

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2017, 27(3): 323–336

doi: 10.15407/alg27.03.323

УДК 631.466(23.071)(251.1)(477.7)

МАЛЬЦЕВА И.А.¹, МАЛЬЦЕВ Е.И.^{1,2}, СОЛОНЕНКО А.Н.¹

¹Мелитопольский государственный пед. ун-т им. Богдана Хмельницкого,
ул. Гетьманская, 20, Мелитополь 72312, Украина

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл. 152742, Россия

ВОДОРΟΣЛИ ПОЧВ ДУБРΑВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ УКРАИНЫ

Изучено видовое разнообразие, состав доминантов и систематическая структура сообществ водорослей почв дубрав степной зоны Украины. Основную часть водорослей почв исследованных дубрав представляют виды *Chlorophyta*, на втором месте – *Xanthophyta*, а в некоторых дубравах – *Cyanoprokaryota* или *Bacillariophyta*. В состав доминантов входят виды разных отделов. Специфические черты водорослей различных дубрав обусловлены не только их географической отдаленностью, но и комплексом условий, которые в них складываются. Наибольшее влияние имеет увлажнение и наличие явлений эрозии в лесных экосистемах на склонах балок. В пойменной берестово-ясеновой дубраве Самарского леса (Днепропетровская обл.) установлено новое местообитание *Protosiphon botryoides* (Kütz.) Klebs, известного ранее на территории степной зоны Украины в степных биогеоценозах Херсонской обл. Штамм *P. botryoides* MZ-Ch14 изучали с помощью методов фенотипического и молекулярно-генетического анализа. Изолированный штамм может быть использован при отборе наиболее перспективных источников вторичных каротиноидов.

Ключевые слова: почвенные водоросли, дубравы, систематическая структура, доминанты, степная зона, штамм *Protosiphon botryoides* MZ-Ch14

Введение

Почвенные водоросли – разнообразная группа организмов, обитающих на поверхности и в толще почвы в достаточно специфических условиях. Благодаря своей структурированности и микроразнообразности (Звягинцев, 2003; Pietramellara et al., 2002) почва представляет систему разнообразных экологических ниш, которые освоены разными видами водорослей. Разнообразие водорослей почв различных экосистем отличается и определяется, с одной стороны, условиями биотопа, а с другой – адаптационным потенциалом прокариотических и эвкариотических водорослей (Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976). Высоким видовым богатством почвенных водорослей характеризуются лесные экосистемы. Из 892 видов водорослей, отмеченных в почвах Украины (Костіков и др., 2001), более половины (590 видов, 66,1%) обитают в почве под лесными фитоценозами.

© Мальцева И.А., Мальцев Е.И., Солоненко А.Н., 2017

В степной зоне Украины естественные леса занимают незначительные площади, но имеют большую ценность как природный ресурс. Изучение биоразнообразия этих экосистем необходимо как для оценки их потенциала, так и для осуществления их охраны, возобновления и рационального использования. Основной листовенной лесообразующей породой лесов в степной зоне является дуб обыкновенный (*Quercus robur* L.). Обладая выраженной средообразующей способностью, он совместно с сопутствующими древесными породами создает особые микроклиматические условия под лесным пологом, а через листовенный опад оказывает влияние на физико-химические свойства почв, разнообразие и численность организмов, населяющих почву.

Целью данной работы было изучение водорослей почв дубрав степной зоны Украины для оценки их видового разнообразия, состава доминантов и систематической структуры.

Материалы и методы

Материалом для исследований послужили образцы почвы и лесной подстилки, отобранные в различных пойменных и байрачных дубравах в пределах степной зоны Украины на протяжении 2000–2004 и 2010–2014 гг. (табл. 1). Каждый образец формировался из 5–10 индивидуальных проб площадью 25 см², отобранных в пределах соответствующего лесного биогеоценоза. В каждом биогеоценозе образцы отбирали посезонно (весной – в апреле, летом – в июле, осенью – в октябре) на протяжении одного-двух лет из наиболее населенных водорослями слоев почвы толщиной 0–5, 5–10 и 10–15 см, а также из лесной подстилки. Всего было отобрано 288 образцов почвы и лесной подстилки.

Таблица 1

Краткая характеристика мест отбора проб водорослей

Место отбора пробы	Станция	Фитоценоз
Пойма, Самарский лес, р-н с. Андреевка Новомосковского р-на Днепропетровской обл.	ПП1	Свежая липово-ясеневая дубрава
Пойма, Самарский лес, р-н с. Кочережки Новомосковского р-на Днепропетровской обл.	ПП2	Свежеватая берестово-ясеневая дубрава
Пойма, Святогорское лесничество НПП «Святые Горы», Донецкая обл.	ПП3	Свежая берестово-ясеневая дубрава
Середина склона балки северо-западной экспозиции, байрак «Долгий», около с. Попасное Новомосковского р-на Днепропетровской обл.	ПП4	Свежая липово-ясеневая дубрава
Тальвег балки, там же	ПП5	Влажная липово-вязовая дубрава

