладкий и ровный или (обычно в галлуме лишайника) трещиноватый, с утолщениями, вздутиями, складками и лопастями, часто маскирующими вырез. Запасный продукт — крахмал. Ядро почти центральное, часто хорошо различимое в живых клетках.

Зооспоры и апланоспоры по 64—128 и автоспоры по 4—8 образуются путем последовательного деления. Зооспорангии с односторонним утолщением — ленточной пробкой в оболочке, способствующей его вскрытию и освобождению зооспор. Зооспоры грушевидные, заостренные, с 1 сократительной вакуолью, боковым хлоропластом, лежащим в задней части клетки, без стигмы; освобождающиеся в слизистом пузыре. Автоспоры обычно задерживаются в материнской оболочке и образуют тетраэдрические или пирамидальные комплексы.

Фикобионт лишайника *Biatorella simplex*. Почвы.

Австрия (Дюрнштейн). — Украина (Полесье). — Таджикистан (Гиссарский хр. 1350 м над ур. м.) (Чашлыгина, 1992).

Согласно первоописанию, водоросль может существовать как в форме одиночных клеток, так и в форме 4-, реже 8-клеточных скопления, имеющих правильную тетраэдрическую (в жидкой среде) или пирамидальную (на агаре) конфигурацию. Одиночные клетки происходят от зооспор, а соединенные в группы — от автоспор, задерживающихся в материнской оболочке. В процессе роста каждая автоспора вытягивается в длину по направлению радиуса материнской клетки, при этом ее оболочка утолщается на той стороне, которая обращена к центру группы. Односторонние утолщения оболочки особенно хорошо заметны у клеток, превращающихся в зооспорангии. Способ размножения водоросли, выделенной в куль-

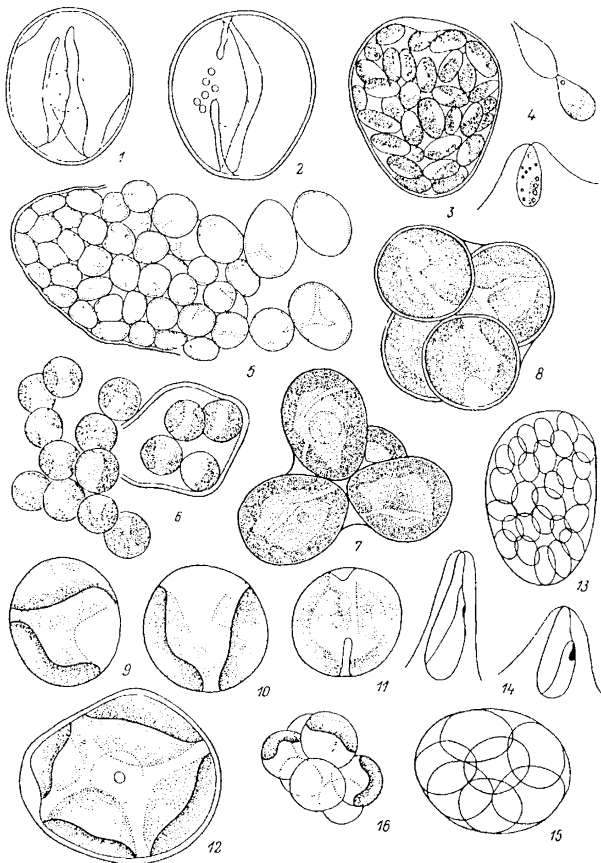


Таблица 49

1-8 - *Myrmecia bisecta* Boye Pet. 1, 2 - зрелые клетки, 3 - зооспорангий, 4 - зооспора, 5 - освобождение аниспоров, 6 - освобождение автоспоров, 7, 8 - комплексы автоспоров, 9-16 - *M. bisecta* Reitsgl. 9, 10 - зрелые клетки, 11 - клетка с вакуолями, 12 - делящаяся клетка с локальным утолщением оболочки, 13 - зооспорангий, 14 - зооспора, 15 - автоспорангий, 16 - автоспора (1-8 - по Tschernak-Woess, Plessl, 1948; 9-16 - по Reitsgl, 1964).

туру, в значительной степени определяется условиями ее произрастания. При оптимальном обеспечении солями размножение в питательной среде осуществляется преимущественно зооспорами. При менее благоприятных условиях преобладает образование автоспоров. В естественных условиях, в галломе лишайника, водоросль размножается автоспорами. На агаровых средах зооспорангии превращаются лишь клетки, непосредственно соприкасающиеся со средой. Если влаги имеется в достаточном количестве, зооспоры быстро освобождаются из материнской оболочки. Если влаги нет, они превращаются в аниспоровы. О том, что эти клетки в потенции были зооспорами, можно судить по наличию нектиновой пробки в оболочке спорангия. В ходе роста таких клеток материнская оболочка сильно растягивается и, наконец, разрывается. Освободившиеся неподвижные клетки в отличие от автоспоров развиваются одиночными. Размеры репродуктивных клеток в исходном описании не указаны.

Изучением *M. bisecta* в галломе лишайника занимался L. Geitler (1962, 1963). Он показал, что там водоросли довольно сильно отличаются от растущих в культуре. Выражается это в том, что клетки теряют характерную для них грушевидную форму и утолщение оболочки, а хлоропласт приобретает складчатую структуру, местами утолщается. В итоге хлоропласт становится похожим на центральный. При переводе водоросли в культуру типичные признаки вида обычно проявляются уже спустя 2 недели. L. Geitler отмечал также, что водоросли, выделенные из разных лишайников, ведут себя по-разному.

От остальных видов *M. bisecta* отличается или наличием хорошо выраженного утолщения в оболочке зооспорангия (нектиновой пробки), или сплошным гладким хлоропластом с ровным нелопастным краем, или тем и другим одновременно.

5 *Myrmecia bisecta* Reitsgl (табл. 49, 9-16).

Reitsgl, 1964 : 460-464, fig. 22-23; Desortová, 1974 : 114, 116, tab. 6, fig. 1-14; Андреева, 1978 : 452-454, табл. 5, рис. 1-22

Клетки одиночные или в скоплениях, шаровидные или изредка грушевидные, 3-25, в среднем около 15 мкм в диам. Оболочка тонкая, локальные утолщения только у грушевидных клеток и автоспорангиев. Хлоропласт в молодых клетках чашевидный, выступающий немного больше 1/2 поверхности клетки, в оптическом сечении U-образный, во взрослых клетках относительно толстый, полный, шаровидный, разделенный прямой и узкой вырезкой на 2 полушария, обычно неодинаковой величины, в основании соединенные более или менее узким мостиком. Ядро около 5.5 мкм, с ядрышком, хорошо заметное. Цитоплазма часто ячеистой структуры.

Зооспоры, аниспоровы и автоспоры образуются путем последовательного деления. Зооспоры по 16-32, образующиеся крайне редко, грушевидные или узковеретеновидные, около 5 мкм дл., со жгутиками, равными длине тела зооспоры, с грубой стигмой, расположенной в передней части пристенного хлоропласта; сократительные вакуоли не наблюдались. Оболочки зооспорангиев без утолщения. Аниспоровы, образующиеся наиболее часто и освобождающиеся после ослизнения материнской оболочки, скреплены в шаровидные прочные пакеты, распадающиеся на неправильные агрегаты по мере роста клеток. Автоспоры по 4-8, образующиеся сравнительно редко и длительное время остающиеся соединенными вместе; автоспорангии с односторонним утолщением оболочки почвы.

Центральные Этральские Альпы (2900 и 3160 м над ур. м.). — Широко распространенный вид в России и сопредельных государствах (Андреева и др., 1985, 1986; Андреева, Чаплыгина, 1989; Чаплыгина, 1975, 1976, 1996).

Наиболее характерной формой размножения водоросли являются неподвижные клетки, которые H. Reitsgl оценивает как нефункционирующие зооспоры. В описании они приведены под названием «аниспоровы».

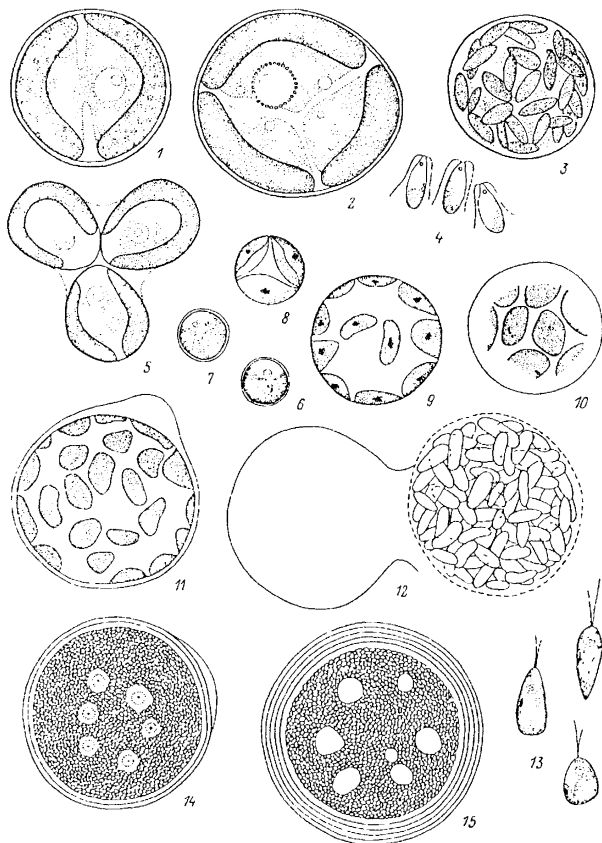


Таблица 50

1—5 — *Myrmecia astigmatica* Vinatzer 1 — зрелая клетка, 2 — делящаяся клетка, 3 — зооспорангий, 4 — зооспоры, 5 — группа молодых клеток. 6—15 — *Bracteococcus giganteus* Bisch. et Bold 6—8 — молодые клетки, 9, 10 — зрелые клетки (оптическое увеличение в 2000 раз), 11 — клетка с пузыреватым утолщением оболочки, 12 — освобождение зооспор, 13 — зооспоры различных форм по мере зачатия (вздутия), 14 — старая многоклеточная клетка с утолщенной оболочкой, 15 — старая клетка с утолщенной оболочкой и каплями масла (1—5 — по Vinatzer, 1975, 6, 7, 13 — по Bischoff, Bold, 1963, 8—12, 14, 15 — по Андреева, Чапыгина, 1989)

По строению хлоропласта *M. bisecta* сходна с *M. biatorellae* и *M. astigmatica*. От первого вида она отличается шаровидной формой вегетативных клеток (грушевидные клетки у нее встречаются как исключение) и отсутствием утолщения, или пектиновой пробки, на оболочке зооспорангия. От *M. astigmatica* *M. bisecta* отличается наличием стигмы у зооспор.

6. *Myrmecia astigmatica* Vinatzer (табл. 50, 1—5).

Vinatzer, 1975 : 223, fig. 6; Андреева, 1978 : 455, табл. 6, рис. 6—12.

Клетки одиночные или в скоплениях, шаровидные, слегка грушевидные или яйцевидные, до 15—20, иногда 25 мкм в диам. Оболочка без утолщений. Хлоропласт в виде 2 округлых и сплошных долей, соединенных между собой более или менее узким мостиком. Ядро хорошо различимо без окрашивания, с эксцентричным ядрышком, часто окруженное венцом крошечных гранул.

Зооспоры грушевидные или яйцевидные, 7—8 мкм дл., 3—4 мкм шир., со жгутиками, немного длиннее тела зооспоры, с 2 передними сократительными вакуолями, пристенным хлоропластом, без стигмы. Автоспоры в тетрадах, долго задерживаются в материнской оболочке и освобождаются путем ее разрыва или оснижения, иногда образуют большие скопления.

Почва, слой гумуса.

Альпы (гора Пичберг).

Приводимое здесь описание несколько отличается от оригинального. Это вызвано как некоторыми неясностями последнего, так и необходимостью унифицировать терминологию в пределах всего рода. В данном случае речь идет о неподвижных дочерних клетках. Согласно первоописанию, *M. astigmatica* кроме зооспор размножается неподвижными дочерними клетками 2 типов: тетрадами, или тетраспорами, и автоспорами. Термин «тетрады» не раскрывает происхождения дочерних клеток, а говорит лишь об их количестве. Образование 4, реже 8 неподвижных дочерних клеток, кроме зооспор и апланоспор, присуще *M. biatorellae* и *M. bisecta*. У этих видов данные клетки называются автоспорами. Поэтому ради единообразия тетрады, или тетраспоры, здесь названы автоспорами. Что же касается дочерних клеток, названных в первоописании автоспорами и полностью лишенных характеристики, то их природа остается также неясной. При способности водоросли размножаться зооспорами и по аналогии с другими видами рода можно предположить, что они представляют собой несостоявшиеся зооспоры, т. е. апланоспоры. Очевидно, что природа неподвижных дочерних клеток обоих типов нуждается в уточнении. В исходном диагнозе вида также отсутствуют сведения о способе клеточного деления, приводящего к образованию репродуктивных клеток всех 3 типов. Все неясности могут быть устранены лишь при повторном изучении типов культуры рассматриваемого вида.

По строению вегетативных клеток, и в частности по форме хлоропласта, *M. astigmatica* сходна с *M. bisecta* и *M. biatorellae*, но от первого вида она отличается отсутствием стигмы в зооспорах, а от второго — обычно более правильной шаровидной формой вегетативных клеток и отсутствием одностороннего утолщения клеточной оболочки.

Род 17. ELLIPTOCHLORIS Tsch.-Woess

Tschermak-Woess, 1980a : 71.

Клетки свободноживущие или фикобιονты лишайников, одиночные, широкоэллипсоидные или шаровидные, изредка почковидные и яйцевидные. Оболочка тонкая, крепкая, без слизи, в таломе лишайника иногда со слизью. Хлоропласт 1, пристенный, выстилающий около половины клеточной периферии, 2 глубокими вырезками разделенный на 2 доли, соединенные узким мостиком. Запасные продукты — мелкие плоские зерна крахмала, рассеянные по хлоропласту, и капли масла. Цитоплазма иногда сильно вакуолизированная. Ядро 1.

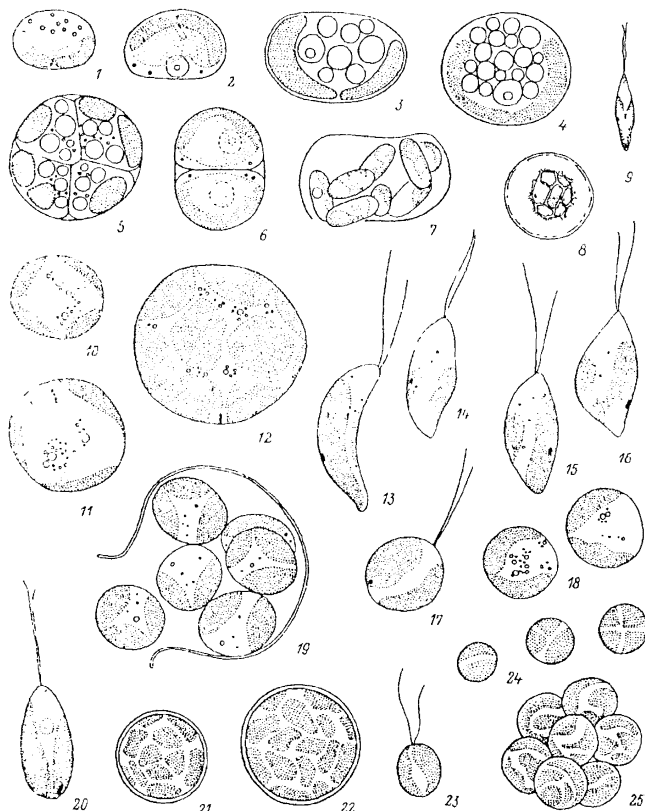


Таблица 51

1—7 — *Elliptochloris bilobata* Tsch. Woess. 1, 2 — молодые клетки, 3, 4 — зрелые клетки, 5, 6 — автоспорангии, 7 — освобождение палочковидных спор; 8, 9 — *Bracteacoccus coherentis* Bischoff et Bold. 8 — зрелая клетка (вид с поверхности), 9 — зооспора; 10—19 — *B. minor* (Chod.) Petrová. 10, 11 — молодые клетки, 12 — зрелая клетка, 13—16 — зооспоры, 17 — зооспора перед остановкой, 18 — остановившиеся зооспоры, 19 — освобождение апланоспор; 20 — *B. pseudominor* Bischoff et Bold. зооспора; 21—25 — *B. aggregatus* Tereg. 21, 22 — зрелые клетки, 23 — зооспора, 24 — одиночные апланоспоры, 25 — группа апланоспор. 11—7 — по Tschermak-Woess 1960a, 8, 9, 20 — по Bischoff, Bold, 1963, 10—19 — по Petrová, 1931, 21—25 — по Tereg, 1923.

Бесполое размножение 2—4 широкоэллипсоидными или шаровидными автоспорами и 8—16—32 палочковидными спорами (апланоспоры?).

Тип рода. *Elliptochloris bilobata* Tsch.-Woess.

Моноципный род.

В примечании к первоописанию говорится о том, что клетки водоросли, расположенные по краю галлома лишайника и свободные от грибов, иногда окружены слизистыми капсулами. В культуре слизь вокруг клеток не наблюдалась. По мнению автора рода, палочковидные споры по форме, количеству, характеру освобождения из материнской оболочки в слизи похожи на зооспоры и их следует считать производными от зооспор. Последние потеряли подвижность, и эта особенность наследственно закрепилась. В связи с этим автор больше склонен рассматривать *Elliptochloris* организмом, родственным зооспоровым водорослям типа *Myrmecia* и *Trochiscopsis*, поэтому и здесь он помещен в одно с ними семейство. *Myrmecia* и *Trochiscopsis* также имеют хлоропласт, разделенный на 2 доли, только у них он занимает в клетке большую площадь, чем у *Elliptochloris*. Данное различие, по мнению автора, весьма существенное и оценивается как родовое. Поскольку природа палочковидных дочерних клеток неясна, они названы просто спорами. Род, безусловно, нуждается в дальнейшем изучении на предмет уточнения способов размножения. Его следует сравнить с *Chlorella reniformis* Watanabe (1977c), для которой также характерно образование неподвижных дочерних клеток 2 типов. Кроме того, обе водоросли сходны по строению хлоропласта и отсутствию пиреноида (см. род *Chlorella*).

Elliptochloris bilobata Tsch.-Woess (табл. 51, 1—7).

Tschermak-Woess, 1960a : 71, fig. 1—4, Андреева, 1996. 3—8, рис. 1.

Шаровидные клетки до 13 мкм в diam., эллипсоидные — до 13 мкм дл и 10,5 мкм шир. Палочковидные споры 5—6, ирреджа до 8,5 мкм дл и 2—3,5 мкм шир. Фикобионт лишайников Почвы.

Австрия (гора Кногенберг). — Россия (Сев.-Зап. Кавказ — хр. Малая Хатна-нара, 2700 м над ур. м.) (Андреева, 1996).

Род 18. BRACTEACOCCLUS Tereg

Tereg, 1923 : 182—183; Starr, 1955 : 61—63, Bischoff, Bold, 1963 : 43—44.

Клетки одиночные или во временных скоплениях, молодые — шаровидные, почти шаровидные, иногда грушевидные или эллипсоидные, зрелые — шаровидные. Оболочка тонкая, гладкая или с пузыревидными выростами, иногда утолщающаяся с возрастом культуры. Хлоропласты от 1—2 в самых молодых клетках до многочисленных — в зрелых, пристенные, иногда в зрелых клетках частично перемещающиеся в полость клетки. Пиреноид отсутствует. Запасные продукты — крахмал и масло, с возрастом культуры часто окрашивающиеся в оранжево-красный цвет. Зрелые клетки обычно многоядерные.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры толые, метаболические, округляющиеся после прекращения движения, с 2 жгутиками слегка неравной длины.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Bracteacoccus minor* (Chod.) Petrová.

От остальных родов хлорококковых водорослей *Bracteacoccus* отличается следующим комплексом признаков: многочисленными пристенными хлоропластами без пиреноидов, толстыми зооспорами с 2 слегка разной длины жгутиками.

R. Starr (1955) перевел в род *Bracteacoccus* 8 видов из 6 разных родов и оценил их как недостаточно изученные, поэтому здесь они не приводятся. В качестве потенциального вида рода *Bracteacoccus* следует признать и *Distyococcus tiscosus* Korsch. (Коршиков, 1953). Все эти водоросли обладают несколькими пристенными хлоропластами, лишены пиреноидов. Однако для окончательного решения вопроса о их родовой принадлежности необходимы дополнительные исследования, в первую очередь по уточнению строения зооспор.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I Клетки крупные, в среднем 50—75, максимум 107 мкм в диам. 1 *B. giganteus*
- II Клетки меньшей величины.
1. Клетки в среднем до 30, максимум 55 мкм в диам. 2. *B. cohaerens*
2. Клетки меньшей величины, максимум 36 мкм в диам.
- А Клетки всех возрастов шаровидные или почти шаровидные.
- а. Клетки часто в скоплениях.
- α Клеточная оболочка иногда с пузыревидными выростами 3. *B. minor*
- β Клеточная оболочка гладкая, без пузыревидных выростов
* Клетки в среднем 12—18, максимум 25 мкм в диам. 4. *B. pseudominor*
- ** Клетки максимум 14 мкм в диам.
+ Зооспоры всегда шаровидные 5. *B. aggregatus*
- ++ Зооспоры при освобождении и активном движении веретеновидные, заостренные с обоих концов 6. *B. minutus*
- б. Клетки одиночные.
- α Клеточная оболочка иногда с пузыревидным выростом 7. *B. grandis*
- β Клеточная оболочка без пузыревидных выростов.
* Клетки до 25, максимум 36 мкм в диам. 8. *B. medianucleatus*
- ** Клетки до 14 мкм в диам
+ Хлоропласты в вегетативных клетках от 2 и более, нежные, пластинчатые; зооспоры шаровидные, с 2 хлоропластами 5. *B. aggregatus*
- ++ Хлоропласты в вегетативных клетках от 1 и более, относительно толстые; зооспоры веретеновидные, заостренные на обоих концах, или спереди заостренные, сзади округлые, с 1, часто рассеченным хлоропластом 6. *B. minutus*
- Б. Клетки, кроме шаровидных, часто грушевидные, эллипсоидные, удлинненные и перетянутые 9. *B. aerius*

1. *Bracteaococcus giganteus* Bisch. et Bold (табл. 50, 6—15).
Bischoff, Bold, 1963 : 44—46, fig. 70—72, 131—136; Андреева, Чап-
тыгина, 1989 : 9, 11, рис. 1 : 1—12.

Клетки всегда шаровидные, от 6 до 107 мкм в диам. Оболочка гладкая, иногда с 1 или несколькими пузыревидными выростами, с возрастом культуры утолщающаяся до 75 мкм. Хлоропласты пластинчатые, от нескольких крупных в молодых клетках до многочисленных мелких — в зрелых и стареющих. Запасные продукты — крахмал в большом количестве, с возрастом культуры — оранжевые капли масла. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры до 50, веретеновидные, 9—10,5 мкм дл., 3,5—4,2 мкм шир., со жгутиками короче тела зооспоры, 2 передними сократительными вакуолями, дисковидной экваториальной стигмой, 3—4 пристенными хлоропластами и передним ядром. Апланоспоры образуются часто.

Почвы
США (штат Техас). — Россия (Примор. край — южн. отроги Сихотэ-Алиня).
Согласно первоописанию (Bischoff, Bold, 1963), размер вегетативных клеток в среднем колеблется между 50 и 75 мкм, 107 мкм в диам. достигают стареющие клетки. В крупных клетках часть хлоропластов смещается в полость клетки. Зооспоры очень изменчивы по форме. Перед освобождением из материнской оболочки они шаровидные или яйцевидные, после освобождения — веретеновид-

ные, но с более тупым передним концом. После короткого подвижного периода задний конец зооспоры становится также тупым, а затем зооспоры приобретают шаровидную форму. Длина жгутиков зооспор равна 1/2—3/4 длины тела зооспоры. В материнской клетке образуется не менее 40 зооспор. Их образование можно стимулировать пересевом старой культуры с агаровой среды Болда, содержащей органику, на свежую агаровую среду Болда с добавкой дрожжевого экстракта (1 г дрожжей на 1 л среды). Стареющие культуры окрашиваются в оранжевый цвет. Сведения о типе деления при образовании дочерних клеток и способах их освобождения в первоописании вида отсутствуют.

От остальных видов рода отличается крупными клетками.

2. *Bracteaococcus cohaerens* Bisch. et Bold (табл. 51, 8, 9).
Bischoff, Bold, 1963 : 54—56, fig. 85—87, 144—145.

Клетки часто в шаровидных скоплениях, всегда шаровидные, в среднем около 30, максимум 55 мкм в диам. Оболочка тонкая, с возрастом заметно не утолщающаяся. Хлоропласты пластинчатые, с возрастом клетки не очень четкие. Запасный продукт — крахмал. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры веретеновидные, 5—6,5 мкм дл., 3 мкм шир., с маленькой стигмой, расположенной в задней части клетки, с 1 хлоропластом и 1 ядром, расположенными в передней части клетки; сократительные вакуоли не наблюдались. Апланоспоры образуются очень часто, 4—5,2 мкм в диам., после освобождения из оболочки материнской клетки остаются соединенными.

Почвы
США (штат Техас).

Водоросль размножается преимущественно апланоспорами. К их образованию обычно приступают клетки размером 20—30 мкм. Число апланоспор определяется величиной материнской клетки и условиями роста водоросли: в жидкой среде их обычно образуется больше, чем на агаре.

Двухднейные культуры на агаровой среде Болда светло-зеленого цвета, в 3-месячном возрасте они становятся оранжевыми.

3. *Bracteaococcus minor* (Chod.) Petrová (табл. 51, 10—19).

Petrová, 1931 : 221—228, fig. 1—7; Starr, 1955 : 63—64, fig. 143—153, Friedmann et Osampo-Paus, 1965b : 483—485, tab. 135, fig. 6—8, tab. 136, fig. 12, tab. 137, fig. 20—22, tab. 138, fig. 34, tab. 139, fig. 35—36, tab. 141, fig. 43 (fig. 6—8, 12, 20, 22, 34—36, 43); Чаптыгина, 1985 : 613, 615, рис. 1—18. — *Bracteaococcus minor* var. *desertorum* Friedmann et Osampo-Paus, 1965a : 485, fig. 1—5, 9—11, 13—19, 21, 23, 33, 37—42, 44, 46. — *Borjidiopsis minor* Chodat, 1913 : 174—176, fig. 147—148.

Клетки обычно шаровидные, 4,5—30 мкм в диам. Оболочка тонкая, гладкая, иногда с пузыревидными выростами, с возрастом заметно не утолщающаяся. Хлоропласты от 2 до многих, дисковидные, утолщенные в средней части, или полигональные, пристенные и частично внутренние. Запасные продукты — крахмал, иногда в виде скопления, имитирующих пиренонид, и масло, с возрастом культуры окрашивающееся обычно в оранжево-красный цвет. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления, из оболочки материнской клетки выходят свободными или в слизистом пузыре. Зооспоры метаболические, сразу после освобождения обычно вытянутые, с более выпуклой спинной и почти плоской брюшной сторонами, около 9 мкм дл., 2 мкм шир., иногда почти серповидные или шаровидные, около 4 мкм в диам., с 1, возможно, 2 сократительными вакуолями, с крошечной красной стигмой, расположенной в задней части хлоропласта (и клетки), с 2—3, реже 4 хлоропластами, часто различной величины. Апланоспоры иногда в скоплениях.

Повсеместно в почве.

По данным R. Starr (1955), изучавшего в культуре гиповой штамм вида, клетки водоросли на неорганической среде редко превышают 20 мкм в диам., но на средах с органикой могут вырастать до 85 мкм, при старении культуры они окрашиваются в оранжево-красный цвет.

4. *Bracteacoccus pseudominor* Bischoff et Bold (табл. 51, 20).

Bischoff, Bold, 1963 : 52—53, fig. 82—84, 143.

Клетки часто в неправильных скоплениях, почти шаровидные или шаровидные, зрелые — 12—18, максимум 25 мкм в диам. Хлоропласты крупные, иластинчатые. Зрелые клетки многоядерные. Зооспоры и апланоспоры образуются путем продольного деления.

Зооспоры примерно по 30—50, яйцевидные, слегка сплюснутые дорсовентрально, 6,5—7,5 мкм дл., 2,2—2,8 мкм шир., с 2 передними сократительными вакуолями, задней дисковидной стигмой, 2 хлоропластами, срединным или чуть смещенным к переднему концу ядром, освобождающиеся путем разрыва оболочки материнской клетки в слизистом пузыре. Апланоспоры по 2—16, около 5 мкм в диам., после освобождения обычно в больших скоплениях неправильной формы.

Почва

США (штат Техас).

Сведения о запасных продуктах водоросли в первоописании не приводятся. Сообщается лишь, что молодые, 2-недельные культуры на агаровой среде Болда светло-зеленые, со временем приобретающие темно-зеленую окраску, а в 3-месячном возрасте края колоний окрашиваются в оранжевый цвет.

Очень похож на *B. minor*, от которого отличается меньшей длиной зооспор и, по мнению авторов вида, менее правильной формой вегетативных клеток, более крупными хлоропластами и яйцевидными зооспорами.

5. *Bracteacoccus aggregatus* Tereg (табл. 51, 21—25)

Tereg, 1923 : 182—183, 191—192, tab. 1, fig. 2 : 1—7; Андреева и др., 1985 : 5, 7, рис. 1 : 1—4.

Клетки обычно одиночные, шаровидные, 4—14 мкм в диам. Оболочка тонкая, слабо ослизняющаяся. Хлоропласты от 2 до 10 и более, нежные, иластинчатые, неправильной формы. Цитоплазма бесцветная, прозрачная.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем одновременного деления в различном количестве (в зависимости от величины материнской клетки), освобождаются путем разрыва оболочки материнской клетки. Зооспоры шаровидные, с 2 хлоропластами, с очень коротким периодом подвижности. Апланоспоры шаровидные, часто в неправильных, постепенно распадающихся скоплениях.

Почвы и вулканические выбросы.

Германия. — Россия (Лен. обл., Примор. край — южн. отроги Сихотэ-Алиня, Курчич о-ва — о-в Кунашир, вулкан Тятя). — Украина (Полесье). — Туркмения (сев.-зап. предгорье Паропамиза). — Таджикистан (Гиссарский хр., 1350—1600 м над ур. м.) (Андреева, Чаплыгина, 1989; Чаплыгина, 1987, 1992, 1996; Штина и др., 1992).

Сведения о запасных продуктах, числе ядер в зрелых клетках и подробная характеристика зооспор в первоописании вида отсутствуют.

По размерам клеток вид ближе всего стоит к *B. minutus*, от которого отличается только шаровидной формой зооспор.

6. *Bracteacoccus minutus* Schwarz (табл. 52, 1—5).

Schwarz, 1979 : 202—203, fig. 5 a—e.

Клетки обычно одиночные, реже в неправильных скоплениях, шаровидные, в среднем 8—12, максимум 14 мкм в диам. Оболочка гладкая, тонкая. Хлоропласты в молодых клетках от 1 до 4, тонкие, в зрелых — многочисленные, довольно толстые. Запасный продукт — капли масла, при старении культуры многочисленные и окрашенные в красный цвет. Зрелые клетки многоядерные.

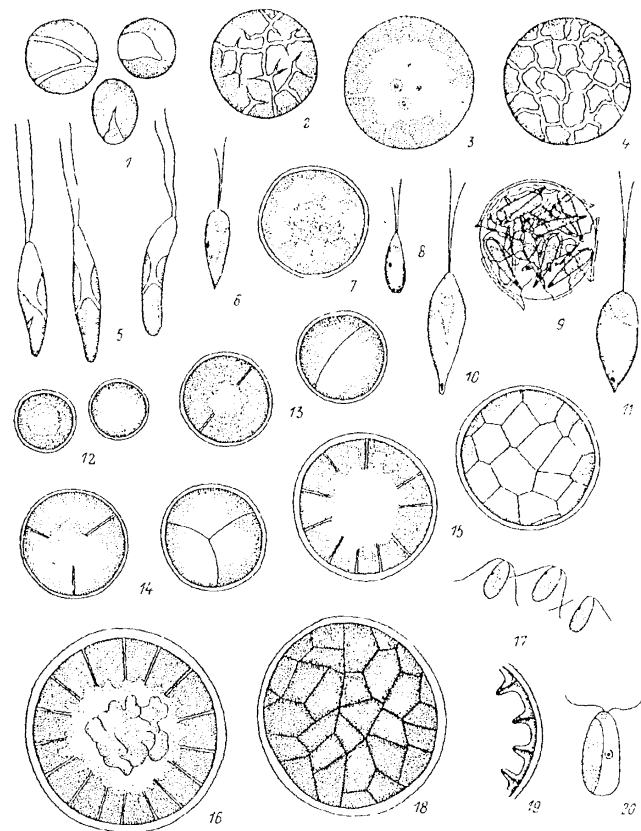


Таблица 52

1—5 — *Bracteacoccus minutus* Schwarz: 1 — молодые клетки, 2—4 — зрелые клетки, 5 — зооспоры; 6 — *B. grandis* Bischoff et Bold: зооспора, 7, 8 — *B. medionucleatus* Bischoff et Bold: 7 — зрелая клетка, 8 — зооспора; 9—11 — *B. varians* Bischoff et Bold: 9 — освобождение зооспор, 10, 11 — зооспоры, 12—17 — *Bracteacoccus varians* Seitz: 12, 14 — молодые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 15 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 16 — зрелая клетка с пристенными и внутренними хлоропластами, 17 — зооспоры, 18, 19 — *B. pseudovarians* Korsch: 18 — зрелая клетка (вид с поверхности), 19 — фрагмент хлоропласта в оптическом сечении; 20 — *B. schumacherensis* Metting: зооспора (1—5 — по Schwarz, 1979, 6; 11 — по Bischoff, Bold, 1963; 12—17 — по Starr, 1955; 18, 19 — по Коршиков, 1953; 20 — по Metting, 1980).

Зооспоры спереди заостренные, сзади округлые или веретеновидные, более или менее заостренные на обоих полюсах, 8—12 мкм дл., 2 мкм шир., со жгутиками, слегка превышающими по длине тело зооспоры, часто с рассеченным хлоропластом, без стигмы. Апланоспоры образуются часто. Зооспоры и апланоспоры освобождаются путем разрыва оболочки материнской клетки.

Почва с морского побережья.
Югославия (Далмация)

На агаровой среде Бола темно-зеленые с легким блеском колонии при старении окрашиваются в кирпично-красный цвет (Schwarz, 1979).

От наиболее близкого вида *B. aggregatus* *B. minutus* отличается формой зооспор, от остальных видов рода — меньшей величиной вегетативных клеток и отсутствием стигмы у зооспор.

7 *Bracteococcus grandis* Bisch. et Bold (табл. 52, 6).

Bischoff, Bold, 1963 : 48—49, fig. 76—79, 139; Чаплыгина, 1985 : 615, рис. 19—28.

Клетки всегда шаровидные, в среднем до 24—26, максимум 35 мкм в диам. Оболочка тонкая, иногда с пузыревидным утолщением, с возрастом заметно не утолщающаяся. Хлоропласты от 3 до многих, мелкие, пластинчатые, прилегающие и внутренние. Запасный продукт — крахмал. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления. Зооспоры по 8—32, веретеновидные, с передним тупым и заостренным задним концами, 8.5—10 мкм дл., 2—3.5 мкм шир., со жгутиками, примерно равными по длине телу зооспоры, с передними сократительными вакуолями, маленькой срединной стигмой, 2—3 рассеченными хлоропластами и передним ядром. Апланоспоры в среднем 5.5 мкм в диам., образуются часто.

Почвы.

США (штат Техас). — Россия (Моск. обл., п-ова Таймыр и Камчатка) (Чаплыгина, 1976).

Водоросль размножается преимущественно апланоспорами, причем в апланоспорангий могут превратиться клетки любых размеров. Число апланоспор зависит от размера материнской клетки, мелкие клетки продуцируют приблизительно до 25 апланоспор (Bischoff, Bold, 1963).

По размерам клеток *B. grandis* похож на *B. medionucleatus*, но отличается от него тем, что его ядра разбросаны, а не собраны в центре клетки, и, кроме того, наличием (иногда) пузыревидных выростов на оболочке вегетативных клеток и более длинными зооспорами несколько иной формы.

8 *Bracteococcus medionucleatus* Bisch. et Bold (табл. 52, 7, 8).

Bischoff, Bold, 1963 : 47—48, fig. 73—75, 137—138.

Клетки почти шаровидные или шаровидные, 3—25, максимум 36 мкм в диам. Оболочка гладкая, тонкая, с возрастом заметно не утолщающаяся. Хлоропласты пластинчатые, от нескольких крупных в молодых клетках до многочисленных и более мелких, частично переходящих в полость клетки, — в зрелых; в полости клетки хлоропласты расположены в виде сетки. Запасный продукт — крахмал. Зрелые клетки многоядерные, ядра обычно расположены в центре клетки.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления. Зооспоры вытянутые, с заостренным передним и округлым задним концами, 3.5—5 мкм дл., со жгутиками, чуть превышающими в длину тело зооспоры, с крошечной срединной стигмой, 1—2 хлоропластами и передним ядром.

Прерии, целинная почва.

США (штат Техас).

Хлоропласты частично перемещаются в полость клетки и располагаются в виде сетки в клетках размером от 16—18 мкм. Культуры 3-месячного возраста остаются зелеными со слабыми признаками желтизны по краю колоний (Bischoff, Bold, 1963).

9 *Bracteococcus aeriis* Bisch. et Bold (табл. 52, 9—11).

Bischoff, Bold, 1963 : 50—52, fig. 80—81, 140—142.

Клетки одиночные, молодые — грушевидные, эллипсоидные или шаровидные,

зрелые — шаровидные, максимум 28 мкм в диам. Оболочка гладкая, тонкая, утолщающаяся в культурах 6-недельного возраста до 4.5 мкм. Хлоропласты немногочисленные, крупные, пластинчатые, с ростом клетки частично смещающиеся в ее полость. Запасный продукт — масло, по мере старения клеток окрашивающееся в оранжевый цвет. Зрелые клетки многоядерные.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем прогрессивного деления и освобождаются путем разрыва оболочки материнской клетки. Зооспоры эллипсоидные или яйцевидные, с заостренным задним концом, 5.5—8.2 мкм дл., 3.4—4.2 мкм шир., с 2 передними сократительными вакуолями, зашей стигмой, 1—2 хлоропластами и передним ядром. Апланоспоры около 5 мкм в диам.

Воздушная пыль.

США (штат Техас).

Средний размер зрелых клеток около 15 мкм, они обычно преобладают в культурах и содержат по 6—8 хлоропластов. Средний размер зооспорангиев 14—16 мкм. Чаще всего образуется по 16 зооспор, но их число, так же как и число апланоспор, варьирует в зависимости от размера материнской клетки.

Культуры 2-недельного возраста на агаровой среде Бола желтовато-зеленые, в 3-месячном возрасте они окрашиваются в оранжево-коричневый цвет (Bischoff, Bold, 1963).

Род 19. *DICTYOCOCCLUS* Gern. emend. Starr

Gerneck, 1907 : 231—232, Starr, 1955 : 55—56

Клетки одиночные, шаровидные. Оболочка гладкая, утолщенная в стареющих культурах. Хлоропласты многочисленные, в молодых клетках — пристенные, в зрелых — пристенные и внутренние, обычно с загнутыми в полость клетки краями и выростами на внутренней поверхности. Период отсутствует. Клетки многоядерные.

Бесполое размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, без оболочки, округляющиеся после прекращения движения.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Dictyococcus varians* Gern. emend. Starr

От остальных родов данного семейства отличается следующим комплексом признаков: многочисленными хлоропластами с внутренними выростами, отсутствием пиреноида и толстыми зооспорами с 2 жгутиками одинаковой длины. Период подвижности зооспор непродолжительный.

Из 3 видов рода *Dictyococcus* из почвы описан только один — *D. schumacherensis*. Остальные рассматриваются как потенциально почвенные.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Клетки до 60 мкм в диам. 1. *D. varians*
II. Клетки до 11—40 мкм в диам.
1. Клетки до 40 мкм в диам. 2. *D. pseudovarians*
2. Клетки до 11 мкм в диам. 3. *D. schumacherensis*

1 *Dictyococcus varians* Gern. emend. Starr (табл. 52, 12—17).

Gerneck, 1907 : 231—232, tab. 11, fig. 16—18; Starr, 1955 : 57—61, fig. 128—142.

Клетки шаровидные, до 60 мкм в диам. Оболочка в стареющих культурах до 3—4 мкм толщ.; наружные слои оболочки часто сбрасываются старыми клетками. Протопласт клетки состоит из нескольких сегментов, разделенных плазматическими мембранами; с ростом клетки число сегментов увеличивается. Каждый сегмент с 1, обычно полигональным хлоропластом, имеющим загнутые в полость клетки края и с внутренней стороны несущим различное число центростремительно направленных выростов. Запасные продукты — крахмал, иногда масло.

Зооспоры янцевидные, в среднем около 7,5 мкм дл., 3 мкм шир., с переднеи шнейной стимой. Апланоспоры образуются в большом количестве.

Вода из пруда.

Англия (окрестн. г. Глазго)

Согласно R. Starr (1955), вегетативные клетки *D. varians* шаровидные и лишь в старых культурах появляются отдельные крупные, слегка асимметричные клетки. Хлоропласт водоросли в молодых клетках представляет собой полую сферу. Внутренние выросты у него отсутствуют или только намечаются. С ростом клетки в хлоропласте появляются щели, причем первая делит его примерно на 2 равные части. Постепенно число щелей увеличивается и, наконец, хлоропласт оказывается разделенным на многочисленные отдельные пластинки с загнутыми внутрь краями, иногда снабженные внутренними выростами. Водоросль чаще размножается апланоспорами.

2 *Dictyococcus pseudovarians* Korsch (табл. 52, 18, 19).

Коршиков, 1953 . 127, рис. 66

Клетки шаровидные, обычно 20—30, максимум 40 мкм в диам. Оболочка тонкая, у молодых клеток тонкая, у старых — сильно утолщенная. Хлоропласты тесно прилегающие друг к другу, с загнутыми внутрь клетки краями. Ядра мелкие, расположенные в центральной части клетки.

Зооспоры образуются путем одновременного деления, освобождаются в слизистом пузыре, 7—10 мкм дл., 3 мкм шир., со жгутиками, немного короче тела зооспоры

В культуре водорослей.

Украина (окрестн. г. Харькова).

А. А. Коршиков (1953) указывал, что у старых клеток часть хлоропластов может смещаться в полость клетки, вследствие чего рассмотреть их содержимое невозможно. Неподвижные репродуктивные клетки в первоописании не упомянуты. По сравнению с предыдущим видом данный вид изучен и описан менее полно. Можно предположить, что он, как и все размножающиеся зооспорами водоросли, может размножаться и с помощью апланоспор.

3 *Dictyococcus schumacherensis* Metting (табл. 52, 20).

Metting, 1980 . 299, fig. 4, 10.

Клетки шаровидные или почти шаровидные, от 6 до 11 мкм в диам. Оболочка тонкая. Хлоропласт в молодых клетках двудольчатый, в зрелых состоящий из 3—6 сегментов с папиллообразными внутренними выростами.

Зооспоры янцевидные, около 4 мкм дл., 2 мкм шир., с 1 пристенным ленточным хлоропластом

Почва.

США (штат Вашингтон).

Семенство 5. PALMELLA CEAE Lemm.

Водоросли колоннальные. Колонии микроскопические, реже макроскопические, прикрепленные или свободноплавающие, слизистые, с гомогенной или слоистой слизью, шаровидные, овальные, неправильные до аморфных или плоские, табличевидные и неправильно-листовидные, нитчатые ветвящиеся или неветвящиеся. Клетки шаровидные, яйцевидные, эллипсоидные, не всегда правильной формы, по одной или группами равномерно распределены по слизи и слизистым тяжам или только на концах тяжей. Оболочка гладкая. Хлоропласты от 1 до многих, с пиреноидом или без него. В вегетативных клетках иногда сохраняются сократительные вакуоли.

Бесполое размножение 2- или 4-жгутиковыми зооспорами и апланоспорами.

Половой процесс — изогамия или анизогамия
Типовой род: *Palmella* Lyngb.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДСЕМЕЙСТВ

- I. Колонии плоские, табличевидные и неправильно-листовидные, или в виде слизистых тяжей; клетки в слизи расположены рядами или только на концах тяжей 1. *Hormotiloideae*
- II. Колонии шаровидные, овальные, неправильной формы или аморфные, клетки распределены по слизи равномерно, одиночно или небольшими группами 2. *Palmelloideae*

Подсемейство 1. HORMOTILOIDEAE

Колонии слизистые, в виде ветвящихся или неветвящихся нитей или плоские, табличевидные и неправильно-листовидные. Слизь гомогенная или слоистая. Клетки шаровидные, яйцевидные, эллипсоидные, расположенные рядами по слизи и слизистым тяжам или только на их концах по одной или маленькими группами. Хлоропласт пристенный, с пиреноидом или без него. Сократительные вакуоли у некоторых представителей сохраняются в вегетативных клетках.
Бесполое размножение 2- и 4-жгутиковыми зооспорами и апланоспорами

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Зооспоры с 2 жгутиками 1. *Hormotila*
- II. Зооспоры с 4 жгутиками 2. *Hormotilopsis*

Род 1. HORMOTILA Borzi

Borzi, 1883 : 99, Коршиков, 1953 . 207, Komárek, Fott, 1983 . 76.

Колонии более или менее шаровидные, с обширной слоистой слизью, или состоящие из цилиндрических, простых, дихотомически или тетрадомически разветвленных слоистых или гомогенных слизистых тяжей. Клетки шаровидные или широкоэллипсоидные, по одной или группами равномерно распределены по слизи и слизистым тяжам или расположены только на концах тяжей, иногда одиночные. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид имеется или отсутствует. Ядро 1.

Размножение зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Hormotila mucigena* Borzi.

С позиции современных представлений о родовых критериях у микроскопических зеленых водорослей род *Hormotila* является сборным родом, так как он объединяет виды с разным типом зооспор (голыми и одетыми оболочкой), а также виды, имеющие пиреноид или лишенные его. В то же время все виды характеризуются одной общей и своеобразной особенностью — наличием древовидных слизистых колоний, в связи с чем соединение в одном роде столь обособленных по другим признакам видов в какой-то мере представляется оправданным. Однако окончательная оценка и решение судьбы данного рода могут быть осуществлены только путем сравнительного изучения всех его представителей. Описанные разными авторами и в разное время, практически на протяжении 80 лет, виды *Hormotila* охарактеризованы с различной степенью полноты и поэтому по ряду признаков трудно сравнимы.

Особое внимание при изучении водорослей должно быть уделено их размножению, в первую очередь способам, которые приводят к образованию колоний. Согласно А. А. Коршикову (1953), их образование связано с вегетативным делением. И этот признак А. А. Коршиков внес в характеристику рода *Hormotila*

Позже американские альгологи (Trainor, Hilton, 1964) на примере описываемого ими вида *H. blennista* показали, что образование колоний связано с апланоспорами. Этот путь возникновения колоний, на наш взгляд, выглядит более убедительным применительно и к 2 другим видам рода. Поэтому сведения о вегетативном делении в описании рода здесь не включены.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Пиреноид имеется.
 1. Зооспорангии до 30 мкм в диам.; зооспоры голые (?), 3—5 мкм дл., 1—2,5 мкм шир. 1. *H. mucigena*
 2. Зооспорангии до 17 мкм в диам.; зооспоры с оболочкой, 6—11 мкм дл., 3—7 мкм шир. 2. *H. blennista*
 II. Пиреноид отсутствует 3. *H. ramosissima*

1. *Hormotila mucigena* Borzi (табл. 53, 1—7).
 Borzi, 1883 : 99, tab. 8—9; Коршиков, 1953 : 207—208, рис. 140; Комаре́к, Fott, 1983 : 78, tab. 15, fig. 1.

Колонии более или менее шаровидные, с обширной, часто слоистой слизью или состоящие из простых или дихотомически разветвленных слизистых тяжей. Клетки эллипсоидные, яйцевидные, шаровидные, 4—12 мкм в диам., в шаровидных колониях расположены группами по 2—4—8—16, в тяжях — на всем их протяжении или только на концах; иногда одиночные. Пиреноид имеется.

Зооспорангии до 30 мкм. Зооспоры, возникающие путем одновременного деления по 8—64, эллипсоидные, удлиненно-яйцевидные, с оттянутым бесцветным носком, 3—5 мкм дл., 1—2,5 мкм шир., голые (?), с боковой красной стигмой; освобождающиеся через боковое отверстие в материнской оболочке.

На влажных скалах, стенах родников.

Италия (г. Мессина).

Первоописание вида очень обстоятельно проиллюстрировано, что существенно облегчить узнавание водоросли, однако диагноз нельзя признать удовлетворительным с позиции современных знаний о водорослях, так как в нем отсутствует характеристика хлоропласта и пиреноида. Оригинальные рисунки позволяют предположить, что зооспоры *H. mucigena* лишены оболочки, поскольку они изображены очень метаболическими. Однако это предположение нуждается в подтверждении.

2. *Hormotila blennista* Trainor et Hilton (табл. 54, 1—3).

Trainor, Hilton, 1964 : 101, fig. 1—6; Комаре́к, Fott, 1983 : 78—80, tab. 15, fig. 2.

Клетки в молодых быстро растущих культурах в слизистых скоплениях, в стареющих культурах — на концах толстых, слоистых, ветвящихся, слизистых тяжей; иногда одиночные, шаровидные, до 12 мкм в диам. Оболочка со слизью. Хлоропласт чашевидный. Пиреноид 1.

Зооспорангии до 17 мкм в диам. Зооспоры по 2—16, образующиеся путем последовательного деления, освобождающиеся путем разрыва оболочки материнской клетки, удлиненные, яйцевидные или округлые, 6—11 мкм дл., 3—7 мкм шир., с оболочкой, передней стигмой, 2 сократительными вакуолями.

Кукурузное поле, почва.

США (штат Коннектикут).

Авторы вида наряду с 2-жгутиковыми зооспорами наблюдали также зооспоры с 4 жгутиками. Объяснение этому они видят в неполном расщеплении зооспор, что отмечается и для водорослей других родов.

От *H. mucigena* данный вид отличается более крупными зооспорами с оболочкой, меньшей величиной зооспорангиев и в случае образования колоний со

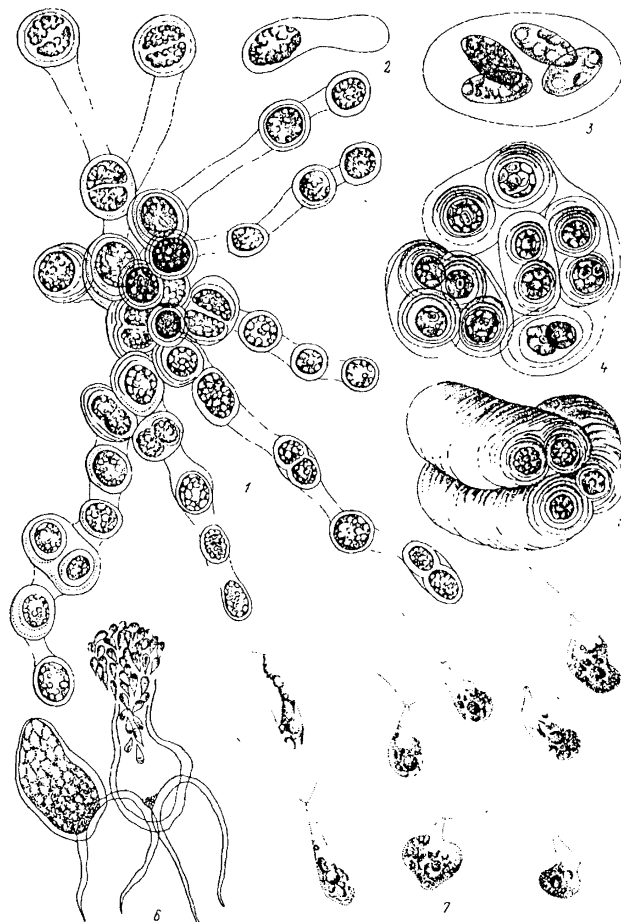


Таблица 53

1—7 — *Hormotila mucigena* Borzi. 1 — колония, 2 — начало образования колонии, 3 — молодая колония, 4 — колония типа *Gloeocystis*, 5 — образование слизистых тяжей, 6 — зооспорангии (часть колонии), 7 — зооспоры (По Borzi, 1883)

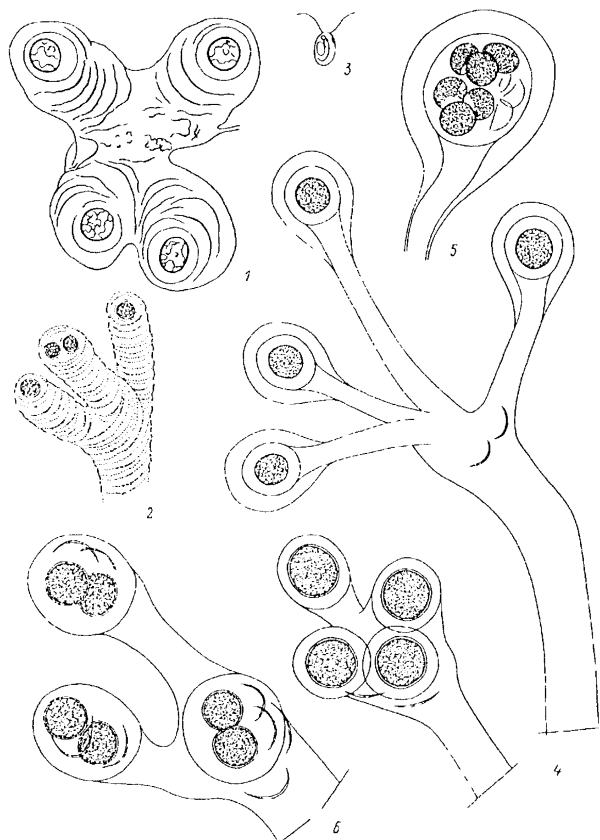


Таблица 54

1 — *Hormotila blenniata* Trainor et Hilton 1, 2 — колонии, 3 — зооспора 4 — *H. ramosissima* Korsch. 4, 6 — колонии, 5 — часть колонии с апланоспорами (1—3 — по Trainor, Hilton, 1964, 4—6 — по Коршикову, 1953)

низиными тяжами расположением клеток только на концах последних, а от *H. ramosissima* — наличием пиреноида.

3 *Hormotila ramosissima* Korsch. (табл. 54, 4—6).
Коршиков, 1953 : 208—209, рис 150; Komárek, Fott, 1983 : 78, tab. 16, fig. 1.
Колонии состоят из гомогенных слизистых, дихотомически или тетрадомически

разветвленных тяжей, 10—20 мкм шир. Клетки широкоэллипсоидные или шаровидные, 6—10 мкм в диам., окруженные слизистым пузырем, снаружи покрытым еще слоем слизи, переходящим в тяж; при неблагоприятных условиях роста клетки одиночные. Хлоропласт неясной структуры, возможно, сетчатый, с мелкими неправильными отверстиями, в молодых клетках чашевидный, с возрастом клетки его края срываются. Пиреноид отсутствует.

Зооспоры яйцевидные, голые, с сократительными вакуолями и стигмой. Апланоспоры по 2—4. Зооспоры и апланоспоры освобождаются путем разрыва материнской клетки на 2 или 4 сегмента.

Сфанговое болото

Украина (Харьков. обл.).

А. А. Коршиков (1953) обнаружил данную водоросль поздней осенью и предположил, что она относится к числу олиготермных организмов. Что касается зооспор, характеристика которых была приведена в первоописании вида, то автор вида не был абсолютно уверен в их принадлежности именно данной водоросли, что обговорил в специальном примечании.

По соображениям, высказанным в примечании к родовому диагнозу относительно вегетативного деления у *Hormotila*, упоминание об этом делении в приводимом здесь описании вида отсутствует.

От других видов рода *H. ramosissima* отличается отсутствием пиреноида

Род 2. *HORMOTILOPSIS* Trainor et Bold

Trainor, Bold, 1953 : 758; Fott, Kalina, 1965 : 377; Fott, 1972b : 34.
Komárek, Fott, 1983 : 80 — *Gloeophyllum* Korsch, Коршиков, 1953 : 76. — *Phyllogloea* Silva, 1959 : 63.

Колонии слизистые, в естественных условиях двуслойные, мешковидные, стеблевидным выростом прикрепленные к водным растениям, в условиях культуры — суставчатые, концентрически слоистые, часто дихотомически разветвленные, содержащие на концах по 1 клетке или группы из 2—4 клеток. Клетки шаровидные, не всегда правильной формы. Хлоропласт 1, пристенный, глубоководный, сильно утолщенный в основании. Пиреноид 1, расположенный в утолщении хлоропласта, с хорошо выраженной крахмальной оберткой. Занесные продукты — крахмал и масло. Ядро 1. Сократительные вакуоли по 2—4, обычно расположенные в овертии хлоропласта, неочищенные в старых клетках.

Размножение путем фрагментации колонии, а также зооспорами и апланоспорами, образующимися по 2—4 в ходе последовательного деления. Зооспоры метаболические, голые, с 4 жгутиками одинаковой длины, с 2—4 сократительными вакуолями, стигмой, пристенным хлоропластом, пиреноидом и 1 ядром; после останки приобретают шаровидную форму.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода *Hormotilopsis gelatinosa* Trainor et Bold.

Идентичность родов *Hormotilopsis* и *Gloeophyllum* была установлена в 1965 г. (Fott, Kalina, 1965). Те различия в строении колоний, которые на первый взгляд разделяют эти роды, по мнению указанных авторов, обусловлены различными условиями существования водорослей: род *Hormotilopsis* был описан по культуральному материалу, а род *Gloeophyllum* — по природному. Что же касается строения вегетативных клеток и особенностей размножения, то оба рода абсолютно одинаковы.

Формирование слизистых колоний *Hormotilopsis* происходит следующим образом. Молодые вегетативные клетки с тонкой оболочкой, по мере их роста начинается выделение слизи, которая имеет слоистое строение. Ее неравномерное выделение на разных полюсах клеток приводит к образованию слизистых цилиндров. Последующее образование апланоспор влечет за собой ветвление последних. Поскольку отдельные колонии могут сливаться друг с другом, число клеток в колониях может быть самым разнообразным.

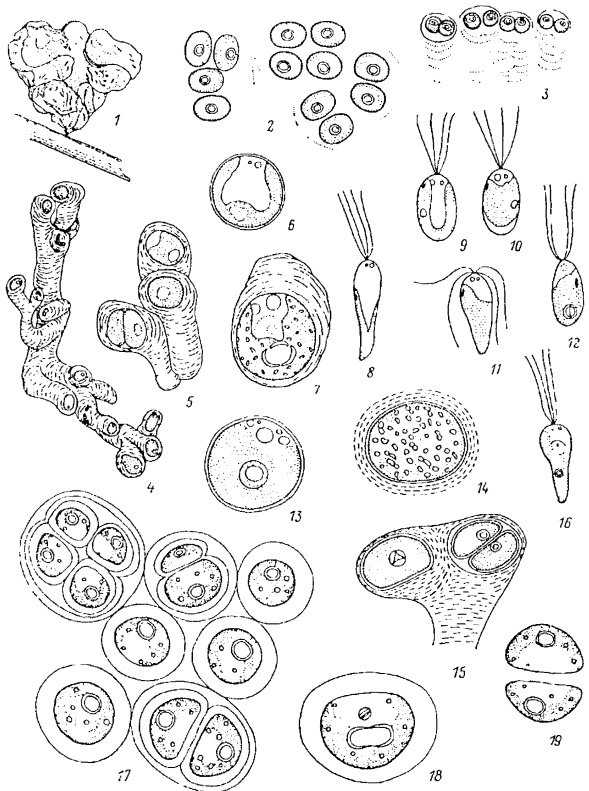


Таблица 55

12 — *Hormotilopsis gelatinosa* Trainor et Bold 1 — общий вид колонии, 2, 3 — расположение клеток в колонии, 4, 5 — части колонии, 6 — молодая клетка, 7 — клетка с эксцентрично выделяемой слизью, 8—12 — зооспоры, 13—16 — *H. tetravacuolaris* Arce et Bold 13 — молодая клетка из молодой культуры, 14 — клетка из стареющей культуры, 15 — дихотомическое разделение, 16 — зооспора, 17—19 — *Chloranomala palmellodes* Mitra 17 — общий вид колонии, 18, 19 — деление клетки. (1—3, 12 — по Коршиков, 1953, 4—11 — по Trainor, Bold, 1953; 13—16 — по Arce, Bold, 1958; 17—19 — по Mitra, 1950).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

Веgetативные клетки максимум 18 мкм в диам.; сократительные вакуоли по 2 в зооспорах и вегетативных клетках 1. *H. gelatinosa*
 Веgetативные клетки до 30 мкм в диам.; сократительные вакуоли по 4 в зооспорах и вегетативных клетках 2. *H. tetravacuolaris*

1 *Hormotilopsis gelatinosa* Trainor et Bold (табл. 55, 1—12).
 Trainor, Bold, 1953 : 758—759, fig. 1—19, 59; Fott, Kalina, 1965 : 378, fig. 3—4; Fott, 1972b : 34—35, tab. 10, fig. 19; Komárek, Fott, 1983 : 82, tab. 17, fig. 1. — *Gloeophyllum fimbriatum* Korsch., Коршиков, 1953 : 77—78, рис. 19. — *Phyllogloea fimbriata* (Korsch.) Silva, 1959 : 63.

Клетки шаровидные, часто уловатые, 8—18 мкм в диам. Сократительные вакуоли по 2, стигма не видна.

Зооспоры по 4, удлиненно-яйцевидные до цилиндрических, 8—15 мкм дл., 0.6—2.5 мкм шир., с 2 сократительными вакуолями и стигмой.

Почва с кукурузного поля; на отмерших листьях *Typha latifolia* в канаве США (штат Массачусетс). — Украина (окрестн. Северо-Донецкой биол. станции)

2. *Hormotilopsis tetravacuolaris* Arce et Bold (табл. 55, 13—16).

Arce, Bold, 1958 : 492, fig. 1—8, 91; Fott, Kalina, 1965 : 378; Komárek, Fott, 1983 : 82, tab. 16, fig. 3

Клетки шаровидные, 8—30 мкм в диам. Сократительные вакуоли по 4. Стигма имеется.

Зооспоры по 2—4, до 20.4 мкм дл., 6—8 мкм шир., с 4 передними сократительными вакуолями

Почва с кукурузного поля.

Куба

От *H. gelatinosa* отличается большей величиной вегетативных клеток, более крепкой по консистенции слизью, наличием в вегетативных клетках и зооспорах 4 сократительных вакуолей

Подсемейство 2. PALMELLOIDEAE

Колонии слизистые, шаровидные, овальные, пленкообразные или неправильные до аморфных. Клетки шаровидные, полушаровидные, эллипсоидные или широко-эллипсоидные распределенные по слизи равномерно или группами. Хлоропласты от 1 до многих, пристенные, с пиреноидом или без него.

Бесполое размножение зооспорами, реже апланоспорами.

К числу истинно почвенных водорослей из этого подсемейства можно отнести только род *Chloranomala*. Однако следует заметить, что его принадлежность к данному семейству и подсемейству условна и требует уточнения. Последнее в равной степени относится и к приводимому здесь виду из рода *Sphaerocystis*.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Слизь вокруг клеток с отчетливыми concentрическими слоями 1. *Chloranomala*
- II Слизь вокруг клеток гомогенная, реже с неотчетливыми слоями 2. *Sphaerocystis*

Род 1. CHLORANOMALA Mitra

Mitra, 1950 : 463

Клетки в слизистых слоистых колониях, имеющих вид тонкой пленки, или группами по 2—4, окруженные общей и индивидуальной слизью, иногда одиночные, со слизью, шаровидные, полушаровидные, эллипсоидные, иногда неправильной формы. Хлоропласт 1, пристенный, чашевидный. Пиреноиды от 1 до нескольких. Ядро 1.

Размножение голыми мегаблицными зооспорами с 2 жгутиками одинаковой длины, 2 передними сократительными вакуолями или неподвижными дочерними клетками (апланоспорами ?), образующимися по 2—4.

Половое размножение, если имеется, — изогамия или анیزогамия.

Тип рода *Chloranomala palmelloides* Mitra.

Формирование слизистых колоний у водоросли происходит преимущественно при размножении неподвижными клетками, которые вскоре после образования одеваются собственной слизью и по мере ее развития раздвигаются и отделяются друг от друга. Материнская оболочка при этом ослизняется и окружает общим слоем слизи молодую колонию. В итоге получается колония со слоистой слизью.

Интересно, что при описании рода и 2 относящихся к нему видов авторы (Mitra, 1950; Groover, Bold, 1969) не уточнили тип неподвижных дочерних клеток. В обоих случаях речь идет лишь о том, что эти клетки образуются путем деления материнской клетки в 2 взаимно перпендикулярных плоскостях. И остается неясным, что же это за деление, что за клетки образуются в результате и почему авторы отказываются от использования применительно к ним общепринятых терминов. В связи с этим становится очевидным, что род нуждается в дальнейшем исследовании на предмет уточнения типа деления, приводящего к образованию неподвижных дочерних клеток. Только тогда можно будет определить и тип дочерних клеток. Внешне это деление больше похоже на вегетативное, чем приводящее к образованию апланоспор. Пока же, вслед за рядом авторов, неподвижные дочерние клетки условно названы апланоспорами и соответственно род условно отнесен к данному семейству и подсемейству.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I Клетки шаровидные или полушаровидные, 4—8 мкм в диам; пиреноид 1 . . . 1. *Ch. palmelloides*
 II Клетки от молодых шаровидных, 6—12 мкм в диам., с возрастом до разнообразной, преимущественно эллипсоидной формы, максимум 32 мкм дл. и 22 мкм шир, пиреноиды в молодых клетках по 1—2, в зрелых клетках часто по 3—10 2. *Ch. cuprecola*

1 *Chloranomala palmelloides* Mitra (табл. 55, 17—19; табл. 56, 1—13).
 Mitra, 1950 : 463, fig. 1—24.

Колонии слизистые, имеющие вид тонкой пленки, содержащие вегетативные клетки и клетки, находящиеся на разных стадиях деления. Клетки шаровидные или полушаровидные, 4—8 мкм в диам., каждая окружена слоем бесцветной слизи различной толщины. Хлоропласт светло-зеленый, лопастной по краю. Пиреноид 1, с крахмальной оболочкой. Сократительные вакуоли в вегетативных клетках и образование оранжевого масла в стареющих культурах не наблюдались.

Зооспоры и апланоспоры по 4, образующиеся путем деления материнской клетки в 2 взаимно перпендикулярных направлениях. Зооспоры метаболические, шаровидные и яйцевидные, 3—5 мкм в диам., или вытянутые, до 20 мкм дл., с 2 жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, с тонким пристенным хлоропластом и пиреноидом, у вытянутых особой расположенным на заднем конце, часто замаскированным большим количеством мелких капель масла; стигма отсутствует; после остановки зооспоры приобретают шаровидную форму и вскоре выделяют слизистую оболочку. Апланоспоры постепенно округляются и расходятся по мере выделения слизи.

Половой процесс — изо- или анیزогамия; гаметы неотличимы от зооспор; зигота 4-жгутиковая, подвижная, при остановке округляющаяся и делящаяся с образованием новой пальмеллоидной колонии.

Почвы с рисовых полей и садов, засоленные и красные.

Индия.

Согласно первоописанию вида (Mitra, 1950), подвижность или неподвижность дочерних клеток зависит от условий роста водоросли — на твердых средах продукты деления клетки лишены подвижности. Они окружены собственными,

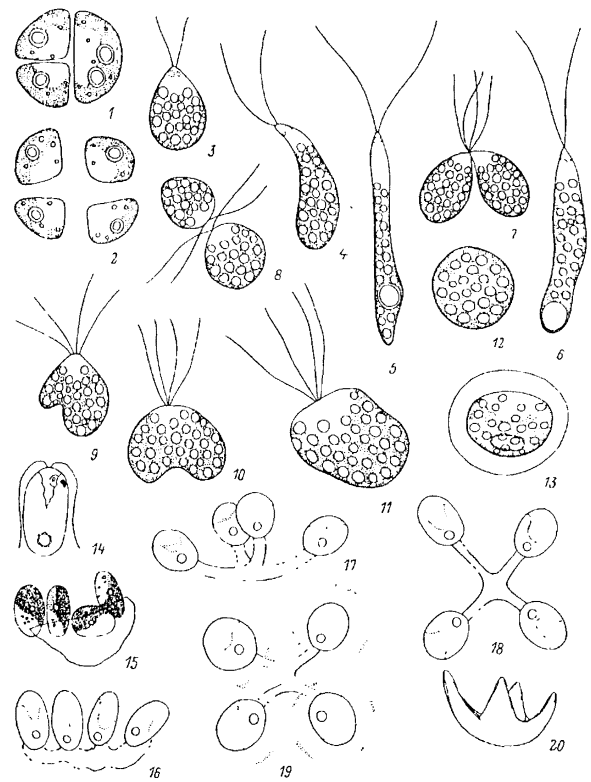


Таблица 56

1—13 — *Chloranomala palmelloides* Mitra. 1, 2 — деление клеток, 3—6 — зооспоры (= гаметы), 7—10 — слизистые гаметы, 11 — зигота, 12, 13 — вегетативные клетки, возникшие из зиготы (без слизи и со слизью), 14 — *Ch. cuprecola* Groover et Bold зооспора, 15—20 — *Dictyosphaerium chloroideum* (Naum.) Korn et Petm. 15, 16 — молодые колонии, 17—19 — зрелые колонии, 20 — пустая оболочка спорангия. (1—13 — по Mitra, 1950, 14 — по Groover, Bold, 1969, 15—20 — по Korn et Petm., 1978)

кроме общей, слизистыми оболочками и превращаются в пальмеллоидную колонию со слоистой слизью. При переносе водоросли в жидкую среду спустя 20—30 мин у клеток появляются жгутики и они начинают двигаться. При этом их содержимое заполняется многочисленными мелкими каплями масла, которые маскируют хлоропласт и пиреноид.

2. *Chloranomala cuprecola* Groover et Bold (табл. 56, 14).

Groover, Bold, 1969 : 42—43, fig. 36, 127—133, 159 : 31.

Клетки одиночные или в группах по 2—4, окруженные общей слизью.

метный, расположенный в базальной части хлоропласта. Запасный продукт — каши масла.

Автоспоры по 2, 4, редко по 8, шаровидные или широкоэллипсоидные, 4,5—7 мкм в diam., освобождающиеся путем ослизнения или разрыва оболочки материнской клетки; ее фрагменты часто видны в культурах.

Культура напочвенных мхов.

Антарктика (Южн. Оркнейские о-ва).

Род 5. COENOCYSTIS Korsch.

Коршиков, 1953 : 328; Komárek, Fott, 1983 : 408; Hindák, 1984 : 86; 1988 : 49.

Колонии микроскопические, шаровидные, овальные до слегка неправильных, с бесцветной гомогенной, иногда слабослоистой слизью. Клетки эллипсоидные, яншевидные, асимметричные и удлиненные до почковидных, редко почти шаровидные, расположенные в колониальной слизи беспорядочно или более или менее регулярно, дочерние клетки сначала в группах, иногда окруженные собственной желтой и расплывающейся слизью, возникающей путем ослизнения оболочки материнской клетки, затем быстро отделяющиеся друг от друга. Хлоропласт 1, пристенный, с 1, иногда слабоаметным пиреноидом.

Размножение 4—8, реже 2 или 16 автоспорами, расположенными в спорангии параллельно его длинной оси, в 4-клеточных группах — двумя, следующими друг за другом, или тетраэдрически. Автоспоры освобождаются путем разрыва материнской оболочки; ее остатки ослизняются и сливаются с общей слизью. По мере размножения клеток крупные колонии фрагментируются.

Тип рода. *Coenocystis planctonica* Korsch

В соответствии с последними ревизиями рода он объединяет в настоящее время 11 водных и 1 почвенно-аэрофильный вид, описание которого приводится ниже

Coenocystis oleifera (Broady) Hind.

Hindák, 1984 : 88 — *Sphaerocystis oleifera* Broady, 1976 : 397—398.

Клетки эллипсоидные или почти шаровидные, до 11 мкм в diam., в больших, мягких, неправильных, светло-зеленых колониях распределены группами по 2, 4, 8, 16, зрелые клетки распределены иногда неравномерно. Слизь вокруг клеточных групп иногда со слабо выраженной слоистостью. Оболочка тонкая, гладкая, в стареющих культурах с односторонним утолщением до 1,5 мкм. Хлоропласт мелкий чашевидный, лентовидный или лопастный. Пиреноид неявный, окруженный мелкими зернами крахмала или голый. Запасный продукт — многочисленные каши масла.

