

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки  
Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина  
Российской академии наук

*На правах рукописи*



**Загумённый Дмитрий Геннадьевич**

**МОРФОЛОГИЯ И ФИЛОГЕНИЯ  
ЦЕНТРОХЕЛИДНЫХ СОЛНЕЧНИКОВ  
(CENTROPLASTHELIDA)**

Специальность 1.5.12 – зоология

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель:  
доктор биологических наук  
Тихоненков Денис Викторович

БОРОК – 2023

## СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ .....	13
1.1. Филогенетическое положение центрохелидных солнечников .....	13
1.2. Особенности биологии и распределения центрохелидных солнечников .....	14
1.3. Питание .....	19
1.4. Размножение и жизненные циклы.....	21
1.5. Наружный скелет .....	25
1.6. Внутреннее строение клетки.....	29
1.7. Происхождение и микропалеонтологические сведения о центрохелидах ...	31
1.8. Симбиотические ассоциации центрохелид и их практические аспекты.....	33
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ.....	35
2.1. Отбор проб.....	35
2.2. Культивирование.....	35
2.3. Микроскопические исследования .....	37
2.4. Молекулярно-филогенетические методы.....	39
2.5. Работа с изображениями и видео .....	42
ГЛАВА 3. Морфология центрохелидных солнечников .....	43
3.1 Семейство Acanthocystida .....	43
3.2 Семейство Raphidocystidae.....	87
3.2. Семейство Marophryidae.....	94
3.3 Семейство Ozanamiidae .....	101
3.4. Семейство Choanocystidae.....	104
3.5. Семейство Raphidiophryidae.....	124
3.6. Семейство Clypiferidae .....	136
3.6. Семейство Pterocystidae.....	137
ГЛАВА 4. Филогения центрохелидных солнечников .....	216
4.1. Pterocystidae: Pterista.....	216
4.2. Pterocystidae: Raphidista .....	226
4.3. Panacanthocystida.....	230
ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....	235
ВЫВОДЫ .....	240

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ .....	242
ПРИЛОЖЕНИЕ .....	264

## ВВЕДЕНИЕ

### Актуальность проблемы

Центрохелидные солнечники (*Centroplasthelida* Febvre-Chevalier 1984) – это монофилетический таксон хищных амeboидных протистов, включающий в себя более сотни описанных представителей. Несмотря на то, что центрохелидные солнечники присутствуют во всех экологических группировках гидробионтов и населяют практически все типы биотопов, играя важную роль в круговороте вещества и энергии в составе микробных сообществ, они всё ещё остаются крайне скудно изученными (Siemensma, 1991; Arndt, 1993; Stensdotter-Blomberg, 1998; Микрюков, 2002 и др.). Исследования центрохелид затрудняются сложностью их культивирования, а также необходимостью использования электронной микроскопии для идентификации видов.

Центрохелиды представляют отдельную древнюю эволюционную линию эукариот, разошедшуюся со своими ближайшими родственниками – гаптофитовыми водорослями – ещё в палеопротерозое (Strasser et al., 2021). Несмотря на достаточно продолжительные микропалеонтологические исследования, начатые в середине XIX века (Ehrenberg, 1854), к настоящему времени накоплено крайне мало свидетельств о центрохелидах в составе геологических отложений, что обусловлено, в первую очередь, недоизученностью группы. У центрохелидных солнечников присутствует минеральный скелет, состоящий из видоспецифичных кремнеземных чешуек, устойчивых к разложению. Так, в кимберлитовой трубке Giraffe Pipe на севере Канады, заполненной эоценовыми отложениями возрастом в десятки миллионов лет, обнаружены прекрасно сохранившиеся чешуйки центрохелидных солнечников (Siver, Lott, 2023). Накопление сведений о разнообразии группы, а также изучение вопроса приуроченности разных видов центрохелид к определенным типам биотопов, в будущем может дать возможность их использования для палеореконструкций наряду с другими организмами, что крайне важно в современных условиях изменения климата.

Внедрение молекулярных методов анализа для изучения центрохелид и секвенирование природных проб показало, что в настоящее время известно предположительно лишь 10% реального разнообразия центрохелидных солнечников (Cavalier-Smith, von der Heyden, 2007), что подтверждается постоянным обнаружением не только ранее неизвестных видов (Леонов, 2010а; Леонов, Мыльников, 2012; Tikhonenkov, Myl'nikov, 2011; Cavalier-Smith, Chao, 2012; Prokina et al., 2019; Prokina et al., 2020; Zlatogursky, 2014, 2015; Drachko et al., 2021 и др.), но также родов и семейств (Shishkin et al., 2018; Shishkin et al., 2021; Shishkin-Skarđ et al., 2022).

Благодаря развитию и широкому распространению метабаркодинговых исследований в разнообразных биотопах, к настоящему времени накопился большой объем данных по результатам секвенирования природных проб, который, зачастую, не представляется возможным эффективно использовать ввиду слабой изученности группы и невозможности аннотирования нуклеотидных последовательностей центрохелид точнее, чем до семейства. Результаты секвенирования ампликонов гена 18S рРНК неидентифицированных центрохелид из природных местообитаний и филогенетические построения позволили выявить большое количество клад природных сиквенсов на филогенетическом дереве центрохелид, для которых в настоящее время отсутствуют данные о морфологии покровов.

Основные исследования центрохелидных солнечников были проведены на пресных водоемах, менее распространены исследования морских и солоноватых вод. Значительно реже встречаются исследования наземных и почвенных биотопов. Ранее считалось, что почвенные биотопы малопригодны для обитания центрохелид ввиду недостатка влаги (Микрюков, 2002), и целенаправленных исследований солнечников там не проводилось. Однако, метабаркодинговые исследования показывают, что почвенные центрохелиды многочисленны и даже более разнообразны, чем морские и пресноводные (Geisen et al., 2015; Singer et al., 2021).

Несмотря на усилия, прилагаемые специалистами по данной группе протистов, ввиду отсутствия информации о морфологии огромного числа центрохелид и скудном наборе молекулярных данных по группе, таксономия центрохелид остается не до конца разработанной. Недостаточно изучены филогенетические отношения внутри *Centroplasthelida* на фоне потенциально крайне высокого видового разнообразия. Нуждаются в исследовании жизненные циклы, физиологические особенности и ультраструктура центрохелидных солнечников. Недавние открытия диморфизма жизненных циклов (Zlatogursky et al., 2018; Drachko et al., 2020) только усугубляют таксономические проблемы. До сих пор не проведено качественное сравнение ультраструктурных особенностей разных таксонов центрохелид (Yabuki et al., 2012).

В то же время, мало что известно о географическом распространении центрохелидных солнечников. Для ряда регионов мира по-прежнему нет сведений об этой группе протистов. Остается неисследованным вопрос, распространены ли одни и те же виды центрохелид по всему миру или, подобно макроорганизмам, их распределение подчиняется общим правилам исторической биогеографии? К настоящему времени известно, что одни и те же морфовиды центрохелидных солнечников могут быть найдены в разных регионах земного шара (Nicholls, 1983; Dürrschmidt, 1985, 1987a, 1987b; Croome, 1986, 1987; Siemensma, Roijackers, 1988a, 1988b; Prokina et al., 2019; Zagumyonnyi et al., 2020a; 2022 и др.), вследствие чего можно предположить космополитический характер их распространения. Однако, на эти результаты могут сильно влиять неверная идентификация, недостаточность выборки, скудность или отсутствие данных по некоторым регионам. Имеющиеся молекулярные данные из различных природных местообитаний с одной стороны выявляют филогенетические клады, в которых присутствуют сиквенсы из географически удаленных биотопов, с другой – показывают наличие уникальных филогенетических линий, представители которых вполне могут иметь ограниченное распространение. Этот и многие другие вопросы экологии, биологии и систематики центрохелид остаются в настоящее время открытыми, что подчеркивает актуальность изучения данной группы протистов.

### **Цель и задачи исследований**

Цель работы – изучение видового богатства, морфологии и филогении центрохелидных солнечников в разнотипных биотопах.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав центрохелидных солнечников из широкого ряда географически удаленных морских, солоноватоводных, пресноводных, наземных и почвенных биотопов.
2. Подробно изучить морфологию покровов центрохелид при помощи методов световой, трансмиссионной и сканирующей электронной микроскопии.
3. Выделить в клональные культуры новые и малоизученные виды для исследования их внешней морфологии и вариабельности покровных элементов клеток.
4. Провести молекулярно-филогенетические исследования и установить таксономическое положение новых и малоизученных видов центрохелид, уточнить современные представления о филогении центрохелидных солнечников.

### **Научная новизна**

На основе свето- и электронно-микроскопических и молекулярно-филогенетических исследований впервые получены данные о видовом составе центрохелид в ряде регионов России, Украины, Монголии, Вьетнама, Южной Кореи и других стран. Дополнены сведения о центрохелидах для территорий, где ранее уже проводились исследования. Описаны представители новых родов центрохелидных солнечников *Khitsovia* и *Triangulopteris*, а также 6 новых видов: *Acanthocystis tyrasiana*, *Khitsovia mutabilis*, *Pterocystis jongsooparkii*, *P. pontica*, *P. borysthenica* и *Triangulopteris lacunata*. Центрохелидный солнечник клона НМ-5Z представляет новое семейство и новый род внутри Panacanthocystida.

Для 57-ми центрохелидных солнечников выявлены морфологические особенности строения скелетных элементов, отличающие их от уже известных

морфовидов центрохелид. Для 10 из них получены молекулярные данные, позволяющие описать их как новые виды.

Полученные молекулярные и микроскопические данные о 42-х представителях центрохелидных солнечников позволили морфологически охарактеризовать 9 филогенетических клад центрохелид, ранее представленных исключительно природными сиквенсами. Кроме того, показано существование 5-ти ранее не известных клад на филогенетических деревьях, что значительно расширяет знания о филогении данной группы.

Впервые установлено филогенетическое положение представителей рода *Pseudoraphidiophrys* и показана их принадлежность к Pterista, а не к Raphidista, как считалось ранее.

Результаты работы демонстрируют полифилию родов *Choanocystis*, *Raineriophrys* и *Pterocystis*, требующую проведения таксономических ревизий. У *P. borysthenica* описаны уникальные цистные чешуйки. У *Khitsovia mutabilis* описан ранее неизвестный для центрохелид тип эксцистирования. Для ряда видов впервые показано наличие спикулонесущей стадии в жизненном цикле.

### **Теоретическая и практическая значимость**

Морфологические описания и полученные молекулярно-филогенетические данные могут помочь в разработке более точной таксономической системы центрохелид, а также дополняют и расширяют представления о разнообразии и морфологии скелетных элементов.

Полученные нуклеотидные последовательности рибосомальных генов морфологически охарактеризованных представителей центрохелид позволят в дальнейшем проводить более точную таксономическую аннотацию природных сиквенсов при проведении метабаркодинговых исследований на разнотипных водоемах, а также в почвах.

Полученные данные о географическом распространении отдельных видов центрохелид вносят вклад в понимание тенденций глобального распределения одноклеточных эукариот.



Подготовленные таксономические описания и иллюстрации могут быть использованы для идентификации центрохелид, а также для составления учебных пособий по протистологии. Сведения о таксономии центрохелид и приуроченности видов к различным типам местообитаний будут служить разработке подходов биоиндикации с использованием этой группы протистов, включая разработку методов палеореконструкции на основе длительно сохраняющихся кремнеземных чешуек.

#### **Положения, выносимые на защиту:**

1. Таксономические исследования центрохелидных солнечников требуют применения комплексного подхода (молекулярная филогения, морфология скелетных элементов, изучение жизненных циклов), поскольку установлено, что в ряде таксонов морфология покровных клеточных чешуек не является надежным диагностическим признаком.
2. Наличие цист, позволяющих успешно переносить неблагоприятные условия, обуславливает высокую встречаемость центрохелид в наземных биотопах с непостоянным увлажнением (почвы, эпифитные мхи), а также их жизнеспособность в многолетнемерзлых отложениях, что отрицает представление о малозаселенности почвенных биотопов солнечниками ввиду недостатка влаги.

#### **Апробация результатов диссертации**

Материалы диссертации были доложены и обсуждены на Международном протистологическом конгрессе «PROTIST–2016» (6–10 июня 2016 г., Москва); XXII съезде Международного Общества Эволюционной Протистологии (ISEP) (27 мая – 02 июня 2018 г., Друша, Кипр); XXVI Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «ЛОМОНОСОВ», (8–12 апреля 2019 г., Москва); XI Всероссийской научно-практической конференции с международным участием для молодых учёных по проблемам водных экосистем «ПОНТ ЭВКСИНСКИЙ – 2019» (23–27 сентября 2019 г., Севастополь); объединенном пленуме Научного совета по гидробиологии и ихтиологии РАН,

Гидробиологического общества при РАН и Межведомственной ихтиологической комиссии "Основные итоги и перспективы исследований биоразнообразия и биоресурсов водоемов России" (16 ноября 2019 г., Москва); онлайн постерной сессии по протистам (Online Poster Session on Protists) при поддержке Международного Общества Протистологов (ISOP) и Международного Общества Эволюционной Протистологии (ISEP) (10–14 августа 2020 г.); XXVIII Международной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов» в рамках Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2021» (12–23 апреля 2021 г., Москва); Международной научной конференции, посвящённой 150-летию Севастопольской биологической станции Института биологии южных морей имени А. О. Ковалевского и 45-летию НИС «Профессор Водяницкий» (13–18 сентября 2021 г., Севастополь); XII Всероссийской научно-практической конференции молодых учёных с международным участием по проблемам водных экосистем ПОНТ ЭВКСИНСКИЙ – 2021 (20–24 сентября 2021 г., Севастополь); IV Всероссийской молодёжной научной школе-конференции с международным участием «Микробные симбиозы в природных и экспериментальных экосистемах» (4–8 октября, 2021 г., Оренбург); Всероссийской научной конференции, посвященной 65-летию Института биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина Российской академии наук «Биология водных экосистем в XXI веке: факты, гипотезы, тенденции» (21–26 октября 2021 г., Борок); XIX Всероссийском совещанием по почвенной зоологии «Биота, генезис и продуктивность почв» (15–19 августа 2022 г., Улан-Удэ); IV Всероссийской конференции с международным участие «Актуальные проблемы планктонологии» (25–30 сентября 2022 г. Светлогорск, Калининградская область).