Верхняя треть склона северной экспозиции, байрак «Грабовый», около с. Владимировка Знаменского р-на Кировоградской обл.	ПП6	Свежеватая кленово-липовая дубрава
Нижняя треть склона северной экспозиции, там же	ПП7	Влажноватая липово-грабовая дубрава
Тальвег балки, там же	ПП8	Влажная липово-грабовая дубрава
Середина склона балки южной экспозиции, байрак «Войсковой» около с. Войсковое Солонянского р-на Днепропетровской обл.	ПП9	Суховатая чорнокленовая дубрава
Тальвег балки, там же	ПП10	Влажная пакленовая дубрава
Средина склона балки северной экспозиции, там же	ПП11	Свежая пакленовая дубрава

Видовой состав водорослей определяли на основании почвенных культур со стеклами обрастаний и агаровых на среде Болда (3 N BBM) (Голлербах, Штина, 1969; Костіков и др., 2001). Культуры выращивали на осветительной установке в режиме 12 : 12. Микроскопическое исследование культур при необходимости продолжалось до 12 месяцев. Для критических в таксономическом отношении видов водорослей использовали метод альгологически чистых культур, выделяя отдельные клетки с помощью посева штрихом или микропипетированием под инвертированным микроскопом Zeiss Axio Vert. A1. При микроскопировании использовали прижизненную окраску препаратов раствором Люголя: на крахмал – 0,1%-ным раствором метиленового синего и 1%-ным раствором туши – на общие очертания и структуру слизи. Микроскопические исследования проводили с помощью световых микроскопов с иммерсионными объективами XSM-20, МБИ и Zeiss Scope. A1 (x100/n.a.1.4, DIC).

На основании почвенных культур, которые считаются наиболее близкими к естественным условиям, с помощью семибалльной шкалы обилия определяли доминанты. К доминирующим относили виды, имеющие показатели обилия 7 и 6 баллов, к субдоминантам – 5 и 4.

В работе использована система водорослей, представленная в монографии И.Ю. Костикова с соавт. (2001) с дополнениями (Algae..., 2006, 2009, 2011) и учетом рекомендаций Г.М. Паламар-Мордвинцевой и П.М. Царенко (2012). Полученные данные анализировали с помощью методов сравнительной флористики и статистики.

Для изучения моноклонального штамма MZ-Ch14, изолированного из почвы дубравы Самарского леса (ПП2) и поддерживаемого в жидкой среде WC (Guillard, Lorenzen, 1972) на осветительной установке с

режимом 12 : 12, использовали методы молекулярно-генетических исследований, которые были осуществлены на базе лаборатории систематики и географии водных растений Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина (РФ).

ДНК исследованного штамма MZ-Ch14 экстрагировали с помощью набора InstaGene™ Matrix в соответствии с протоколом производителя. Амплификацию фрагмента хлоропластного гена *rbcL* длиной 461 пн. проводили с помощью пары праймеров *rbcL*-F9 (5'-CGT GAC AAA СТА AAC AAA TAT GG-3') и *rbcL*-R8 (5'-AAG ATT TCA ACT AAA GCT GGC A-3') (Nakada et al., 2010). Условия амплификации: начальная денатурация – 5 мин при 95 °С, последующие 45 циклов (денатурация при 94 °С – 30 с, отжиг праймеров – 40 с при 60 °С, элонгация – 1,2 мин при 72 °С), окончательное удлинение – 5 мин при 72 °С.

Полученные ПЦР-продукты визуализировали методом горизонтального электрофореза в агарозном геле (1%) и окрашивали SYBR® Safe (Life Technologies, США). ПЦР-продукты очищали смесью FastAP, 10Ч FastAP Buffer, Exonuclease I (Thermo Fisher Scientific, США) и воды. Расшифровку фрагмента гена *rbcL* проводили с помощью прямого и обратного праймеров, указанных для ПЦР, системы Big Dye (Applied Biosystems, США) – с использованием секвенатора Genetic Analyzer 3500 (Applied Biosystems, США).

Редактирование и сборку консенсусных последовательностей полученных фрагментов гена осуществляли путём сопоставления прямой и обратной хроматограмм с помощью программы Ridom TraceEdit (ver. 1.1.0) и Mega6 (Tamura et al., 2013; Vančurová et al., 2015). В дополнение к данным фрагментам в последующем анализе использовали 25 последовательностей ДНК различных представителей зеленых водорослей из GenBank, в т. ч. *Chlamydomonas reinhardtii* AB511845 и AB511846, взятых в качестве внешней группы. Выравнивали нуклеотидные последовательности с помощью программы Mafft v7, используя модель E-INS-i (Kato, Toh, 2010). Реконструкцию филогенетических связей осуществляли методами максимального правдоподобия (ML) и Байеса (BI) с применением модели GTR+G+I. Для выбора модели нуклеотидных замен использовали программу jModeltest 2.1.1 (Posada, 2006). Деревья ML строили в on-line программе RAxML (Stamatakis et al., 2008) с проверкой их устойчивости 1000 бутстреп-репликами. BI анализ осуществляли с помощью программы MrBayes-3.2.5 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) со следующими параметрами: случайное начальное дерево, количество запусков – 2, число параллельных цепочек – 4, количество поколений – 2×10^6 , запись параметров каждого сотого поколения и параметр отжига – 25%. Просмотр и редактирование деревьев осуществляли в программе FigTree (ver. 1.4.2).

Полученная последовательность депонирована в базе данных NCBI (GenBank) под номером KX906672.