Автоспоры по 4—8, реже по 2 или 16, освобождающиеся путем разрыва и ослизнения оболочки материнской клетки. Фрагменты материнской оболочки некоторое время остаются видимыми.

Вид с 2 разновидностями.

Var. *oleifera* (табл. 64, 1—7).

Sphaerocystis oleifera Broady, 1976 : 397—398, fig. 5.

Клетки в колониях группами по 4—8, реже по 2, 4, 8, 16, зрелые клетки иногда распределены неравномерно. Хлоропласт с несколькими широкими лопастями.

Автоспоры по 4—8, реже по 2 или 16, узкоэллипсоидные или почти цилиндрические, 7—9 мкм дл., 3—4 мкм шир., с разнообразно лопастным хлоропластом.

Почва, мхи.

Антарктика (Южн. Оркнейские о-ва).

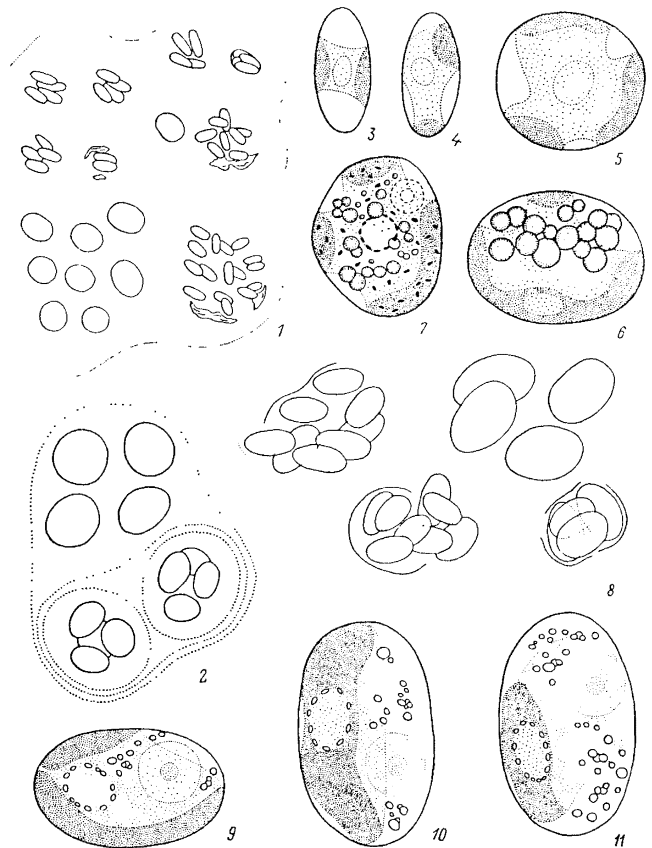


Таблица 64

1—7 — *Coenocystis oleifera* (Broady) Hind. var. *oleifera* 1 — часть колонии, 2 — колония со структурированной слизью, 3—4 — молодые клетки, 5, 6 — зрелые клетки, 7 — клетка, окрашенная йодом (видны зерна крахмала и ядро). 8—11 — *C. oleifera* var. *antarctica* (Broady) V. Andr. 8 — часть колонии, 9—11 — зрелые клетки. (1—7 — по Broady, 1976; 8—11 — по Broady, 1982).

Var. *antarctica* (Broady) V. Andr. comb. nov. (табл. 64, 8—11)

Sphaerocystis oleifera var. *antarctica* Broady, 1982 : 463—464, fig. 74—78, 121—123.

Клетки в колониях группами по 4—8 или распределены по слизи неравномерно. Хлоропласт мелкий чашевидный (блюдцевидный) или лентовидный, выстилающий около половины клетки.

молодые — происходящие от зооспор, шаровидные, 6—12 мкм в диам., с возрастом разной, но преимущественно эллипсоидной формы, с округлыми пологими, до 32 мкм дл. и 22 мкм шир. Оболочка с возрастом не утолщается, часто окружена индивидуальной слизью. Пиреноиды в молодых шаровидных клетках по 1—2, в крупных — часто по 3—10. Сократительные вакуоли по 1—2 часто видны в молодых клетках. Стареющие клетки с бледно-оранжевыми каплями масла.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления. Зооспоры от яйцевидных до удлиненных, 8—14 мкм дл., 4—6 мкм шир., с маленькой передней стигмой, пристенным хлоропластом, задним пиреноидом и передним ядром, освобождающиеся путем разбухания и последующего разрыва материнской клетки. Апланоспоры (?) полушаровидные и эллипсоидные, с индивидуальной слизью, расположены в одной плоскости группами по 2—4, окруженными общей слизью.

Половое размножение не наблюдалось
Из медной руды
Зимбабве.

От *Ch. palmelloides* отличается более крупными вегетативными клетками, менее длинными зооспорами, имеющими стигму, но лишенными многочисленных капель масла, и отсутствием полового процесса

Род 2 SPHAEROCYSTIS Chod

Chodat, 1897 : 7; Коршиков, 1953 : 326; Bourrelly, 1966 : 153, Fott, 1974 : 7, Hindák, 1977 : 12; Komárek, Fott, 1983 : 92.

Клетки шаровидные или округло-эллипсоидные, объединенные в шаровидные, эллипсоидные, продолговатые или неправильной формы слизистые колонии. Слизь бесцветная с более или менее резко очерченным краем, реже распылячатая. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноиды от 1 до нескольких. Ядро 1.

Размножение преимущественно неподвижными дочерними клетками (автоспорами?), обычно по 4—8—16, реже в большем количестве, иногда 2-мугликовыми зооспорами, по 2—16, освобождающимися путем ослизнения материнской оболочки.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода *Sphaerocystis schroeteri* Chod

Относительно границ рода, его объема и способов размножения в литературе единой точки зрения не существует. Нередко он рассматривается как автоспоровый, лишенный репродуктивных подвижных клеток род. Поэтому неподвижные дочерние клетки часто называют автоспорами. Рядом авторов оспаривается наличие зооспор и у типового вида. Соответственно положение рода в системе хлорококковых водорослей строго не зафиксировано. Также точно не определено и количество объединяемых им видов.

Здесь приводится только 1 вид, довольно часто встречаемый в ночвенных культурах

Sphaerocystis schroeteri Chod (табл 57, 6—8).

Chodat, 1897 : 292—295, tab 9, fig. 2, 4—5, Коршиков, 1953 : 327, рис 300, Fott, 1974 : 9, fig 4 a—c; Komárek, Fott, 1983 : 94, tab. 20, fig. 3.

Слизистые колонии вначале правильно-шаровидные, около 30—50 мкм в диам., или округло-эллипсоидные, вследствие повторяющегося автоспорообразования эллипсоидные или неправильно-удлиненные, до 1500 мкм. Клетки шаровидные, 6—10 мкм в диам., после автоспорообразования расположенные тетраэдрически или эквадрически в шаровидной слизи, образующиеся путем ослизнения и расширения материнской оболочки, позже сливающейся с общей слизью. Общая слизь однородная, с более или менее четким контуром. Хлоропласт глубококашевидный. Пиреноид 1, с крахмальной оберткой, расположенный в базальной утолщенной части хлоропласта. Занасные продукты — масло и зернышки волютина.

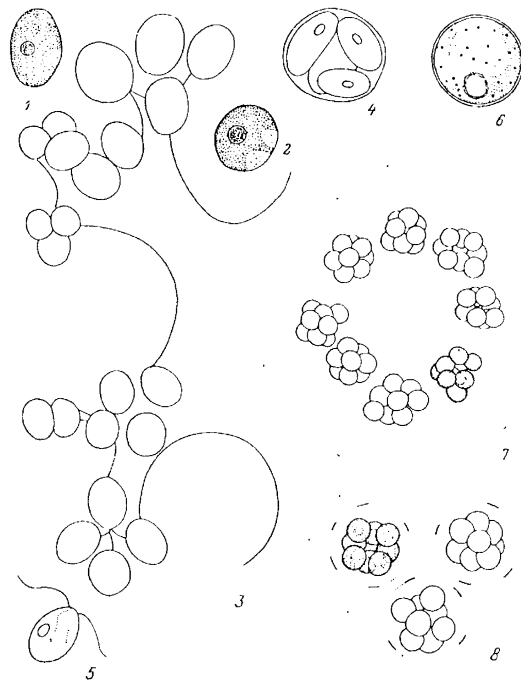


Таблица 57

1—5 — *Dictyosphaerium terrestre* Fritsch et John 1, 2 — одиночные клетки, 3 — часть колонии, 4 — зооспора, 5 — зооспора, 6—8 — *Sphaerocystis schroeteri* Chod : 6 — зрелая клетка, 7, 8 — колонии (1—5 — по Fritsch, John, 1942, 6—8 — по Fott, 1974).

Автоспоры по 4—8—16, 4—5 мкм в диам., объединенные в правильные геометрические группы ослизненной материнской оболочкой или освобождающиеся из нее и окружающиеся собственной правильной шаровидной слизью.

Наиболее часто в планктоне олиготрофных и умеренно эвтрофных озер и больших прудов, нередко в культурах почв с берегов озер и рек. Широко распространенный вид.

Согласно исходному описанию (Chodat, 1897), *S. schroeteri* способен к размножению зооспорами, что, однако, оспаривается многими авторами, наблюдавшими за данной водорослью (Коршиков, 1953; Fott, 1974, и др.). Нам также не удалось вызвать образование зооспор при культивировании водорослей данного вида различного географического происхождения. Все они размножались исключительно неподвижными клетками, которые следует классифицировать только как автоспоры.

Семейство 6. BOTRYOCOCCACEAE Wille

Колонии прикрепленные или свободноживущие, слизистые, древовидные, шаровидные или иной формы. Клетки шаровидные, эллипсоидные, яйцевидные и обратно-яйцевидные, соединенные между собой в колониях стеблевидными, часто ослизненными остатками материнских оболочек различной ширины и отчетливости или сидящие на концах лопасти разорванной материнской оболочки. Хлоропласт 1, пристенный, с пиреноидом или без него.

Размножение автоспорами, образующимися по 2—4—8.

Типовой род: *Botryococcus* Kütz.

Семейство объединяет преимущественно водные организмы. Обитатели почв известны как исключения и только из одного приводимого ниже подсемейства.

Подсемейство DICTYOSPHAERIOIDEAE

Колонии почти шаровидные, реже плоские, состоящие из 4 или большего числа клеток, сидящих на концах крестообразно-, псевдодихотомически-, псевдотетрагомиически- или неправильно-разветвленных слизистых стеблевидных тяжей, идущих из центра колонии. Дочерние клетки часто прикреплены только по краю разорванной материнской оболочки (без ее ослизнения и образования слизистых тяжей). Клетки шаровидные, яйцевидные, обратно-яйцевидные, до удлиненно-эллипсоидных.

Размножение автоспорами.

Род DICTYOSPHAERIUM Näg.

Nägeli, 1849 : 73, Komárek, Perman, 1978 : 247—248. — *Brachionococcus* Naumann, 1919 : 15.

Колонии свободноплавающие, иногда окруженные бесцветной нежной слизью, молодые — из 4 (редко 2) крестообразно или тетраэдрически расположенных клеток, более старые — шаровидные, эллипсоидные или неправильные, из 8—16—64 и более клеток, сидящих на концах слизистых тяжей. Тяжи образуются путем ослизнения разорванной материнской оболочки и радиально идут от центра колонии, разделяясь дихотомически или тетрагомиически. Крупные колонии возникают путем слияющихся друг за другом клеточных делений. Клетки шаровидные, обратно-яйцевидные, эллипсоидные или почти цилиндрические, с широкоокруглыми полюсами. Оболочка гладкая, иногда гранулированная. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид имеется или отсутствует.

Размножение 4, реже 2 или 8 автоспорами и путем фрагментации колоний. Автоспоры освобождаются путем разрыва материнской оболочки и остаются прикрепленными по одной на каждом из ее сегментов, превращающихся постепенно в слизистые тяжи.

Тип рода: *Dictyosphaerium ehlenbergianum* Näg.

Виды *Dictyosphaerium* — обычные обитатели планктона в водоемах различного типа. И только 1 вид — *D. chlorelloides* иногда встречается в почвенных культурах. В качестве 2-го почвенного был описан вид *D. terrestre* Fritsch et John (1942). Однако его принадлежность к данному роду вызывает большое сомнение, поскольку водоросль размножается зооспорами. Тем не менее ввиду до повторного исследования и более точного определения его положения в системе водорослей описание вида здесь также приводится.

Dictyosphaerium chlorelloides (Naum.) Kom. et Perm. (табл. 56, 15—20).
Komárek, Perman, 1978 : 252—253, fig. 7, 11—14. — *Dictyosphaerium minutum* Boye-Petersen, 1932b : 37—38, fig. 19. — *Brachionococcus chlorelloides* Naumann, 1919 : 15, fig. 8—9.

Клетки одиночные (особенно в культурах) или в колониях. Колонии обычно из 2—4 клеток, сидящих на концах лопасти разорванной материнской оболочки со временем превращающихся в крестообразно расположенные слизистые тяжи иногда 4-клеточные колонии собраны в рыхлые и легкораспадающиеся агрегаты из 16 и более клеток, колонии обычно 20—30, реже 10 или 40 мкм в diam. Колониальная слизь нежная, однородная, иногда с радиальной структурой, и всегда различима без подкраски. Слизистые тяжи простые, тетрагомиически, редко дихотомически разветвленные. Молодые клетки в форме долек апельсина, узкие эллипсоидные, эллипсоидные и яйцевидные, 3—6 мкм дл., 2—6 мкм шир.; зрелые клетки шаровидные, 3.5—6, максимум 9 мкм в diam.; иногда с индивидуальной слизью. Хлоропласт в молодых клетках латеральный, в зрелых — базальный чашевидный. Пиреноид 1.

Автоспоры обычно по 4, реже по 2, освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки и прикрепляющиеся к ее концам. Разорванная материнская оболочка вначале 4-лопастная, чашевидная, позднее крестовидная.

На влажной почве, в детрите и планктоне луж, болот и других водоемов. Вероятно, широко распространенный вид.

Dictyosphaerium terrestre Fritsch et John (табл. 57, 1—5).

Fritsch, John, 1942 : 378—380, fig. 3 E—J.

Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, до 12 мкм в diam. (в культуре на агаре до 15 мкм). Клетки группами по 4 окружены общей слизью. Группы связаны между собой разветвленными слизистыми тяжами. Клеточная оболочка тонкая, в культуре утолщенная. Хлоропласт с 2 или несколькими хорошо выраженными лопастями. Пиреноид 1.

Размножение зооспорами, образующимися по 4. Зооспоры эллипсоидные, с 2 жгутиками, немного длиннее тела зооспоры, с маленькой папиллой, передней стигмой, пристенным лопастным хлоропластом и пиреноидом.

Почвы.

Англия.

Авторы отмечают сходство в строении колоний данного вида с таковыми *D. ehlenbergianum* Näg. Водоросль была обнаружена в нескольких почвенных пробах.

Семейство 7. RADIOCOCCACEAE Fott ex Kom.

Колонии свободноживущие, слизистые, шаровидные, овальные, кубические, плоские или бесформенные. Слизь мощная и сплошная или сетчатая, состоящая из перекрещенных и соединенных тяжей. Клетки шаровидные, эллипсоидные, яйцевидные, почковидные, почти цилиндрические, часто асимметричные, неравномерно распределенные в сплошной слизи по одной или небольшими группами, в виде табличек обычно из 2 перпендикулярных рядов или расположенные в местах перекреста слизистых тяжей. Хлоропласт 1, с пиреноидом или без него.

Размножение автоспорами, обычно расположенными в материнской оболочке тетраэдрически или параллельно друг другу.

Типовой род: *Radiococcus* Schmidle.

Почвенные и аэрофильные водоросли известны только из подсемейства *Radiococcoideae*, их описания и приводятся ниже.

Подсемейство RADIOCOCCOIDEAE

Колонии шаровидные, овальные или бесформенные, со сплошной (сетчатой) гомогенной или слоистой слизью. Клетки, по 1 или небольшими группами, неравномерно распределены в общей слизи. Иногда общая слизь отсутствует, клетки окружены только индивидуальной слизью.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I Колониальная слизь с отчетливыми concentрическими слоями
 1. Пиреноид имеется 1. *Gloeocystis*
 2. Пиреноид отсутствует 2. *Coccomyxa*
- II Колониальная слизь однородная, иногда местами слабоструктурированная или отсутствует.
 1. Зрелые клетки шаровидные.
 А Клетки расположены в колониальной слизи плотными правильными группами, обычно по 4—8, реже по 2 или 16 4. *Coenochloris*
 Б. Клетки беспорядочно распределены по колониальной слизи, иногда колониальная слизь отсутствует и клетки окружены только индивидуальной слизью 3. *Schizochlamyde*
2. Зрелые клетки веретеновидные, эллипсоидные, яйцевидные, почковидные, удлиненные, не всегда симметричные, редко почти шаровидные.
 А Пиреноид имеется 5. *Coenocystis*
 Б. Пиреноид отсутствует 2. *Coccomyxa*

Род 1. *GLOEOCYSTIS* Nag.

Nageli, 1849 : 65; Komárek, Fott, 1983 : 420. — *Palmogloea* Kütz. ing, 1843 : 176 pr. p.

Колонии микроскопические до макроскопических, зеленые, темно-зеленые, слизистые, бесформенные, с беспорядочно разбросанными клетками или группами клеток, по 2—4—8, реже по 16, окруженные собственной concentрической слонстой, обычно бесцветной слизью. Клетки эллипсоидные или почти шаровидные и шаровидные, часто слегка асимметричные. Оболочка гладкая. Хлоропласт 1, пристенный, с пиреноидом.

Размножение автоспорами по 2—8, реже по 16, в материнской оболочке ориентированными более или менее в одном направлении, обычно слегка сдвинутыми по отношению друг к другу; автоспоры освобождаются путем ослиzenia материнской оболочки, остаются в общей слизи и со временем образуют собственную слонстую слизь.

Тип рода *Gloeocystis vesiculosa* Nag.

В последние десятилетия род неоднократно подвергался ревизиям (Lock, 1963, Fott, Nováková, 1971, Hindák, 1978; Komárek, Fott, 1983), которые касались объема рода, его характеристики и названия. Последними авторами предпочтение было отдано названию *Gloeocystis* в связи с тем, что С. Nageli предложил более полную характеристику рода. Однако проблемы рода, в частности номенклатурные, еще не решены. Не уточнено и количество относящихся к нему видов. Поэтому род нуждается в дальнейшем изучении.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I Клетки шаровидные, широкоэллипсоидные или широкояйцевидные, 6—8 мкм в диам. 1. *G. vesiculosa*
- II. Клетки эллипсоидные до неправильно-яйцевидных, 3.5—11.2 мкм дл., 2.5—8 мкм шир 2. *G. polydermatica*

1 *Gloeocystis vesiculosa* Nag (табл. 58, 1).

Nageli, 1849 : 66, tab. 4, fig. F; Hindák, 1978 : 8, fig. 2 : 1; Komárek, Fott, 1983 : 421, tab. 128, fig. 2.

Колонии от микроскопических до макроскопических, зеленые, слизистые, состоящие из отдельных плотно сгруппированных, более или менее шаровидных и угловатых колоний, до 50 мкм в диам. Колониальная слизь с concentрическими

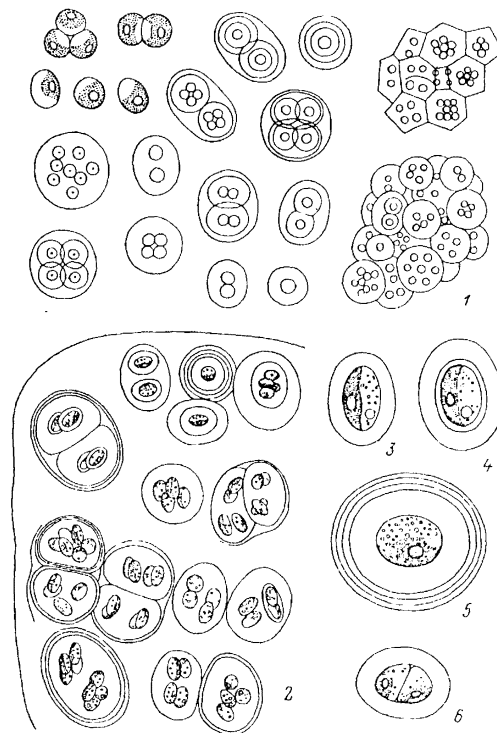


Таблица 58

1 — *Gloeocystis vesiculosa* Nag., отдельные клетки и колонии разной величины, 2—6 — *G. polydermatica* (Kutz.) Hind., 2 — колония, 3—5 — отдельные клетки, 6 — плавящаяся клетка (1 — по Nageli, 1849, 2—6 — по Fott, Nováková, 1971)

слоями Клетки шаровидные, широкоэллипсоидные и яйцевидные, слегка асимметричные, 6—8 мкм в диам Хлоропласт чашевидный Пиреноид 1
 Влажная древесина.
 Швейцария (г. Цюрих)

После описания повторные находения водоросли неизвестны.

2. *Gloeocystis polydermatica* (Kutz.) Hind. (табл. 58, 2—6).

Hindák, 1978 : 8, fig 2 : 2—3, Komárek, Fott, 1983 : 421, tab. 128, fig 1. — *Gloeocapsa polydermatica* Kütz. ing, 1846 : 15, tab 20, fig 3. — *Palmogloea protuberans* (Smith et Sowbery) Kutz. sensu Fott et Nováková, 1971 : 328

Макроскопические слизистые аморфные зеленые разрастания, состоящие из овальных или неправильно-овальных индивидуальных колоний с concentрически

...вместе с вязью, 9—25 мкм дл., 3—7 и более мкм шир. Клетки одиночные или группами по 2—4—8, эллипсоидные до неправильно-яйцевидных, часто слегка асимметричные, 3.5—11.2 мкм дл., 2.5—8 мкм шир. Хлоропласт чашевидный. Пиреноид 1, эллипсоидный, не всегда хорошо различим.

Автоспоры по 4, реже по 2 или 8

На влажных скалах, реже на древесине, мхах и почве, вероятно, космополит.

Род 2 COCCOMYXA Schmidle

Schmidle, 1901 : 23; Pascher, 1915 : 207—208; Komárek, Fott, 1983 : 414—415.

Колонии слизистые, различной величины. Колониальная слизь слоистая или бесструктурная. Клетки веретеновидные, эллипсоидные, яйцевидные, грушевидные, почковидные, почти цилиндрические или почти шаровидные, часто слегка асимметричные. Хлоропласт 1 (иногда перед делением протопласта их 2—4), пристенный. Пиреноид отсутствует. Занасные продукты — крахмал и масло. Ядро 1.

Размножение автоспорами, образующимися по 2, реже по 4—8, оболочка материнской клетки разбухающая и сливающаяся с общей колониальной слизью.

Тип рода: *Coccomyxa confluens* (Kütz.) Fott.

В настоящее время род *Coccomyxa* ограничен только водорослями, образующими колонии с мощно развитой слизью. Род нуждается в монографической обработке, поскольку не все виды охарактеризованы полно и четко разделяются между собой. В литературе существуют разные представления о его объеме, поэтому трудно назвать точное число относящихся к нему видов.

Здесь приведены описания 5 видов, известных как аэрофильные и почвенные водоросли.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I Клетки до 13—16 мкм дл.
 - 1 Клетки выгнутые.
 - A Клетки более или менее эллипсоидные, часто слегка асимметричные, прямые или слегка изогнутые, молодые обычно с одним более узким концом 1. *C. confluens*
 - B Клетки веретеновидные, с заостренными или слегка округлыми полюсами, иногда эллипсоидные 2. *C. corbierei*
 - 2 Клетки короткоэллипсоидные, почти шаровидные или шаровидные 3. *C. subglobosa*
 - A Автоспоры по 2—4, редко по 8 3a. f. *subglobosa*
 - B Автоспоры по 2—16 3b. f. *scabra*
- II Клетки меньшей величины.
 - 1 Клетки до 8 мкм дл.
 - A Клетки почковидные, грушевидные или почти цилиндрические 4. *C. curvata*
 - B Клетки короткоэллипсоидные, почти шаровидные или шаровидные 3. *C. subglobosa*
 - 2 Клетки до 6.5 мкм дл 5. *C. gloeobotrydiformis*

1 *Coccomyxa confluens* (Kütz.) Fott (табл. 59, 1—8).
Fott, 1974 : 4, fig. 1a; Komárek, Fott, 1983 : 416, tab. 126, fig. 1. — *Coccomyxa dispar* Schmidle, 1901 : 24, fig. 6—25; Pascher, 1915 : 209—210, fig. 1—2; Jaag, 1933 : 38—44, fig. 1—3. — *Gloeocapsa confluens* Kütz., 1846 : 14, tab. 1, fig. 4.

Колонии прикрепленные, зеленые или оливково-зеленые, слизистые. Колониальная слизь бесструктурная, вокруг недавно поделившихся клеток слоистая (в

течение короткого периода времени). Клетки не всегда равномерно распределены по слизи, более или менее эллипсоидные, часто слегка асимметричные, прямые или слегка изогнутые, молодые обычно с одним зауженным концом, 2.5—16 мкм дл., 1.2—8 мкм шир.

Автоспоры по 2—4.

На влажных мхах, древесине, камнях.

Вид широко распространенный в Северной и Средней Европе.

2. *Coccomyxa corbierei* Wille (табл. 59, 9—15).

Wille, 1910 : 298—302, tab. 2, fig. 38—59; Jaag, 1933 : 58—60; Komárek, Fott, 1983 : 416, tab. 125, fig. 5.

Колонии макроскопические, зеленые, слизистые, бородавчатые. Колониальная слизь более или менее слоистая, иногда гомогенная. Клетки веретеновидные, с заостренными или округлыми полюсами, иногда эллипсоидные, 5—14 мкм дл., 3—7 мкм шир., по 1—2 окруженные обычно слоистой, иногда гомогенной слизью или лишённые ее. Хлоропласт боковой, пластинчатый. Занасный продукт — капли масла различной величины. Акинеты по 1—2, с утолщенной оболочкой, окруженные слоистой слизью или без нее, незрелые — эллипсоидные, 6—8 мкм дл., 4—5 мкм шир., зрелые — почти шаровидные, 7—9 мкм в диам., при прорастании дающие начало 2—4, иногда 8 дочерним клеткам 3—4 мкм дл., 1.5—2 мкм шир., образующимся путем деления протопласта, идущего в 3 взаимно перпендикулярных направлениях.

Автоспоры по 2—4 (?), образующиеся путем продольного или поперечного деления протопласта материнской клетки.

В оранжереях на древесине.

Франция (г. Шербур).

От *C. confluens* данный вид отличается более четко выраженной слоистостью слизи и веретеновидной формой клетки.

3. *Coccomyxa subglobosa* Pasch.

Pascher, 1915 : 210; Jaag, 1933 : 48—49; Watanabe, 1978a : 47—49

Колонии маленькие, едва достигающие размеров булавочной головки, крепкие. Колониальная слизь гомогенная, иногда вокруг клеток слоистая. Клетки эллипсоидные, яйцевидные, иногда почти шаровидные и шаровидные, с одной стороны часто слегка вдавленные, 6—8 мкм дл., 2—4 мкм шир., в культуре изредка до 13 мкм дл. и 12 мкм шир. Оболочка тонкая. Хлоропласт узкий, лентовидный, блюдцевидный или чашевидный, с ровным краем.

Автоспоры по 2—16; пустые оболочки спорангиев быстро растворяются.

Приведенная здесь характеристика вида составлена на основе первоописания (Pascher, 1915), сделанного по природному материалу и с учетом более поздних данных, полученных при изучении почвенных культур (Watanabe, 1978a).

Вид с 2 формами.

3a. f. *subglobosa* (табл. 60, 1; табл. 61, 1).

Pascher, 1915 : 210, fig. 5; Watanabe, 1978a : 47—49, fig. 2 : 1—6.

Колониальная слизь гомогенная, вокруг клеток иногда слоистая. Клетки эллипсоидные, иногда почти шаровидные или шаровидные, часто с одной стороны слегка вдавленные, 6—8 мкм дл., 2—4 мкм шир., редко до 13 мкм дл. и 12 мкм шир. Хлоропласт узкий, лентовидный или чашевидный, в молодых клетках блюдцевидный, выстилающий 1/2—2/3 клеточной периферии. Занасный продукт — капли масла. Ядро и ядрышко иногда видны в живых клетках. Вакуоли отсутствуют.

Автоспоры по 2—4, редко по 8.

В торфяных болотах на сфагнуме, в почвенных культурах (почвы с влажной луга и обочины дорог).

Германия — Япония (префектура Тояма и Огасаварские о-ва).

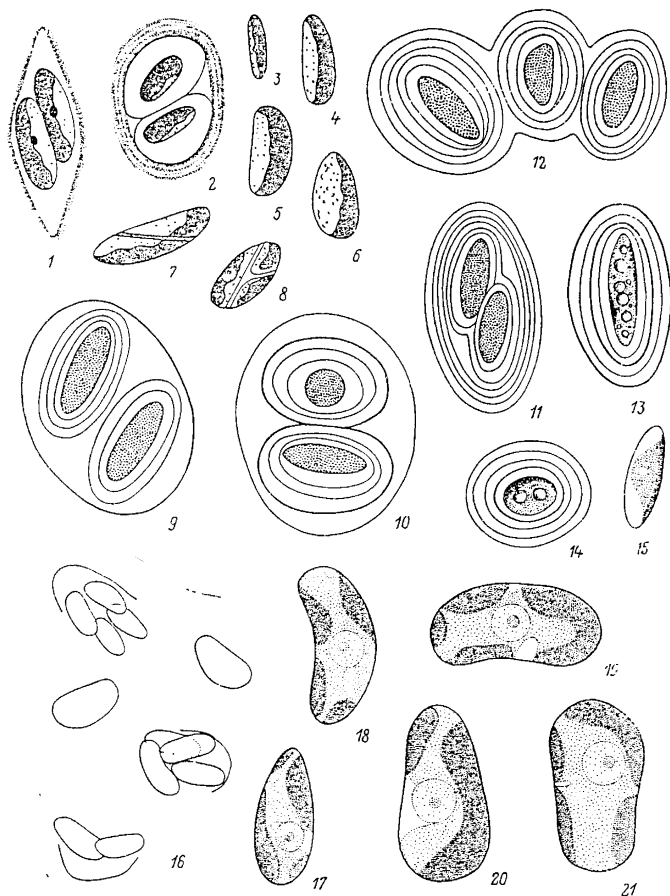


Таблица 59

1—5 — *Coccomyxa confluens* (Kütz.) Fott: 1, 2 — двухклеточные колонии, 3—6 — отдельные клетки разной формы, 7, 8 — делющиеся клетки, 9—15 — *C. corbierei* Wille: 9—12 — 2—3-клеточные колонии, 13, 14 — клетки колоний, окруженные индивидуальной слизистой, 15 — отдельная клетка, 16—21 — *C. curvata* Broady: 16 — часть колонии, 17—21 — отдельные клетки разной формы. (1—8 — по Schmidt, 1901, 9—15 — по Wille, 1910, 16—21 — по Broady, 1982)

3b. *F. scabra* Watanabe (табл. 60, 2).
Watanabe, 1978a : 49, fig. 2 . 7—12.

Колониальная слизь гомогенная. Клетки окружены одним слоем индивидуальной слизи, в молодых активно растущих культурах — эллипсоидные, яйцевидные или почти шаровидные, с возрастом культуры — широкоэллипсоидные или почти шаровидные, 6—8 мкм дл., 2—3 мкм шир. Хлоропласт в молодых клетках бледнозеленый, в зрелых — выступающий 2/3—4/5 периферии клетки. Ядро в живых клетках не видно. В старых клетках иногда присутствуют вакуоли.

Автоспоры по 2—16. Оболочки спорангиев иногда видны в старых культурах.

Лесная почва

Япония (г. Киото).

От типовая данная форма отличается большим числом автоспор, образующихся в одной материнской клетке

4. *Coccomyxa curvata* Broady (табл. 59, 16—21).

Broady, 1982 : 458—459, fig. 46—53

Колонии слизистые, нежные, колониальная слизь гомогенная. Клетки во временных трунках по 2—4, возникающих сразу после освобождения автоспор, или неравномерно распределенные по слизи, почковидные, грушевидные или почти цилиндрические, 5—9 мкм дл., 3—5 мкм шир. Хлоропласт, выступающий большую часть клетки, с широкими лопастями, бледно-зеленый, непосредственно перед делением протопласта их 2—4. Запасные продукты — зерна крахмала и мелкие капли масла в клетках стареющих культур

Автоспоры по 2—4, узкопочковидные и грушевидные, освобождающиеся путем частичного ослипания и разрыва оболочки материнской клетки

В скоплениях синезеленых водорослей на влажной каменистой поверхности склона с мхами и лишайниками

Антарктика.

Согласно авторскому примечанию (Broady, 1982), *C. curvata* отличается от остальных видов образованием почковидных клеток. По этому и некоторым другим признакам вид сходен с *C. gloeobotrydiformis*, но у последнего почковидные клетки встречаются редко. Присутствие в клетках 2—4 хлоропластов рассматривается автором как его отличительный признак. Однако, как и в случае с *C. gloeobotrydiformis*, увеличение числа хлоропластов в клетке скорее говорит о начале клеточного деления

5. *Coccomyxa gloeobotrydiformis* Reisingl (табл. 61, 2—11).

Reisingl, 1969 : 499, fig 3; Komárek, Fott, 1983 : 418, tab 126, fig 4.

Колониальная слизь жидкая. Клетки эллипсоидные, широкояйцевидные, редко почковидные, 5,5—6,5 мкм дл., 2,8—5 мкм шир. Оболочка тонкая. Хлоропласт в молодых клетках 1, в зрелых чаще их 2—3, бледно-желто-зеленого цвета. Запасные продукты — капли бесцветного масла и крупные зерна крахмала.

Автоспоры по 2—4.

Почва.

Непал (Гималаи).

Согласно первоописанию, зерна крахмала становятся хорошо видимыми только после обработки клеток раствором Люголя.

Наличие в зрелых клетках 2—3 хлоропластов, видимо, следует рассматривать как начало клеточного деления, которое может быть сильно растянутым.

Род 3 SCHIZOCHLAMYDELLA Korsch

Коршиков, 1953 : 331; Komárek, Fott, 1983 : 383.

Клетки в слизистых колониях или одиночные, окруженные индивидуальной слизью. Колонии микроскопические, шаровидные или бесформенные, с общей

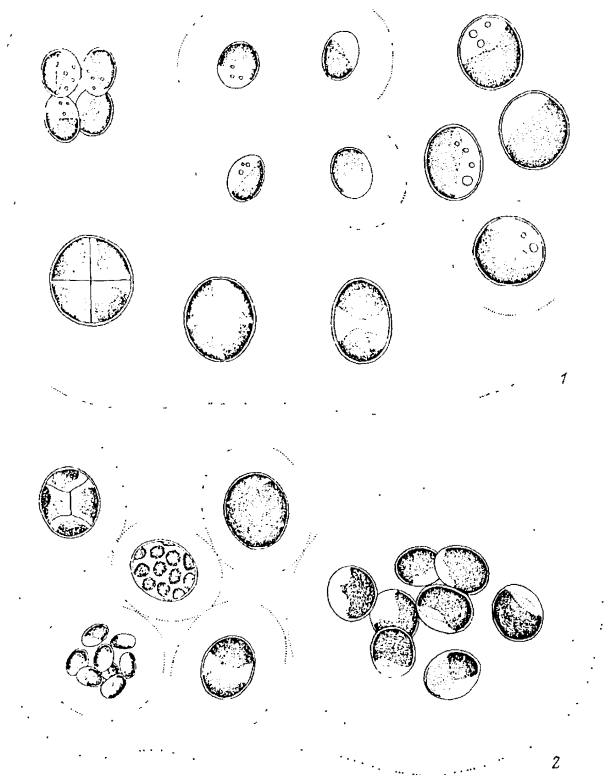


Таблица 60

1 — *Coccomyxa subglobosa* Pasch f. *subglobosa* часть колонии, 2 — *C. subglobosa* f. *scabra* Watanabe часть колонии (по Watanabe, 1978).

бесструктурной слизи, иногда расширяющейся по краю, и беспорядочно разбросанными в ней и отдаленными друг от друга клетками и пустыми оболочками материнских клеток. Клетки более или менее шаровидные. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид имеется или отсутствует. Запасные продукты — крахмал и масло. Ядро 1.

Размножение автоспорами, по 2—4—8, освобождающимися путем разрыва оболочки материнской клетки. Пустые оболочки материнских клеток долго сохраняются и не теряют чашевидную форму.

Тип рода: *Schizochlamydeella delicatula* (G. S. West) Korsch.

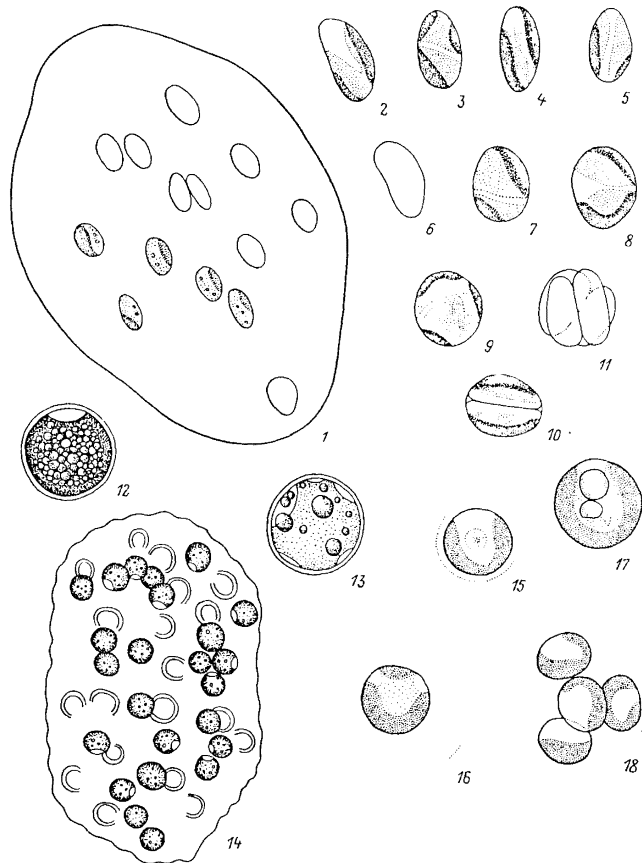


Таблица 61

1 — *Coccomyxa subglobosa* Pasch f. *subglobosa* колония, 2—11 — *C. gloeobotrydiformis* Reistgl. 2—9 — клетки разной формы, 10—11 — автоспорангии; 12—14 — *Schizochlamydeella delicatula* (West) Korsch: 12, 13 — отдельные клетки, 14 — колония, 15—18 — *S. minutissima* Broady 15 — клетка, окруженная тонким слоем слизи, 16 — клетка с максимально развитой слизью, 17 — старая клетка с каплями масла, 18 — автоспорангии (1 — по Pascher, 1915, 2—11 — по Reistgl, 1969; 12—14 — по Голлербах, 1936, 15—18 — по Broady, 1982)

В настоящее время известно 5 видов, относящихся к роду *Schizochlamydelia*, из которых в почвах обнаружены только 3.

В современной литературе (например, Komárek, Fott, 1983) высказываются сомнения относительно монолитности данного рода. Род действительно выглядит неоднородным и искусственным, так как он объединяет виды с различными жизненными формами, водоросли с пиреноидами и без них и разным поведением материнской оболочки при освобождении дочерних клеток. Род нуждается в таксономической ревизии.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Клетки с пиреноидом
 1. Клетки лежат в общей слизи 1. *S. delicatula*
 2. Общая слизь отсутствует, клетки одиночные, окруженные индивидуальной слизью 2. *S. sphaerica*
 II. Клетки без пиреноида 3. *S. minutissima*

1 *Schizochlamydelia delicatula* (G. S. West) Korsch (табл. 61, 12—14).
 Коршиков, 1953 : 331, рис 306; Komárek, Fott, 1983 : 383—384, tab. 114, fig. 3. — *Schizochlamydelia delicatula* G. S. West, 1904 : 241—242, fig. 109 C.

Микроскопические колонии неопределенной формы с общей бесструктурной слизью, с беспорядочно разбросанными в ней клетками и пустыми оболочками материнских клеток. Клетки шаровидные, 4,5—9,4 мкм в diam. Хлоропласт глубококашевидный. Пиреноид 1.

Автоспоры по 2—4, освобождающиеся путем разрыва оболочки материнской клетки. Пустые оболочки материнских клеток в виде 1 чашевидной (сумковидной) скорлупки.

Чистые пересыхающие водоемы, сфагновые болота, торфянистые и песчаные почвы.

Англия. — Чехия (Южн. Богемия). — Россия (Лен обл. — окрестн. г Луги).

Сведения относительно строения обертки пиреноида, запасных продуктов и ядра в первоописании и большинстве последующих описаний водоросли отсутствуют. Только в работе М. М. Голлербаха (1936) указывается, что в клетках довольно часто встречаются капли масла.

2 *Schizochlamydelia sphaerica* Watanabe (табл. 62, 1—9).
 Watanabe, 1977d : 338—340, fig. 1—15.

Клетки одиночные, молодые — эллипсоидные или почти шаровидные, от 3 мкм дл. и 2 мкм шир., зрелые — шаровидные, до 8 мкм в diam. (без слизи). Оболочка тонкая, гладкая или иногда с беспорядочно расположенными, бледными, прозрачными, бородавчатыми пятнами (узелками), окаймленная слоем слизи до 6 мкм толщ. Хлоропласт в молодых клетках чашевидный, в зрелых — мантиевидный, глубоко рассеченный на 2—3 лопасти. Пиреноид обычно 1 (иногда их несколько), шаровидный или эллипсоидный, с оберткой из 2—3 зерен крахмала, расположенной в основании хлоропласта. Запасные продукты — крахмал и капли масла, увеличивающиеся в числе с возрастом культуры. Ядро с ядрышком обычно хорошо различимы в живых клетках.

Автоспоры по 2—8, эллипсоидные или почти шаровидные, освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки на 2 полушаровидных фрагмента.

Почвы.
 Япония (префектура Киото — г Явата). — Россия (п-ов Камчатка — Долина Геизеров) (Андреева, Штина — неопубликованные данные).

3 *Schizochlamydelia minutissima* Broady (табл. 61, 15—18).
 Broady, 1982 : 462—463, fig. 68—73, 120.

Клетки одиночные, шаровидные, 2—5, реже 7 мкм в diam., с индивидуальной

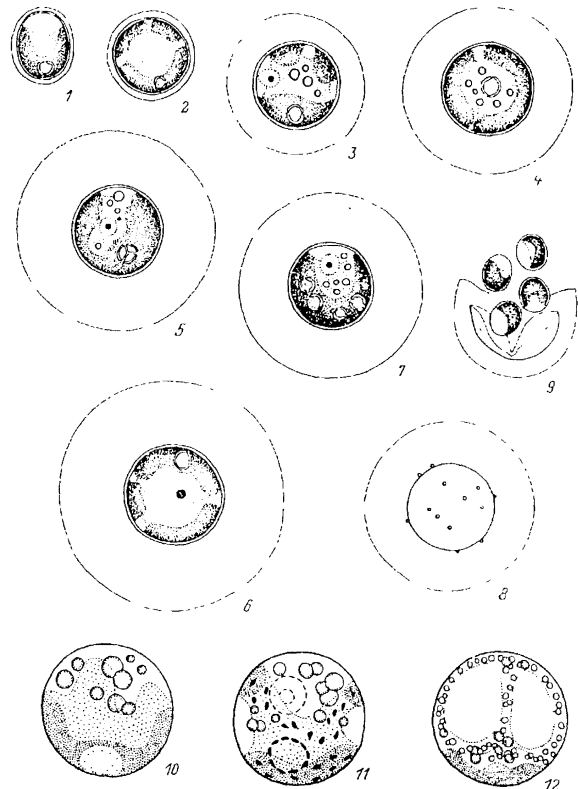


Таблица 62

1—9 — *Schizochlamydelia sphaerica* Watanabe 1 — молодая клетка, 2—6 — зрелые клетки, 7 — старая клетка, 8 — бородавчатые пятна на клеточной оболочке, 9 — освобождение автоспор. 10—12 — *Coenochloris signiensis* (Broady) Hind 10 — зрелая клетка, 11 — зрелая клетка, окрашенная йодом (видны зерна крахмала и ядро), 12 — клетка с вакуолями (1, 9 — по Watanabe 1977d, 10—12 — по Broady, 1976)

слизью до 2,5 мкм толщ. Хлоропласт бледно-зеленый, выстилающий более половины периферии клетки, часто двулопастной. Пиреноид отсутствует. Запасные продукты — немногочисленные зерна крахмала и капли масла, обычно появляющиеся при старении культуры.

Автоспоры по 4, реже по 2 или 8, широкоэллипсоидные или шаровидные, около 2 мкм в diam., освобождающиеся путем разрыва и ослизнения материнской оболочки и некоторое время вместе с ее остатками окруженные общей слизью.

Эпифит на пропитанных водой мхах, среди обильно развитых осцилляторных водорослей.

Антарктида

Согласно замечанию автора вида, только автоспоры, обычно тетрадами, лежат в общей слизи. Зрелые клетки существуют уже независимо друг от друга и каждая окружена слоем слизи от 1 до 2,5 мкм толщи. Часто, особенно в старых культурах, индивидуальная слизь развита слабо. Окраска метиленовой синькой делает ее лучше различимой. Зерна крахмала в клетках проявляются обычно лишь при обработке последних раствором Люголя. В таких клетках ядро также становится видимым.

Род 4. COENOCHLORIS Korsch.

Коршиков, 1953 : 322; Hindák, 1984 : 59—60; 1988 : 41—42.

Колонии микроскопические, шаровидные или эллипсоидные, реже неправильной формы, с томогенной, очерченной или расплывающейся по краю слизью. Молодые клетки широкоэллипсоидные или шаровидные, зрелые — шаровидные, расположенные в слизи по 4—8, реже по 2 или 16, плотными неправильными группами, перед делением иногда отделяющиеся друг от друга. Оболочка тонкая, гладкая. Хлоропласт 1, пристенный, с пиреноидом.

Автоспоры по 4—8, реже по 2 или 16, широкоэллипсоидные или шаровидные, с тетраэдрическим или октаэдрическим расположением, освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки на 2 или несколько частей. Молодые колонии после некоторого периода роста разделиваются или остаются длительное время соединенными в сложные колонии с 4—8 группами клеток.

Тип рода *Coenochloris pyrenoidosa* Korsch.

По последним данным (Hindák, 1988), род объединяет 7 видов, 5 из которых — водные организмы. Здесь приведены описания 2 аэрофильных видов.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I Хлоропласт двулопастной 1. *C. bilobata*
 II Хлоропласт с несколькими долями 2. *C. signiensis*

1 *Coenochloris bilobata* (Broady) Hind. (табл. 63, 1—11).

Hindák, 1984 : 61. — *Sphaerocystis bilobata* Broady, 1976 : 398—399, fig. 6 a—b.

Клетки шаровидные или слегка эллипсоидные, до 8,5 мкм (обычно 6 мкм) в диам., распределены группами по 4—8 в больших темно-зеленых колониях неправильной формы. Границы слизи каждой группы обычно видны благодаря присутствию бактерий и мелких частиц на ее поверхности. Хлоропласт двулопастной, гангелевидный, выступающий большую часть клетки. Пиреноид 1, неясный, расположенный в основании хлоропласта. Заносный продукт — капли масла.

Автоспоры по 4—8, слабоэллипсоидные, около 3,5 мкм дл. и 3 мкм шир., освобождающиеся путем ослизнения или разрыва материнской оболочки; ее фрагменты обычно видны вокруг каждой группы освобождающихся автоспор.

Влажная куртинка мха *Calliergon samentosum* (Wahlenb.) Kindb.

Антарктика (Южн. Оркнейские о-ва).

2. *Coenochloris signiensis* (Broady) Hind. (табл. 62, 10—12; табл. 63, 12—16).

Hindák, 1984 : 61. — *Sphaerocystis signiensis* Broady, 1976 : 396—397, fig. 4 a—k.

Клетки шаровидные, изредка широкоэллипсоидные, до 15 мкм в диам., группами по 2—4, реже по 8, беспорядочно разбросанными в мягких, слизистых, боковых темно-зеленых колониях. Слизь вокруг клеток и клеточных групп иногда слабоструктурированная. Хлоропласт часто лопастной. Пиреноид 1, хорошо за-

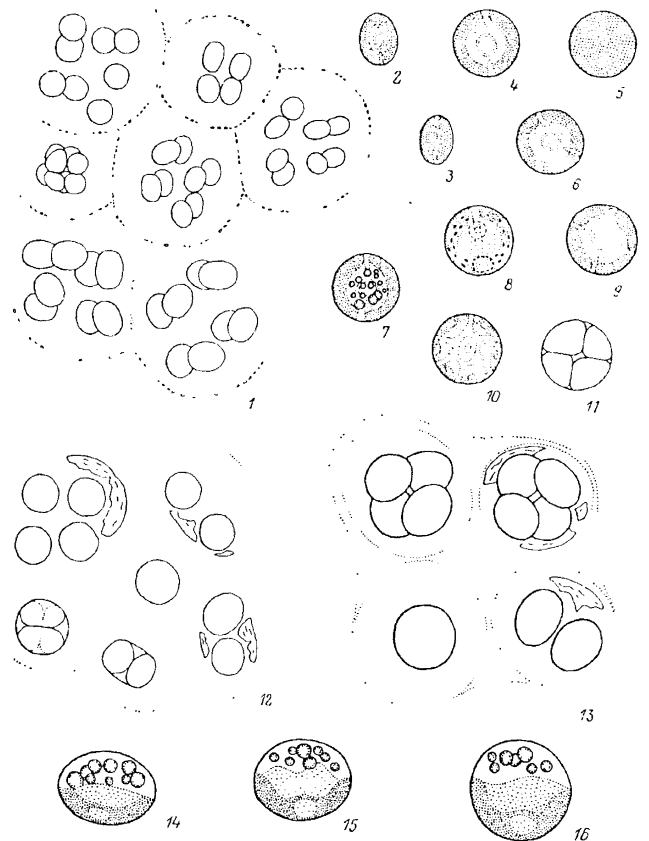


Таблица 63

1—11 — *Coenochloris bilobata* (Broady) Hind. 1 — часть колонии, 2—5 — молодая и зрелая клетки с двулопастным хлоропластом (оптическое сечение и вид с поверхности), 6 — клетка с трехлопастным хлоропластом, 7 — клетка с каплями масла, 8 — клетка, окрашенная йодом (видны зерна крахмала), 9, 10 — делющиеся клетки, 11 — автоспорангий; 12—16 — *C. signiensis* (Broady) Hind. 12 — часть колонии, 13 — колония со структурированной слизью, 14—16 — моточные клетки. (По Broady, 1976)

Авгоспоры по 4—8, узкоэллипсоидные, 6 мкм дл., 3,5 мкм шир. Фрагменты материнской оболочки часто остаются связанными с группами авгоспор.

Травянистые со свободным от льда берега. Антарктика. Отличается от типовой разновидности отсутствием лопасти у хлоропласта и образованием только 4 или 8 авгоспор.

Поскольку *Sphaerocystis oleifera* перенесен в род *Coenocystis* (Hindák, 1984), данная разновидность (вместе с типовой) должна рассматриваться относящаяся к *C. oleifera* (Broady) Hind.

Семенство 8. CHLORELLACEAE Brunnh.

Водоросли свободноживущие, прикрепленные или ведущие симбиотический образ жизни. Клетки одиночные, во временных скоплениях или цепочках и колониях, иногда слизистых, шаровидные, эллипсоидные, цилиндрические, веретеновидные до игольчатых, прямые или изогнутые, не всегда симметричные, изоили гетерополярные, реже 3—5-угольные, с полярными утолщениями или без них. Оболочка гладкая или гранулированная, морщинистая, тонкосетчатая, с ребрами и бородавочками, иногда окруженная тонким слоем слизи. Хлоропласты от 1 до многочисленных, с пиреноидом или без него.

Размножение авгоспорами.

Типовой род *Chlorella* Beijer.

В настоящее время в пределах семейства выделяют 4—6 подсемейств. Здесь приведены только те, которые содержат почвенные, аэрофильные и симбиотические организмы. При выделении подсемейств большое значение придается строению и химизму клеточной оболочки, в частности наличию или отсутствию в ней спорополиенина. Именно по наличию последнего определен родовой состав подсемейств в отношении этого признака изучены пока выборочно. Поэтому характеристика клеточной оболочки в их описаниях дана без его учета, но с оговоркой в примечании, если имеются соответствующие данные.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДСЕМЕЙСТВ

- I Клетки 3—4-угольные, реже 5- или многоугольные 1. **Tetraëdronoideae**
II Клетки иной формы.
1. Клетки с полярными утолщениями или без них; оболочка с ребрами, идущими меридиально или образующими неправильную сеть 2. **Scotiellocystoideae**
2. Клетки без полярных утолщений, оболочка гладкая или гранулированная, без ребер.
А. Клетки шаровидные, эллипсоидные, реже яйцевидные, почковидные или каплевидные 3. **Chlorelloideae**
Б. Клетки удлиненные, эллипсоидные, цилиндрические, веретеновидные до игольчатых, прямые или изогнутые, серповидные, кругообразно или винтообразно закрученные 4. **Ankistrodesmoideae**

Подсемейство 1. TETRAËDRONOIDEAE

Клетки свободноживущие, одиночные, 3-, 4-, реже 5- или многоугольные, с округлыми или вытянутыми углами, иногда заканчивающимися шиповидными выростами. Оболочка гладкая или гранулированная, бородавчатая, без слизи. Хлоропласт 1, пристенный, с пиреноидом.

В почвах постоянно встречаются только представители одного рода

Род TETRAËDRON Kutz

Kützting, 1845 : 129; Коршиков, 1953 : 22—23; Kováčik, 1975 : 359—360.

Клетки одиночные, плоские, 3—4—5-угольные или тетраэдрические, с выпуклыми, прямыми или выпуклыми сторонами; углы округлые, каждый с папиллой или шиповидным выростом. Оболочка тонкая или толстая, 3-слойная, гладкая или бородавчатая. Хлоропласт 1, пристенный, массивный. Пиреноид 1, крупный, с крахмальной оберткой.

Размножение авгоспорами, освобождающимися путем неполного поперечного разрыва материнской оболочки, иногда в слизистом пузыре и остающимися в нем продолжительное время.

Тип рода *Tetraëdron regulare* Kutz.

Представители данного рода — водные организмы, однако во влажных почвах часто встречается *T. minimum*.

Tetraëdron minimum (A. Br.) Hansg. (табл. 65, 1—7).

Hansgirg, 1888 : 131; Kováčik, 1975 : 364, tab. 3—5; Komárek, Fott, 1983 : 697, tab. 195, fig. 7. — *Polyedrium minimum* A. Braun, 1855 : 94

Клетки 4-угольные, подушковидные, уплощенные, с выпуклыми, прямыми или слегка выпуклыми сторонами, сбоку удлиненно-эллипсоидные или тетраэдрические, 5—25 мкм в поперечнике, 3—8 мкм толщ. Углы обычно расположены в разных плоскостях, округлые и заканчивающиеся более или менее хорошо выраженным сосочковидным утолщением оболочки или коротким шипом. Оболочка гладкая или мелкобородавчатая.

Авгоспоры по 4—8—16—32.

В планктоне, перифитоне, влажных почвах. Вероятно, космополит.

По наблюдениям ряда исследователей, в культуре форма зрелых клеток часто бывает шаровидной, угловатые утолщения слажены и не всегда различимы, число авгоспор чаще 16—32. Молодые клетки и авгоспоры имеют типичную 4-угольную форму.

Чрезвычайно пластичный вид. Единой точки зрения относительно его внутривидовой систематики нет: разные авторы выделяют несколько различных разновидностей и форм. В почве и почвенных культурах обычно встречаются водоросли, близкие к типу, поэтому здесь приведена только видовая характеристика.

Подсемейство 2. SCOTIELLOCYSTOIDEAE

Водоросли свободноживущие. Клетки одиночные, реже в небольших временных скоплениях или колониях, широковеретеновидные, эллипсоидные, лимбовидные, яйцевидные или почти шаровидные, с полярными утолщениями или без них. Оболочка двуслойная, обычно скульптурированная: морщинистая, сетчатая, с прямыми или слегка спирально изогнутыми меридиональными ребрами, не всегда хорошо развитыми, у отдельных представителей с мощными крыловидными выростами, без слизи. Хлоропласты от 1, часто рассеченного, до нескольких или многих, с пиреноидом или без него.

Согласно последним исследованиям (Kalina, Punčochářová, 1987), подсемейство объединяет водоросли с двуслойной оболочкой, наружный слой которой содержит спорополиенин, а внутренний состоит из полисахаридов. Наличие или отсутствие в оболочке спорополиенина в настоящее время придается большое таксономическое значение, его присутствие, как правило, коррелирует с образованием водорослями вторичных карбонидов. Спорополиениновый слой выявляется обычно с помощью электронного микроскопа.

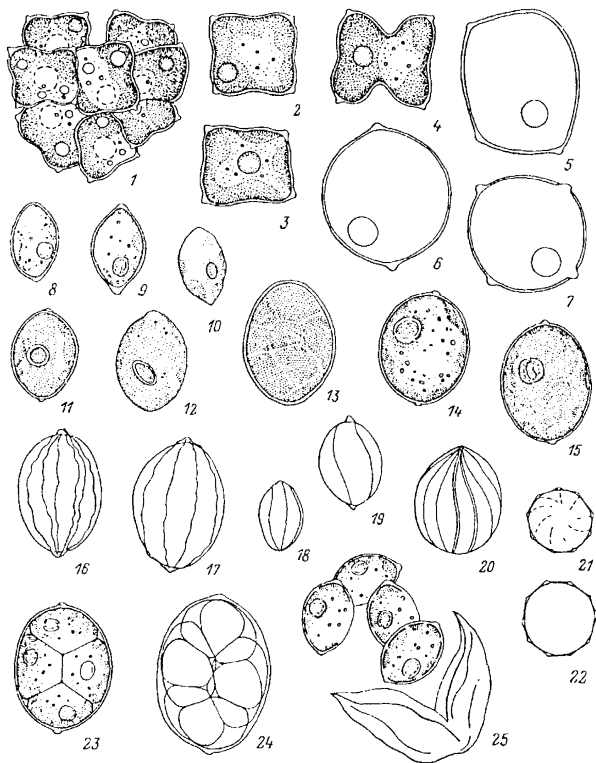


Таблица 65

1-7 — *Tetraedron minimum* (A. Br.) Hansg. 1 — молодые клетки, 2-7 — зрелые клетки разной формы; 8-25 — *Scotiellopsis oocystiformis* (Lund) Punč et Kalina. 8-10 — молодые клетки, 11-15 — зрелые клетки, 16-22 — скульптура оболочки, 23, 24 — автоспорангии, 25 — освобожденные автоспоры (1-7 — по Ковачику, 1973; 8, 9, 14-17, 23-25 — по Калина, Рунчичаковой, 1977; 10-13, 18-22 — по Lund, 1957).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Пиреноид имеется.
 - 1. Клетки с полярными утолщениями 1. *Scotiellopsis*
 - 2. Клетки без полярных утолщений.
 - A. Клеточная оболочка с многочисленными меридиональными ребрами.
 - а. Ребра видны в световом микроскопе 2. *Coelastrella*
 - б. Ребра видны только в электронном микроскопе.
 - α. Клетки одиночные 3. *Graesiella*

- β. Клетки часто в пакетах по 2-4, иногда в коротких цепочках 4. *Halochlorella*
- Б. Клеточная оболочка без ребер 5. *Pseudochlorococcum*
- II. Пиреноид отсутствует.
 - A. Фототроф; растет на чисто минеральных средах; при старении культуры образуются вторичные каротиноиды 6. *Mychonastes*
 - Б. Ауксентроф; для нормального роста необходимы тиамин и азот в аммонийной форме; вторичные каротиноиды не образуются 7. *Auxenochlorella*

Род 1 SCOTIELLOPSIS Vinatzer

Vinatzer, 1975 : 216, Punčochářová, Kalina, 1981 : 122. — *Scotiellopsis* Fott, 1976a : 290-291 — *Scotiellopsis* Fott, 1976a : 297. — *Scotiella* Fritsch, 1912 : 326 pl. p.

Клетки одиночные или, реже, во временных колониях по 2-4-8. Автоспоры и молодые клетки веретеновидные или лимоновидные, зрелые клетки обычно эллипсоидные, с 2 более или менее хорошо выраженными полярными утолщениями или без них, старые клетки почти шаровидные. Оболочка с гладкими меридиональными ребрами, сходящимися на полюсах, иногда анастомозирующими между собой и образующими сеть, не всегда видимыми в световом микроскопе, в стареющих культурах оболочка утолщается, иногда расслаивается и сбрасывается. Хлоропласт 1, пригнанный, у зрелых клеток состоит из дисковидных и поперечных пластинок или полос, связанных между собой тонкими мостиками. Пиреноид 1, с крахмальной оберткой, расположенный в одной из частей хлоропласта. Иногда имеются вакуоли. Ядро 1. Покоящиеся стадии известны.

Размножение автоспорами по 2-16.
Тип рода *Scotiellopsis rubescens* Vinatzer

Виды рода *Scotiellopsis* распадаются на 2 группы: с видимыми и не видимыми в световом микроскопе ребрами на оболочке. Последние становятся обычно различимыми после обработки клеток нитрозином по методике М. Рунчичаковой и Т. Калина (1981). В пределах каждой группы различия между видами незначительные, и виды соответственно трудно поддаются идентификации. По-видимому, прав В. Фотт (1976а), указавший на то, что часть из них, скорее всего, представляет собой внутривидовые таксоны.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Оболочка в световом микроскопе (без специальной обработки) гладкая, реже со слабо различимыми ребрами.
 - 1. Клетки обычно одиночные.
 - A. Зрелые клетки часто без полярных утолщений 1. *S. rubescens*
 - Б. Зрелые клетки с более или менее явно выраженными полярными утолщениями 2. *S. oocystiformis*
 - 2. Клетки наряду с одиночными часто во временных 2-4-8-клеточных колониях 3. *S. reticulata*
 - II. Оболочка в световом микроскопе с более или менее хорошо различимыми ребрами.
 - 1. Оболочка с 6-8 ребрами 4. *S. levicostata*
 - 2. Оболочка с 6-12 ребрами 5. *S. terrestris*
1. *Scotiellopsis rubescens* Vinatzer (табл. 66, 1-14).
Vinatzer, 1975 : 216-218, fig 2; Punčochářová, Kalina, 1981 : 123-128, fig. 1-5, 21a, 22.
Клетки одиночные, молодые — веретеновидные до лимоновидных, заостренные

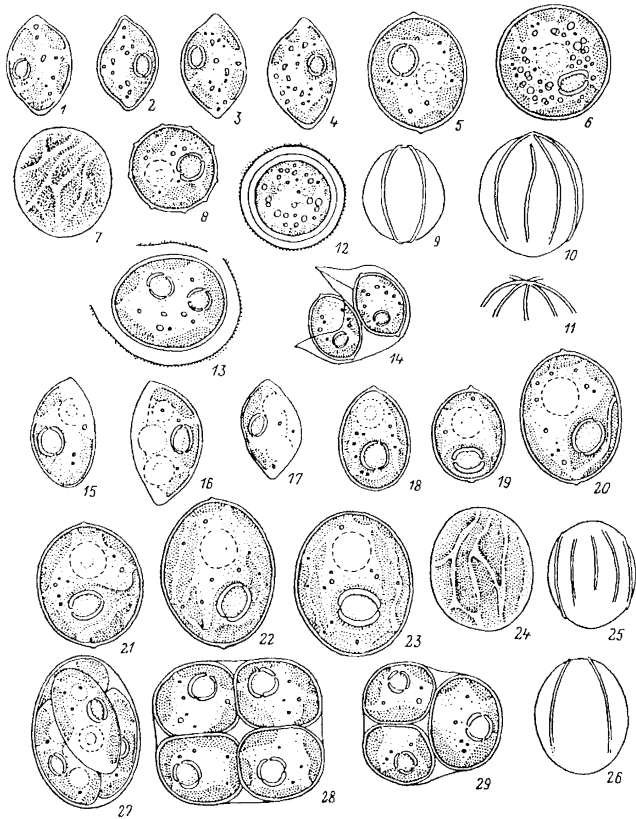


Таблица 66

1-14 — *Scotiellopsis rubescens* Vinatzer. 1-4 — молодые клетки, 5-7 — зрелые клетки, 8-11 — скульптура оболочки, 12 — вакуоля, 13 — сбрасывание оболочки, 14 — освобождение автоспор. 15-17 — *S. reticulata* Punč. et Kalina. 15-17 — молодые клетки, 18-24 — зрелые клетки, 25, 26 — скульптура оболочки, 27-29 — автоспороциты (по Punčochářová, Kalina, 1981).

на полюсах или с явными полярными утолщениями, зрелые — от широкоэллипсоидных до шаровидных, чаще без полярных утолщений, от 8 до 15, иногда до 18 мкм дл., 7.5—12 мкм шир. Оболочка тонкая, с возрастом клетки утолщающаяся, иногда слоистая и частично сбрасываемая стареющими клетками; в световом микроскопе гладкая, в электронном — с 2-6 и более ребрами, анастомозирующими между собой. Хлоропласт рассеченный и лопастной или сетчато-продырявленный, в зрелых клетках иногда распадающийся на отдельные сегменты.

Пиреноид с крахмальной оберткой из 2-3 тонких скорлупок. Цитоплазма зернистая, иногда с вакуолями. Ядро обычно хорошо заметно. Ахнеты шаровидные, обычно 10-12 мкм в диам., с толстой, часто слоистой оболочкой и оранжево-красным содержимым.

Почвы и вулканические выбросы.

Альпы (гора Пичберг, 2300 м над ур. м) — Россия (Приморский край — южный отрог Сихоте-Алиня, п-ов Камчатка — вулкан Толбачек) (Андреева, Чаплыгина, 1989; Штина и др., 1992).

Вид первоначально (Vinatzer, 1975) был описан как лишенный ребер. Последующее его изучение (Punčochářová, Kalina, 1981) в световом микроскопе после обработки клеток нигрозином и в электронных микроскопах показало, что оболочка несет на себе ребра, сходящиеся на полюсах. Авторами данного исследования по ходу изложения материала приводится разное число ребер. В ключе говорится, что их 2-6, в тексте описания указывается, что на полюсах сходятся 2-5 ребер, а при описании результатов электронно-микроскопического изучения сообщается о наличии на одной стороне клетки от 4 до 10 ребер.

Вид *S. rubescens* по слабо развитым и соответственно плохо различимым ребрам и наличию между ними анастомозов похож на *S. reticulata*, от которого отличается одиночными, не образующими скоплениями клетками.

2. *Scotiellopsis oocystiformis* (Lund) Punč. et Kalina (табл. 65, 8-25).

Punčochářová, Kalina, 1981 : 134-137, fig. 13-15 a, b. — *Scotiellopsis oocystiformis* (Lund) Fott, 1976a : 291. — *Scotiella oocystiformis* Lund, 1957 : 26-29, 41, fig. 1; Kalina, Punčochářová, 1977 : 116-117, fig. 1-24. — *Scotiellopsis oocystiformis* (Lund) Fott, 1976a : 298.

Клетки одиночные, молодые — широковеретеновидные или лимонovidные, часто с заостренными полюсами, с возрастом — широкоэллипсоидные, с более или менее явно выраженными полярными утолщениями, от 7.5 до 20 мкм дл., от 5 до 15 мкм шир. Оболочка с 8-12 нежными тонкими ребрами, без специальной обработки слабо различимыми в световом микроскопе; у молодых клеток с сетью из вторичных ребер, исчезающих по мере роста клетки. Хлоропласт состоит из полигональных угловатых долей, соединенных между собой узкими мостиками, в старых клетках принимает желто-зеленую окраску. Пиреноид шаровидный, окруженный 2-3 крахмальными скорлупками.

Автоспоры по 4-8, реже по 2 или 16, 7-9 мкм дл., 4-6.5 мкм шир., освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки.

Почвы холмистых и торных районов, скалы, влажные стены построек, торфяные болота.

Англия — Чехия.

Тонкие и нежные ребра *S. oocystiformis*, плохо различимые в световом микроскопе у живых клеток, становятся хорошо заметными после обработки клеток нигрозином. Вторичные, присущие лишь молодым клеткам ребра обнаруживаются только с помощью электронного микроскопа. Хлоропласт, согласно первоописанию (Lund, 1957), один, с неправильными подушковидными утолщениями, соединенными между собой очень тонкими мостиками. Последние могут быть такими тонкими, что не видны, и создается впечатление о присутствии в клетке нескольких отдельных хлоропластов. Наличие узких мостиков между утолщенными участками хлоропласта было подтверждено и более поздними исследованиями (Punčochářová, Kalina, 1981).

От *S. rubescens* и *S. reticulata*, ребра на оболочке которых не видны без специальной обработки, данный вид отличается наличием более или менее ясно выраженных полярных утолщений, а от второго вида еще и одиночными клетками.

3. *Scotiellopsis reticulata* Punč. et Kalina (табл. 66, 15-29).

Punčochářová, Kalina, 1981 : 128-133, fig. 7-11.

Клетки одиночные, по 4—8 или во временных скоплениях из 2—3 поколений. Автоспоры и молодые клетки лимонovidные, изредка веретеновидные или кашле-видные, иногда асимметричные, с 1—2 полярными утолщениями, 5,5—7 мкм дл., 4—5 мкм шир. Зрелые клетки широкоэллипсоидные, часто несколько асимметричные, обычно с одним полярным утолщением, 9—17 мкм дл., 7—12 мкм шир. Оболочка тонкая, с возрастом равномерно утолщающаяся и часто сбрасываемая стареющими клетками, в световом микроскопе гладкая, в электронном — с 3—4 тонкими ребрами, часто анастомозирующими и образующими сетку. Хлоропласт молодых клеток состоит из нескольких пластинчатых сегментов, с возрастом клетки приобретает чашевидную форму и состоит из узких полос. Пиреноид с крахмальной оберткой из 2 скорлупок. Ядро хорошо заметное.

Автоспоры по 2—4, реже по 8, освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки, но часто соединенные ее остатками; вырастающие вместе до взрослого состояния.

Влажный песок на морском побережье.

Румыния (г. Констанца — вблизи Ин-та биологии).

От остальных видов рода *S. reticulata* отличается в первую очередь наличием временных скоплений из клеток 2—3 поколений, соединенных остатками материнских оболочек. Эта особенность сближает данный вид с родом *Coelastrella*. Однако сетчатое строение клеточной оболочки, сходное с таковой *S. oocystiformis*, и веретеновидные автоспоры, с точки зрения авторов вида, вполне достаточны для включения водоросли в род *Scotiellopsis*. В световом микроскопе вегетативные клетки *S. reticulata* похожи на клетки *S. rubescens*.

4. *Scotiellopsis levicostata* (Hollerb.) Punč. et Kalina (табл. 67, 1—4).

Punčochářová, Kalina, 1981 : 133—134, fig. 12; Андреева и др., 1985 : 13, рис. 3 : 2—8. — *Scotiellopsis levicostata* (Hollerb.) Fott, 1976a : 291, fig. 1 — *Scotiella levicostata* Hollerb., Голлербах, 1936 : 243—245, табл. 2, рис. 22—27. — *Scotiellopsis levicostata* (Hollerb.) Fott, 1976a : 298.

Клетки одиночные, эллипсоидные, с утолщениями на полюсах, 10—19,6 мкм дл., 5,8—14 мкм шир. Оболочка с 6—8 невысокими ребрами, сходящимися на полюсах, у молодых клеток — тонкая, с гладкими ребрами, у стареющих — толстая, грубая, часто неотчетливо слоистая, иногда снаружи разбухшая и ослизненная, с неровными по краю ребрами. Хлоропласт расчленен на многочисленные, мелкие, плотно сомкнутые диски, ярко-зеленый, буряющий в старых культурах. Пиреноид отчетливый.

Автоспоры по 4.

Почвы и вулканические выбросы.

Россия (Лен. обл. — окрестн. г. Луги и г. Тихвина, Нижне-Свирицкий заповедник, п-ова Чукотка и Камчатка). — Украина (Полесье) (Чапыгина, 1996; Штина и др., 1992; Андреева — неопубликованные данные).