### **Публикации**

По теме диссертации опубликовано 22 работы, из них 8 научных статей в рецензируемых журналах из списка, рекомендованного ВАК, в том числе 8 статей в журналах Web of Science и Scopus.

**Структура и объем работы.** Работа изложена на 292 страницах, содержит 114 рисунков, одну таблицу, состоит из введения, четырех глав, заключения,

выводов, списка литературы из 196 источников, в том числе – 174 иностранных, а также двух приложений.

### **Личный вклад соискателя**

Автором собрана большая часть проб для исследования. Самостоятельно проводились получение и обработка всех накопительных культур, выделение и исследование живых клональных культур, подготовка и проведение свето- и электронно-микроскопических исследований, морфометрический и сравнительный анализ, идентификации, подготовка иллюстраций. Автором также получена большая часть молекулярных данных, проведены филогенетические построения, анализ и теоретическое обобщение результатов.

### **Благодарности**

Автор выражает искреннюю благодарность научному руководителю д.б.н. Д.В. Тихоненкову за неоценимую помощь в освоении методик, отзывчивость, внимание к работе и ценные советы. Также автор искренне благодарен своим учителям д.б.н. А.П. Мыльникову за привитый интерес к научной деятельности, вовлечение в изучение протистов, помощь в освоении методик, помощь и внимание к работе, а также д.б.н., проф. Л.Н. Хицовой за наставления, внимание и поддержку. Автор благодарен М.М. Леонову за привлечение к изучению центрохелидных солнечных, Е.В. Аксёненко за поддержку и внимание к работе. Автор также благодарен Ю.В. Белобродской, В.Н. Будаеву, В.С. Вишнякову, С.В. Губину, И. Дрозду, Ю.В. Дубровскому, Т.Н. Ерёминой, Г.Н. Загумённому, Е.В. Загумённой, А.Г. Корниасову, А.В. Лупачеву, В.Н. Петрову, А.А. Пржиборо, Ю.Г. Удоденко, А.А. Прокину, Д.А. Филиппову, М.В. Черкасских за помощь в отборе проб; коллегам А.О. Беляеву, А.С. Бородиной, О.Н. Загумённой, К.И. Прокиной, Л.В. Радайкиной за постоянную поддержку и помощь в лабораторных исследованиях и обсуждении материалов работы; В.В. Златогурскому за постоянный интерес к проведенным исследованиям и ценные советы; К.В. Михайлову за помощь в освоении методов филогенетики; Б.А. Кирюхину за помощь и обсуждение биоинформатических аспектов анализа; Б.А. Лёвину за помощь с секвенированием; Г. Быкову, З. Быковой и С.И. Метелеву за помощь и советы по работе с

электронными микроскопами; А.А. Гандлину за помощь в освоении ArcGIS и помощь в подготовке к секвенированию; С.Э. Болотову, Ю.В. Герасимову, Е.А. Герасимовой, И.В. Бурковскому, Т.Г. Симдянову, А.В. Толстикову, А.И. Цветкову, А.Н. Шарову, Jong Soo Park за помощь в экспедиционных работах и их организации; а также родным и близким за их понимание терпение, и постоянную поддержку.

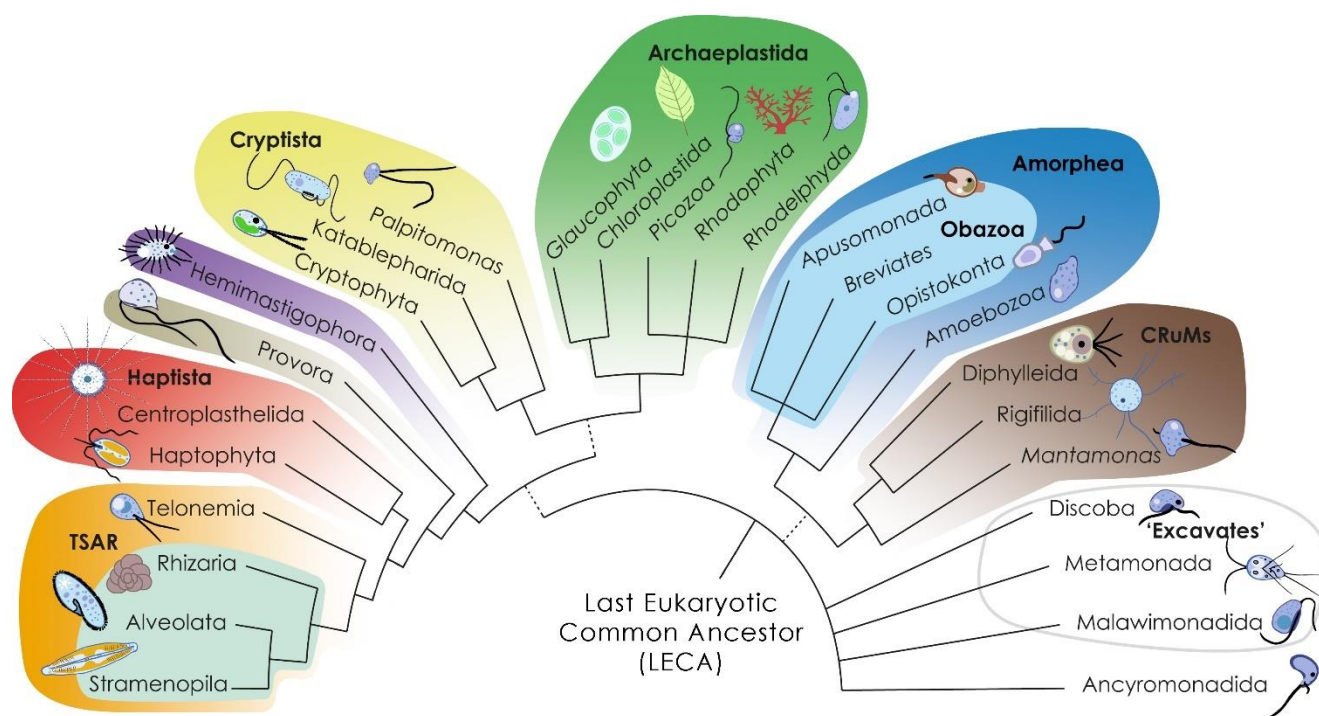
Работа выполнялась при поддержке грантов Российского Научного Фонда: 14-14-00515 «Гетеротрофные корни филогенетического древа эукариот: морфологическое и геномное исследование анцестральных линий простейших», руководитель Тихоненков Д.В. (2014–2016); 18-14-00239 «Реконструирование ранней эволюции эукариот путем исследований гетеротрофных одноклеточных», руководитель Тихоненков Д.В. (2018–2022); Российского Фонда Фундаментальных Исследований: 12-04-31074-мол-а Таксономическое и морфологическое разнообразие центрохелидных солнечников России и зарубежья, руководитель Леонов М.М. (2012–2013); 14-04-00500 А «Биология, ультраструктура и филогения амебоидных протистов (амебозоев, церкозоев и солнечников)», руководитель Мыльников А.П. (2014–2016); 17-04-00565 А «Ультраструктура и филогения свободноживущих экскават, ризарий (церкозоев) и солнечников», руководитель Мыльников А.П. (2017–2019); 20-04-00583 А «Объективизация взглядов на биоразнообразие, экологию и эволюцию эукариот сквозь призму исследований гетеротрофных протистов», руководитель Тихоненков Д.В. (2020–2022); гранта Правительства Тюменской области в рамках проекта Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра мирового уровня № 89-ДОН (2), а также госзадания 121051100102-2 (Роль прокариотных и эукариотных микроорганизмов и вирусов в структуре и функционировании водных экосистем).

## ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 1.1. Филогенетическое положение центрохелидных солнечныхников

Долгое время данная группа рассматривалась внутри таксона *Heliozoa* (Haeckel, 1866), включавшего сходных по строению клетки радиально-симметричных одноклеточных протистов. Однако, после ультраструктурного анализа, выполненного Смитом и Паттерсоном (Smith, Patterson, 1986) и молекулярно-филогенетических работ Николаева с соавторами (Nikolaev et al., 2004), была достоверно показана полифилетичность данного таксона. Впоследствии был проведен ряд работ в попытках выяснить положение центрохелид на филогенетическом дереве, используя анализ по генам  $\alpha$ -тубулина,  $\beta$ -тубулина и 18S рРНК, а также генам, кодирующим фактор элонгации (EF2), белки теплового шока (HSP70 и HSP90) (Takishita et al., 2005; Sakaguchi et al., 2005; Sakaguchi et al., 2007). В этих работах были представлены филогенетические деревья с неубедительным родством центрохелид с глаукофитовыми, красными, гаптофитовыми и криптофитовыми водорослями. Достоверно показать место центрохелидных солнечныхников среди эукариот удалось только после привлечения филогеномных данных (Burki et al., 2016). В работе Бурки и соавторов были секвенированы высококачественные транскриптомы для 4 видов центрохелид, из которых выбрано 263 гена для анализа. В результате было убедительно показано, что центрохелиды являются сестринской линией гаптофитовых водорослей, вместе с которыми они входят в супергруппу *Haptista*, родственную TSAR (*Telonemia*, *Stramenopila*, *Alveolata*, *Rhizaria*) в пределах домена *Diaphoretickes* (рис. 1).

Отношения же внутри группы *Centroplasthelida* окончательно не выяснены. На данный момент солнечники разделены на 2 большие клады: *Panacanthocystida*, включающую семейства *Marophryidae*, *Raphidocystidae*, *Acanthocystidae*, *Ricksolidae* и *Pterocystida* с семействами *Raphidiophryidae*, *Choanocystidae*, *Ozanamiidae*, *Oxnerellidae*, *Pterocystidae*, *Heterophryidae* и *Clypiferidae*. Также имеется семейство *Spiculophryidae* неопределенного систематического положения.



**Рис. 1.** Современное представление о положении центрохелидных солнечников на филогенетическом древе эукариот (на основе Burki et al., 2020; Tikhonenkov, 2020; Galindo et al., 2022).

## 1.2. Особенности биологии и распределения центрохелидных солнечников

Центрохелидные солнечники – широко распространенные хищные нефотосинтезирующие протисты со сферическим телом клетки и радиально ориентированными неразветвленными аксоподиями. Аксоподии обычно имеют многочисленные стрекательные органеллы (кинетоцисты), служащие для захвата добычи. Описанные представители этой группы имеют различные размеры клеток, от 3 мкм у *Choanocystis minima* Zlatogursky, 2010 до 150 мкм у *Acanthocystis turfacea* Carter, 1863, что позволяет им занимать различные ниши в микробных пищевых сетях.

Из-за внешнего сходства солнечников и радиолярий большинство авторов (Tregouboff, 1953; Cachon et al., 1973; Шульман, Решетняк, 1980 и др.) ранее рассматривали солнечников как группу амебоидных организмов, адаптировавшихся к жизни в планктоне. Однако, в отличие от радиолярий, у центрохелидных солнечников радиальные аксоподии предназначены не столько

для флотирования в толще воды, сколько для захвата добычи при помощи экструсом в условиях малоподвижного хищничества (Микрюков, 1998, 2000). В настоящее время солнечники характеризуются как обитатели поверхностного слоя седиментов и водных макрофитов (Nicholls, 1983; Nicholls, Dürrschmidt, 1985; Dürrschmidt, 1985, 1987a, b; Siemensma, Roijackers, 1988a, b; Vigna, 1988; Mikrjukov, 1993a, b; Микрюков, 1994, 1995; Mikrjukov, Croome, 1998; Mikrjukov, Patterson, 2001). Интерстициальное пространство поверхностного слоя седиментов аккумулирует большое количество органики. Здесь формируются детритные пищевые сети, в которые входит множество бактерий, жгутиконосцев, диатомовых водорослей, инфузорий, и других организмов, являющихся пищей для центрохелид. Также высоким видовым разнообразием центрохелид отличаются водоемы с большим количеством нитчатых водорослей и сфагновые болота (Вицу, 2000; Микрюков, 2002).

К.А. Микрюков (Микрюков, 1994, 1997), считал, что для расселения центрохелидных солнечников необходимо наличие подвижной стадии. У прикрепленных форм центрохелид, таких как *Raphidocystis arborescens* и '*Heterophrys minutus*', имеются слизистые стебельки, которые могут обрываться под влиянием внешних факторов, либо клетки открепляются от них сами. После обрыва стебелька клетки способны флотировать в прибрежном планктоне и через какое-то время снова оседать на дно и образовывать псевдоподию, которая после этого формирует новый стебелек (Febvre-Chevalier, Febvre, 1984; Микрюков, 1994; Mikrjukov, 2001). У тех солнечников, которые не могут формировать прикрепительные стебельки, описан способствующий расселению выход в планктонные воды в периоды пика их численности. Такой же выход в планктонные местообитания с целью расселения характерен для бентосных представителей амебозоев, формирующих флотирующие формы. Период планктонной фазы в жизненных циклах как бентосных амебозоев, так и центрохелид, считался непродолжительным. Однако благодаря внедрению широкомасштабных исследований океанического планктона методами метабаркодинга (de Vargas et al., 2015 и др.), представления об обитании некоторых центрохелид в планктоне было

пересмотрено. Так, небольшой центрохелидный солнечник *Meringosphaera mediterranea*, имеющий фотосинтетические тела, оказался важным постоянным членом планктонных сообществ всех океанов планеты (Zlatogursky et al., 2021; Georgiev et al., 2021). При этом, сведения о центрохелидах из афотической зоны водной толщи Мирового океана на данный момент отсутствуют (Hendry et al., 2018).