Результаты и обсуждение

Всего в почве пойменных дубрав найдено 128 видов водорослей, среди которых *Cyanoprokaryota* – 18 видов (14,1%), *Euglenophyta* – 1 (0,8%), *Eustigmatophyta* – 5 (3,9%), *Xanthophyta* – 25 (19,5%), *Bacillariophyta* – 18 (14,1%), *Chlorophyta* – 61 (47,6%). В почве пойменных дубрав Самарского леса (ПП1, ПП2) найдено 78 видов водорослей, среди которых *Cyanoprokaryota* – 10 видов (12,8%), *Euglenophyta* – 1 (1,3%), *Eustigmatophyta* – 4 (5,1%), *Xanthophyta* – 18 (23,1%), *Bacillariophyta* – 9 (11,5%), *Chlorophyta* – 36 (46,2%). Около половины видового богатства изученных лесов составляют *Chlorophyta*. Наибольшим видовым разнообразием характеризуется липово-ясеневая дубрава. Особенностью сообщества водорослей берестово-ясеневой дубравы было наличие лишь одного вида (табл. 2).

Доминантами альгогруппировки берестово-ясеневой дубравы были: *Nostoc paludosum* Kütz. ex Bornet et Flahault, *Phormidium bohneri* Schmidle, *Bracteacoccus minor* (Chodat) Petrova, *Vischeria stellata* (Chodat) Pascher, *Pleurochloris imitans* Pascher. Комплекс доминантов липово-ясеневой дубравы сформирован видами: *Vischeria helvetica* (Vischer et Pascher) Hibberd, *Tribonema affine* (Kütz.) G.S. West, *Characiopsis borziana* Lemmerm., *Luticola mutica* (Kütz.) D.G. Mann in Round et al., *Luticola ventricosa* (Kütz.) Mann in Round et al., *Navicula pelliculosa* (Bréb.) Hilse, *Nitzschia palea* (Kütz.) W. Sm. Представители синезеленых водорослей *Cylindrospermum muscicola* Kütz., *Phormidium bohneri*, *Ph. valderiae* (Delphy) Geitler входили в группу субдоминантов.

Альгогруппировка свежей берестово-ясеневой дубравы Национального природного парка «Святые Горы» (ПП3) характеризовалась невысоким видовым разнообразием и насчитывала 25 видов. Преобладали *Chlorophyta* и *Xanthophyta* (см. табл. 2).

Немногочисленными в видовом отношении были *Cyanophyta*, однако *Nostoc punctiforme* (Kütz. ex Hariot) Hariot развивался интенсивно и отнесен нами к доминантам. Кроме него в комплекс доминантов также включены: *Pleurochloris imitans*, *Spongiochloris gigantea* V. Bisch. et H.C. Bold, *Pinnularia subcapitata* W. Greg., *Navicula pelliculosa* и *Klebsormidium dissectum* (Gay) Ettl et Gärtner.

В подстилке массово развивался *N. punctiforme*, менее многочисленными были: *Pleurochloris commutate* Pascher, *Calothrix elenkinii* Kossinsk., *Hantzschia amphioxys* (Ehrenb.) Grunow in Cleve et Grunow. В почвенных горизонтах основную роль играли *Xanthophyta* и *Chlorophyta*, а на глубине 5–10 см – еще и *Bacillariophyta*. Кроме видов, отнесенных к доминантам, достаточно активно развивались: *Chlamydomonas* cf. *bourrellyi* H. Ettl, *Chlamydomonas* cf. *lobulata* H. Ettl, *Pseudococcomyxa adhaerens* Korschikov, *Hantzschia amphioxys*.

В дубравах байрака «Долгий» (ПП 4, ПП5) найдено 32 вида водорослей, среди которых наиболее разнообразны виды *Chlorophyta* и *Cyanoprokaryota* (см. табл. 2).

Таблица 2

Распределение видов почвенных водорослей дубрав степной зоны Украины по отделам

Отдел	Количество видов, ед. (%)										
	ПП1	ПП2	ПП3	ПП4	ПП5	ПП6	ПП7	ПП8	ПП9	ПП10	ПП11
<i>Cyanoprokaryota</i>	8 (13,5)	7 (18,9)	3 (12,0)	7 (38,9)	8 (27,6)	5 (21,8)	3 (12,0)	3 (8,6)	1 (5,2)	3 (7,9)	1 (6,7)
<i>Eustigmatophyta</i>	2 (3,4)	2 (5,4)	–	–	2 (6,9)	1 (4,4)	1 (4,0)	2 (5,7)	–	–	–
<i>Xanthophyta</i>	13 (22,0)	8 (21,6)	6 (24,0)	3 (16,7)	5 (17,2)	3 (13,0)	4 (16,0)	5 (14,3)	4 (21,1)	8 (21,1)	5 (33,3)
<i>Bacillariophyta</i>	9 (15,3)	1 (2,7)	4 (16,0)	–	2 (6,9)	3 (13,0)	5 (20,0)	3 (8,6)	6 (31,6)	10 (26,3)	3 (20,0)
<i>Chlorophyta</i>	26 (44,1)	19 (51,4)	12 (42,1)	8 (44,4)	12 (41,4)	11 (47,8)	12 (48,0)	22 (62,8)	8 (42,1)	17 (44,7)	6 (40,0)
<i>Euglenophyta</i>	1 (1,7)	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Всего	59 (100)	37 (100)	25 (100)	18 (100)	29 (100)	23 (100)	25 (100)	35 (100)	19 (100)	38 (100)	15 (100)