Согласно М. М. Голлербаху (1936), у молодых клеток ребра на оболочке с боковой стороны видны плохо. Они выявляются более отчетливо около полюсов или на поперечном оптическом сечении, где имеют вид радиально расположенных небольших бугорков. Хотя в исходном латинском диагнозе указывается, что хлоропласты многочисленные, видимо, прав А. А. Коршиков (1953), считающий, что изначально хлоропласт 1 и составляющие его части связаны между собой анастомозами. Последнее подтверждено электронно-микроскопическими исследованиями, например для вида *S. oocystiformis* (Punčochářová, Kalina, 1981), имеющего хлоропласт аналогичного строения.

5. *Scotiellopsis terrestris* (Reisigl) Punč. et Kalina (табл. 67, 5—29).

Punčochářová, Kalina, 1981 : 137—143, fig. 15 c, d, 16—20, 21b. — *Scotiellopsis terrestris* (Reisigl) Fott, 1976a : 291. — *Scotiella terrestris* Reisigl,

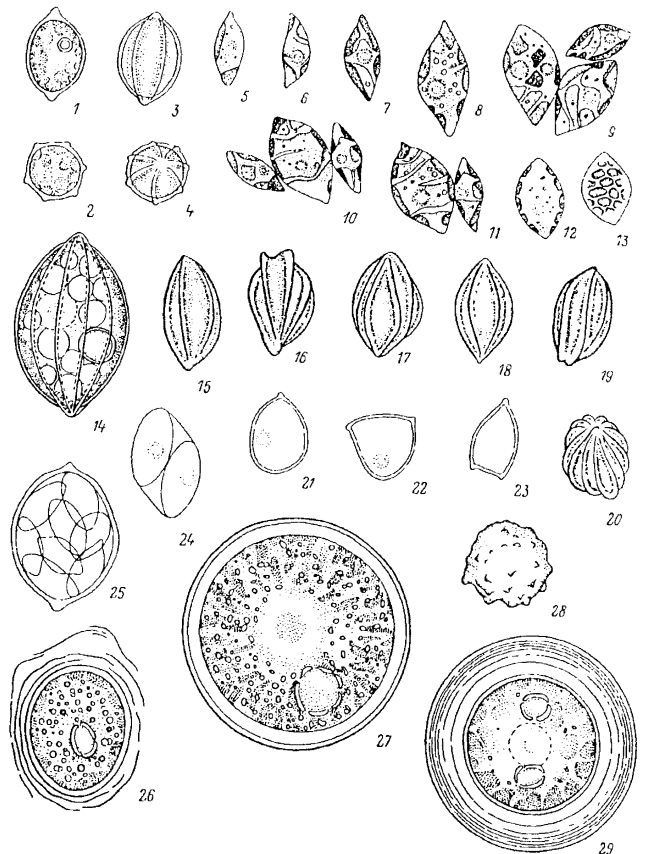


Таблица 67

1—4 — *Scotiellopsis levicostata* (Hollerb.) Punč. et Kalina. 1—4 — зрелые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности); 5—29 — *S. terrestris* (Reisigl) Punč. et Kalina. 5—11 — клетки с разнообразно рассеченными хлоропластами, 12, 13 — клетки с полигональными хлоропластами, 14 — клетка с вакуолями, 15—20 — скульптура оболочки, 21—23 — одно-, двух- и трехклеточные ларвальные клетки, 24, 25 — автоспорангии, 26 — сбрасывание наружных слоев оболочки старой клеткой, 27—29 — акинеты (1—4 — по Голлербаху, 1936, 5—13, 15—25, 28 — по Reisigl, 1964; 14, 26, 27, 29 — по Punčochářová, Kalina, 1981).

1964 : 475—477, fig. 30—32. — *Scotiellopsis terrestris* (Reisigl) Fott, 1976a : 298.

Клетки одиночные, веретеновидные, лимонovidные, изредка широкоэллипсоидные, обычно с 2, редко с 1 или 3 резко выраженными остроконечными или

округлыми сосочковидными полярными утолщениями, иногда без них, до 13—20 мкм дл., 9—14 мкм шир. Оболочка с 6—12 ребрами, не всегда хорошо заметными у молодых клеток и клеточек. Хлоропласт клеток сплошной, с ростом клетки лопастной и затем распадающийся на многочисленные дисковидные и полигональные пластинки или полосы. Пиреноид крупный. Вакуоли иногда присутствуют, крупные, шаровидные, с прозрачным содержимым. В старых культурах появляются шаровидные клетки от 20 до 56 мкм в диам., с толстой слонстой оболочкой до 5—5,5 мкм толщ., вначале зеленые, затем приобретающие ржаво-коричневую, темно-коричневую или оранжевую окраску, иногда с несколькими пиреноидами. Акинеты до 25 мкм в диам., оболочка с утолщениями от едва заметных до тубых бородавчатых.

Автоспоры по 2—16, 7—13 мкм дл., 4—8,5 мкм шир., освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки.

Почвы и снег в горных районах.

Этиальские Альпы, свыше 3000 м над ур. м — Чехия (Татры).

Предложенное описание составлено с учетом первоописания и данных по изучению штаммов, изолированных из других проб и различающихся между собой некоторыми особенностями строения клетки и экологией (Punčochářová, Kalina, 1981). Типовой штамм (Reisigl, 1964) характеризуется более мелкими вегетативными клетками (до 14 мкм дл. и 11 мкм шир.), наличием 2, изредка 1 или 3 полярных утолщений либо их отсутствием и чешвицеобразными хлоропластами. Не всегда хорошо различимые ребра у молодых клеток становятся видимыми после обработки их хлораллидратом. Штаммам, изученным позже (Punčochářová, Kalina, 1981), присуще большое количество в клетках вакуолей и полигональных и лептовидных хлоропластов. В обоих случаях отмечено появление в старых культурах гигантских клеток, которые могут менять окраску от зеленой до ржаво-коричневой или до желто-зеленой и оранжевой. Диагностического значения эти клетки, согласно последним авторам, не имеют. Акинеты наблюдались только у типового штамма. В зависимости от условий культивирования характерные для вида особенности имеют разную степень выраженности, иногда они почти исчезают и тогда водоросли становятся трудно отличимыми от другого вида — *S. oocystiformis*.

Род 2. COELLASTRELLA Chod.

Chodat, 1922 : 94; Kalina, Punčochářová, 1987 : 480.

Клетки одиночные или в группах по 2, 4, 8, 16, иногда больше, яйцевидные, лимбовидные, эллипсоидные и шаровидные. Оболочка относительно толстая, бесцветная или коричневая, с многочисленными, от 16 до 40, мелкозубчатыми или гладкими меридиональными ребрами, обычно видимыми в световом микроскопе, без полярных утолщений. Хлоропласт 1, пристенный, сегментированный. Пиреноид 1, с крахмальной оберткой, расположенный в одном из сегментов хлоропласта. Ядро 1. Старые культуры кирпично-красного цвета.

Размножение автоспорами.

Тип рода *Coelastrella striolata* Chod.

В настоящее время род насчитывает 4 вида, из которых 3 (*C. striolata* Chod., *C. compacta* Skuja, *C. levicostata* Korsch.) — обитатели болотных вод. Поэтому здесь приведено описание только 1 вида — *C. multistriata*, типовая разновидность которого является почвенной водорослью.

Одним из важных диагностических признаков *Coelastrella*, что обычно подчеркивалось в его характеристиках, считалось отсутствие у клеток полярных утолщений. Однако, согласно последнему описанию рода (Kalina, Punčochářová, 1987), клетки иногда могут иметь крошечные полярные утолщения. Это обстоятельство до некоторой степени стирает родовые различия между данным родом и родом *Scotellopsis*. От последнего *Coelastrella* как род в целом отличается лишь

большинством ребер, правда, у 2 видов ребра не гладкие, а покрыты мелкими зубчиками. Ребра у водорослей становятся хорошо различимыми в световом микроскопе после обработки клеток раствором интрозина.

Coelastrella multistriata (Trenk.) Kalina et Punč.

Kalina, Punčochářová, 1987 : 487—488.

Клетки одиночные или в неправильно-эллипсоидных, тетраэдрических и китевидных группах. Зрелые клетки эллипсоидные, яйцевидные, 7—12, иногда 15 мкм дл., 6—9, иногда 12 мкм шир., или шаровидные, 5—12, иногда 15 мкм в диам. Оболочка бесцветная до коричневатой, с 16—40 меридиональными ребрами, обычно видимыми в световом микроскопе, при старении культур утолщается и неоднократно сбрасывается. Хлоропласт обычно рассеченный, лопасти, сегменты или узкие полосы. Пиреноид 1, с крахмальной оберткой, 2 скорлупок, расположен в одном из сегментов хлоропласта. Вакуоли иногда многочисленные. Старые культуры кирпично-красные.

Автоспоры по 2, 4, 8 или 16, эллипсоидные или яйцевидные, с одним округлым концом, вторым — слегка заостренным, изредка снабженным небольшим конусовидным утолщением, 4—6 мкм дл., 2,5—3,5 мкм шир., освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки и иногда остающиеся в ней.

Авторы вида отмечают, что автоспоры могут задерживаться в материнской оболочке, вырастая до зрелого состояния и давая начало следующей генерации.

Вид с 2 разновидностями.

Var. *multistriata* (табл. 68, 1—16).

Kalina, Punčochářová, 1987 : 488—489, fig. 2, 5 b, c, 8—10, 11 b. — *Coelastrella striolata* Chod. var. *multistriata* (Trenk.) Kalina et Punč. m: Komárek, Fott, 1983 : 713—714, fig. 199 : 5. — *Scotella multistriata* Trenkwalder, 1975 : 16—18, fig. 7—9.

Клетки одиночные, редко в неправильно-эллипсоидных или тетраэдрических группах. Автоспоры неправильно-тетраэдрические, эллипсоидные, лимбовидные или яйцевидные, с одним округлым, вторым слегка заостренным концом, и редким снабженным конусовидным утолщением, редко задерживающиеся в материнской оболочке.

Почва в сосновом лесу.

Альпы (Южн. Тироль).

Согласно Н. Trenkwalder (1975), многочисленные и очень тонкие ребра в световом микроскопе практически не видны или выглядят как точечно-граничатая продольная штриховка на оболочке. В молодых культурах клеточная оболочка кажется гладкой. Ребра легче обнаруживаются на оболочке клеток автоспорангиев у водорослей из старых культур. Они хорошо выявляются при электронно-микроскопических исследованиях и после обработки клеток раствором интрозина (Kalina, Punčochářová, 1987).

Var. *corcontica* Kalina et Punč. (табл. 68, 17—20)

Kalina, Punčochářová, 1987 : 490, fig. 11 c—d, 12.

Клетки в неправильно-эллипсоидных, тетраэдрических или китевидных группах, редко одиночные. Автоспоры широкоэллипсоидные, лимбовидные или яйцевидные, часто задерживающиеся в материнской оболочке и образующие в ней по 2 генерации.

Торфяные лужи в субальпийской зоне.

Чехия (Богемия, 1300 м над ур. м.).

округлыми сосочковидными полярными утолщениями, иногда без них, до 13—20 мкм дл., 9—14 мкм шир. Оболочка с 6—12 ребрами, не всегда хорошо заметными у молодых клеток и довольно массивными у зрелых, многослойная, с грубыми ребрами — у старых клеток. Хлоропласт клеток сплошной, с ростом клетки лопастной и затем распадающийся на многочисленные дисквидные и полигональные пластинки или полосы. Пиреноид крупный. Вакуоли иногда присутствуют, крупные, шаровидные, с прозрачным содержимым. В старых культурах появляются шаровидные клетки от 20 до 56 мкм в диам., с толстой слоистой оболочкой до 5—5,5 мкм толщ., вначале зеленые, затем приобретающие ржаво-коричневую, темно-коричневую или оранжевую окраску, иногда с несколькими пиреноидами. Акинеты до 25 мкм в диам., оболочка с утолщениями от едва заметных до грубых бородавчатых.

Автоспории по 2—16, 7—13 мкм дл., 4—8,5 мкм шир., освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки.

Почвы и снег в горных районах.

Эццатские Альпы, свыше 3000 м над ур. м — Чехия (Татры).

Предложенное описание составлено с учетом первоописания и данных по изучению штаммов, изолированных из других проб и различающихся между собой некоторыми особенностями строения клетки и экологией (Punčochářová, Kalina, 1981). Типовой штамм (Reisigl, 1964) характеризуется более мелкими вегетативными клетками (до 14 мкм дл. и 11 мкм шир.), наличием 2, изредка 1 или 3 полярных утолщений либо их отсутствием и чечевичеобразными хлоропластами. Не всегда хорошо различимы ребра у молодых клеток, становящиеся видимыми после обработки их хлоралидрагом. Штаммам, изученным позже (Punčochářová, Kalina, 1981), присуще большое количество в клетках вакуолей и полигональных и лентовидных хлоропластов. В обоих случаях отмечено появление в старых культурах гигантских клеток, которые могут менять окраску от зеленой до ржаво-коричневой или до желто-зеленой и оранжевой. Диагностического значения эти клетки, согласно последним авторам, не имеют. Акинеты наблюдались только у типовой культуры. В зависимости от условий культивирования характерные для вида особенности имеют разную степень выраженности, иногда они почти исчезают и тогда водоросли становятся трудно отличимыми от другого вида — *S. oocystiformis*.

Род 2. COELLASTRELLA Chod.

Chodat, 1922 : 94; Kalina, Punčochářová, 1987 : 480.

Клетки одиночные или в группах по 2, 4, 8, 16, иногда больше, яйцевидные, лимбовидные, эллипсоидные и шаровидные. Оболочка относительно толстая, бесцветная или коричневая, с многочисленными, от 16 до 40, мелкозубчатыми или гладкими меридиональными ребрами, обычно видимыми в световом микроскопе, без полярных утолщений. Хлоропласт 1, пристенный, сегментированный. Пиреноид 1, с крахмальной оберткой, расположенный в одном из сегментов хлоропласта. Ядро 1. Старые культуры кирпично-красного цвета.

Размножение автоспорами.

Тип рода: *Coelastrella striolata* Chod.

В настоящее время род насчитывает 4 вида, из которых 3 (*C. striolata* Chod., *C. compacta* Skuja, *C. levicostata* Korsch.) — обитатели болотных вод. Поэтому здесь приведено описание только 1 вида — *C. multistriata*, типовая разновидность которого является почвенной водорослью.

Одним из важных диагностических признаков *Coelastrella*, что обычно подчеркивалось в его характеристиках, считалось отсутствие у клеток полярных утолщений. Однако, согласно последнему описанию рода (Kalina, Punčochářová, 1987), клетки иногда могут иметь крошечные полярные утолщения. Это обстоятельство до некоторой степени стирает родовые различия между данным родом и родом *Scotellopsis*. От последнего *Coelastrella* как род в целом отличается лишь

большим числом ребер, правда, у 2 видов ребра не гладкие, а покрыты мелкими зубчиками. Ребра у водоросли становятся хорошо различимыми в световом микроскопе после обработки клеток раствором нитрозина.

Coelastrella multistriata (Trenkw.) Kalina et Punč.

Kalina, Punčochářová, 1987 : 487—488

Клетки одиночные или в неправильно-эллипсоидных, тетраэдрических и лимбовидных группах. Зрелые клетки эллипсоидные, яйцевидные, 7—12, иногда 15 мкм дл., 6—9, иногда 12 мкм шир., или шаровидные, 5—12, иногда 15 мкм в диам. Оболочка бесцветная до коричневатой, с 16—40 меридиональными ребрами, обычно видимыми в световом микроскопе, при старении культуры утолщается и неоднократно сбрасывается. Хлоропласт обычно рассеченный, лопастный, сегменты или узкие полосы. Пиреноид 1, с крахмальной оберткой. 2 скорлупок, расположен в одном из сегментов хлоропласта. Вакуоли иногда многочисленные. Старые культуры кирпично-красные.

Автоспории по 2, 4, 8 или 16, эллипсоидные или яйцевидные, с одним округлым концом, вторым — слегка заостренным, изредка снабженным небольшим knobковидным утолщением, 4—6 мкм дл., 2,5—3,5 мкм шир.; освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки и иногда остающиеся в ней.

Авторы вида отмечают, что автоспории могут задерживаться в материнской оболочке, вырастать до зрелого состояния и давать начало следующей генерации.

Вид с 2 разновидностями.

Var. *multistriata* (табл. 68, 1—16).

Kalina, Punčochářová, 1987 : 488—489, fig. 2, 5 b, c, 8—10, 11 b. — *Coelastrella striolata* Chod. var. *multistriata* (Trenkw.) Kalina et Punč. in: Komárek, Fott, 1983 : 713—714, fig. 199 : 5 — *Scotella multistriata* Trenkwalder, 1975 : 16—18, fig. 7—9

Клетки одиночные, редко в неправильно-эллипсоидных или тетраэдрических группах. Автоспории неправильно-тетраэдрические, эллипсоидные, лимбовидные или яйцевидные, с одним округлым, вторым слегка заостренным концом, изредка снабженным knobковидным утолщением; редко задерживающиеся в материнской оболочке.

Почва в сосновом лесу.

Альпы (Южн. Тироль).

Согласно Н. Trenkwalder (1975), многочисленные и очень тонкие ребра в световом микроскопе практически не видны или выглядят как точечно-гранулированная продольная штриховка на оболочке. В молодых культурах клеточная оболочка кажется гладкой. Ребра легче обнаруживаются на оболочке клеток автоспорантисей у водорослей из старых культур. Они хорошо выявляются при электронно-микроскопических исследованиях и после обработки клеток раствором нитрозина (Kalina, Punčochářová, 1987).

Var. *corcontica* Kalina et Punč. (табл. 68, 17—20).

Kalina, Punčochářová, 1987 : 490, fig. 11 c—d, 12.

Клетки в неправильно-эллипсоидных, тетраэдрических или лимбовидных группах, редко одиночные. Автоспории широкоэллипсоидные, лимбовидные или яйцевидные, часто задерживающиеся в материнской оболочке и образующие в ней по 2 генерации.

Торфяные лужи в субальпийской зоне.

Чехия (Богемия, 1300 м над ур. м.).

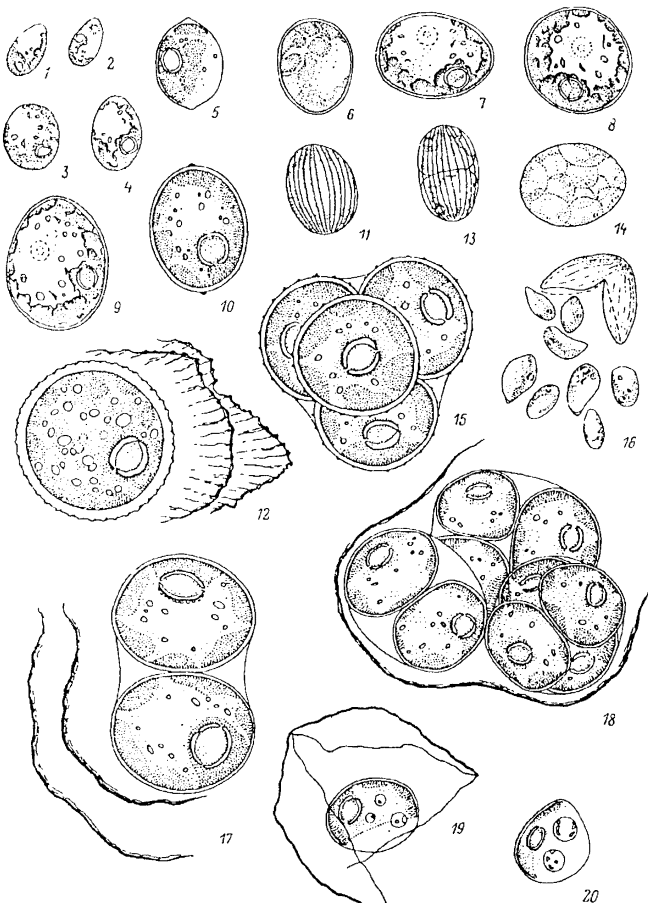


Таблица 68

1—16 — *Chlorella multistriata* (Trenk.) Kalina et Punč. var. *multistriata* 1—5 — молодые клетки, 6—10 — зрелые клетки (вид с поверхности и оптическое сечение), 11 — структура оболочки, 12 — сбрасывание наружных слоев оболочки старой клеткой, с поверхности и оптическое сечение), 13—14 — структура оболочки, 15 — сбрасывание наружных слоев оболочки старой клеткой, с поверхности и оптическое сечение), 16 — освобождение автоспор, 17—20 — *C. multistriata* var. *coarctata* Kalina et Punč. 17, 18 — колонии, 19 — оболочка спорангия, 20 — автоспора (1—4, 6—9, 11, 13, 14, 16 — по Trenkwalder, 1975, 5, 10, 12, 15, 17—20 — по Kalina, Punčochářová, 1987)

Род 3. GRAESIELLA Kalina et Punč.

Kalina, Punčochářová, 1987 : 490, 493.

Клетки одиночные, эллипсоидные или шаровидные. Оболочка в световом микроскопе гладкая, в электронном — с сетью тонких ребер на поверхности. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид 1. Крахмал и вторичные каротиноиды присутствуют. Ядро 1.

Размножение 2—16 автоспорами, освобождающимися путем разрыва материнской оболочки.

Тип рода: *Graesiella vacuolata* (Shih. et Krauss) Kalina et Punč.

Моноотинный род.

По нашим наблюдениям за типовым штаммом (штамм Emerson 1923, получен от М. Пунчохаровой (Punčochářová)), водоросль при длительном культивировании в жидкой среде формирует на оболочке грубые меридиональные ребра, хорошо различимые в световом микроскопе. Ребра сходятся на обоих полюсах клетки, в месте их соединения нередко образуются утолщения. В часто пересекаемых культурах ребра в световом микроскопе действительно не видны. Полярные утолщения на одном или обоих полюсах встречаются крайне редко. Однако молодых клеток, недавно освободившихся из материнской оболочки, полюсы бывают заостренными. Эти данные вызывают сомнения в правомерности выделения данной водоросли в самостоятельный род. Представляется более целесообразным считать эту водоросль членом рода *Scottellopsis*, которая очень похожа на *S. levicostata*. С нашей точки зрения, необходимо повторное изучение типового образца, имеющегося у авторов рода.

Graesiella vacuolata (Shih. et Krauss) Kalina et Punč. (табл. 69, 1—6).

Kalina, Punčochářová, 1987 : 494—495, fig. 13—14. — *Chlorella fusca* Shih. et Krauss var. *vacuolata* Shihira et Krauss, 1965 : 36—37, fig. 45. Fott, Nováková, 1969 : 31—32, tab. 6—7; Андреева, 1975 : 45—46, табл. 20 : 16—32. — *Chlorella emersonii* Shih. et Krauss var. *emersonii* auct. Fott et al., 1975 : 294 (non Shihira et Krauss, 1965).

Клетки 5—16 мкм дл., 3—14 мкм шир. Пристенный хлоропласт поделен на пластинчатые сегменты. Пиреноид с крахмальной оберткой. Цитоплазма часто с многочисленными вакуолями, иногда содержащими включения. Старые культуры кирпично-красного цвета.

Автоспоры эллипсоидные, часто с заостренными полюсами.

Кора дерева, почва на вершине сопки.

США (г. Филадельфия). — Россия (п-ов Камчатка — Долина Гейзеров) (Андреева, Штина — неопубликованные данные).

Род 4. HALOCHLORELLA Dang

Dangeard, 1966 : 8; Kalina, Punčochářová, 1987 : 495.

Клетки одиночные, в пакетах по 2—4, иногда в коротких цепочках, от широковеретеновидных и эллипсоидных до шаровидных, нередко с полярными утолщениями, иногда заканчивающимися нитевидными выростами. Оболочка в световом микроскопе гладкая, в электронном — с сетью тонких ребер и микрофибриллами, расположенными перпендикулярно к поверхности. Хлоропласт 1, пристенный, выстилающий большую часть клеточной периферии, обычно с несколькими шелевидными прорезями или разделенный на неправильные пластинчатые сегменты. Пиреноид 1, с крахмальной оберткой из 2—4 скорлупок. Ядро 1. Стареющие культуры красноватого цвета благодаря образованию вторичных каротиноидов.

Размножение автоспорами, освобождающимися путем разрыва оболочки материнской клетки, часто задерживающимися в ней и образующими пакеты.

Тип рода: *Halochlorella rubescens* Dang.

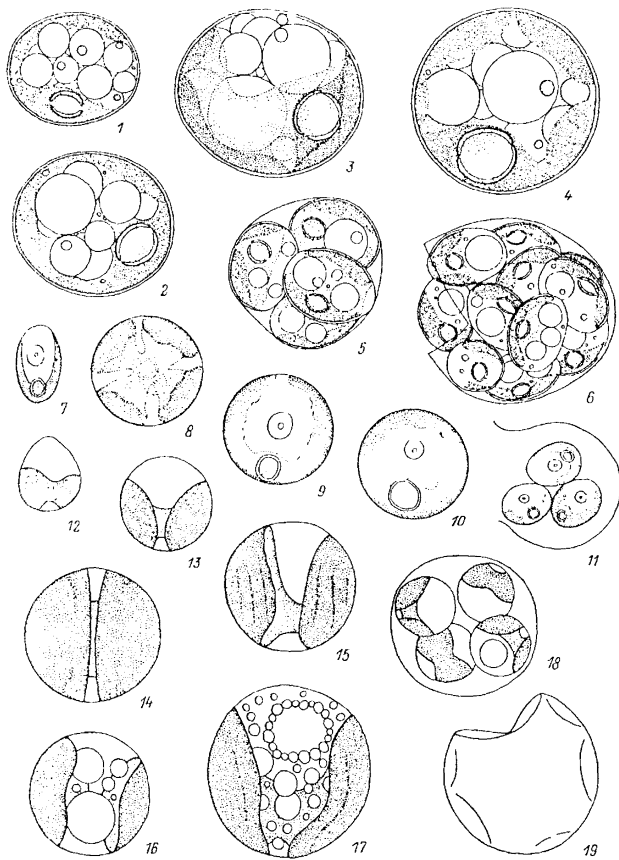


Таблица 69

1—6 — *Gracielia vasculata* (Shih et Krauss) Kalina et Punč. 1—4 — молодые и зрелые клетки с вакуолями, 5, 6 — автоспорангии, 7—11 — *Pseudochlorococcum turcicum* Arcthib. 7 — молодая клетка, 8—10 — зрелые клетки, 11 — автоспорангии; 12—19 — *Avicennichlorella protitheoides* (Kützing) Kalina et Punč. 12, 13 — молодые клетки, 14, 15 — зрелые клетки, 16, 17 — клетки с каплями масла, 18 — автоспорангии, 19 — пустая оболочка автоспорангия (1—6 — по Fott, Nováková, 1969, 7—11 — по Archibald, 1970, 12—19 — по Аларева, 1975).

Многоядерный род.

Главная отличительная особенность рода — образование временных клетчатых пакетов.

Halochlorella rubescens Dang. (табл. 70, 1—17; табл. 71, 1, 2).

Dangeard, 1966 : 8—9, tab. 2, fig. 27—33, tab. 3, fig. A—E; K. Punčochářová, 1987 : 496, fig. 15—19. — *Chlorella fusca* Shih. et K. var. *rubescens* (Dang.) Kessler, Czygan, Fott et Nováková, 1968 : 464, tab. 3—4. — *Chlorella emersonii* Shih. et Krauss var. *rubescens* (Dang.) Lochhead et Cléménçon, 1975 : 294.

Веретеновидные, эллипсоидные и яйцевидные клетки, 5—17 мкм дл., 15 мкм шир., шаровидные — до 30 мкм в диам. Нитевидные выросты на по до 6 мкм дл., микрофибриллы — до 0,2 мкм дл.

Автоспоры по 2—4—8, часто собраны в пакеты.

В культуре морских водорослей, почвах.

Франция (г. Бордо). — Россия (Моск. и Киров. обл., п-ов Чукотка) (Аларева, 1998).

Приведенная здесь характеристика водоросли суммирует данные 3 вариантов ее описания, имеющихся в литературе, а также учитывает результаты собственных наблюдений над штаммом водоросли, изолированным из почвы Московской области.

Первоначально *H. rubescens*, выделенная из культуры морских водорослей, охарактеризована очень кратко и, как оказалось, неточно (Dangeard, 1966). Водоросль получила следующую характеристику: молодые клетки с субвидные зеленые и красноватые клетки до 30 мкм в диам. и обитает в соевых водах. Никаких сведений об образовании клетчатых пакетов или нитей в данной культуре на оболочке в нем не содержалось. Позже та же самая культура подвергнута новому изучению и выращивалась на других средах (Kessler et al., 1968). Водоросль получила следующую характеристику: молодые клетки с субвидные до эллипсоидных, зрелые — эллипсоидные или шаровидные, диаметром 13 мкм в диам.; хлоропласт пристенный, во взрослых клетках выстилал 3/4 или всю поверхность клетки, неравномерно утолщенный, с узкими и тесными или менее прямыми отверстиями; пиреноид шаровидный или широкоэллиптический, окруженный полусферическими зернами крахмала; строматический крахмал; размножение осуществляется 2—4—8 яйцевидными или эллипсоидными автоспорами, 6,5—8,6 мкм дл. и 3,6—6,5 мкм шир., с чашевидным хлоропластом, которые часто задерживаются в материнской оболочке и образуют 2—8-клеточные группы. У водоросли были обнаружены вторичные каротиноиды. Следует отметить, что в этом описании не было указаний на полярные утолщения и какие-либо скульптурные образования на клеточной оболочке. Последние были обнаружены и описаны Т. Kalina и М. Punčochářová в 1987 г. Эти авторы, выращивавшие водоросль на жидкой и агаровой среде Болда с добавкой почвенных вытяжек, сообщали, что клетки никогда не достигали размеров, указанных первоописателем (Dangeard, 1966). Образование пакетов наблюдалось преимущественно в старых агаровых культурах. А в хорошо азрируемых культурах полярных утолщений клеток появлялись по 1—2 выроста, которые соединялись в короткие цепочки. Выросты были тонкими и легко отламывались. На ультратонких срезах клеточной оболочки были обнаружены микрофибриллы и тонких ребер, которые можно увидеть в световом микроскопе после обработки клеток 0,1%-ным генциан-виолетом и иногда после окраски нигрозином.

Водоросль, обнаруженная в культуре почвы из Московской обл., оказалась и типичной описанию вида *H. rubescens*, предложенному Kessler et al. (1968), и некоторых клеток на полюсах просматривались небольшие утолщения оболочки.

По-видимому, *H. rubescens* относится к числу очень пластичных организмов, величина и морфология ее клеток находятся в большой зависимости от условий роста.

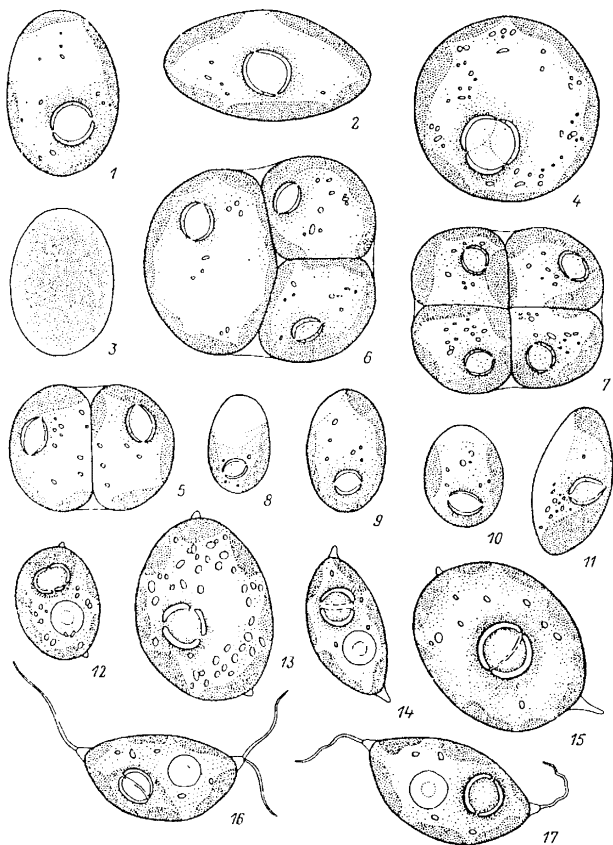


Таблица 70

1, 17 — *Halochlorococcus rubescens* Dang. 1—3 — молодые клетки (оптическое сечение и вид с поверхности), 4 — зрелая клетка, 5—7 — пакеты клеток, 8—11 — автозооспоры, 12, 13 — клетки с агаровой среды, 14—17 — клетки из видимой культуры. (1—11 — по Kessler et al., 1968; 12—17 — по Kalina, Puntschálová, 1987).

Род 5. PSEUDOCHELOCOCCUM Archib.

Archibald, 1970 · 127.

Клетки обычно одиночные, в стареющих культурах иногда во временных скоплениях, эллипсоидные, лимонovidные, яйцевидные, грушевидные, с округлыми или, реже, заостренными полюсами, шаровидные или неправильной формы.

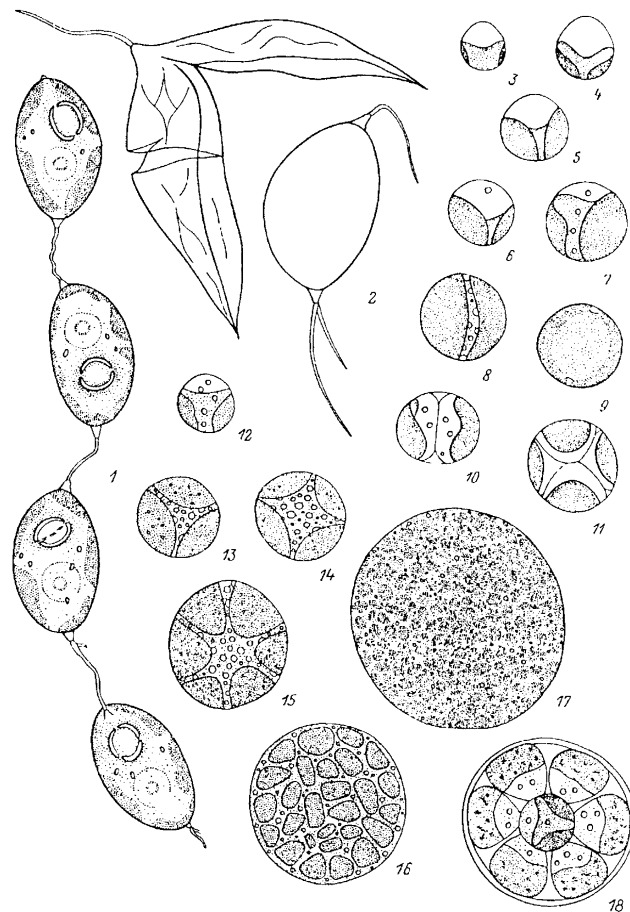


Таблица 71

1—2 — *Halochlorococcus rubescens* Dang. 1 — молодая клетка, 2 — оболочка спорангия с 1 автоспорой. 3—11 — *Mechonista homosphaera* (Skuja) Kalina et Puntš. 3, 4 — молодые клетки, 5—9 — зрелые клетки с хлоропластом различной величины. 10, 11 — автозооспоры. 12—18 — *M. zofingensis* (Donz) Kalina et Puntš. 12 — молодая клетка, 13—15 — клетки с лопастным хлоропластом, 16 — клетка с многочисленными хлоропластами, 17 — старая клетка, 18 — автозооспорий (1, 2 — по Kalina, Puntschálová, 1987, 3—18 — по Андросова, 1975).

Оболочка гладкая, от 0,3 до 1 мкм толщ. в зависимости от возраста культуры. Хлоропласт 1, пристенный, в молодых клетках сплошной и тонкий, более голубой и массивный, нередко рассеченный — в зрелых клетках. Пиреноид 1, со сплошной или состоящей из 2—4 скорлупок крахмальной оберткой. Запасные продукты — многочисленные зерна крахмала и капли масла, при старении культуры окрашивающиеся в оранжевый цвет. В молодых клетках часто по 1—2 крупные вакуоли, в зрелых клетках вакуоли более мелкие и многочисленные. Ядро 1. Стареющие культуры оранжевого цвета.

Тип рода: *Pseudochlorococcum typicum* Archib.

По форме, строению и величине клеток род *Pseudochlorococcum* очень похож на род *Scotiellopsis*, от которого отличается отсутствием ребер на оболочке. Насколько известно, изучение клеточной оболочки у водорослей рода *Pseudochlorococcum* не проводилось. Однако оно необходимо для выяснения родственных отношений обоих родов и точного места рода *Pseudochlorococcum* в сем. *Chlorellaceae*. В связи с имеющимися литературными данными (Kalina, Punčochářová, 1987) о корреляции между наличием спорополения в клеточной оболочке и образованием вторичных каротиноидов, характерных для обоих родов, можно предположить о существовании спорополения и его принадлежности к подсем *Scotiellopsidoideae*.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Vegetативные клетки с возрастом культуры шаровидные, до 25 мкм в диам. 1. *P. typicum*
2. Vegetативные клетки полиморфные, с возрастом культуры часто сохраняющие эллипсоидную или яйцевидную форму, меньшей величины 2. *P. polymorphum*

1. *Pseudochlorococcum typicum* Archib. (табл. 69, 7—11).

Archibald, 1970 : 127—128, fig. 1—4.

Клетки в молодых культурах обычно эллипсоидные, около 7 мкм дл., 5 мкм шир., в стареющих культурах зрелые клетки преимущественно шаровидные, до 25 мкм в диам.

Автоспоры обычно по 4—8, реже по 2 или 16, быстро освобождающиеся из материнской оболочки.

Почвы и вулканические выбросы

США (штат Вермонт). — Россия (Воронеж и Самар. обл., п-ов Камчатка — вулкан Толбачек) (Штина и др., 1992; Андреева, Штина — неопубликованные данные).

2. *Pseudochlorococcum polymorphum* Archib.

Archibald, 1970 : 128, fig. 5—6; Чаплыгина, 1987 : 85, 86, рис. 3 : 1—5.

Клетки разнообразной формы, эллипсоидные, шаровидные или неправильные, от 5 до 17 мкм дл. и от 2,5 до 10—15 мкм шир.

Автоспоры обычно по 2—4, реже по 8, иногда, особенно в старых культурах, остающиеся в материнской оболочке и достигающие в ней размеров зрелых клеток.

Почвы.

США (штат Техас). — Туркмения (сев.-зап. предгорья Паронамиза).

P. polymorphum отличается от типового вида более разнообразной формой вегетативных клеток, большим количеством последних с заостренными полюсами, несущими небольшие сосочковидные утолщения.

Род 6. MYCHONASTES Simpson et Van Valkenburg

Simpson, Valkenburg, 1978 : 118; Kalina, Punčochářová, 1987 : 507.

Клетки одиночные или в небольших временных группах, шаровидные, слегка

яйцевидные или эллипсоидные. Оболочка в световом микроскопе гладкая, электронном — с неправильной сетью из ребер. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид отсутствует. Ядро 1. Вторичные каротиноиды образуются и окрашивают старые культуры в желтый, оранжевый или коричневый цвет.

Размножение автоспорами, освобождающимися путем разрыва материнской оболочки; остатки материнской оболочки обычно сохраняются в среде.

Тип рода: *Mychonastes ruminatus* Simpson et Van Valkenburg.

Из 3 видов, входящих в данный род, 2 связаны с почвой и аэрофильны; субстратами. Типовой вид — обитатель солоноватых вод.

По строению вегетативных клеток *Mychonastes* больше всего сходен с *Chlorella*, от которого отличается фотогетотрофным ростом, отсутствием потребности в тиамине и аммонийном азоте.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Клетки до 10 мкм в диам. 1. *M. homosphaera*
2. Клетки крупные, до 17—30 мкм в диам. 2. *M. zofingiensis*

1. *Mychonastes homosphaera* (Skuja) Kalina et Punč. (табл. 71, 3—11).

Kalina, Punčochářová, 1987 : 509, fig. 24 — *Chlorella homosphaera* Skuja, 1948 : 13, tab. 15, fig. 13 a—k. — *Chlorella minutissima* Fott & Nováková, 1969 : 50, tab. 15, fig. o—y; Андреева, 1975 : 56—57, табл. 1⁰ 1—32.

Клетки шаровидные или широкоэллипсоидные, 1,5—10 мкм в диам. Оболочка тонкая, в световом микроскопе гладкая, изредка с 1—2 темно-коричневыми пятнами инкрустированного железа, в электронном — с неправильной сетью из тонких ребер на поверхности. Хлоропласт гантелевидный, чашевидный до мантии видный. Запасные продукты — крахмал в виде крошечных гранул и капли масла. Старые культуры желтоватого цвета.

Автоспоры по 2—4, реже по 8—16.

Пресноводные водоемы разных типов, почва.

Швеция. — Франция. — Чехия. — Словакия. — Россия.

По-видимому, очень широко распространенный вид. Первоначально описанный как водный, он в пределах России постоянно обнаруживается в почвенных культурах.

В естественных условиях водоросль, как правило, имеет очень мелкие размеры — от 1—1,5 до 3,5—5,7 мкм в диам. В культуре верхний предел клеточных размеров обычно возрастает.

2. *Mychonastes zofingiensis* (Dönn) Kalina et Punč. (табл. 71, 12—18).

Kalina, Punčochářová, 1987 : 512, fig. 26—28. — *Chlorella zofingiensis* Dönn, 1934 : 127—131, fig. 1; Андреева, 1975 : 74, табл. 22. — *Murtella zofingiensis* (Dönn) Hindák, 1982 : 13—24.

Клетки обычно шаровидные, 2,5—30 мкм в диам. Оболочка тонкая, в световом микроскопе гладкая, в электронном — с неправильной сетью из тонких, плотно расположенных ребер на поверхности. Хлоропласт в молодых клетках лопастной, в зрелых — сегментированный или в виде сплошного, сильно гранулированного полого шара. Запасные продукты — крахмал в небольшом количестве и многочисленные капли масла. Старые культуры коричневого или оранжевого цвета.

Автоспоры по 4—64, неправильно-шаровидные, яйцевидные или тетраэдрические, освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки; пустые оболочки сумковидные.

На поверхности песчаной почвы и коре деревьев.

Швейцария (окрестн. г. Цофингена). — Германия (окрестн. г. Марбурга).

Род 7. AUXENOCHLORELLA (Shih. et Krauss) Kalina et Punč.

Kalina, Punčochářová, 1987 : 515. — *Chlorella* Beijer. subgen. *Auxenchlorella* Shihira et Krauss, 1965 : 13—14. — *Palmellococcus* Chodat, 1909 : 103 pr. p.

Клетки одиночные, шаровидные или почти шаровидные, чуть вытянутые в направлении длинной оси хлоропласта. Оболочка в световом микроскопе гладкая, в электронном — почти гладкая или с неправильной сеткой из тонких ребер. Хлоропласт 1, пристенный, от блюдцевидного до обычного гантелевидного. Пиреноид отсутствует. Запасные продукты — крахмал в очень ограниченном количестве и капли масла. Ядро 1. Для нормального роста необходимы тиамин и аммонийный азот; нитратный азот не усваивается. Вторичные каротиноиды не образуются.

Размножение автоспорами.

Тип рода: *Auxenchlorella protothecoides* (Kruger) Kalina et Punč.

Монотипный род.

Род *Auxenchlorella* по строению клеток сходен с некоторыми представителями рода *Mychonastes*, в частности с *M. homosphaera*. От последнего он отличается аукотрофным характером роста и отсутствием вторичных каротиноидов.

Auxenchlorella protothecoides (Kruger) Kalina et Punč. (табл. 69, 12—19).

Kalina, Punčochářová, 1987 : 516, fig. 30—31. — *Chlorella protothecoides* Kruger, 1894a : 264—265; 1894b : 92—94, fig. 1, 31—54; Андреева, 1975 : 55, табл. 18. — *Chlorella variegata* Beijerinck, 1904 : 14—27. — *Chlorella vanthella* Beijerinck, 1912 : 56 (nomen nudum). — *Chlorella paramerici* Loefer, 1936 : 184—188 (nomen nudum). — *Chlorella variabilis* Shihira et Krauss, 1965 : 15—17, fig. 3—4. — *Palmellococcus protothecoides* (Kruger) Chodat, 1909 : 103, tab. 15, fig. 1—J, tab. 16, fig. N; 1913 : 114—115, fig. 109, tab. 5, fig. 25, 27, 29.

Клетки 2,2—8,9 мкм, автоспорами до 11,1 мкм в диам. Хлоропласт обычно пластинчатый, с гантелевидным контуром, выступающий 1/2 поверхности клетки или, реже, состоящий из 2 полых полусфер, соединенных мостиком, очень гомогенный; в молодых клетках иногда блюдцевидный.

Автоспоры по 2—8, реже по 16—32, после осеждения не всегда правильной формы. Пустые оболочки материнских клеток сумковидные.

В истечениях древесного сока, зеленых налетах на различных субстратах, в симбиозе с *Paramecium*.

Германия. — США. — Россия (г. Санкт-Петербург).

Подсемейство 3. CHLORELLOIDEAE

Клетки свободноживущие, изредка симбиоты, одиночные или во временных скоплениях, шаровидные, эллипсоидные, яйцевидные, реже почковидные или каплевидные, без полярных утолщений. Оболочка гладкая, без слизи или иногда окружена слизью. Хлоропласт обычно 1, реже их несколько, с пиреноидом или без него.

Согласно Т. Калина и М. Пунчохářová (1987), клеточная оболочка у некоторых изученных водорослей из входящих в данное подсемейство лишена спорополнения и других биополимеров и характеризуется как однослойная. Эта особенность отличает подсем. *Chlorelloideae* от подсем. *Scotellocystoideae*.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Пиреноиды имеются.
1. Хлоропласт 1 1. *Chlorella*
 2. Хлоропласты от нескольких до многих.
 - А. Хлоропласт в молодых клетках 1, в зрелых — 2—4 2. *Lobosphaeropsis*
 - Б. Хлоропласты многочисленные (больше 4).
 - а. Каждый хлоропласт с пиреноидом 3. *Planktosphaerella*
 - б. Хлоропласты многочисленные, пиреноид 1 4. *Muriellopsis*
- II Пиреноиды отсутствуют
1. Хлоропласт 1.
 - А. Хлоропласт двудольчатый 5. *Lobosphaera*
 - Б. Хлоропласт другой формы 6. *Hemichloris*
 2. Хлоропласты от нескольких до многих 7. *Muriella*

Род 1. CHLORELLA Beijer.

Beijerinck, 1890 : 758, Migula, 1907 : 626, Wille, 1911 : 56; Brunnerhaler, 1915 : 111; Fott, Nováková, 1969 : 18—19, Андреева, 1975 : 3; Watanabe, 1977a : 99, Komárek, Fott, 1983 : 583. — *Zoochlorella* Blandi 1881 : 571. — *Chlorothecium* Kruger, 1894a : 265. — *Palmellococcus* Chodat 1894 : 601—602 pr. p. — *Chloroidium* Nadson, Надсон, 1906 : 13. — *Kruegeria* Heering, 1906 : 105.

Клетки одиночные, мелкие, шаровидные, эллипсоидные, реже цилиндрически и почковидные. Оболочка тонкая, реже сравнительно толстая, у некоторых видов утолщающаяся при образовании актист или актинетоподобных стадий, гладкая, одного вида иногда ослизняющаяся. Хлоропласт 1, пристенный, плотно прилегающий к оболочке или частично отстающий от нее, сплошной или лопастной. Пиреноид обычно 1, окруженный крахмальной оберткой, реже толый, у одного вида иногда их несколько. Запасные продукты — крахмал и бесцветное масло. Ядро 1, у одного вида иногда их несколько.

Бесполое размножение автоспорами, образующимися в четном числе по 2—8, реже по 16—64 или в нечетном числе по 3, 5, 7 и более.

Тип рода: *Chlorella vulgaris* Beijer.

В целом за всю историю рода было описано около 100 видов. Однако в настоящее время род объединяет всего несколько видов. Часть старых видов переведена в синонимы, некоторые выделены как новые и самостоятельные роды. Немало видов было описано столь неполно, поэтому вряд ли когда-нибудь они смогут быть признанными, тем более что их типовые образцы давно утрачены.

Здесь род представлен всего несколькими видами, которые по своему месту обитанию связаны с почвой, аэрофильными субстратами или эфемерными водоемами. Но и в таком объеме род вряд ли является естественным. Он распадается на 3 хорошо различимые группы. Одна из них объединяет виды, образующие обычно четное число равновеликих автоспор, вторая — как четное, так и нечетное число автоспор, обычно неравной величины и, как правило, с одной более крупной автоспорой. Свообразными на фоне остальных выглядят 2 вида. *Ch. reinigii* и *Ch. reniformis*, продуцирующие автоспоры 2 типов. Последние, кроме того, лишены пиреноида и формально должен быть вынесен за пределы рода.

Род *Chlorella*, согласно данным Т. Калина и М. Пунчохářová (1987), объединяет водоросли с однослойной оболочкой без спорополнения.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Автоспоры обычно образуются в четном числе.
 I Пиреноид имеется.
 А. Крахмальная обертка пиреноида из 2—4 скорлупок.
 а Хлоропласт сплошной.
 α. Хлоропласт незамкнутый, поясковидный, реже чашевидный 1. *Ch. vulgaris*
 * Зрелые клетки шаровидные.
 + Автоспоры и молодые клетки неправильно-эллипсоидные или эллипсоидные 1a. f. *vulgaris*,
 ++ Автоспоры тетраэдрические или неправильно-шаровидные, молодые клетки шаровидные.
 × Клетки 3.3—7.8 мкм в диам. 1b. f. *globosa*
 ×× Клетки 1.7—3.3 мкм в диам. 1v. f. *minuscule*
 ** Зрелые клетки эллипсоидные 1i. f. *suboblonga*
 β. Хлоропласт полый, шаровидный, с узким щелевидным отверстием 2. *Ch. kessleri*
 б Хлоропласт с 3—4, реже 5 лопастями 3. *Ch. lobophora*
 Б Крахмальная обертка пиреноида из отдельных мелких зернышек.
 а Клетки шаровидные 4. *Ch. mirabilis*
 б Клетки цилиндрические, эллипсоидные, почковидные и шаровидные 5. *Ch. reischii*
 2. Пиреноид отсутствует 9. *Ch. reniformis*
 II Автоспоры всегда образуются как в четном, так и в нечетном числе.
 1 Клетки шаровидные 6. *Ch. luteoviridis*
 2 Клетки эллипсоидные.
 А. Хлоропласт сплошной, пиреноид лишен крахмальной обертки (голый)
 7. *Ch. saccharophila*
 Б. Хлоропласт лопастной, пиреноид с крахмальной оберткой 8. *Ch. ellipsoidea*

1. *Chlorella vulgaris* Beijer.
 Beijerinck, 1890 : 758; Fott, Nováková, 1969 : 20; Андреева, 1975 : 33—34, Komárek, Fott, 1983 : 583.
 Клетки от эллипсоидных до шаровидных, 1.7—7.8 мкм в диам., при образовании автоспор до 10 мкм. Оболочка тонкая, утолщающаяся при образовании актинет. Хлоропласт широкопоясковидный, незамкнутый или чашевидный. Пиреноид шаровидный или широкоэллипсоидный, с крахмальной оберткой из 2—4 скорлупок. Вакуоли иногда присутствуют.
 Автоспоры по 2—8, реже по 16, равной величины, с чашевидным, реже поясковидным хлоропластом; освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки. Пустые оболочки материнских клеток 2—3-дольчатые.
 Водоемы разного типа — постоянные и временные, пресные и соленые; почва, наземные субстраты, а также симбионт некоторых беспозвоночных.
 Повсеместно (космополит).
 Основным признаком, отличающим *Ch. vulgaris* от остальных видов, служит форма хлоропласта. Он представляет собой пристенную пластинку, имеющую форму широкого незамкнутого пояса или не совсем правильной чаши. В автоспорах и старых клетках он выстлает обычно около половины клеточной периферии и по форме ближе к чашевидному. В молодых и зрелых клетках хлоропласт чаще поясковидный и выстлает от 1/2 до 3/4 периферии клетки. Часто он имеет слегка асимметричное строение, что связано с положением в нем пиреноида. Последний, как правило, лежит не в центре хлоропласта, а немного смещен в сторону одного из его концов. Эта часть хлоропласта и оказывается развитой больше другой.

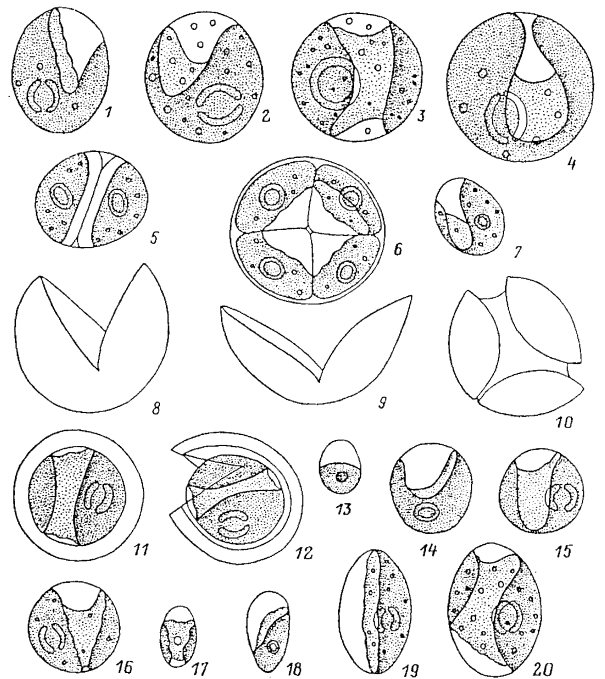


Таблица 72

1—12 — *Chlorella vulgaris* Beijer f. *vulgaris* 1 — молодая клетка, 2—4 — зрелые клетки, 5, 6 — автоспорангии, 7 — автоспора, 8—10 — пустые оболочки автоспорангий, 11, 12 — актинеты, 13—16 — *Ch. vulgaris* f. *minuscule* V. Andr. 13 — автоспора, 14—16 — зрелые клетки; 17—20 — *Ch. vulgaris* f. *suboblonga* V. Andr. 17, 18 — автоспоры, 19, 20 — зрелые клетки (по Андрееву, 1975).

В пределах данного вида ранее было выделено несколько разновидностей по таким признакам, как склонность к автотрофному типу питания (var. *autotrophica* Fott et Nováková) или способность наряду с нормальными формировать крупные клетки с большой вакуолью. По нашим наблюдениям, эти признаки, довольно обычные среди водорослей данного вида, являются свойствами разных особей и не заслуживают того, чтобы их использовать как диагностические при выделении тех или иных внутривидовых таксонов.

1a. F. *vulgaris* (табл. 72, 1—12).
 Андреева, 1975 : 37, табл. 1—2. — *Chlorella vulgaris* Beijerinck, 1890 : 758, tab. 7, fig. 2 a—d. — *Chlorella vulgaris* Beijer var. *vulgaris* in: Fott, Nováková, 1969 : 21—25, tab. 1—2, 3 a—e. — *Chlorella vulgaris* Beijer. var.

vulgaris f. *tenna* Fott et Nováková, 1969 : 24 — *Chlorella vulgaris* Beijer. var. *viridis* Chodat, 1913 : 88. — *Chlorella pyrenoidosa* Chick, 1903 : 460, fig. 8 : 3. — *Chlorella communis* Aitai, 1906 : 179—180. — *Chlorella candida* Shihira et Krauss, 1965 : 38—39, fig. 49—50. — *Chlorella infusiformis* Beijer. sensu Shihira, Krauss, 1965 : 32—33, fig. 35—36. — *Chlorella sorocimana* Shihira et Krauss, 1965 : 30—31, fig. 31—32. — *Pleurococcus beijeirckii* Aitai, 1892 : 246—247.

Молодые клетки обычно эллипсоидные или слабоэллипсоидные, зрелые — шаровидные, 2,2—6,7, при образовании автоспор — до 7,8, с вакуолями — до 13,3 мкм в диам. Оболочка тонкая, утолщающаяся при образовании акинет. Пиреноид с крахмальной оберткой из 2—4 скорлупок. Ядро обычно не видно. Акинеты известны.

Автоспори по 2—8, реже по 16, сразу после освобождения неправильно-эллипсоидные.

Повсеместно распространенная водоросль (космополит).

Несмотря на широкое распространение, массовые разрастания в природе практически не встречаются. Обнаруживается водоросль преимущественно в лаборатории при культивировании.

Одним из основных признаков f. *vulgaris* является форма клеток: эллипсоидная — у молодых и шаровидная — у зрелых. В некоторых случаях зрелые клетки наряду с шаровидной могут сохранять слабоэллипсоидную форму, но при измерении различия в длине осей практически не улавливаются.

Водоросли данной формы физиологически весьма разнообразны, поэтому такие особенности, как термофильность, наличие гидрогеназы, с нашей точки зрения, при морфологическом подходе к разграничению таксонов пока следует рассматривать как признаки физиологических рас.

16 f. *globosa* V. Andr. (табл. 73, 1—12).

Андреева, 1975 : 39, табл. 3—4. — *Chlorella vulgaris* Beijer. var. *autoripica* Fott et Nováková, 1969 : 25—26, tab. 3, fig. f—o.

Клетки шаровидные, 3,3—7,8, при образовании автоспор — до 10, с вакуолями — до 13,3 мкм в диам. Оболочка тонкая, утолщающаяся при образовании акинет. Пиреноид с крахмальной оберткой из 2—4 скорлупок. Бесцветные капли масла часто многочисленные и крупные. Ядро иногда видно. Акинеты известны.

Автоспори по 4—8, реже по 2 или 16, после освобождения неправильно-шаровидные до тетраэдрических.

В соленых и пресных лужах, минеральных источниках, в реках среди скопленных итчаток и палатах на камнях, в планктоне озер, на почве и различных наземных субстратах.

Россия (Лен. и Киров. обл., Кольский и Чукотский п-ова). — Памир (Кыргызстан и Таджикистан) (Андреева, Лукницкая, 1988, 1991; Чанлыгина, 1992; Андреева, Шгина — неопубликованные данные).

Данная форма отличается от f. *vulgaris* и f. *suboblunga* хорошо выраженной шаровидной формой клеток, а от f. *minuscule* — более крупными клетками.

17 f. *minuscule* V. Andr. (табл. 72, 13—16).

Андреева, 1975 : 40, табл. 4, рис. 1—14.

Клетки шаровидные, 1,7—3,3, при образовании автоспор — до 5,5, с вакуолями — до 6 мкм в диам. Оболочка очень тонкая. Пиреноид с крахмальной оберткой из 2 полусферических скорлупок. Ядро не видно.

Автоспори по 4, реже по 2 или 8, сразу после освобождения неправильно-шаровидные до тетраэдрических.

Ил в ручье с температурой воды 24 °С.

Памир (термальные источники Иссык-Булак).

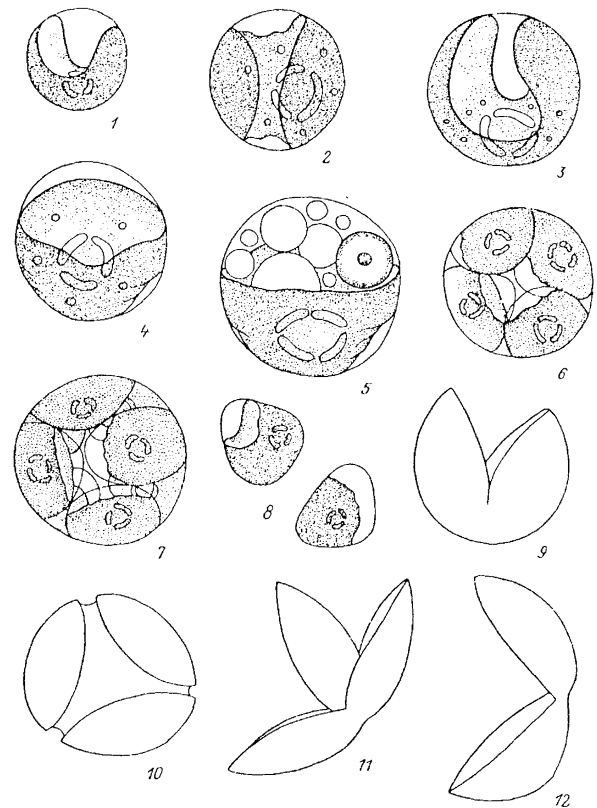


Таблица 73

1—12 — *Chlorella vulgaris* f. *globosa* V. Andr. 1 — молодая клетка, 2, 3 — зрелые клетки, 4, 5 — старые клетки (5 — с каплями масла и видимым ядром), 6, 7 — автоспорангии, 8 — автоспора, 9—12 — пустые оболочки спорангиев (По Андреева, 1975).

От остальных форм *Ch. vulgaris* отличается очень маленькими шаровидными клетками. В связи с малыми размерами клеток пиреноид очень маленький и не всегда хорошо различим, особенно в автоспорах.

18 f. *suboblunga* V. Andr. (табл. 72, 17—20).

Андреева, 1975 : 41, табл. 4, рис. 15—29.

Клетки всегда эллипсоидные, 2,8—6,1 мкм дл., 1,7—5,5 мкм шир., при образовании автоспор до 8 мкм дл. и 5,5 мкм шир. Оболочка тонкая. Хлоропласт

иногда корытообразны. Пиреноид с крахмальной оберткой из 2 полусферических скорлупок. Ядро не видно.

Автоспоры по 2—4, реже по 8, сразу после освобождения неправильно-эллипсоидные.

Луза, среди скопления шитчаток.

Таджикистан (гермальные источники Оби-Гарм в окрестн. г. Новобала) (Андреева, Лукницкая, 1988, 1991).

Отличительная особенность данной формы — эллипсоидная форма клеток всех возрастов. Положение хлоропласта в клетке строго не зафиксировано. Его ориентация по отношению к длинной оси клетки может быть продольной, и тогда он имеет корытообразную форму. При поперечной ориентации хлоропласт — незамкнутая поясовидная пластинка.

2. *Chlorella kessleri* Fott et Novák. (табл. 74, 1—12).

Fott, Nováková, 1969 : 26—27, таб. 4; Андреева, 1975 : 41—42, табл. 7—8, Komárek, Fott, 1983 : 593—594, tab. 168, fig. 1.

Мочодные клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, 2.5—8.9 мкм в diam., при образовании автоспор до 11.4 мкм. Оболочка тонкая, иногда окруженная слизью. Хлоропласт полый, шаровидный (мантневидный), с небольшим, обычно шестевидным отверстием. Пиреноид отчетливый, крупный, шаровидный или широкоэллипсоидный, с крахмальной оберткой из 2—4 скорлупок, расположенный в утолщенной части хлоропласта напротив вырезки. Запасные продукты — крахмал и капли масла, часто многочисленные. Ядро в живых клетках видно редко. В старых клетках могут возникать вакуоли.

Автоспоры равной величины, по 2 (редко)—4—8—16, тетраэдрические, неправильно-шаровидные или эллипсоидные, с чашевидным хлоропластом, свободные или соединенные остатками материнской оболочки. Пустые оболочки материнских клеток 2—4-дольчатые.

Зеленый налет на цветочном горшке.

Россия (г. Санкт-Петербург) (Андреева, Лукницкая, 1988, 1991).

Происхождение культуры, по которой был описан данный вид, неизвестно. В России впервые он был обнаружен в зеленом налете на цветочном горшке, позднее в ряде других мест. Видимо, распространен достаточно широко.

Авторы вида считают наиболее характерной его особенностью форму хлоропласта, который назван мантиевидным. При старении культуры маленькое щелевидное отверстие в хлоропласте может увеличиваться, и последний в таком случае приобретает чашевидную форму.

Слизь вокруг клеток видна не всегда. Ее наличие или отсутствие связано с возрастом культуры, условиями выращивания и индивидуальными особенностями каждой конкретной водоросли.

3. *Chlorella lobophora* V. Andr. (табл. 75, 1—11).

Андреева, 1973 : 1736, 1740, табл. 1—2; 1975 : 47—48, табл. 10—11.

Клетки одиночные, шаровидные, изредка слабоэллипсоидные, 3.3—8.9, при образовании автоспор — до 11.1 мкм в diam. Оболочка тонкая, в старых культурах утолщающаяся до 2 мкм. Хлоропласт 1, пристенный, выступающий большую часть клеточной оболочки, с 3—4, реже 5 лопастями, хорошо выраженными. Пиреноид крупный, хорошо заметный, шаровидный или широкоэллипсоидный, с крахмальной оберткой из 3—4 скорлупок. Запасные продукты, кроме крахмала пиреноида, в виде мелких округлых или, реже, короткопалочковидных зерен строматического крахмала и иногда многочисленных бесцветных капель масла. Ядро без окрашивания видно очень плохо. Вакуоли образуются. В стареющих культурах клетки переходят в актинопоидное состояние.

Автоспоры по 4—8, реже по 2 или 16, равной величины, неправильно-эллипсоидные или тетраэдрические, со сплошным хлоропластом, занимающим

246

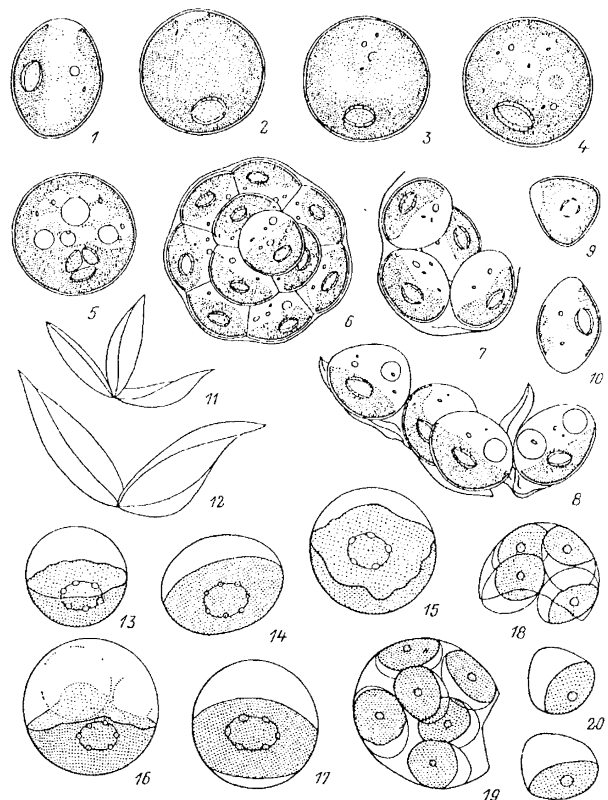


Таблица 74

1—12 — *Chlorella kessleri* Fott et Novák. 1 — молодая клетка, 2—5 — зрелые клетки (вид с поверхности и оптическое сечение), 6 — автоспорангий, 7, 8 — освобождение автоспор, 9, 10 — автоспоры, 11, 12 — пустые оболочки спорангиев. 13—20 — *Ch. mirabilis* V. Andr. 13 — молодая клетка, 14, 15 — зрелые клетки с хлоропластом плотно прилегающим к оболочке, 16 — клетка с вакуолями, 17 — клетка с хлоропластом, оставшимся от оболочки, 18, 19 — автоспорангий, 20 — автоспоры (1—12 — по Fott, Nováková, 1969, 13—20 — по Андреева, 1975)

около половины поверхности клетки. Пустые оболочки материнских клеток 2—3-дольчатые.

Почвы.

Россия (Брянск. обл. — окрестн. с Красный Рог). — Таджикистан (Варзобское ущелье) (Андреева, Лукницкая, 1988, 1991; Чаныгина, 1992)

Ch. lobophora отличается от остальных видов рода, имеющих шаровидные клетки, лопастным хлоропластом, всегда плотно прилегающим к оболочке клетки

247

по 2—4, короткоэллипсоидные, или по 8—16 — удлинненно-цилиндрические или почковидные, освобождающиеся путем глубокого разрыва материнской оболочки.

Горные и лесные почвы, почва с вулканическим пеплом, выработанные торфяники, песчаные дюны на морском побережье.

Этальские Альпы, 3160 м над ур. м — Россия (Киров. обл.) (Андреева, 1998) — Япония

От остальных видов отличается образованием автоспор 2 типов. Появление в некоторых клетках по несколько пиреноидов и ядер, вероятнее всего, связано с началом клеточного деления.

6. *Chlorella luteoviridis* Chod. (табл. 76, 17—23; табл. 77, 1—7).

Chodat in: Conrad, Kufferath, 1912 : 322; Chodat, 1913 : 107—108, fig. 101—102, Fott, Nováková, 1969 : 33—36, tab. 8—9; Андреева, 1975 : 48—49, табл. 12—13; Komárek, Fott, 1983 : 592—593, tab. 167, fig. 3. — *Chlorella luteoviridis* Chod. var. *lutescens* Chodat in: Conrad, Kufferath, 1912 : 322. — *Chlorella aureoviridis* Meyer, 1932 : 510—511, fig. 5. — *Chlorella mutabilis* Shihira et Krauss, 1965 : 21—22, fig. 13—14. — *Chlorella vulgaris* Beijerinck var. *luteoviridis* (Chod.) Shihira et Krauss, 1965 : 22—24, fig. 15—16

Клетки шаровидные, 2,2—10, при образовании автоспор — до 16,6 мкм в diam. Оболочка относительно толстая. Хлоропласт неправильный, чашевидный, плотно прилегающий к оболочке, немного отступающий от нее или занимающий почти срединное положение в клетке и тогда обычно неглубокий, чашевидный или в виде неправильно изогнутой пластинки, сбоку имеющей вид пояса; зеленые с желтоватым оттенком. Пиреноид небольшой, шаровидный или слегка эллипсоидный, расположенный примерно в центре хлоропласта, окруженный отдельными мелкими шаровидными или слегка вытянутыми зернами крахмала, изредка сливающимися и образующими подобие сплошной обертки. Ядро хорошо заметно после подкраски раствором Люголя. Вакуоли отсутствуют или присутствуют (1 или несколько), иногда заполняют значительную часть клеточного пространства.

Автоспори в четном числе по 2—32, чаще по 8—16, в нечетном — по 3, 5, 7, 9 и более, сразу после освобождения неправильно-шаровидные, яйцевидные или короткоэллипсоидные, с большим и разнообразным по форме хлоропластом; одна автоспора обычно крупнее других, часто также неодинаковой величины; крупная автоспора с хорошо заметным пиреноидом, в остальных пиреноиды мелкие, плохо различимые без подкраски. Автоспори при небольшом числе часто задерживаются в оболочке материнской клетки и вырастают до размеров взрослой клетки. Пустые оболочки материнских клеток сумковидные.

Лесная лужа, обрастания аэрофильных субстратов.

Бечиния (окрестн. г. Брюсселя). — Грузия (с. Шекветили).

В пределах России данная водоросль до сих пор не обнаружена.

Ch. luteoviridis обнаруживает общие черты с *Ch. ellipsoidea* и *Ch. saccharophila*; утолщенная клеточная оболочка (по сравнению с другими видами рода), большой диапазон размеров вегетативных клеток и спорангиев, неравенство размеров автоспор в одном спорангии, образование наряду с четным нечетного числа автоспор.

7. *Chlorella saccharophila* (Krüger) Migula (табл. 77, 8—20).

Migula, 1907 : 627, tab. 35 J, fig. 4; Андреева, 1975 : 50—51, табл. 14—15; Komárek, Fott, 1983 : 590, 592, tab. 167, fig. 1. — *Chlorella saccharophila* (Krüger) Migula var. *saccharophila* sensu Fott, Nováková, 1969 : 38—40, tab. 10. — *Chlorella saccharophila* (Krüger) Wille, 1911 : 56. — *Chlorothecium saccharophilum* Krüger, 1894a : 265—266; 1894b : 94—96, tab. 5, fig. 2—30. — *Chloridium kuegelei* Nadson, Надсон, 1906 : 8. — *Kruegera saccharophila* (Krüger) Heering, 1906 : 105. — *Palmellococcus saccharophilus* (Krüger)

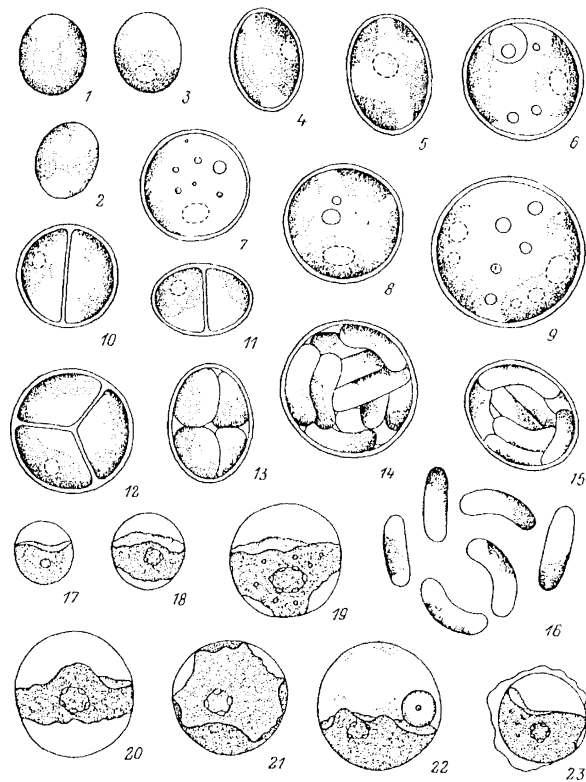


Таблица 76

1—16 — *Chlorella reesigii* Watanabe. 1—3 — вегетативные клетки, 4—9 — зрелые клетки, 10—15 — автоспориангии с автоспорами разной формы, 16 — палочковидные автоспори. 17—23 — *Ch. luteoviridis* Chod. 17, 18 — молодые клетки, 19—21 — зрелые клетки с хлоропластами разной формы, 22 — клетка с вакуолью и ядром (после обработки раствором Люголя), 23 — клетка с отставшим наружным слоем оболочки (старая культура) (1, 16 — по: Watanabe, 1977b; 17—23 — по: Андреева, 1975)

Chodat, 1909 : 103, tab. 15, fig. L; 1913 : 113—114, tab. 5, fig. 26, 28, 30. — *Chlorella ellipsoidea* auct. non Gerneck: Shihira, Krauss, 1965 : 34—35, fig. 41—42.