Почвенные биотопы рассматривались как малопригодные для обитания центрохелид из-за частых изменений уровня влажности (Микрюков, 2002). На данный момент известны лишь единичные работы, посвященные центрохелидам почвенных биотопов (Шатилович и др., 2010). Однако, современные метабаркодинговые исследования показывают, что почвенные центрохелиды многочисленны и даже более разнообразны, чем морские и пресноводные (Geisen et al., 2015; Singer et al., 2021). Нами сделаны первые целенаправленные шаги к исследованию центрохелид почвенных биотопов (Zagumyonnyi et al., 2021; Zagumyonnyi et al., 2022).

В солоноватоводных морских и континентальных водоемах центрохелиды изучены слабее, чем в пресноводных, но их разнообразие также характеризуется выраженным таксономическим богатством (Герасимова, 2020; Gerasimova et al., 2020). Более того, представители новых семейств Oxnerellidae, Ricksolidae и Yogsothothidae описаны именно из солоноватых биотопов (Cavalier-Smith, Chao, 2012; Zlatogursky et al., 2019; Shishkin-Skarð et al., 2022)

К.А. Микрюков, основываясь на изучении морфологии центрохелид из разных местообитаний, считал, что морские биотопы не являются препятствием для распространения центрохелид (Микрюков, 1999; Микрюков, 2002). Значительное число исследований показало, что морские и пресноводные микроорганизмы обычно не имеют близкого родства и часто группируются в отдельные филогенетические кластеры подобные тем, о которых сообщалось ранее для макроорганизмов. Эти работы показывают, что переходы из морской воды в пресные воды были нечастыми событиями во время диверсификации микроорганизмов, и что большинство этих переходов произошло достаточно давно



в эволюции (Logares et al., 2009). Однако, эти представления в настоящее время подвергаются сомнению в связи с открытием ряда филогенетических линий, совершивших переход из морских биотопов в пресноводные или обратно относительно недавно (Jamy et al., 2022).

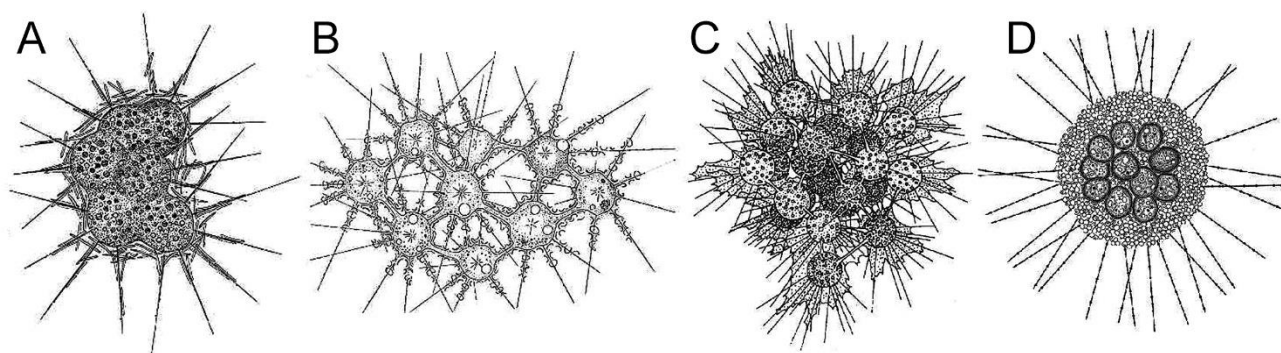
Работа Т. Кавалье-Смита и С. фон дер Хейден (Cavalier-Smith, von der Heyden, 2007) по секвенированию проб из природных местообитаний с использованием специфичных ПЦР-праймеров, показала наличие строго морских и строго пресноводных эволюционных линий центрохелид. Согласно этим данным, общий предок центрохелид был пресноводным, а затем сформировались адаптации некоторых организмов к морским биотопам.

Результаты работы, проведенной Е.А. Герасимовой с соавторами (Gerasimova et al., 2020) по метабаркодинговому исследованию внутренних соленых вод, добавили свидетельств как концепции К.А. Микрюкова (Микрюков, 1999) так и Кавалера-Смита и фон дер Хейден (Cavalier-Smith, von der Heyden, 2007). Для некоторых линий центрохелид показана широкая толерантность к солености, позволяющая обитать в пределах от 2 до 78 ppt, для других – строгая приуроченность либо к морским, либо к пресноводным биотопам (Gerasimova et al., 2020).

Был проведен ряд исследований, посвященных изучению сезонной динамики количественного обилия солнечников. По данным М. Сальбрехтер и Х. Арндта (Salbrechter, Arndt, 1994), в Австрийском озере Мондзее пик численности солнечников отмечен в марте. Он совпадает с началом уменьшения численности нанопланктона, являющегося пищей для солнечников. Но даже при максимальной численности, биомасса солнечников не превышала 2% от общей биомассы планктонных протистов. По данным Л.П. Гапоновой, максимальный пик численности центрохелид в модельном пруду Киевского Полесья приходится на август (Гапонова, 2008). Данные Циммермана с соавторами (Zimmermann et al., 1996) показывают, что в периоды максимальной численности солнечников в Боденском озере, продукция их сообщества сходна со средними оценками продукции цилиат и гетеротрофных нанофлагеллят. При этом, средняя сезонная

продукция солнечныхников составляет лишь около 1 % от совокупной продукции цилиат и жгутиконосцев. Однако, подобные работы не всегда возможно интерпретировать в отношении центрохелид, так как в данных исследованиях кроме них учитывались также и актинофрииды (Stramenopiles: Actinophryida), десмоторациды (Rhizaria: Clathrulinidae) и прочие эволюционно-далекие солнечнико-подобные протисты. Поэтому реальная численность, видовое богатство и относительная доля центрохелид в сообществах остаются малоисследованными.

Большинство центрохелидных солнечныхников представляют собой одиночные свободноплавающие клетки. Однако, многие виды центрохелид, особенно относящиеся к родам *Raphidiophrys* Archer, 1867 и *Sphaerastrum* Greeff, 1873, способны формировать колонии из 5-6 клеток (иногда до 20 клеток), особи в которых соединены цитоплазматическими мостиками (Hertwig et Lesser, 1874, Siemensma, Roijackers, 1988b; Drachko et al., 2020). Иногда формируются псевдоколонии, особи в которых окружены общим слизистым кожухом (Микрюков, 2002) (рис. 2).



**Рис. 2.** Общий вид колонии центрохелид: А – *Raphidiophrys viridis*; В – *Raphidiophrys elegans*; С – *Sphaerastrum fockii*; D – *Yogothis carteri* (на основе Siemensma, 1991; Archer, 1869; Shishkin et al., 2018).

Представители семейства Yogothisidae *Yogothis knorrus* и *Y. carteri* образуют сферические или дисковидные колонии, объединяющие до 32 клеток, не связанных цитоплазматическими мостиками и окруженные толстым слоем

кремнеземных чешуек (Shishkin et al. 2018). Колонии могут формироваться и стебельковыми видами при оседании флотирующих особей на колонию того же организма в качестве субстрата. Такие случаи отмечены у двух стебельковых центрохелид – ‘*Heterophrys minutus*’ (Mikrjukov, 1996) и *Raphidocystis arborescens* (Jones, 1974).

Исследования центрохелидных солнечных на сублиторали Кандалакшского залива Белого моря в районе Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А. Перцова (Микрюков, 1995; Mikrjukov, 2001) показали, что в распределении видов центрохелид присутствует определённая закономерность. Так, в вытяжках из песка и гравия в прибрежном биотопе на верхней сублиторали (до 5 м), покрытой скоплениями нитчатых водорослей, всегда присутствовали центрохелиды ‘*Heterophrys marina*’ и *Choanocystis kareliensis*. Следующие два горизонта сублиторали, представленные зарослями красных (8–20 м) и бурых (5–10 м) водорослей, демонстрируют в смывах с талломов почти исключительно стебельковые формы солнечных, среди которых особо часто встречались стебельковые центрохелиды ‘*Heterophrys minutus*’ и *Raphidocystis arborescens*. В образцах со смывами с более глубокого горизонта (18–25 м), представленного зарослями губок и являющегося богатым субстратом с оседающей органикой для обитания бактерий, диатомовых водорослей, а также других протистов, присутствовал бесстебельковый вид *Acanthocystis saphonovi*. Наконец, обитатели наиболее глубоко расположенного биотопа (ил на глубине 25–35 м, покрывающий слой разрушенных раковин моллюсков) были представлены только бесстебельковыми формами различных видов, среди которых доминировали *Acanthocystis saphonovi*, *Choanocystis pelagica* и др. Таким образом, в последнем биотопе было представлено наибольшее разнообразие неприкреплённых форм, тогда как в обрастаниях макрофитов и губок обычны стебельковые солнечники (Микрюков, 1995; Mikrjukov, 2001).

### 1.3. Питание

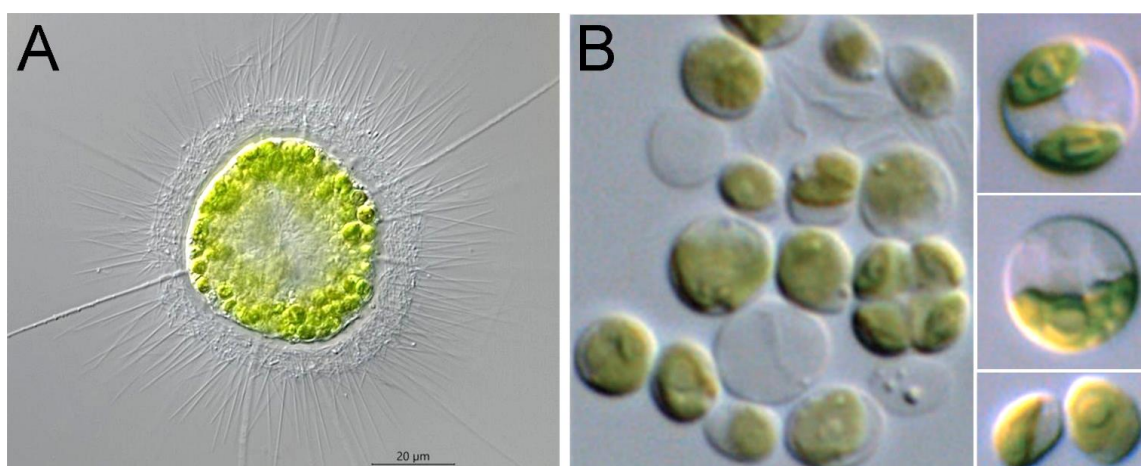
В рацион центрохелидных солнечных входят бактерии, диатомовые водоросли, жгутиконосцы, инфузории, мелкие беспозвоночные и их личинки

(гастротрихи, коловратки) и другие центрохелиды (Siemensma, 1991; Микрюков, 2002; Златогурский, 2011; Cavalier-Smith, Chao, 2012 и др.).

Главную роль в захвате добычи играют экструсомы, расположенные под плазмолеммой аксоподий. Экструсомы центрохелидных солнечников относятся к типу кинетоцист (Hausmann, 1978) и формируются в аппарате Гольджи. При контакте добычи с аксиальным элементом кинетоцисты, она прилипает к слизистому чехлу аксоподии и немедленно иммобилизуется. Далее аксоподия сокращается и притягивает добычу к клеточному телу, где она помещается в пищеварительную вакуоль и подвергается перевариванию. Питание может сопровождаться псевдокопуляцией нескольких особей, которая выявлена у *Raphidiophrys contractilis* (Sakaguchi et al., 2002).

Иногда при поглощении водорослей в пищеварительной вакуоли центрохелидных солнечников могут долго оставаться непереваренные функционально-интактные хлоропласты.

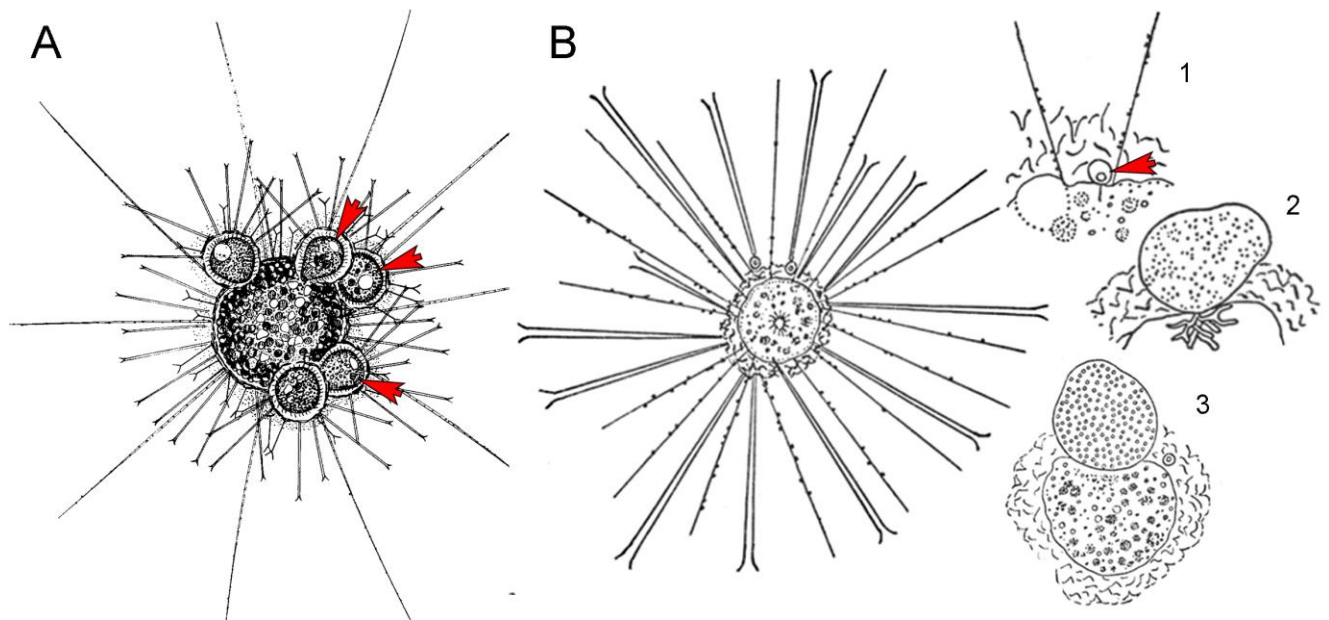
Описаны случаи нахождения солнечников с хлоропластами вне пищеварительных вакуолей. Предполагается, что солнечник использует их как фотосинтезирующих симбионтов (явление клептопластии) (Patterson, Dürrschmidt, 1987). Также описан эндосимбионт центрохелидного солнечника *A. turfacea* – зеленая водоросль *Chlorella heliozoae* (Pröschold et al., 2011) (рис. 3).