Наибольшее количество видов водорослей обнаружено в почве липово-вязовой дубравы тальвега балки (ПП5), что связано, возможно, с уменьшением явлений смыва и более благоприятными условиями увлажнения. Как известно, развитие эрозионных процессов имеет большое влияние на состав и равновесие альгогруппировок и, в крайних случаях, приводит к значительному обеднению видового разнообразия и уменьшению биомассы водорослей. Известно, что развитие водорослей способствует структурированию, дополнительному закреплению почвы и уменьшению эрозионных процессов (Штина, Голлербах, 1976). Наиболее заметна с этой точки зрения роль нитчатых водорослей и водорослей, способных к образованию значительного количества слизи. В альгогруппировках байрачных дубрав можно выделить: *Tolypothrix tenuis* Kütz., *Phormidium (Leptolyngbya) henningsii* Lemmerm., *Ph. cf. autumnale* (C. Agardh) Gomont, *Leptolyngbya notate* (Schmidle) Anagn. et Komárek, *L. gracillima* (Zopf. ex Hansg.) Anagn. et Komárek, *L. foveolarum* (Rabenh. ex Gomont) Anagn. et Komárek, *Nostoc paludosum*, *N. punctiforme*, *Cylindrospermum muscicola*, *Klebsormidium flaccidum* (Kütz.) P.C. Silva et al., *Schizochlamydeella delicatula* (D.S. West) Korschikov и др.

В липово-ясеновой дубраве, расположенной на склоне, незначительная подстилка и наличие оголенных участков почвы способствовали развитию разнообразных нитчатых синезеленых водорослей: *Tolypothrix tenuis*, *Leptolyngbya gracillima*, *Nostoc linckia* (Roth) Bornet et Flahault sensu Elenkin, *N. paludosum*. В почвенных горизонтах (0–5, 5–10, 10–15 см) синезеленые также характеризовались интенсивным развитием (особенно *Nostoc linckia*, *N. paludosum*, *Phormidium (Leptolyngbya) henningsii*), заметно выделялись зеленые и желтозеленые водоросли. Среди последних наиболее многочисленными были: *Choricystis minor* (Skuja) Fott, и *Pleurochloris* sp. Таким образом, ядро комплекса доминантов липово-ясеновой дубравы формировали *Cyanophyta*, а *Xanthophyta* и *Chlorophyta* выполняли второстепенную роль.

Комплекс доминантов липово-вязовой дубравы более разнообразный, объединяет различные по экологическим особенностям виды. Среди синезеленых водорослей, которые входят в состав комплекса доминантов, много видов способны к азотфиксации. Общими доминантами двух исследованных дубрав байрака «Долгий» были *Leptolyngbya gracillima*, *Nostoc paludosum*, *Pleurochloris* sp. и *Choricystis minor*.

В почве дубрав балки «Грабовая» найден 51 вид водорослей, среди которых наиболее разнообразно были представлены *Chlorophyta* и *Xanthophyta* (см. табл. 2). Первые четыре места в составе ведущих семейств заняли семейства этих же отделов, что в целом характерно для лесных биогеоценозов. Нижняя часть спектра специфична и включает диатомовые и синезеленые водоросли. Во влажной липово-грабовой дубраве, которая находится в тальвеге балки, найдено большее число видов в сравнении с дубравами на склонах.

В комплекс доминантов входят представители различных отделов, разной морфологии и экологии: *Chlamydomonas* cf. *macrostellata* Lund, *Pleurochloris* sp., *Chlorococcum* cf. *pulhrum* P.A. Archibald et H.C. Bold, *Chlorella vulgaris* Beij., *Bracteacoccus minor*, *Monodus dactylococcoides* Pascher, *Naviculla pelliculosa*, *Hantzschia amphioxys*, *Tetracystis excentrica* R.M. Br. H.C. Bold, *Leptosira terrestris* (F.E. Frisch et R.P. John) Printz, *Klebsormidium flaccidum*, *Cylindrospermum muscicola* и *Phormidium* (*Leptolyngbya*) *henningsii*.

Сообщества водорослей, которые формируются в верхней и средней части склона, характеризуются незначительным количеством видов, немного их и в доминантном комплексе.

В почвах дубрав байрака «Войсковой» обнаружено 42 вида водорослей. Наибольшим разнообразием характеризовались представители *Chlorophyta* и *Bacillariophyta* (см. табл. 2). Максимальное видовое богатство водорослей отмечено в дубраве тальвега балки.

Комплекс видов-доминантов сформирован широко распространенными видами почвенных водорослей. В суховатой чернокленовой дубраве доминировали *Klebsormidium flaccidum*, *Tetracystis aggregata* R.M. Br. et H.C. Bold, *Hantzschia amphioxys*, *Choricystis minor*; во влажной пакленовой дубраве – *Leptosira terrestris*, *Ulothrix* sp., *Naviculla pelliculosa*, *Chlamydomonas* cf. *chlorococcoides* H. Ettl et Schwarz, *Spongiochloris* sp., *Stichococcus bacillaris* Nägeli, *Ellipsoidion oocystoides* Pascher, *Hantzschia amphioxys*; в свежей пакленовой дубраве – *Monodus* sp., *Chlorella vulgaris*, *Hantzschia amphioxys*, *Chlamydomonas* cf. *chlorococcoides*.