Клетки эллипсоидные, широкоэллипсоидные, изредка яйцевидные или грушевидные, 4,4—12,2 мкм дл., 2,2—11,1 мкм шир. Оболочка относительно тонкая. Хлоропласт пластинчатый, с ровным краем, очень гомогенный, без видимых включений, сначала небольшой, неопределенной формы, по мере роста клетки корытообразный, поясковидный или спиралевидный, с 1,5—2 витками, в самых крупных клетках образующий мелкие складки, выстилающий почти всю поверх-

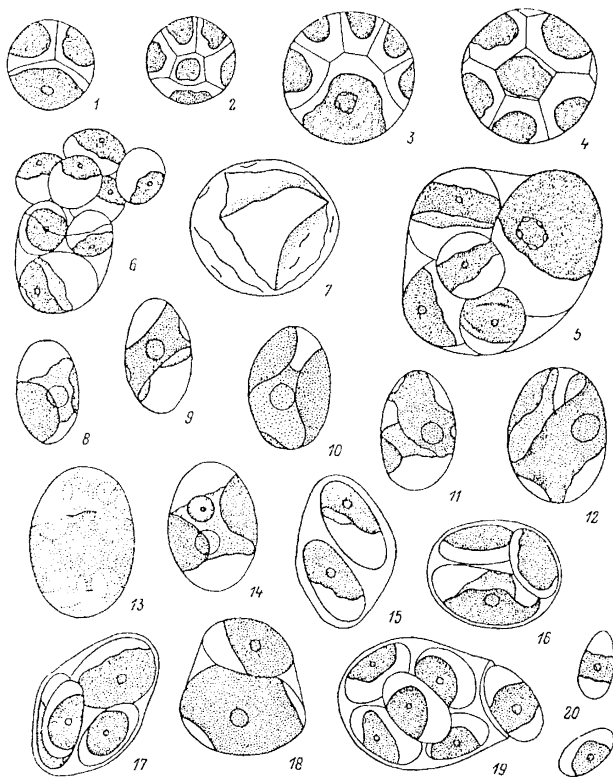


Таблица 77

1-7 — *Chlorella luteoviridis* Chod 1-5 — автоспорангии, 6 — освобождение автоспор, 7 — пустая оболочка спорангия; 8-20 — *Ch. saccharophila* (Krüger) Migula 8, 9 — молодые клетки, 10-12 — зрелые клетки с хлоропластами разной формы, 13 — клетка с вакуолями, 14 — клетка после обработки раствором Люголя (видно ядро), 15-18 — автоспорангии, 19 — освобождение автоспор, 20 — автоспоры (По А. Андреева, 1975).

ность клетки. Пиреноид неясственный, голый, шаровидный или слабоэллипсоидный, расположенный приблизительно в центре хлоропласта. Запасный продукт — бесцветные капли масла. Ядро в живых клетках обычно не видно, но становится хорошо заметным после обработки раствором Люголя. Вакуоли иногда присутствуют.

Автоспоры в четном числе по 2, 4, 6, 8, 12, 16 и до 32 (редко) или нечетном — по 3, 5, 7, 9 и более, удлиненно-эллипсоидные, почти цилиндрические или эллипсоидные, сразу после освобождения не всегда правильной формы,

в одном спорангии равной или, реже, неравной величины, с небольшим округлым пластинчатым хлоропластом. Пустые оболочки материнских клеток сумковидные.

В истечении древесного сока, на спилах пней и коре деревьев, на мхах и лишайниках, в обрастаниях мелких водоемов, в теплых источниках, ручьях и лужах, на влажной почве и камнях.

Широко распространенный вид.

В. Fott и М. Nováková (1969) высказали предположение, что данный вид является космополитом. По нашим данным (Андреева, Лукницкая, 1988, 1991). *Ch. saccharophila* приурочена к районам с влажным климатом и тяготеет к субстратам, богатым органикой.

По ряду особенностей строения и размножения *Ch. saccharophila* сходна с *Ch. ellipsoidea*, от которой отличается голым пиреноидом и хлоропластом с целыми, нелопастыми краями.

8. *Chlorella ellipsoidea* Gern. (табл. 78, 1-14)

Gerneck, 1907 : 250-251, tab. 11, fig. 45-51; Андреева, 1975 : 53, табл. 16-17; Komárek, Fott, 1983 : 592, tab. 167, fig. 2. — *Chlorella saccharophila* (Krüger) Migula var. *ellipsoidea* (Gern.) Fott et Nováková, 1969 40-42, tab. 11-12.

Клетки эллипсоидные, широкоэллипсоидные, 4,4-13,3 мкм дл., 3,3-12,2 мкм шир., при образовании автоспор до 17,8 мкм дл. и 15,5 мкм шир. Оболочка относительно толстая. Хлоропласт очень гомогенный, без видимых включений, в молодых клетках плотно прилегающий к оболочке, в виде небольшой, неопределенной формы пластинки с ровными краями или с 1-4 лопастями, по мере роста клетки увеличивающийся в размере, изгибающийся, отходящий от оболочки, образующий складки, заполняющий полость клетки, с лопастями разной длины, число лопастей неопределенное. Пиреноид хорошо заметный, шаровидный или слегка эллипсоидный, расположенный приблизительно в центре хлоропласта, окруженный многочисленными мелкими зёрнами крахмала. Запасный продукт — бесцветные капли масла. Ядро становится заметным после обработки клеток раствором Люголя. Вакуоли иногда присутствуют.

Автоспоры в четном числе по 2-64, чаще по 8-16, в нечетном по 3, 5, 7 и более, узкоэллипсоидные, сразу после освобождения не всегда правильной формы, с пластинчатым неправильным хлоропластом; одна автоспора обычно крупнее остальных, часто также разной величины; автоспоры, образующиеся в небольшом количестве, иногда задерживаются в материнской оболочке и вырастают до размеров взрослых клеток. Пустые оболочки материнских клеток сумковидные.

В небольших водоемах, озере, на песчанке, коре деревьев и лишайниках.

Германия. — Чехия. — Швеция.

Водоросль, видимо, менее широко распространена, чем *Ch. saccharophila*.

9. *Chlorella reniformis* Watanabe (табл. 79, 1-15)

Watanabe, 1977c : 173-175, fig. 8; Komárek, Fott, 1983 : 575-576, tab. 165, fig. 2. — *Palmellococcus reniformis* (Watanabe) Watanabe, 1979, цит по: Komárek, Fott, 1983.

Клетки удлиненно-цилиндрические, удлиненно-эллипсоидные, удлиненно-почковидные, 4-14 мкм дл., 2-10 мкм шир., почти шаровидные и шаровидные, 5-17 мкм в диам. Оболочка тонкая. Хлоропласт в молодых клетках лентовидный или блюдцевидный со сплошным ровным краем, выступающий 1/3 часть клеточной периферии, в зрелых клетках мантевидный, выступающий почти всю клетку, глубоко рассеченный на 2 или 3 лопасти. Запасный продукт — капли масла. Ядро 1, иногда видно вместе с ядрышком.

Автоспоры по 2-4, короткоэллипсоидные, и по 8-16, удлиненно-цилиндрические или удлиненно-почковидные, освобождающиеся путем глубокого разрыва материнской оболочки.

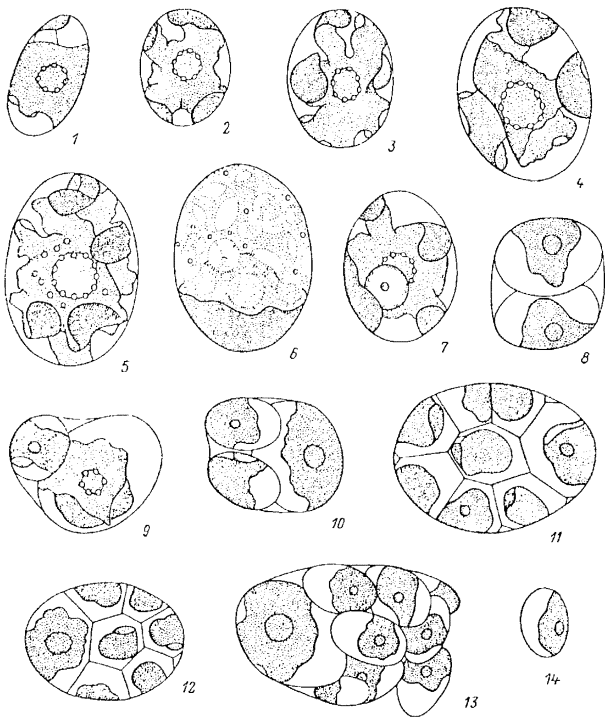


Таблица 78

1-14 — *Chlorella ellipsoidea* Gen. 1-5 — клетки с хлоропластами разной формы, 6 — старая клетка с вакуолями, 7 — клетка после окраски раствором Люголя (видно ядро), 8-12 — автоспорангии, 13 — освобождение автоспор, 14 — автоспора. (По Андросова, 1975)

Лесные и дворовые почвы.

Япония (г. Киото, префектура Наро).

От других видов рода *Chlorella* *Ch. reniformis* отличается отсутствием пиреноида и формов репродуктивных клеток. Обе эти особенности ставят под сомнение его родство с названным родом.

Чешские альгологи J. Komárek и V. Fott (1983) отнесли условно *Ch. reniformis* к роду *Lobosphaera*. Однако этот вид по строению вегетативных клеток и наличию 2 типов репродуктивных обнаруживает большее сходство с родом *Elliptochloris*. Для точного определения его родовон принадлежности необходимо провести сравнительное изучение типовых штаммов *E. bilobata* и обсуждаемого вида.

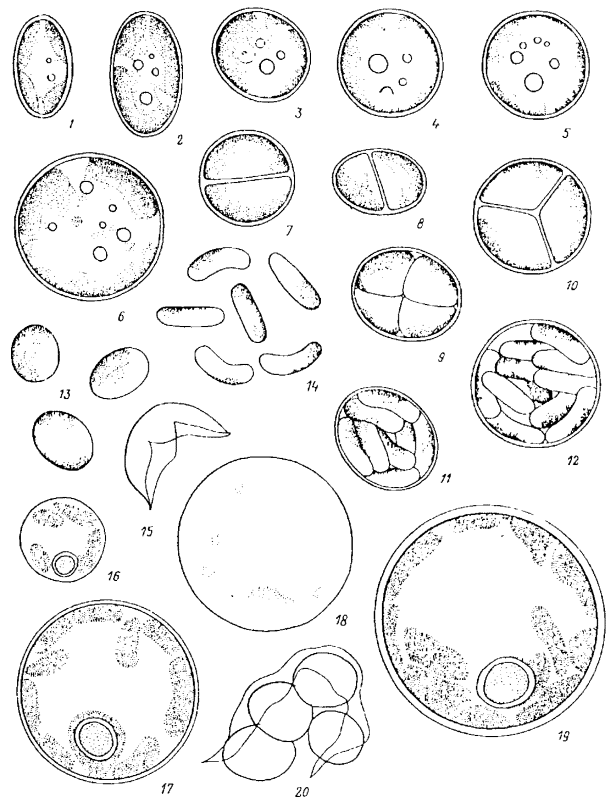


Таблица 79

1-15 — *Chlorella reniformis* Watanabe. 1-6 — зрелые клетки, 7-12 — автоспорангии, 13-14 — автоспоры, 15 — пустая оболочка спорангия. 16-20 — *Muriellopsis sphaerica* Broady. 16 — молодая клетка, 17-18 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 19 — зрелая многоядерная клетка, 20 — освобождение автоспор (1-15 — по Watanabe, 1977; 16-20 — по Broady, 1982).

Род 2. LOBOSPHAEROPSIS Reisigl

Reisigl, 1969 : 503.

Клетки одиночные, шаровидные. Оболочка голая. Хлоропласт 1, пристенный, колокольчатый, с 2 вырезками: одной — узкой, второй — широкой, с изрезанными краями. Пиреноид 1, слабо различимый, расположенный в основании хлоропласта. Перед автоспорообразованием хлоропласт по 2-4, каждый с пиреноидом. Ядро 1.

Размножение автоспорами, по 2—4, расположенными обычно тетраэдрически. Тип рода: *Lobosphaeropsis pyrenoidosa* Reitsgl.

Монотипный род.

Отличительная особенность рода — продолжительный период клеточного деления, которое начинается делением хлоропласта и пиреноида и на этой стадии затягивается. Для водоросли характерно наряду с типичными клетками наличие клеток, содержащих несколько хлоропластов, в каждом из которых находится по 1 пиреноиду. На этой стадии *Lobosphaeropsis* похож на водоросли рода *Planktosphaerella*. Неделющиеся клетки явно напоминают таковые рода *Chlorella*.

Lobosphaeropsis pyrenoidosa Reitsgl (табл. 80, 1—8).

Reitsgl, 1969 : 503, fig. 5.

Клетки 4.5—8 мкм в diam. Тонкая оболочка иногда сбрасывается и обновляется.

Почва в зоне корней *Poa alpina*

Австрия (Альпы в окрестн. г. Инсбрука, высота около 2300 м над ур. м.).

Род 3 PLANKTOSPHAERELLA Reitsgl

Reitsgl, 1964 : 468—469.

Клетки одиночные. Хлоропласты пристенные, многочисленные, пластинчатые, округлые или полигональные, каждый с пиреноидом. Запасные продукты — крахмал и масло. Ядро 1.

Размножение автоспорами, образующимися путем последовательного деления.

Тип рода: *Planktosphaerella terrestris* Reitsgl.

По наличию многочисленных пристенных хлоропластов, содержащих пиреноиды, данный род сходен с родом *Planktosphaeria*, от которого отличается отсутствием подвижных репродуктивных клеток.

Монотипный род

Planktosphaerella terrestris Reitsgl (табл. 80, 9—17).

Reitsgl, 1964 : 468—470, fig. 26 a—m; Чаплыгина, 1987 : 85, рис. 1 : 9—17.

Клетки шаровидные, иногда неправильно-яйцевидные или грушевидные, зрелые в среднем около 15 мкм в diam. Хлоропласты от 1—3 в самых молодых клетках до многочисленных в зрелых, свободно лежащие и округлые или тесно прилегающие друг к другу и полигональные. Пиреноиды по 1 в каждом хлоропласте.

Автоспоры по 2—32, одиночные или иногда в рыхлых слизистых скоплениях, часто слабояйцевидные, 3—4 мкм в diam., с 1 чашевидным или 2—3 пластинчатыми хлоропластами.

Почвы

Эцталские Альпы, свыше 3000 м над ур. м. — Туркмения (сев.-зап. предгорье Паропамиза) (Чаплыгина, 1987)

Род 4. MURIELLOPSIS Reitsgl

Reitsgl, 1964 : 470—471.

Клетки одиночные, лимоннообразные, яйцевидные, эллипсоидные, почти шаровидные или шаровидные, молодые иногда заостренные на полюсах. Оболочка гладкая. Хлоропласты пристенные, от 4 до многих, дисковидные или пластинчатые. Пиреноид обычно 1, расположенный вне хлоропласта или в одном из хлоропластов.

Размножение 2—8 автоспорами.

Тип рода: *Muriellopsis pyrenigera* Reitsgl.

Отличительная особенность рода — многочисленные хлоропласты и 1 пиреноид.

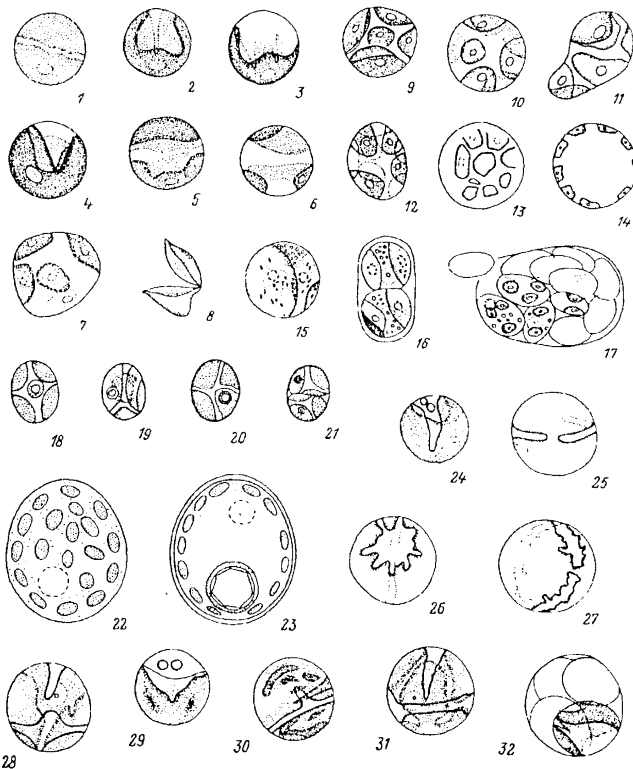


Таблица 80

1—8 — *Lobosphaeropsis pyrenoidosa* Reitsgl 1—4 — зрелые клетки, 5—7 — делющиеся клетки, 8 — оболочка спорангия, 9—17 — *Planktosphaerella terrestris* Reitsgl 9—12 — клетки разной формы, 13, 14 — зрелая клетка (вид с поверхности и оптическое сечение), 15 — деление пиреноида, 16, 17 — автоспорангии, 18—21 — *Muriellopsis pyrenigera* Reitsgl 18—20 — зрелые клетки, 21 — автоспорангий, 22, 23 — *M. geosphaera* Cox зрелая клетка (вид с поверхности и оптическое сечение) 24—32 — *Lobosphaera trolensis* Reitsgl: 24—28 — клетки с хлоропластом разной формы, 29, 30 — клетки с утолщениями в хлоропласте, 31 — делющаяся клетка, 32 — автоспорангий (1—8 — по Reitsgl, 1969, 9—21, 24—32 — по Reitsgl, 1964, 22, 23 — по Cox, 1971)

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Хлоропласты в зрелых клетках немногочисленные, обычно их 4, пиреноид расположен вне хлоропласта 1. *M. pyrenigera*
- II. Хлоропласты в зрелых клетках многочисленные, пиреноид расположен в одном из них.
 1. Молодые клетки часто заостренные на полюсах, зрелые — эллипсоидные или почти шаровидные 2. *M. geosphaera*

2 Молодые клетки эллипсоидные с округлыми полюсами или шаровидные, зрелые — шаровидные. 3. *M. sphaerica*

1 *Muriellopsis pyrenigera* Reisigl (табл. 80, 18—21).
Reisigl, 1964 : 470—471, fig. 27.

Клетки широкояйцевидные или почти шаровидные, 4,8—6,5 мкм дл., 3—4,5 мкм шир. Хлоропласты обычно по 4, пластинчатые, ярко-зеленые. Пиреноид 1, округлый, около 1,5 мкм в диам., расположенный вне хлоропластов, но по окраске не отличающийся от них; в старых клетках иногда их 2. Ядро в живых клетках не видно.

Автоспории по 2, изредка по 4, часто задерживающиеся в оболочке материнской клетки.

Почвы.

Этальские Альпы, свыше 3000 м над ур. м. — Россия (Прибайкалье) (Андреева, Слобникова, 1975).

Одинаковая с хлоропластами зеленая окраска пиреноида и его независимое от них положение в клетке привели автора вида к предположению, что это образование может представлять собой редуцированный хлоропласт. Однако на основании зеленой окраски пиреноида можно высказать и другое предположение — пиреноид окрашен в зеленый цвет потому, что расположен как раз в хлоропласте и окружен его тонким слоем. Интересно отметить, что на иллюстрациях, сопровождающих первоописание вида, у 3 клеток из 4 пиреноиды изображены лежащими в хлоропластах. Несомненно одно, необходимо уточнить природу данного образования и принадлежность *M. pyrenigera* к зеленым водорослям, поскольку на этот счет были высказаны сомнения в примечании к первоописанию водоросли.

2 *Muriellopsis geosphaera* Cox (табл. 80, 22, 23).

Cox, 1971 : 7, fig. 1—5.

Молодые клетки полушаровидные или лимонобразные, часто заостренные на полюсах, взрослые — эллипсоидные или почти шаровидные, достигающие в размере максимум 14 мкм. Оболочка гладкая, тонкая, с возрастом культуры равномерно утолщающаяся до 10 мкм. Хлоропласты многочисленные, до 35 и более, дисковидные. Пиреноид 1, более или менее шаровидный, до 3 мкм в диам., расположенный в одном из хлоропластов. Ядро 1.

Автоспории по 2—4—8, освобождающиеся путем разрыва оболочки материнской клетки.

Почва с поляны в кедровом лесу.

США (штат Теннесси).

Данный вид по строению и размерам клеток очень похож на *Scotiellopsis rubescens* Vintner, от которого отличается отсутствием ребер на оболочке. Однако и у *S. rubescens* в световом микроскопе ребра не видны. Они становятся различимыми лишь после специальной обработки клеток или при электронномикроскопическом изучении. Поэтому, для того чтобы убедиться в истинной родовой принадлежности *M. geosphaera*, его необходимо подвергнуть соответствующему исследованию.

От 2 других видов рода *M. geosphaera* отличается прежде всего наличием молодых клеток с заостренными полюсами и, кроме того, от *M. pyrenigera* более крупными клетками и явной связью пиреноида с одним из хлоропластов, а от *M. sphaerica* формой зрелых клеток.

3 *Muriellopsis sphaerica* Broady (табл. 79, 16—20).

Broady, 1982 : 452, fig. 13—19.

Молодые клетки широкоэллипсоидные или шаровидные, зрелые — шаровидные, 4—13 мкм в диам. Хлоропласты в молодых клетках от 1 до нескольких, в зрелых клетках многочисленные, дисковидные или пластинчатые, неправильные

по форме, только пристенные или иногда частично заходящие в полость клет. Пиреноид 1, более или менее шаровидный, до 4 мкм в диам., окружен сплошной крахмальной оболочкой, расположенный в одном из хлоропластов. Молодые клетки одноядерные, зрелые — с несколькими ядрами.

Автоспории по 2—4—8, освобождающиеся путем разрыва оболочек материнской клетки.

Влажная почва с остатками экскрементов, шкур и волос морских слонов Антарктика.

Принадлежность водоросли к роду *Muriellopsis* пока следует считать условно, так как в отличие от *M. pyrenigera* ее пиреноид расположен в одном хлоропласте. От *M. geosphaera* этот вид отличается шаровидной формой зрелых, так и (часто) молодых клеток.

Род 5. *LOBOSPHAERA* Reisigl

Reisigl, 1964 : 464; Komárek, Fott, 1983 : 575.

Клетки одиночные, шаровидные. Оболочка тонкая, без слизи. Хлоропласт пристенный, рассеченный на 2 лопасти с бахромчатыми или выемчатыми краями без пиреноида. Запасный продукт — крахмал. Ядро 1.

Размножение автоспорами, образующимися в результате последовательного деления.

Тип рода. *Lobosphaera tirolensis* Reisigl.

В исходном диагнозе род охарактеризован как размножающийся автоспорами, однако в примечании к нему высказано предположение о возможном появлении у водоросли подвижных репродуктивных клеток. Если оно подтвердится, *Lobosphaera* займет другое место в системе зеленых водорослей. Для окончательного решения последнего вопроса необходимо исследовать строение клеточной оболочки (в электронном микроскопе) и возможность образования вторичных каротиноидов. Эти особенности важны для выяснения ее связи с другими одноклеточными автоспоровыми водорослями, в частности с родом *Mychonax*. Последний образует вторичные каротиноиды, и его культуры могут окрашиваться в желтый цвет. Эта же особенность отмечается и для *L. tirolensis*. Оба рода имеют много общего в строении вегетативных клеток.

J. Komárek и V. Fott (1983) отнесли условно к роду *Lobosphaera* *Chlorella reniformis* Watanabe (1979) [= *Palmellococcus reniformis* (Watanabe) Watanabe (1979) и *Palmellococcus undulatus* Watanabe (1979)]. Хотя все эти водоросли действительно обладают рядом общих черт, для точного выяснения их родства необходимы дополнительные исследования. С предложением отнести *Palmellococcus undulatus* к роду *Lobosphaera* согласиться можно. Его описание приводится ниже. Что касается вида *Chlorella reniformis*, то более очевидным, как уже говорилось ранее, представляется его родство с родом *Elliptochloris* (см. сем. *Neochloridaceae*).

Lobosphaera tirolensis Reisigl (табл. 80, 24—32).

Reisigl, 1964 : 464, fig. 24 a—m.

Клетки от 3,5 до 23 мкм, в среднем около 15 мкм в диам. Оболочка тонкая, без локальных утолщений. Хлоропласт, состоящий из 2 неправильных лопастей с бахромчатыми, извитыми или выемчатыми краями, местами утолщенными в виде плоских бугорков. Крахмал диффузно рассеян по хлоропласту. Отчетливое ядро с ядрышком занимает различное положение в клетке. Старые культуры желтоватого цвета. Автоспории по 4—32.

Песок с переносом среди мха *Racomitrium lanuginosum*
Этальские Альпы, 2850 м над ур. м.

Palmellococcus undulatus Watanabe

Watanabe, 1979, цит. по Komárek, Fott, 1983 : 576, tab. 165, fig. 3.

Клетки широкоэллипсоидные до почти шаровидных, 5—15 мкм дл., 4—12 мкм шир. Хлоропласт неплотно прилегающий к оболочке, в зрелых клетках с хорошо выраженным волнистым краем, часто лопастной.

Автоспоры по 4—8, освобождающиеся путем разрыва оболочки спорангия.

Лесные почвы.

Пауза.

Род 6. **HEMICHLORIS** Tsch.-Woess et Friedm.

Tschermak-Woess, Friedmann, 1984 : 453.

Клетки одиночные, шаровидные. Оболочка крепкая, тонкая, в естественных условиях со слизью, в культуре без слизи. Хлоропласт 1, пристенный, толстый, сплошной, рассеченный или перфорированный, выступающий не более половины клеточной периферии. Пиреноид отсутствует. Запасные продукты — крахмал в ограниченном количестве и капли масла. Ядро 1. Вторичные каротиноиды не образуются.

Размножение 2, реже 4 автоспорами, освобождающимися в естественных условиях путем ослизиения, в культуре — путем разрыва материнской оболочки.

Тип рода: *Hemichloris antarctica* Tsch.-Woess et Friedm.

Монотипный род.

Согласно авторам рода, оболочка водоросли лишена спорополленина. Отличительными особенностями рода *Hemichloris* они назвали небольшой толстый хлоропласт, часто лопастной, рассеченный и иногда напоминающий неправильную сеть, а также приспособленность к существованию в холодной аридной зоне на нижней поверхности камней.

Hemichloris antarctica Tsch.-Woess et Friedm. (табл. 81, 1—14).

Tschermak-Woess, Friedmann, 1984 : 453, fig. 1—12.

Клетки 5—11, редко 13 мкм в диам. Растет при температуре не выше 20 °C.

Кварцевый песчаник (нижняя поверхность камней).

Антарктика (горы южн. части Земли Виктории).

Род 7. **MURIELLA** Boye-Pet.

Petersen, 1932a : 402; Komárek, Fott, 1983 : 579.

Клетки шаровидные. Оболочка без слизи, обычно тонкая, у одного вида толстая и слоистая. Хлоропласты пристенные, от 1—2 в молодых клетках до нескольких или многих — в зрелых. Пиреноиды отсутствуют.

Бесполое размножение автоспорами.

Тип рода: *Muriella terrestris* Boye-Pet.

Род *Muriella*, по-видимому, следует рассматривать как сборный и сомнительный. По строению вегетативных клеток и по их размерам он аналогичен роду *Bracteacoccus*, от которого отличается отсутствием подвижных репродуктивных клеток. В накопительных культурах распознать водоросли обоих родов практически невозможно. Монокультуры водорослей с таким строением клетки продуцируют зооспоры, как правило, легко, а иногда после использования методов, стимулирующих образование подвижных репродуктивных клеток.

Известно всего 5 видов, относящихся к роду *Muriella*. Один из них — *M. aurantiaca* [= *M. zofingiensis* (Döbner) Hindák 1982], — как оказалось при изучении типового штамма, образует голые зооспоры и вторичные каротиноиды (Kalina, Punčochářová, 1987). Это обстоятельство позволяет предположить, что данная водоросль относится к какому-то мелкоклетчатому виду рода *Bracteacoccus*.

Большое сомнение относительно принадлежности к роду *Muriella* видов *M. de-color* Vischer (1936) и *M. magna* Fritsch et John (1942) высказали J. Komárek и B. Fott (1983). Первый вид, по их мнению, идентичен *Mychonastes homosphaera*

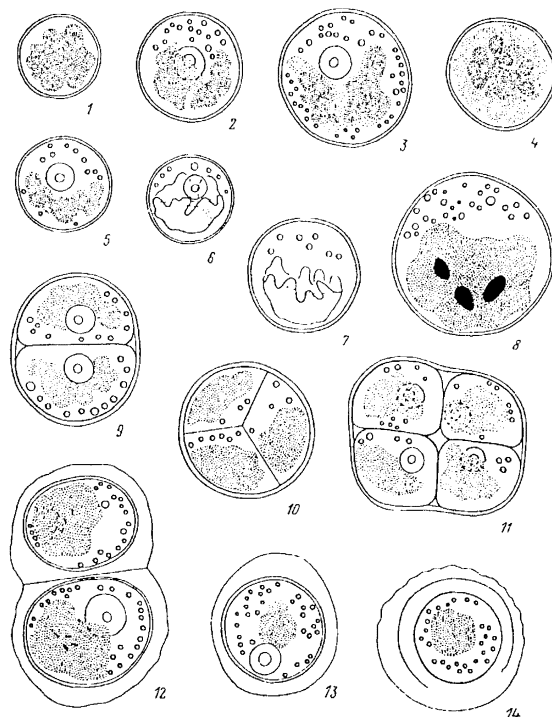


Таблица 81

1—14 — *Hemichloris antarctica* Tsch.-Woess et Friedm. 1—4 — клетки разной величины (вид хлоропласта с поверхности), 5 — оптическое сечение клетки, 6, 7 — схематическое изображение хлоропласта, 8 — клетка с зернами крахмала, 9—11 — апланоспоры (1—11 — водоросли из культуры), 12—14 — клетки, окруженные слизью (природный материал) (По Tschermak-Woess, Friedmann, 1984)

(Skuja) Kalina et Punč. Относительно родовой принадлежности 2-го вида никаких предположений сделано не было. К сожалению, в коллекциях живых культур типовой штамм *M. magna* отсутствует.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Клетки до 9 мкм в диам.
 - 1. Оболочка спорангия гладкая I. *M. terrestris*
 - 2. Оболочка спорангия с сетчато-ребровидными утолщениями Ia. var. *terrestris*
- II. Клетки больших размеров.
 - 1. Клетки до 10—18 мкм в диам.; оболочка тонкая, иногда с однополярным утолщением 16. var. *reticulata*
 - 2. Клетки до 10—18 мкм в диам.; оболочка тонкая, иногда с однополярным утолщением 2 *M. australis*

2 Клетки до 20—90 мкм; оболочка крупных клеток может быть толстой и слоистой 3. *M. magna*

1. *Muriella terrestris* Boye-Pet.

Petersen, 1932a : 403; Komárek, Fott, 1983 : 579.

Клетки шаровидные, до 9 мкм в диам. Оболочка тонкая. Хлоропласты от 1—2 в молодых клетках до нескольких или многих — в зрелых. Цитоплазма иногда зернистая.

Автоспоры по 2—4—8, шаровидные и эллипсоидные. Оболочка спорангия гладкая или скульптурированная.

Почвы.

Дания. — Германия. — Франция. — Австрия. — Швейцария. — Россия (Антарктида).

1a Var. *terrestris* (табл. 82, 1—4).

Petersen, 1932a : 403, fig 9, Komárek, Fott, 1983 : 579, tab. 165, fig. 7.

Клетки 3—7 мкм в диам. Хлоропласты от 1 до многих.

Автоспоры по 4—8. Оболочка спорангия гладкая.

Почвы.

Широко распространенная разновидность.

Согласно примечанию к первоописанию водоросли (Petersen, 1932a), оболочка водоросли содержит целлюлозу.

Описанный из почв Дании вид *M. terrestris* (типовая разновидность в современном понимании) был обнаружен также в почвах ряда европейских государств (Komárek, Fott, 1983) и оценивается как широко распространенный. Он часто упоминается и в отечественных публикациях, посвященных почвенным водорослям. Автору монографии эта водоросль встретилась только дважды: в почвах Кировской обл. (данные не опубликованы) и Прибайкалья (Андреева, Сдобникова, 1975). Как уже говорилось, *M. terrestris*, и прежде всего типовая разновидность, очень похожи на представителей рода *Bracteacoccus*. В связи со сказанным выдвигается предположение, что за *M. terrestris* var. *terrestris* часто принимаются мелкоклеточные виды рода *Bracteacoccus*.

1б Var. *reticulata* Broady (табл. 82, 5—9).

Broady, 1982 : 450, fig. 2—12.

Клетки до 9 мкм в диам. Хлоропласты от 1—2 в молодых, до 6 (приблизительно) в зрелых клетках.

Автоспоры по 2—4—8, шаровидные или эллипсоидные. Оболочка спорангия с ребровидными утолщениями, образующими сеть, разрывающаяся при освобождении автоспор.

На поверхности почвы среди водорослей-эпифитов.

Антарктида (Вестфолд Хиллс).

Сетчатые структуры на пустых оболочках спорангиев, как отмечает автор разновидности, становятся различимыми после обработки метиленовым синим. Наличие этих структур и отличает var. *reticulata* от типовой разновидности. Поскольку присутствие структур на клеточной оболочке и химическая природа последних рассматриваются в настоящее время как признаки достаточно высокого таксономического ранга (родового и выше), принадлежность данной разновидности к роду *Muriella* выглядит сомнительной. Для окончательного решения вопроса о родовой принадлежности обсуждаемой разновидности необходимо провести изучение химического состава и ультраструктурного строения оболочки у спорангиев и вегетативных клеток.

2 *Muriella australis* Phillipson (табл. 82, 10—13).

Phillipson, 1935 : 276, fig. 20; Komárek, Fott, 1983 : 580, tab. 166, fig. 3.

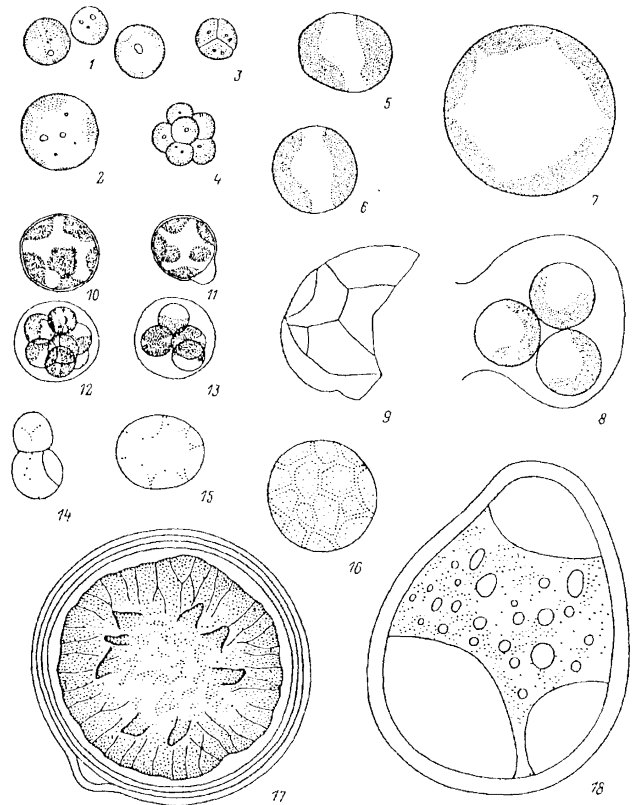


Таблица 82

1—4 — *Muriella terrestris* Boye Pet var. *terrestris*: 1 — молодые клетки, 2 — зрелая клетка, 3 — автоспоры, 4 — группа автоспор. 5—9 — *M. terrestris* var. *reticulata* Broady: 5—6 — молодые клетки, 7 — зрелая клетка, 8 — автоспоры, 9 — пустая оболочка спорангия. 10—13 — *M. australis* Phillipson: 10, 11 — зрелые клетки, 12, 13 — автоспоры. 14—18 — *M. magna* Fritsch et Jehn: 14, 15 — молодые клетки, 16 — зрелая клетка, окрашенная метиленом, 17, 18 — старые клетки (1—4 — по Petersen, 1932a; 5—9 — по Broady, 1982; 10—13 — по Phillipson, 1935; 14—18 — по Fritsch, Jehn, 1942).

Клетки шаровидные, 10—18 мкм в диам. Оболочка иногда с однополярным пузыревидным утолщением. Хлоропластов несколько.

Автоспоры по 4 и более

Почва.

Австралия (Виктория).

От остальных видов рода *M. australis* отличается размерами вегетативных

клеток и пузырчатим утолщением оболочки. После обработки клеток водоросли раствором хлор-цинк-йода их оболочки окрашиваются в синий цвет, что свидетельствует, согласно J. Phillipson, о наличии в них целлюлозы. Число хлоропластов у молодых клеток в первоописании не указано.

3. *Muriella magna* Fritsch et John (табл. 82, 14—18).
Fritsch, John, 1942 : 378, fig. 3 : A—D; Komárek, Fott, 1983 : 580, tab. 166, fig. 4.

Клетки шаровидные, крупные, иногда неправильно-шаровидные, в зависимости от условий роста до 20 или 90 мкм в диам. Оболочка крупных клеток толстая и слоистая, часто с линзовидными темно-коричневыми включениями. Хлоропласты в молодых клетках от 2 до нескольких, массивные, ориентированные перпендикулярно к оболочке, у поверхности клетки имеющие вид полигональных или линзовидных пластинок; в более зрелых и старых клетках хлоропласты многочисленны, плотно прилегающие друг к другу. Запасные продукты — крахмал в небольшом количестве и большие капли оранжевоокрашенного масла в клетках стареющих культур.

Автоспории многочисленные, освобождающиеся путем одностороннего ослизиения материнской оболочки.

Почвы.

Великобритания.

От остальных видов рода *Muriella* данный вид отличается способностью к образованию крупных клеток с толстой слоистой оболочкой и многочисленными гесно унакованными хлоропластами.

Согласно авторам вида, водоросль была обнаружена в многочисленных пробах британских почв. Самые крупные клетки встречались в хорошо растущих культурах на агаровой среде Бенеке (Beneske).

В отечественных публикациях *M. magna* указывается неоднократно. Автору настоящей работы водоросли аналогичного строения встречались в культурах почв, собранных в разных местах России. В окончательных культурах их действительно можно определить только как *M. magna*, что и было сделано однажды (Андреева, Сдобникова, 1975). Впоследствии при изучении монокультур оказалось, что водоросли такого типа продуцировали зооспории и в зависимости от организации последних определялись как представители крупноклеточных видов родов *Bracteacoccus* или *Pseudodictyococcus*. Поэтому возникли некоторые сомнения относительно исчерпывающего изучения водорослей авторами вида и соответственно в правильном определении ее родовой принадлежности. Сомнения относительно включения данной водоросли в род *Muriella* также высказали J. Komárek и V. Fott (1983).

Подсемейство 4. ANKISTRODESMOIDEAE

Клетки свободноживущие или прикрепленные, одиночные или в колониях и цепочках, нередко с общей слизью, удлиненные, узкоэллипсоидные, цилиндрические, веретеновидные до игловидных, прямые или изогнутые, серповидные до кругообразных или винтообразно закрученных. Оболочка гладкая, изредка гранулированная. Хлоропласт 1, с пиреноидом или без него.

Сведениями о химизме и соответственно количестве слоев в клеточной оболочке у водорослей данного подсемейства автор, к сожалению, не располагает.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

1. Водоросли, прикрепленные к субстрату. *
1. Клетки в основании со слизистой подушечкой 1. *Pseudococcomyxa*
2. Клетки без слизистой подушечки 2. *Chlorolobion*

- II. Водоросли свободноживущие
1. Клетки с более или менее длинными бесцветными выростами на полюсе 4. *Keratococ*
2. Клетки без выростов 5. *Choricyst*

Род 1. PSEUDOCOCCOMYXA Korsch.

Коршиков, 1953 : 282; Komárek, Fott, 1983 : 611—612.

Клетки часто прикреплены к субстрату с помощью слизи, одиночные или скопления, удлиненные, обычно с одним более широким и вторым более узким концом, или эллипсоидные. Оболочка тонкая, гладкая, с небольшой слизистой подушечкой на узком конце клетки, редко с 2 подушечками, иногда без них и с 1—6 крошечными шаровидными образованиями на одном, обоих полюсах клетки или в других местах. Хлоропласт 1, пристенный, корытообразный, без пиреноидов. Запасные продукты — бесцветные капли масла различной величины. Ядро 1.

Размножение 2—4, реже 8 автоспорами, освобождающимися путем разрыва материнской оболочки на одном конце клетки.

Тип рода: *Pseudococcomyxa simplex* (Mainx) Fott.

Род *Pseudococcomyxa* по строению и размножению клеток похож на *Choricyst* и *Coccomyxa*. От первого рода он отличается прикрепленным образом жизни, от второго — отсутствием больших слизистых колоний.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Клетки вытянутые, обычно с одним более широким, вторым более узким концом, с гладкой оболочкой, часто со слизистой подушечкой на узком конце 1. *P. simplex*
2. Клетки эллипсоидные, не всегда симметричные, с 1—6 шаровидными крошечными образованиями на оболочке 2. *P. ellipsoidea*

1. *Pseudococcomyxa simplex* (Mainx) Fott (табл. 83, 1—4).

Fott, 1981 : 5; Komárek, Fott, 1983 : 612, tab. 171, fig. 1; Андреева и др., 1986 : 9, рис. 3 : 10—12 — *Pseudococcomyxa adhaerens* Korsch., Коршиков, 1953 : 283, рис. 244. — *Coccomyxa simplex* Mainx, 1928 : 93—94, fig. 2

Клетки часто прикрепленные к субстрату, одиночные, удлиненные, не всегда симметричные, обычно с одним более широким, вторым более узким концом, до 10 мкм дл., 3 мкм шир., часто с небольшой слизистой подушечкой на узком конце, изредка с 2 подушечками, иногда без них.

Автоспории по 2—4, реже по 8.

Широко распространенный вид, обычно выявляемый в культурах, в том числе и почвенных.

Приведенные в описании размеры клеток взяты из диагнозов *Pseudococcomyxa adhaerens* (Коршиков, 1953) и *Coccomyxa simplex* (Mainx, 1928). В более поздних публикациях (например, Komárek, Fott, 1983) указывались большие размеры, а именно: длина клеток 4.6—12.6 мкм и ширина — 2—4.5 мкм. Согласно А. А. Коршикову, водоросль в природе не образует массовых разрастаний, а обычно выявляется в культурах, где часто прикрепляется с помощью слизистой подушечки к поверхности воды. Неприкрепленные клетки могут быть лишены слизи. Последняя лучше видна при подкраске метиленовой синькой или тушью.

2. *Pseudococcomyxa ellipsoidea* Hind. (табл. 83, 5—19).

Hindák, 1984 : 206—207, tab. 76, fig. 4.

Клетки одиночные или в скоплениях, обычно одним концом прикреплены к субстрату, эллипсоидные, не всегда симметричные, 3.5—7 мкм дл., 1.5—3.5 мкм шир. Оболочка с одним или 2—6 крошечными шаровидными образованиями на

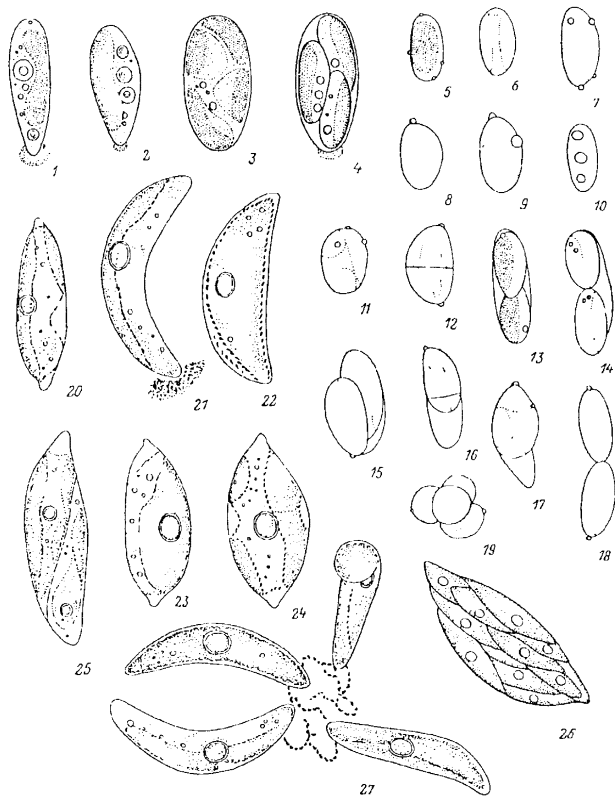


Таблица 83

1-4 — *Pseudocostatum simplex* (Mantx) Fott 1, 2 — зрелые клетки, 3, 4 — автоспориангии, 5-19 — *P. elliptovidea* Hind.: 5, 7-9 — клетки с дискоидными утолщениями на оболочке, 6 — клетка с гладкой оболочкой, 10 — клетка с каплями масла, 11, 12 — делящиеся клетки, 13 — автоспориангии, 14-17 — освобождение автоспор, 18, 19 — группы клеток; 20-27 — *Chlorolobium lunulatum* Hind.: 20-24 — одиночные клетки, 25, 26 — автоспориангии, 27 — колония. (1-4 — по Коршикову, 1953; 5-19 — по Hindák, 1984, 20-27 — по Komárek, Fott, 1983)

одном, обоих полюсах клетки или в других местах. Заносный продукт — капли масла различной величины.

Автоспоры по 2-4

На стенках стеклянного сосуда с водными растениями.

Словакия (г. Братислава — Ин-т экспериментальной биологии и экологии). Согласно примечанию к первоописанию, природа маленьких шаровидных

образований на оболочке клетки неясна, возможно, это слизь или разраст. оболочки.

Род 2. CHLOROLOBIUM Kotsch

Коршиков, 1953 : 283.

Клетки одиночные или в группах, свободноживущие или прикрепленные одним концом к субстрату, веретеновидные, серповидные до полусерповидных, об. поянцевидные, эллипсоидные, часто слегка асимметричные (с одной более пупкой стороны) до полулунных с заостренными или округлыми полюсами иногда с маленькими папиллообразными (сосочковидными) выростами, в основании слегка сужающиеся. Оболочка гладкая, изредка с апикальным сосочковидным утолщением, без слизи. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид имеется. В цитоплазме стареющих клеток часто капли масла. Ядро 1.

Размножение автоспорами, образующимися по 4-8-16 и освобождающимися путем разрыва и ослизнения материнской оболочки; автоспоры, соединены вместе, часто остаются прикрепленными к субстрату.

Тип рода: *Chlorolobium obtusum* Kotsch.

Род объединяет преимущественно водные организмы. Известен лишь один вид — обитатель почвы.

Chlorolobium lunulatum Hind. (табл. 83, 20-27)

Hindák, 1970 : 11, fig. 2-3; Komárek, Fott, 1983 : 615, tab. 1 fig. 1. — *Keratococcus lunulatus* (Hind.) Hindák, 1977 : 125

Клетки одиночные, прикрепленные к субстрату, полулунные, веретеновидные и слегка изогнутые до широкоэллипсоидных, с зауженными, круглыми и заостренными одинаковыми или одним более выгнутым концом, иногда заканчивающимися у стареющих клеток маленькими сосочковидными выростами. σ 20 мкм дл., 2-4.3 мкм шир. (в культуре до 6-9 мкм шир.). Хлоропласт корытообразный. В стареющих клетках часто капли масла и вакуоли.

Автоспоры по 2-16, расположенные сериями, освобождающиеся путем разрыва или частичного ослизнения материнской оболочки.

Горные почвы.

Словакия (Высокие Татры, 1400 м над ур. м.) — Россия (Примор. край южн. отроги Сихотэ-Алиня). — Таджикистан (Гиссарский хр., 2000 м над ур. м. (Андреева, Чаплыгина, 1989; Чаплыгина, 1992).

Род 4. KERATOCOCCUS Pasch.

Pascher, 1915 : 216. — *Dactylococcus* Näg. sensu Hansgill, 1886 : 146. — *Ourococcus* Grobety, 1909 : 357.

Клетки одиночные, реже во временных скоплениях, веретеновидные до эллипсоидно-веретеновидных или игловидных, прямые, немного изогнутые до слабо изогнутых и закрученных, асимметричные, постепенно сужающиеся к переходящие на полюсах в бесцветные выросты различной длины; иногда с одним концом, заканчивающимся выростом, и вторым округлым или тупоконусовидным. Оболочка тонкая, гладкая. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид 1, обычно окруженный зернами крахмала. Ядро 1.

Размножение 2, реже 4 или 8 автоспорами, образующимися путем косого деления и освобождающимися через отверстие в материнской оболочке, обычно сдвинутое к одному из полюсов клетки.

Тип рода: *Keratococcus bicaudatus* (A. Br.) Boye-Pet.

В настоящее время род различными авторами понимается в разном объеме и объединяет разное число видов из различных местообитаний. Ниже приводятся описания аэрофильных и почвенных видов.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1 Клетки веретеновидные до широковеретеновидных, максимум 35 мкм дл. 1. *K. bicaudatus*
 2 Клетки узковеретеновидные до игловидных, максимум 65 мкм дл. 2. *K. raphidioides*

1. *Keratococcus bicaudatus* (A. Br.) Boye-Pet. (табл. 84, 1—5).
 Petersen, 1928 : 430; Hindák, 1970 : 21, fig. 7; Komárek, Fott, 1983 : 642, tab. 174, fig. 4 — *Keratococcus caudatus* Pascher, 1915 : 217, fig. 21. — *Dactylococcus bicaudatus* A. Br. in: Rabenhorst, 1868 : 47, fig. 19 a—e. — *Dactylococcus caudatus* var. *bicaudatus* (A. Br.) Hansgirg, 1886 : 146 pr. p. — *Ourococcus bicaudatus* (A. Br.) Gröbety, 1909 : 357.

Клетки веретеновидные, широковеретеновидные, асимметричные, с длинными, слегка изогнутыми выростами на обоих полюсах, реже (у молодых клеток) с выростом на одном полюсе и вторым округлым или тупокопническим концом, 11—35 мкм дл., 3—8 мкм шир. Хлоропласт корытообразный, никогда не достигающий концов клетки. Пиреноид в старых клетках не всегда хорошо различимый.

Автоспоры по 2, реже по 4.

В почве и различных влажных субаэрофильных субстратах.

Центр и Сев. Европа, преимущественно в горах и высокогорьях, реже в аналогичных местах других частей света.

2. *Keratococcus raphidioides* (Hansg.) Pasch. (табл. 84, 6).
 Pascher, 1915 : 218, fig. 23; Komárek, Fott, 1983 : 624—625, tab. 174, fig. 5. — *Dactylococcus raphidioides* Hansgirg, 1886 : 146. — *Monoraphidium raphidioides* (Hansg.) Hindák, 1970 : 23—24, fig. 8.

Клетки одиночные, очень тонкие, почти игловидные, прямые или разнообразно изогнутые, с постепенно суживающимися длинными бесцветными, часто сильно изогнутыми концами, 12—65 мкм дл., 1.5—3.5 мкм шир. Хлоропласт желобчатый, никогда не достигающий концов клетки. Пиреноид часто неотчетливый.

Автоспоры по 4—8.

На разнообразных влажных субаэрофильных субстратах.

Средняя Европа

Род 5. *CHORICYSTIS* (Skuja) Fott

Fott, 1976b : 383; Komárek, Fott, 1983 : 645—646. — *Coccomyxa* sect. *Choricystis* Skuja, 1948 : 146.

Клетки одиночные, иногда (в культуре) соединенные по 2 или более в один ряд, эллипсоидные, яйцевидные, полумесяцевидные, почковидные, каплевидные, не всегда симметричные, с широкоокруглыми, умеренно суженными или усеченными концами. Оболочка бесцветная, тонкая, гладкая, иногда инкрустирована железом и окрашена в коричневый цвет, без слизи. Хлоропласт 1, пристенный, пластинчатый, часто корытообразной формы, без пиреноида.

Размножение 2, редко 4 автоспорами, освобождающимися путем разрыва, ослизнения и растворения материнской оболочки.

Тип рода: *Choricystis minor* (Skuja) Fott.

С момента установления рода *Choricystis* (Fott, 1976b) известно 9 видов, хотя не все из них общепризнаны. Представители рода — водные организмы и только один вид (*Ch. chodatii*) был обнаружен в почве (Tell, 1979). В то же время в альгологической литературе имеется много указаний на нахождение в почвах (или почвенных культурах) водорослей с таким же типом строения клеток, как у *Choricystis*, но которые обычно фигурируют под родовым названием *Coccomyxa*.

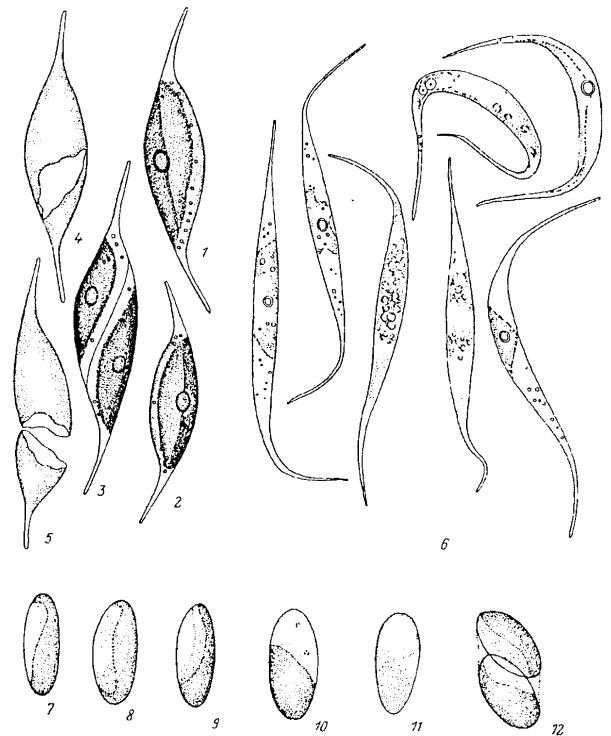


Таблица 84

1—5 — *Keratococcus bicaudatus* (A. Br.) Boye-Pet. 1, 2 — зрелые клетки, 3 — автоспорангий, 4, 5 — фрагменты оболочки спорангия; 6 — *K. raphidioides* (Hansg.) Pasch. — клетки разной формы; 7—12 — *Choricystis chodatii* (Jaag) Fott: 7—10 — клетки разной формы, 11 — клетка с 2 хлоропластами, 12 — автоспорангий (1—6 — по: Komárek, Fott, 1983, 7—12 — по: Jaag, 1933)

Имеется еще целая группа видов, ведущих аэрофильный образ жизни или существующих в качестве фикобионтов лишайников и представленных одиночными клетками, лишенными слизи, описания которых приведены в монографии Jaag (1933). Возможно, что среди них есть и представители рода *Choricystis*. Однако эти виды охарактеризованы явно недостаточно, чтобы их можно было признать действительными. Все сказанное свидетельствует о том, что род *Choricystis* нуждается в пристальном внимании, особенно его почвенные и аэрофильные виды.

От сходных с ним по строению и размножению родов *Pseudococcomyxa* и *Coccomyxa* отличается отсутствием слизи.

Choricystis chodatii (Jaag) Fott (табл. 84, 7—12).

Fott, 1976b : 387, fig. 3. — *Coccomyxa chodatii* Jaag, 1933 : 51—53,

Fig. 8. — *Coccomyxa lacustris* Chodat, 1909 : 107—108, tab. 18, 1913 : 229, fig. 197 — *Coccomyxa minor* var. *gallica* Bourrelly in: Tell, 1979 : 152—153. — *Coccomyxa solorinae* Chod. sensu Голлербах, 1936 : 236—237.

Клетки удлиненно-яйцевидные или эллипсоидные, симметричные относительно длинной оси, с широкоокруглыми или умеренно суженными и усеченными полюсами, 6,7—8,3 мкм дл., 2,4—2,8 мкм шир. Оболочка гладкая, тонкая, бесцветная. Хлоропласт коритовидный, выступающий около половины клетки.

Автоспоро по 2, редко по 4, освобождающиеся путем растворения материнской оболочки.

Планктон, сырые почвы.

Швейцария (Женевское оз.). — Аргентина (г. Буэнос-Айрес).

По-видимому, широко распространенный вид. В почвенно-аллиологической литературе, возможно, фигурирует под названием *Coccomyxa solorinae* Chod.

Поскольку в различных работах для вида указываются разные размеры, здесь приведены те, которые были даны для водоросли, обнаруженной в почве Аргентины (Tell, 1979).

Порядок CHLOROSARCINALES Groover et Bold

Водоросли неподвижные, сарциноидной организации, прикрепленные или свободноживущие, в естественных условиях иногда образующие макроскопические разрастания. Клетки кокконидной организации, обычно в тетраэдрических или изобилатеральных тетрадах, октадах и более сложных комплексах или в однослойных и более или менее правильных кубических пакетах, иногда по 2 или одиночные. Диады, тетрады, более сложные комплексы и пакеты образуются в результате вегетативного клеточного деления, или десмосхизиса. Комплексы, пакеты и одиночные клетки иногда окружены слизью. Клеточная оболочка гладкая, иногда со слизью. Хлоропласт 1, пристенный или центральный, с пиреноидами или без них. Запасные продукты — крахмал и масло. Сократительные вакуоли иногда сохраняются в вегетативных клетках.

Бесполое размножение путем десмосхизиса (вегетативного клеточного деления), зооспорами и апланоспорами.

Половое размножение, если имеется, — изогамия.

Порядок объединяет преимущественно почвенные и аэрофильные водоросли.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ СЕМЕЙСТВ

- I. Зооспоры с жесткой оболочкой, неметаболические, сохраняющие свою форму после прекращения движения 1. **Tetracystidaceae**
- II. Зооспоры голые или с тонкой и лабильной оболочкой, метаболические, округляющиеся после прекращения движения.
 1. Зооспоры с апикальными жгутиками 2. **Chlorosarcinaceae**
 2. Зооспоры с латеральными жгутиками 3. **Chlorokybaceae**

Семейство 1. TETRACYSTIDACEAE Ettl et Kom.

Клетки одиночные, в тетраэдрических тетрадах, октадах и более сложных комплексах, реже в диадах, изобилатеральных тетрадах и кубических пакетах, иногда окруженных слизью. Одиночные клетки эллипсоидные, яйцевидные и шаровидные, в комплексах — угловатые. Оболочка гладкая, иногда со слизью. Хлоропласт 1, пристенный, сплошной, рассеченный и лопастной, губчатый, сетчатый или центральный лопастной. Пиреноид 1. Ядро 1. Сократительные вакуоли иногда сохраняются в вегетативных клетках.

Бесполое размножение путем десмосхизиса, зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с жесткой оболочкой, не округляющиеся после прекращения движения, с 2 апикальными жгутиками равной или слегка неравной длины.

Половое размножение — изогамия — известно только для отдельных видов. Типовой род *Tetracystis* Brown et Bold.

Семейство принято в его первоначальном значении и объеме (Ettl, Komárek, 1982).

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Хлоропласт губчатый 1. **Spongiococcum**
- II. Хлоропласт иного строения.
 1. Хлоропласт пристенный, сплошной, рассеченный и лопастной.
 - A. Зооспоры со жгутиками равной длины 2. **Tetracystis**
 - B. Зооспоры со жгутиками слегка неравной длины.
 - a. Клетки одиночные или собраны в пакеты 3. **Fasciculochloris**
 - б. Клетки одиночные, в тетраэдрических тетрадах и более сложных комплексах, состоящих из тетрад, реже в диадах 4. **Heterotetracystis**
 2. Хлоропласт центральный, лопастной.
 - A. Хлоропласт симметричный 5. **Borodinellopsis**
 - B. Хлоропласт асимметричный 6. **Axilosphaera**

Род 1 SPONGIOCOCCUM Deason emend. Deason

Deason, 1971 : 19, 1959 : 572 pr. p.; Ettl, Gartner, 1988c : 315—317.

Клетки одиночные или в образующихся путем десмосхизиса диадах, тетрадах и более сложных комплексах, всегда в числе, кратном двум. Одиночные клетки от эллипсоидных до шаровидных, в комплексах — угловатые. Хлоропласт губчатый, грубеющий с возрастом клетки. Пиреноид 1, окруженный несколькими крупными зернами крахмала. Запасный продукт — крахмал. Ядро 1. Две периферические сократительные вакуоли иногда видны в зрелых клетках.

Бесполое размножение путем десмосхизиса, зооспорами и апланоспорами. Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, с оболочкой, не округляющиеся после остановки, с 2 передними сократительными вакуолями.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Spongiococcum tetrasporum* Deason.

Моноинный род

Spongiococcum отличается от других родов водорослей с вегетативным клеточным делением следующим комплексом признаков: тетраэдрическим расположением клеток в тетрадах, губчатым хлоропластом с пиреноидом, зооспорами с оболочкой и 2 жгутиками одинаковой длины.

Spongiococcum tetrasporum Deason emend. Deason (табл. 85, 1—10).

Deason, 1971 : 19; 1959 : 574, fig. 1—9, Ettl, Gartner, 1988c : 317, fig. 242—243.

Клетки до 30 мкм в диам. Оболочка с возрастом клетки и культуры утолщающаяся незначительно, без слизи. Ядро крупное, иногда видно в живых клетках.

Зооспоры по 32 и более, эллипсоидные, 8—10 мкм дл., 4—5,5 мкм шир., с передней стинмой, пристенным, часто рассеченным хлоропластом, средним пиреноидом и передним ядром.

Почвы.

США (штат Алабама). — Россия (Лен. обл.) (Чаплыгина, 1996).

В качестве одной из особенностей водоросли указано, что у остановившихся зооспор жгутики обычно загнуты назад.

Род 2 TETRACYSTIS Brown et Bold

Brown, Bold, 1964 : 13; Nakano, 1983 : 133; Ettl, Gartner, 1988c : 280—281.

Клетки одиночные или в образующихся путем десмосхизиса диадах, тетраэдрических, изредка изобилатеральных тетрадах, октадах и более сложных комплексах в числе, кратном 2 или 4. Одиночные клетки от эллипсоидных до шаровидных, в комплексах клетки обычно угловатые. Хлоропласт 1, пристенный, тонкий или массивный, сплошной или рассеченный, лопастной, иногда звездчатый. Пиреноид 1, расположенный в утолщении хлоропласта и занимающий в клетке положение от почти пристенного до центрального, со сплошной крахмальной оберткой, состоящей из 2 скорлупок, нескольких отдельных или многочисленных зерен. В вегетативных клетках нередко присутствуют 2, реже несколько сократительных вакуолей. Ядро 1, обычно очень крупное.

Бесполое размножение путем десмосхизиса, зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, с оболочкой, сохраняющие свою форму после прекращения движения, с 2 передними сократительными вакуолями.

Половой процесс, если имеется, — изогамия.

Тип рода: *Tetracystis aerea* Brown et Bold.

От остальных родов, образующих подобные комплексы клеток, род *Tetracystis* отличается пристенным хлоропластом и зооспорами хламидомонадного типа — с жесткой оболочкой, сохраняющими свою форму после прекращения движения, с 2 жгутиками равной длины.

Наиболее характерными для данного рода клеточными комплексами, образующимися в ходе десмосхизиса, являются тетраэдрические тетрады или комплексы, состоящие из таких тетрад. Реже возникают диады, изобилатеральные тетрады и октады. Как правило, клетки всех комплексов остаются тесно связанными с родительской оболочкой даже в зрелом состоянии, что и обеспечивает прочность этих образований. Лишь у 2 видов — *T. excentrica* и *T. aplanospora* — тетрады недолговечны и быстро распадаются на отдельные клетки.

По строению пиреноида и хлоропласта виды рода *Tetracystis* разделяются на 2 группы. Одна характеризуется явно пристенным и более или менее тонким хлоропластом и пиреноидом, занимающим близкое к пристенному положение и окруженным сплошной или состоящей из 2 полусферических скорлупок оберткой. Вторая группа объединяет виды с массивным, часто рассеченным на лопасти хлоропластом, который заполняет почти всю полость клетки, и пиреноидом, окруженным многочисленными зернами крахмала и занимающим центральное или почти центральное положение в клетке. Эта группа видов, на наш взгляд, нуждается в более тщательном изучении, так как создается впечатление, особенно при просмотре фотоиллюстраций к первоописаниям, что хлоропласт здесь скорее центральный, чем пристенный. Некоторое сомнение вызывает и принадлежность в данному роду вида *T. sarcinalis*, строение комплексов и зооспор которого больше напоминают таковые рода *Neochlorosarcina*.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- 1 Пиреноид окружен сплошной или состоящей из 2 скорлупок крахмальной оберткой.
 1. Крахмальная обертка пиреноида сплошная 1. *T. fissurata*
 2. Крахмальная обертка пиреноида состоит из 2 скорлупок.
 - А. В ходе вегетативного деления образуются только диады и тетрады дочерних клеток; более сложные комплексы отсутствуют 2. *T. excentrica*
 - Б. В ходе вегетативного деления кроме диад и тетрад образуются более сложные и многоклеточные комплексы.

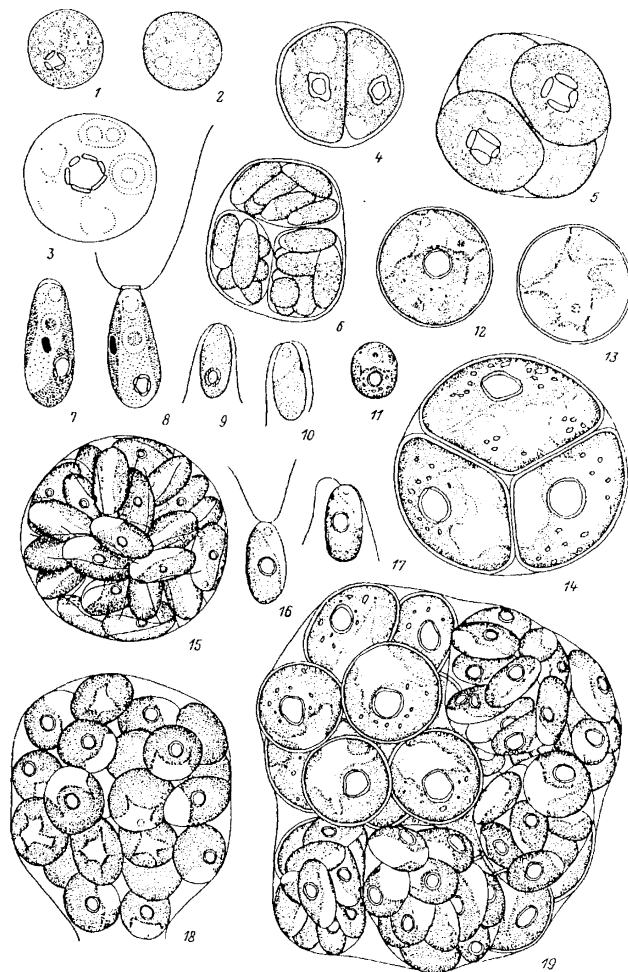


Таблица 85

1—10 — *Spongiococcum tetrasporum* Deason. 1, 2 — молодая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 3 — зрелая клетка, 4, 5 — комплексы клеток, 6 — образование зооспор в тетраде, 7—10 — зооспоры, 11—19 — *Tetracystis fissurata* Nakano. 11 — молодая клетка, 12, 13 — зрелые клетки, 14 — тетрада клеток, 15 — зооспорангий, 16, 17 — зооспоры, 18 — апланоспорангий, 19 — комплекс вегетативных клеток и апланоспорангиев (1, 2, 4—6, 9, 10 — по Deason, 1959, 3, 7, 8 — по Ettl, Gartner, 1988c, 11—19 — по Nakano, 1983)

- а. Комплексы имеют форму правильных кубических пакетов и обычно содержат до 16 клеток 3. *T. sarcinalis*
- б. Комплексы имеют неправильную форму и обычно состоят из тетраэдрических тетрад, реже октад.
- α. Зооспоры образуются крайне редко 4. *T. texensis*
- β. Зооспоры образуются более или менее регулярно.
- * Vegetативные клетки до 12—14 мкм в диам.; оболочка часто с биполярными утолщениями, 1—3 мкм в 2-недельной культуре и до 5 мкм толщ. в культурах 3-месячного возраста 5. *T. pulchra*
- ** Vegetативные клетки до 18—20 мкм в диам.; оболочка без полярных утолщений, в культурах 3-месячного возраста не более 2.6 мкм толщ.
- + Vegetативные клетки обычно с 2 сократительными вакуолями; зооспоры 9.5 мкм дл. и 2.5 мкм шир. 6. *T. intermedia*
- ++ Vegetативные клетки обычно без сократительных вакуолей; зооспоры 10.3—12.7 мкм дл., 2.4—4.3 мкм шир. 7. *T. elliptica*
- II Пиреноид окружен несколькими или многочисленными зернами крахмала.
- 1 В ходе вегетативного деления образуются только диады, тетрады и октады дочерних клеток; более сложные комплексы обычно отсутствуют.
- А Комплексы состоят только из 2—4 клеток
- а. Шаровидные клетки 18—27 мкм в диам. 8. *T. aplanospora*
- б. Шаровидные клетки до 20 мкм в диам.
- α. Сократительные вакуоли в вегетативных клетках имеются 9. *T. illinoisensis*
- β. Сократительные вакуоли в вегетативных клетках отсутствуют.
- * Зрелые вегетативные клетки 14—16 мкм в диам.; зооспоры цилиндрические, 9—10 мкм дл., 3—4 мкм шир. 10. *T. dissociata*
- ** Зрелые вегетативные клетки 15—20 мкм в диам.; зооспоры бочонковидные или яйцевидные, 9.2—12.3 мкм дл., 4.6—6.2 мкм шир. 11. *T. nagasakiensis*
- Б. Комплексы состоят из 4—8 клеток 12. *T. diplobionticoidea*
- 2 В ходе вегетативного деления кроме диад, тетрад и октад образуются более сложные комплексы.
- А Комплексы часто в виде кубических пакетов.
- а. Хлоропласт зрелых вегетативных клеток с многочисленными щелями и вырезками; зооспоры реповидные 13. *T. compacta*
- б. Хлоропласт всегда сплошной, без щелей и вырезок; зооспоры яйцевидные 14. *T. isobilateralis*
- Б. Комплексы неправильной формы.
- а. Вегетативное деление и образование комплексов происходит только в стареющих культурах.
- α. Агаровые среды спустя 2—4 недели после посева водорослей окрашиваются в коричневый цвет 15. *T. pampae*
- β. Агаровые среды не окрашиваются 16. *T. tetraspora*
- б. Вегетативное деление и образование комплексов происходит в культурах любого возраста.
- α. Комплексы небольшие, состоящие из нескольких тетрад.
- * Зооспоры реповидные, тугозакругленные спереди и постепенно суживающиеся к заднему концу, асимметричные, с одной сильно изогнутой стороной, с крошечной стигмой, расположенной в задней части клетки 13. *T. compacta*

- ** Зооспоры бочонковидные или широкоцилиндрические, с крупной стигмой 17. *T. aei*
- *** Зооспоры цилиндрические, с крошечной стигмой 18. *T. micropyrrenoid*
- β. Комплексы большие, состоящие из многочисленных тетрад и диад
- * Вегетативные клетки до 16 мкм в диам 19. *T. aggregata*
- ** Вегетативные клетки до 20 мкм в диам
- + Оболочка вегетативных клеток тонкая, с возрастом культуры утолщается незначительно, зооспоры бочонковидные, 7.5—10.3 мкм дл., 3.6—6.1 мкм толщ. 20. *T. macrostigma*
- ++ Оболочка вегетативных клеток довольно толстая, сильно утолщается с возрастом культуры; зооспоры яйцевидные или эллипсоидные, 10—12 мкм дл., около 4 мкм толщ. 21. *T. vinatzei*

1. *Tetracystis fissurata* Nakano (табл. 85, 11—19).
Nakano, 1983 : 134—135, fig. 12, tab. 7 : 1—4, Ettl, Gärtner, 1988c : 285—286, fig. 219.