**Рис. 3.** А – *Heterophrys*-подобный организм с зоохлореллами (по Microworld, world of amoeboid organisms. World-wide electronic publication: [сайт]. URL: <https://arcella.nl/>); В – эндосимбиотические *Chlorella heliozoae* изолированные из *Acanthocystis turfacea* (по Pröschold et al., 2011).

Кроме того, у центрохелиды *Meringosphaera mediterranea*, ранее относимого к Xanthophyceae или Chrysophyceae, имеются интересные фотосинтетические тела невыясненного происхождения. Они могут являться как клептопластами, факультативным симбионтам, так и стабильными эндосимбионтам, либо даже постоянными фотосинтетическими органеллами (Zlatogursky et al., 2021).

Также солнечники упоминаются как хозяева некоторых паразитов (рис. 4). Например, *Acanthocystis turfacea* может быть хозяином паразитирующей на нём инфузории *Enchelyodon helioparasiticus* (Rainer, 1967), а *Raphidocystis lemani* – хозяином паразитического хитридиомицета *Chytriumyces heliozoicola* (Canter, 1966).



**Рис. 4.** Паразиты центрохелид. А – клетка *Acanthocystis turfacea* с паразитирующими инфузориями “*Enchelyodon helioparasiticus*” (отмечены красными стрелками) внутри (по Rainer, 1967). В – Клетка *Raphidocystis lemani*; 1 – зооспора *Chytriumyces heliozoicola* (отмечены красной стрелкой) проростающая в клетку солнечника; 2 – незрелый спорангий *Ch. heliozoicola*; 3 – зрелый спорангий *Ch. heliozoicola* (по Canter, 1966).

#### 1.4. Размножение и жизненные циклы

У центрохелидных солнечников ядро расположено на периферии клетки. В центре ядра находится одно крупное ядрышко. Через перфорации ядерной

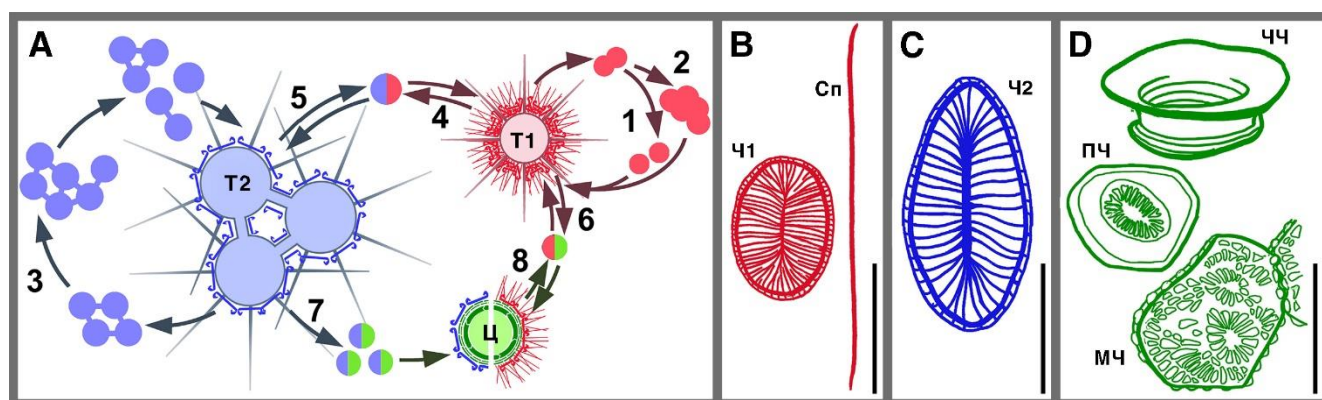
оболочки проходят аксонемы некоторых аксоподий, благодаря чему ядро всегда занимает фиксированное положение в клетке.

Размножение центрохелид бесполое. Деление клетки проходит по типу полузакрытого ортомитоза согласно классификации, предложенной И.Б. Райковым (Raikov, 1994). Митоз центрохелид изучался на светомикроскопическом уровне у таких представителей как *Oxnerella maritima* (Dobell, 1917), *Choanocystis* sp. (Schaudinn, 1896), и *Raphidocystis arborescens* (Villeneuve, 1937). Согласно описанию К. Добелля (Dobell, 1917), клеточному делению предшествует дупликация центропласта (центросомы) и увеличение ядра в размерах. Затем ядро перемещается в центр тела, располагаясь между двумя дочерними центропластами (центросомами), играющими роль митотических ЦОМТов, генерируя формирование веретена. Ядрышко исчезает, а хромосомы спирализуются. Ядерная оболочка перфорируется на полюсах только после образования метафазной пластинки и сегрегации хроматид. Центропласты (центросомы) набухают, затем изгибаются полумесяцем, после чего замыкаются в окружность, и, наконец, преобразуются в тёмную, хорошо прокрашиваемую центральную гранулу. После этого происходит цитотомия.

В последние годы появились сведения о наличии прежде неизвестных сложных жизненных циклов среди центрохелид. В клональной культуре *Raphidiophrys heterophryoidea* были обнаружены два морфологически различных типа трофозоитов (Drachko et al., 2020). Трофозоиты 1-го типа были представлены единичными одноядерными или многоядерными клетками, несущими кремнеземные пластинчатые чешуйки и органические спикулы. Трофозоиты 2-го типа были склонны к образованию колоний, состоящих из 6–8 одноядерных клеток значительно больших размеров, связанных цитоплазматическими мостиками и покрытые пластинчатыми чешуйками иной формы и размеров (рис. 5).

Некоторые колонии могли формировать состоящие из нескольких аксоподий стебельки, покрытые чешуйками. При неблагоприятных условиях и те и другие трофозоиты формировали сходные цисты с тремя типами характерных цистных чешуек. Зафиксирован переход от стадии трофозоитов 1-го типа к стадии

трофозоитов 2-го типа и обратно, при этом отмечались клетки на промежуточных этапах со скелетными элементами обеих стадий. После выхода из цист всегда формировались трофозоиты 1-го типа. Механизм образования многоядерных трофозоитов 1-го типа до сих пор не ясен, но отмечено (Drachko et al., 2020), что они появляются при смене пищевого объекта на более крупный (с *Bodo saltans* на *Ploetia* sp.).



**Рис. 5.** Схема смены стадий и скелетных элементов в жизненном цикле центрохелидного солнечника *Raphidiophrys heterophryoides* (по Drachko et al., 2020). А – общий план жизненного цикла; В – скелетные элементы на стадии трофозоида 1-го типа; С – скелетные элементы на стадии трофозоида 2-го типа; D – скелетные элементы на стадии цисты. Сокращения: МЧ – мозаичная чешуйка; ПЧ – плитчатая чешуйка; Сп – спикула; Т1 – трофозоит 1; Т2 – трофозоит 2; Ц – циста: Ч1 – чешуйка трофозоида 1-го типа; Ч2 – чешуйка трофозоида 2-го типа; ЧЧ – чашевидная чешуйка. 1 - размножение трофозоитов 1-го типа путем бинарного деления; 2 - образование многоядерных клеток; 3 - размножение трофозоитов второго типа путем роста и последующего дробления колоний; 4 - переход от трофозоиту 1-го типа к трофозоидам 2-го через одиночные клетки со смешанными покровами; 5 - переход от трофозоида 2-го типа к трофозоидам 1-го через одиночные клетки со смешанными покровами; 6 - инцистирование трофозоитов 1 типа, 7 - инцистирование трофозоитов 2 типа через фрагментацию колонии и образование агрегата цист; 8 - эксцистирование трофозоитов 1 типа.

Чередование трофозоитных стадий у *Raphidiophrys heterophryoides* напоминает чередование гаплоидных одиночных и диплоидных колониальных стадий у гаптофитовой водоросли *Phaeocystis antarctica* Karsten, 1905 (Gaebler-Schwarz et al., 2010), что может быть общим признаком, унаследованным от общего

предка *Nartista*. Потенциально, трофозоиты 1-го и 2-го типов *R. heterophryoides* имеют разный уровень пloidности, что может говорить о наличии полового процесса (Drachko et al., 2020). На данный момент половой процесс у центрохелидных солнечников не описан.

Для ряда центрохелид имеются описания цист покоя (Penard, 1904; Rainer, 1968; Dürschmidt, Patterson, 1987; Mikrjukov, Croome, 1998; Zlatogursky, 2013; Drachko et al., 2021; Zagumyonnyi et al., 2022). Д. Паттерсон и М. Дюршмидт исследовали процесс инцистирования на ультраструктурном уровне у *Raphidocystis ambigua* (Patterson, Dürschmidt, 1987). Инцистирование начинается с появления на поверхности клеток дополнительных более крупных тангентальных чешуек. К периферии клетки перемещаются диктиосомы, начинается синтез органического материала для стенки цисты. В цитоплазме появляются многочисленные автолизосомы, а также везикулы с гранулярным содержимым. После этого начинают исчезать пищеварительные вакуоли, лакунарная система превращается в «стопки мембран» на периферии клетки. В цитоплазме начинают преобладать липидные капли, ассоциированные с митохондриями и цистернами ЭПР. Кристы в митохондриях деградируют. В зрелой цисте посередине клетки располагается ядро, окруженное диктиосомами. Кинетоцист, аксонем и центросомы во время инцистирования не наблюдаются. Стенка зрелой цисты состоит из шести слоёв. Снаружи находятся чешуйки трофической стадии, глубже – слой цистных чешуек, а к плазмалемме прилегают четыре слоя органического материала.

Д.О. Драчко с соавторами, используя сканирующий микроскоп со сфокусированным ионным пучком (FIB-SEM), сравнили строение цист двух видов *Raphidiophrys* (Drachko et al., 2021). *R. heterophryoides* имел большую толщину цистной стенки по отношению к диаметру клетки и три типа цистных чешуек, тогда как у *R. elongata* стенка цисты была меньшей толщины и представляла собой 3–5 слоев однородных перекрывающихся трофических чешуек. В связи с контрастной морфологией, у двух видов отличается и стратегия выхода из цист: у клеток *R. heterophryoides* циста распадается по имеющимся швам, а клетки *R. elongata* покидают цисту через разрыв в стенке. Благодаря более дифференцированным



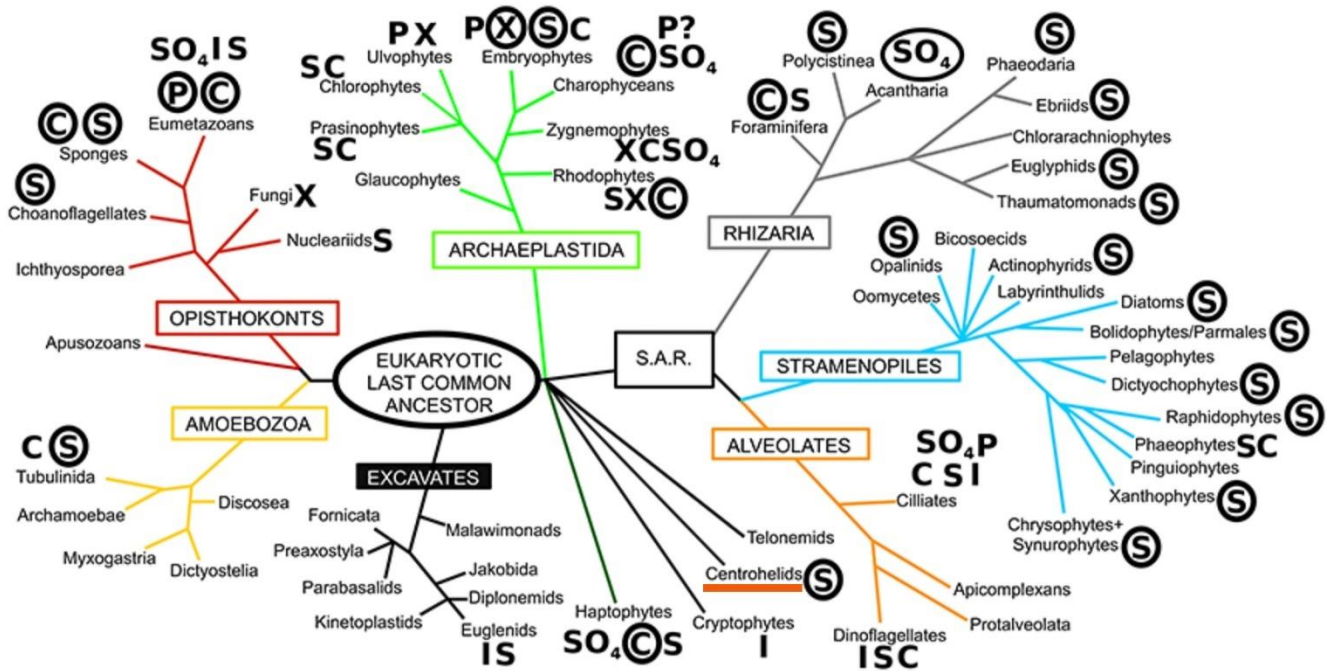
покровам, клетке *R. heterophryoidea* для выхода из цисты нужно локально растворить матрикс, заполняющий швы между мозаичными чешуйками, без механического давления или с его небольшим приложением. Вероятно, благодаря приобретению мозаичных чешуек, клетки *R. heterophryoidea* смогли формировать значительно более толстую стенку цисты, чем у *R. elongata*, что повысило выживаемость при неблагоприятных условиях (Drachko et al., 2021).