Отличительной чертой альгогруппировок дубрав байрака «Войсковой» была доминирующая роль *Bacillariophyta*. Они часто входили в состав доминантов или были субдоминантами вместе с нитчатными и мелкоклеточными *Xanthophyta*.

В составе водорослей почв берестово-ясеновой дубравы обнаружен вид, по морфологическим признакам соответствующий *Protosiphon botryoides*. Известно, что он способен накапливать значительные количества вторичных каротиноидов, преимущественно астаксантин и сложные эфиры кантаксантина (Orosa et al., 2000). Вид имеет высокую устойчивость к воздействию факторов окружающей среды и характеризуется быстрым ростом, что позволяет рассматривать его в качестве перспективного объекта культивирования для получения каротиноидов и поиска штаммов с наилучшими характеристиками.

Protosiphon botryoides достаточно часто встречается в лиственных и хвойных лесах Полесья и Лесостепи Украины, а на территории степной зоны отмечен только на типчаковых и типчаково-ковыльных степных участках Херсонщины, в частности в пределах биосферного заповедника «Аскания Нова» (Костіков, 2001; Algae..., 2011). Для идентификации и подтверждения нового местообитания данного вида был получен его моноклональный штамм – MZ-Ch14, который в дальнейшем использовался для изучения морфологии и молекулярно-генетических исследований. Время наблюдения за штаммом составило от 24 ч до 12 мес.

Морфологическое описание штамма *P. botryoides* MZ-Ch14

Клетки возрастом до 1 мес. шаровидной формы с тонкой клеточной стенкой (рис. 1, 1–3). Диаметр клеток 12–25 мкм. Хлоропласт пристенный, массивный, с пиреноидом. С возрастом форма клеток изменяется до мешковидной или грушевидной (рис. 1, 4), появляется ризоид, который служит для закрепления клетки в субстрате (рис. 1, 5). Размер клеток достигает 100 мкм шир. и 500 мкм дл. Хлоропласт становится сетчатым, с многочисленными пиреноидами. Ядра многочисленные. Размножается апланоспорами или зооспорами. С возрастом клетки начинают накапливать вторичные каротиноиды, клеточная стенка утолщается до 3–4 мкм (рис. 1, 6). При выращивании культуры на твердых питательных средах грушевидная и мешковидная формы клеток сохраняются, однако при переводе культуры на жидкие среды наблюдается преобладание шаровидных или неправильно шаровидных клеток.

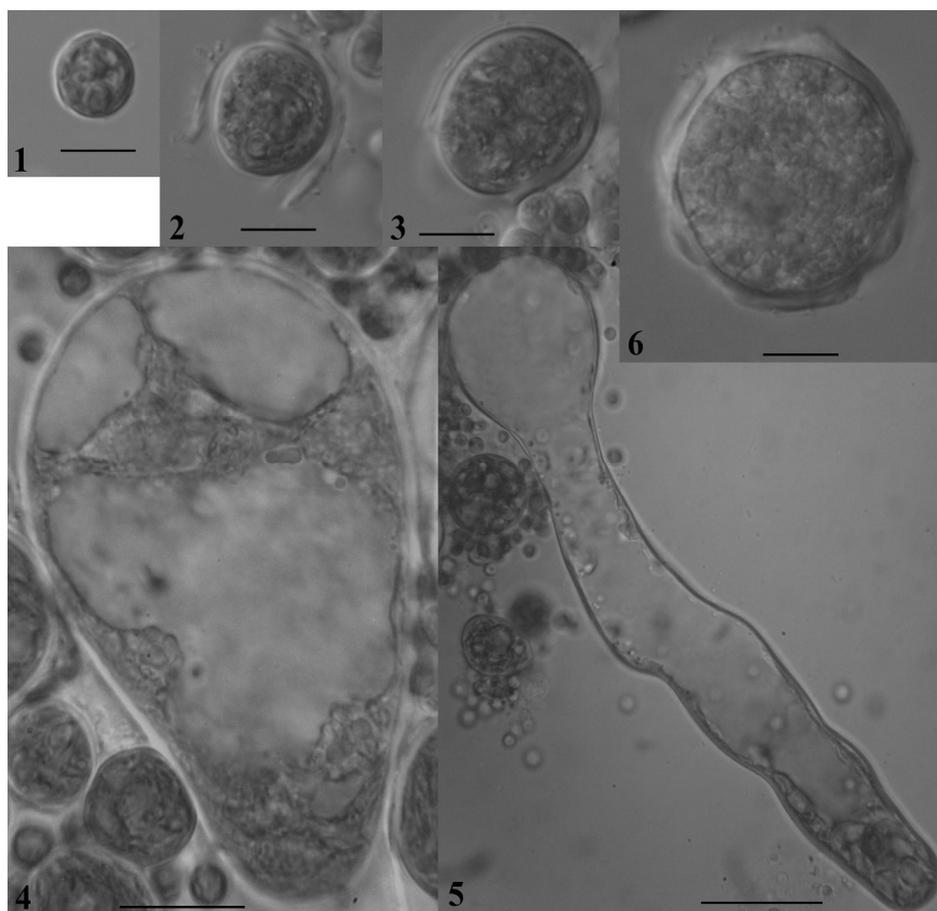


Рис. 1. *Protosiphon botryoides*, штамм MZ-Ch14: 1 – молодая вегетативная клетка, возраст 2 недели; 2, 3 – зрелые вегетативные клетки шаровидной формы, возраст 4 недели; 4 – зрелая вегетативная клетка грушевидной формы, возраст 6 недель; 5 – образование ризоида, возраст 2 мес.; 6 – старая вегетативная клетка, возраст 9 мес. Шкала 10 мкм; 1–3, 6 – Nomarski interference micrographs