Клетки одиночные или в тетраэдрических тетрадах, возникающих обычно лишь в стареющих культурах. Молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные 12.9—20 мкм в диам. Оболочка 0.5—2.3 мкм толщ. в зависимости от возраста культуры. Хлоропласт глубоко рассеченный. Пиреноид шаровидный, 4—5 мкм в диам., со сплошной крахмальной оберткой. Зрелые вегетативные клетки все еще с 2 сократительными вакуолями.

Зооспоры эллипсоидные, 7.1—9.6 мкм дл., 2.4—4.6 мкм шир., со жгутиками чуть длиннее тела зооспоры, с крошечной передней стигмой, пристенным хлоропластом и задним ядром. Пакетоподобные комплексы апланоспорангиев обычно образуются в стареющих культурах.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы.

Япония.

Согласно первоописанию, в ходе вегетативного деления, которое происходит лишь в стареющих культурах, образуются только тетрады клеток. Сложные пакетовидные комплексы возникают при формировании апланоспор и также только при старении культуры. Апланоспоры обычно многочисленные, иногда более 64 в одном спорангии. Окраска старых культур оранжевая. Главная отличительная особенность вида — сплошная крахмальная обертка пиреноида.

2. *Tetracystis excentrica* Brown et Bold (табл. 86, 1—14)

Brown, Bold, 1964 : 18—20, fig. 1—12, 101—102; Nakano, 1983 : 138, fig. 13; Чаплыгина, 1987 : 90, рис. 3 : 11—17; Ettl, Gärtner, 1988c : 286—289, fig. 221.

Клетки одиночные, в тетраэдрических тетрадах, реже в диадах, быстро распадающихся на отдельные клетки и не образующих сложных комплексов. Одиночные молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, до 16 мкм в диам. Оболочка с внутренними 1 или 2 полярными утолщениями. Хлоропласт светло-зеленый, довольно массивный, сплошной, точно-гранулированный. Пиреноид эксцентричный, эллипсоидный, 3—4 мкм дл., окруженный 2 крахмальными скорлупками. Сократительные вакуоли в вегетативных клетках от 2 до многих. В зрелых вегетативных клетках видны большие светлые цитоплазматические зоны.

Зооспоры цилиндрические, заостренные спереди и несколько расширенные сзади, 10 мкм дл., 3 мкм шир., со жгутиками, немного короче тела зооспоры, с крошечной, узкой, сдвинутой к носику стигмой, срединным пиреноидом и задним ядром.

Половой процесс — изогамия; гаметы морфологически неотличимы от зооспор; зигота с гладкой оболочкой, неотличима от вегетативных клеток.

Почвы.

США (штат Колорадо). — Россия (Оренбург. обл., Приморский край — южн. отроги Сихотэ-Алиня). — Туркмения (сев.-зап. предгорье Паропамиза). — Таджикистан (Гиссарский хр., 1350 м над ур. м.) (Андреева и др., 1983; Андреева, Чаплыгина, 1989; Чаплыгина, 1992).

Молодые эллипсоидные клетки быстро превращаются в шаровидные. Оболочка клеток уже в 2-недельных культурах снабжена 1 или 2 полярными утолщениями. Относительно изменений толщины оболочки по мере старения культуры никаких сведений в первоописании не приводится. Окраска старых культур желто-оранжевая.

От видов, имеющих пиреноид с крахмальной оберткой из 2 скорлупок, отличается образованием в ходе вегетативного деления только диад и тетрад дочерних клеток, которые недолговечны и быстро распадаются на отдельные клетки. Сложные клеточные комплексы не образуются.

3. *Tetracystis sarcinialis* Schwarz (табл. 86, 15—21).

Schwarz, 1979 : 200—202, fig. 4 a—e; Ettl, Gärtner, 1988c : 289, fig. 222.

Клетки одиночные, по 2 или в правильных кубических пакетах, содержащих до 16 клеток. Одиночные клетки шаровидные, 10—15 мкм в диам. Оболочка тонкая, с возрастом культуры утолщается до 5 мкм. Хлоропласт горшковиный, у зрелых клеток с многочисленными щелями, морщинистый. Пиреноид шаровидный или эллипсоидный, окружен 2 крахмальными скорлупками. В вегетативных клетках молодых культур по 2 сократительные вакуоли.

Зооспоры морковкообразные или веретеновидные, спереди тупые и постепенно заостряющиеся к заднему концу, 7—10 мкм дл., 3—5 мкм шир., со жгутиками 10—15 мкм дл., желобчатым хлоропластом, содержащим в передней части стигму и не всегда хорошо различимым пиреноидом в центральной части.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва

Югославия (Далмация).

По строению зооспор, мегаболичных, но имеющих оболочку, и образованию правильных кубических пакетов при вегетативном делении водоросль не является типичным представителем рода *Tetracystis*. Она скорее напоминает водоросли рода *Neochlorosarcina*.

4. *Tetracystis texensis* Brown et Bold (табл. 87, 1—9).

Brown, Bold, 1964 : 25—26, fig. 19—24, 95—96; Nakano, 1983 : 147—148, fig. 17; Андреева и др., 1985 : 18, рис. 5 : 4; Ettl, Gärtner, 1988c : 286, fig. 220.

Клетки одиночные, в тетраэдрических тетрадах, октадах или больших комплексах, состоящих из тетрад и октад. Одиночные молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, 14—15 мкм в диам. Оболочка 3—4 мкм толщ. в культурах 2-недельного возраста, в дальнейшем обычно не утолщающаяся. Хлоропласт тонкий, часто исчерченный и глубоколоноастной. Пиреноид эксцентричный, эллипсоидный, 3—4 мкм дл., окружен 2 крахмальными скорлупками. Сократительные вакуоли отсутствуют.

Зооспоры 10 мкм дл., 3 мкм шир., со жгутиками, немного короче тела зооспоры, передним стигмой и пиреноидом, задним ядром, образуются крайне редко.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы.

США (штат Техас). — Россия (Киров. и Оренбург. обл.). — Украина (Полесье) (Андреева и др., 1983, 1986).

Молодые эллипсоидные клетки быстро превращаются в шаровидные. Клетки 3-месячных культур приобретают желто-коричневую окраску. Форма зооспор в

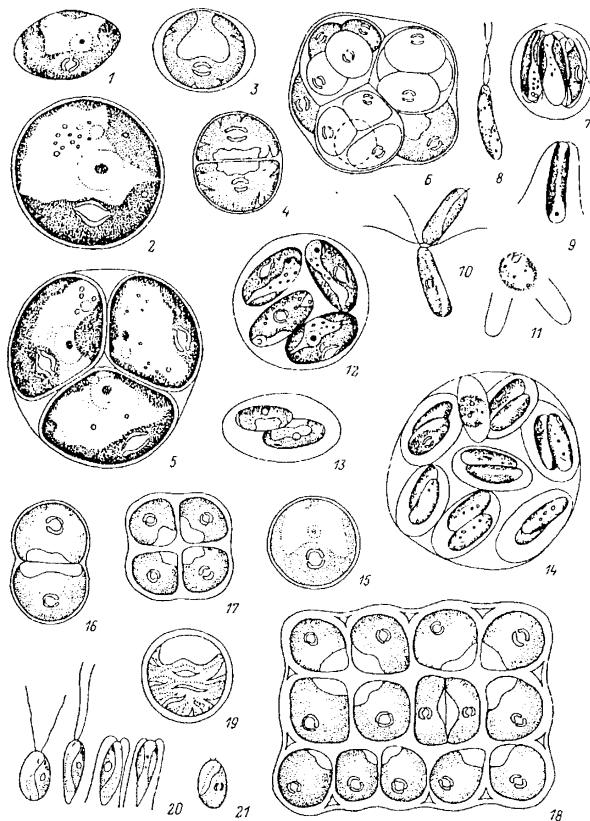


Таблица 86

1—14 — *Tetracystis excentrica* Brown et Bold 1—3 — молодые и зрелые клетки, 4—6 — комплекс клеток, 7 — зооспорангии, 8, 9 — зооспоры, 10, 11 — стигмные гаметы, 12—14 — апланоспорангии, 15—21 *T. sarcinialis* Schwarz 15 — зрелая клетка, 16—18 — комплекс клеток, 19 — старая клетка, 20 — зооспора, 21 — остановившаяся зооспора (1, 2, 5, 7—12, 14 — по Nakano, 1983; 3, 4, 6, 13 — по Чаплыгина, 1987; 15—21 — по Schwarz, 1979)

исходном описании не указана. Для вида характерно образование в ходе вегетативного деления тетрад и октад дочерних клеток, а затем и больших многоклеточных комплексов, состоящих преимущественно из тетрад. Клетки тетрад тесно связаны с родительской оболочкой, у октад эта связь слабее. Днады не образуются.

От видов с аналогичным пиреноидом отличается очень редким появлением зооспор.

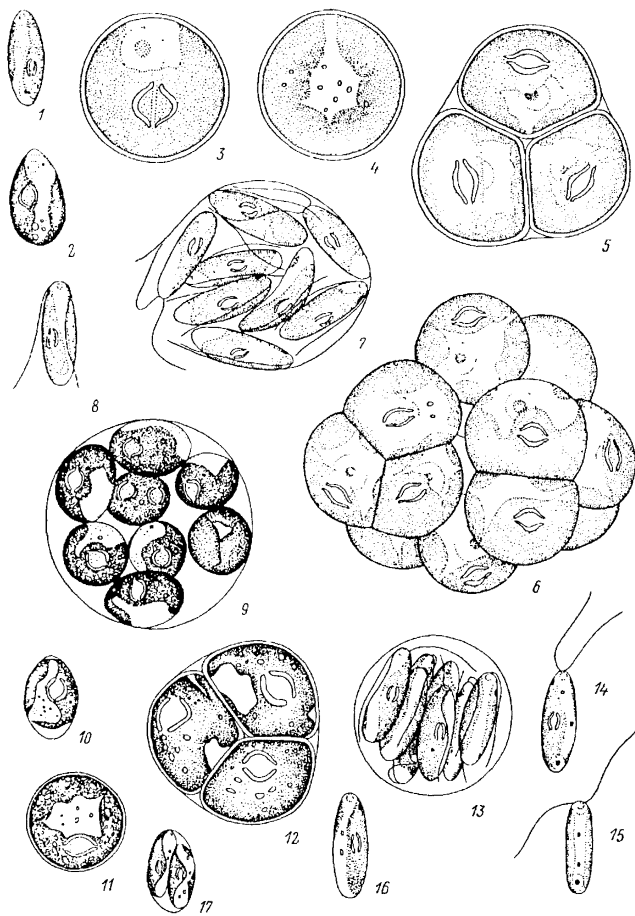


Таблица 87

1—9 — *Tetracystis tevenstis* Brown et Bold 1, 2 — молодые клетки, 3, 4 — зрелые клетки, 5, 6 — комплексы клеток, 7 — апланоспорангий, 8 — зооспора, 9 — апланоспорангий, 10—17 — *T. pulchra* Brown et Bold 10, 11 — молодая и зрелая клетки, 12 — тетрада клеток, 13 — зооспорангий, 14, 15 — зооспоры, 16 — остановившаяся зооспора, 17 — апланоспорангий (По Nakano, 1983)

5. *Tetracystis pulchra* Brown et Bold (табл. 87, 10—17).

Brown, Bold, 1964 : 24—25, fig. 49—52, 97—98; Nakano, 1983 : 14 fig. 14; Ettl, Gärtner, 1988c : 289—291, fig. 223.

Клетки одиночные, в тетраэдрических тетрадах или комплексах, состоящих из нескольких тетрад. Одиночные молодые клетки эллипсоидные, зрелые слегка эллипсоидные или шаровидные, 12—14 мкм в диам. Оболочка 1—3 мкм толщ. в 2-недельных культурах, с биполярными утолщениями, до 5 мкм в культуре 3-месячного возраста. Хлоропласт с несколькими щелями. Пиреноид эллипсоидный, 3—4 мкм дл., окружен 2 крахмальными скорлупками. Сократительные вакуоли по 2 в вегетативных клетках.

Зооспоры цилиндрические, 7 мкм дл., 2 мкм шир., со жгутиками, равным длине тела зооспоры или слегка превышающими ее, крошечной передней стигмой, средним пиреноидом и задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Садовая почва.

США (штат Техас — г. Остин).

Культуры *T. pulchra* в 3-месячном возрасте окрашены в светло-оранжевый цвет.

От видов с таким же строением пиреноида отличается следующим комплексом признаков: биполярными утолщениями клеточной оболочки, хорошо выраженными даже в молодых культурах, стойкими тетрадами, клетки которых прочно связаны с родительской оболочкой, и наличием умеренно больших комплексов, состоящих из тетрад.

6. *Tetracystis intermedia* (Deason et Bold) Brown et Bold (табл. 88, рис. 1—15).

Brown, Bold, 1964 : 27—28, fig. 73—78, 99—100; Nakano, 1983 : 145—146, fig. 16; Андреева и др., 1986 : 12, рис. 3 : 2—9; Ettl, Gärtner, 1988c : 291, fig. 224. — *Chlorococcum intermedium* Deason et Bold, 1960 : 25—26 fig. 30—32, 96—97, 132.

Клетки одиночные, в парах, тетраэдрических тетрадах или комплексах, состоящих из нескольких тетрад. Одиночные молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, 12—20 мкм в диам. Оболочка с возрастом культуры заметно не утолщающаяся. Хлоропласт тонкий, с несколькими неглубокими щелями. Пиреноид эллипсоидный, 2 мкм в поперечнике, окружен 2 крахмальными скорлупками. По 2 сократительные вакуоли в вегетативных клетках.

Зооспоры асимметричные, удлиненные, с заостренным передним и округлым задним концами, 9,5 мкм дл., 2,5 мкм шир., со жгутиками, немного длиннее тела зооспоры, передней стигмой, средним пиреноидом и задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы и различные наземные субстраты.

США (штат Техас). — Россия (Лен., Киров. и Оренбург. обл.). — Украина (Полесье) (Андреева и др., 1983; Чапыгина, 1996).

Приведенное здесь описание вида повторяет диагноз R. M. Brown и H. C. Bold (1964). Согласно описанию *Chlorococcum intermedium* Deason et Bold, молодые вегетативные клетки яйцевидные и заостренные спереди, клеточная оболочка в культурах 2-месячного возраста утолщается до 5 мкм, а зооспоры имеют длину 9,5 мкм и ширину 3,7 мкм. Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления содержимого материнской клетки (Deason, Bold, 1960).

Для вида характерно образование в ходе вегетативного деления диад и тетрад, клетки которых остаются плотно соединенными с родительской оболочкой. Встречаются также комплексы, состоящие из нескольких тетрад. В 3-месячном возрасте культуры принимают светло-оранжевую окраску.

От остальных видов с таким же типом пиреноида *T. intermedia* отличается большей величиной вегетативных клеток.

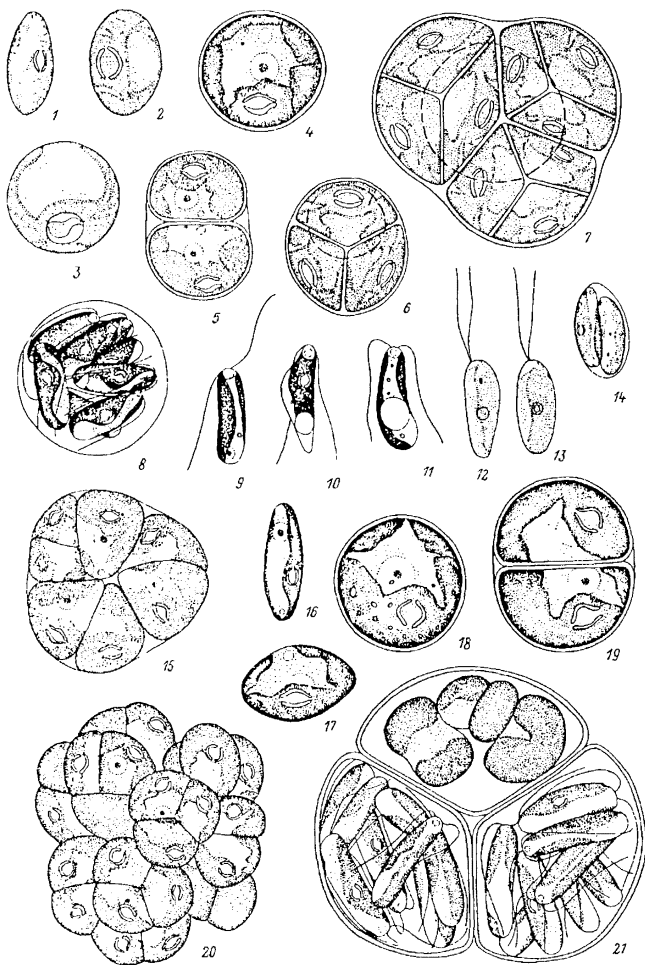


Таблица 88

1, 15 — *Tetracystis elliptica* (Deason et Bold) Brown et Bold 1, 2 — молодые клетки, 3, 4 — зрелые клетки, 5—7 — комплексы клеток, 8 — зооспорангий, 9—13 — зооспоры, 14, 15 — апланоспорангии 16—21 — *T. elliptica* Nakano, 16—17 — молодые клетки, 18 — предельная клетка, 19—20 — комплексы клеток, 21 — образование зооспор в клетках комплекса (1, 4, 5, 8—11, 14—21 — по Nakano, 1983; 2, 3, 6, 7, 12, 13 — по Андреева и др., 1986)

7. *Tetracystis elliptica* Nakano (табл. 88, 16—21; табл. 89, 1—3). Nakano, 1983 : 143, fig 15, tab. 8; Ettl, Gärtner, 1988c : 308, fig. 238 Андреева, Чаплыгина, 1989 : 16—17, рис. 3 : 9—16.

Клетки одиночные, в диадах, тетраэдрических тетрадах или более сложных комплексах, состоящих из тетраэдрических тетрад. Молодые клетки эллипсоидные или яйцевидные, зрелые — шаровидные или почти шаровидные, 10—18 мкм в диам. Оболочка тонкая, 0,5—1 мкм, в стареющих культурах до 2,6 мкм толщ. Хлоропласт с несколькими щелевидными отверстиями. Пиреноид эллипсоидный, 4—5 мкм дл., с 2 крахмальными скорлупками. Зрелые клетки без сократительных вакуолей.

Зооспоры удлиненно-цилиндрические, 10,3—12,7 мкм дл., 2,4—4,3 мкм шир., со жгутиками, равными длине тела зооспоры или слегка превышающими ее, с крошечной передней стигмой, пристенным хлоропластом и задним ядром

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы.

Япония (префектура Хиросима). — Россия (Лен. обл., Примор. край — южн отроги Сихотэ-Алиня) (Чаплыгина, 1996).

Согласно первоописанию, клетки, ведущие свое начало от зооспор, длительные время сохраняют эллипсоидную или яйцевидную форму. Образование тетрад и более сложных комплексов происходит уже в 2-недельных культурах. Апланоспорангии не образуют сложных комплексов. Сократительные вакуоли не наблюдались даже в молодых клетках, происходящих от зооспор. Старые культуры окрашиваются в оранжевый цвет. Автор вида считает, что он сходен с *T. intermedia* и *T. pulchra*, от которых отличается отсутствием сократительных вакуолей в вегетативных клетках, большим утолщением клеточной оболочки при старении культуры и более крупными зооспорами.

8. *Tetracystis aplanospora* (Arce et Bold) Brown et Bold (табл. 89, 4—11).

Brown, Bold, 1964 : 26—27, fig. 65—72, 103—104; Nakano, 1983 : 152, fig. 20; Ettl, Gärtner, 1988c : 299—301, fig. 231. — *Chlorococcum aplanosporum* Arce et Bold, 1958 : 495, fig. 16—23.

Клетки одиночные или в легко распающихся тетраэдрических тетрадах; более сложные комплексы обычно не образуются. Одиночные молодые клетки яйцевидные, зрелые — шаровидные, 18—27 мкм в диам. Оболочка в культурах 3-месячного возраста до 2—3 мкм толщ. Хлоропласт массивный, с глубокими щелями. Пиреноид центральный, неправильной формы, 5—6 мкм в диам., окруженный многочисленными зёрнами крахмала. По 2 сократительные вакуоли в вегетативных клетках.

Зооспоры цилиндрические, 8—16 мкм дл., 3—6 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, со срединной или слегка сдвинутой к переднему концу стигмой, пиреноидом, расположенным в задней части хлоропласта и передним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы.

Куба (окрестн. г. Гаваны). — Россия (Оренбург. обл.). — Таджикистан (Гиссарский хр., 1820 м над ур. м.) (Андреева и др., 1983; Чаплыгина, 1992).

От остальных видов с пиреноидом, занимающим более или менее центральное положение в клетке и окруженным многочисленными зёрнами крахмала, *T. aplanospora* отличается крупными вегетативными клетками и образованием в процессе вегетативного деления нестойких тетрад, которые легко распадаются на отдельные клетки и не образуют более сложных комплексов.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления. Старые культуры сохраняют зеленую окраску.

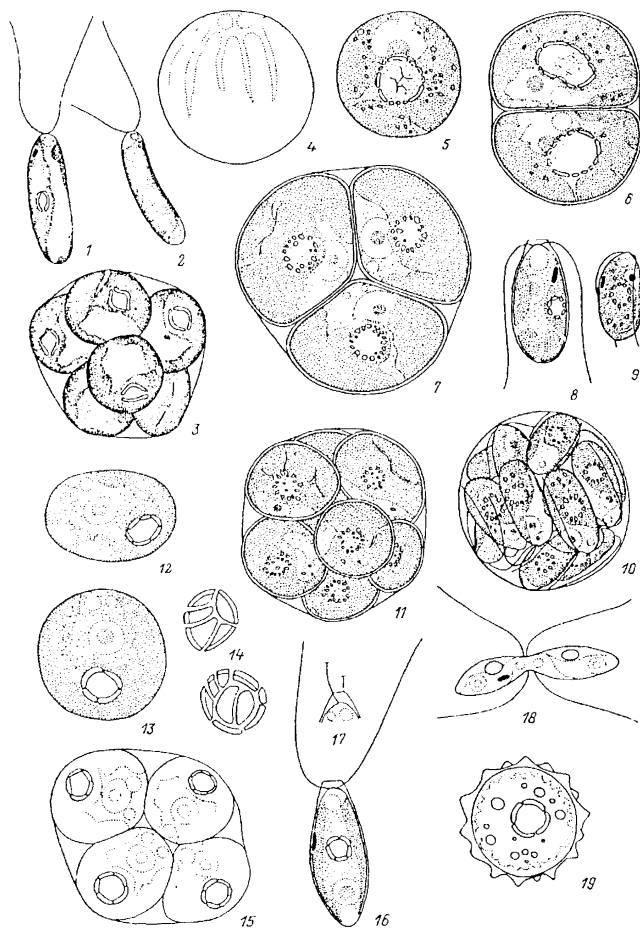


Таблица 89

1-3 - *Tetracystis elliptica* Nakano, 1, 2 — зооспоры, 3 — аплакопорангий; 4-11 - *T. arbuscula* (Arce et Bold) Brown et Bold, 4, 5 — зрелые клетки (вид с поверхности и оптическое сечение), 6, 7 — комплексы клеток, 8, 9 — зооспоры, 10 — зооспорангий, 11 — аплакопорангий, 12-19 — *T. illinoisensis* Brown et Bold, 12, 13 — монода и зрелая клетка, 14 — строение крахмальной оболочки пиреноида (вид с поверхности), 15 — тетрада клеток, 16 — зооспора, 17 — паниола зооспоры (вид сбоку), 18 — слияние гамет, 19 — зигота (1-3 — по Nakano, 1983, 4-19 — по Ettl, Gartner, 1988c)

9 *Tetracystis illinoisensis* Brown et Bold (табл. 89, 12-19) Brown, Bold, 1964 : 20-21, fig. 53-56, 85-86; Ettl, Gartner, 1988c : 298-299, fig. 230.

Клетки одиночные, в диадах или тетрадрических тетрадах, более сложные комплексы отсутствуют. Одиночные молодые клетки эллипсоидные до янцевидных, зрелые — шаровидные, 12-14 мкм в diam. Оболочка в 2-недельных культурах утолщена незначительно, в культурах 3-месячного возраста с внутренними 1 и 2 полярными утолщениями до 5 мкм. Хлоропласт массивный, с несколькими щелями. Пиреноид, занимающий слегка эксцентричное положение, неправильной формы, 4-5 мкм в diam, окружен многочисленными зернами крахмала. В 2 сократительные вакуоли в вегетативных клетках.

Зооспоры цилиндрические, 8-10 мкм дл., 3-4 шир., со жгутиками немногочисленными, со срединной или слегка смещенной к переднему концу стигмой, срединным пиреноидом и задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Проба воздуха.

США (штат Иллинойс — г. Эффрингем)

От видов с таким же типом пиреноида, образующих в ходе вегетативного деления только диады и тетрады, *T. illinoisensis* отличается меньшими размерами вегетативных клеток или наличием сократительных вакуолей в вегетативных клетках. В стареющих культурах водоросль сохраняет зеленую окраску.

10. *Tetracystis dissociata* Brown et Bold (табл. 90, 1-10).

Brown, Bold, 1964 : 16-18, fig. 25-32, 87-88; Ettl, Gartner, 1988c : 295-296, fig. 228.

Клетки одиночные, в тетрадрических тетрадах или изредка в диадах, более сложные комплексы не образуются. Одиночные молодые клетки эллипсоидные, зрелые — от почти шаровидных до шаровидных, 14-16 мкм в diam. Оболочка в культурах 3-месячного возраста с внутренним одноосевым утолщением до 1 мкм. Хлоропласт ярко-зеленый, довольно массивный, с немногочисленными неглубокими радиальными щелями. Пиреноид центральный, дольчатый, 3-4 мкм в diam., окружен многочисленными зернами крахмала. Сократительные вакуоли в вегетативных клетках отсутствуют.

Зооспоры цилиндрические, 9-10 мкм дл., 3-4 мкм шир., со жгутиками, равными длине тела зооспоры или в 1,5 раза превышающими его, со срединной или передней стигмой и задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Сведения о происхождении и местообитании водоросли (кроме того, что она содержится в коллекции Университета Индианы, США (штамм № 128) и была изолирована Фишером (Vischer)) в первоописании вида не приводятся.

Для водоросли характерно наличие в культуре большого количества эллипсоидных клеток. Это обусловлено тем, что молодые эллипсоидные клетки медленно превращаются в шаровидные. Старые культуры сохраняют зеленую окраску.

От наиболее близких видов с тем же типом пиреноида, образующих при вегетативном делении только тетрады и диады дочерних клеток, *T. dissociata* отличается или меньшими размерами вегетативных клеток, или отсутствием в них сократительных вакуолей.

11. *Tetracystis nagasakiensis* Nakano (табл. 90, 11-17)

Nakano, 1983 : 164-165, fig. 25, tab. 13, fig. 3-7; Ettl, Gartner, 1988c : 313, fig. 241.

Клетки одиночные, в стареющих культурах в тетрадрических тетрадах. Молодые клетки янцевидные, зрелые — почти шаровидные или шаровидные, 15-20 мкм в diam. Оболочка 0,5-1 мкм толщ., при старении культуры утолщающаяся до 1,7-3,5 мкм. Хлоропласт довольно массивный, с несколькими щелями.

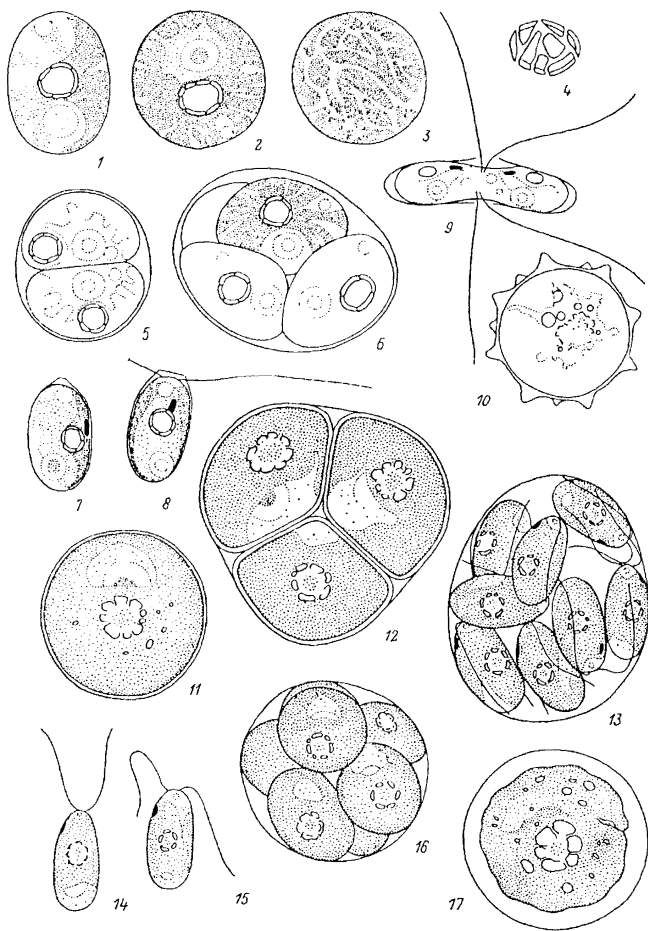


Таблица 90

1—10 — *Tetracystis dissociata* Brown et Bold 1 — молодая клетка, 2, 3 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 4 — крахмальная оболочка пиреноида (вид с поверхности), 5, 6 — комплексы клеток, 7, 8 — зооспоры, 9 — слияние гамет, 10 — зигота; 11—17 — *T. nagasakiensis* Nakano 11 — зрелая клетка, 12 — комплекс клеток, 13 — зооспорангий, 14, 15 — зооспоры, 16 — анисоспорангий, 17 — старая клетка (1—10 — по Ettl, Gärtner, 1988c; 11—17 — по Nakano, 1983)

Пиреноид шаровидный, 5—6 мкм в диам., окруженный крахмальными зернами. Сократительные вакуоли в вегетативных клетках отсутствуют.

Зооспоры бочонковидные до яйцевидных, 9,2—12,3 мкм дл., 4,6—6,2 мкм шир., со жгутиками, равными длине тела зооспоры или слегка короче, с переднн-стигмой, пристенным хлоропластом и задним ядром. Анисоспорангии одиночные.

Половое размножение не наблюдалось.

Луговые, лесные и окультуренные почвы.

Япония.

Согласно первоописанию, молодые вегетативные клетки растут очень медленно и остаются поэтому яйцевидными в течение довольно продолжительного периода. Молодые культуры состоят преимущественно из одиночных клеток. Образование тетрады происходит, как правило, уже в стареющих культурах. Образование зооспор наблюдается только в молодых культурах. Анисоспоры продуцируются в культурах всех возрастов. Старые культуры приобретают желто-зеленую окраску.

Вид *T. nagasakiensis* похож на *T. aggregata*, но отличается от него более крупными зооспорами, отсутствием комплексов, образованных тетрадами клеток и отсутствием сократительных вакуолей в зрелых вегетативных клетках.

12 *Tetracystis diplobionticoides* (Chant. et Bold) Archib. et Bold (табл. 1—13).

Archibald, Bold, 1970b : 387, fig. 11—20; Ettl, Gärtner, 1988c : 293, 295, fig. 226—227. — *Chlorococcum diplobionticoides* Chantanachai et Bold 1962 : 23—24, fig. 9—20.

Клетки одиночные, в тетрадах и октадах. Одиночные клетки шаровидные, 26 мкм в диам., в старых культурах до 54 мкм в диам. Оболочка с возрастом культуры утолщается до 7—18 мкм, не всегда равномерно. Хлоропласт массивный, глубоководный до почти шаровидного, часто, особенно в молодых клетках, от слаболапчатого до звездчатого. Пиреноид 1, шаровидный или неправильной формы, окруженный несколькими зернами крахмала. Две сократительные вакуоли обычно присутствуют.

Гаметы, зооспоры и анисоспоры образуются путем последовательного деления до 32, освобождаются путем разрыва материнской оболочки. Зооспоры от 8 до 18 мкм дл., 7—9 мкм шир., с передней стигмой и ядром, задним пиреноидом.

Половой процесс — изогамия. Гаметы яйцевидные, 14—18 мкм дл., 7—9 мкм шир., со жгутиками, равными длине тела зооспоры, с 2 передними сократительными вакуолями, пристенным хлоропластом, задним пиреноидом и передним ядром. Зигота шаровидная, вырастающая до 36 мкм в диам., с утолщенной оболочкой, при делении образующая до 32 подвижных репродуктивных клеток.

Почва.

США (штат Аризона).

В описании вида использованы данные первоописания и характеристики полученные при последующих изучениях типового штамма. Следует заметить, что все они существенно различаются. Видно, поведение водоросли меняется в зависимости от условий ее выращивания.

13. *Tetracystis compacta* Schwarz (табл. 93, 1—9).

Schwarz, 1979 : 198—200, fig. 3 a—e; Ettl, Gärtner, 1988c : 297—298, fig. 229.

Клетки одиночные, в дилах, тетрадраических тетрадах, изредка в кубических 4-клеточных пакетах или более сложных комплексах, состоящих из тетрад. Одиночные молодые клетки от эллипсоидных до яйцевидных, зрелые — шаровидные, 12—15, реже 18 мкм в диам. Оболочка тонкая, у молодых эллипсоидных и яйцевидных клеток отступающая от протопласта на обоих полюсах, у зрелых шаровидных обычно с 1 или 2 утолщениями, утолщающаяся в стареющих культурах до 5 мкм. Хлоропласт глубоководный, утолщенный в основании,

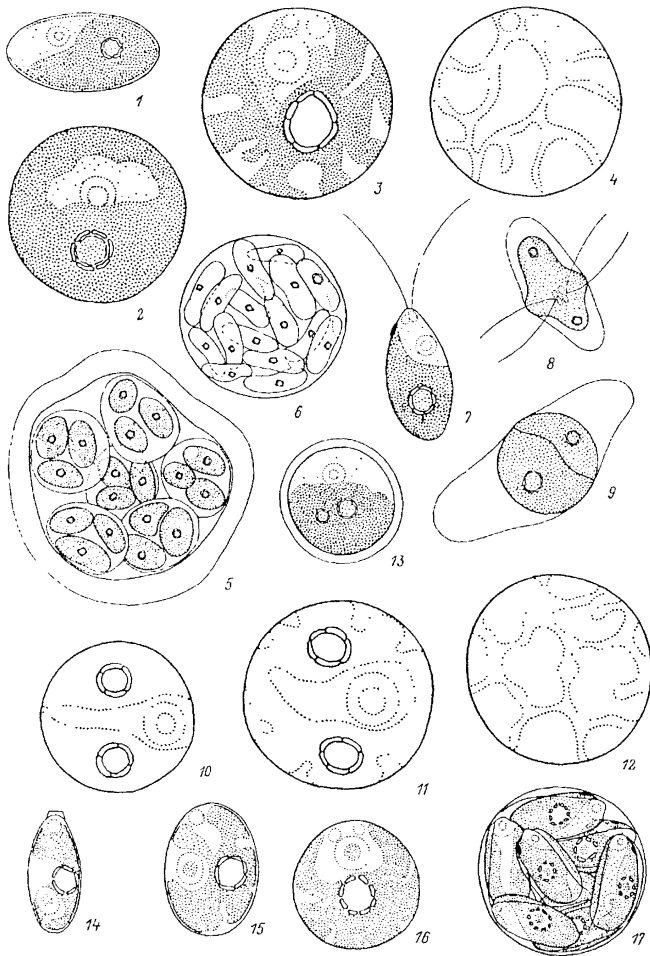


Таблица 91

1—14 — *Tetracystis diplobonticoidea* (Chant. et Bold) Archib. et Bold 1 — молодая клетка, 2—4 — зрелые клетки (оптическое сечение, и вид с поверхности), 5 — комплекс клеток, 6 — зооспорангии, 7 — зооспора, 8, 9 — спонгии гамет, 10 — молодая зигота 11—13 — зрелые зиготы (оптическое сечение, 12 — вид с поверхности), 14—17 — *T. pampae* Brown et Bold. 14 — молодая зигота, 15 — молодая клетка, 16 — зрелая клетка, 17 — зооспорангия (1, 2, 5—9, 13 — по Chantavachit, Bold, 1962, 3, 4, 10—12, 14—17 — по Ettl, Gärtner, 1988c)

в зрелых клетках с многочисленными щелями и вырезками. Пиреноид расположен в основании хлоропласта и окружен многочисленными зернами крахмала. По сократительные вакуоли в вегетативных клетках.

Зооспоры реповидные, закругленные сзади и постепенно суживающиеся к заднему концу, с одной более сильно изогнутой стороной, 8—12 мкм дл. 4—6 мкм шир., со жгутиками, превышающими в длину тело зооспоры в 1.5—2 раза, с крошечной стигмой, расположенной в задней части клетки, желобчатый хлоропластом, обычно расположенным на более изогнутой стороне, срединный пиреноидом и ядром, занимающим различное положение. Апланоспоры шаровидные, 5—7 мкм в diam.

Половое размножение не наблюдалось.

Морское побережье, почва.

Югославия (Далмация).

От всех остальных видов *T. compacta* отличается реповидной формой зооспор. К вегетативному делению способны клетки только бактериально чистых культур. В других случаях культуры состоят из одиночных клеток, часто окруженных слизью. При старении культура сначала принимает цвет охры, а затем становится светло-оранжевой.

14. *Tetracystis isobilateralis* Brown et Bold (табл. 93, 10—15).

Brown, Bold, 1964 : 21—22, fig. 41—48, 81—82; Чанлыгина, 1987 90—92, рис. 4; Ettl, Gärtner, 1988c : 304, fig. 235.

Клетки одиночные, в диадах, тетраэдрических и изобилатеральных тетрадах или более сложных комплексах, состоящих из нескольких тетрад. Зрелые одиночные клетки почти шаровидные или шаровидные, 18—19 мкм в diam. Оболочка в культурах 3-месячного возраста до 2—3 мкм толщ. Хлоропласт светло-зеленый массивный, занимающий почти всю полость клетки, слошным, без щелей, с легкой крапчатой структурой. Пиреноид слегка эксцентричный, неправильной формы, 5—7 мкм в diam., окруженный многочисленными зернами крахмала. Сократительные вакуоли отсутствуют.

Зооспоры яйцевидные, 8—10 мкм дл., 4—6 мкм шир., со жгутиками, в 1.5 раза превышающими длину тела зооспоры, срединной или слегка сдвинутой к переднему концу стигмой, 1 или несколькими срединными пиреноидами и задним ядром.

Половой процесс — изогамия, гаметы морфологически неотличимы от зооспор, но меньшей величины; зигота шиловатая, 15—20 мкм в diam., быстро делящаяся с образованием 4 вегетативных клеток.

Почвы.

США (штат Техас). — Туркмения (сев.-зап. предгорье Паропамиза). — Таджикистан (Гиссарский хр., 1500 м над ур. м.) (Чанлыгина, 1992).

Окраска культуры с возрастом не меняется.

От остальных видов рода с таким же строением пиреноидов *T. isobilateralis*, так же как и *T. compacta*, отличается тем, что может образовывать в ходе вегетативного клеточного деления правильные клеточные комплексы. Однако от последнего данный вид отличается слошным, нерассеченным хлоропластом и зооспорами яйцевидной формы.

15. *Tetracystis pampae* Brown et Bold (табл. 91, 14—17; табл. 92, 1—4).

Brown, Bold, 1964 : 23—24, fig. 57—64, 105—106; Nakano, 1983 : 159—161, fig. 23; Ettl, Gärtner, 1988c : 308, fig. 237.

Клетки одиночные в молодых культурах, в стареющих культурах также в диадах, тетраэдрических тетрадах или более сложных комплексах, состоящих из тетрад. Одиночные молодые клетки эллипсоидные, зрелые почти шаровидные или шаровидные, 14 мкм в diam. Оболочка с возрастом культуры заметно не утолщающаяся. Хлоропласт массивный, с несколькими щелями. Пиреноид слегка эксцентричный, неправильной формы, 4 мкм в diam., окруженный многочис-

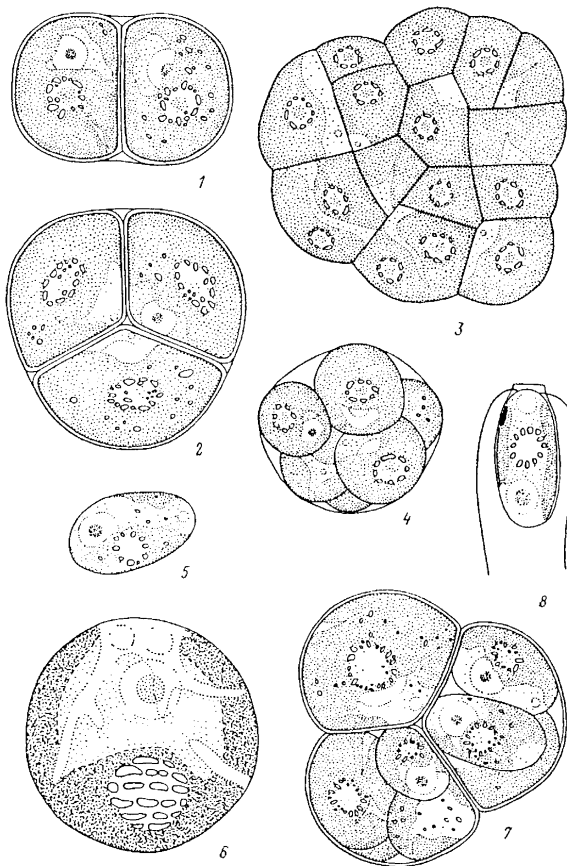


Таблица 92

1-4 — *Tetracystis pumiae* Brown et Bold. 1-3 — клеточные комплексы, 4 — апланоспорангий; 5-8 — *T. tetraspora* (Ace et Bold) Brown et Bold 5 — молодая клетка, 6 — зрелая клетка, 7 — тетрада клеток, 8 — зооспора (1-4 — по Nakano, 1983; 5-8 — по Eitl, Gartner, 1988c)

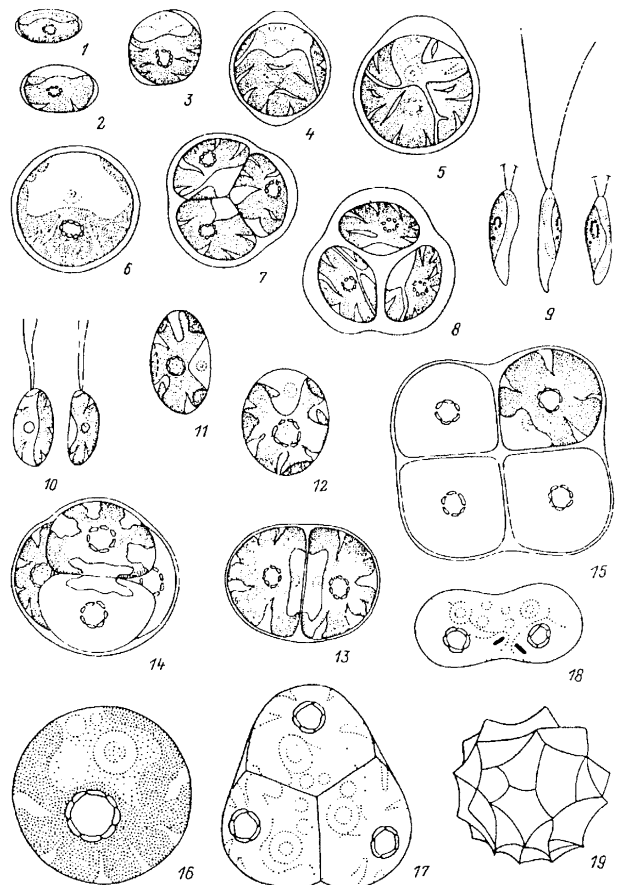


Таблица 93

1-9 — *Tetracystis compacta* Schwarz 1-3 — молодые клетки, 4-6 — зрелые клетки (6 — оптическое сечение), 7, 8 — тетрады клеток, 9 — зооспоры, 10-15 — *T. zylbaleratis* Brown et Bold 10 — зооспора, 11 — молодая клетка, 12 — зрелая клетка, 13-15 — комплексы клеток, 16-19 — *T. vinetii* Eitl et Gartner. 16 — зрелая клетка, 17 — тетрада клеток, 18 — слияние гамет, 19 — зигота (1-9 — по Schwarz, 1979, 10-15 — по Чалыгина, 1987, 16-19 — по Eitl, Gartner, 1988c)

ленными зернами крахмала. По 2 сократительные вакуоли в вегетативных клетках.

Зооспоры цилиндрические, 8 мкм дл., 4 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, с передней стигмой, средним пиреноидом и задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы.

США (штат Техас). — Россия (Оренбург. обл.) (Андреева и др., 1983).

Взрослые вегетативные клетки наряду с шаровидной часто имеют слегка эллипсоидную форму. Клетки в культурах 3-месячного возраста остаются ярко-зелеными. Вегетативное клеточное деление происходит только в стареющих культурах. Клетки диад и тетрад прочно связаны с родительской оболочкой.

T. raptae отличается от всех видов данного рода образованием коричневого вещества, которое диффундирует в среду и окрашивает агар в коричневый цвет через 2—3 недели роста. Природа этого вещества пока не выяснена. Кроме того, вид характеризуется своеобразным ультраструктурным строением хлоропласта и пиреноида (Brown, Bold, 1964).

16. *Tetracystis tetraspora* (Arce et Bold) Brown et Bold (табл. 92, 5—8).

Brown, Bold, 1964 : 28—29, fig. 79—80, 93—94; Nakano, 1983 : 157—159, fig. 22; Ettl, Gärtner, 1988c : 293, fig. 225. — *Chlorococcum tetrasporum* Arce et Bold, 1958 : 493, fig. 9—15.

Клетки одиночные, в культурах старше 1 мес также в тетрадах или более сложных комплексах, состоящих из нескольких тетрад. Одиночные молодые клетки эллипсоидные, зрелые — шаровидные, 15—18 мкм в диам. Оболочка с возрастом культуры заметно не утолщающаяся. Хлоропласт массивный, с несколькими щелями. Пиреноид центральный или почти центральный, более или менее шаровидный, 4—5 мкм в диам., окруженный многочисленными плотно упакованными зернами крахмала. По 2 сократительные вакуоли в вегетативных клетках.

Зооспоры 10 мкм дл., 4 мкм шир., со жгутиками, немного короче тела зооспоры, с большой передней стигмой, средним пиреноидом и задним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва с плантации дынного дерева.

Куба (г. Гавана).

Здесь приведено описание вида, взятое из работы R. M. Brown и H. C. Bold (1964), согласно которому тетрады и более сложные клеточные комплексы появляются только в стареющих культурах. Тетрады прочные, составляющие их клетки и по достижении зрелости остаются прочно соединенными с родительской оболочкой. Клетки в старых культурах сохраняют зеленую окраску.

От *T. raptae*, образующего тетрады и более крупные комплексы также лишь в стареющих культурах, данный вид отличается отсутствием выделяемого в среду коричневого пигмента.

17. *Tetracystis aerea* Brown et Bold (табл. 94, 1—7).

Brown, Bold, 1964 : 13—15, fig. 13—18, 89—92; Nakano, 1983 : 149, fig. 18—19; Ettl, Gärtner, 1988c : 304, fig. 234.

Клетки одиночные, в диадах, тетрадрических тетрадах или комплексах, состоящих из нескольких тетрад. Одиночные молодые клетки эллипсоидные или янцевидные, зрелые — шаровидные, 14—16 мкм в диам. Оболочка 0,5—1 мкм толщ, в культурах 3-месячного возраста до 2—4 мкм толщ. Хлоропласт массивный, с несколькими неглубокими радиальными щелями. Пиреноид шаровидный, 4 мкм в диам., окруженный многочисленными зернами крахмала. Сократительные вакуоли иногда видны в вегетативных клетках.

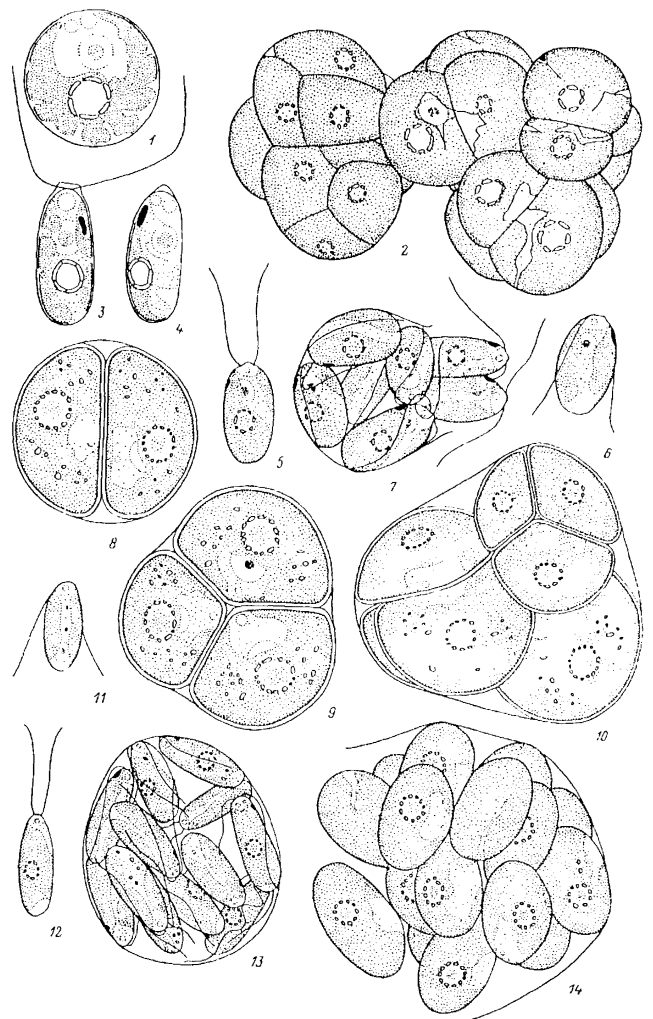
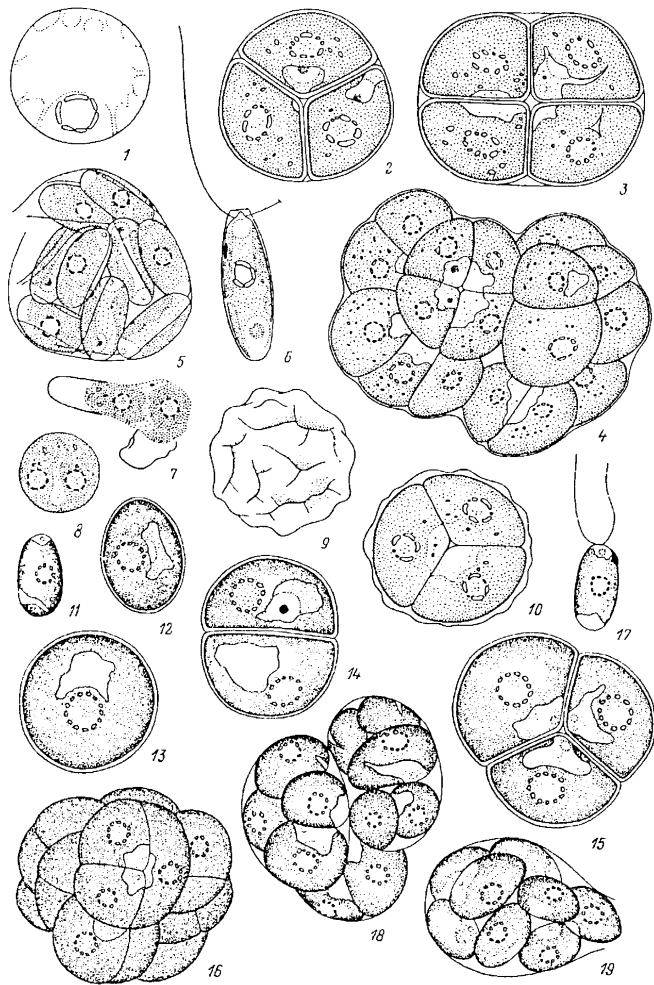


Таблица 94

1—7—*Tetracystis aerea* Brown et Bold 1—зрелая клетка, 2—комплекс тетрад 3—6—зооспоры, 7—зооспорангии, 8—14—*T. raptae* Nakano 8—10—комплексы клеток, 11, 12—зооспоры, 13—зооспорангии, 14—апланоспорангии (1, 4—по Ettl, Gärtner, 1988c, 2, 5—14—по Nakano, 1983)



Зооспоры бочонковидные или цилиндрические, 10—12 мкм дл., 5 мкм шир., со жгутиками, превышающими длину тела зооспоры до 1,5 раз, с крупной передней стигмой, срединным пиреноидом и передним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Проба воздуха.

США (штат Техас).

Молодые эллипсоидные или яйцевидные клетки быстро превращаются в шаровидные. Для вида характерно образование в ходе вегетативного деления тетрад или небольших комплексов, состоящих из нескольких тетрад. Диады образуются редко. Дочерние клетки тетрад и диад при достижении зрелости остаются соединенными с родительской оболочкой. В 3-месячном возрасте культуры приобретают желто-зеленую окраску.

Зооспоры *T. aeria*, так же как и *T. aplanospora*, имеют переднее ядро, что отделяет эти виды от всех остальных. В отличие от *T. aplanospora* данный вид характеризуется меньшей величиной вегетативных клеток, значительным утолщением клеточной оболочки в старых культурах, крупной передней стигмой и более длинными жгутиками у зооспор.

18. *Tetracystis micropyrenoides* Nakano (табл. 94, 8—14).

Nakano, 1983 : 161—162, fig. 24, tab. 12, fig. 7—8, tab. 13, fig. 1—2; Et Gartner, 1988c : 311—312, fig. 240.

Клетки одиночные, в диадах, чаще тетраэдрических тетрадах, изредка образующих небольшие комплексы. Молодые клетки эллипсоидные, яйцевидные, зрелые почти шаровидные или шаровидные, 13—17,1 мкм в диам., в стареющих культурах до 20 мкм. Оболочка 0,5—1, при старении культуры — до 1,4—3,4 мкм толщ. Хлоропласт массивный, с несколькими щелевидными надрезами (вырезками). Пиреноид шаровидный, 4—5 мкм в диам., окруженный многочисленными мелкими зернами крахмала. Две сократительные вакуоли постоянно присутствуют в вегетативных клетках.

Зооспоры цилиндрические, 8,3—11,3 мкм дл., 2,4—3,6 мкм шир., со жгутиками, длиннее тела зооспоры в 1,25 раза, с крошечной передней стигмой, пристенным хлоропластом, срединным пиреноидом и задним ядром. Апланоспорангии одиночные.

Половое размножение не наблюдалось.

Луговые и окультуренные почвы.

Япония.

В молодых культурах размножение осуществляется зооспорами и апланоспорами. В культурах 2-недельного возраста зооспоры и апланоспоры образуются уже редко, и водоросль размножается преимущественно путем вегетативного деления приводящего к возникновению тетрад.

Старые культуры приобретают оранжевую окраску.

19. *Tetracystis aggregata* Brown et Bold (табл. 95, 1—10).

Brown, Bold, 1964 : 15—16, fig. 33—40, 83—84; Nakano, 1983 : 166—167, fig. 26—27; Ettl, Gartner, 1988c : 301, fig. 232—233.

Клетки одиночные, в диадах, тетраэдрических тетрадах или больших и прочных комплексах, состоящих из диад и тетрад. Одиночные молодые клетки эллипсоидные или яйцевидные, зрелые — шаровидные, 15—16 мкм в диам. Оболочка в культурах 3-месячного возраста утолщающаяся до 2—3 мкм. Хлоропласт чаще

Таблица 95

1—10 — *Tetracystis aggregata* Brown et Bold: 1 — зрелая клетка, 2—4 — комплекс зygот, 5 — зооспорангий, 6 — зооспора, 7 — спящие гаметы, 8 — молодая зигота, 9 — зрелая зигота, 10 — «перерастание» зиготы; 11—19 — *T. macrostigmata* Nakano: 11, 12 — молодые клетки, 13 — зрелая клетка, 14—16 — комплекс клеток, 17 — зооспора, 18 — комплекс апланоспорангиев, 19 — одиночный апланоспорангий (1, 6 — по Ettl, Gartner, 1988c; 2—5, 7—19 — по Nakano, 1983)

видный, массивный, часто с широкими радиальными щелями. Пиреноид центральный, часто дольчатый, 4—6 мкм в diam., окруженный многочисленными зернами крахмала. Сократительные вакуоли иногда видны в вегетативных клетках.

Зооспоры янцевидные, 10—12 мкм дл., 4 мкм шир., со жгутиками, в 1,5 раза длиннее тела зооспоры, со срединной или слегка сдвинутой к переднему концу стигмой, срединным пиреноидом и задним ядром.

Половой процесс — изогамия, гаметы морфологически неотличимы от зооспор, но часто меньшей величины; зигота шиповатая, 15—20 мкм в diam., при прорастании дающая начало 4 вегетативным клеткам.

Пробы воздуха, почвы.

США (штат Техас — г. Остин). — Россия (Лен. и Оренбург. обл.) (Андреева и др., 1983; Чаплыгина, 1996).

Молодые эллипсоидные и янцевидные клетки быстро превращаются в шаровидные. Как отмечают авторы вида, характерный для водоросли массивный, чашевидный, полый хлоропласт иногда может иметь радиальные щели и тогда он бывает похож на центральный. Старые культуры сохраняют зеленую окраску.

От остальных видов с таким же строением пиреноида *T. aggregata* отличается способностью к вегетативному делению в культурах любого возраста и образованием прочих многоклеточных комплексов.

20. *Tetracystis macrostigmata* Nakano (табл. 95, 11—19).

Nakano, 1983 : 155, fig. 21, tab. 11, fig. 3—6; Ettl, Gärtner, 1988c : 310—311, fig. 239.

Клетки одиночные, в диадах, тетраэдрических тетрадах или более сложных комплексах, состоящих из диад или тетрад. Молодые клетки эллипсоидные или янцевидные, зрелые почти шаровидные, 11—16, в стареющих культурах — до 20 мкм в diam. Оболочка 0,4—1,1 мкм толщ., с возрастом культуры утолщающаяся незначительно. Хлоропласт массивный, с немногочисленными щелевидными надрезами. Пиреноид шаровидный, около 4 мкм в diam., окруженный крошечными крахмальными зернами. Две сократительные вакуоли всегда присутствуют.

Зооспоры бочковидные, 7,5—10,3 мкм дл., 3,6—6,1 мкм шир., со жгутиками, равными длине тела зооспоры, слегка превышающими ее, иногда равными 2/3 длины тела зооспоры, с большой передней стигмой, пристенным хлоропластом, срединным пиреноидом и задним ядром. Апланоспорагии одиночные.

Половое размножение не наблюдалось.

Окультуренная почва, песок на морском побережье.

Япония (префектуры Ямагуши и Окинава)

Зооспоры образуются преимущественно в молодых культурах. Задерживаясь в материнской оболочке, они постепенно теряют жгутики и стигму и превращаются в янцевидные апланоспоры. Старые культуры приобретают желтую окраску.

Согласно примечанию автора вида, последний похож на *T. rampra*, от которого отличается крупными бочковидными зооспорами с большой стигмой, образованием клеточных комплексов уже в молодых культурах и желтой окраской старых культур.

21. *Tetracystis vinatzeri* Ettl et Gärtner (табл. 93, 16—19).

Ettl, Gärtner, 1987 : 514; 1988c : 304—308, fig. 236.

Клетки одиночные, в тетраэдрических тетрадах или более сложных комплексах. Молодые клетки эллипсоидные, широкоэллипсоидные, зрелые — шаровидные, 13—20 мкм в diam. Оболочка довольно толстая, сильно утолщающаяся с возрастом культуры. Хлоропласт массивный, от слоистого с очень толстым основанием до звездчато-рассеченного. Пиреноид шаровидный или неправильно-эллипсоидный, состоящий из нескольких долей, окруженный слоем многочисленных крахмальных зерен. В зрелых вегетативных клетках 2 плохо различимые сократительные вакуоли.

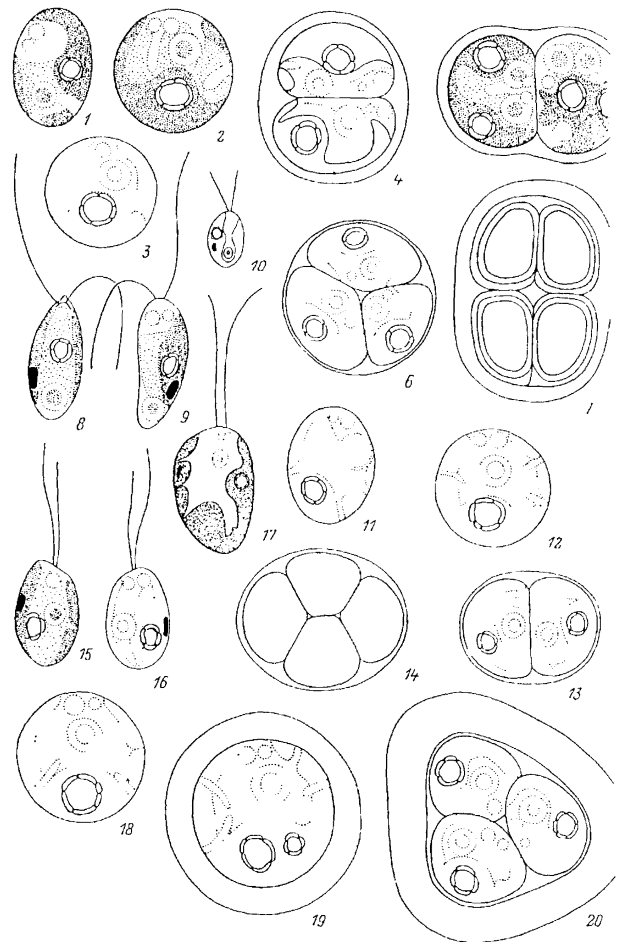


Таблица 96

1—10 — *Fascicloschizus holdii* McLan et Ivanor 1 — молодая клетка, 2, 3 — зрелые клетки, 4, 5 — диады клеток с ослизненной оболочкой, 6, 7 — тетрады клеток (7 — с ослизненными оболочками), 8—10 — зооспоры, 11—17 — *Heterotrachia akinetos* Cox et Deason 11 — молодая клетка, 12 — зрелая клетка, 13, 14 — комплексы клеток, 15—17 — зооспоры, 18 — *Hetermedia* Cox et Deason 18 — зрелая клетка, 19 — зрелая клетка, окруженная слизью, 20 — тетрада клеток, окруженная слизью (1—16, 18—20 — по Ettl, Gärtner, 1988c, 17 — по Cox, Deason, 1968)

Зооспоры яйцевидные или эллипсоидные, 10—12 мкм дл., около 4 мкм шир., со жгутиками, немного длиннее тела зооспоры, с передней стигмой и задним ядром.

Половой процесс — изогамия.

Почва.

Альпы (склон горы Пичберг).

По данным авторов вида, половой процесс наблюдается не всегда.

Звездчатая форма хлоропласта ставит под сомнение принадлежность вида к роду *Tetracystis*. Необходимо повторное изучение типового образца.

Род 3. FASCICULOCHLORIS McLean et Trainor

McLean, Trainor, 1965 : 145; Ettl, Gärtner, 1988c : 273—275.

Клетки одиночные или в пакетах, обычно по 4, иногда до 32. Одиночные клетки от удлинённых и яйцевидных до шаровидных, клетки пакетов угловатые. Хлоропласт 1, пристенный, чашевидный. Пиреноид 1. Запасные продукты — крахмал, в стареющих культурах — обычно масло. Ядро 1.

Бесполое размножение путем десмосхизиса и зооспорами. Зооспоры с 2 жгутиками слегка неравной длины, с оболочкой, не округляющиеся после прекращения движения.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода *Fasciculochloris boldii* McLean et Trainor.

Моноинный род

От остальных родов данного семейства *Fasciculochloris* отличается следующим комплексом признаков: пакетобразным расположением клеток, пристенным хлоропластом с 1 пиреноидом и зооспорами, имеющими жгутики неравной длины.

1 *Fasciculochloris boldii* McLean et Trainor (табл. 96, 1—10).

McLean, Trainor, 1965 : 145—148, fig. 1—8; Ettl, Gärtner, 1988c : 275, fig. 214

Пакеты в среднем 15 × 18 мкм, максимум 26 × 28 мкм. Клетки в среднем 7,5, максимум 14 мкм в диам. Оболочка до 1 мкм толщ., изредка толще, иногда окружена слизью.

Зооспорангии до 20 мкм в диам. Зооспоры по 4—16, в среднем 7 мкм дл., 4 мкм шир., с 2 сократительными вакуолями, срединной или задней стигмой, пристенным хлоропластом и пиреноидом.

Почва с кукурузного поля.

США (штат Кошкетикуй)

Род 4 HETEROTETRACYSTIS Cox et Deason

Cox, Deason, 1968 : 242; Ettl, Gärtner, 1988c : 275, 277.

Клетки в диадах, тетраэдрических тетрадах и более сложных комплексах, состоящих из тетрад и диад, обычно окруженных слизью, иногда одиночные. Одиночные клетки от эллипсоидных до шаровидных, клетки комплексов угловатые. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид 1. Ядро 1. Две сократительные вакуоли иногда сохраняются в молодых клетках. Акинеты известны.

Бесполое размножение путем десмосхизиса и зооспорами, образующимися по 2—4—8 путем последовательного деления материнских клеток, одиночных и соединенных в комплексы. Зооспоры с 2 жгутиками неравной длины, разнообразной формы, с оболочкой, не округляющиеся после прекращения движения, с 2 передними сократительными вакуолями, освобождающиеся путем постепенного растворения материнской оболочки.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода *Heterotetracystis akinetos* Cox et Deason.

Наиболее характерными комплексами, образующимися в ходе вегетативного деления клеток *Heterotetracystis*, являются тетраэдрическая тетрада и диада. Повторных делений клеток, составляющих диады и тетрады, возникает слой многоклеточные комплексы.

От остальных родов *Heterotetracystis* отличается следующим комплексом признаков: тетраэдрическим расположением клеток в тетраде, 1 пристенным хлоропластом, содержащим пиреноид, зооспорами с 2 жгутиками неодинаковой длины и оболочкой, обеспечивающей сохранение формы зооспоры после прекращения движения. Как и все продуцирующие зооспоры водоросли, *Heterotetracystis* дочерьи не образуют и аплаоспоры, однако ни в родовом, ни в видовых диаграммах они не упоминаются.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Вегетативные клетки до 21 мкм в диам.
 1. Акинеты оранжевого цвета с утолщенной слоистой оболочкой, образующиеся в культурах 2-недельного возраста и старше 1. *H. akinetos*
 2. Акинеты не образуются 2. *H. intermedia*
- II. Вегетативные клетки до 39,2 мкм в диам 3. *H. macrogranulosa*

1. *Heterotetracystis akinetos* Cox et Deason (табл. 96, 11—17).

Cox, Deason, 1968 : 242—244, fig. 8—12; Ettl, Gärtner, 1988c : 275, fig. 216.

Клетки обычно 9,8—12,6, максимум 18,2 мкм в диам. Оболочка до 1,5 мкм толщ. в молодых культурах и до 4,2 мкм — в старых, утолщенная не всегда равномерно, у одиночных клеток иногда окруженная слоем слизи до 4,2 мкм толщ. Хлоропласт массивный, перфорированный, темно-зеленый. Пиреноид неправильной формы, до 4 мкм в диам., занимающий боковое положение и окруженный зернами крахмала. Акинеты оранжевого цвета, со слоистой оболочкой толщиной до 2,8 мкм и более.

Зооспоры разнообразной формы, преимущественно эллипсоидные или яйцевидные, иногда бочонковидные, грушевидные или серповидные, обычно слегка сплюснутые и не всегда симметричные, 7—11,2 мкм дл., 4,2—8,4 мкм шир., срединной стигмой, рассеченным хлоропластом, задним пиреноидом и передним ядром.

Кедровый лес, почва с поляны.

США (штат Теннесси).

H. akinetos отличается от *H. macrogranulosa* меньшей величиной вегетативных клеток, а от *H. intermedia* оранжевыми акинетами, которые появляются в культуре уже 2-недельного возраста. В культурах этого же возраста идет интенсивное вегетативное деление клеток с образованием диад, тетрад и более сложных комплексов.

✓ 2. *Heterotetracystis intermedia* Cox et Deason (табл. 96, 18—20; табл. 97, 1—3, fig. 217).

Cox, Deason, 1968 : 247—248, fig. 17—21; Ettl, Gärtner, 1988c : 279—281, fig. 217.

Клетки обычно до 14—16,8, максимум 21 мкм в диам. Оболочка тонкая, одиночных клеток окруженная слизью, с возрастом культуры утолщающаяся до 4,2 мкм. Хлоропласт массивный. Пиреноид неправильной формы, занимающий боковое положение, до 4,5 мкм в диам., иногда их 2—4. Изредка в клетках по 2 сократительные вакуоли. Акинеты не наблюдались.

Зооспоры эллипсоидные, грушевидные, шаровидные, иногда асимметричные 5,6—12,6 мкм дл., 4,2—8,4 мкм шир., с задней стигмой, массивным листовидным по краю хлоропластом, срединными или задними пиреноидом и ядром.

Кедровый лес, почва с поляны.

США (штат Теннесси).

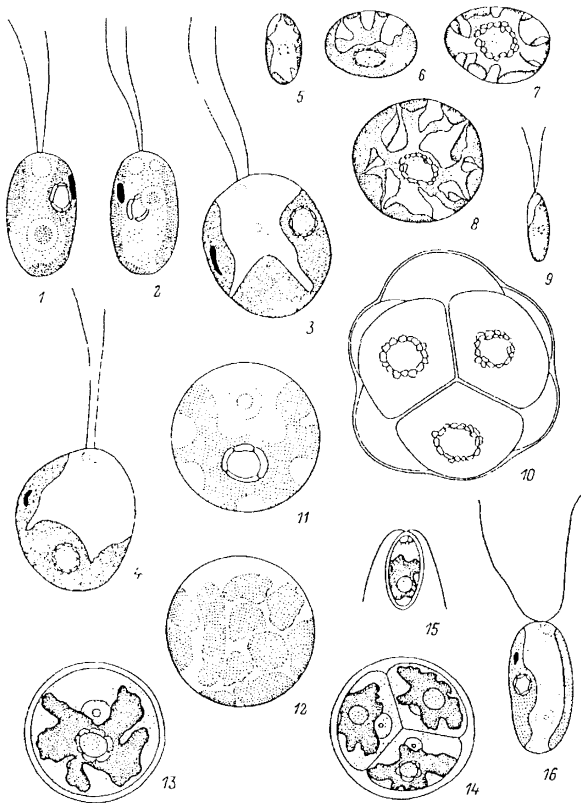


Таблица 97

1—3 — *Heterotetracystis intermedia* Cox et Deason зооспора, 4 — *H. macrogranulosa* Cox et Deason зооспора; 5—10 — *Borodinellopsis texensis* Dykstra: 5—7 — молодые клетки, 8 — зрелая клетка, 9 — зооспора, 10 — комплекс клеток, 11—16 — *Aulophythera vegetata* Cox et Deason: 11, 12 — зрелая клетка (оптическое сечение и вид с поверхности), 13, 14 — одиночная клетка и тетрада клеток, 15, 16 — зооспора (1, 2 — по Etl, Gärtner, 1988c: 3, 4, 11, 12, 16 — по Cox, Deason, 1968: 5—10 — по Андреева и др., 1985, 13—15 — по Bold, Wynne, 1978).

От 2 других видов рода *H. intermedia* отличается отсутствием акинет даже в очень старых культурах и преобладанием диад в культуре 2-недельного возраста.

3. *Heterotetracystis macrogranulosa* Cox et Deason (табл. 97, 4).

Cox, Deason, 1968: 244—247, fig. 13—16.

Клетки обычно 12.6—16.8, максимум 39.2 мкм в диам. Оболочка тонкая, с возрастом культуры утолщающаяся до 5—6 мкм, не всегда равномерно. Хлоропласт

массивный, темно-зеленый. Пиреноид неправильной формы, до 7 мкм в диам, окруженный крахмальными пластинками, слегка эксцентричный. Запасные продукты — многочисленные и крупные зерна крахмала. Акинеты оранжевого цвета со слоистой оболочкой до 11.2 мкм толщ, утолщение не всегда равномерно, иногда однополярное.