Имеются данные о нахождении жизнеспособных клеток центрохелидного солнечника *Choanocystis perpusilla* в вечной мерзлоте позднеплейстоценовых ископаемых нор сусликов (Шатилович и др., 2010), а также жизнеспособных цист *Triangulopteris lacunata* из голоценовых отложений вечной мерзлоты (Zagumyonny et al., 2021).

### 1.5. Наружный скелет

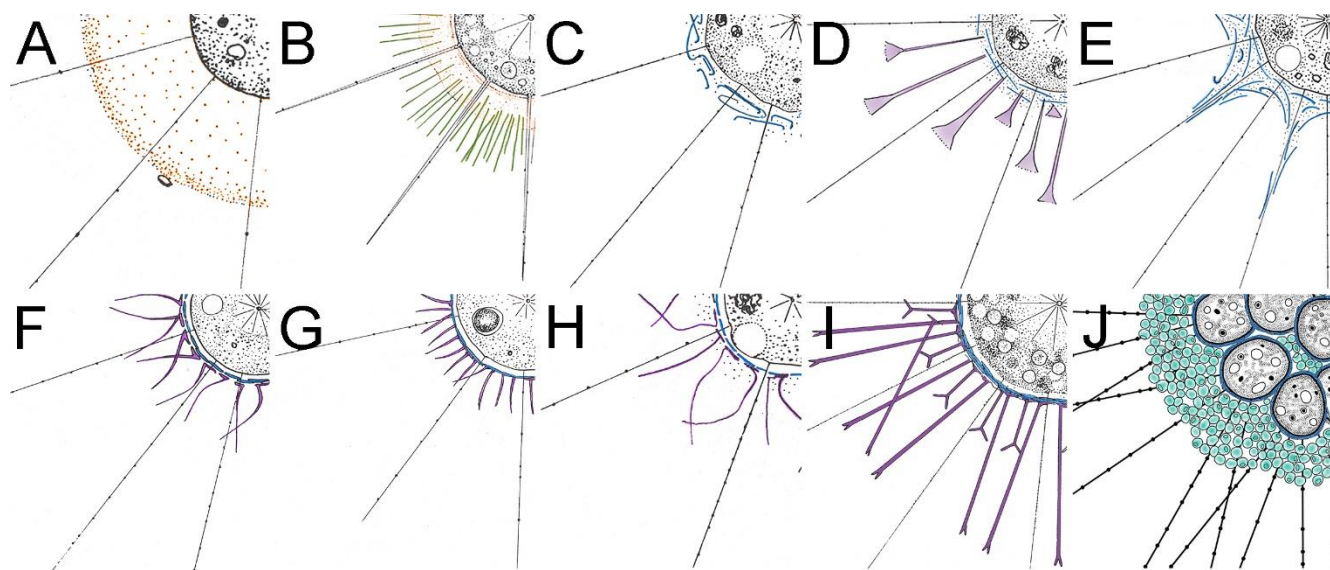
Центрохелиды, как и значительная часть одноклеточных эукариот, являются биоминерализаторами (рис. 6), в первую очередь минерализуя кремний. Доступный для организмов кремний находится в морских водах в недиссоциированной форме в виде ортокремниевой кислоты  $\text{H}_4\text{SiO}_4$ , а в пресноводных биотопах с щелочной средой ( $\text{pH} > 10$ ) в виде  $\text{SiO}(\text{OH})_3$ , и благодаря малым размерам легко проникает диффузно через клеточную мембрану (Апо, Brzezinski, 1999). Кремниевая кислота высвобождается в результате растворения биогенного кремнезема и силикатных минералов в процессе биологического и химического выветривания, а также гидротермальной активности. Судя по распространению биоминерализованных окаменелостей в геологической летописи в конце протерозоя и в начале палеозоя, в океане наблюдалось значительное сокращение кремниевой кислоты (Conley et al., 2017). Такое истощение объясняется биологическим использованием, что привело к конкуренции организмов за кремниевую кислоту. В этой борьбе решающую роль сыграли диатомовые водоросли, которые приобрели уникальный набор генов Silicon Transporter (SIT) с их превосходной способностью поглощать кремний (Hildebrand

et al., 1998). В такой конкуренции, по-видимому, возникла способность центрохелид формировать внешний кремнеземный скелет из множества отдельных чешуек различных форм и размеров. Гены, управляющие образованием кремнеземных структур, у центрохелид не изучены.



**Рис. 6.** Разнообразие биоминерализации у эукариот (по Hendry et al., 2018). Филогения основана на Adl et al. (2012). Буквы рядом с названиями таксонов обозначают наличие биоминерализации, а буквы в кружках указывают на заметное и широко распространенное использование того или иного биоминерала. S – кремнезем; C – карбонат кальция; P – фосфат кальция; I – железо (магнетит / гетит); X – оксалат кальция; SO<sub>4</sub> – сульфаты (кальций / барий / стронций), ? – обозначает неопределенность сведений. Центрохелидные солнечники подчеркнуты оранжевой чертой.

У подавляющего числа центрохелидных солнечников, за исключением представителей рода *Oxnerella*, есть покровные элементы на поверхности клетки (Микрюков, 2002; Siemensma, 1991). Покровы могут быть представлены мукополисахаридной капсулой, мукополисахаридной капсулой и расположенными в ней органическими игловидными спикулами, кремнефицированными игловидными спикулами, но большинство центрохелид имеют разнообразные кремнеземные чешуйки (рис. 7).



**Рис. 7.** Типы организации клеточных покровов центрохелид: А – *Chlamydaster sterni*; В – *Heterophrys*-подобный организм; С – *Raphidiophrys intermedia*; D – *Raphidocystis tubifera*; E – *Raphidocystis ambigua*; F – *Raineriophrys erinaceoides*; G – *Choanocystis aculeata*; H – *Pterocystis pteracantha*; I – *Acanthocystis turfacea*; J – *Yogsothoth carteri*. Оранжевым отмечена мукополисахаридная капсула, зеленым – органические спикулы, синим – пластинчатые и тангентальные кремнеземные чешуйки, фиолетовым – радиальные кремнеземные чешуйки, бирюзовым – горшковидные кремнеземные чешуйки (на основе данных Siemensma, 1981 и Shishkin et al., 2018).

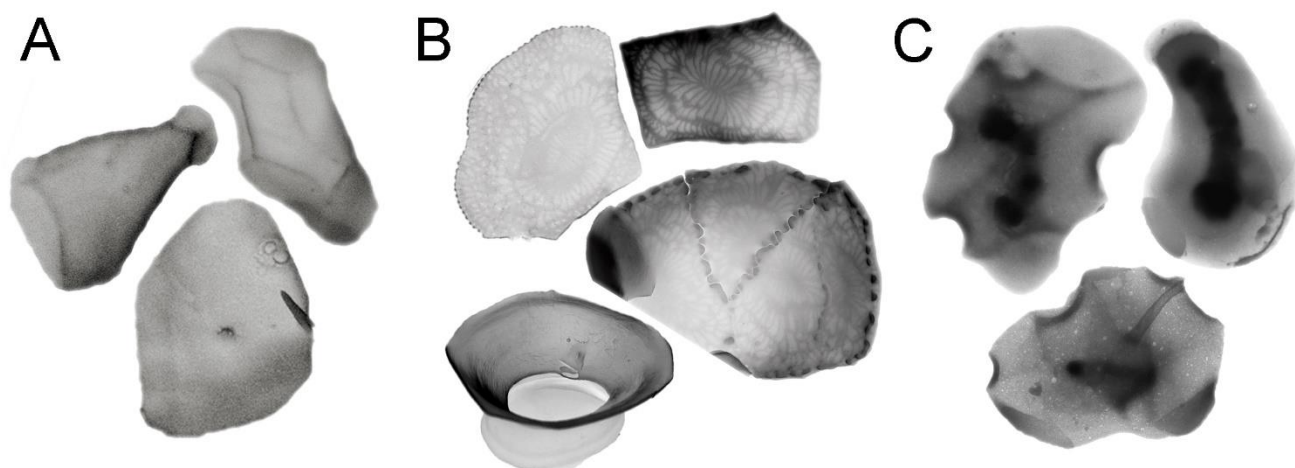
Органические элементы покровов центрохелид традиционно называют «спикулами», а кремнеземные – «чешуйками» (Dürschmidt, Patterson, 1987b).

Среди разнообразия кремнеземных чешуек можно выделить несколько типов: радиальные гвозде-, листо-, трубко- и чашевидные; пластинчатые яйце-, гантеле-, лодко-, тарелковидные, навикулоидные. Чешуйки могут быть расположены как на поверхности клеточного тела, так и располагаться вдоль аксоподий (рис. 7).

Покровы центрохелид, по всей видимости, предназначены в первую очередь для защиты от более крупных организмов. Поглощая из окружающей среды кремниевую кислоту, солнечники накапливают кремнезем в кремний депонирующих везикулах, которые впоследствии участвуют в построении чешуек.

По всей видимости, у большинства центрохелид в жизненном цикле идет смена покровов. Так, у солнечника *Raphidiophrys heterophryoidea* показана смена кремнеземных пластинчатых чешуек на органические спикулы (Drachko, 2020).

Отдельного внимания заслуживают цистные чешуйки, имеющие уникальную морфологию, отличную от чешуек трофических стадий (рис. 8). Такие чешуйки описаны у *Pterocystis borysthenica* (Zagumyonnyi et al., 2022), имеющего массивные плотные чешуйки бобовидной или неправильной формы с медиальным утолщением; *Raineriophrys erinaceoides* с его полигональными чешуйками с бугорком в центральной части (Zlatogursky, 2013); *Raphidiophrys heterophryoidea* с тремя различными типами цистных чешуек: плитчатыми, мозаичными (с треугольными зубцами на краях) и крупными чашевидными (Zlatogursky, 2013; Drachko et al., 2020). Центрохелиды *Khitsovia mutabilis* и *Raineriophrys fortesca* имеют монолитную цистную капсулу. Эти виды отличаются от прочих тем, что покидают цисту через образующееся в стенке отверстие, оставляя пустую сферическую оболочку (Zagumyonnyi et al., 2022).



**Рис. 8.** Цистные чешуйки центрохелид. А – *Raineriophrys erinaceoides*; В – *Raphidiophrys heterophryoidea*; С – *Pterocystis borysthenica*.

У центрохелид в цитоплазме, как и у большинства прочих протистов, отмечены кристаллические включения. Подобные включения могут быть

представлены кальцитами, оксалатами, пуринами, кристаллическим безводным гуанином, моногидратом гуанина, мочевой кислотой и ксантинами.

В работе Я. Пилатовой с соавторами (Pilátová et al., 2022) отмечен *Raphidiophrys* sp. из пресноводного биотопа, обладающий многочисленными гуаниновыми кристаллами. В этом же исследовании в транскриптомах центрохелид выявлены гены, ответственные за синтез фермента гипоксантингуанинфосфорибозилтрансферазы (HGPT), вероятно отвечающий за высвобождение пурина из его производных во время образования кристаллов пурина или его повторное использование после деградации кристалла. У *Choanocystis* sp. также обнаружен ген белка переносчика пуринов nucleobase cation symporter-1 (NCS1). Биологическая роль образования пуриновых кристаллов в клетках центрохелид и других микроорганизмов окончательно не выяснена, но имеются предположения о таких потенциальных функциях, как детоксикация или депонирование азота (Pokorny, Gold, 1973; Spector, 1984).