Филогенетическое положение штамма *Protosiphon botryoides* MZ-Ch14

Protosiphon botryoides формирует обособленную кладу внутри класса *Chlorophyceae*, максимально сближаясь лишь с представителями рода *Spongiochloris* Stagg (Lewis, 1997). Для оценки филогенетического положения штамма был секвенирован фрагмент хлоропластного гена *rbcL*. Выборка последовательностей для анализа состояла из 26 последовательностей *Chlorophyceae* и *Trebouxiophyceae* таксонов, имеющих длину 461 пн. Филогенетические анализы (BI, RAxML) с большой статистической поддержкой показали принадлежность штамма MZ-Ch14 к *Protosiphon*-кляде (рис. 2). При этом внутри клады *P. botryoides* MZ-Ch14 проявляет наибольшую близость к штамму *P. botryoides* UTEX 47 (см. рис. 2). Оставшаяся выборка разделилась на клады, соответствующие современному пониманию филогении *Trebouxiophyceae* (Neustupa et al., 2011; Neustupa, 2015) и *Chlorophyceae* (Lewis, 1997; Neustupa, 2015).

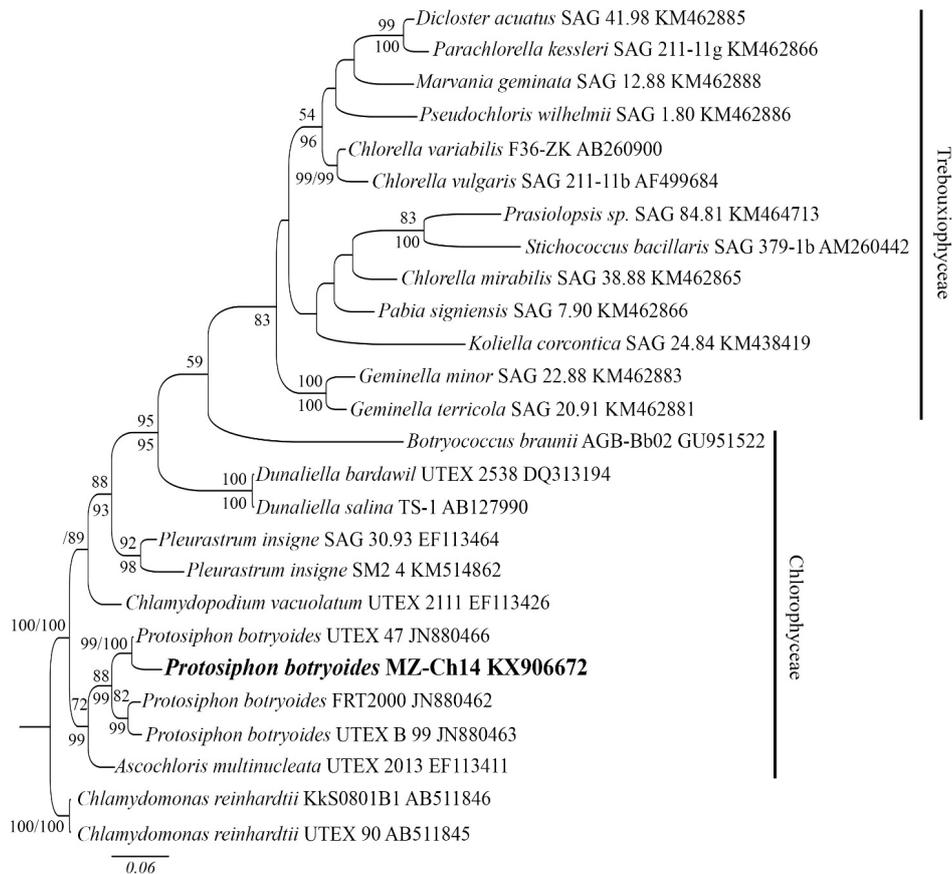


Рис. 2. Положение штамма *Protosiphon botryoides* MZ-Ch14 в филогенетическом дереве, состоящего из 26 последовательностей (461 символ) гена *rbcL*. Сверху (над дробью или ветвями) – значения ML бутстрепа, анализ RAxML (< 50 не показаны), снизу (под дробью или ветвями) – байесовская апостериорная вероятность (< 80 не показаны). Виды рода *Chlamydomonas* выбраны в качестве внешней группы. Модель нуклеотидных замен – GTR+G+I

Таким образом, изученный штамм по морфологическим и молекулярно-генетическим параметрам соответствует *Protosiphon botryoides*. Кроме степных экосистем на территории степной зоны Украины данный вид встречается в почве берестово-ясеновой дубравы центральной части поймы р. Самары (Самарский лес, Днепропетровская обл., координаты 48°39'33.6"N 35°40'25.62"E). Изолированный штамм *P. botryoides* MZ-Ch14 может быть использован в дальнейшем при отборе наиболее перспективных источников вторичных каротиноидов.