Зооспоры узко- или широкоэллипсоидные, иногда грушевидные, бочковидные, шаровидные и асимметричные, 5.6—12.6 мкм дл., 4.8—8.4 мкм шир, красной изогнутой и пластинчатой, передней или срединной стиммой, с появлением рассеченным хлоропластом, срединным или задним пиреноидом и с длинным или передним ядром.

Кедровый лес, почва с поляны
США (штат Теннесси)

От 2 других видов *H. macrogranulosa* отличается большей величиной ветвистых клеток, наличием в хлоропласте крупных и многочисленных зерен крахмала и преобладанием в культуре 2-недельного возраста тетраэдрических комплексов.

Род 5 **BORODINELLOPSIS** Dykstra

Dykstra, 1971: 4—7, Etl, Gärtner, 1988c: 317

Клетки в диадах, тетраэдрических тетрадах и более сложных комплексах обычно состоящих из тетрад, или одиночные. Молодые одиночные клетки эллипсоидные и шаровидные, зрелые — шаровидные, в комплексах обычно угловатые. Оболочка гладкая, утолщающаяся с возрастом культуры, при образовании покоящихся стадий скульптурированная. Хлоропласт 1, центральный, симметричный звездчатый. Пиреноид 1, расположенный в центре хлоропласта. Запасные продукты — крахмал и масло. Ядро 1.

Бесполое размножение путем десмохизиса, зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, с оболочкой; не окружающими после прекращения движения.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Borodinellopsis texensis* Dykstra.

Главная отличительная особенность данного рода, согласно его первоопределению, — центральный звездчатый хлоропласт.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Зооспоры и апланоспоры образуются только одиночными клетками; покоящиеся клетки со скульптурированной оболочкой неизвестны 1. *B. texensis*
2. Зооспоры и апланоспоры образуются как одиночными клетками, так клетками комплексов любой величины (диадами, тетрадами и т. п.); покоящиеся клетки со скульптурированной оболочкой 2. *B. oleifera*

1. *Borodinellopsis texensis* Dykstra (табл. 97, 5—10).

Dykstra, 1971: 6—7, fig. 2—13; Андреева и др., 1985: 16, 18, рис. 4 9—14; Etl, Gärtner, 1988c: 319, fig. 244.

Клетки одиночные, по 2, в тетраэдрических тетрадах и более сложных комплексах, состоящих из тетрад. Одиночные молодые клетки, произошедшие из зооспор, эллипсоидные, быстро приобретающие шаровидную форму, зрелые клетки шаровидные, до 27—30 мкм в диам. Оболочка тонкая, всегда гладкая, утолщающаяся с возрастом культуры. Хлоропласт симметричный, звездчатый, с радиально идущими к поверхности клетки лопалями. Сократительные вакуоли отсутствуют. Старейшие агаровые культуры оранжевого цвета.

Зооспоры и апланоспоры образуются только в одиночных клетках и освобождаются путем разрыва оболочки спорангия. Зооспоры 7 мкм дл., 3.5 мкм шир.

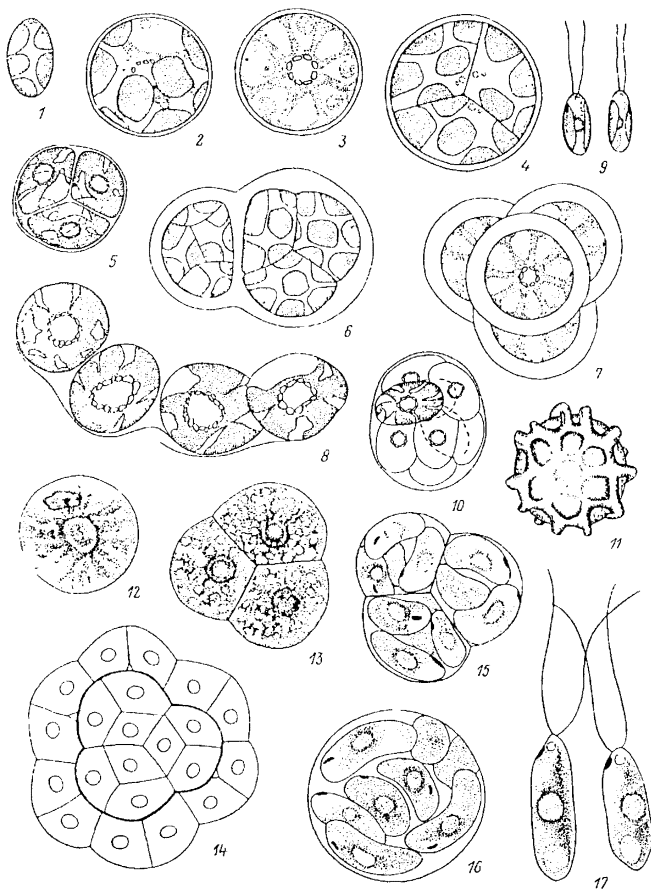


Таблица 98

1—11 — *Borodinellopsis oleifera* Schwarz. 1 — молодая клетка, 2, 3 — зрелая клетка (вид с поверхности и оптическое сечение), 4—7 — комплексы клеток, 8 — распадающаяся тетрада, 9 — зооспоры, 10 — апланоспорангий, 11 — покоящаяся клетка; 12—17 — *Borodinella polysticta* Mill. 12 — зрелая клетка, 13, 14 — комплексы клеток, 15—16 — образование зооспор, 17 — зооспоры (1—4, 6, 7, 9, 11 — по Schwarz, 1979; 5, 8, 10 — по Андреева и др., 1985; 12—17 — по Мюллер, 1927).

со жгутиками, равными длине тела зооспоры или немного превышающие 2 передними сократительными вакуолями, передними стигмой и ядром, дугчатым хлоропластом, содержащим в центре пиреноид.

Почвы

США (штат Техас — о-в Мустаंगा). — Россия (Примор. край — южн. о-в Сихотэ-Алиня). — Украина (Полесье). — Таджикистан (Гиссарский хр., 12 1400 м над ур. м.) (Андреева, Чаплыгина, 1989; Чаплыгина, 1992).

Отличительная особенность данного вида — образование зооспор и апланоспор только одиночными клетками. Клетки комплексов способны лишь к вегетативному делению.

2. *Borodinellopsis oleifera* Schwarz (табл. 98, 1—11).

Schwarz, 1979 : 195—198, fig. 2 a—g; Андреева и др., 1985 : 15 рис. 4 : 1—8; Ettl, Gärtner, 1988c : 319—320, fig. 245.

Клетки одиночные, по 2 или в тетрадах и более сложных комплексах различной величины и формы, имеющих 3 измерения. Одиночные молодые клетки от эллипсоидных до шаровидных, зрелые — шаровидные, до 25—30 мкм в д. Оболочка тонкая, гладкая, с возрастом культуры утолщающаяся до 6 мкм. Лопатки хлоропласта у поверхности клетки превращаются в более или менее округлые пластины. Пиреноид крупный, окруженный многочисленными зернами крахмала. Запасные продукты — крахмал и масло в виде мелких капель, располагающихся между лопастями хлоропласта. Ядро 1. В вегетативных клетках молодых культур по 2 сократительные вакуоли. Покоящиеся клетки в старых культурах со скульптурированной оболочкой, 15—20 мкм в diam. Старые агаровые культуры оранжевого или кирпично-красного цвета.

Зооспоры цилиндрические или эллипсоидные, 8—11 мкм дл., 5—7 мкм ш со жгутиками 10—13 мкм дл., 2 передними сократительными вакуолями, перестигмой, H-образным хлоропластом и пиреноидом. Апланоспоры эллипсоидно-шаровидные.

Почвы.

Югославия (Далмация). — Россия (Лен. и Киров. обл.). — Украина (Полесье). — Туркмения (сев-зап. предгорье Паропамиза) (Андреева и др., 1992; Чаплыгина, 1992, 1996).

От *B. texensis* данный вид отличается тем, что клетки комплексов, так же как и одиночные, способны к образованию зооспор и апланоспор. Кроме того, вегетативные клетки в молодых культурах обычно содержат сократительные вакуоли, а в старых культурах появляются покоящиеся клетки со скульптурированной оболочкой.

Род 6. AXILOSPHAERA Cox et Deason

Cox, Deason, 1968 : 241; Ettl, Gärtner, 1988c : 320—321.

Клетки одиночные, в диадах и тетрадах. Одиночные клетки эллипсоидно-шаровидные, в комплексах угловатые. Хлоропласт 1, центральный, лопатки асимметричный. Пиреноид 1. Ядро 1. Две сократительные вакуоли обычно присутствуют в молодых клетках.

Бесполое размножение путем десмосклизиса, зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, с оболочкой, не округляющейся после прекращения движения, 2 передними сократительными вакуолями.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Axilosphaera vegetata* Cox et Deason.

Монотипный род.

От рода *Borodinellopsis* отличается асимметричным хлоропластом.

1. *Axilosphaera vegetata* Cox et Deason (табл. 97, 11—16).
Cox, Deason, 1968 : 241—242, fig. 1—7; Ettl, Gärtner, 1988c : 321—322, fig. 246.

Одиночные клетки в среднем 15,4, максимум 18,2 мкм в диам. Оболочка молодых клеток тонкая и гладкая, с возрастом клетки утолщающаяся до 1,5 мкм, часто с отслаивающимся наружным тонким слоем; в старых культурах (2—3 мес) с однополярным утолщением до 5,6 мкм. Хлоропласт светло-зеленый. Пиреноид слегка эксцентричный, неправильной формы, в зрелых клетках 3,5—4,5 мкм, окруженный крахмалом. Ядро крупное, обычно заметное в живых клетках. В молодых клетках обычно по 2 периферические сократительные вакуоли.

Зооспоры по 2—16, узкоэллипсоидные, округлые спереди и постепенно суживающиеся сзади, иногда яйцевидные или асимметричные, с одной более изогнутой стороной, 5,6—11,2 мкм дл., 2,8—5,6 мкм шир., со жгутиками, длиннее тела зооспоры примерно в 1,5 раза, с маленькой срединной стигмой, иногда слегка сдвинуты к переднему концу, с пристенным поясковидным рассеченным хлоропластом, крупным срединным пиреноидом и задним ядром; освобождающиеся путем постепенного ослизнения материнской оболочки.

Кедровый лес, почва.
США (штат Теннесси).

Для водоросли характерно отсутствие сложных клеточных комплексов, в ходе вегетативного деления образуются только диады и тетрады. В диагнозе вида отсутствует описание крахмальной оболочки пиреноида, но, если судить по иллюстрациям к виду, она состоит из нескольких, возможно, многочисленных крахмальных зерен.

Семейство 2. CHLOROSARCINACEAE Groover et Bold

Клетки одиночные, по 2, в однослойных, чаще в более или менее правильных кубических пакетах, иногда в тетраэдрических тетрадах и более сложных комплексах неопределенной формы, у отдельных видов иногда в псевдонитчатых агрегатах. Одиночные клетки и пакеты часто окружены слизью. Одиночные клетки шаровидные, в пакетах и комплексах — угловатые. Хлоропласт 1, пристенный, сплошной, рассеченный, у одного рода — сетчатый. Пиреноиды от 1 до нескольких или отсутствуют. Ядра от 1 до многих. Сократительные вакуоли иногда сохраняются в вегетативных клетках.

Бесполое размножение путем десмохизиса, идущего в 2 и 3 взаимно перпендикулярных плоскостях или менее упорядоченно, зооспорами, у некоторых родов и антагоспорами. Зооспоры метаблические, голые или с тонкой оболочкой, обычно округляющиеся после прекращения движения, с 2—4 апикальными жгутиками.

Типовой род: *Chlorosarcina* Gerp.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ

- I. Клетки в тетраэдрических тетрадах и более сложных комплексах, состоящих из тетраэдрических тетрад.
 1. Хлоропласт центральный 1. *Borodinella*
 2. Хлоропласт пристенный.
 - А. Пиреноид отсутствует 2. *Friedmannia*
 - Б. Пиреноид имеется.
 - а. Зооспоры с 2 жгутиками 3. *Pseudotetracystis*
 - б. Зооспоры с 4 жгутиками 4. *Ignatius*
- II. Клеточные комплексы иной формы.
 1. Клетки собраны в кубические (сарциноидные) пакеты, реже в плоские, однослойные пакеты.

- А. Пиреноид отсутствует 5. *Chlorosarcina*
- Б. Пиреноид имеется.
 - а. Пиреноид голый, без крахмальной оболочки, плохо различим 6. *Desmotetras*
 - б. Пиреноид с хорошо выраженной крахмальной оболочкой, отчетливо различим.
 - α. Зооспоры с 4 жгутиками 7. *Planorbulina*
 - β. Зооспоры с 2 жгутиками.
 - * Зооспоры с тонкой оболочкой 8. *Neochlorosarcina*
 - ** Зооспоры без оболочки 10. *Chlorosarcina*
2. Клетки собраны в комплексы неопределенной формы, иногда в однослойной пластинке.
 - А. Хлоропласт сетчатый, заполняющий клетку 9. *Chlorosphaera*
 - Б. Хлоропласт пристенный, несетчатый.
 - а. Зооспоры с 2 жгутиками 11. *Chlorophaera*
 - б. Зооспоры с 4 жгутиками 7. *Planorbulina*

Род 1. BORODINELLA Mill

Миллер, 1927 : 209—221.

Клетки одиночные, в тетраэдрических тетрадах или более сложных многоклеточных комплексах. Одиночные клетки от эллипсоидных до шаровидных, в комплексах угловатые. Хлоропласт 1, центральный, лопасти. Пиреноид окруженный крахмальными зернами и расположенный в центральной части хлоропласта. Ядро 1. Сократительные вакуоли иногда сохраняются в вегетативных клетках.

Бесполое размножение путем десмохизиса, зооспорами и антагоспорами. Зооспоры голые (?), с 2 жгутиками одинаковой длины, 2 передними сократительными вакуолями, Н-образным хлоропластом и пиреноидом, расположенным перемычке хлоропласта.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Borodinella polytetras* Mill.

Монотипный род.

Достаточно жесткая форма зооспор (см. иллюстрации), сохранение ими эллипсоидной формы, наличие эллипсоидных клеток ставят под сомнение определение зооспор в исходном описании как лишенных оболочки. По общему плану строения клеток и клеточных комплексов род *Borodinella* очень похож на род *Borodinellopsis*. Создается впечатление, что эти водоросли одной родовой принадлежности. И место этого рода скорее в сем. *Tetracystidaceae*, чем в сем. *Chlorosarcinaceae*. К сожалению, типовый материал *Borodinella* не сохранился. Не удалось найти и такую водоросль в природе. Поэтому род пока оставлен среди хлоросарциновых.

Borodinella polytetras Mill. (табл. 98, 12—17).

Миллер, 1927 : 209—221, рис. 1—2, табл. 14, рис. 1—20.

Клетки одиночные, в тетраэдрических тетрадах и более сложных комплексах состоящих из тетрад и насчитывающих 16—64—256 и более клеток в числе кратном 4. Молодые одиночные клетки эллипсоидные, зрелые — широкоэллипсоидные и шаровидные, 12—15 мкм в диам. Оболочка тонкая, с возрастом утолщенная, иногда слоистая, в очень старых культурах с буроватым оттенком. Хлоропласт массивный, с радиально идущими от центральной части лопастями, расширяющимися на периферии, часто плотно смыкающимися и поверхности клеток имеющими вид полигональных пластинок. Пиреноид округлый, крупный, окруженный многочисленными мелкими зернами крахмала, расположенный в центральной части хлоропласта. Запасные продукты — мелкие удлиненные зерна крахмала, располагающиеся по радиальным лопастям хлоропласта.

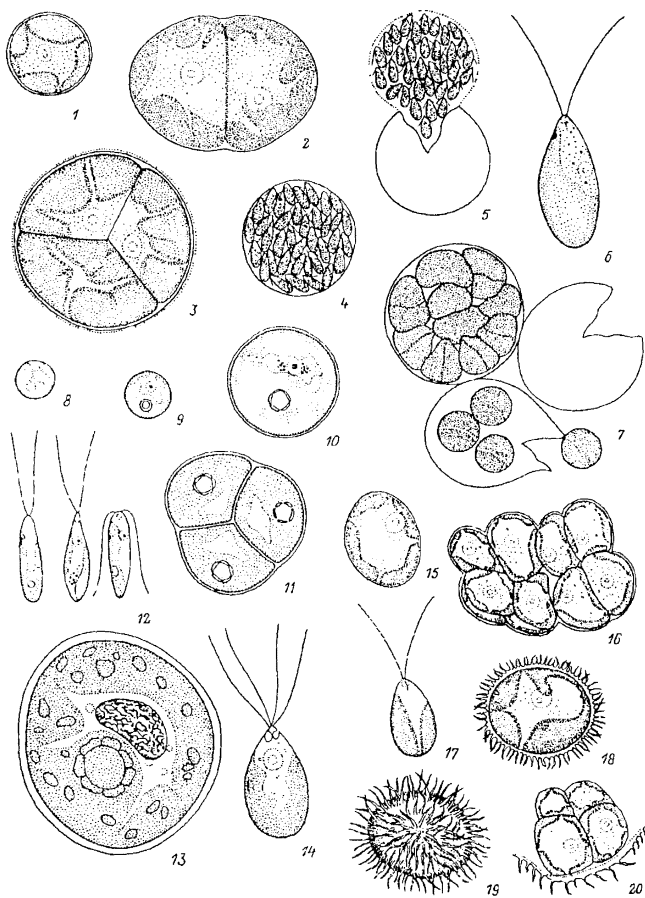


Таблица 99

1-7 — *Friedmannia israeliensis* Chant et Bold 1 — молодая клетка, 2, 3 — клеточные комплексы, 4 — зооспорангий, 5 — освобождение зооспор, 6 — зооспора, 7 — образование и освобождение апланоспор, 8-12 — *Pseudotetracystis terrestris* Agneson, 8, 9 — молодые клетки, 10 — зрелая клетка, 11 — комплекс клеток, 12 — зооспора, 13, 14 — *Iguania tetrazoaria* Chant et Mac Entee, 13 — зрелая (окрашенная) клетка, 14 — зооспора, 15-20 — *Chlorocystis longiramosa* Chant et Bold, 15 — молодая клетка, 16 — пакет клеток, 17 — зооспора, 18, 19 — акинета (оптическое сечение и вид с поверхности), 20 — пакет клеток, образовавшийся из акинет (1-7, 15-20 — по Chantanachat, Bold, 1962, 8-12 — по Watanabe, 1983; 13, 14 — по Bold, Mac Entee, 1974)

иногда (появляющиеся обычно при старении культуры) многочисленные, жемчужные капли масла. Ядро крупное.

Зооспоры по 2-4, реже по 8, вытянутые и слегка сплюснутые с б. 9-13 мкм дл., 4.8-8 мкм шир., со жгутиками, превышающими длину зооспоры в 1.25-1.5 раза, с передней желтовато-красной палочковидной стигмой и Н-образным хлоропластом, срединным пиреноидом и задним ядром.

Почва, загрязненная органическими отбросами.
Россия (г. Иваново).

Род 2. FRIEDMANNIA Chant. et Bold

Chantanachat, Bold, 1962 : 45.

Клетки одиночные, в тетраэдрических тетрадах и более сложных комплексах состоящих из тетраэдрических тетрад. Одиночные клетки шаровидные, в комплексах — угловатые. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид отсутствует.

Размножение путем десмохизиса, зооспорами и апланоспорами, образуемыми путем прогрессивного деления. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, окружающиеся после прекращения движения.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Friedmannia israeliensis* Chant. et Bold

Моноотинный род.

От водорослей, образующих в ходе вегетативного деления тетраэдрические тетрады и более сложные комплексы, данный род отличается отсутствием пиреноидов.

Friedmannia israeliensis Chant. et Bold (табл. 99, 1-7).

Chantanachat, Bold, 1962 : 45-48, fig. 62-72, 129-136.

Одиночные клетки до 12-18 мкм в диам.

Зооспоры многочисленные, янцевидные, с заостренным передним концом 5-8 мкм дл., 3-5 мкм шир., со жгутиками, равными длине тела зооспоры, 2 передними сократительными вакуолями, крошечной передней стигмой, пристенным хлоропластом, срединным или немного сдвинутым к заднему концу ядра освобождающимися в слизистом пузыре. Апланоспоры по 8-16.

Пустыня, почва

Израиль

Молодые культуры размножаются преимущественно путем вегетативного деления и последующего расхождения клеток из образовавшихся комплексов. Образование зооспор начинается в культурах в возрасте от 6 недель и старше. Период подвижности меньше получаса. Апланоспоры могут задерживаться в материнской клетке, растягивая ее оболочку.

Род 3. PSEUDOTETRACYSTIS Agneson

Agneson, 1973 : 11.

Клетки одиночные, в диадах, плоских или тетраэдрических тетрадах, часто соединенных в неправильные комплексы. Одиночные клетки шаровидные, в комплексах — угловатые. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид обычно 1, отчетливый.

Бесполое размножение путем десмохизиса и зооспорами. Зооспоры голые округляющиеся после прекращения движения, с 2 жгутиками одинаковой длины. Половой процесс — изогамия.

Тип рода: *Pseudotetracystis terrestris* Agneson.

Моноотинный род.

От остальных родов хлоросарциновых водорослей отличается следующим комплексом признаков: образованием в ходе вегетативного деления клеточных комплексов, в основе которых, как правило, лежит тетраэдрическая тетрада, и

вегетативными клетками с пристенным хлоропластом и пиреноидом. Сведения об апланоспорах и количестве ядер в вегетативных клетках отсутствуют.

Pseudotetracystis terrestris Arneson (табл. 99, 8—12).
Arneson, 1973 : 11, fig. 1—12; Watanabe, 1983 : 255—257, fig. 18, 49—52. — *Neochloris fusispora* Arce et Bold, 1958 : 500, fig. 62—70, 96.

Клетки до 16—23 мкм в диам. Оболочка с возрастом культуры утолщается незначительно, иногда до 2.5 мкм. Хлоропласт в молодых клетках чашевидный, светло-зеленый, в стареющих культурах темно-оранжевый. Пиреноид около 4 мкм в диам., окруженный многочисленными мелкими зернами крахмала. Цитоплазматические вакуоли иногда многочисленные.

Зооспоры полиморфные, с округлым задним и заостренным передним или с обоими постепенно суживающимися концами, 8—22.5 мкм дл., 2.5—4 мкм шир., со жгутиками длиной около 14.5 мкм, 2 передними сократительными вакуолями, передними стигмой и ядром, пристенным хлоропластом, расположенным в задней части и выступающим около 3/4 клетки, и пиреноидом. Гаметы неотличимы от зооспор. Зигота, минуя стадию покоя, развивается в вегетативную клетку.

Сухая поверхность почвы.

США (штат Техас).

Примечательной особенностью водоросли является способность подвижных клеток функционировать как гаметы и как зооспоры. Образуются они путем деления клеток тетраэдрического комплекса после переноса водоросли на свежую агаровую среду с большим количеством азота и добавкой витаминов. Гаметы появляются в изобилии после 12-часового темного периода и следующего за ним освещения, в течение 30 мин. Они сохраняют подвижность около 2—3 час, плаывая обычно в изонупном состоянии. При слиянии гаметы вначале соединяются передними концами, затем наступает латеральная плазмагамия. Зиготы можно узнать по наличию 4 жгутиков. Поскольку место мейоза не установлено, было высказано предположение, что вегетативные клетки могут быть и диплоидными, и гаплоидными.

S. Watanabe (1983), который изучал типовую культуру данного вида и установил его тождество с *Neochloris fusispora*, ни у своих культур, ни у типового штамма *N. fusispora* половой процесс не обнаружил.

Род 4. IGNATIUS Bold et Mac Entee

Bold, Mac Entee, 1974 : 191—193.

Клетки одиночные, в тетраэдрических тетрадах и октадах. Одиночные клетки шаровидные или мешковидно-яйцевидные. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноиды от 1 до нескольких, окруженные многочисленными крахмальными зернами. Ядро 1.

Размножение путем десмосхизиса, зооспорами и апланоспорами. Зооспоры с 4 жгутиками и 4 сократительными вакуолями, голые, округляющиеся после прекращения движения.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Ignatius tetrasporus* Bold et Mac Entee.

Моноотный род.

По наличию голых зооспор с 4 жгутиками сходен с родом *Planophila*. Существенное различие между этими родами — разная форма клеточных комплексов, возникающих в ходе вегетативного деления. У *Planophila* они плоские или кубические.

Ignatius tetrasporus Bold et Mac Entee (табл. 99, 13—14).

Bold, Mac Entee, 1974 : 191—193, fig. 3—4, 11—16.

Клетки от шаровидных до яйцевидных и мешковидных, 20—40 мкм дл. и 12—25 мкм шир. Оболочка тонкая, иногда в стареющих культурах с однополяр-

ным утолщением. Хлоропласт перфорированный, в молодых клетках занимают лишь пристенное положение, в зрелых — мясистый и заполняющий почти полость клетки. Крупное ядро расположено в центре клетки.

Зооспоры от 4—8, образующихся при делении шаровидных клеток, до многочисленных, возникающих из мешковидных клеток, метаболические, с передним заостренным и задним округлым концами, 12—16 мкм дл., 4—6 мкм шир. хрупчатой передней стигмой, пристенным хлоропластом и срединно-передним ядром. Апланоспоры шаровидные.

Почва в сосновом лесу.

США (штат Пенсильвания).

Форма вегетативных клеток *Ignatius tetrasporus* определяется их возрастом и возрастом культур. Шаровидная форма больше присуща молодым клеткам молодых культур, мешковидная более типична для клеток зрелого возраста и более старых культур. Вегетативное деление может происходить как в молодых шаровидных, так и в более зрелых мешковидных клетках. Зооспоры образуются в одиночных клетках и клетках комплексов.

Род 5. CHLOROSARCINA Gern.

Gerneck, 1907 : 226—227; Vischer, 1933 : 15; Deason, 1959 : 576.

Клетки одиночные, в кубических пакетах, реже в больших неправильных скоплениях или псевдонитчатых агрегатах, свободноживущих или прикрепленных к субстрату. Одиночные клетки шаровидные, иногда эллипсоидные, клетки пакетов — угловатые. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид отсутствует. Запасные продукты — крахмал и масло. Ядро 1. Акинеты, окруженные утолщенной шиповатой оболочкой, известны у 2 видов.

Бесполое размножение путем десмосхизиса, идущего в 3 взаимно перпендикулярных плоскостях, и зооспорами, возникающими в результате последовательного деления. Зооспоры голые, округляющиеся после прекращения движения, с 2 жгутиками одинаковой длины.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Chlorosarcina elegans* Gern.

От остальных родов хлоросарциновых водорослей с кубическими, или сарциновидными, пакетами отличается отсутствием пиреноида.

Два вида, *Ch. brevispinosa* и *Ch. longispinosa*, по мнению авторов (Chantanachat, Во 1962), могут рассматриваться как выходящие за пределы рода *Chlorosarcina*, так как они иногда образуют в ходе вегетативного деления клеточные пакеты с кубическими псевдонитчатые скопления и содержат фрагментированный хлоропласт, состоящий из 2 и более частей, которые можно считать отдельными хлоропластами. По всем остальным признакам оба вида хорошо согласуются с основными характеристиками рода *Chlorosarcina* и поэтому отнесены пока к данному роду.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Хлоропласт сплошной.
1. Клетки 6—27 мкм в диам. 1. *Ch. elegans*
 2. Клетки 5—6.6 мкм в диам. 2. *Ch. rivularis*
- II. Хлоропласт состоит из 2 или нескольких сегментов.
1. Клетки до 12 мкм в диам. 3. *Ch. longispinosa*
 2. Клетки до 25 мкм в диам. 4. *Ch. brevispinosa*

1. *Chlorosarcina elegans* Gern.

Gerneck, 1907 : 226—227

Клетки одиночные или в правильных небольших пакетах, имеющих 3 измерения. Одиночные клетки шаровидные или эллипсоидные, от 6 мкм в диам. д

27 мкм дл. и 23 мкм шир. Оболочка тонкая. Хлоропласт полный, шаровидный. Запасный продукт — крахмал.

Зооспоры многочисленные, мелкие. Лужа в холмистой местности.

Германия (окрестн. г. Геттингена).

В связи с быстрым гибелью водоросли автору данного вида не удалось провести тщательное изучение и составить исчерпывающую характеристику вида.

Ch. elegans отличается от *Ch. rivularis* большей величиной вегетативных клеток, а от *Ch. longispinosa* сплюснутыми хлоропластами и отсутствием псевдонитчатых клеточных скопления и шиловатых акинет.

2. *Chlorosarcina rivularis* Pankow et Moller

Pankow, Moller, 1976 : 345, fig. 1—2.

Клетки одиночные, в небольших правильных кубических пакетах или в больших скоплениях неправильной формы, прикрепленных к субстрату. Клетки почти шаровидные или угловатые вследствие взаимного сдавливания, 5—6.6 мкм в diam. Хлоропласт чашевидный.

Обрастание камней в реке, чернозем.

Германия (г. Потсдам, р. Демниц) — Россия (Оренбург. обл.) (Андреева и др., 1983).

Вид описан по природному материалу, без изучения жизненного цикла в культуре. Этим и объясняется его непохожесть по сравнению с другими видами характеристика.

От *Ch. elegans* отличается меньшей величиной вегетативных клеток, от 2 других видов — отсутствием шиловатых акинет.

3. *Chlorosarcina longispinosa* Chant et Bold (табл. 99, 16—20).

Chantanachat, Bold, 1962 : 42—43, fig. 54—61, 122—128.

Клетки одиночные или в кубических пакетах, иногда в псевдонитчатых агрегатах. Шаровидные одиночные клетки до 12 мкм в diam. Оболочка тонкая, с возрастом заметно не утолщающаяся. Хлоропласт чашевидный, состоящий из нескольких, обычно 4 сегментов. Акинеты с утолщенной оболочкой, снабженной шипами до 9 мкм дл.

Зооспоры яйцевидные или слегка заостренные с обоих концов, 8—10 мкм дл., 3—5 мкм шир., с 2 передними сократительными вакуолями, пристенным хлоропластом и передним ядром, без стигмы; освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки.

Почва.

США (штат Аризона).

Псевдонитчатые агрегаты у водоросли, согласно первоописанию, возникают только после того, как она пробудет в течение 1 недели при температуре –8 °С, а затем будет перенесена в свежую среду Бристоль. При обычной температуре в культуре встречаются лишь одиночные клетки и кубические пакеты. Акинеты при прорастании могут претерпевать вегетативное деление и давать начало 4-клеточным пакетам, которые освобождаются, разрывая шиловатую оболочку, образовывать апланоспоры и, вероятно, зооспоры. Старые культуры этой водоросли могут приобретать оранжевый оттенок.

Отличительные черты данного вида: состоящий из нескольких сегментов хлоропласт и способность образовывать псевдонитчатые агрегаты.

4. *Chlorosarcina brevispinosa* Chant et Bold (табл. 100, 1—5).

Chantanachat, Bold, 1962 : 40—42, fig. 47—53, 113—121.

Клетки одиночные или в псевдонитчатых агрегатах, иногда в кубических пакетах. Одиночные клетки шаровидные, от 4—7 до 25 мкм в diam. Оболочка с возрастом заметно не утолщается. Хлоропласт чашевидный, двудольчатый.

Акинеты 30—35 мкм в diam., с утолщенной до 3—4 мкм оболочкой и шипами выростами длиной до 4 мкм, содержащие большое количество масла.

Зооспоры и апланоспоры образуются путем последовательного деления. Зооспоры обычно по 4—8, яйцевидные, 6—11 мкм дл., 3—5 мкм шир., со жгутиками равными длине тела зооспоры, 2 передними сократительными вакуолями, пристенным хлоропластом и передним ядром, без стигмы; освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки.

Почва пустыни.

США (штат Юта).

Согласно первоописанию, 2-недельные культуры *Ch. brevispinosa* состоят преимущественно из одиночных клеток, хотя возможно и присутствие в них псевдонитчатых скоплений. С возрастом культуры последние распадаются на отдельные клетки, одновременно увеличивается число шиловатых акинет. Обильному образованию акинет способствует содержание водоросли в темноте. Акинеты прорываются с образованием апланоспор, напоминающих остановившиеся зооспоры, которые освобождаются путем разрыва шиловатой оболочки. Старые культуры приобретают оранжевую окраску.

Типичные для рода кубические пакеты клеток образуются у этой водоросли только после недельного выдерживания ее при температуре –8 °С и последующего переноса в свежую среду Бристоль. В культурах, растущих при температуре 22—25 °С, пакеты отсутствуют. Эта особенность отличает данный вид от других видов рода. Кроме того, *Ch. brevispinosa* имеет хлоропласт, разделенный 2 частями, и шиловатые акинеты с более короткими, чем у *Ch. longispinosa*, шипами.

Род 6. DESMOTETRA Deason et Floyd

Deason, Floyd, 1987 : 194.

Клетки одиночные или в пакетах разной плотности, имеющих 3 измерения, окруженных слизью. Одиночные клетки шаровидные, в пакетах — угловатые. Оболочка окружена слоем слизи, иногда достигающим значительной толщины. Хлоропласт 1, пристенный, чашевидный. Пиреноиды от 1 до нескольких, лишены крахмальной обертки. Запасные продукты — крахмал и масло, накапливающиеся при старении культуры. Сократительные вакуоли, иногда и стигма сохраняются в вегетативных клетках. Ядро 1.

Бесполое размножение путем десмосклизиса и зооспорами, образующимися в результате последовательного деления. Зооспоры голые, округляющиеся после прекращения движения, с 2 жгутиками одинаковой длины.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Desmotetra stigmatica* (Deason) Deason et Floyd.

Монотипный род.

От остальных родов хлоросарциновых водорослей отличается голыми, лишены крахмальной обертки пиреноидами.

Desmotetra stigmatica (Deason) Deason et Floyd (табл. 100, 6—16).

Deason, Floyd, 1987 : 194, fig. 1—2, 4—12. — *Chlorosarcina stigmatica* Deason, 1959 : 576—578, fig. 19—30, 38.

Клетки до 12 мкм в diam.

Зооспоры по 4, мегабаличные, преимущественно веретеновидные, 7—10 мкм дл., 2.5—4 мкм шир., с 2 передними сократительными вакуолями, передней слегка выпуклой стигмой, пристенным хлоропластом и передним ядром; освобождающиеся в слизистом пузыре в результате разрыва или ослиzenia материнской оболочки.

Почва.

США (штат Алабама). — Россия (Примор. край — южн. отроги Сихотэ-Алиня) (Андреева, Чаплыгина, 1989).

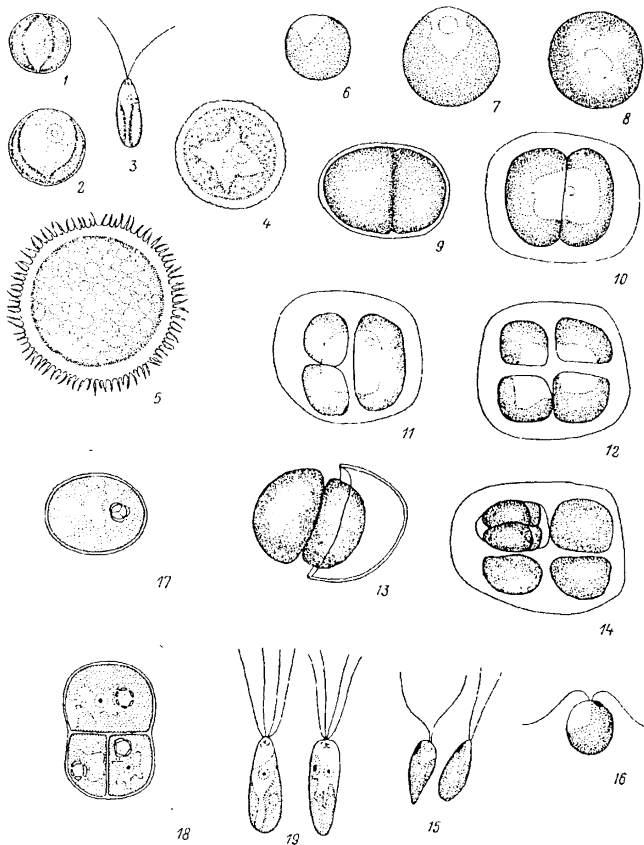


Таблица 100

1—5 — *Chlorocapsa brevispinosa* Chant et Bold 1, 2 — одиночные клетки, 3 — зооспора, 4 — начало превращения клетки в актинету, 5 — актинета, 6—16 — *Desmotetra stigmatica* (Deason) Deason et Floyd 6 — молодая клетка со стигмой, 7, 8 — зрелые клетки, 9—12 — пакеты клеток, 13 — апланоспора, 14 — образование зооспор, 15 — зооспоры (активное движение), 16 — округлившаяся зооспора (перед остановкой), 17—19 — *Planophila terrestris* Groover et Hofstetter 17 — зрелая клетка, 18 — пакет из 3 клеток, 19 — зооспоры (1—3 — по Chantachant, Bold, 1962, 6—16 — по Deason, 1959, 17—19 — по Watanabe, 1983)

Для водоросли наиболее характерной формой существования являются пакеты, хотя в культурах встречаются и одиночные клетки. Слизь, окружающая пакеты и одиночные клетки, лучше всего развивается в средах с почвенной вытяжкой и более четко видна после подкрашивания метиленовой синькой.

Согласно Т. R. Deason и J. Floyd, клеточная оболочка *D. stigmatica* состоит из внутреннего целлюлозного и наружного пектинового слоев. Наружный слой ослизняясь, иногда достигает большой толщины. Образование зооспор стимулируется переносом водоросли в свежую среду. Они появляются утром следующего дня после включения освещения. Период подвижности зооспор около 1 ч.

Род 7. **PLANOPHILA** Gern

Gerneck, 1907 : 227—229; Wille, 1911 : 30. — *Chlorotetras* Gerneck 1907 : 229—230.

Клетки одиночные или в небольших, по 2—8, плоских или кубических пакетах изредка в коротких нитевидных скоплениях. Одиночные клетки шаровидно-неправильно-шаровидные или эллипсоидные, иногда асимметричные. Оболочка с слизи или окружена слизью. Хлоропласт 1, пристенный, выстилающий половину или всю клетку. Пиреноиды по 1—2. Запасные продукты — крахмал, масло. Ядро 1, иногда заметное без окрашивания. Актинеты с утолщенной оболочкой, запасающие крахмалом и маслом, окрашенным в красноватый цвет.

Размножение путем десмохизиса, зооспорами и апланоспорами. Зооспоры 4 жгутиками, принимающие шаровидную форму после прекращения движения.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Planophila laetevirens* Gern.

От рода *Ignatius* род *Planophila* отличается иным типом клеточных скоплений образующихся в результате десмохизиса, от остальных родов хлоросарциновидных водорослей — 4-жгутиковыми зооспорами. Для *P. bipyrenoidosa* и *P. terrestris* оригинальных диагнозах наряду с зооспорами указываются и апланоспоры. В описаниях *P. laetevirens* и *P. asymmetrica* о последних никаких сведений не приводится. Можно предположить, что они, как и большинство зооспорообразующих водорослей, продуцируют и апланоспоры, но это нуждается в подтверждении.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- I. Клетки и пакеты клеток окружены слизью 1. *P. terrestris*
- II. Клетки и пакеты клеток лишены слизи.
 1. Клетки обычно до 6—8 мкм в диам., с 2 пиреноидами 2. *P. bipyrenoidosa*
 2. Клетки больших размеров, обычно с 1 пиреноидом (с 2 пиреноидами лишь в начале клеточного деления).
 - A. Клетки обычно одиночные, пакеты непрочные, быстро распадающиеся, зооспоры образуются легко и интенсивно 3. *P. laetevirens*
 - B. Клетки часто в пакетах по 4, зооспоры образуются реже и в меньшем количестве 4. *P. asymmetrica*

1. *Planophila terrestris* Groover et Hofstetter (табл. 100, 17—19, табл. 101 19—22).

Groover, Hofstetter, 1969 : 75, fig. 1—16; Watanabe, 1983 : 251—253 fig. 16, 45. — *Planophila communis* Watanabe, 1978b : 61, fig. 1—13.

Клетки одиночные, в плоских или кубических пакетах по 2—8, шаровидные, до 23 мкм дл. и 21 мкм шир. Оболочка со слизью; слизь окружает клетки и пакеты тонким и ровным слоем или имеет *Hormotila*-подобное строение. Хлоропласт чашевидный или мантиевидный. Пиреноид рельефный, обычно 1, изредка 2, с крахмальной оберткой из 2 или нескольких зерен. Вакуоли иногда имеются в молодых клетках иногда видны также 2 сократительные вакуоли и стигма.

Зооспоры удлинённые, с передним несколько заостренным или обоими округлыми концами, 7—18 мкм дл., 3.5—8 мкм шир., с 2 передними сократительными

вакуолями, передней или срединной стигмой, пристенным неправильно-лопастным хлоропластом, содержащим в задней части несчетливый пиреноид. Апланоспоры известны

Почвы

США (штат Теннесси). — Россия (Оренбург. обл.) (Андреева и др., 1983). — Япония (префектура Киото) (Watanabe, 1978b).

Как подчеркивал S. Watanabe (1978b), молодые вегетативные клетки, ведущие свое начало от зооспор и апланоспор, — одиночные и шаровидные. По мере роста они могут приобретать эллипсоидную, иногда мешковидную формы и делиться вегетативно с образованием 2 дочерних клеток, остающихся тесно связанными с оболочкой материнской клетки. Дочерние клетки, в свою очередь, могут поделить пополам в плоскости, перпендикулярной плоскости первого деления. В результате образуется 4-клеточный пакет, клетки которого лежат в одной плоскости, но иногда возникают и кубические пакеты. Пакеты могут распадаться частично или полностью с образованием диад и одиночных клеток. Клетки, составляющие пакеты, достигают 14—18 мкм в диам. С ростом клетки увеличивается и хлоропласт, в зрелых клетках он может полностью выстилать клетку.

Перенос водоросли из активно растущей культуры, которая хранилась всю ночь в темноте, в каплю воды и свежую жидкую среду стимулирует образование зооспор.

Слизь, окружающая одиночные клетки и пакеты, и величина зооспор отличают *P. terrestris* от остальных видов данного рода.

2 *Planophila bipyrenoidosa* Reitsgl (табл. 101, 1—10).

Reitsgl, 1964 : 477—478, fig. 33.

Клетки одиночные или соединенные по 4 в одной плоскости, иногда в коротких «нитях», шаровидные, 6—8 мкм в диам. Оболочка тонкая, без слизи. Хлоропласт желтовато-зеленый, бокалообразный, с толстым основанием и лопастями по краю небольшого отверстия, разделенными широкими выемками или узкими щелями. Пиреноиды обычно по 2, иногда 1 или 3, расположенные в углублении хлоропласта и окруженные крахмальными скорлупками. Одна крупная вакуоль часто присутствует в клетке.

Зооспоры и апланоспоры по 2—4. Зооспоры грушевидные, 6,5 мкм дл. и 4,2 мкм шир., со жгутиками, на 1/3 превышающими длину тела зооспоры, со срединной стигмой, задним хлоропластом и пиреноидом.

Известковая почва

Австрия (Эццальские Альпы, 3898 м над ур. м.).

Н. Reitsgl, описывая этот вид (1964), не упомянул о вегетативном делении клеток у водорослей. Однако поскольку он отнес его к роду *Planophila*, то ему, как и остальным видам, вероятно, присуще вегетативное деление. Четырехклеточные скопления определены Н. Reitsgl как автоспоры, но, может быть, и их короткие нитевидные образования следует рассматривать как результат десмосхизиса. Однако все эти предположения требуют проверки.

От остальных видов рода *P. bipyrenoidosa* отличается меньшими размерами вегетативных клеток и наличием, как правило, 2 пиреноидов.

3 *Planophila laetivirens* Gern. (табл. 101, 11—13).

Gerneck, 1907 : 227—229, tab. 11, fig. 4—6.

Клетки преимущественно одиночные, иногда в пакетах, шаровидные или неправильно-шаровидные, до 10,5 мкм, изредка до 18 мкм в диам. Оболочка без слизи, тонкая, утолщающаяся с возрастом культуры. Хлоропласт чашевидный, выстилающий примерно половину клетки, в молодых клетках светло-зеленый, в старых — темно-зеленый. Запасный продукт — крахмал, в старых культурах образующийся в большом количестве. Часто присутствуют 1—2 вакуоли.

Зооспоры по 4—8, образующиеся путем последовательного деления, слегка вытянутые или почти шаровидные, до 6 мкм в диам., со жгутиками длиной

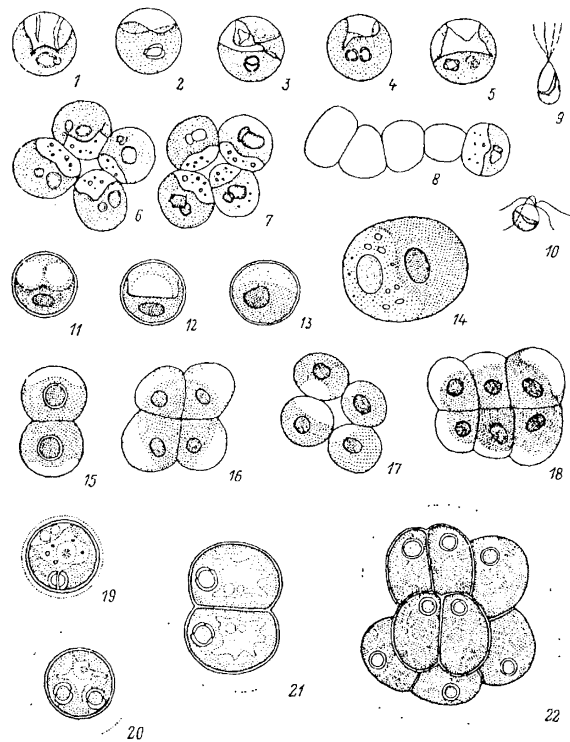


Таблица 101

1—10 — *Planophila bipyrenoidosa* Reitsgl 1, 2 — клетки с 1 пиреноидом, 3—5 — клетки с 2—3 пиреноидами, 6, 7 — комплекс клеток, 8 — цепочка клеток, 9 — зооспора при движении, 10 — остающаяся зооспора, 11—13 — *P. laetivirens* Gern. 11, 12 — зрелые клетки, 13 — клетка из старой культуры, 14—18 — *P. asymmetrica* (Gern.) Wille 14 — одиночная клетка, 15—18 — пакеты клеток; 19—22 — *P. terrestris* Gloeget et Hofmeister 19 — зрелая клетка, 20 — делящаяся клетка, 21, 22 — пакеты клеток (1—10 — по Reitsgl, 1964, 11—18 — по Gerneck, 1907; 19—22 — по Watanabe, 1978b)

7,5 мкм, с передней стигмой, задним чашевидным хлоропластом и 1 пиреноидом, освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки

В культуре протонемы мхов, почве.

Германия (окрестн. г. Геттингена). — Украина (Полесье) (Андреева и др., 1985).

Согласно первоописанию (Gerneck, 1907), размер клеток, толщина клеточной оболочки и окраска водоросли зависят от питательной среды и условий культуры. Указав в описании максимальный размер клеток, равный 10,5 мкм, Н. Gerneck отметил, что в 0,5%-м растворе Бейеринка клетки могут достигать в диаметре 18 мкм и иметь более толстую и грубую оболочку. Окраска культуры может быть

желтого- или темно-зеленой. *P. laetevirens* легко и быстро образует зооспоры. Интенсивное образование зооспор стимулируется переносом клеток с агара в дождевую воду. Вегетативное размножение по сравнению с зооспорообразованием отстает на второй план. Обычно материнская клетка делится пополам, и дочерние клетки быстро расходятся, так что, как правило, не удается проследить, происходит ли деление в 1 или 2 плоскостях. Деление начинается с удвоения пиреноида.

Преимущественное размножение зооспорами с хорошо различимой стигмой и более правильная форма вегетативных клеток отличает этот вид от наиболее близкого к нему вида *P. asymmetrica*.

4. *Planophila asymmetrica* (Gern.) Wille (табл. 101, 14—18).

Wille, 1911 : 30, fig. 12 G—K. — *Chlorotetras asymmetrica* Gerneck, 1907 : 229—230, tab. 11, fig. 7—15.

Клетки одиночные или в пакетах преимущественно по 4, лежащие в одной плоскости, обычно асимметричные, неправильно-шаровидные и слегка раздутые, до 14,5 мкм в диам. Оболочка без слизи, утолщающаяся с возрастом культуры, не всегда равномерно. Хлоропласт чашевидный, выстилающий примерно половину клетки. Пиреноид резко очерченный, окруженный крахмалом. Запасные продукты — крахмал и масло, в старых культурах образующиеся в большом количестве и окрашенные в красноватый цвет. Ядро иногда видно без окрашивания.

Зооспоры по 4—6, яйцевидные до почти шаровидных, 7,5 мкм дл. и до 6 мкм шир., со жгутиками, немного длиннее тела зооспоры, пристенным задним хлоропластом и пиреноидом, стигма не видна.

Эллипсовая яма.

Германия (окрестн. г. Гелтингена)

Согласно исходному описанию (Gerneck, 1907), размножение путем вегетативного деления и последующей диссоциации пакетов весьма обычно для *P. asymmetrica*. Это деление идет, как правило, в 2 взаимно перпендикулярных плоскостях. В молодых культурах оно следует практически непрерывно и на поверхности линдон среды быстро возникает тонкая пленка, состоящая из расположенных в одной плоскости окружных клеток. Однако вскоре пленка разрывается, частями опускается на дно, и тогда в культуре встречаются в основном пакеты из 4 клеток, которые затем также распадаются.

Образование зооспор автору вида удавалось наблюдать лишь после переноса водоросли в висющую каплю дождевой или дистиллированной воды. Обычно образуется по 4, реже по 6 зооспор, которые подвижны в течение очень короткого промежутка времени.

Отличительные особенности *P. asymmetrica*: асимметричная форма клетки, накопление клетками в стареющих культурах большого количества красноватого масла, преобладающий способ размножения посредством диссоциации клеточных скоплений, образованных в ходе вегетативного деления. По перечисленным признакам водоросль хорошо отличается от *P. laetevirens*, от *P. terrestris* она отличается отсутствием слизи, а от *P. bipyrenoidosa* — наличием обычно 1 пиреноида и более крупными клетками.

Род 8. NEOCHLOROSARCINA Watanabe

Watanabe, 1983 : 250—251. — *Chlorosarcinopsis* Herndon, 1958a : 298, рг. р.

Клетки одиночные, в правильных однослойных или кубических пакетах, окруженных слизью или без нее, у одного вида в старых культурах собраны в *Hormotila*-подобные образования. Одиночные клетки шаровидные, иногда эллипсоидные. Оболочка всегда тонкая или утолщающаяся с возрастом, без слизи, или окружена слизью, иногда в виде выроста на одном полюсе (в старых культурах). Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид отчетливый, 1, редко 2, с крахмальной

оберткой. Запасные продукты — крахмал и масло. Ядро 1. Две сократительные вакуоли иногда видны в вегетативных клетках.

Бесполое размножение путем десмосклизиса, идущего в 2 или 3 взаимно перпендикулярных плоскостях, и зооспорами, образующимися путем последовательного деления. Зооспоры с тонкой оболочкой, 2 жгутиками одинаковой дл. и 2 передними сократительными вакуолями.

Половой процесс, если имеется, — изогамия.

Тип рода: *Neochlorosarcina minuta* (Groover et Bold) Watanabe

Род известен только из культур. Большинство составляющих его видов первоначально были описаны как представители рода *Chlorosarcinopsis*. Позднейшими исследованиями (Watanabe, 1983) было обнаружено, что их зооспоры имеют тонкую оболочку, которая возникает в период формирования зооспор. Зооспоры *Neochlorosarcina* после прекращения движения окружаются внутри оболочки, которая сохраняет первоначальную форму. Этой особенностью род *Neochlorosarcina* и отличается от очень похожего на него по строению пакетов и вегетативных клеток рода *Chlorosarcinopsis*, объединяющего водоросли с толстыми зооспорами.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

- | | |
|---|---------------------------|
| I. Клетки в старых агаровых культурах собраны в <i>Hormotila</i> -подобные группы | 1 <i>N. pseudominor</i> |
| II. Клетки не образуют <i>Hormotila</i> -подобных групп | |
| 1. Пакеты клеток окружены слизью | |
| А. Пакеты многоклеточные; зооспоры 10 мкм дл. и более | 2 <i>N. minor</i> |
| Б. Пакеты небольшие, обычно содержащие по 2—16 клеток, зооспоры 8 мкм дл. | |
| а. Одиночные клетки эллипсоидные и шаровидные | 3 <i>N. deficiens</i> |
| б. Одиночные клетки шаровидные | |
| α. Клетки до 8 мкм в диам. | 4. <i>N. minima</i> |
| β. Клетки до 12 мкм в диам. | 5 <i>N. sempervirens</i> |
| 2. Пакеты клеток без слизи | |
| А. Одиночные клетки эллипсоидные и шаровидные | 3. <i>N. deficiens</i> |
| Б. Одиночные клетки шаровидные | |
| а. Клетки без индивидуальной оболочки | 6. <i>N. auxotrophus</i> |
| б. Клетки в старых культурах с индивидуальной оболочкой или с тонкой, четко очерченной слизью | 7. <i>N. negevenii</i> |
| α. Средний размер вегетативных клеток $8,27 \pm 1,49$ мкм | 7а. f. <i>negevenii</i> |
| β. Средний размер вегетативных клеток $8,67 \pm 1,05$ мкм | 7б. f. <i>ferrugineus</i> |

1. *Neochlorosarcina pseudominor* (Groover et Bold) Watanabe (табл. 102, 1—4) Watanabe, 1983 : 251. — *Chlorosarcinopsis pseudominor* Groover et Bold 1969 : 29—31, fig. 17—20, 94—101, 159 : 15—18.

Пакеты большие, из 8—32 клеток, кубические, прочные, в агаровых культурах 6-месячного возраста преобразующиеся в *Hormotila*-подобные колонии. Одиночные клетки шаровидные, 4—10,4 мкм в диам. Оболочка тонкая, с возрастом культуры заметно не утолщающаяся; в старых агаровых культурах с однополярным слизистым выростом. Хлоропласт чашевидный. Пиреноид обычно 1, иногда 2. Старые культуры зеленого или желто-зеленого цвета.

Зооспоры по 4—8, удлиненные или яйцевидные, 4—12 мкм дл., 2—6 мкм шир., с передней, иногда срединной стигмой, пристенным хлоропластом, пиреноидом и задним ядром; освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва

США (штат Техас).

Огличительная особенность данного вида — появление в старых агаровых культурах на оболочке клеток однополярных слизистых выростов, которые приводят к образованию *Hormotila*-подобных колоний.

2. *Neochlorosarcina minor* (Germ.) V. Andr. comb. nov. (табл. 102, 5—16).
Chlorosarcina minor Gerneck, 1907 : 224—226, tab. 11, fig. 1—3.

Пакеты многоклеточные, правильно-трехмерные, с возрастом культуры покрывающиеся обильно развитой слизью. Одноточные клетки шаровидные, 7,5—9 мкм в диам. Оболочка тонкая, у зрелых клеток со слоем слизи. Хлоропласт полый, шаровидный, с отверстием или без него, нежный. Пиреноид 1. Запасные продукты — крахмал в большом количестве и желто-красное масло. Старые культуры оранжево-красного цвета.

Зооспоры по 2—4, 2 типов: удлиненно-эллипсоидные, спереди заостренные, сзади округлые, до 10,5 мкм дл., 3—4,5 мкм шир., со жгутиками 12 мкм дл. или узкие, палочковидные, слегка изогнутые, 13,5 мкм дл., 2,3 мкм шир., со жгутиками 10,5 мкм дл., с 1, иногда 2 стигмами, чашевидным хлоропластом и каплями масла.

Половое размножение не наблюдалось.

Небольшая лужа, светлые сероземы

Германия (окрестн. г. Геттингена). — Туркмения (сев.-зап. предгорье Паропамиза) (Чапыгина, 1987).

Образование водорослей удлиненных зооспор, которые сохраняют свою форму при остановке, позволяет предполагать наличие у них оболочки и дает основание считать данный вид членом рода *Neochlorosarcina*.

Согласно первоописанию, образование зооспор того или иного типа зависит от условий содержания водоросли. Зооспоры 1-го типа легко и в большом количестве образуются после переноса водоросли в каплю дождевой воды и последующего затемнения культуры в ночные часы. На следующий день при освещении слизь пакетов быстро разбухает и пакеты распадаются. Освобождающиеся из пакетов клетки дают начало 2—4 зооспорам, которые приобретают способность двигаться, еще находясь в материнской оболочке. Зооспоры 2-го типа, т. е. более длинные и тонкие, появляются, если продержат водоросль в темноте 2 дня.

3. *Neochlorosarcina deficiens* (Groover et Bold) Watanabe (табл. 103, 1—10; табл. 104, 1—7).

Watanabe, 1983 : 251, fig. 14. — *Chlorosarcinopsis deficiens* Groover et Bold, 1969 : 37—38, fig. 26—27, 121—126, 159 : 23; Андреева и др., 1986 : 11—12, рис. 2 : 13—18, 3 : 1.

Пакеты небольшие, обычно из 2—4 клеток, лежащих в одной плоскости, иногда из 8 клеток, кубические, легко распадающиеся, без слизи или со слизью. Одноточные клетки эллипсоидные и шаровидные, 4—10 мкм в диам. Оболочка тонкая, с возрастом заметно не утолщающаяся. Пиреноид 1. Окраска старых культур зеленая или желто-зеленая.

Зооспоры по 2—4, шаровидные, 3—4 мкм в диам., или по 2 эллипсоидные, 6—8 мкм дл., 3—4 мкм шир., с маленькой передней стигмой, пристенным хлоропластом, со средним или слегка смкнутым к переднему концу пиреноидом и задним ядром; освобождающиеся путем разбухания и разрыва материнской оболочки.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы.

США (штат Индиана). — Россия (Киров. обл.).

Первоначально водоросль была описана как лишенная слизи. Позднее (Watanabe, 1983) в 10-дневных культурах на агаре она была выявлена. *N. deficiens*, согласно первоописанию, для хорошего роста требуется витамин В₁₂. Морфологические и культуральные характеристики водоросли зависят от наличия или отсутствия в среде этого витамина. Так, в средах без витамина хлоропласт

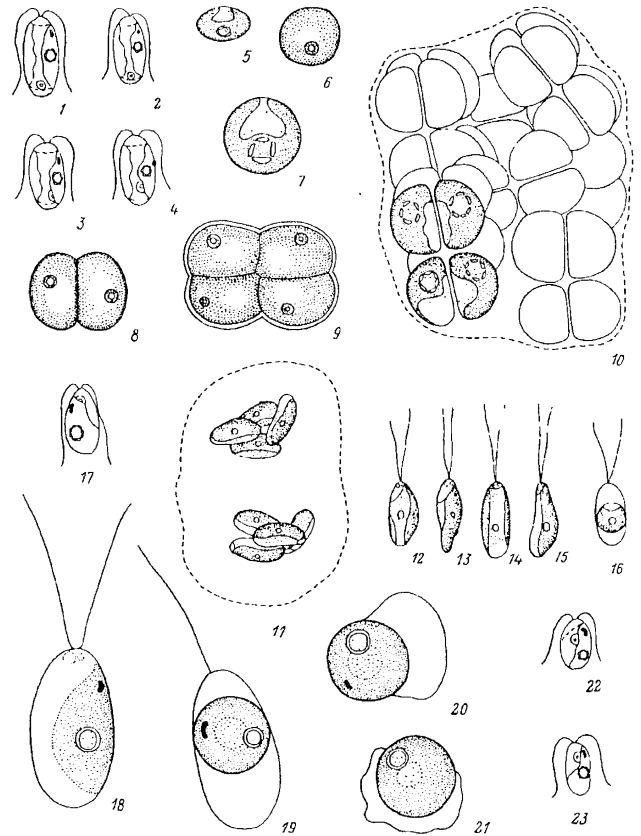


Таблица 102

1—4 — *Neochlorosarcina pseudominor* (Groover et Bold) Watanabe зооспоры, 5—16 — *N. minor* (Germ.) V. Andr. 5 — молодая клетка, 6, 7 — зрелые клетки, 8—10 — пакеты клеток, 11 — зооспоры в слизистых оболочках спорангиев, 12—15 — зооспоры, 16 — округление протопласта зооспоры, 17—21 — *N. pilina* (Groover et Bold) Watanabe. 17, 18 — зооспоры, 19 — зооспора с округлившимся протопластом и 1 жгутиком (второй втянут), 20, 21 — остатки оболочки вокруг округлившегося протопласта, 22 — *N. sempervirens* (Groover et Bold) Watanabe зооспора, 23 — *N. anisotricha* (Groover et Bold) Watanabe зооспора. (1—4, 17, 22, 23 — по Groover, Bold, 1969: 6, 8, 9 — по Gerneck, 1907: 5, 7, 10—16 — по Чапыгина, 1987, 18—21 по Watanabe, 1983)

семенится, его форма становится неопределенной. Пакеты *N. deficiens* недолговечны, быстро распадаются, особенно в отсутствие витамина. В одномесячной агаровой культуре (на основной среде Болда с тройным количеством азота) половина клеток одиночные, а спустя еще месяц одиночными становятся 99 % клеток. Присутствует лишь немного двуклеточных пакетов.

От близкого вида — *N. auxotrophica* — данный вид отличается меньшей величиной вегетативных клеток, длиной зооспор и размерами стигмы.

4. *Neochlorosarcina minuta* (Groover et Bold) Watanabe (табл. 102, 17—21). Watanabe, 1983 : 251. — *Chlorosarcinopsis minuta* Groover et Bold, 1969 : 33—34, fig. 23—24, 107—113, 151 : 21.

Пакеты обычно из 8—10 клеток, кубические, стойкие, окружены слизью. Одиночные клетки шаровидные, 6—8 мкм в диам. Оболочка всегда тонкая, в старых культурах окружена слизью. Хлоропласт лопастной. Пиреноид 1. Окраска старых культур зеленая или желто-зеленая.

Зооспоры эллипсоидные, иногда яйцевидные или слабоверетеновидные, 6—8 мкм дл., 3,5—5 мкм шир., с маленькой передней линейной стигмой, пристенным хлоропластом, срединным, иногда задним пиреноидом и передним ядром, носик отходит от переднего полюса, оболочка некоторое время сохраняет форму.

Половое размножение не наблюдалось.

Песок, чертозем

США (штат Техас) — Россия (Оренбург обл.) (Андреева и др., 1983).

Согласно первоописанию, присутствие в среде витамина В₁₂ улучшает рост водоросли и делает более стойкими пакеты клеток. Пакеты водорослей независимо от состава среды окружены слизью. В культурах без добавки витамина преобладают одиночные клетки.

В исследованиях S. Watanabe (1983) прослежено поведение зооспор после их останки. Оболочка сохраняет форму зооспоры, а протопласт сжимается и приобретает шаровидную форму. Примерно через 10 мин оболочка теряет форму и выглядит смятой.

5. *Neochlorosarcina sempervirens* (Groover et Bold) Watanabe (табл. 102, 22). Watanabe, 1983 : 251. — *Chlorosarcinopsis sempervirens* Groover et Bold, 1969 : 22, fig. 12—13, 75—80, 159 : 12.

Пакеты из 2—16 клеток, кубические, стойкие, всегда окружены слизью. Одиночные клетки шаровидные, 6—12 мкм в диам. Оболочка всегда тонкая, в стареющих культурах часто окружена слизью. Хлоропласт чашевидный. Старые культуры зеленого или желто-зеленого цвета.

Зооспоры по 4—8, яйцевидные, около 6 мкм дл., 3 мкм шир., с передней чиненной стигмой, пристенным хлоропластом, срединным или задним пиреноидом и передним ядром; освобождающиеся путем растворения материнской оболочки.

Половое размножение не наблюдалось.

Происхождение типовой культуры неизвестно.

Вид описан по культуре 214/1 из коллекции ун-та в Кембридже, других сведений не имеется. В первоописании неоднократно подчеркивается, что для хорошего роста водоросли необходим витамин В₁₂ и от его наличия или отсутствия зависят ее морфология и культуральные особенности. При наличии в среде витамина одномесячные агаровые культуры практически полностью состоят из пакетов. Последние иногда собраны в большие агрегаты. Жидкие культуры того же возраста, но без витамина, почти целиком состоят из одиночных клеток. Хлоропласт в клетках сегментируется и теряет четкое очертание. На агаре без витамина В₁₂ клетки пакетов могут отдаляться друг от друга, но остаются в общей слизи.

По комплексу признаков данный вид больше всего похож на *N. minuta*, от которого отличается более крупными пакетами и клетками.

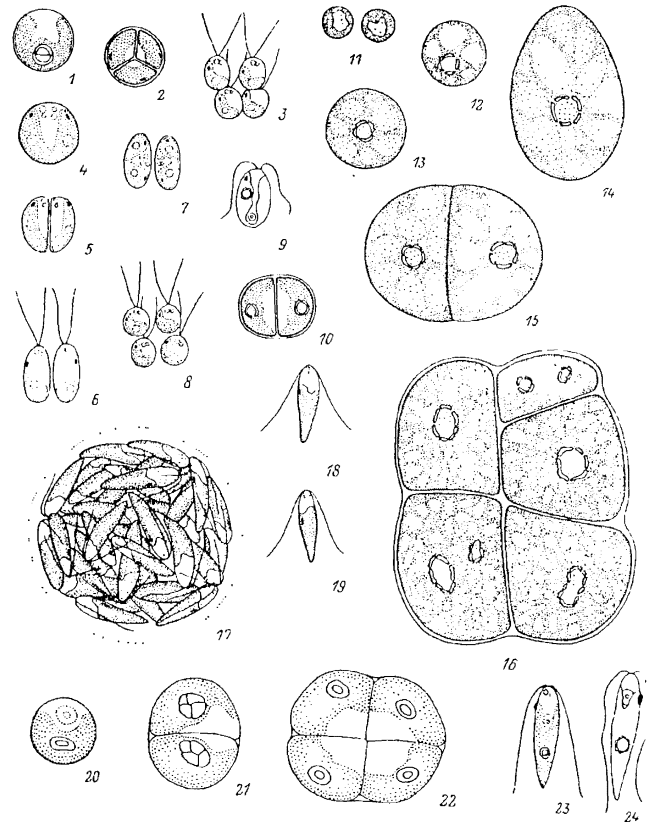


Таблица 103

1—10 — *Neochlorosarcina deficiens* (Groover et Bold) Watanabe 1 — зрелая клетка, 2 — делящаяся клетка (с последующим образованием 4 зооспор), 3 — шаровидные зооспоры, 4 — делящаяся клетка, 5 — образование эллипсоидных зооспор, 6 — эллипсоидная зооспора, 7 — пакет из 2 клеток, 11—19 — *Chlorosarcinopsis alveolata* Herd 11, 12 — молодые клетки, 13 — зрелая клетка, 14 — клетка перед десмоксизисом, 15, 16 — пакеты клеток, 17 — зооспорангий, 18, 19 — зооспоры, 20—24 — *Chlorosarcinopsis aggregata* Arce et Bold 20 — зрелая клетка, 21, 22 — пакеты клеток, 23, 24 — зооспоры (1—8, 10 — Watanabe, 1983, 9, 24 — по Groover, Bold, 1969, 11—19 — по Herndon, 1958a, 20—23 — по Arce, Bold, 1958)

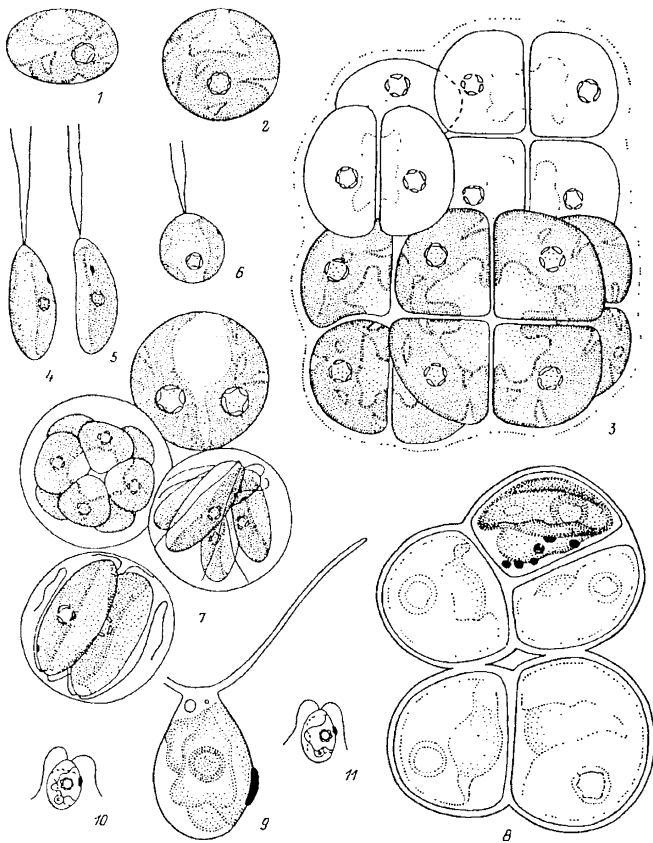


Таблица 104

1—7 — *Neochlorosarcina deficiens* (Groover et Bold) Watanabe 1, 2 — молодая и зрелая клетки, 3 — пакет клеток, 4—6 — зооспоры (6 — перед остановкой), 7 — распадение пакета и образование зооспор, разных по форме и величине; 8—10 — *N. negevensis* (Friedm. et Ocampo-Paus) Watanabe 1. *negevensis*: 8 — пакет клеток, 9, 10 — зооспоры, 11 — *N. negevensis* I. *fertiginica* (Friedm. et Ocampo-Paus) Watanabe, зооспора. (1—7 — по Андреева и др., 1986, 8, 9 — по: Friedmann, Ocampo-Paus, 1965, 10, 11 — по Groover, Bold, 1969).

6. *Neochlorosarcina auxotrophica* (Groover et Bold) Watanabe (табл. 102, 23) Watanabe, 1983 : 251. — *Chlorosarcinopsis auxotrophica* Groover et Bold, 1969 : 24—27, fig. 14—15, 81—87, 159 : 13.

Пакеты обычно из 2—4 клеток, реже содержащие до 10 клеток, неправильные, имеющие 3 измерения, легко распающиеся, без слизи. Одноточные клетки шаровидные, 4—16 мкм в диам. Оболочка без заметных утолщений при старении культуры. Пиреноиды 1—2. Старые культуры зеленого и желто-зеленого цвета.

Зооспоры обычно по 4—8, яйцевидные до слегка удлиненных, 6 мкм дл., 3—4 мкм шир., с передней линейной стигмой, пристенным хлоропластом, средним, иногда задним пиреноидом и передним ядром; освобождающиеся путем растворения материнской оболочки.

Половое размножение не наблюдалось.

Местонахождение типа неизвестно.

Согласно первоописанию, в ходе десмохизиса возникают преимущественно 2—4-клеточные пакеты, но нередко наблюдаются мелкие неправильные пакеты, содержащие до 10 клеток. Последние чаще всего встречаются на агаровой среде в молодых культурах. Пакеты нестойкие и, как правило, быстро распаются на отдельные клетки даже в присутствии витамина В₁₂, который не является обязательным для нормального роста водоросли, однако стимулирует его. Зеленая и желто-зеленая окраска стареющих культур зависит только от количества азота в среде.

Относительно происхождения этой водоросли известно только, что она содержится в коллекции ун-га г. Блумингтона (штат Индиана) и ее изолировал R. A. Lewin.

Водоросль по ряду признаков сходна с *N. deficiens*, от которого отличается большей величиной вегетативных клеток, короткими зооспорами с линейной, хорошо заметной стигмой.

7. *Neochlorosarcina negevensis* (Friedm. et Ocampo-Paus) Watanabe Watanabe, 1983 : 251. — *Chlorosarcinopsis negevensis* Friedmann et Ocampo-Paus, 1965a : 186—190.

Пакеты из 2—4, реже 6—8 и более клеток, правильные, трехмерные, без слизи. Одноточные клетки шаровидные. Оболочка тонкая, 0,7 мкм толщ. у молодых клеток, у зрелых до 1,4 мкм, гладкая, в старых культурах с гомогенной или слоистой, четко очерченной слизью. Хлоропласт чашевидный, лопастной по краю Пиреноид 1, окруженный крахмальными пластинками. Запасные продукты — крахмал и оранжевоокрашенное масло в большом количестве. Старые культуры оранжевые или оранжево-коричневые.

Зооспоры по 2—16, эллипсоидные, со жгутиками, равными или слегка превышающими длину тела зооспоры, с боковой стигмой, пристенным лопастным хлоропластом и пиреноидом; освобождающиеся путем ослизнения материнской оболочки.

Половой процесс — изогамия; гаметы морфологически неотличимы от зооспор; зигота вначале подвижная, с 4 жгутиками, затем теряющая подвижность, шаровидная, с твердой оболочкой; прорастание зигот не наблюдалось.