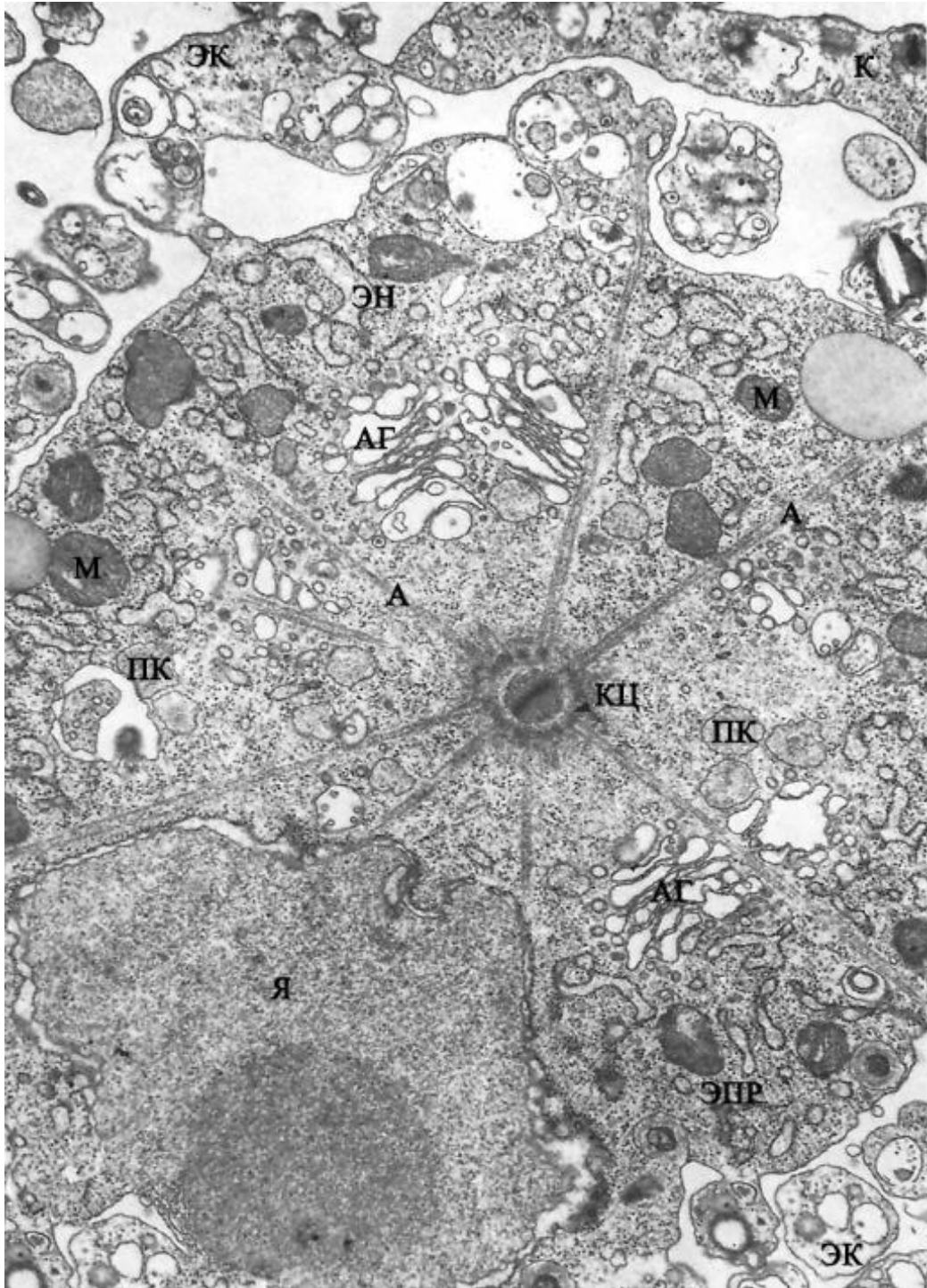
Отмечено, что образование подобных включений в цитоплазме других протистов происходит после переноса их на свежие питательные среды, содержащие избыточные источники азота, а также в условиях стресса (Creutz et al., 2002; Moudříková et al., 2017).

### **1.6. Внутреннее строение клетки**

Центрохелиды характеризуются уникальной морфологией центра организации микротрубочек (МТОС). Он расположен в центре клетки и представляет собой трёхслойный электронно-плотный диск, окруженный двумя полусферами. МТОС с полусферами окружает зона с белковыми филаментами, где начинаются проксимальные концы аксонем (Bardele, 1970; Tilney, 1971; Kinoshita et al., 1995). Микротрубочки аксонем образуют орнамент в виде шестиугольников или чередующихся шестиугольников и треугольников (Bardele, 1977; Dürschmidt, Patterson, 1987a).

Митохондрии центрохелид, обычно расположенные на периферии клетки, имеют широкие ламеллярные кристы. Также на периферии расположены

пищеварительные вакуоли, в которых происходит переваривание пойманной жертвы, и ядро с единственным ядрышком (рис. 9).



**Рис. 9.** Ультраструктура центрохелидного солнечника на примере *Heterophrys*-подобного организма (HLO). А – аксонема, АГ – аппарат Гольджи, К – кинетоциста, КЦ – кортекс centrosомы, М – митохондрия, ПК – прекинетоциста, ЭК – эктоплазма, ЭН – эндоплазма, ЭПР – эндоплазматический ретикулум (по Bardele, 1975).

Внутри клетки образуются и выводятся на периферию аксоподий стрекательные органеллы кинетоцисты с уникальной внутренней структурой, характерной для центрохелид. Центральный элемент кинетоцисты состоит из шаровидной базальной части и конусовидной апикальной (Dürschmidt, Patterson, 1987a).

Строение и функции прочих органелл соответствуют таковым у других эукариотических организмов.

### **1.7. Происхождение и микропалеонтологические сведения о центрохелидах**

История развития центрохелид практически не отражена в палеонтологической летописи Земли. Микропалеонтологические сведения о центрохелидах почти отсутствуют. Это можно объяснить тем, что при смерти клетки солнечника, чешуйки, покрывающие клетку, рассыпаются и найти сохранившуюся отдельную чешуйку более проблематично, чем панцири раковинных амёб, радиолярий и диатомовых водорослей. Проблему усугубляет недостаточная изученность группы, меньшая численность её представителей по сравнению с кремнифицирующими автотрофными протистами, а также отсутствие среди микропалеонтологов знаний о морфологии представителей этой группы.

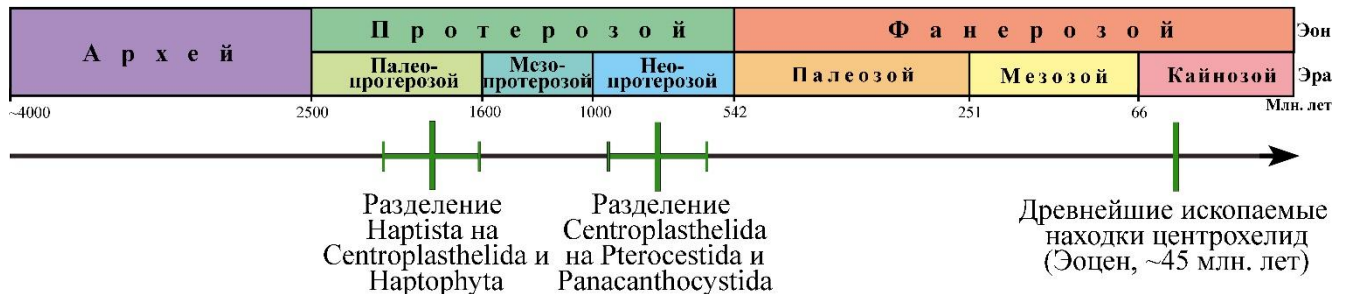
В работе по палеонтологии беспозвоночных (R.C. Moore. Treatise on Invertebrate Paleontology. 1954) отмечено самое раннее нахождение ископаемых солнечников в плейстоценовых озерных и торфяных отложениях. Также исследовались образующиеся микрофоссилии в геотермальном источнике Йеллоустонского национального парка (Channing, Wujek, 2010). В фоссилизированных стеблях *Eleocharis rostellata* обнаружены солнечники *Raphidocystis* sp., *Acanthocystis dentata*, *Acanthocystis trifurca* возрастом несколько лет.

Отдельные кремнеземные чешуйки сходного размера других протистов – хризофит были обнаружены в среднеэоценовых (~ 40–47 млн лет назад) озерных

отложениях (Siver, Wolfe, 2005a, 2005b; Siver, Lott, 2012) в отличном для определения состоянии. Среди хризофитовых описаны находки не только в эоценовых (Siver, 2020), но и поздне триасовых слоях (Zhang et al., 2016).

Недавно, в хорошем состоянии были обнаружены чешуйки центрохелид возрастом порядка 45 млн лет в кимберлитовом диатремовом кратере (Giraffe Pipe), заполненном эоценовыми отложениями на северо-западе Канады (Siver, Lott, 2023). Таким образом, имеющиеся данные показывают, что несмотря на некоторые ограничения, микрофоссилии центрохелид могут изучаться и использоваться для биостратиграфии и палеоклиматологии.

Несмотря на скудность палеонтологических данных, современные молекулярные исследования позволяют пролить свет на историю происхождения этой группы. В результате обширного исследования с анализом молекулярных часов показано, что линии гаптофитовых водорослей и центрохелид разделилась во второй половине палеопротерозоя (рис. 10).



**Рис. 10.** Схема основных этапов становления группы Centropasthelida (на основе данных Strasser et al., 2021).

Разделение центрохелид на две основные клады Panacanthocystida и Pterocystida произошло уже в неопротерозое (Strasser et al., 2021). Эти данные в значительной степени меняют наше представление о времени происхождения центрохелид. Так, в ранних работах выдвигалась гипотеза о расцвете солнечников в мезозое (Cavalier-Smith, von der Heyden, 2007).



Последний общий предок всех известных центрохелид, по-видимому, имел в качестве покровов как кремнеземные чешуйки, так и органические спикулы, так как и тот и другой вариант покровов имеется у разных филогенетических линий солнечных (Zlatogursky, 2016).

### **1.8. Симбиотические ассоциации центрохелид и их практические аспекты**

Известно, что бактерии могут быть симбионтами многих простейших. Показано, что патогенные для животных и человека бактерии из родов *Legionella*, *Listeria*, *Vibrio*, *Edwardsiella*, *Pseudomonas*, *Alcaligenes*, *Bacillus*, *Salmonella*, *Mycobacterium* способны выживать внутри свободноживущих амёб и инфузорий. Зачастую, протист хозяин является переносчиком и способствует лучшему сохранению бактерий, позволяя последним лучше противостоять дезинфекции, а также лучше расселяться и приобретать устойчивость к биоцидам (Barker, Brown, 1994). У центрохелидных солнечных до сих пор не исследовались симбиотические бактерии и способность переносить патогенные бактерии.

Свободноживущие протисты, в том числе и центрохелиды, помимо бактерий могут быть резервуарами и переносчиками вирусов. Показано, что симбиотическая хлорелла, выделенная из центрохелидного солнечника *Acanthocystis turfacea*, содержит вирус АТСV-1 (*Acanthocystis turfacea Chlorella virus*) из семейства Phycodnaviridae (Bubeck, Pfitzner, 2005; Fitzgerald et al., 2007a, 2007b). ДНК вируса АТСV-1 была обнаружена в ротоглоточных мазках здоровых взрослых людей. Наличие ДНК АТСV-1 было связано с умеренным, но статистически значимым снижением показателей когнитивных оценок зрительной обработки и скорости зрительной моторики. Аналогичные когнитивные нарушения наблюдались у 9-11-недельных мышей, которым инокулировали АТСV-1 в кишечный тракт (Yolken et al., 2014; Yolken et al., 2015).

Также показано, что внутричерепное воздействие АТСV-1 у трансгенных мышей SOD1 ускоряет начало и прогрессирование Бокового амиотрофического

склероза (БАС), но без летальных последствий. SOD1 АТСV-1 усиливает выработку противовирусных иммунных факторов, которые могут способствовать развитию БАС. Пероральное введение АТСV-1 мышам приводит к обнаружению АТСV-1 в гомогенатах головного мозга через 8 дней после заражения (Petro et al., 2022).

Родственный АТСV-1 вирус *Paramecium bursaria Chlorella 1* (PBCV-1), крупный вирус двухцепочечной ДНК (> 300 т.п.н.), инфицирующий зеленые микроводоросли *Chlorella variabilis* NC64A, в настоящее время является модельной системой для изучения взаимодействий ДНК-вируса и водорослей, которая также была протестирована для осахаривания биомассы с последующей продукцией биоэтанола и белков, участвующих в деградации клеточной стенки (Blanc et al., 2010; Cheng et al., 2013). Помимо *Acanthocystis turfacea*, зоохлореллы имеются и у других представителей центрохелид. Отношения между солнечниками и их симбиотическими зоохлореллами остаются неизученными.

## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

### 2.1. Отбор проб.

Материал был собран в различных регионах Евразии с 2013 по 2022 год (Приложение 2; рис. 11) в разнотипных водных и наземных биотопах. Бентосные пробы отбирали путем взмучивания приповерхностных донных осадков и забора воды с взвесью детрита. Интерстициальная жидкость отбиралась из небольших ямок, вырытых в прибрежном песке. Образцы перифитона соскребали с погруженных в воду камней и водных макрофитов и помещали в пробирки вместе с окружающей водой. Фрагменты побегов сфагнома срезали, помещали в пробирки и заливали выжатой из других побегов водой. Пробы сухой и влажной почвы собирали в пробирки и в последствии размачивали стерильной пресноводной средой. Все образцы помещали в пластиковые пробирки объемом 50 мл и транспортировали в лабораторию при 4–5° С. Одновременно со сбором биологического материала измеряли водородный показатель (pH), температуру (T), электропроводность (TDS), соленость, концентрацию растворенного кислорода (DO) при помощи портативного мультипараметрического измерителя гидрохимических характеристик среды HANNA HI 9828 (Hanna Instruments, Техас, США). Также использовали карманные pH-метр и ORP-измеритель Red/Ox потенциала с автоматической температурной компенсацией фирмы HANNA.

### 2.2. Культивирование

После доставки образцов в лабораторию готовили накопительные культуры. Пробы помещали в чашки Петри, добавляли зерно ячменя или риса, инкубировали в темноте при 22° С и периодически просматривали в световом микроскопе.