Выводы

Всего в почве пойменных дубрав обнаружено 128 видов водорослей, среди которых *Cyanoprokaryota* – 18 видов (14,1%), *Euglenophyta* – 1 (0,8%), *Eustigmatophyta* – 5 (3,9%), *Xanthophyta* – 25 (19,5%), *Bacillariophyta* – 18 (14,1%), *Chlorophyta* – 61 (47,6%). Видовое богатство водорослей почв различных дубрав степной зоны Украины представлено 18–59 видами. Основу их разнообразия составляют виды *Chlorophyta* – 40,0–62,8% общего количества видов в различных лесных экосистемах, второе место по количеству видов занимают *Xanthophyta* – в 45% исследованных лесов, а в остальных на втором месте *Cyanoprokaryota* или *Bacillariophyta*.

В целом, альгогруппировки дубрав степной зоны Украины, наряду с определенными общими чертами в систематической структуре и составе доминантов, характеризуются также специфическими особенностями, связанными не только с их географической отдаленностью, но и с комплексом условий, которые в них складываются. Наибольшее влияние оказывают условия увлажнения и наличие явлений смыва на склонах.

Для *Protosiphon botryoides*, обнаруженного ранее на территории степной зоны Украины в степных биогеоценозах Херсонской обл., установлено новое местообитание: почва берестово-ясеновой дубравы в центральной части поймы р. Самары в пределах Самарского леса в Днепропетровской обл. (координаты 48°39'33.6"N 35°40'25.62"E). Изолированный штамм *P. botryoides* MZ-Ch14 может быть использован при отборе наиболее перспективных источников вторичных каротиноидов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голлербах М.М., Штина Э.А. *Почвенные водоросли*. Л.: Наука, 1969. 143 с.
- Звягинцев Д.Г. Строение и функционирование комплекса почвенных микроорганизмов. В кн.: *Структурно-функциональная роль почв и почвенной биоты в биосфере*. М.: Наука, 2003. С. 102–115.
- Костіков І.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М., Дарієнко Т.М., Михайлюк Т.І., Рибчинський О.В., Солоненко А.М. *Водорості ґрунтів України (Історія та методи дослідження, система, конспект флори)*. Київ: Фітосоціоцентр, 2001. 300 с.

- Паламар-Мордвинцева Г.М., Царенко П.М. *Теоретичні основи та рекомендації до написання Флори водоростей України*. Київ, 2012. 140 с.
- Штина Э.А., Голлербах М.М. *Экология почвенных водорослей*. М.: Наука, 1976. 143 с.
- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*. Eds P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. Rugell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G., 2006. Vol. 1. 713 p.; 2009. Vol. 2. 413 p.; 2011. Vol. 3. 512 p.
- Guillard R.R.L., Lorenzen C.J. Yellow-green algae with chlorophyllide *c*. *J. Phycol.* 1972. 8: 10–14.
- Katoh K., Toh H. Parallelization of the MAFFT multiple sequence alignment program. *Bioinformatics*. 2010. 26: 1899–1900.
- Lewis L.A. Diversity and phylogenetic placement of *Bracteacoccus* Tereg (*Chlorophyceae*, *Chlorophyta*) based on 18s ribosomal RNA gene sequence data. *J. Phycol.* 1997. 33: 279–285.
- Nakada T., Shinkawa H., Ito T., Tomita M. Recharacterization of *Chlamydomonas reinhardtii* and its relatives with new isolates from Japan. *J. Plant Res.* 2010. 123: 67–78.
- Neustupa J.I. *Chlorophyta*, *Streptophyta* p.p. (except *Ulvophyceae*, *Charophyceae*; incl. *Trentepohliales*). In: *Syllabus of Plant Families. A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*. Pt 2/1. Stuttgart: Borntraeger Sci. Publ., GmbH. 2015. P. 190–247.
- Neustupa J.I., Elias M., Skaloud P., Nemcova Y., Sejnohova L. *Xylochloris irregularis* gen. et sp. nov. (*Trebouxiophyceae*, *Chlorophyta*), a novel subaerial coccoid green alga. *Phycologia*. 2011. 50(1): 57–66.
- Orosa M., Torres E., Fidalgo P., Abalde J. Production and analysis of secondary carotenoids in green algae. *J. Appl. Phycol.* 2000. 12: 553–556.
- Pietramellara G., Ascher J., Ceccherini M.T., Renella G. Soil as a biological system. *Ann. Microbiol.* 2002. 52(2): 119–131.
- Posada D. Modeltest Server: a web-based tool for the statistical selection of models of nucleotide substitution online. *Nucl. Acids Res.* 2006. 34: 700–703.
- Ronquist F., Huelsenbeck, J.P. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models. *Bioinformatics*. 2003. 19(12): 1572–1574.
- Stamatakis A., Hoover P., Rougemont J. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web-servers. *System. Biol.* 2008. 57(5): 758–771.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipinski A., Kumar S. MEGA6: Molecular Evolutionary Genetics Analysis version 6.0. *Mol. Biol. and Evol.* 2013. 30(12): 2725–2729.
- Vančurová L., Peksa O., Němcová Y., Škaloud P. *Vulcanochloris* (*Trebouxiales*, *Trebouxiophyceae*), a new genus of lichen photobiont from La Palma, Canary Islands, Spain. *Phytotaxa*. 2015. 219(2): 118–132.