Почва.

Израиль (пустыня Негев).

Согласно исходному описанию, водоросль с возрастом культуры может переходить в состояние, аналогичное пальмеллоидной стадии, за счет ослизнения оболочки у одиночных клеток и клеток пакетов. Ослизненные оболочки толстые, гомогенные или слоистые типа *Gloeocapsa*. Клеточная оболочка в молодых культурах бесцветная, но с возрастом культуры в местах соприкосновения клеток в пакетах приобретает красноватый оттенок, вызванный скоплением около оболочки окрашенных капель масла. Одноточные клетки обычно крупнее, чем клетки пакетов.

По величине клеток, огенкам окраски масла и соответственно старых культур выделены 2 формы.

В первоописаниях вида и форм не указаны амплитуды размеров вегетативных клеток и зооспор, даны лишь средние размеры.

7а. *F. negevensis* (табл. 104, 8—10)

Watanabe, 1983 : 251. — *Chlorosarcinopsis negevensis* Friedmann et Ocampo-Paus, f. *negevensis*, 1965a : 188, fig. 1—5, 9—11, 13—16, 21—24, 29—30.

Средняя величина одиночных клеток 8.27 ± 1.49 мкм в диам. Оболочки в местах соприкосновения клеток в пакетах оранжевого цвета.

Средняя длина зооспор 5.67 ± 0.78 мкм. Апланоспоры шаровидные, средний размер 7.84 ± 0.72 мкм в диам.

Почва

Израиль (пустыня Негев). — Россия (Оренбург. обл.) (Андреева и др., 1983).

7б. *F. ferruginea* (Friedm et Ocampo-Paus) Watanabe (табл. 104, 11).

Watanabe, 1983 : 251. — *Chlorosarcinopsis negevensis* Friedmann et Ocampo-Paus f. *ferruginea* Friedmann et Ocampo-Paus, 1965a : 189, fig. 6—8, 12, 17—20, 25—28.

Средняя величина вегетативных клеток 8.65 ± 1.05 мкм в диам. Оболочка в местах соприкосновения клеток в пакетах темно-оранжевого цвета. Средняя длина зооспор 5.84 ± 0.78 мкм.

Почва

Израиль (пустыня Негев).

Род 9. CHLOROSPHAEROPSIS Visch.

Vischer, 1933 : 15; Herndon, 1958a : 302.

Клетки одиночные или в комплексах различной величины. Одиночные клетки шаровидные, в комплексах — угловатые. Хлоропласт сетчатый, с анастомозирующими пристенными и внутренними тяжами. Пиреноиды от 1 до многих. Запасные продукты — крахмал и масло.

Размножение путем десмосхизиса и зооспорами. Зооспоры с 2 жгутиками одинаковой длины, голые, метаболитные, приобретающие шаровидную форму после прекращения движения.

Тип рода ни одним из его исследователей не указан.

Все виды *Chlorosphaeropsis*, перечисленные в работе Vischer (1933) — *Ch. alismatis* (Klebs) Visch., *Ch. consociata* (Klebs) Visch., *Ch. endophyta* (Klebs) Visch., *Ch. putrida* (Nakano) Visch., а также *Ch. lemnae* Moewus (1951), — были классифицированы W. Herndon (1958) как изученные недостаточно полно. W. Herndon описал 1 вид, обнаруженный в почве, который и приводится ниже.

Chlorosphaeropsis alveolata Hernd. (табл. 103, 11—19).

Herndon, 1958a : 302—303, fig. 31—43, 51—52.

Клетки одиночные или в комплексах неопределенной величины и формы, образованных путем вегетативного деления, шлотно сгруппированные родительской оболочкой. Одиночные клетки шаровидные, перед началом вегетативного деления удлиненно-эллипсоидные, на азаровых минеральных средах до 17, в жидких средах — до 37 мкм в диам. Оболочка тонкая, немного утолщающаяся с возрастом клетки, без слизи. Пиреноид 1, почти центральный, дольчатый в стареющих клетках. Запасные продукты — крахмал и масло. Клетки, за исключением недавно образованных из зооспор, многоядерные; число ядер увеличивается по мере роста клетки.

Зооспоры удлиненные, эллипсоидные или веретеновидные, 9—12 мкм дл., 2.5—5 мкм шир., с 2 передними сократительными вакуолями, с передней линейной стигмой, присоединенным сплошным хлоропластом, 1 ядром; образующиеся путем

прогрессивного деления и освобождающиеся в слизистом пузыре или без непосредственно в среду.

Почва с кукурузного поля.

Ямайка.

Согласно первоописанию, молодые клетки, ведущие свое начало от зооспор содержат вначале простой пристенный хлоропласт с пиреноидом и 1 ядро. По мере роста клеток хлоропласт приобретает сетчатую структуру и состоит из пристенных и внутренних тяжей, анастомозирующих между собой. Пиреноид постепенно перемещается в центр клетки, в старых культурах он становится дольчатым или фрагментируется. Клеточная оболочка в активно растущих молодых культурах тонкая и редко достигает 1 мкм толщ., в культурах 3—4-недельного возраста и старше она может утолщаться до 1—2 мкм. Агаровые культуры стар 1 мес обычно окрашиваются в оранжевый цвет.

Перед вегетативным делением клетки обычно темного вытягиваются, вакуоли зрелые и становятся до некоторой степени похожими на молодые клетки *Protosiphon*.

К образованию зооспор одинаково способны как клетки, выросшие из зооспор, так и возникшие в ходе вегетативного деления. Индуцировать образование зооспор можно переносом 1—2-месячной культуры в свежую среду. Зооспоры остаются подвижными в течение 12 ч.

Род 10. CHLOROSARCINOPSIS Hernd.

Herndon, 1958a : 298. — *Chlorosarcina* Gerneck, 1907 : 224—226 рр.

Клетки одиночные или в пакетах. Пакеты плоские, правильные кубические или неправильные, прочные или легко распадающиеся, без слизи или окружающей общей слизи; у отдельных видов клетки в псевдошнурчатых скоплениях или при старении культуры — в *Hormotila*-подобных колониях. Одиночные клетки обычно шаровидные, иногда эллипсоидные, у одного вида мешковидные, клетки в пакетах угловатые или полусаровидные. Оболочка гладкая, бесцветная, со слизью или без слизи, при старении культуры утолщающаяся незначительно, образующая одно или явные утолщения или толстая. Хлоропласт 1 пристенный, полный, шаровидный или чашевидный. Пиреноид обычно 1, иногда их несколько. Запасные продукты — крахмал и масло, часто при старении культуры окрашивающееся в крапчатые тона. Ядро 1, у одного вида ядра многочисленны.

Бесполое размножение путем десмосхизиса, идущего в 2 или 3 взаимно перпендикулярных плоскостях, зооспорами и апланоспорами, образующимися путем последовательного деления. Зооспоры метаболитные, голые, приобретающие шаровидную форму после прекращения движения, с 2 жгутиками одинаковой длины, 2 передними сократительными вакуолями.

Половое размножение, если имеется, — изогамия.

Тип рода: *Chlorosarcinopsis minor* Hernd.

От остальных родов хлоросарциновых водорослей род *Chlorosarcinopsis* отличается более или менее правильными пакетами, плоскими или трехмерными, пристенным хлоропластом, наличием пиреноида с крахмальной оберткой, голым зооспорами, округляющимися после остановки и имеющими 2 жгутика одинаковой длины. Апланоспоры указаны только для отдельных видов.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ

1. Слизь отсутствует вокруг пакетов и одиночных клеток.
 1. Одиночные клетки от шаровидных до мешковидных, 40—90 мкм дл. 1. *Ch. halophil.*
 2. Одиночные клетки обычно шаровидные, мешковидные клетки отсутствуют А. Пакеты плоские, однослойные.

- а. Пакеты обычно из 2—4, редко большего числа клеток, не образующие псевдонитчатых скопления; одиночные вегетативные клетки до 13,5 мкм в диам., зооспоры до 22 мкм дл. 2. *Ch. aggregata*
- б. Пакеты часто многоклеточные, образующие псевдонитчатые скопления; одиночные вегетативные клетки до 8 мкм в диам., зооспоры до 11 мкм дл. 3. *Ch. eremi*
- Б. Пакеты, имеющие 3 измерения.
- а. Пакеты неправильной формы.
- α. Пакеты непрочные, легко распадающиеся на отдельные клетки. 4. *Ch. dissociata*
- β. Пакеты прочные.
- * Шаровидные клетки 4—14 мкм в диам. 5. *Ch. bastropiensis*
- ** Шаровидные клетки 3—10 мкм в диам. 6. *Ch. arenicola*
- б. Пакеты правильные, кубические.
- α. Пакеты часто группируются и образуют псевдонитчатые скопления 7. *Ch. eremi*
- β. Пакеты не группируются в псевдонитчатые скопления.
- * Одиночные клетки до 7 мкм в диам., зооспоры 6—7 мкм дл. 7. *Ch. superba*
- ** Одиночные клетки до 12 мкм в диам., зооспоры 7—12 мкм дл. 8. *Ch. minor*
- II. Слизь окружает пакеты, иногда и одиночные клетки, развиваясь вокруг последних равномерно или в виде однополярных утолщений или выростов.
1. Крахмальная обертка пиреноида состоит из многочисленных крошечных зерен крахмала.
- А. Вегетативные клетки часто с сократительными вакуолями, зооспоры со стигмой 9. *Ch. delicata*
- Б. Вегетативные клетки без сократительных вакуолей, зооспоры без стигмы 10. *Ch. caeca*
2. Крахмальная обертка пиреноида иного строения.
- А. Одиночные клетки обычно без слизи.
- а. Пакеты правильные, кубические 11. *Ch. amyophila*
- б. Пакеты неправильной формы.
- α. Пакеты из 4—8 и большего числа клеток, одиночные, каждый окружен тонким слоем слизи; зооспоры с передней стигмой 6. *Ch. arenicola*
- β. Пакеты обычно из 8 клеток, объединенные в группы общей слизью; зооспоры с задней стигмой 12. *Ch. communis*
- Б. Одиночные клетки со слизью.
- а. Слизь выделяется только на одном полюсе клетки в виде ножки, вызывая в старых культурах образование *Hormotila*-подобных колоний 13. *Ch. variabilis*
- б. Слизь равномерно окружает клетку, *Hormotila*-подобные колонии не образуются 14. *Ch. gelatinosa*

1. *Chlorosarcinopsis halophila* Guillard, Bold et Mac Entee
Guillard, Bold, Mac Entee, 1975 : 15—17, fig. 1—8.
Пакеты из 2—4 клеток, часто собранные в легко диссоциирующие комплексы, без слизи. Одиночные клетки шаровидные, 18—30 мкм в диам., иногда (на средах с морской водой) мешковидные, 40—90 мкм дл., 20—27 мкм шир. Оболочка без слизи, в стареющих культурах с однополярным утолщением. Хлоропласт тонкий, выстилающий обычно менее половины поверхности клетки. Старые культуры сохраняют зеленую окраску.
Зооспоры по 4—8, часто освобождающиеся в слизистом пузырьке, спереди

заостренные, сзади округлые, около 8 мкм дл., 4,5 мкм шир., с крошечной, 1 или менее срединной стигмой, задним пиреноидом и ядром, расположенным переднею половине клетки.

Половое размножение не наблюдалось.

Эстуарии.

США (штат Массачусетс).

Водоросль изолирована из миксогалинного водоема и этим отличается от остальных видов. Согласно первоописанию, на средах с морской водой клетки приобретают мешковидную форму и увеличиваются в размере. Образование спор можно вызвать пересевом водоросли в свежую среду. Интенсивное освещение зооспор приходится на утренние часы и заметно снижается в течение Апланоспоры в первоописании вида не упоминаются.

2. *Chlorosarcinopsis aggregata* Arce et Bold (табл. 103, 20—24).

Arce, Bold, 1958 : 501—502, fig. 85—90, 98.

Пакеты из 2—4 клеток, обычно лежащих в одной плоскости, без слизи. Одиночные клетки шаровидные, до 13,5 мкм в диам. Оболочка тонкая, без слизи. Хлоропласт полный, шаровидный, с отверстием. Ядро 1.

Зооспоры, образующиеся путем последовательного деления, по 2—16, вытянутые, суживающиеся к переднему концу, дорсовентрально сплюснутые, 8—22 мкм дл., 2—3,4 мкм шир., с 2 передними сократительными вакуолями, переднею стигмой, пристенным хлоропластом, 1 пиреноидом и 1 ядром; освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки свободными или в слизистом пузырьке.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы.

Куба. — Россия (Лен., Моск. и Оренбург. обл.) (Андреева и др., 1976, 1996).

Согласно исходному описанию, клетки водоросли редко превышают в радиусе 13,5 мкм. Достигая этих размеров, они делятся вегетативно или образуют споры. Апланоспоры и окраска старых культур в диагнозе вида не упоминаются.

Отличительная особенность вида — однослойные пакеты водорослей, присутствующие как в молодых, так и стареющих культурах.

3. *Chlorosarcinopsis eremi* Chant. et Bold (табл. 105, 1—5)

Chantanachat, Bold, 1962 : 36—38, fig. 43—46, 109—112.

Пакеты обычно многоклеточные, плоские, однослойные, имеющие 2 измерения или трехмерные, часто образующие псевдонитчатые скопления, без слизи. Одиночные клетки шаровидные, 6—8 мкм в диам. Оболочка всегда тонкая, без слизи. Хлоропласт в молодых клетках глубоководный, в зрелых — обычно поверхностный, без отверстия. Крахмал и масло запасаются в больших количествах. Ядро 1. Старые культуры окрашены в оранжевый цвет.

Зооспоры по 8—16, яйцевидные, метаболитные, 9—11 мкм дл., 4—6 мкм шир. с передней стигмой, пристенным хлоропластом, содержащим в переднем частях стигму, задним пиреноидом и передним ядром.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва.

США (штат Аризона).

В исходном диагнозе вида пакеты клеток охарактеризованы как имеющие 3 измерения, а в следующем за ним примечании подчеркивается, что преимущественно состоят из клеток, расположенных в одной плоскости. Предлагаемому здесь описанию дается суммарная характеристика пакетов. Авторы отмечают, что с возрастом культуры возможна частичная диссоциация пакетов, но большая часть клеток остается в связанном состоянии.

От остальных видов *Ch. eremi* отличается клеточными группами, часто имеющими псевдонитчатую конфигурацию.

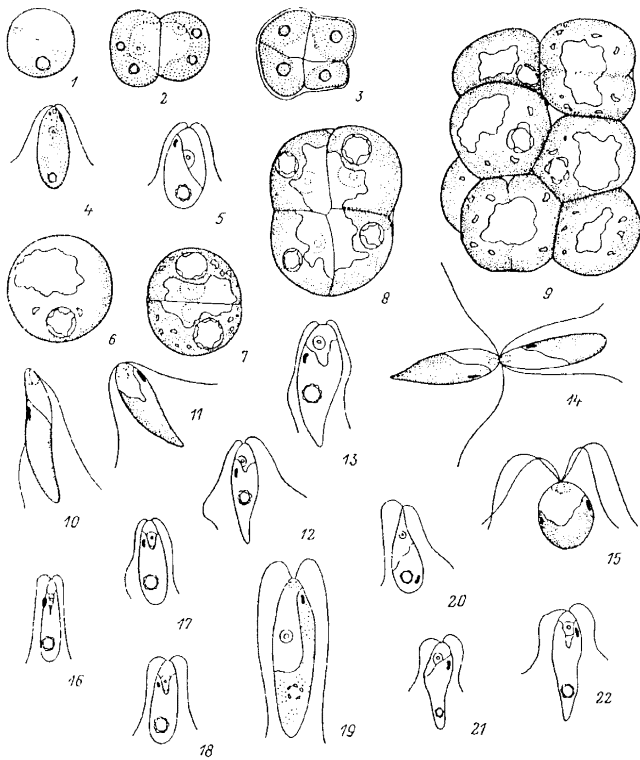


Таблица 105

1—5 — *Chlorosarcinopsis eremii* Chant et Bold. 1 — зрелая клетка, 2, 3 — пакеты клеток, 4, 5 — зооспоры, 6—15 — *Ch. dissociata* Hernd. 6 — зрелая клетка, 7—9 — пакеты клеток, 10—13 — зооспоры, 14 — сплывшие гаметы, 15 — зигота, 16 — *Ch. bastropiensis* Groover et Bold, зооспора, 17, 18 — *Ch. arenicola* Groover et Bold, зооспоры, 19 — *Ch. amylophila* Metting, зооспора, 20 — *Ch. camptus* Groover et Bold, зооспора, 21, 22 — *Ch. vacillans* Trainor et Hilton, зооспоры (1—4 — по Chantarachatt, Bold 1962, 5, 12, 13, 16—18, 20—22 — по Groover, Bold, 1969, 6—11, 14, 15 — по Herndon, 1958a; 19 — по Metting, 1980).

4. *Chlorosarcinopsis dissociata* Hernd. (табл. 105, 6—15).
Herndon, 1958a : 299—301, fig. 13—30.

Пакеты неправильной формы, нестойкие, распадающиеся по мере созревания клеток, без слизи. Одночленные клетки шаровидные, обычно до 15, иногда до 25 мкм в диам. Оболочка тонкая, без слизи. Хлоропласт полный, шаровидный, в молодых клетках с отверстием, у зрелых отверстие не всегда видно. Пиреноид 1, иногда их несколько. Ядро 1. Акинетопоподобные клетки с утолщенной оболочкой, наполненные крахмалом и оранжевоокрашенным маслом, при переносе в свежую среду образуют зооспоры или делятся вегетативно.

Зооспоры обычно по 4—8, метаболические, от сильно вытянутых и чающихся сзади до почти шаровидных, 6—15 мкм дл., 3—6 мкм шпр., с ней линейной стигмой, пристенным хлоропластом, 1 задним пиреноидом и ром.

Головной процесс — изотамия. Зигота вначале подвижная, с 4 жгутиками, позже неотличима от вегетативных клеток.

Почва.

Ямайка. — Россия (Моск. и Оренбург. обл.) (Чаплыгина, 1976, Андреев, 1983).

Отличительными особенностями данного вида, согласно его первоописанию являются неправильная форма пакетов и частое их распадение, благодаря культуре постоянно присутствуют одиночные клетки. Оболочка акинетопоподобных, оранжевоокрашенных клеток состоит из нескольких слоев и иногда имеет однополярный пузыревидный пиростом. Эти клетки обычно появляются в месячных агаровых и жидких культурах. При переносе в свежую среду продуцируют зооспоры или делятся вегетативно. Делению обычно предшествует сбрасывание наружных слоев оболочки и разбухание протопласта.

5. *Chlorosarcinopsis bastropiensis* Groover et Bold (табл. 105, 16).

Groover, Bold, 1969 : 27—29, fig. 16, 88—93, 159 : 14.

Пакеты обычно из 2—8, редко большего числа клеток, неправильной формы имеющие 3 измерения, без слизи. Одиночные клетки шаровидные, 4—14 мкм в диам. Оболочка тонкая, у стареющих клеток с однополярным утолщением слизи. В старых клетках многочисленные оранжевые капли масла. Ядро 1.

Зооспоры по 4—8, удлинненные, со слегка заостренным передним концом, 10—12 мкм дл., 2 мкм шпр., передней стигмой, пристенным хлоропластом, крупным, трудно различимым срединным или задним пиреноидом и перьями.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва.

США (штат Техас). — Россия (Лен. обл.) (Чаплыгина, 1996).

Согласно первоописанию, после 3 мес роста на агаровой среде Болда культуры приобретают темно-коричнево-оранжевую окраску, а в жидкой среде той же состава, но с тройным количеством азота, — оливково-оранжевую. В зависимости от состава среды меняется вид культуры. Так, одномесячная агаровая культура Болда с тройным количеством азота и витаминами примерно наполовину состоит из одиночных клеток и наполовину из пакетов. Пакеты преимущественно 2—4-клеточные, хотя встречаются и состоящие из большего числа клеток. Жидкая культура того же состава и возраста практически полностью представлена клеточными трехмерными пакетами.

6. *Chlorosarcinopsis arenicola* Groover et Bold (табл. 105, 17, 18).

Groover, Bold, 1969 : 31—33, fig. 21—22, 102—106, 159 : 19—20.

Пакеты из 4, 8 и более клеток, стойкие, трехмерные, неправильной формы, окруженные тонким слоем слизи. Одиночные клетки шаровидные, 3—10 мкм в диам. Оболочка тонкая, без слизи. В старых клетках красно-оранжевые капли масла. Ядро 1.

Зооспоры по 4—8, от удлинненных до янцевидных, часто с немного зауженным передним концом, 6—14 мкм дл., 2—4 мкм шпр., с маленькой линейной периферической стигмой, пристенным хлоропластом, со срединным, иногда немного смещенным к заднему концу пиреноидом и передним ядром; освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки.

Половое размножение не наблюдалось.

Песок.

США (штат Техас).

По наблюдениям авторов вида, слизь вокруг пакетов образуется у водоросли, растущей на агаровой среде. На жидкой среде она не наблюдалась.

Отличительные особенности данного вида: наличие или отсутствие слизи вокруг пакетов, что определяется характером среды, на которой растет водоросль.

**7. *Chlorosarcinopsis superba* (Skuja) V. Andr. comb. nov. (табл. 106, 1—6).
Chlorosarcina superba Skuja, 1956 : 163—164, tab. 15, fig. 1—6.**

Пакеты многоклеточные, правильные, имеющие 3 измерения, до 80 мкм дл., 60 мкм шир и 20 мкм высоты, без слизи. Одноточечные клетки шаровидные, 4—7 мкм в диам. Оболочка тонкая, без слизи. Хлоропласт выстилает часть клетки. Пиреноид шаровидный. Ядро 1. В молодых клетках иногда видны стигма и сократительные вакуоли.

Зооспоры по 2—4, эллипсоидные до удлиненно-яйцевидных, слегка асимметричные, с одной более выпуклой стороной, крошечным, бесцветным, вытянутым носиком, 6—7 мкм дл., 2.8—3.5 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, с крошечной точечной стигмой, боковым хлоропластом, 1 пиреноидом и средним ядром; освобождающиеся через отверстие в оболочке материнской клетки.

Половое размножение не наблюдалось.

На стенке культурального сосуда с пробой фитопланктона.

Швеция.

Ch. superba — единственный вид, для которого известны размеры пакетов. Сведения об образовании апланоспор и окраске старых культур не имеется.

От остальных видов отличается прежде всего крупными, многоклеточными сарциноидными пакетами.

8. *Chlorosarcinopsis minor* Hernd. (табл. 106, 7—18).

Herndon, 1958a : 298—299, fig. 1—12.

Пакеты правильные, имеющие три измерения, без слизи. Одноточечные клетки шаровидные, до 12 мкм в диам. Оболочка тонкая, с возрастом утолщающаяся до 1 мкм, без слизи. Хлоропласт полный, шаровидный, с отверстием или без него. Пиреноид 1, иногда (в стареющих культурах) их несколько. Ядро 1. Старые культуры в жидких средах зеленого цвета, на агаре часто оранжевые.

Зооспоры обычно по 4, реже по 2 или 8, метаболические, при активном движении удлиненные, яйцевидные, с передним часто заостренным и задним округлым концами, 7—12 мкм дл., 3—5 мкм шир., с передней линейной стигмой, пристенным хлоропластом, 1 пиреноидом и ядром, освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки непосредственно в среду или в слизистом пузырьке.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы

Яманка. — Россия (Лен., Моск. и Оренбург. обл.). — Таджикистан (Гиссарский хр., 1200 м над ур. м.) (Чаплыгина, 1976, 1992, 1996; Андреева и др., 1983).

В исходном описании вида (Herndon, 1958a) в качестве синонима указан вид *Chlorosarcina minor*. С этим согласиться крайне трудно, так как последняя по строению и поведению зооспор абсолютно сходна с водорослями рода *Neochlorosarcina*, куда и должна быть перенесена.

9. *Chlorosarcinopsis delicata* Watanabe (табл. 106, 19—23).

Watanabe, 1983 : 246, fig. 13, 35—37.

Пакеты из 2—4 клеток, плоские, однослойные или из 8 и более клеток, трехмерные, окруженные слоем слизи до 5 мкм толщ. Одноточечные клетки эллипсоидные и шаровидные, 3—12, реже 16 мкм в диам. Оболочка всегда тонкая, окруженная слоем слизи около 1 мкм толщ. Хлоропласт чашевидный, выстилающий 1/2—3/4 периферии клетки, с волнистым краем в молодых клетках, рассеченный в зрелых. Пиреноид шаровидный, 2—7 мкм в диам., или эллипсоидный,

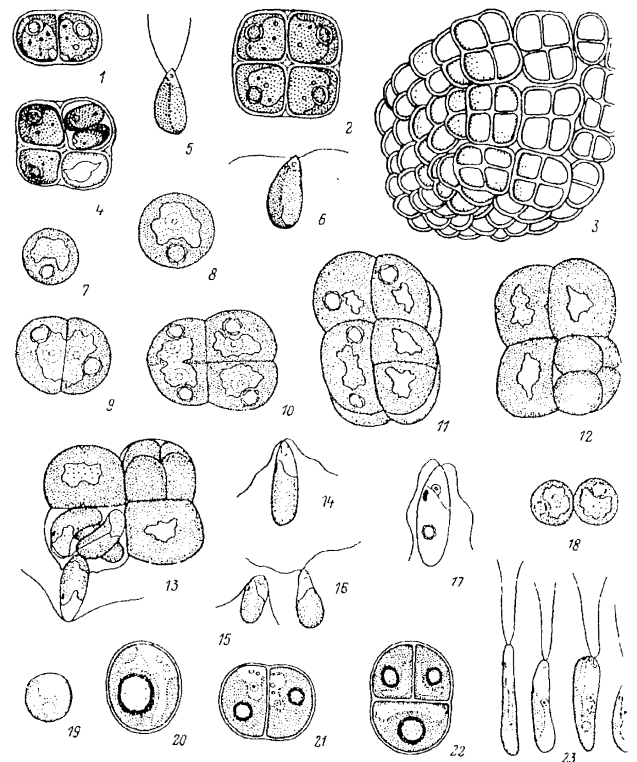


Таблица 106

1—6 — *Chlorosarcinopsis superba* (Skuja) V. Andr. 1—3 — пакеты клеток, 4 — образование зооспор, 5, 6 — зооспоры, 7 — *Ch. minor* Hernd. 7, 8 — молодая и зрелая клетки, 9—11 — пакеты клеток, 12 — образование зооспор, 13 — свободная зооспора, 14—17 — зооспоры *Ch. minor* Hernd. — округлившиеся и остановившиеся зооспоры; 19—23 — *Ch. delicata* Watanabe. 19, 20 — молодая и зрелая клетки, 21, 22 — пакеты клеток, 23 — зооспоры (1—6 — no: Skuja, 1957, 7—16, 18 — no: Herndon, 1958a; 19—23 — no: Watanabe, 1983).

около 7 мкм дл. и 6 мкм шир, окруженный крошечными многочисленными зернами крахмала. Две сократительные вакуоли часто видны на периферии клетки. Ядро 1.

Зооспоры по 4—16, удлиненные, яйцевидные, обратнояйцевидные или улитковидные, 6—12 мкм дл., 2—4 мкм шир., со жгутиками, равными длине тела зооспоры, хлоропластом различной величины, неотчетливым пиреноидом. Материнская стигма в передней части хлоропласта, средним ядром; остановившиеся зооспоры около 3 мкм в диам. Апланоспоры по 4—8, около 6 мкм дл. и 4 мкм шир.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва с экспериментального участка.

Япония (ун-т г. Киото)

Согласно автору вида, *Ch. delicata* похожа на *Ch. communis*, от которого отличается присутствием сократительных вакуолей в вегетативных клетках, положением стигмы и ядра в зооспорах. Для вида характерно изменение формы от шаровидной у клеток, происходящих от зооспор и апланоспор, до субшаровидной и эллипсоидной перед вегетативным делением клеток.

10. *Chlorosarcinopsis caeca* Watanabe (табл. 107, 1—6).

Watanabe, 1983 : 244, fig. 12, 33—34.

Пакеты правильные, в молодых культурах из 2—4 клеток, плоские, однослойные, в стареющих культурах из 8 клеток и более, трехмерные, кубические, окруженные слоем слизи до 10 мкм толщ. Одноточные клетки эллипсоидные и шаровидные, до 12, максимум до 15 мкм в диам. Оболочка тонкая, иногда с индивидуальной слизью. Хлоропласт полый, шаровидный, выступающий 1/2—2/3 клеточной периферии. Пиреноид шаровидный, 2—3 мкм в диам., или эллипсоидный, окруженный крошечными многочисленными зёрнами крахмала. Ядро 1. Зооспоры эллипсоидные, с округлыми полюсами, иногда дорсовентрально сплюснутые, до 10 мкм дл., 4 мкм шир., со жгутиками, примерно равными длине тела зооспоры, бисеквентальным или чашевидным хлоропластом, эллипсоидным пиреноидом, срединным или передним ядром, без стигмы.

Половое размножение не наблюдалось.

Песчаная дюна на берегу Японского моря.

Япония.

Форма вегетативных клеток определяется их происхождением и возрастом. Шаровидные клетки, ведущие свое начало от зооспор, перед вегетативным делением приобретают субшаровидную или эллипсоидную форму. В диагнозе отсутствуют какие-либо сведения об апланоспорах.

От остальных видов отличается отсутствием стигмы у зооспор и строгим крахмальной обкладки пиреноида.

11. *Chlorosarcinopsis amylophila* Metting (табл. 105, 19). Metting, 1980 : 299—300, fig. 5—6, 11.

Пакеты правильные, разноразмерные, окруженные общей слизью. Одноточные клетки шаровидные, 6—8 мкм в диам. Оболочка тонкая, 0.2—0.3 мкм толщ., без слизи. Хлоропласт массивный. Ядра многочисленные.

Зооспоры удлиненно-эллипсоидные, 6 мкм дл., 2.5 мкм шир., с задним хлоропластом.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва.

США (штат Вашингтон).

Сведения об окраске старых культур отсутствуют.

От всех остальных видов отличается многоядерностью, от видов с пакетами, окруженными слизью, — их правильной формой.

12. *Chlorosarcinopsis communis* Groover et Bold (табл. 105, 20).

Groover, Bold, 1969 : 35—37, fig. 25, 114—120, 159 : 21.

Пакеты обычно из 8 клеток, трехмерные, неправильной формы, стойкие, образующие группы, лежащие в общей слизи. Одноточные клетки шаровидные, 5—12 мкм в диам., клетки в пакетах по мере старения культуры часто упловатые, эллипсоидные и грушевидные, более или менее разъединенные. Оболочка тонкая, у одноточных клеток без слизи. Хлоропласт в зрелых клетках массивный. Пиреноид не всегда отчетливый. В старых клетках многочисленные оранжевые капли масла. Ядро 1. Старые агаровые культуры коричневого цвета или зеленые с оранжевым оттенком.

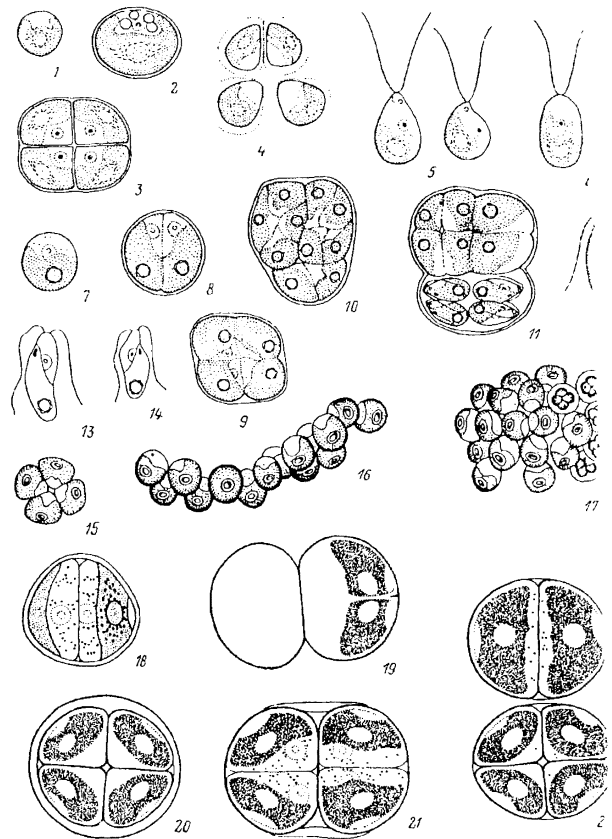


Таблица 107

1—6 — *Chlorosarcinopsis caeca* Watanabe: 1, 2 — молодая и зрелая клетки, 3 — пакет клеток, 4 — расщепление, 5 — зооспора, 6 — зооспоры. 7—14 — *Ch. amylophila* Metting et Bold: 7 — одиночная клетка, 8—10 — пакеты клеток, 11 — зооспора, 12—14 — зооспоры. 15—17 — *Chlorophana terricola* Hollerb. 15 — комплекс из 4 клеток, 16 — многоклеточный комплекс (вид сбоку), 17 — многоклеточный комплекс (вид сверху); 18—22 — *Chlorokybus atmophyticus* Geitler et Groover, Bold, 1969: 18 — комплекс из 4 клеток, 19 — многоклеточный комплекс (вид сбоку), 20 — многоклеточный комплекс (вид сверху), 21 — многоклеточный комплекс (вид сверху), 22 — многоклеточный комплекс (вид сверху). (1—6 — по Watanabe, 1983, 7—12 — по Chantanachai, Bold, 1962; 13, 14 — по Groover, Bold, 1969; 15 — по Hollerbach, 1936, 18—22 — по Geitler, 1942b)

Зооспоры немногочисленные, продолговатые, изменчивой формы, с зауженным передним концом, 8—12 мкм дл., 2—4 мкм шир., с маленькой защипанной стигмой, пристенным хлоропластом, срединным или задним пиреноидом и передним ядром; освобождающиеся путем разбухания и последующего разрыва материнской оболочки.

Половое размножение не наблюдалось.

Песок.

США (штат Техас — г. Остин).

Хотя в диагнозе вида говорилось, что в ходе вегетативного деления образуются обычно пакеты из 8 клеток, в примечании к нему сообщается о возможности возникновения более крупных и мелких пакетов. Отдельные пакеты, как и одиночные клетки, лишены слизи. Последняя появляется только вокруг пакетов, собранных в группы, присутствует в жидких и агаровых культурах и хорошо видна без подкрашивания.

Клетки, составляющие пакеты, по мере старения культуры приобретают разнообразную форму и несколько расходятся. Отдельные пакеты, лежащие в общей слизи, могут распадаться, но клетки, как правило, остаются в общей слизи и освобождаются из нее лишь после переноса в свежую среду. В течение первых дней после переноса слизь постепенно растворяется, протекающие одновременно диссоциация пакетов и зооспориоз приводит к появлению в культуре многочисленных одиночных клеток. Зооспоры у *Ch. communis* образуются довольно трудно. Их можно наблюдать обычно на 3-й день после переноса водоросли в свежую среду. Период подвижности зооспор очень непродолжительный. Окраска старых агаровых культур зависит от количества в среде азота.

Данный вид отличается от наиболее близкого к нему вида *Ch. arenicola* более разнообразной и изменчивой формой вегетативных клеток в пакетах стареющих культур, присутствием слизи только вокруг комплексов, состоящих из отдельных пакетов, и положением стигмы в зооспоре.

13. *Chlorosarcinopsis variabilis* Trainor et Hilton (табл. 105, 21, 22).

Trainor, Hilton, 1966 : 156—159, fig. 1—10.

Пакеты правильные, размерные, окруженные слизью, в стареющих культурах приобретающие вид ветвящихся *Hormotila*-подобных колоний. Одиночные клетки шаровидные, 3,7—12,5 мкм в диам. Оболочка тонкая, с односторонне развитой слизью. Хлоропласт чашевидный, в зрелых клетках желто-зеленого цвета. Старые культуры зеленые с оранжевыми пятнами.

Зооспоры метаболитные, 7,5—15,8 мкм дл., 2,9—4,1 мкм шир., с пристенным хлоропластом и 1 пиреноидом.

Половое размножение не наблюдалось.

Почва с кукурузного поля.

США (штат Коннектикут).

От остальных видов рода *Ch. variabilis* отличается тем, что в старых культурах за счет одностороннего разрастания слизи на оболочке клеток водоросль образует ветвящиеся колонии, подобные таковым *Hormotila*. Второе особенностью вида, как подчеркивают его авторы, является образование на агаре колоний 2 типов: гладких и шершавых. Первые составлены преимущественно одиночными клетками, вторые — пакетами, причем клетки во втором случае постоянно крупнее.

14. *Chlorosarcinopsis gelatinosa* Chant. et Bold (табл. 107, 7—14).

Chantanachai, Bold, 1962 : 34—36, fig. 36—42, 105—108.

Пакеты обычно из 2—4 лежащих в одной плоскости клеток, соединенных общей слизью в большие скопления. Одиночные клетки шаровидные, до 6—10 мкм в диам. Оболочка тонкая, окруженная слизью. Хлоропласт глубококашевидный. Запасные продукты — многочисленные зерна крахмала и масла, в стареющих культурах окрашенное в оранжевый цвет. Ядро 1. Старые культуры ярко-оранжевого цвета.

Зооспоры по 4—8, удлиненные, со слегка заостренным передним концом, 6—8 мкм дл., 3—5 мкм шир., с передней стигмой, пристенным хлоропластом, задним пиреноидом и передним ядром; освобождающиеся путем разрыва материнской оболочки.

Половое размножение не наблюдалось.

Почвы

Саудовская Аравия. — Россия (Оренбург. обл.) (Андреева и др., 1983).

В первоописании вида пакеты клеток названы трехмерными. В более подробном, следующем за диагнозом описании говорится о том, что они обычно состоят из 2—4 клеток, которые лежат в одной плоскости. Эти пакеты в свою очередь, общей слизью могут объединяться в большие скопления. Вероятно, трехмерность следует относить к характеристике последних.

Клетки пакетов, как отмечают авторы вида, могут диссоциировать, но и пакеты, особенно в старых культурах, очень характерно для водоросли, вокруг одиночных клеток выявляется подкрашенная мегилловской синькой к одномесячного возраста. Клетки культур того же возраста и старше становятся ярко-оранжевыми в результате запасания значительного количества окрашенного масла.

От остальных видов, имеющих окруженные слизью пакеты, *Ch. gelatinosa* отличается тем, что пакеты состоят из небольшого числа клеток, расположенных в одной плоскости.

Род 11. *CLOROPLANA* Hollerb

Голлербах, 1936 : 232—235; Коршиков, 1953 : 202.

Клетки одиночные или рыхло соединенные в однослойные небольшие гинки. Одиночные клетки шаровидные или слегка эллипсоидные, в скоплениях угловатые. Оболочка тонкая. Хлоропласт 1, пристенный, глубококашевидный. Пиреноид 1.

Размножение путем десмосхизиса, идущего в 2 взаимно перпендикулярных направлениях, и зооспорами с 2 жгутиками одинаковой длины. Апланостомовое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Chloroplana terricola* Hollerb.

Характерной особенностью водоросли, с точки зрения автора рода, является наличие полярности у вегетативных клеток, которая проявляется в ориентации концов клеток в скоплениях: свободные от хлоропласта концы клеток всегда направлены к центру скопления, образующегося при вегетативном делении и первоначально состоящего из 4 клеток.

Род нуждается в дальнейшем изучении и, в первую очередь, в уточнении статуса зооспор, так как в диагнозе не имеется сведений о наличии или отсутствии оболочки. По мнению А. А. Коршикова (1953), зооспоры *Chloroplana* лишены оболочки. Требуется проверка и указание в первоописании на наличие у водоросли вегетативного деления. В литературе оно уже неоднократно подвергалось сомнению.

Chloroplana terricola Hollerb. (табл. 107, 15—17).

Голлербах, 1936 : 232—235, табл. 2, рис. 13—18.

Клетки 6,3—9,4, реже до 12,6 мкм в диам.; пластинчатые скопления клеток до 73 мкм в поперечнике. Оболочка очень тонкая. Хлоропласт ярко-зелено-глубококашевидный, с округлым, реже угловатым вырезом. Пиреноид крупный, отчетливый.

Зооспоры по 4, широкоэллипсоидные или слегка яйцевидные, около 4 мкм в диам., с чашевидным хлоропластом; стигма отсутствует.

Почвы, солончак.

Россия (Лен. обл. — окрестн. г. Луги, Моск. обл., Прибайкалье) (Андреева и др., 1975; Чаплинина, 1975).

Семейство 3 CHLOROKYBACEAE Rogers, Mattox et Stewart

Клетки, одиночные и собранные в пакеты, разной величины, заключены в общую гомогенную или слабослонистую мощную слизь. Пакеты правильные, иногда кубические, с тесно примыкающими друг к другу клетками, лежащими более или менее свободно, окружены слоем мягкой слизи, обычно сливающейся с общей. Одиночные клетки часто неправильные, короткоцилиндрические или слегка почковидные, с широкоокруглыми полюсами; клетки пакетов — полушаровидные или полуэллипсоидные, в поперечнике округло-3-4- или 8-угольные. Оболочка тонкая, легко ослизняющаяся; индивидуальная слизь обычно сливающаяся с общей. Хлоропласт 1, пристенный. Пиреноид 1, линзовидный. Между оболочкой и основанием хлоропласта расположен псевдопиреноид. Ядро 1.

Бесполое размножение путем десмохизиса, зооспорами и апланоспорами. Зооспоры метаболические, без оболочки, с 2 латеральными жгутиками одинаковой длины

Типовой род: *Chlorokybus* Geitl.
Моноинное семейство.

Род CHLOROKYBUS Geitl.

Geitler, 1942a : 49—51; 1942b : 1—29; 1955 : 20—24; Reith, 1972 : 330—342; Rogers et al., 1980 : 774

Пакеты в слизистых колониях содержат по 2—4—8 и более (до 64) клеток. Хлоропласт в зависимости от формы клетки чашевидный или корытообразный, сильно утонченный, двояковыпуклый или плосковыпуклый в основании, утончающийся к краю, сплошной или лопастной. Пиреноид 1, линзовидный, лежащий в утолщении хлоропласта и окруженный многочисленными мелкими свободно расположенными зёрнами крахмала. Между оболочкой и основанием хлоропласта обычно находится псевдопиреноид — бесцветное плосколинзовидное тело

Зооспоры со жгутиками, расположенными сбоку от центра переднего конца клетки, с 2 передними сократительными вакуолями, пристенным задним хлоропластом и 1 ядром; стигма отсутствует.

Половое размножение не наблюдалось.

Тип рода: *Chlorokybus atmophyticus* Geitl.

Моноинный род.

В первоописании рода был указан только один способ размножения — вегетативное клеточное деление. Позднее были обнаружены зооспоры и апланоспоры (Reith, 1972). При дальнейшем изучении водоросли (Rogers et al., 1980) выяснилось, что при некоторых условиях протопласт каждой клетки может превратиться в зооспору. Освобождение последних сопровождается дезинтеграцией и ослизнением пакетов. Зооспоры лишены настоящей оболочки, покрыты субмикроскопическими чешуйками. В момент остановки зооспоры округляются, втягивают жгутики и выделяют оболочку, которая располагается под слоем чешуек.

По мнению последних авторов, тонкие особенности строения зооспор свидетельствуют о родстве рода *Chlorokybus* с харовыми водорослями, куда они и предлагают перенести этот род с одновременным выделением соответствующих семейства и порядков.

Chlorokybus atmophyticus Geitl. (табл. 107, 18—22; табл. 108, 1—13).

Geitler, 1942a : 49—51, fig. 1; 1942b : 1—29, fig. 1—3; 1955 : 20—24, fig. 1—3; Reith, 1972 : 330—342, fig. 1—2, tab. 37—41; Андреева и др., 1985 : 18, рис. 5 : 1—3.

Слизистые колонии до нескольких мм или см, содержащие по 100—1000 и более клеток, обычно расположенных в кубических пакетах, реже одиночных.

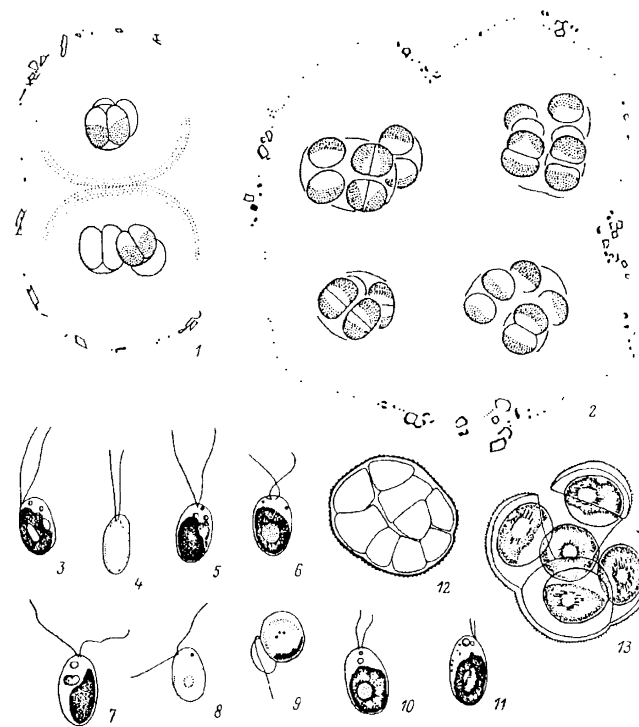


Таблица 108

1—13 — *Chlorokybus atmophyticus* Geitl. 1, 2 — колонии в естественных условиях, 3—5 — зооспоры (опа с разных сторон), 6—11 — зооспоры, втягивающие жгутики, 12 — спорангий, 13 — апланоспора (1, 2 — по Geitler, 1955; 3—13 — по Reith).

Молодые клетки 8—10 мкм в диам., зрелые — 17.5—22.5 мкм дл., 15—18 мкм шир.

Зооспоры эллипсоидные, 6.5—15.4 мкм дл., 4.5—6.5 мкм шир., со жгутиками 12—14 мкм дл.

На фундаменте обелиска, на почве и выработанных торфяниках.

Австрия (г. Вена). — Россия (Лен. и Киров. обл., Примор. край — к отроги Сихотэ-Алиня). — Украина (Полесье) (Андреева, Чаплыгина, 1989; Чаплыгина, 1996).

По-видимому, широко распространенный аэрофильный вид, приуроченный к районам с достаточно влажным климатом и нередко образующий в естественных условиях (на почве и других субстратах) макроскопические разрастания.

ЛИТЕРАТУРА

Андреева В. М. Новые виды *Chlorella Beijerinckii*. // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 12. С. 1735—1741.
 Андреева В. М. Род *Chlorella*. Морфология, систематика, принципы классификации. Л., 1975. 88 с.
 Андреева В. М. К таксономии рода *Mutuncella* Prantz (Chlorococcales, Chlorococcaceae). // Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 3. С. 442—460.
 Андреева В. М. *Pseudodictyosoccus rugatidialis* — новый род и вид из семейства Chlorococcaceae (Chlorococcales Chlorophyta). // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 9. С. 102—110.
 Андреева В. М. *Elliptochloris Tsch.-Woess* — новый для территории России род зеленых водорослей // Новости систематики низших растений. 1996. Т. 31. С. 3—8.
 Андреева В. М. Интересные и новые для почв России одноклеточные зеленые водоросли (Chlorophyta). // Новости систематики низших растений. 1998. Т. 32. С. 3—8.
 Андреева В. М., Лукницкая А. Ф. Коллекция культур зеленых водорослей лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LAVIK). // Коллекция микроводорослей в СССР (списки культур). Пушкино, 1988. С. 38—51.
 Андреева В. М., Лукницкая А. Ф. LAVIK — Коллекция культур зеленых водорослей лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР // Каталог культур микроводорослей в коллекциях СССР. М., 1991. С. 62—75.
 Андреева В. М., Слободникова Н. В. О почвенных водорослях стениных районов Прибалтики // Новости систематики низших растений. 1975. Т. 12. С. 81—88.
 Андреева В. М., Слободникова Н. В., Чаплыгина О. Я. О почвенных водорослях Оренбургской области // Новости систематики низших растений. 1983. Т. 20. С. 3—10.
 Андреева В. М., Стрелкова Л. А. Коллекция культур водорослей в лаборатории альгологии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР // Культивирование коллекционных штаммов водорослей. Л., 1983. С. 92—104.
 Андреева В. М., Чаплыгина О. Я. Почвенные хлорококковые и хлоросарциновые водоросли Лазовского заповедника (Приморский край). // Новости систематики низших растений. 1989. Т. 26. С. 7—17.
 Андреева В. М., Чаплыгина О. Я. Неподвижные зеленые микроводоросли в почвах России и некоторых сопредельных территориях // Ботан. журн. 1996. Т. 81, № 1. С. 52—58.
 Андреева В. М., Чаплыгина О. Я., Стрелкова Л. А. Почвенные хлорококковые и хлоросарциновые водоросли Украинского Полесья // Новости систематики низших растений. 1985. Т. 22. С. 3—20.
 Андреева В. М., Чаплыгина О. Я., Стрелкова Л. А. Почвенные хлорококковые и хлоросарциновые водоросли Кировской области // Новости систематики низших растений. 1986. Т. 23. С. 3—13.
 (Артари А.) Artari A. Untersuchungen über Entwicklung und Systematik einiger Protococcoiden // Bull. Soc. Imp. Naturalist. Moscou. N 5. 1892. T. 6, N 1. S. 222—262.
 (Артари А.) Artari A. Der Einfluss der Konzentrationen der Nahrlosungen auf die Entwicklung einiger grüner Algen. // Jahrb. Wissensch. Bot. 1906. Bd 43, N 1. S. 176—214.
 Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Водоросли. Справочник. Киев, 1989. 605 с.
 Воденичаров Д., Бендерлиев К. *Kentrosphaera gibberosa* sp. nov. (Chlorococcales). // Науч. тр. Высш. пед. ин-та. Пловдив. Математика, физика, химия, биология. 1971. Т. 9, № 1. С. 119—127.
 Воронихин Н. Н., Шлапина Е. В. Водоросли // Жизнь пресных вод СССР. 1949. Т. 2. С. 357—477.
 Голдербак М. М. К вопросу о составе и распространении водорослей в почвах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 2. Спор. раст. 1936. Вып. 3. С. 99—302.
 Голдербак М. М., Зауер Л. М. Методы изучения водорослей в растительных сообществах // Полевая геоботаника. 1959. Т. 1. С. 399—411.
 Голдербак М. М., Матвиенко А. М., Николаев Н. И. и др. Водоросли // Жизнь растений. 1977. Т. 3. 487 с.
 Голдербак М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. Л., 1969. 228 с.
 Громов Б. В., Гаврилова О. В. Ультраструктура зооспор одноклеточной водоросли *Bracteacoccus minor* (Chlorophyta, Chlorococcales). // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 1. С. 66—71.
 Демченко Э. Н. Новый вид рода *Chlorococcum* Meneghinii Starr (Chlorophyta, Chlorococcaceae). // Альгология. 1996. Т. 6, № 2. С. 199—204.

Клишко К. В. Получение культур от отдельных клеток у хлореллы // Исследования по генетике. Сб. 1. Л. С. 50—54.
 Квитко К. В., Хропова В. П. Индуцированные ультрафиолетом и спонтанные мутации *Chlorella vu Beijerinckii*. // Вести Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1963. № 9, вып. 2. С. 150—156.
 Константинова И. А. Ультраструктура и систематическое положение *Chlorococcum novae-angliae* (Chlorophyta, Chlorococcales). // Ботан. журн. 1998. Т. 83, № 7. С. 77—80.
 (Коршиков А. А.) Korshikov A. A. On some new organisms from the groups Volvocales and Protococcales on the genetic relations of these groups // Arch. Protistenk. 1926. Bd 55, N 3. P. 439—503.
 Коршиков О. А. Пядлас протококковых (Protococcineae). // Визначник прісноводних водоростей України. РСР. V. Київ, 1953. 437 с.
 Масюк Н. П. О типах морфологической структуры тела водорослей и основных направлениях их эволюции. // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 8. С. 1009—1017.
 Масюк Н. П. Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. Киев, 1993. 232 с.
 Матвиенко А. М. Класс протококковые (Protococcophyceae). // Жизнь растений. Т. 3. Водоросли, лишайники. 1977. С. 273—281.
 Миллер В. В. *Follicularia*, новый род зеленых водорослей // Рус. архив протистологии. 1924. Т. 3, № 3. С. 153—173.
 Миллер В. В. *Borodinella*, новый род зеленых водорослей // Рус. архив протистологии. 1927. Т. 4, № 3. С. 209—223.
 Насон Г. А. К морфологии низших водорослей. 2. Об односпорах у *Stichococcus bacillaris* Nag. и *Chlorococcum krugeri* (Chlorothecium saccharophilum Krüger) Nads. // Изв. Императорского Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. 1906. Т. 6, № 5—6. С. 3—13.
 Некрасова К. А. Использование мембранных фильтров в почвенно-альгологических исследованиях // Альгология. 1977. Т. 38, № 1. С. 41—47.
 Седова Т. В. Основы цитологии водорослей. Л., 1977. 171 с.
 Седова Т. В. Карпология водорослей СПб., 1996. 368 с.
 Седова Т. В., Константинова И. А. Ультраструктура видов рода *Chlorococcum* (Chlorophyta, Chlorococcales). // Ботан. журн. 1994. Т. 79, № 3. С. 40—46.
 Топачевский А. В., Масюк Н. П. Пресноводные водоросли Украинской ССР. Киев, 1984. 333 с.
 (Фаминцин А., Баранецкий О.) Faminzin A., Baranetzky O. Zur Entwicklungsgeschichte der Gonidie. // Zooporenbildung der Flechten // Mem. Acad. Imp. Sci. St.-Petersbourg. Ser. 7. 1867. T. 11, N 9. S. 1—6.
 Чаплыгина О. Я. Почвенные водоросли лесного злаково-разнотравного луга и влияние скшивания на их состав и распространение // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 6. С. 874—881.
 Чаплыгина О. Я. Почвенные водоросли основных и еловых лесов Московской области // Ботан. журн. Т. 61, № 8. С. 1077—1088.
 Чаплыгина О. Я. О двух видах рода *Bracteacoccus* (Chlorophyta, Chlorococcales), выделенных из почв СССР // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 5. С. 611—616.
 Чаплыгина О. Я. Почвенные хлорококковые и хлоросарциновые водоросли Бадахша (Туркмения). // Новости систематики низших растений. 1987. Т. 24. С. 81—92.
 Чаплыгина О. Я. Почвенные неподвижные одноклеточные и колоннальные зеленые водоросли (Tetrasyn Chlorococcales, Chlorococcales, Chactophorales) Варобского ущелья // Новости систематики низших растений. 1992. Т. 28. С. 47—55.
 Чаплыгина О. Я. Почвенные водоросли Нижне-Сырьского заповедника // Новости систематики низших растений. 1996. Т. 31. С. 53—57.
 Штина Э. А., Голдербак М. М. Экология почвенных водорослей. М., 1976. 143 с.
 Штина Э. А., Андреева В. М., Кузьякина Т. П. Заселение водорослями вулканических субстратов // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 8. С. 33—42.
 Ahmadjian V. Some new and interesting species of Trebouxiia, a genus of lichenized algae // Amer. J. Bot. Vol. 47, N 8. P. 677—683.
 Ahmadjian V. A guide to the algae occurring as lichen symbionts. Isolation, culture, cultural physiology. identification // Phycologia. 1967. Vol. 6, N 2—3. P. 128—160.
 Ålvik G. Plankton-algen Norwegischer Austerpollen. 1. Systematik und Vorkommen der Arten // Berg. Mu. Arbok. 1934. N 6. S. 1—47.
 Anderson D. J., Nichols H. W. Chlorophycean algae from limestone springs // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55. P. 205—213.
 Arce G., Bold H. C. Some Chlorophyceae from Cuban soil // Amer. J. Bot. 1958. Vol. 45, N 6. P. 492—503.
 Archibald P. A. *Pseudochlorococcum*, a new chlorococcal genus // J. Phycol. 1970. Vol. 6, N 2. P. 127—131.
 Archibald P. A. The genus *Nautococcus* Korshikov (Chlorophyceae, Chlorococcales). // Phycologia. 1972. Vol. 11. P. 207—212.
 Archibald P. A. The genus *Neochloris* Starr (Chlorophyceae, Chlorococcales). // Phycologia. 1973. Vol. 12, N 1. P. 187—193.
 Archibald P. A. *Trebouxia* de Puymaly (Chlorophyceae, Chlorococcales) and *Pseudotrebouxia* gen. nov. (Chlorophyceae, Chlorococcales). // Phycologia. 1975. Vol. 14, N 3. P. 125—137.
 Archibald P. A. Descriptions of new edaphic and aquatic species of *Chlorococcum* Meneghini (Chlorococcales). // Brit. Phycol. J. 1979. Vol. 14, N 4. P. 305—312.
 Archibald P. A. *Chlorococcum pamiricum* and *C. salinum*, two new species of the Chlorophyceae from C. Asia // Brit. Phycol. J. 1988. Vol. 23, N 2. P. 121—128.
 Archibald P. A., Bold H. C. Phycological Studies. 11. The genus *Chlorococcum* Meneghini // Univ. Texas. 1970a. N 7015. P. 1—115.

- Archibald P. A., Bold H. C. Reclassification of three unicellular green algae // *Phytomorphology*. 1970b (1971) Vol. 20, N 4 P 383—389
- Arneson R. D. Pseudotetracyctis, a new chlorosarcinacean alga // *J. Phycol.* 1973 Vol. 9, N 1 P. 10—14.
- Beck-Mannagetta G. Neue Grünalgen aus Kärnten // *Arch. Protistenk.* 1926 Bd 55, N 1 S. 173—183
- Beijerinck M. W. Culturversuche mit Zoochlorellen, Lichnengoniden und anderen niederen Algen // *Bot. Z.* 1890 Bd 48, N 47 S. 757—768.
- Beijerinck M. W. Chlorella variegata, ein bunter Mikrobe // *Rec. Trav. Bot. Neer* 1904 Bd 1 S. 14—27.
- Beijerinck M. W. Mutation bei Mikroben // *Folia microbiol.* 1912 Bd 1, N 1—2 S. 1—97
- Bischoff H. W., Bold H. C. Phycological Studies. 4 Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species // *Univ. Texas Publ.* 1963 N 6318 P. 1—95
- Bold H. C. Life history and cell structure of *Chlorococcum infusum* // *Bull. Torrey Bot. Club.* (1930) 1931 Vol. 57, N 9 P. 577—604
- Bold H. C. Three new chlorophycean algae // *Amer. J. Bot.* 1958 Vol. 45, N 10, P. 737—743
- Bold H. C., MacEntee F. J. Phycological notes. 3. Two new sacculate unicellular Chlorophyceae // *J. Phycol.* 1974 Vol. 10, N 2 P. 189—193
- Bold H. C., Slocum R. D., King J. M., MacEntee F. J. *Palmellopsis muralis* sp. nov. (Chlorophyceae, Tetrasporales, Palmellaceae) // *J. Phycol.* 1981. Vol. 17, N 1 P. 9—14
- Bold H. C., Wynne M. J. Introduction to the algae. Structure and reproduction New Jersey, 1978. 706 p.
- Borzi A. Studi Algologici 1 Messina, 1883 112 p
- Bourrelly P. Notes sur quelques Chlorococcales // *Bull. Mus. nat. hist. natur.* 1951 Vol. 23, N 6, P. 673—684
- Bourrelly P. Les algues d'eau douce 1 Les algues vertes. Paris, 1966 511 p
- Bourrelly P. Les algues d'eau douce 1 Les algues vertes. Paris, 1972 572 p
- Brand F., Stockmayer S. Analyse der aerophilen Grünalgenanflüge insbesondere der proto-pleurococoiden Formen // *Arch. Protistenk.* 1925 Bd 52, N 2 S. 265—355
- Brandt K. Ueber das Zusammenleben von Thieren und Algen // *Arch. Anatom. und Physiol.* 1881 N 1—2 S. 570—574
- Braun A. Betrachtungen über die Erscheinung der Verjungung in Natur, insbesondere in der Lebens- und Bildungsgeschichte der Pflanze. Leipzig, 1851 363 S.
- Braun A. Algae unicellularum genera nova et minus cognita Lipsiae, 1855 111 p
- Bristol B. M. On the life-history and cytology of *Chlorochytrium grande* sp. nov. // *Ann. bot.* 1917 Vol. 31, N 121 P. 107—126
- Bristol B. M. A review of the genus *Chlorochytrium* Cohn // *J. Linn. Soc. Bot.* 1920. Vol. 45 P. 1—28
- Broadly P. A. Six new species of terrestrial algae from Signy Island, South Orkney Islands, Antarctica // *Brit. Phycol. J.* 1976 Vol. 11, N 4 P. 387—405
- Broadly P. A. A new genus and two new species of terrestrial chlorophycean algae from Signy Island, South Orkney Islands, Antarctica // *Brit. Phycol. J.* 1977. Vol. 12, N 1 P. 7—15
- Broadly P. A. New records of chlorophycean microalgae cultures from Antarctic terrestrial habitats // *Nova Hedwigia* 1982. Bd 36, N 2—4 P. 445—484
- Brown R. M., Bold H. C. Phycological studies. 5 Comparative studies of the algal genera *Tetracyctis* and *Chlorococcum* // *Univ. Texas Publ.* 1964 N 6417 P. 1—213
- Brunnthaler J. Protococcales // *Süßwasserflora Deutschlands, Österreich und der Schweiz*. H. 5. Jena, 1915. S. 52—205.
- Chantanaechar Sr., Bold H. C. Phycological Studies. 2. Some algae from arid soils // *Univ. Texas Publ.* 1962. N 6218 P. 1—75
- Chick H. A study of unicellular green algae, occurring in polluted water, with especial references to its nitrogenous metabolism // *Proc. Roy. Soc. London B.* 1903 Vol. 71. P. 458—476
- Chodat R. Matériaux pour servir à l'histoire des Protococcales // *Bull. Herb. Boiss.* 1894. Vol. 2. P. 585—616
- Chodat R. Études de biologie lacustre // *Bull. Herb. Boiss.* 1897. Vol. 5, N 5 P. 199—314.
- Chodat R. Étude critique et expérimentale sur le polymorphisme des algues. Genève, 1909 165 p.
- Chodat R. Monographies d'algues en culture pure // *Matér. fl. crypt. Suisse* 1913 Vol. 4, N 2 P. 1—266
- Chodat R. Matériaux pour l'histoire des algues de la Suisse // *Bull. Soc. bot. Genève.* 1922. Vol. 29. P. 66—114.
- Cohn F. Ueber parasitische Algen // *Beitr. Biol. Pflanz.* 1872. Bd 1, N 2. S. 87—108
- Collins F. S. The green algae of North America // *Tufts College Stud. Sci.* 1909. Ser. 2 P. 79—480
- Conrad W., Kufferath H. Addition à la flore algologique de la Belgique // *Bull. Soc. roy. bot. Belg.* 1912. T. 49. P. 293—335
- Cox E. R. A new *Murellopsis* species (Chlorophyceae) from Tennessee soil // *Phycologia*. 1971 Vol. 10, N 1 P. 7—10.
- Cox E. R., Deason T. R. *Axiosphaera* and *Heterotetracyctis*, new chlorosphaeracean genera from Tennessee soil // *J. Phycol.* 1968. Vol. 4, N 3 P. 240—249.
- Dangeard P. Mémoire sur un genre nouveau d'Hétérocontées le *Fremya sphagnii* // *Botaniste*. 1934. Ser. 26 P. 673—694
- Dangeard P. Sur quelques algues vertes marines nouvelles observées en culture // *Botaniste*. 1966. Ser. 49, fas. 1—6 P. 5—45
- Deason T. R. Three Chlorophyceae from Alabama soil // *Amer. J. Bot.* 1959 Vol. 46, N 8, P. 572—578.
- Deason T. R. Some observations on the fine structure of vegetative and dividing cells of *Chlorococcum echinogonium* // *J. Phycol.* 1965 Vol. 1, N 3 P. 97—102.
- Deason T. R. *Pulchrasphaera*, a new chlorococcalean genus // *J. Phycol.* 1967 Vol. 3, N 1, P. 19—21
- Deason T. R. The genera *Spongioococcum* and *Neospongioococcum* I. The genus *Spongioococcum* and the multiciliate species of the genus *Neospongioococcum* // *Phycologia* 1971 Vol. 10, N 1, P. 17—27
- Deason T. R. The genera *Spongioococcum* and *Neospongioococcum* (Chlorophyceae, Chlorococcales) 3 species, biochemical characteristics and a summary key // *Phycologia*. 1976 Vol. 15, N 2 P. 197—214
- Deason T. R. A discussion of the classes Chlamydomphaceae and Chlorophyceae and their subordinate taxa // *Syst. and Evol.* 1984 Vol. 146, N 1—2, P. 75—86.
- Deason T. R., Bold H. C. Phycological studies 1 Exploratory studies of Texas soil algae // *Univ. Texas Publ.* N 6022. P. 1—72
- Deason T. R., Cox E. R. The genera *Spongioococcum* and *Neospongioococcum* 2 Species of *Neospongioococcum* with labile walls // *Phycologia* 1971 Vol. 10, N 2—3 P. 255—262
- Deason T. R., Floyd G. L. Comparative ultrastructure of three species of *Chlorosarcina* (Chlorosarcina Chlorophyta) // *J. Phycol.* 1987 Vol. 23, N 2 P. 187—195
- Deason T. R., Herndon W. R. Three new green coccoid zoospore-producing algae from the Great Smoky Mountains, Tennessee, U. S. A // *Plant Syst. and Evol.* 1989 Vol. 164, N 1—4 P. 123—132
- Deason T. R., Ryals P. E., O'Kelley J. C., Bullock K. W. Fine structure of mitosis and cleavage in *Friedrichia israelensis* (Chlorophyceae, Chlorosarcinaceae) // *J. Phycol.* 1979 Vol. 15, N 4 P. 452—457
- Deason T. R., Silva P. C., Watanabe S., Floyd G. L. Taxonomic status of the species of the green algal *Neochloris* // *Plant Syst. and Evol.* 1991 Vol. 177, N 3—4 P. 213—219
- Desortová B. Some interesting algae from soil // *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 46 1974. Algological Studies V P. 135—139
- Dykstra R. F. *Borodinellopsis texensis* gen. et sp. nov. A new alga from the Texas Gulf coast // *Parker Brown R. M. Contributions in Phycology* Lawrence. 1971 P. 1—8
- Dünz C. *Chlorella zofingensis*, eine neue Bodenalge // *Ber. Schweiz. bot. Ges.* 1934 Bd 43, N 1 S. 127—131
- Ettl H. Grundriss der allgemeinen Algologie. Jena, 1980 549 S.
- Ettl H. Die neue Klasse Chlamydomphaceae, eine natürliche Gruppe der Grünalgen (Chlorophyta) // *Plant. Syst. Evol.* 1981 Vol. 137, N 1—2 P. 107—126
- Ettl H., Gärtner G. Taxonomic and nomenclatural changes and descriptions of new taxa of the Tetrasporales Chlorococcales and Gloeodendiales (Chlorophyta, Chlamydomphaceae and Chlorophyceae) // *Nova Hedwigia* 1987 Bd 44, N 3—4 S. 509—517
- Ettl H., Gärtner G. Neue Glederation der Gattung *Neospongioococcum* Deason (Chlorophyta, Chlamydomphaceae) // *Nova Hedwigia* 1988a Bd 47, N 1—2 S. 241—246.
- Ettl H., Gärtner G. Eine Neugliederung der Gattungen *Macrochloris* Korschikoff und *Deasonia* Litt. et Kt. (Chlamydomphaceae, Chlorococcales, Actinochloridaceae) // *Nova Hedwigia* 1988b Bd 47, N 3—4 S. 358
- Ettl H., Gärtner G. Chlorophyta 2. Tetrasporales, Chlorococcales, Gloeodendiales // *Süßwasserflora von Europa*, Bd 10. Jena, 1988c 436 S.
- Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Stuttgart, 1995 680 S.
- Ettl H., Komárek J. Was versteht man unter dem Begriff «coccale Grünalgen»? // *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 1982 N 4 S. 345—374
- Fawley M. W., Stewart K. D., Mattox K. R. The novel light-harvesting pigment-protein complex of *Mantidium squamata* (Chlorophyta) phylogenetic implications // *J. Mol. Evol.* 1986 Vol. 23 P. 168—176
- Floyd G. L., Watanabe S., Deason T. R. Comparative ultrastructure of the zoospores of eight species of *Chlamydomphaceae* // *Arch. Protistenk.* 1993 Bd 143, N 1 S. 63—73
- Floyd G. L., Wilcox L. W., Watanabe S. Structure and flagellar beat in *Heterochlamydomonas macquahai*, a unicellular green alga with unequal flagella and parallel basal bodies // *Cryptogamic Bot.* 1990 Vol. 2 P. 332—339
- Fott B. Taxonomie drobnohledné flory našich vod // *Preslia*. 1957 Bd 29, N 4. S. 278—319
- Fott B. Notes on the taxonomy and morphology of some algae cultivated in the collection of algae at the Department, Charles University of Prague // *Acta Univ. carol. Biol.* 1968 N 3 P. 223—240
- Fott B. Taxonomische Übertragungen und Namensänderungen unter den Algen 4 Chlorophyceae und Lulphyceae // *Preslia* 1971a Bd 43, N 4 S. 289—303.
- Fott B. Algenkunde. Jena, 1971b. 581 S.
- Fott B. Taxonomische Übertragungen und Namensänderungen unter den Algen 5 Tetrasporales // *Preslia* 1971b Bd 44, N 3 S. 193—207
- Fott B. Chlorophyceae (Grünalgen). Ordnung Tetrasporales // *Die Binnengewässer* Stuttgart, 1972b Bd 16 116 S.
- Fott B. Taxonomie der palmelloiden Chlorococcales (Familie Palmelloaceae) // *Preslia* 1974 Bd 46, N 1 S. 31
- Fott B. Übersicht der Familie der Characiaceae (Chlorococcales) mit taxonomischen Namensänderungen Neubeschreibungen // *Preslia* 1975 Bd 47, N 3. S. 211—230
- Fott B. *Scotellopsis*, eine neue Gattung aus der gleichnamigen Unterfamilie *Scotellopsidoideae* (Oocysto-Chlorococcales), nebst Bemerkungen zu den verwandten Gattungen // *Preslia* 1976a Bd 48, N 4 S. 289—296
- Fott B. *Choricystis*, eine neue Gattung der Chlorococcales (Chlorophyceae) // *Arch. Hydrobiol. Suppl.* 49 1976b. Algological Studies 17 S. 382—388
- Fott B. Nomenklatorische Änderungen bei einigen Chlorokokkalalgen // *Preslia* 1981 Bd 53, N 1, S. 1—7
- Fott B., Kalina T. Zur Klärung einiger tetrakonten Grünalgen // *Preslia* 1965, Bd 37, N 4 S. 369—370
- Fott B., Lochhead R., Clementson H. Taxonomie der Arten *Chlorella ultrasquamata* Clem. et Fott und *Chlorella fuscata* Shub. et Kraus // *Arch. Protistenk.* 1975. Bd 117, N 3 S. 288—296.
- Fott B., Nováková M. A monograph of the genus *Chlorella*. The fresh water species // *Studies in Phycology*. Pt. 1969 P. 10—74.