Для выделения клональных культур центрохелид производили отсадку микропипеткой единичных клеток солнечников из накопительных культур в капли (Герасимова и др., 2017), либо чашки Петри со средой той же осмотичности, содержащие суспензию клеток жгутиконосцев в качестве пищи. Для размножения

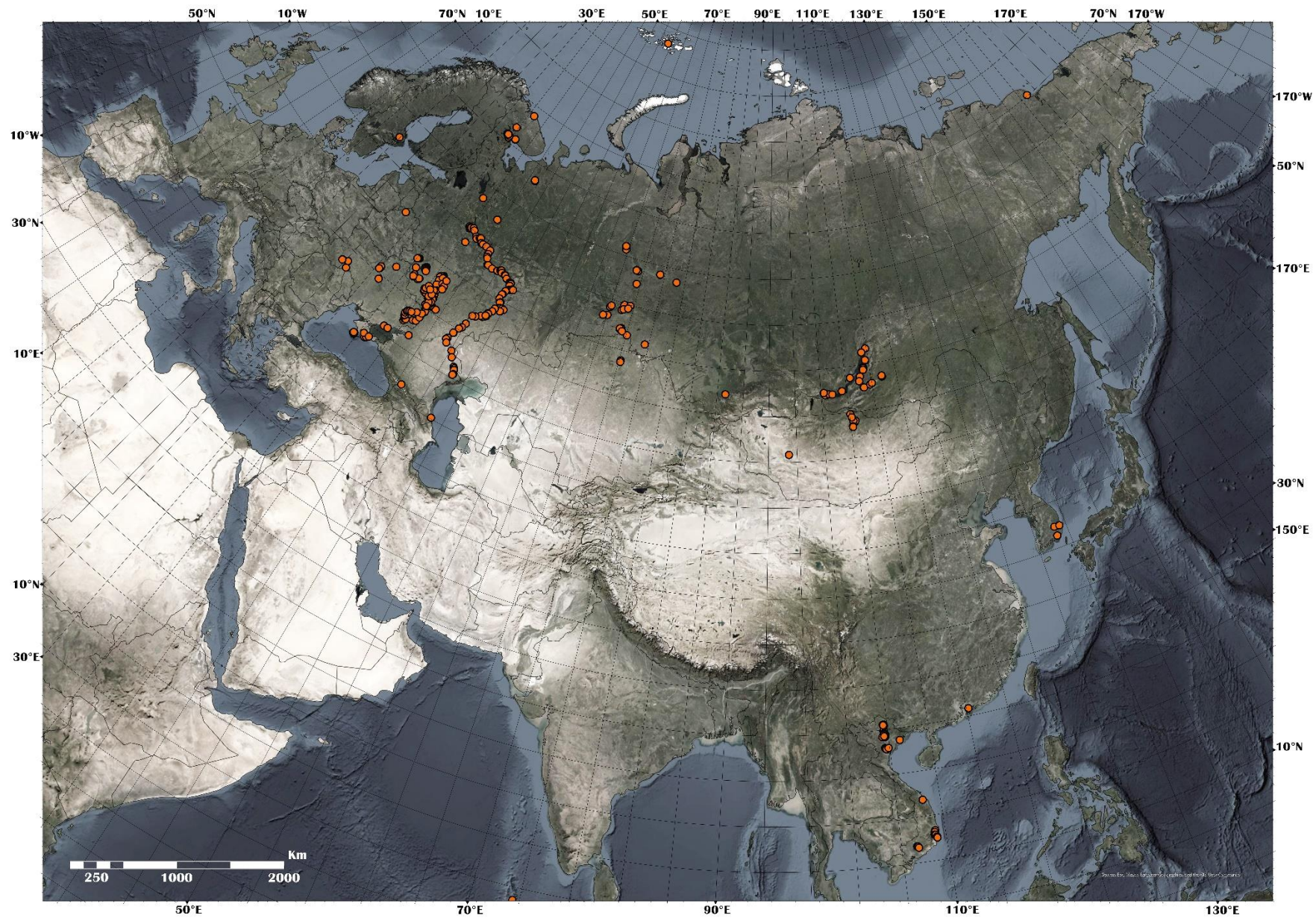


Рис. 11. Карта расположения станций отбора проб

пресноводных центрохелид в качестве пищи использовали кинетопластид *Parabodo caudatus* (Dujardin, 1841) Moreira et al., 2004 (клон BAS-1, ИБВВ РАН) и *Bodo saltans* Ehrenberg 1832 (клон Pl-1, ИБВВ РАН). В качестве минеральной среды для культивирования кинетопластид использовалась автоклавированная вода Aqua Minerale (PepsiCo, Inc., Московская обл., Россия) с добавлением бактерий *Aeromonas sobria* как пищевого объекта. Для размножения солнечников из морских и солоноватоводных местообитаний в качестве пищи использовали культуру кинетопластиды *Procryptobia sorokini* (Zhukov, 1975) Frolov et al., 2001 (клон B-69, ИБВВ РАН), выращенную на искусственной морской среде Red Sea Salt (RS-R11040, Red Sea), обогащенной суспензией *A. sobria*. Выделенные клоны (см. Приложение 1) центрохелид включены в коллекцию культур свободноживущих амёб, гетеротрофных жгутиконосцев и солнечников ИБВВ РАН (<http://www.ibiw.ru/index.php?p=collect&lang=ru>).

### **2.3. Микроскопические исследования**

#### **Световая микроскопия**

Для исследования живых центрохелид применялись прямой световой микроскоп AxioScope A1 (Carl Zeiss, Йена, Германия) с фазовым и DIC контрастом и объективами водной и масляной иммерсии (63 × и 100 ×), инвертированный микроскоп СКХ41 (Olympus, Токио, Япония) с фазовым контрастом (20× и 40×) и инвертированный микроскоп Axio Observer 5 (Carl Zeiss, Йена, Германия) с DIC и фазовым контрастом (10× и 20×). На микроскопах были установлены цифровая фотокамера AxioCam ERc 5s (Carl Zeiss, Йена, Германия), аналоговая видеокамерой MC-1009/S (AVT Horn; Ален, Германия), и цифровые камеры MC-12, MC-20 (Ломо-Микросистемы, Санкт-Петербург, Россия).

#### **Сканирующая электронная микроскопия**

Для приготовления препаратов для СЭМ, клетки исследуемого организма отсаживали на 9 мм круглые покровные стекла. Капли с клетками высыхали при комнатной температуре, после чего стекла трижды промывали в дистиллированной воде. Вновь высушенные стекла приклеивали с помощью токопроводящих наклеек

(Nissin EM Co., Ltd., Токио, Япония) к алюминиевым столикам для микроскопии. После этого стекла напыляли слоем золота толщиной ~15 нм с помощью установки напыления JFC-1600 (JEOL, Токио, Япония). Препараты с клетками исследовали на сканирующем электронном микроскопе JSM-6510 LV (JEOL, Токио, Япония) при ускоряющем напряжении 15–30 кВ.

### **Трансмиссионная (просвечивающая) электронная микроскопия**

Для приготовления тотальных препаратов на медную сеточку с формваровым покрытием помещали капли культуры с клетками исследуемого организма, после чего ожидали их высыхания в термостате (35 °С) или при комнатной температуре. После высыхания, поверхность сеточек промывали дистиллированной водой в течение 5–15 минут и снова высушивали. Готовые сеточки оттеняли окисью вольфрама ( $WO_2$ ) с помощью вакуумного испарителя JEE-4X (JEOL, Токио, Япония), затем просматривали на трансмиссионных электронных микроскопах JEM 100C (JEOL, Токио, Япония), оснащенным камерой Veleta (Olympus Soft Imaging System, Мюнстер, Германия) и на JEM-1011 (JEOL, Токио, Япония), оснащенном камерой MegaView 3 (Olympus, Soft Imaging Solutions GmbH, Мюнстер, Германия) и Phurona (EMSIS, GmbH, Мюнстер, Германия). Ускоряющее напряжение микроскопов составляло 85 кВ.

Для исследования ультраструктуры клональную культуру солнечных концентрировали с помощью центрифугирования (7000 g, 30 мин). Клетки фиксировали смесью 2%-ного раствора глутаральдегида ( $C_5H_8O_2$ ) в течение суток при температуре 4° С. После фиксации раствором глутаральдегида проводили обработку 1%-ным раствором четырехоксида осмия ( $OsO_4$ ) в течение часа. Далее проводили дегидратацию в серии спиртов (30°, 50°, 70°, 96°, 96°); в смеси 1:1 96° этанола ( $C_2H_5OH$ ) с окиси пропилена ( $C_3H_6O$ ); дважды в чистой окиси пропилена. Каждый этап проводился в течение 10 минут. На последнем этапе осадок помещали в смесь смолы Spurr с низкой вязкостью (Sigma-Aldrich, USA, Cat. No. EM0300-1KT) и окиси пропилена. После полного испарения окиси пропилена проводили полимеризацию смолы при температуре 70° С в течение 8 часов. На ультрамикротоме Leica EM UC6 (Германия) подготавливали срезы, помещали их

на медные бленды с формваровой пленкой и окрашивали раствором уранилацетата ( $C_4H_6O_6U$ ). Препараты просматривали на трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1011 (JEOL, Токио, Япония) при ускоряющем напряжении 85 кВ.

## **2.4. Молекулярно-филогенетические методы**

### **Выделение ДНК**

Для выделения тотальной ДНК центрохелид ожидали полного выедания солнечниками кинетопластид. После этого, клетки центрохелид собирали центрифугированием ( $1000\times g$ , комнатная температура) в пластиковых колонках объемом 0.8 мл (Vivaclear mini, Sartorius Stedim Biotech Gmng, Cat. No. 203000007), либо на поликарбонатном мембранном фильтре (размер пор 1 мкм) с использованием 60 мл шприца с Луер Лок замком (BD, США, Cat. No. REF 309653) и 25 мм фильтродержателя Swinnex (Millipore, США). Для выделения ДНК использовался коммерческий набор MasterPure™ Complete DNA and RNA Purification Kit (Epicentre, Мадисон, Висконсин, США, Cat. No. MC85200).

### **Аmplификация и секвенирование гена 18s рРНК**

Для амплификации гена 18s рРНК использовали мастермикс для ПЦР EconoTaq PLUS GREEN 2X Master Mix (Lucigen, Миддлтон, Висконсин, США, Cat. No. 30033-1) и набор из 14-ти праймеров (Таблица 1). Амплификация проводилась в ДНК-амплификаторе T100 Thermal Cycler (Bio-Rad Lab Inc., Геркулес, Калифорния, США).

ПЦР-программа для амплификации состояла из: начальной денатурации при  $95\text{ }^\circ\text{C}$  в течение 3 минут, 35 циклов ( $95\text{ }^\circ\text{C}$  в течение 30 с,  $52\text{ }^\circ\text{C}$  в течение 30 с,  $72\text{ }^\circ\text{C}$  в течение 1 минуты 30 сек) и финального удлинения при  $72\text{ }^\circ\text{C}$  в течение 5 мин. Результат амплификации проверяли с помощью гель-электрофореза.

Полученный ПЦР-продукт очищали на колонках QIAquick PCR Purification Kit (Quagen, Хильден, Германия, Cat. No. 28106) или путем вырезания фрагментов SSU rRNA из 1%-ного агарозного геля и очистки с помощью QIAquick Gel Extraction kit (Quagen, Хильден, Германия, Cat. No. 28706).

Концентрацию выделенной ДНК и очищенного ПЦР-продукта проверяли на флуориметре Qubit 2.0 (Invitrogen, Карлсбад, Калифорния, США) набором dsDNA HS Assay Kit (Invitrogen, Карлсбад, Калифорния, США, Cat. No. Q32851).

**Таблица 1.** Список используемых праймеров

Название праймера	Направление	Нуклеотидная последовательность от 5' к 3'
Thx25F	прямой	CATATGCTTGTCTCAAAGATTAAGCCA
Helio1979R	обратный	CACACTTACWAGGAYTTCCTCGTTSAAGACG
PF1	прямой	GCGCTACCTGGTTGATCCTGCC
FAD4	обратный	TGATCCTTCTGCAGGTTACCTAC
EukA	прямой	AACCTGGTTGATCCTGCCAGT
EukB	обратный	TGATCCTTCTGCAGGTTACCTAC
18SFU	прямой	ATGCTTGTCTCAAAGRYTAAGCCATGC
18SRU	обратный	CWGGTTCACCWACGGAAACCTTGTTACG
GGF	прямой	CTTCGGTCATAGATTAAGCCATGC
GGR	обратный	CCTTGTTACGACTTCTCCTTCCTC
25F	прямой	CATATGCTTGTCTCAAAGATTAAGCCA
1801R	обратный	TGATCCTTCTGCAGGTTACCT
S14F	прямой	TGGTCGCAAGGCTGAAACTT
S14R	обратный	AAGTTTCAGCCTTGCGACCA

В ряде случаев полученный ПЦР-продукт клонировали, используя вектор Quick-TA kit pAL2-T (Евроген, Россия, Cat. No. TAK02) с помощью компетентных клеток *Escherichia coli* (Евроген, Россия, Cat. No. CC001) или используя набор StrataClone PCRCloning Kit (Agilent, Санта-Клара, США, Cat. No. 240205) или TOPO TA cloning kit (Invitrogen, Карлсбад, Калифорния, США). Бактериальные колонии, имеющие плазмиды со вставкой требуемой длины, идентифицировали при помощи ПЦР с универсальными праймерами M13F и M13R и геле-электрофореза:

- M13F (прямой): 5'–GTTGTAACGACGGCCAGTG–3'
- M13R (обратный): 5'–AGCGGATAACAATTCACACAGGA–3'

Очищенные продукты амплификации с M13F и M13R праймерами готовили к дидезокси-секвенированию по Сэнгеру. Сиквенсную реакцию проводили с помощью набора реагентов BigDye® Terminator v3.1 Cycle Sequencing Kit (Applied



Biosystems, Уолтем, Массачусетс, США). Секвенирование проводили на капиллярном анализаторе-секвенаторе Applied Biosystems 3500 (Applied Biosystems, США; Hitachi, Япония) в ИБВВ РАН, либо в компании Евроген (Москва, Россия), либо в отделении NAPS (Nucleic Acid Protein Service) университета Британской Колумбии (Ванкувер, Британская Колумбия, Канада). Секвенировали образцы в одной повторности с использованием указанных выше праймеров, а также двух универсальных внутренних праймеров:

- 18SintF (прямой): 5'–GGTAATTCCAGCTCCAATAGCGTA–3'
- 18SintR (обратный): 5'–GTTTCAGCCTTGCGACCATACT–3'

#### **Филогенетические методы**

Полученные после секвенирования последовательности были асемблированы из 4 перекрывающихся чтений программой Geneious R6 (v.6.0.6). Множественное выравнивание проведено с использованием алгоритма L-INS-i в консольной версии программы MAFFT 6.857b и MAFFT 7.475 (Katoh et al. 2005; Katoh, Standley, 2013).