Поступила 23 сентября 2016 г.
Подписала в печать О.Н. Виноградова

REFERENCES

- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography*. Eds P.M. Tsarenko, S.P. Wasser, E. Nevo. Rugell: A.R.G. Gantner Verlag K.-G., 2006. Vol. 1. 713 p.; 2009. Vol. 2. 413 p; 2011. Vol. 3. 512 p.
- Gollerbakh M.M., Shtina E.A. *Pochvennye vodorosli* [Soil algae]. Leningrad: Nauka Press, 1969. 143 p.
- Guillard R.R.L., Lorenzen C.J. *J. Phycol.* 1972. 8: 10–14.
- Katoh K., Toh H. *Bioinformatics*. 2010. 26: 1899–1900.
- Kostikov I.Yu., Romanenko P.O., Demchenko E.M., Dariyenko T.M., Mikhaylyuk T.I., Ribchinskiy O.V., Solonenko A.M. *Vodorosti gruntiv Ukrainy (istoriya ta metody doslidzhennya, sistema konspekt flory)* [Soil Algae of Ukraine (history and methods, systems, synopsis of flora)]. Kyiv: Fitosotsiotsentr, 2001. 300 p.
- Lewis L.A. *J. Phycol.* 1997. 33: 279–285.
- Nakada T., Shinkawa H., Ito T., Tomita M. *J. Plant Res.* 2010. 123: 67–78.
- Neustupa J.I. In: *Syllabus of Plant Families. A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien*. Pt 2/1. Stuttgart: Borntraeger Sci. Publ., GmbH, 2015. P. 190–247.
- Neustupa J.I., Elias M., Skaloud P., Nemcova Y., Sejnohova L. *Phycologia*. 2011. 50(1): 57–66.
- Orosa M., Torres E., Fidalgo P., Abalde J. *J. Appl. Phycol.* 2000. 12: 553–556.
- Palamar-Mordvintseva G.M., Tsarenko P.M. *Teoretichni osnovy ta rekomendatsiyi do napisannya flory vodorostey Ukrayiny* [Theoretical foundations and recommendations for writing of flora of algae of Ukraine]. Kiev, 2012. 140 p.
- Pietramellara G., Ascher J., Ceccherini M.T., Renella G. *Ann. Microbiol.* 2002. 52(2): 119–131.
- Posada D. *Nucl. Acids Res.* 2006. 34: 700–703.
- Ronquist F., Huelsenbeck J.P. *Bioinformatics*. 2003. 19(12): 1572–1574.
- Shtina E.A., Gollerbakh M.M. *Ekologiya pochvennykh vodorosley* [Ecology of soil algae]. Moscow: Nauka, 1976. 143 p.
- Stamatakis A., Hoover P., Rougemont J. *System. Biol.* 2008. 57(5): 758–771.
- Tamura K., Stecher G., Peterson D., Filipowski A., Kumar S. *Mol. Biol. and Evol.* 2013. 30(13): 2725–2729.
- Vančurová L., Peksa O., Němcová Y., Škaloud P. *Phytotaxa*. 2015. 219(2): 118–132.
- Zvyagintsev D.G. V kn.: *Strukturno-funktsionalnaya rol pochv i pochvennoy bioty v biosfere* [In: *Structural and functional role of soils and soil biota in the biosphere*]. Moscow: Nauka, 2003. P. 102–115.

ISSN 0868-854 (Print)

ISSN 2413-5984 (Online). *Algologia*. 2017, 27(3): 323–336

doi: 10.15407/alg27.03.323

*Maltseva I.A.*¹, *Maltsev Ye.I.*^{1,2}, *Solonenko A.N.*¹

¹Melitopol Bogdan Khmelnytskyi State Ped. Univ.,
20, Getmanska Str., Melitopol 72312, Ukraine

²Institute for Biology of Inland Waters RAS,
Settl. Borok, Nekouz District, Yaroslavl Region 152742, Russia

SOIL ALGAE OF THE OAK GROVES OF THE STEPPE ZONE OF UKRAINE

This paper presents results on species diversity, taxonomic structure and dominants of algal communities of soils in oak groves of the Steppe zone of Ukraine. A total of 128 species of soil algae were revealed. *Chlorophyta* lead in species number; *Xanthophyta*, *Cyanoprokaryota* or *Bacillariophyta* rank second depending on the type of the grove. Soil algocenosis of the linden-ash oak grove was the most diverse (59 species). Dominating complexes of soil algae of studied oak groves vary in species number and taxonomic structure. Peculiarities of species and taxonomic composition of soil algae communities of the oak groves of different types are due not only to their geographical remoteness, but also to the ecological conditions of the microenvironment. Water regime and the degree of erosion on the slopes of ravines play key roles in the formation of algal communities. A new habitat of *Protosiphon botryoides* (Kütz.) Klebs in Ukraine was found. It was isolated from the soil of the floodplain birch-ash grove of the Samara forest (Dnepropetrovsk Region). The strain *P. botryoides* MZ-Ch14 was studied in terms of its morphology and phylogeny. An isolated strain can be used in the process of selection of the most promising sources of secondary carotenoids.

Key words: soil algae, groves, systematic structure, dominant, steppe zone