- Fott B., Nováková M. Taxonomy of the palmelloid genera *Gloeocystis* Nageli and *Palmogloea* Kützinger (Chlorophyceae) // Arch. Protistenk. 1971. Bd 113, N 4 S 322—333
- Fott B., Truncová E. List of species in the culture collection of algae at the department of botany of Charles University // Acta Univ. carol. Biol. 1964. N 2. P. 97—110
- Friedl T. Evolution of the polyphyletic genus *Pleurastrum* (Chlorophyta): inferences from nuclear-encoded ribosomal DNA sequences and motile cell ultrastructure // Phycologia. 1996. Vol. 35, N 5. P. 456—469.
- Friedmann L., Ocampo-Paus R. A new *Chlorosarcinopsis* from the Negev desert // J. Phycol. 1965a. Vol. 1, N 4. P. 185—191.
- Friedmann L., Ocampo-Paus R. *Bracteococcus minor* (Chodat) Petrová var. *desertorum* n. var., a remarkable alga from the Negev // Nova Hedwigia. 1965b. Bd 10, N 3—4. S. 481—494
- Fritsch F. E. Freshwater algae collected in the South Orkneys by R. N. Rudmose Brown of the Scottish National Antarctic Expedition 1902—1904 // J. Linn. Soc. Bot. 1912. Vol. 10, 1911/12. P. 293—338
- Fritsch F. E. The structure and reproduction of the algae. Cambridge, 1956. Vol. 1. 791 p
- Fritsch F. E., John R. P. An ecological and taxonomical study of the algae of British soils. 2. Consideration of the species observed // Ann. Bot. N. S. 1942. Vol. 6, N 23. P. 371—412
- Gärtner G. Die Gattung *Trebouxia* Pymaly (Chlorophyceae) // Arch. Hydrobiol. Suppl. 1985. Bd 71, N 4. S. 495—548.
- Gärtner G., Ettl H. Neue Gliederung der Gattung *Chlorococcum* Meneghini (Chlorophyta, Chlamydomonadales, Chlorococcales) // Nova Hedwigia. 1988. Bd 47, N 3—4. S. 271—278
- Geitler L. Neue luftlebige Algen aus Wien // Österr. Bot. Z. 1942a. Bd 91, N 1. S. 49—51
- Geitler L. Morphologie, Entwicklungsgeschichte und Systematik neuer bemerkenswerter atmosphärischer Algen // Flora. 1942b. N F. Bd 36, N 1. S. 1—29.
- Geitler L. Über die cytologische bemerkenswerte Chlorophyceae *Chlorokybus atmophyticus* // Österr. Bot. Z. 1955. Bd 102, N 1. S. 20—24.
- Geitler L. Über die Flechtentalge *Myrmecia biatorellae* // Österr. Bot. Z. 1962. Bd 109, N 1—2. S. 41—44
- Geitler L. Über Hautorien bei Flechten und über *Myrmecia biatorellae* in *Psora globifera* // Österr. Bot. Z. 1963. Bd 110, N 2—3. S. 270—280
- Geitler L. Notizen über einige wenig bekannte Grünalgen und eine neue Chytridiale // Österr. Bot. Z. 1965. Bd 112, N 4. S. 603—609.
- Geitler L. Die chlorococcalen *Dietyochloris* und *Dietyochloropsis* nov. gen. // Österr. Bot. Z. 1966. Bd 113, N 1. S. 155—164.
- Gerevick R. Zur Kenntnis der nördlichen Chlorophyceae // Beih. Bot. Centralbl. 1907. Bd 21, Abt. 2. S. 221—290
- Greville R. K. Scottish cryptogamic flora. Vol. 5. Edinburgh, 1827. 301 p
- Groover R. D., Bold H. C. *Ourococcus bicaudatus* (A. Braun) Grob. // Bull. Soc. bot. Genève. 1909. Ser. 2. Vol. 1. P. 357—358
- Groover R. D., Bold H. C. Physiological studies. 8. The taxonomy and comparative physiology of the *Chlorosarcinopsis* and certain other edaphic algae // Univ. Texas Publ. 1969. N 6907. P. 1—165
- Groover R. D., Hofstetter A. M. *Phanophila terrestris*, a new green alga from Tennessee soils // Tulane Stud. Zool. and Bot. 1969. Vol. 15. P. 75—80
- Guillard R. L., Bold H. C., Mac Intee F. J. Four new unicellular chlorophycean algae from mixohaline habitats // Phycologia. 1975. Vol. 14, N 1. P. 13—24.
- Hansgirg A. Prodröm der Algenflora von Böhmen. Teil I. Prag, 1886. 288 S.
- Hansgirg A. Über die Süßwasser-Algen-Gattungen *Trochiscia* Kütz. (*Acanthococcus* Lagerh., *Glochiococcus* De Toni) und *Tetraëdron* Kütz. (*Astericum* Corda, *Polyedrium* Nag., *Cerasterias* Reinsch) // Hedwigia. 1888. Bd 27, N 5—6. S. 126—132
- Heering W. Die Süßwasser-Algen Schleswig-Holsteins. I. Einleitung. Heterokontae. Hamburg, 1906. 90 S.
- Herrndon W. Studies on chlorosphaeracean algae from soil // Amer. J. Bot. 1958a. Vol. 45, N 4. P. 298—307.
- Herrndon W. Some new species of chlorococcalean algae // Amer. J. Bot. 1958b. Vol. 45, N 4. P. 308—323
- Hildreth K. C., Ahmadjian V. A study of *Trebouxia* and *Pseudotrebouxia* isolated from different lichens // Lichenologist. 1981. Vol. 13, N 1. P. 65—86.
- Hindák F. A contribution to the systematics of the family *Ankistrodesmaceae* (Chlorophyceae) // Algological Studies 1. Trebon, 1970. P. 7—32.
- Hindák F. Studies on the chlorococcal algae (Chlorophyceae) // Biol. pr. 1977. Vol. 23, N 4. P. 1—190.
- Hindák F. The genus *Gloeocystis* (Chlorococcales, Chlorophyceae) // Preslia. 1978. Bd 50, N 1. S. 3—11.
- Hindák F. Three new species of green algae (Chlorophyceae) // Preslia. 1980. Bd 52, N 4. S. 289—298
- Hindák F. Taxonomic position of the chlorococcal alga *Chlorella zofingiensis* Donz 1934 (Chlorophyceae) // Arch. Hydrobiol. Suppl. 63. 1982. Algological Studies 30. P. 13—23
- Hindák F. Studies on the chlorococcal algae (Chlorophyceae). 3 // Biol. pr. 1984. Vol. 30, N 1. P. 1—308.
- Hindák F. Studies on the chlorococcal algae (Chlorophyceae). 4 // Biol. pr. 1988. Vol. 34, N 1—2. P. 1—263
- Hoek C. van den. Nomenclatorial typification of some unicellular and colonial algae // Nova Hedwigia. 1963. Bd 6, N 3—4. S. 277—296.
- Hoek C. van den, Mann D. G., Jahns H. M. Algae. An introduction to phylogeny. Cambridge, 1995. 623 p.
- Hoek C. van den, Stam W. T., Olsen J. L. The emergence of a new Chlorophyta system and Dr. Kormann's contribution thereto // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1988. Vol. 42, N 3. P. 339—383.
- Hoek C. van den, Stam W. T., Olsen J. L. The Chlorophyta: systematics and phylogeny // Phylogenetic changes in peroxisomes of algae. Phylogeny of Plant Peroxisomes. University Oldenburg. 1992. P. 330—368.
- Iyengar M. O. P. Contributions to our knowledge of South Indian algae. 7 // Proc. Indian Acad. Sci. B. 1974. Vol. 79, N 6. P. 236—250.
- Jaag O. *Coccomyxa* Schmidle. Monographie einer Algengattung // Beitr. Kryptogamenflora Schweiz. 1933. Bd 8, N 1. S. 1—132
- Kalina T., Punčochářová M. Taxonomy and morphological comparison of three chlorococcal algae. *Scotiooocystiformis* Lund, *Enallax coelastroides* (Bohlin) Skuja and *Scenedesmus costatus* Schmidle // Arch. Hydrobiol. Suppl. 51. 1977. Algological Studies 19. P. 105—141.
- Kalina T., Punčochářová M. Taxonomy of the subfamily *Scotiooocystoideae* Fott 1976 (Chlorellaceae, Chlorococcales) // Arch. Hydrobiol. Suppl. Bd 73, N 4. 1987. Algological Studies 45. P. 473—521.
- Kanthamma S. On the life-history of *Characium terrestris* sp. nov. // J. Indian Bot. Soc. Madras. 1940. Vol. N 3—4. P. 171—174
- Kessler E., Czjzek P.-Ch., Fott B., Nováková M. Über *Halochlorella rubescens* Dangeard // Arch. Protistenk. Bd 110, N 4. S. 462—467.
- King J. M. *Gloeococcus minutissimus* sp. nov. isolated from soil // J. Phycol. 1973. Vol. 9, N 3. P. 349—352
- Komárek J. *Apodochloris* gen. nov. // Preslia. 1959. Bd 31, N 3. S. 318—319
- Komárek J. Polynuclearity of vegetative cells in coccal green algae from the family *Neochloridaceae* // Protistenk. 1989. Bd 137, N 3. P. 255—273
- Komárek J., Fott B. Chlorophyceae (Grünalgen). Ordnung Chlorococcales // Die Binnengewässer. Bd 16, 117. 1. Stuttgart, 1983. 1044 S.
- Komárek J., Kováčik L. The genus *Chlorotetraedron* Mac Intee et al. (Protosiphonales, Chlorophyceae) // Pr. 1985. Bd 57, N 4. P. 289—297
- Komárek J., Perman J. Review of the genus *Dietyosphaerium* (Chlorococcales) // Arch. Hydrobiol. Suppl. 51. 1978. P. 233—297
- Kouwets F. A. C. Comparative ultrastructure of sporulation in six species of *Neochloris* (Chlorophyta) // Phycologia. 1995. Vol. 34, N 6. P. 486—500
- Kováčik L. Taxonomic review of the genus *Tetraedron* (Chlorococcales) // Arch. Hydrobiol. Suppl. 46. 1. Algological Studies 13. P. 354—391
- Krüger W. Kurze Charakteristika einiger milderer Organismen im Safffluss der Laubbaume // Hedwigia. Bd 33. S. 241—266
- Krüger W. Beiträge zur Kenntnis der Organismen des Saffflusses der Laubbaume. 2. Über zwei aus Saffthun rein gezüchtete Algen // Beitr. Physiol. und Morphol. Nied. Organ. 1894b. N 4. S. 69—116
- Kützing F. T. *Phycologia generalis* oder: Anatomie, Physiologie und Systematik der Tange. Leipzig, 1843. 440 S.
- Kützing F. T. *Phycologia germanica*, die Deutschlands Algen in bündigen Beschreibungen. Nordhausen, 1840. 240 S.
- Kützing F. T. *Tabulae Phycologicae*. 1. Leipzig, 1845—1849. 54 p
- Kützing F. T. *Species Algarum*. Leipzig, 1849. 922 S.
- Lee K. W., Bold H. C. *Phycological Studies*. 12. *Characium*-like algae of the South Pacific and Malaysian at
- Loefer J. Isolation and growth characteristics of the «*Zoochlorella*» of *Paramecium bursaria* // Amer. Midland Nat. 1936. Vol. 70. P. 184—188
- Lund J. W. G. Observations on soil algae. 2. Notes on groups other than diatoms // New Phytologist. London. 1. Vol. 46, N 1. P. 35—60.
- Lund J. W. G. Four new green algae // Rev. algol. N. S. 1957. Vol. 3, N 1. P. 26—44
- Mac Intee F. J., Bold H. C., Archibald P. A. Notes on some edaphic algae of the South Pacific and Malaysian at with special reference to *Pseudotetraedron* polymorphum gen. et spec. nov. // Soil Sci. 1977. Vol. 124, P. 161—166
- Mac Intee F. J., Bold H. C., Archibald P. A. Correction of the name *Pseudotetraedron* polymorphum (Chlorophyceae) // J. Phycol. 1978. Vol. 14, N 2. P. 234.
- Mains F. Einige neue Chlorophyteen (Tetrasporales und Protococcales) // Arch. Protistenk. 1928. Bd 64, N 1. S. 93—94.
- Marchand L. Synopses et tableau synoptique des familles qui composent la Classe des Phycophytes (Algae, Diatomées et Bactéries). Sous-regne des Cryptogames. Paris, 1895. 20 p.
- Mattox K. R., Stewart K. D. Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology. Systematics of the green algae. London, 1984. P. 29—72
- McLean R. J., Trainor F. R. *Fasciculochloris*, a new chlorosphaeracean alga from a Connecticut soil // Phycologia. 1965. Vol. 4, N 3. P. 145—148.
- Melkonian M. The flagellar root system of zoospores of the green alga *Chlorosarcinopsis* (Chlorosarcinales) compared with *Chlamydomonas* (Volvocales) // Plant Syst. and Evol. 1977. Vol. 128, N 1—2. P. 79—88
- Melkonian M. Structure and significance of cruciate flagellar root systems in green algae: comparative investigations in species of *Chlorosarcinopsis* (Chlorosarcinales) // Plant Syst. and Evol. 1978. Vol. 132, N 3—4. P. 26—292
- Melkonian M. Flagellar apparatus ultrastructure in relation to green algal classification // Systematics of the green algae. London, 1984. P. 74—120.
- Meneghini J. *Monographia Nostochinearum Italicarum* // Mem. Reale Acad. Sci. Torino. Ser. 2. 1842 (1843). T. 1. P. 1—144.
- Metting B. New species of green microalgae (Chlorophycophyta) from an eastern Washington silt loam // Phycologia. 1980. Vol. 19, N 4. P. 296—306
- Meyer H. Das Chlorose- und Pauschchrephenomen bei Chlorellen. Teil 1 // Beih. Bot. Centralbl. 1932. Bd. Abt. 1. S. 496—544.
- Meyer-Abich A. Das typologische Grundgesetz und seine Folgerungen für Phylogenie und Entwicklungsphysiologie // Acta biotheor. 1943. Bd 7. S. 1—80.
- Migula W. Kryptogamen-Flora von Deutschland, Deutsch-Oesterreich und der Schweiz. 1907. Bd 2, Tl. 1. S. 918
- Mitra J. Two new algae from Indian soils // Ann. Bot. N. S. 1950. Vol. 14, N 56. P. 457—463.

- Moewus L. Systematische Bestimmung einzelliger grüner Algen auf Grund von Kulturversuchen // Bot. notis. 1951 N 4 S 287—309
- Moewus L. About the occurrence of freshwater algae in the semidesert round Broken Hill (New South Wales, Australia) // Bot. notis. 1953. N 4. P. 399—416
- Nageli C. Gattungen einzelliger Algen. Zürich, 1849. 139 S
- Nakano T. Taxonomical studies on the genus *Tetracystis* (Chlorosarcinales, Chlorophyta) from Japanese soils // J. Sci. Hiroshima Univ. Ser. B 2. 1983. Vol. 18, N 2. P. 115—172.
- Nakano T., Isagi Y. *Dictyochloropsis irregularis* sp. nov. (Chlorococcales, Chlorophyceae) isolated from the surface of bark // Phycologia 1987. Vol. 26, N 2. P. 222—227.
- Naumann E. Notizen zur Biologie der Süßwasseralgen // Ark. bot. 1919. Bd 16, N 1. S. 1—11
- Nováková M. *Asterococcus Scherffelii* and *Sphaerococcus Etdl.*, two genera of palmelloid green algae // Acta Univ. carol. Biol. N 2. 1964. S. 155—166
- Ocampo-Paus R., Friedmann I. *Radiosphaera negevensis* sp. n., a new chlorococcal desert alga // Amer. J. Bot. 1966. Vol. 53, N 7. P. 663—671.
- Pankow H. Taxonomische Bemerkungen zu einigen Algen aus den Bodengewässern des Darss und des Zingst (südliche Ostsee). 2 // Wiss. Z. Univ. Rostock. Math.-naturwiss. R. 1976. Bd 25, N 3. S. 255—262
- Pankow H., Möller B. Über einige interessante Algen aus der Doimitz (Prignitz, Potsdam) // Wiss. Z. Univ. Rostock. Math.-naturwiss. R. 1976. Bd 25, N 3. S. 345—349
- Pascher A. Über Flagellaten und Algen // Ber. Dtsch. bot. Ges. 1914. Bd 32, N 2. S. 136—160
- Pascher A. Einzellige Chlorophyceengattungen unsicherer Stellung // Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. H. 5. Jena, 1915. S. 206—236
- Pascher A. Volvocales — Phytomonadineae. Flagellatae 4 = Chlorophyceae. 1. Süßwasser-Flora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. H. 4. Jena, 1927. 506 S.
- Pascher A. Systematische Übersicht über die mit Flagellaten in Zusammenhang stehenden Algenreichen und Versuch einer Einreihung dieser Algenstämme in die Stämme des Pflanzenreiches // Beih. Bot. Centralbl. 1931. Bd 48, Abt. 2, N 2. S. 317—332
- Pascher A. Zur Kenntnis einer Protococcale aus den salzhaltigen Mooren Franzensbads // Bot. notis. 1939. N 1. S. 158—168
- Pascher A. Eine protococcide Grünalge mit auffälliger Polarität und beweglichem Topfchromatophor // Beih. Bot. Centralbl. 1944. Bd 62, Abt. A, N 3. S. 353—359
- Petersen J. Boye. The aerial algae of Iceland // Arbejder Fra Bot. Have København. 1928. N 112. P. 327—447.
- Petersen J. Boye. Einige neue Erdalgen // Arch. Protistenk. 1932a. Bd 76, N 2. S. 395—408.
- Petersen J. Boye. The algal vegetation of Hämmer Bakker // Bot. tidskr. 1932b. Bd 42, N 1. P. 1—48.
- Petersen J. Boye. *Berrefia Myrmecia pyriformis* // Österr. Bot. Z. 1957. Bd 103, N 5. S. 634.
- Petrová J. Eine neue festsitzende Protococcalengattung (*Tetracella* nov. gen.) // Arch. Protistenk. 1930. Bd 71, N 3. S. 550—566
- Petrová J. Die vermeintliche Heterokonte «*Botrydiopsis*» minor — eine Chlorophyceae // Beih. Bot. Centralbl. 1931. Bd 48, Abt. 1. S. 221—228
- Phillipose M. T. Chlorococcales. I. C. A. R. New Delhi, 1967. 365 p
- Phillipson J. Some algae of Victorian soils // Proc. Roy. Soc. Victoria. N. S. 1935. Vol. 47, pt 2. P. 262—287
- Pickett-Heaps J. D. Electron microscopy and the phylogeny of green algae and land plants // Amer. Zool. 1979. Vol. 19, N 2. P. 545—552.
- Printz H. Subaerial algae from South Africa // Det Kongel. Norske Videnskabsers Selsk. Skr. 1920. N 1. P. 1—41.
- Printz H. Chlorophyceae (nebst Conjugatae, Heterokontae und Charophyta) // Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd 3. Leipzig, 1927. 463 S.
- Punčochářová M., Kalina T. Taxonomy of the genus *Scotellopsis* Vinatzer (Chlorococcales, Chlorophyta) // Arch. Hydrobiol. Suppl. 60. N 2. 1981. Algological Studies 27. P. 119—147.
- Pymaly A. Le *Chlorococcum humicola* (Näg.) Rabenh. // Rev. algol. 1924. Vol. 1, N 1. P. 107—114.
- Rabenhorst L. Flora Europaea Algae. Sect. 3. Lipsiae, 1868. 461 S.
- Reichardt A. Beiträge zur Cytologie der Protisten (*Gloeodinium montanum*, *Cryptomonas ovata*, *Eremosphaeria viridis* und *Kentrosphaera willei*) // Arch. Protistenk. 1927. Bd 59, N 2. S. 301—338.
- Reinsch P. F. Contributions ad floram Algae aquae dulcis Promontorii Bonae Spei // J. Linn. Soc. Bot. London. 1877. Vol. 16. P. 232—248.
- Reisigl H. Zur Systematik und Ökologie alpiner Bodenalgae // Österr. Bot. Z. 1964. Bd 111, N 4. S. 402—499.
- Reisigl H. Bodenalgae — Studien 2 // Österr. Bot. Z. 1969. Bd 116, N 1—5. S. 492—506
- Rieth A. Über *Chlorokybus amphyticus* Geitler // Arch. Protistenk. 1972. Bd 114, N 3. S. 330—342
- Rino J. A. Contribuição para o conhecimento das algas de água doce de Moçambique. 3 // Rev. Ciênc. biol., Lauro de Marques. 1972. Vol. 5 (A). P. 121—264.
- Rogers C. E., Mattox K. R., Stewart K. D. The zoospore of *Chlorokybus amphyticus*, a charophyte with sarcinoid growth habit // Amer. J. Bot. 1980. Vol. 67, N 5. P. 774—783.
- Schlösser U. G. Sammlung von Algenkulturen Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Göttingen (SAG) // Ber. Dtsch. bot. Ges. 1982. Bd 95, N 2. S. 181—272.
- Schmidle W. Ueber drei Algengenera // Ber. Dtsch. bot. Ges. 1901. Bd 19, N 1. S. 10—24
- Schrank F. Ueber die Priestleyische grüne Materie // Denkschr. Königl. Akad. Wiss. München. 1811—1812. Bd 3. S. 3—30
- Schussnig B. Eine neue Protococcalen Gattung // Österr. Bot. Z. 1955. Bd 102, N 4—5. S. 444—459.
- Schwarz K. Neue Bodenalgae aus Dalmatien // Plant. Syst. and Evol. 1979. Bd 131, N 3—4. S. 193—209.
- Shihira I., Krauss R. W. *Chlorella*. Physiology and taxonomy of forty-one isolates. Maryland, 1965. 97 p
- Silva P. C. Remarks on algal nomenclature 2 // Taxon. 1959. Vol. 8, N 2. P. 60—64
- Simpson P. D., Valkenburg D. The ultrastructure of *Mychonastes rumnatis* gen. et sp. nov., a new member of Chlorophyceae isolated from brackish water // Brit. Phycol. J. 1978. Vol. 13, N 2. P. 117—130
- Skuja H. Taxonomie des Phytoplanktons einiger Seen in Uppland, Schweden // Symb. bot. upsala. 1948. Bd 9. S. 1—399.
- Skuja H. Taxonomische und biologische Studien über das Phytoplankton Schwedischer Binnengewässer // Acta Regiae soc. sci. upsala. Ser. 4. 1956. Bd 16, N 3. S. 1—404
- Smith G. M. A second list of algae found in Wisconsin lakes // Trans. Wisc. Acad. Sci., Arts and Letters. Vol. 19, pt 1. P. 614—654
- Smith G. M. The fresh-water algae of the United States. New York, 1933. 716 p.
- Smith G. M. The fresh-water algae of the United States. New York, Toronto, London, 1950. 719 p
- Snow J. W. The plankton algae of Lake Erie with special reference to the Chlorophyceae // Bull. U. S. Fish Com. 1903. P. 369—394.
- Starr R. C. Further studies in the genus *Chlorococcum* Meneghini // Lloydia. 1953a. Vol. 16, N 2. P. 142—144
- Starr R. C. On the morphology and reproduction of *Charactium saccatum* Filarsky // Bull. Torrey Bot. Lancaster. 1953b. Vol. 80, N 4. P. 308—313
- Starr R. C. Reproduction by zoospores in Planktosphaeria G. M. Smith // Hydrobiologia. 1954. Vol. 6, N 2. P. 392—397.
- Starr R. C. A comparative study of *Chlorococcum* Meneghini and other spherical, zoospore producing green Chlorococcales // Indiana Univ. Publ. Sci. ser. 1955. N 20. P. 1—111
- Starr R. C. The culture collection of algae at the University of Texas at Austin // J. Phycol. 1978. Vol. 14. Suppl. P. 47—48.
- Starr R. C., Zeikus J. A. UTTEX — The culture collection of algae at the University of Texas at Austin // J. Phycol. 1987. Vol. 23. Suppl. P. 1—47.
- Täumer L. Morphologie, Cytologie und Fortpflanzung von *Rhopalocystis oleifera* Schussnig // Arch. Protistenk. 1959. Bd 104, N 2. S. 265—291.
- Tell G. Note sur le genre *Choricystis* (Chlorophyceae) // Schweiz. Z. Hydrol. 1979. Vol. 41, N 1. P. 150—155
- Tereg E. Einige neue Grünalgen // Beih. Bot. Centralbl. 1923. Bd 39, Abt. 2. S. 179—195
- Trainor F. R., Bold H. C. Three new unicellular Chlorophyceae from soil // Amer. J. Bot. 1953. Vol. 40, pt 2. P. 758—767
- Trainor F. R., Hilton R. L. A new species of *Hormotila* from a Connecticut soil // Phycologia. 1964. Vol. 4. P. 99—103.
- Trainor F. R., Hilton R. L. *Chlorosarcinopsis variabilis* sp. nova from a Connecticut cornfield soil // J. Phycol. 1964. Vol. 2, N 4. P. 156—159
- Trainor F. R., McLean R. J. A study of a new species of *Spongiochloris* introduced into sterile soil // Amer. J. Bot. 1964. Vol. 51, N 1. P. 57—60
- Trainor F. R., Verses P. A. A new *Chlorococcum* from a Connecticut cornfield soil // Phycologia. 1967. Vol. 6. P. 237—239
- Treboux O. Die freilebende Alge und die Gonidie *Cystococcus humicola* in Bezug auf die Flechtensymbiose // Dtsch. bot. Ges. 1912. Bd 30, N 2. S. 69—80
- Trenkwalder H. Neue Bodenalgae aus Föhrenwäldern im Raum von Brixen (Südtirol, Italien) // Ber. Naturf. med. Ver. Innsbruck. 1975. Bd 62, N 1. S. 7—19
- Tschermak-Woess E. Über wenig bekannte und neue Flechtengonidien. 2. Eine neue Protococcale, *Myrmecia reticulata*, als Algenkomponente von *Catillaria chalybeta* // Österr. Bot. Z. 1951. Bd 98, N 4. S. 412—419
- Tschermak-Woess E. Über wenig bekannte und neue Flechtengonidien. 4. *Myrmecia reticulata* — der Algenpartner in *Phlyctis argentea* und seine systematische Stellung // Österr. Bot. Z. 1969. Bd 116, N 1—5. S. 167—171
- Tschermak-Woess E. Über die Phylobionten der Sektion *Cystophora* von *Chaenotheca*, insbesondere *Dictyocarpus splendida* und *Trebouxia simplex*, spec. nova // Plant. Syst. and Evol. 1978. Vol. 129, N 3. S. 185—188
- Tschermak-Woess E. *Ehipochloris bilobata*, gen. et spec. nov., der Phylobiont von *Catolchea wahlenbergii* // Plant. Syst. and Evol. 1980a. Vol. 136, N 1—2. P. 63—72
- Tschermak-Woess E. *Chaenothecopsis consociata* — kein parasitischer oder parasymbiotischer Pilz, sondern beheimatet mit *Dictyochloropsis symbiotica*, spec. nova // Plant. Syst. and Evol. 1980b. Vol. 136, N 2. P. 287—306
- Tschermak-Woess E. Über die weite Verbreitung heimischer Sippen von *Dictyochloropsis* und die systematische Stellung von *Myrmecia reticulata* (Chlorophyta) // Plant. Syst. and Evol. 1984. Vol. 147, N 3—4. S. 232—237
- Tschermak-Woess E. Developmental studies in trebouxoid algae and taxonomical consequences // Plant. Syst. and Evol. 1989. Vol. 164, N 1—4. P. 161—195
- Tschermak-Woess E., Friedmann J. *Hemichloris antarctica*, gen. et sp. nov. (Chlorococcales, Chlorophyta), a cryptendolithic alga from Antarctica // Phycologia. 1984. Vol. 23, N 4. P. 443—454.
- Tschermak-Woess E., Plessl A. Über zweierlei Typen der sukzedanen Teilung und ein auffallendes Teilungsverhalten des Chromatophors bei einer neuen Protococcale, *Myrmecia pyriformis* // Österr. Bot. Z. 1948. Bd 95. S. 194—207.
- Vinatzer G. Neue Bodenalgae aus den Dolomiten // Plant. Syst. and Evol. 1975. Bd 123, N 3. S. 213—235.
- Vischer W. Über einige kritische Gattungen und die Systematik der Chaetophorales // Beih. Bot. Centralbl. 1951. Bd 51, Abt. 1. S. 1—101.
- Vischer W. Über Heterokonten und Heterokonten-ähnliche Grünalgen (Bumilleropsis, Heterothrix, Heterococcus, Muriella) // Ber. Schweiz. bot. Ges. 1936. Bd 45. S. 372—410.
- Vischer W. Über einem pilzähnlichen, autotrophen Mikroorganismus *Chlorochytridium*, einige neue Protococcalen und die systematische Bedeutung der Chloroplasten // Verh. Naturf. Ges. Basel. 1945. Bd 56, N 2. S. 41—

Warén H. Reinkulturen von Flechtengondien // *Ofvers Finska vetensk. Soc Förhandl* 1920 (1918/1919). Bd 61, Afd. A, N 14 S 1—79.

Watanabe S. The genus *Chlorella* (Chlorococcales) from Japanese soils. 1 // *J. Jap. Bot.* 1977a. Vol. 52, N 4 P 97—106.

Watanabe S. The genus *Chlorella* (Chlorococcales) from Japanese soils. 2 // *J. Jap. Bot.* 1977b. Vol. 52, N 5. P 129—136.

Watanabe S. The genus *Chlorella* (Chlorococcales) from Japanese soils. 3 // *J. Jap. Bot.* 1977c. Vol. 52, N 6 P 169—178.

Watanabe S. *Schizochlamydeella sphaerica* sp. nov. (Chlorococcales) from Japanese soils // *J. Jap. Bot.* 1977d. Vol. 52, N 11 P 338—343.

Watanabe S. Some palmogloacean algae (Chlorococcales) from Japanese soils // *J. Jap. Bot.* 1978a. Vol. 53, N 2. P 44—45.

Watanabe S. *Planophila communis* sp. nov. (Chlorosarcinales, Chlorophyta) from Japanese soils // *Jap. J. Phycol.* 1978b. Vol. 26, N 2 P 61—64.

Watanabe S. New and interesting green algae from soils of some Asian and Oceanian regions // *Arch. Protistenk.* 1983. Bd 127, N 3 P 223—270.

Watanabe S., Floyd G. L. Comparative ultrastructure of the zoospores of nine species of *Neochloris* (Chlorophyta) // *Plant Syst. and Evol.* 1989a. Vol. 168, N 3—4 P 195—219.

Watanabe S., Floyd G. L. Variation in the ultrastructure of the biflagellate motile cells of six unicellular genera of the Chlamydomonadales and Chlorococcales (Chlorophyceae), with emphasis on the flagellar apparatus // *Amer. J. Bot.* 1989b. Vol. 76, N 2 P 307—317.

Watanabe S., Floyd G. L. Comparative ultrastructure of zoospores with parallel basal bodies from the green algae *Dictyochloris fragrans* and *Bracteacoccus* sp. // *Amer. J. Bot.* 1992. Vol. 79, N 5 P 551—555.

West G. S. A treatise of the British freshwater algae. Cambridge, 1904. 372 p.

West W. Algae of the English lake district // *J. Roy. Microsc. Soc.* 1892. Pt 4 P. 713—748.

Wille N. Algologische Notizen XVI—XXI // *Nyt. Mag. Naturvidenskab.* 1910. Bd 48, N 3—4 S 281—306.

Wille N. Conjugatae and Chlorophyceae // *Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Nachträge zu Tl I.* Abteilung 2. Leipzig, 1911. S 1—136.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ К СИСТЕМАТИЧЕСКОЙ ЧАСТИ

Actinochloris Korsch. 38, 78, 80, 86
 — *sphaerica* Korsch 76, 78
 — *terrestris* (Visch.) Ettl et Gärtner 78, 79, 80, 86

Ankistrodesmidae 222, 264

Ankyra Fott 128
 — *ancora* (G. M. Smith) Fott 128
 — *starrii* Lee et Bold 121, 129

Apodochloris Kom. 38, 75
 — *dimobryonis* (Lund) Ettl et Gärtner 75
 — *polymorpha* (Bisch. et Bold) Kom 74, 75, 76
 — *simplicissima* (Korsch.) Kom 75

Apodococcus *vacuolatus* (Lee et Bold) Hind 116

Ascochloris Bold et Mac Entee 130, 152, 162
 — *muscosa* (Bisch. et Bold) Kom 162
 — *multinucleata* Bold et Mac Entee 151, 152
 — *texensis* (Bisch. et Bold) Kom 164

Asterococcus *terrestris* Visch 80

Auxenochlorella (Shih. et Krauss) Kalina et Punč 225, 240
 — *protothecoides* (Kruger) Kalina et Punč 234, 240

Axilococcus Deason et Hernd 38, 86, 136
 — *clingmanii* Deason et Hernd 85, 86

Axilospaera Cox et Deason 271, 301
 — *vegetata* Cox et Deason 298, 301, 302

Borodimella Mill 302, 303
 — *polytetras* Mill. 300, 303

Borodimelopsis Dykstra 271, 299, 301, 303
 — *oleifera* Schwarz 299, 300, 301
 — *texensis* Dykstra 298, 299, 301

Botrydopsis minor Chod 189

Botryococcales Wille 37, 206

Botryococcus Kutz 206

Botryokoryne Reising 130, 132
 — *simplex* Reising 132, 133

Brachionococcus Naum 206
 — *chlorelloides* Naum. 206

Bracteacoccus Tereg 131, 187, 260, 262, 264
 — *acrius* Bisch. et Bold 188, 191, 192
 — *aggregatus* Tereg 186, 188, 190, 192
 — *cohaerens* Bisch. et Bold 186, 188, 189
 — *giganteus* Bisch. et Bold 184, 188
 — *grandis* Bisch. et Bold 188, 191, 192
 — *medionucleatus* Bisch. et Bold 188, 191, 192
 — *minor* (Chod.) Petrová 186, 187, 188, 189, 190
 — *var. disertorum* Friedm. et Ocampo-Paus 189
 — *minutus* Schwarz 188, 190, 191, 192
 — *pseudominor* Bisch. et Bold 186, 188, 190

Characiaceae (Nag.) Wille 37, 119

Characiochloris Pasch. 111, 112
 — *acuminata* Lee et Bold 112, 121
 — *characioides* (Korsch.) Pasch. 112

Characiochloriadae Skuja 37, 111

Characioideae 120, 122

Characopodium Floyd et Watanabe 123
 — *californicum* (Lee et Bold) Floyd et Watanabe 124
 — *hindakii* (Lee et Bold) Floyd et Watanabe 124
 — *pseudopolymorphum* (Philipose) Floyd et Watanabe 124
 — *typicum* (Lee et Bold) Floyd et Watanabe 126

Characium A. Br 120, 123

Characium A. Br sensu Коршиков 112
 — *acuminatum* A. Br 123
 — *asputatum* Metzing 121, 124, 128
 — *boldii* Rno 124
 — *californicum* Lee et Bold 123, 124, 126, 127
 — *fusiforme* Lee et Bold 113
 — *hindakii* Lee et Bold 123, 124
 — *lundii* Fott 127
 — *oviforme* Lee et Bold 124, 126, 127
 — *perforatum* Lee et Bold 123, 124, 127
 — *polymorphum* Printz 124
 — *polymorphum* Trainor et Bold 124
 — *pseudopolymorphum* Philipose 123, 124
 — *pseudopyriforme* Philipose 121, 124, 127
 — *pyriforme* Lund 127
 — *sacatum* Filarsky sensu Starr 116
 — *simplex* Korsch. 113
 — *starrii* Fott 116
 — *terrestre* Kanth 124, 125
 — *typicum* Lee et Bold 121, 123, 124, 126
 — *vacuolatum* Lee et Bold 116

Chlamydocapsa Fott 30, 34
 — *lobata* Broady 31, 34
 — *mucifera* Hind. 33, 34, 35

Chlamydropodium Ettl et Kom 112, 123
 — *fusiforme* (Lee et Bold) Ettl et Kom 113, 115
 — *pluricoecum* (Korsch.) Ettl et Kom 113
 — *simplex* (Korsch.) Ettl et Kom 110, 113, 114
 — *starrii* (Fott) Ettl et Gärtner 113, 114, 116
 — *vacuolatum* (Lee et Bold) Ettl et Kom 113, 115, 116

Chloranomala Mitra 201
 — *euprecola* Groover et Bold 202, 203
 — *palmelloides* Mitra 200, 202, 203, 204

Chlorella Beijer 187, 222, 240, 241, 249, 254
 — *oocrocodis* Meyer 250
 — *candida* Shih. et Krauss 244
 — *communis* Artari 244
 — *ellipsoidea* Gern 242, 250, 253, 254
 — *ellipsoidea* auct. 251
 — *emersonii* Shih. et Krauss var. *emersonii* 233
 — *var. rubescens* (Dang.) Fott, Lochhead et mençon 235
 — *fusca* Shih. et Krauss var. *rubescens* (Dang.) Sler, Czygan, Fott et Novák 235
 — *var. vacuolata* Shih. et Krauss 233
 — *homospaera* Skuja 239
 — *infusium* Beijer. sensu Shih. et Krauss 244
 — *kesleri* Fott et Novák. 242, 246, 247

- lobophora V Andr 242, 246, 247, 248
 -- luteoviridis Chod. 242, 249, 250, 251, 252
 -- var. *lutescens* Chod. 250
 -- *mutuissima* Fott et Novák 239
 -- mirabilis V Andr 242, 247, 249
 -- *mutabilis* Shih et Krauss 250
 -- *parameru* Loefer 240
 -- *protothecoides* Krüger 240
 -- *pyrenodosa* Chick 244
 -- *reisingii* Watanabe 241, 242, 249, 251
 -- reniformis Watanabe 187, 241, 242, 253, 254, 255, 259
 -- saccharophila (Krüger) Migula 242, 250, 252, 253
 -- var. *ellipsoidea* (Gern.) Fott et Novák 253
 -- var. *saccharophila* 250
 -- *saccharophila* (Krüger) Wille 250
 -- *sorokiniana* Shih, et Krauss 244
 -- *variabilis* Shih et Krauss 240
 -- *viridula* Beijer 240
 -- *vulgaris* Beijer 241, 242
 -- var. *autotrophica* Fott et Novák 242, 244
 -- var. *luteoviridis* (Chod.) Shih et Krauss 250
 -- var. *viridis* Chod 244
 -- var. *vulgaris* 243
 -- f. *tertia* Fott et Novák 244
 -- f. *globosa* V Andr 242, 244, 245
 -- f. *minucula* V Andr 242, 243, 244
 -- f. *suboblonga* V. Andr 242, 243, 244, 245
 -- f. *vulgaris* 242, 243, 244
 -- *xanthella* Beijer. 240
 -- *zofingiensis* Dönn 239
 Chlorococcales Brunnth 37, 222, 238
 Chlorococcales 222, 240
 Chlorochytrium Cohn 156
 -- *laciniata* (Bozj) Bristol 157
 -- var. *minor* (Bozj) Bristol 161
 -- *grande* Bristol 157
 -- *parvulum* (Klebs) West sensu Bristol 159
 Chlorococcaceae Blackman et Tansley 37, 38, 87, 135
 Chlorococcales Marchand 37
Chlorococcopsis Watanabe et Floyd 134
 -- *mutua* (Arce et Bold) Watanabe et Floyd 136
 Chlorococcum Menegh 38, 39, 40, 41, 46, 52, 135, 136
 -- *acidum* Archib et Bold 40, 43, 65, 66, 67
 -- *egyptiacum* Archib 40, 42, 53, 54
 -- *africanum* Reinsch 40
 -- *agardhii* Menegh 40
 -- *aplansporum* Arce et Bold 281
 -- *aquaticum* Archib 40, 42, 58, 59
 -- *arenosum* Archib et Bold 40, 43, 60, 63
 -- *aureum* Archib et Bold 40, 43, 64, 65
 -- *botryoides* Rabenh. 40
 -- *caldariorum* (Mag.) Brunnth 40
 -- *chlorococcoides* (Korsch.) Philpote 52
 -- *citriforme* Archib et Bold 40, 43, 62, 63
 -- *cucuma* Rabenh 40
 -- *compactum* Ettl et Gärtner 40, 42, 49, 50
 -- *costatozygotum* Ettl et Gärtner 40, 41, 45, 46
 -- *crassum* Menegh 40
 -- *croceum* Archib et Bold 40, 43, 69, 70
 -- *diplobionticoidum* Chant et Bold 285
 -- *diplobionticum* Hernd 40, 42, 51, 53
 -- *dissectum* Korsch 40
 -- *echinozygotum* Starr 40, 41, 45, 46
 -- *elbense* Archib 40, 43, 69, 72
 -- *elkhartense* Archib et Bold 40, 43, 67, 68
 -- *ellipsoidum* Deason et Bold 40, 43, 64, 66, 68
 -- *ellipticum* (Korsch.) Philpote 66
 -- *endozoicum* Coll. 40
 -- *fissum* Archib et Bold 43, 72
 -- *frustulosum* (Carm.) Rabenh 40
 -- *gelatinosum* Archib. et Bold 97
 -- *gigas* Grun 41
 -- *glomeratum* (Ag.) Rabenh. 41
 -- *granulosum* Archib 40, 43, 67, 68
 -- *grumosum* (Richter) Brunnth 41
 -- *humicola* (Nag.) Rabenh. 41
 -- var. *incrassata* Fritsch et John 41
 -- *hypnosporum* Starr 40, 42, 47, 48, 57
 -- *infusorium* (Schränk) Menegh 39, 40, 42, 44, 51
 -- var. *macrostigmatum* Moewus 41
 -- *intermedium* Deason et Bold 279
 -- *intumescens* Tereg 41
 -- *isabellense* Archib et Bold 40, 42, 57, 58
 -- *lacustre* Archib et Bold 40, 43, 54, 66, 67, 68
 -- *lobatum* (Korsch.) Fritsch et John 40, 42, 49, 50, 54
 -- var. *tenue* Fritsch et John 41
 -- *loculatum* Archib et Bold 40, 43, 62, 63, 67
 -- *macrostigmatum* Starr 39, 44, 74, 75
 -- *microstigmatum* Archib et Bold 40, 44, 69, 73
 -- *minimum* Ettl et Gärtner 40, 41, 46, 47, 48
 -- *mutuum* Starr 40, 42, 48, 59, 60, 64
 -- *nuosum* Menegh 41
 -- *montagnet* (Montag.) Menegh 41
 -- *multinucleatum* Starr 91
 -- *murorum* Grev. 41
 -- *murorum* Montag. 41
 -- *natans* Snow 41
 -- *nivale* Archib 40, 43, 66, 68
 -- *novae-angliae* Archib. et Bold 40, 41
 -- *oleofaciens* Trainor et Bold 40, 44, 59, 64, 71, 73
 -- *olivaceum* Rabenh 41
 -- *orsini* Menegh 41
 -- *oviforme* Archib et Bold 40, 42, 55, 56
 -- *paludosum* Archib et Bold 40, 43, 64, 65, 66, 67
 -- *pamiricum* Archib. 39, 41, 44, 45
 -- *papillatum* Demecz. 42, 51, 54
 -- *perforatum* Arce et Bold 40, 43, 70, 71, 72
 -- *perplexum* Archib. et Bold 40, 42, 61, 62
 -- *pinguicidum* Arce et Bold 39, 42, 55, 56
 -- *pleiopyrengerum* (Moewus) Ettl et Gärtner 40, 42, 55, 56
 -- *polymorphum* Bivchi et Bold 49, 77
 -- *protogenitum* Rabenh. 41
 -- *pulchrum* Archib et Bold 40, 42, 57, 58, 59, 61
 -- *punctatum* Arce et Bold 94
 -- *refringens* Archib et Bold 39, 42, 53, 55
 -- *regulare* W. West 41
 -- *reticulatum* Archib et Bold 40, 43, 64, 65
 -- *robustum* Ettl et Gärtner 40, 43, 69, 70
 -- *rugosum* Archib. et Bold 40, 42, 57, 58
 -- *salsinum* Archib 39, 47, 58, 59
 -- *salsuginum* Archib. et Bold 40, 43, 68, 69
 -- *scabellum* Deason et Bold 40, 42, 60, 61, 70
 -- *schizochlamys* (Korsch.) Philpote 40, 41, 47, 48
 -- *schwarzii* Ettl et Gärtner 40, 41, 44, 45, 54
 -- *sociabile* Brand 41
 -- *sphaerosum* Archib. et Bold 40, 43, 62, 63
 -- *sphagnii* Dang. 41
 -- *starrii* Trainor et Bold 35
 -- *submarine* Álvik 41
 -- *tatense* Archib 40, 42, 60, 61
 -- *tetrasporum* Arce et Bold 290
 -- *texanum* Archib et Bold 40, 44, 73, 74
 -- *typicum* Archib. et Bold 40, 42, 57, 58
 -- *uliginosum* Archib et Bold 40, 43, 64, 65, 67
 -- *umbrium* Rabenh. 41
 -- *vacuolatum* Starr 40, 43, 71, 72
 -- *variaole* (Hansg.) Brunnth 41
 -- *viridis* (Ag.) Brunnth. 41
 -- *vascosum* Chod. 41
 -- *vitiosum* Printz 41
 -- *vulgare* Grev 41
Chloroidium Nadson 241
 -- *kruegeri* Nadson 250
 Chlorokybaceae Rogers, Mattox et Stewart 270, 334
 Chlorokybus Geitl 334
 -- *atnophyticus* Geitl 331, 334, 335
 Chlorolobium Korsch 265, 267
 -- *lunulatum* Hind 266, 267
 -- *obtusum* Korsch 267
 -- *terricola* Hollerb 303, 333
 Chlorosarcina Gern. 302, 303, 307, 323
 -- *brevispinosa* Chant et Bold 307, 308, 309, 310
 -- *elegans* Gern. 307, 308
 -- *longispinosa* Chant et Bold 304, 307, 308, 309
 -- *minor* Gern 316
 -- *nyularis* Pankov et Moller 307, 308
 -- *stigmatia* Deason 309
 -- *superba* Skuja 328
 Chlorosarcinaceae Groover et Bold 270, 302, 303
 Chlorosarcinales Groover et Bold 270
 Chlorosarcinopsis Hernd. 303, 314, 315, 323
 -- *aggregata* Arce et Bold 319, 324, 325
 -- *amylophila* Metting 324, 326, 330
 -- *arenicola* Groover et Bold 324, 326, 327
 -- *autotrophica* Groover et Bold 321
 -- *bastropiensis* Groover et Bold 324, 326, 327
 -- *caeca* Watanabe 324, 330, 331
 -- *communis* Groover et Bold 324, 326, 330
 -- *deficiens* Groover et Bold 316
 -- *delicata* Watanabe 324, 328, 329, 330
 -- *dissociata* Hernd 324, 326
 -- *eremi* Chant et Bold 324, 325, 326
 -- *gelatinosa* Chant et Bold 324, 331, 332, 333
 -- *halophila* Guillard, Bold et Mac Entee 323, 324
 -- *minor* Hernd. 323, 324, 328, 329
 -- *mutua* Groover et Bold 318
 -- *negovensis* Friedl. et Ocampo-Paus 321
 -- f. *ferruginea* Friedl. et Ocampo Paus 322
 -- f. *negovensis* 322
 -- *pseudominor* Groover et Bold 315
 -- *sempervirens* Groover et Bold 318
 -- *superba* (Skuja) V. Andr 324, 328, 329
 -- *variabilis* Trainor et Hilton 324, 326, 332
 Chlorosphaeropsis Visch 303, 322
 -- *alimatis* (Klebs) Visch. 322
 -- *alveolata* Hernd. 319, 322
 -- *consociata* (Klebs) Visch 322
 -- *endophyta* (Klebs) Visch 322
 -- *lemnae* Moewus 322
 -- *putrida* (Nakano) Visch. 322
 Chlorotetraedron Mac. Entee, Bold et Archib 129, 131
 -- *bitridens* (Beck-Mannag.) Kom et Kováč 125, 131, 132
 -- *polymorphum* (Mac Entee, Bold et Archib.) Mac Entee, Bold et Archib 125, 131
 Chlorotetrax Gern. 311
 -- *asymmetrica* Gern 314
 Chlorothecum Krüger 241
 -- *saccharophilum* Krüger 250
 Chlorozera Reisingl 83
 -- *cohaerens* Vinatzer 84
 -- *multinucleatum* Reisingl 85
 Choricystis (Skuja) Fott 265, 268, 269
Choricystis Skuja (sect. in Coccomyxa) 268
 -- *chodatii* (Jaag) Fott 268, 269
 -- *minor* (Skuja) Fott 268
 Coccomyxa Schmidle 208, 210, 265, 268
 -- *chodatii* Jaag 269
 -- *confluens* (Kütz.) Fott 210, 211, 212
 -- *corbieri* Wille 210, 211, 212
 -- *curvata* Broady 210, 212, 213
 -- *divpar* Schmidle 210
 -- *gloeobotrydiformis* Reisingl 210, 213, 215
 -- *lacustris* Chod. 270
 -- *minor* var. *gallica* Bourr 270
 -- *simplex* Maux 265
 -- *solarinae* Chod sensu Fannefax 270
 -- *subglobosa* Pasch 210, 211
 -- f. *scabera* Watanabe 210, 213, 214
 -- f. *subglobosa* 210, 211, 214, 215
 Coelastrella Chod. 224, 228, 230
 -- *compacta* Skuja 230
 -- *levicostata* Korsch 230
 -- *solarinae* Chod sensu Fannefax 270
 -- *multistrata* (Trenkw.) Kalina et Punč 230, 231
 -- var. *corcontica* Kalina et Punč 231, 232
 -- var. *multistrata* 231, 232
 -- *strolata* Chod 230
 -- var. *multistrata* (Trenkw.) Kalina et Punč
 Coenochloris Korsch 208, 218
 -- *bilobata* (Broady) Hind 218, 219
 -- *pyrenoidosa* Korsch 218
 -- *signiensis* (Broady) Hind 217, 218, 219
 Coenocystis Korsch 208, 220, 222
 -- *oleifera* (Broady) Hind. 220, 222
 -- var. *antarctica* (Broady) V. Andr 221
 -- var. *oleifera* 220, 221
 -- *plantonica* Korsch. 220
Coleochlamys oleifera (Schussing) Fott 117
Cytococcus Nag 153
 -- *humicola* Nag sensu Treboux 155
 Cystomonas Ettl et Gärtner 30, 35
 -- *actinosphaeris* (Skuja) Ettl et Gärtner 35
 -- *indica* (Jyengar) Ettl et Gärtner 35, 36
 -- *starrii* (Trainor et Verses) Ettl et Gärtner 35, 36
Dactylococcus Nag sensu Hansgug 267
 -- *bicaudatus* A. Br 268
 -- *caudatus* var. *bicaudatus* (A. Br.) Hansg 268
 -- *rhaphidoides* Hansg 268
 Deasomia Ettl et Kom. 87
 -- *bispora* (Deason) Ettl et Gärtner 102
 -- *cohaerens* (Deason) Ettl et Kom 92
 -- *gigantea* (Deason) Ettl et Kom 89
 -- *granata* (Starr) Ettl et Kom. 91
 -- *irregularis* (Deason) Ettl et Gärtner 104
 -- *longispora* (Deason) Ettl et Gärtner 99
 -- *multinucleata* (Deason et Bold) Ettl et Kom 91
 -- *ovata* (Deason) Ettl et Kom 94
 -- *prolifera* (Deason) Ettl et Kom 91
 -- *punctata* (Arce et Bold) Ettl et Kom 94
 -- *saccata* (Deason) Ettl et Kom. 92
 -- *variabilis* (Deason) Ettl et Gärtner 99
 Desmotetra Deason et Floyd 303, 309
 Dietyochloris (Deason) Deason et Floyd 309, 310
 Dietyochloris Visch 130, 169
 -- *itragans* Visch. 166, 169, 170
 -- *pulchra* Deason et Hernd 169, 170
 -- *reticulata* (Tsch.-Woess) Reisingl 174
 Dietyochloropsis Geitl emend. Tsch.-Woess 130
 -- *irregularis* Nakano et Isagi 172, 175
 -- *reticulata* (Tsch.-Woess) Tsch.-Woess 172, 174
 -- *splendida* Geitl emend. Tsch.-Woess 171, 172
 -- var. *gelatinosa* Tsch.-Woess 171, 172, 173

- var *splendida* 170, 171, 172
 -- *symbiotica* Tsch.-Woess 171, 172
 -- var *cllipsisoides* Ftsch.-Woess 171, 174, 175
 -- var *pauciautospérica* Tsch.-Woess 171, 173, 174
 -- var *symbiotica* 171, 173, 174
Dictyococcus Germ. emend. Starr 131, 193
 -- *justiparus* Reisingl 111
 -- *mucosus* Korsch 187
 -- *pseudovarians* Korsch 191, 193, 194
 -- *schumacherensis* Metting 191, 193, 194
 -- *varians* Germ 191, 193, 194
Dictyosphaeriaceae 206
Dictyosphaerium Nag 206
 -- *chloroeloides* (Naum.) Kom et Perrin 203, 206
 -- *ehrenbergianum* Nag 206, 207
 -- *minutum* Boye-Pet 206
 -- *terrestre* Fritsch et John 205, 206, 207

Lliphochloris Tsch.-Woess 131, 185, 187, 254, 259
 -- *bilobata* Tsch.-Woess 186, 187, 254
Eleuterococcus Tsch.-Woess (subgen. in *Trebouxia*) 153
Littia Kohn 134
 -- *carolinosa* Kom 134, 135
 -- *minuta* (Arce et Bold) Kom 136
 -- *oleobundans* (Chant. et Bold) Kom 140

Fasciculochloris McLean et Trainor 271, 296
 -- *boldii* McLean et Trainor 295, 296
Fernandinella Chod 120
 -- *alpina* Chod 122
 -- var *alpina* 118, 122
 -- var *smiglobosa* Fritsch et John 121, 122
Fernandineoideae 120
Falkularia Mill 161, 162
 -- *paradoxalis* Mill 165
 -- *friedmanni* Chant. et Bold 302, 305
 -- *israeliensis* Chant. et Bold 304, 305
Fusochloris Floyd et Watanabe 123
 -- *perforata* (Lee et Bold) Floyd et Watanabe 127

Gloeocapsa Kütz. 34, 321
 -- *confuens* Kütz. 210
 -- *polydermaticea* Kütz. 209
Gloeococcus A. Br. 29, 30
 -- *minor* A. Br. 30
 -- *minutissimus* King 30, 31
Gloeocystis Nag 30, 34, 208
 -- *polydermaticea* (Kütz.) Hind. 208, 209
 -- *vesiculosa* Nag 208, 209
Gloccophyllum Korsch 199
 -- *fimbriatum* Korsch 201
Graesiella Kalina et Punč. 224, 233
 -- *vacuolata* (Shih. et Krauss) Kalina et Punč. 233, 234

Halochlorella Dang. 225, 233
 -- *rubescens* Dang. 233, 235, 236, 237
Hemichloris Tsch.-Woess et Friedm. 241, 260
 -- *antarctica* Tsch.-Woess et Friedm. 260, 261
Heterotracystis Cox et Deason 271, 296, 297
 -- *akinetos* Cox et Deason 295, 296, 297
 -- *intermedia* Cox et Deason 295, 297, 298
 -- *macrogranulosa* Cox et Deason 297, 298, 299
Hormotilla Borzi 195, 199
 -- *blennista* Trainor et Hilton 196, 198
 -- *mucigena* Borzi 195, 196, 197
 -- *ramosissima* Korsch 196, 198, 199
Hormotilloideae 195
Hormotillopsis Trainor et Bold 195, 199

 -- *gelatinosa* Trainor et Bold 199, 200, 201
 -- *tetravacuolaris* Arce et Bold 200, 201
Hypnonomus Korsch 39
 -- *chlorococcoides* Korsch 52
 -- *ellipsoides* Korsch 66
 -- *indica* Jyengar 36
 -- *lobata* Korsch 49, 50
 -- *pleiopyrenigera* Moewus 55
 -- *schizochlamys* Korsch 48
 -- *schizochlamys* Korsch sensu Schwarz 44

Ignatus Bold et Mac Entee 302, 306
 -- *tetrasporus* Bold et Mac Entee 304, 306, 307

Kentrosphaera Borzi 130, 155, 156
 -- *appendiculata* Korsch 156, 160, 161
 -- *bristolae* G. M. Smith 156, 158, 159
 -- *facciolae* Borzi 151, 156, 158
 -- var *irregularis* Hansg. 157
 -- f. *marina* Hansg. 157
 -- *gibberosa* Vodenic et Benderl 156, 159, 160, 161
 -- *gloerophila* (Bohl) Brunnth 157
 -- *grande* (Bristol) G. M. Smith 156, 157, 158
 -- *minor* Borzi 156, 160, 161
 -- *willi* Reich. 156, 158, 159
Keratococcus Pasch. 265, 267
 -- *bicaudatus* (A. Br.) Boye-Pet. 267, 268, 269
 -- *caudatus* Pasch 268
 -- *lunulatus* (Hind.) Hind 267
 -- *rhapidioides* (Hansg.) Pasch. 268, 269
Kruegera Heering 241
 -- *saccharophila* (Krüger) Heering 250

Lautosphaera Deason et Hernd. 130, 141
 -- *monifumosa* Deason et Hernd. 139, 141
Lepraria infusionum Schrank 52
Lobococcus Reisingl 177, 178
 -- *macronucleata* (Deason) Bourr. 180
Lobosphaera Reisingl 241, 254, 259
 -- *türolensis* Reisingl 257, 259
Lobosphaeropsis Reisingl 241, 255
 -- *pyrenoidosa* Reisingl 256, 257

Macrochloris Korsch 38, 46, 83, 86
 -- *chlorococcoides* Ettl et Gärtner 79, 83
 -- *cohaerens* (Vinatzer) Ettl et Gärtner 81, 83, 84
 -- *dissecta* Korsch 81, 83, 84
 -- *multinucleata* (Reisingl) Ettl et Gärtner 83, 85
 -- *radiosa* Ettl et Gärtner 81, 83, 84
Monoraphidium raphidioides (Hansg.) Hind. 268
Murella Boye-Pet. 241, 260, 262, 264
 -- *australis* Phillipsen 261, 262, 263
 -- *decolor* Visch. 260
 -- *magna* Fritsch et John 260, 261, 262, 263, 264
 -- *terrestis* Boye-Pet. 260, 261, 262
 -- var. *reticulata* Broady 261, 262, 263
 -- var. *terrestis* 261, 262, 263
 -- *zofingiensis* (Donz.) Hind. 239, 260
Muriellopsis Reisingl 241, 256, 259
 -- *geosphaera* Cox 257, 258, 259
 -- *pyrenigera* Reisingl 256, 257, 258, 259
 -- *sphaerica* Broady 255, 258
Mychonastes Simpson et Van Valkenburg 225, 238
 -- *homosphaera* (Skuja) Kalina et Punč. 237, 239, 240, 260
 -- *ruminatus* Simpson et Van Valkenburg 239
 -- *zofingiensis* (Donz.) Kalina et Punč. 237, 239
Myrmecia Printz 130, 177, 178, 187
 -- *astigmatica* Vinatzer 179, 184, 185

 -- *biatorellae* Boye-Pet. 179, 181, 182, 183, 185
 -- *bisecta* Reisingl 179, 181, 182, 183, 185
 -- *glifosa* Printz 177, 178, 179
 -- *incisa* Reisingl 177, 178, 179, 180
 -- *macronucleata* (Deason) V. Andr. 178, 180, 181
 -- *pyriformis* Boye-Pet. 178
 -- *pyriformis* Tsch.-Woess et Plessl 178, 181
 -- *reticulata* Tsch.-Woess 174

Nautococcus Korsch 38, 105, 136
 -- *mamillatus* Korsch 105
 -- *minuta* (Arce et Bold) Kouwets 136
 -- *pyriformis* Korsch 104, 106
 -- *solutus* Archib. 106, 107
 -- *terrestris* Archib. 106, 107
Neochloridaceae Ettl et Kom 37, 129, 178, 259
Neochloris Starr 129, 130, 134, 140, 142
 -- *alveolaris* Bold 142, 145
 -- *aquatica* Starr 133, 134, 135, 136, 137
 -- *bilobata* Vinatzer 142, 145
 -- *cohaerens* Groover et Bold 143
 -- *conjuncta* Archib. 135, 137
 -- *fasispora* Arce et Bold 306
 -- *gelatinosa* Hernd. 133, 135, 137, 138, 140, 141
 -- *minuta* Arce et Bold 133, 135, 136
 -- *oleobundans* Chant. et Bold 135, 139, 140
 -- *pseudolveolaris* Deason et Bold 145
 -- *pseudostigmatica* Bisch. et Bold 134, 135, 138, 139, 140, 141
 -- *pyrenoidosa* Arce et Bold 134, 135, 138, 139, 140
 -- *terrestris* Hernd. 133, 135, 137, 138
 -- *texensis* Archib. 135, 137
 -- *vigenis* Archib. 134, 135, 140
 -- *wimmeri* (Rabenh.) Archib. et Bold 134, 135
Neochlorosarcina Watanabe 272, 276, 303, 314, 315, 316
 -- *auxotrophica* (Groover et Bold) Watanabe 315, 317, 318, 321
 -- *deficiens* (Groover et Bold) Watanabe 315, 316, 318, 319, 320, 321
 -- *minor* (Germ.) V. Andr. 315, 316, 317
 -- *minuta* (Groover et Bold) Watanabe 315, 317, 318
 -- *negevensis* (Friedm. et Ocampo-Paus) Watanabe 315, 321
 -- f. *ferruginea* (Friedm. et Ocampo-Paus) Watanabe 315, 320, 322
 -- *pseudomnor* (Groover et Bold) Watanabe 315, 317
 -- *sempervirens* (Groover et Bold) Watanabe 315, 317, 318
Neospongiococcum Deason 38, 87
 -- *alabamense* (Deason) Deason 87, 88, 93, 95
 -- *bisporum* Deason 89, 100, 102
 -- *butyrosium* Deason et Cox 89, 101
 -- *cohaerens* Deason 88, 90, 92
 -- *commatiforme* Deason 88, 96, 98
 -- *concentricum* (Anderson et Nichols) Deason 88, 97
 -- *excentricum* (Deason et Bold) Deason et Cox 89, 103
 -- *gelatinosum* (Archib. et Bold) Ettl et Gärtner 88, 96, 97
 -- *giganticum* Deason 88, 89, 90
 -- *granatum* (Starr) Deason 85, 88, 91
 -- *irregularis* Deason 89, 100, 104
 -- *longisporum* Deason 89, 99, 100
 -- *macropyrenoidosum* Deason et Cox 89, 104, 105
 -- *mahlerei* Deason 88, 95, 96
 -- *mobile* Deason et Cox 89, 101

 -- *multinucleatum* (Deason et Bold) Deason 88
 -- *ovatum* Deason 88, 94
 -- *perforatum* Deason et Cox 89, 102
 -- *polymorphum* (Anderson et Nichols) Deason 98
 -- *proliferum* Deason 88, 90, 91
 -- *punctatum* (Arce et Bold) Deason 88, 93, 94
 -- *rugosum* Deason 89, 100, 103, 104
 -- *saccatum* Deason 88, 90, 92, 93
 -- *solitarium* Deason 88, 96, 98
 -- *sphaericum* Deason 88, 99, 100
 -- *vacuolatum* Deason et Cox 89, 102
 -- *variable* Deason 88, 96, 99

Ourococcus Grobety 267
 -- *bicaudatus* (A. Br.) Grobety 268

Palmella Lyngb. 195
 -- *mucosa* Kütz. 32
 -- *tesenii* Groover et Bold 34
Palmellaceae Lemm. 37, 194
Palmelloccoccus Chod 240, 241
 -- *protuheoides* (Krüger) Chod 240
 -- *reniformis* (Watanabe) Watanabe 253, 259
 -- *saccharophilus* (Krüger) Chod. 250
 -- *undulatus* Watanabe 259
Palmelloideae 195, 201
Palmellopsidaceae Korsch 29
Palmellopsis Korsch 29, 30
 -- *gelatinosa* Korsch. 30, 31, 32
 -- *muralis* Bold et King 32, 33
 -- *texensis* (Groover et Bold) Ettl et Gärtner 32
Palmogloea Kütz. 208
 -- *protuberans* (Smith et Sowbery) Kütz. 209
Parietochloris Watanabe et Floyd 130, 134, 142
 -- *alveolaris* (Bold) Watanabe et Floyd 139, 141, 145
 -- *bilobata* (Vinatzer) V. Andr. 142, 143, 144, 145
 -- *cohaerens* (Groover et Bold) Watanabe et Floyd 142, 143, 144, 145
 -- *pseudolveolaris* (Deason et Bold) Watanabe et Floyd 142, 144, 145, 146
Phyllogloea Silva 199
 -- *fimbriata* (Korsch.) Silva 201
Planctococcus Korsch. 30
Planctosphaerella Reisingl 241, 256
 -- *terrestis* Reisingl 256, 257
Planctosphaeria G. M. Smith 130, 161, 162
 -- *botryoides* Hernd. 162, 163, 164, 165
 -- *gelatinosa* G. M. Smith 162, 163, 165
 -- *maxima* Bisch. et Bold 162, 163, 164
 -- *paradoxalis* (Mill.) Starr 162, 163, 165
 -- *texensis* Bisch. et Bold 162, 163, 164, 165
Planophila Germ. 303, 311
Planophila Germ. pr. p. sensu Pascher 77
 -- *asymmetrica* (Germ.) Wille 311, 313, 314
 -- *bipyrenoidosa* Reisingl 311, 312, 313, 314
 -- *communis* Watanabe 311
 -- *laetevirens* Germ. 311, 312, 313, 314
 -- *sphagnothermalis* Pasch. 77
 -- *terrestris* Groover et Hofstetter 310, 311, 314
Pleurococcus beyerinckii Artari 244
Polioidium Pasch. 130, 176
 -- *didymos* Pasch. 176, 177
Polyedrum minimum A. Br. 223
Pseudochlorella subsphaerica Reisingl 249
Pseudochlorococcum Archib. 225, 236
 -- *polymorphum* Archib. 238

— *typicum* Archib 234, 238
Pseudococcomyxa Korsch 264, 265, 269
 — *adhucens* Korsch 265
 — *cllipsoidea* Hind. 265, 266
 — *simplex* (Mann) Fott 265, 266
Pseudodictyochloris Vinatzer 38, 108
 — *dissecta* Vinatzer 107, 108, 111
 — *multinucleata* (Broady) Ettl et Gärtner 107, 108, 109
Pseudodictyococcus V. Andr. 38, 109, 264
 — *fusisporus* (Reisigl) V. Andr 109, 111, 115
 — *pyramidalis* V. Andr 109, 110
Pseudoplanophila Ettl et Gärtner 38, 77
 — *sphagnothermalis* (Pasch) Ettl et Gärtner 76, 77
Pseudotetracystis Arneson 302, 305
 — *terrestris* Arneson 304, 305, 306
Pseudotetraedron Mac Entee, Bold et Archib 131
 — *polymorphum* Mac Entee, Bold et Archib 131
Pseudotracheoxia Archib 153
 — *corticola* Archib 155
Pseudotrochiscia Vinatzer 130, 167
 — *aeolata* Vinatzer 166, 167
Puchtraspheera Deason 177
 — *macronucleata* Deason 180

Radiococcaceae Fott ex Kom. 37, 207
Radiococcoideae 207
Radiococcus Schmidle 207
Radiosphæra Snow ex Hernd 38, 80, 136
 — *dissecta* (Korsch) Fott 84
 — *dissecta* (Korsch) Starr 78
 — *minuta* Hernd 80, 81
 — *negevensis* Ocampo-Paus et Friedm. 80, 82
 — *f. minor* Ocampo-Paus et Friedm. 80, 83
 — *f. negevensis* 79, 80, 82
 — *sphaerica* (Korsch) Fott 78
Rhopalocystis Schussnig 112, 117
 — *cucumis* Reisigl 117, 118, 119, 127
 — *oicifera* Schussnig 117, 118

Schizocochlanysydella Korsch 208, 213, 216
 — *delicatula* (G. S. West) Korsch 214, 215, 216
 — *nanutissima* Broady 215, 216
 — *sphaerica* Watanabe 216, 217
Schizocochlanys delicatula G. S. West 216
Schroederionidae 120, 128
Scotiella Fritsch 225
 — *levicostata* Hollerb 228
 — *multistrata* Trenkw 231
 — *oocystiformis* Lund 227
 — *terrestris* Reisigl 228
Scotielloxystis Fott 225
 — *levicostata* (Hollerb.) Fott 228
 — *oocystiformis* (Lund) Fott 227
 — *terrestris* (Reisigl) Fott 229
Scotielloxystoideae 222, 223, 238, 240
Scotiellopsis Fott 225
 — *levicostata* (Hollerb.) Fott 228
 — *oocystiformis* (Lund) Fott 227
 — *terrestris* (Reisigl) Fott 228
Scotiellopsis Vinatzer 224, 225, 228, 230, 233, 238
 — *levicostata* (Hollerb.) Punè et Kalna 225, 228, 229
 — *oocystiformis* (Lund) Punè et Kalna 224, 225, 227, 228, 230
 — *reticulata* Punè et Kalna 225, 226, 227, 228
 — *rubescentis* Vinatzer 225, 226, 227, 228, 258
 — *terrestris* (Reisigl) Punè et Kalna 225, 228, 229
Signiosphaera Broady 108
 — *multinucleata* Broady 109

Sphaerelloxystis Ettl sensu Nováková 34
Sphaerocystis Chod. 201, 204, 205
 — *bilobata* Broady 218
 — *oleifera* Broady 220, 222
 — var. *antarctica* Broady 221
 — *schroeteri* Chod. 204, 205
 — *signensis* Broady 218
Spongiocloris Starr 130, 146, 152
 — *excentrica* Starr 146, 149, 150, 152
 — *gigantea* Bisch. et Bold 144, 146, 147
 — *merassata* Chant et Bold 144, 146, 147
 — *lamellata* Deason et Bold 144, 146, 147
 — *llanoensis* Bisch. et Bold 146, 149, 150, 152
 — *minor* Chant et Bold 146, 149, 150, 151
 — *spongiosa* Starr 146, 148, 149, 150
 — *typica* Trainor et McLean 146, 148, 149, 150
Spongiococcum Deason 87, 271
 — *alabamense* Deason 95
 — *concentricum* Anderson et Nichols 97
 — *excentricum* Deason et Bold 103
 — *multinucleatum* Deason et Bold 94
 — *polymorphum* Anderson et Nichols 98
 — *tetrasporum* Deason 271, 273

Tetraella Pasch et Petrová 120
Tetracystidae Ettl et Kom 270, 303
Tetracystis Brown et Bold 271, 272, 276, 296
 — *actra* Brown et Bold 272, 275, 290, 291, 293
 — *aggregata* Brown et Bold 275, 285, 293, 294
 — *aplanospora* (Arce et Bold) Brown et Bold 272, 274, 281, 282, 293
 — *compacta* Schwarz 274, 285, 287, 289
 — *diplobionticoides* (Chant. et Bold) Archib et Bold 274, 285, 286
 — *dissociata* Brown et Bold 274, 283, 284
 — *elliptica* Nakano 274, 280, 281, 282
 — *excentrica* Brown et Bold 272, 275, 277
 — *fixurata* Nakano 272, 273, 275
 — *illinoisensis* Brown et Bold 274, 282, 283
 — *intermedia* (Deason et Bold) Brown et Bold 274, 279, 280, 281
 — *isobilateralis* Brown et Bold 274, 287, 289
 — *macrostigmata* Nakano 275, 293, 294
 — *micropyrenoides* Nakano 275, 291, 293
 — *nagasakiensis* Nakano 274, 283, 284, 285
 — *pampae* Brown et Bold 274, 286, 287, 288, 290, 294
 — *polymorpha* (Bisch. et Bold) Archib et Bold 77
 — *pulchra* Brown et Bold 274, 278, 279, 281
 — *sarcinalis* Schwarz 272, 274, 276, 277
 — *tetraspora* (Arce et Bold) Brown et Bold 274, 288, 290
 — *texensis* Brown et Bold 274, 276, 278
 — *vinatzeri* Ettl et Gärtner 275, 289, 294
Tetraedron Kütz. 223
 — *bitridens* Back-Mannog 132
 — *minimum* (A. Br.) Hansg 223, 224
 — *regularis* Kütz. 223
Tetraedronoideae 222
Tetrasporales Pasch 29
Trebouxia Puym 130, 153
Trebouxia Tsch.-Woess (subgen. in *Trebouxia*) 153, 154
 — *arborcola* Puym. 153, 154, 155
 — *corticola* (Archib.) Gärtner 154, 155
Trochisciopsis Vinatzer 130, 167, 187
 — *insignis* Trenkw. 166, 168, 169
 — *tetraspora* Vinatzer 166, 168

Zoochlorella Brandt 241

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ

I. ОБЩАЯ ЧАСТЬ

1. Общая характеристика тетраспоровых, хлорококковых и хлоросарциновых водорослей (порядки *Tetrasporales*, *Chlorococcales* и *Chlorosarcinales*)
2. Морфология и размножение тетраспоровых, хлорококковых и хлоросарциновых водорослей
3. Система тетраспоровых, хлорококковых и хлоросарциновых водорослей

II. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Отдел *Chlorophyta*

Порядок *Tetrasporales*

Семейство *Palmellopsidaceae*

Порядок *Chlorococcales*

Семейство *Chlorococcaceae*

Семейство *Characioclonoidaceae*

Семейство *Characaceae*

Подсемейство *Fernandimelloideae*

Подсемейство *Charactioideae*

Подсемейство *Schroederioideae*

Семейство *Neochloridaceae*

Семейство *Palmellaceae*

Подсемейство *Hormotilloideae*

Подсемейство *Palmelloideae*

Семейство *Botryococcaceae*

Подсемейство *Dicystosphaeroideae*

Семейство *Radiococcaceae*

Подсемейство *Radiococcoideae*

Семейство *Chloroellaceae*

Подсемейство *Tetradronoideae*

Подсемейство *Scotielloxystoideae*

Подсемейство *Chlorelloideae*

Подсемейство *Ankistrodesmoideae*

Порядок *Chlorosarcinales*

Семейство *Tetracystidaceae*

Семейство *Chlorosarcinaceae*

Семейство *Chlorokybaceae*

Литература

Указатель латинских названий к систематической части