Для удаления не консервативных участков выравнивания использовался метод «-gappyout» в консольной версии TrimAl (v. 1.4) (Capella-Gutierrez et al., 2009).

#### **Построение филогенетических деревьев**

Для формирования набора данных использовалось построение филогенетических деревьев алгоритмом FastTree2 (Price et al., 2010). Реконструкция филогенетических деревьев производилась методом максимального правдоподобия и Байесовским методом. Байесовский анализ был проведен в интерфейсе MrBayes v.3.2.6 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003) с эволюционной моделью замещения GTR + I + GAMMA4 с четырьмя независимыми запусками состоящих из четырех цепей Маркова методом Монте-Карло (MCMC), на основании 20 000 000 генераций с частотой выборки 1 на 10 000 генераций. Филогения максимального правдоподобия была рассчитана в IQ-TREE v.1.5.4 (Nguyen et al., 2015) с использованием модели наилучшего соответствия (как определено встроенным ModelFinder) и 1000 непараметрических бутстрэпов.

## **2.5. Работа с изображениями и видео**

Обработку видеofilьмов проводили с помощью программного обеспечения Light Alloy 4.9.2 и Movavi Video Editor Plus 2021. Редактирование растровых изображений проводили с использованием программы Adobe Photoshop CC. Для редактирования векторных изображений использовалась программа Adobe Illustrator 2020. Измерения морфологических параметров производилось с использованием программы ImageJ 1.52a (Schneider et al., 2012). Для статистической проверки наличия различий по морфометрическим параметрам скелетных элементов между клонами центрохелид разных биотопов использовали критерий Краскела-Уоллиса (Kruskal, Wallis, 1952)

Филогенетические деревья были подготовлены при помощи FigTree v1.4.4 (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>) и Adobe Illustrator 2020.

Для подготовки карт использовалась геоинформационная система ArcGIS 10.2.2.

### ГЛАВА 3. Морфология центрохелидных солнечных грибов

В результате обработки полученных данных выявлено 122 вида и формы центрохелид.

Подробное описание морфологии выявленных видов дано ниже. В работе использована макросистема эукариот по Adl et al. (2019), представленная как иерархическая система. Ранги выше семейства отмечены знаком «●», чем ниже ранг таксона, тем больше «●».

При описании материала указаны номера отобранных проб, полная характеристика которых дана в приложении (Приложение 2).

#### 3.1 Семейство *Acanthocystida*

- *Diaphoretickes* Adl et al., 2012
- *Haptista* Cavalier-Smith, 2003
- *Centroplasthelida* Fevre-Chevalier et Fevre, 1984
- *Panacanthocystida* Shishkin et Zlatogursky, 2018
- *Acanthocystida* Cavalier-Smith et von der Heyden, 2007 emend. Shishkin et Zlatogursky, 2018
- *Chalarothoracina* Hertwig et Lesser, 1874 *sensu* Cavalier-Smith in Yabuki et al., 2012 emend. Shishkin et Zlatogursky, 2018

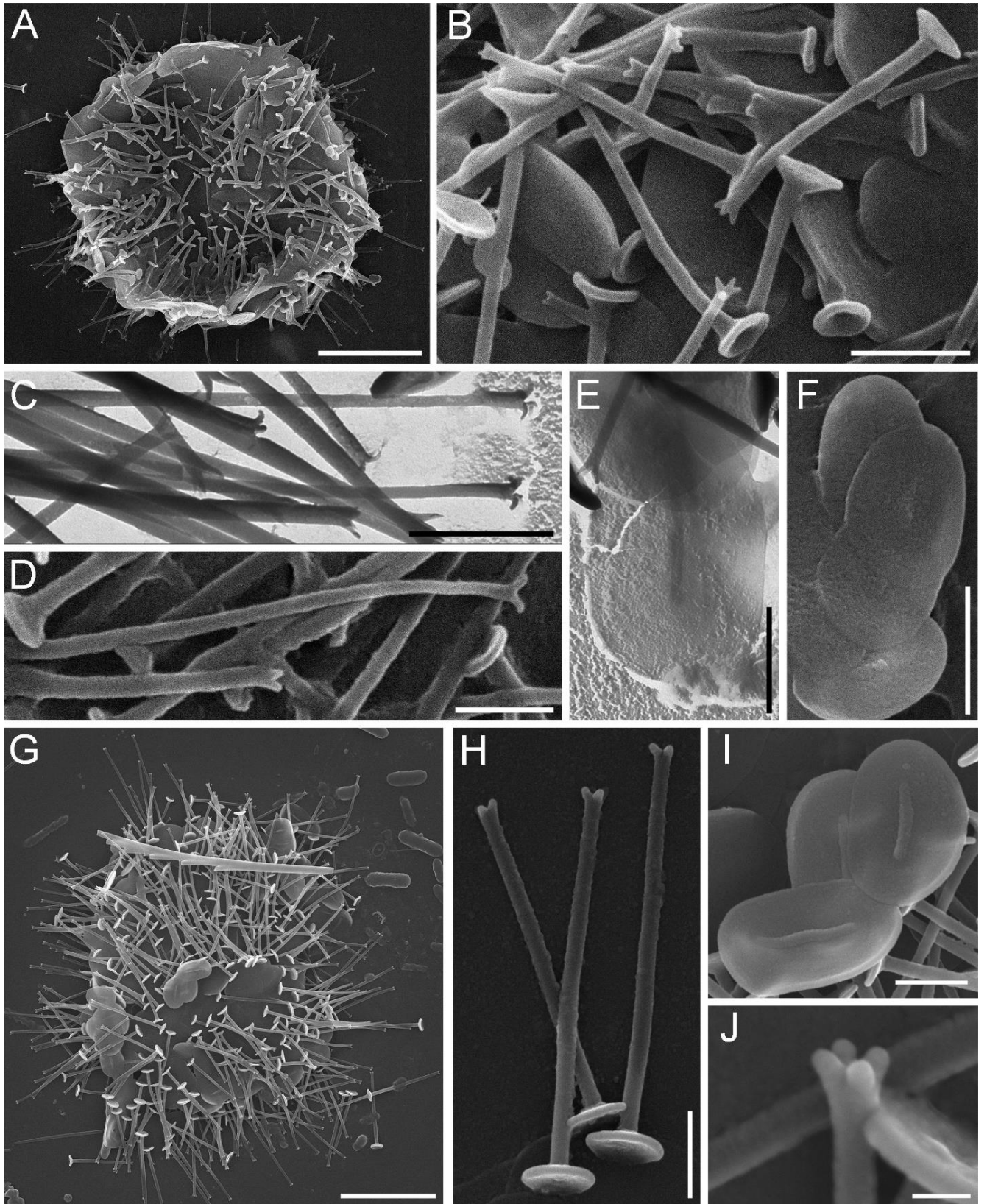
Семейство *Acanthocystidae* Claus, 1874 emend. Shishkin et Zlatogursky, 2018

Род *Acanthocystis* Carter, 1863

*Acanthocystis amura* Zlatogursky et al., 2017 (рис. 12A–F).

**Материал:** 2 клетки из Vn-2; 6 клеток из Ru-79; 4 клетки из Ru-14; 1 разрушенная клетка из Ru-114; 8 клеток из Ru-133; 2 клетки из Ru-171; 1 клетка из Se-1.

**Морфология:** Диаметр клетки 9.1–11.0 мкм. Покровы состоят из пластинчатых чешуек и двух типов радиальных чешуек. Короткие радиальные



**Рис. 12.** А–F – *Acanthocystis amura* Zlatogursky et al., 2017: А – общий вид высушенной клетки; В – участок высушенной клетки; С–D – апикальные части радиальных чешуек; Е–F – пластинчатые чешуйки. G–J – *Acanthocystis* aff. *amura* Zlatogursky et al., 2017: G – общий вид высушенной клетки; H – радиальные чешуйки; I – пластинчатые чешуйки; J – апикальная часть радиальной чешуйки. Масштаб, мкм: А, G – 5; В–Е, H, I – 1; J – 0.2.

чешуйки длиной 1.60–3.51 мкм, состоят из округлой базальной пластинки диаметром 0.41–0.60 мкм и полого цилиндрического ствола диаметром 0.15–0.19 мкм (в средней части), немного сужающегося к дистальной части. В апикальной части ствол разветвляется на 4, реже 5 прямых острых зубцов. Длинные радиальные чешуйки длиной 3.55–7.00 мкм также состоят из округлой базальной пластинки диаметром 0.43–0.87 мкм и полого цилиндрического сужающегося к дистальной части ствола диаметром 0.12–0.25 мкм (в средней части). Апикальная часть ствола оканчивается 4 загнутыми к проксимальной части чешуйки зубцами, напоминающими крючки. Пластинчатые чешуйки яйцевидные или эллиптические,  $1.38\text{--}2.07 \times 0.97\text{--}1.37$  мкм, имеется аксиальное утолщение  $0.58\text{--}1.00 \times 0.13\text{--}0.16$  мкм.

**Примечание:** Морфологические и размерные характеристики совпадают с указанными в первоописании (Zlatogursky et al., 2017). Данный вид впервые отмечен в водоемах и водотоках европейской части России и Швеции.

**Распространение:** пресные воды Дальнего Востока и Оренбургской области России (Zlatogursky et al., 2017).

*Acanthocystis* aff. *amura* Zlatogursky et al., 2017 (рис. 12G–J)

**Материал:** 5 клеток из Ru-63.

**Морфология:** Радиальные чешуйки состоят из прямого цилиндрического ствола и округлого уплощенного основания. Ствол имеет длину 3.88–5.98 мкм, диаметр 0.12–0.21 мкм, диаметр основания 0.63–0.93 мкм. Апикальная часть ствола разделена на 4 закругленных зубца или на 4 крючка длиной 0.10–0.16 мкм. Овальные пластинчатые чешуйки имеют размер  $1.98\text{--}2.47 \times 1.42\text{--}1.68$  мкм, с аксиальным утолщением ( $0.75\text{--}1.51 \times 0.12\text{--}0.19$  мкм) и маргинальной каймой.

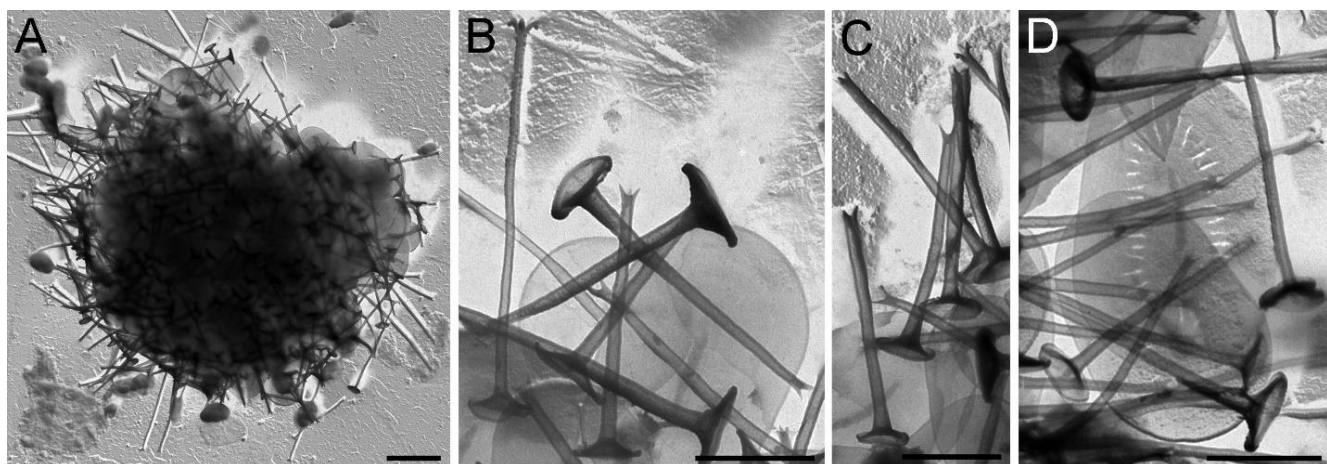
**Примечание:** Организм схож с видом *A. amura*, для которого отмечено наличие двух типов радиальных чешуек, длинных (1.3–6.2 мкм) с закругленными крючками на вершинах, и коротких (1.0–3.4 мкм) с 3–5 заостренными зубцами. У изученного организма мы наблюдали только длинные чешуйки с округлыми короткими зубцами или крючками.

*Acanthocystis* aff. *amura* 2 Zlatogursky et al., 2017 (рис. 13)

**Материал:** 2 клетки из Ru-169.

**Морфология:** Строение радиальных чешуек соответствует таковому вида *A. amura*. Короткие радиальные чешуйки длиной 1.96–2.98 мкм, с диаметром ствола 0.11–0.15 мкм, и диаметром базальной пластинки 0.61–0.79 мкм. Длинные радиальные чешуйки длиной 3.86–5.76 мкм, с диаметром ствола 0.08–0.11 мкм, и диаметром базальной пластинки 0.55–0.73 мкм. Пластинчатые чешуйки эллиптические или яйцевидные 2.21–2.97 × 1.33–1.81 мкм с аксиальным утолщением 0.60–0.78 × 0.059–0.094 мкм. У части пластинчатых чешуек имеется порядка 25–35 радиальных щелей длиной 0.13–0.21 мкм.

**Примечание:** Отличается от *A. amura* наличием радиальных щелей на некоторых пластинчатых чешуйках.



**Рис. 13.** *Acanthocystis* aff. *amura* 2 Zlatogursky et al., 2017: А – общий вид высушенной клетки; В – радиальные и пластинчатые чешуйки; С – радиальные чешуйки; D – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А – 2; В–D – 1.

*Acanthocystis antonkomolovi* Leonov, 2010 (рис. 14А)

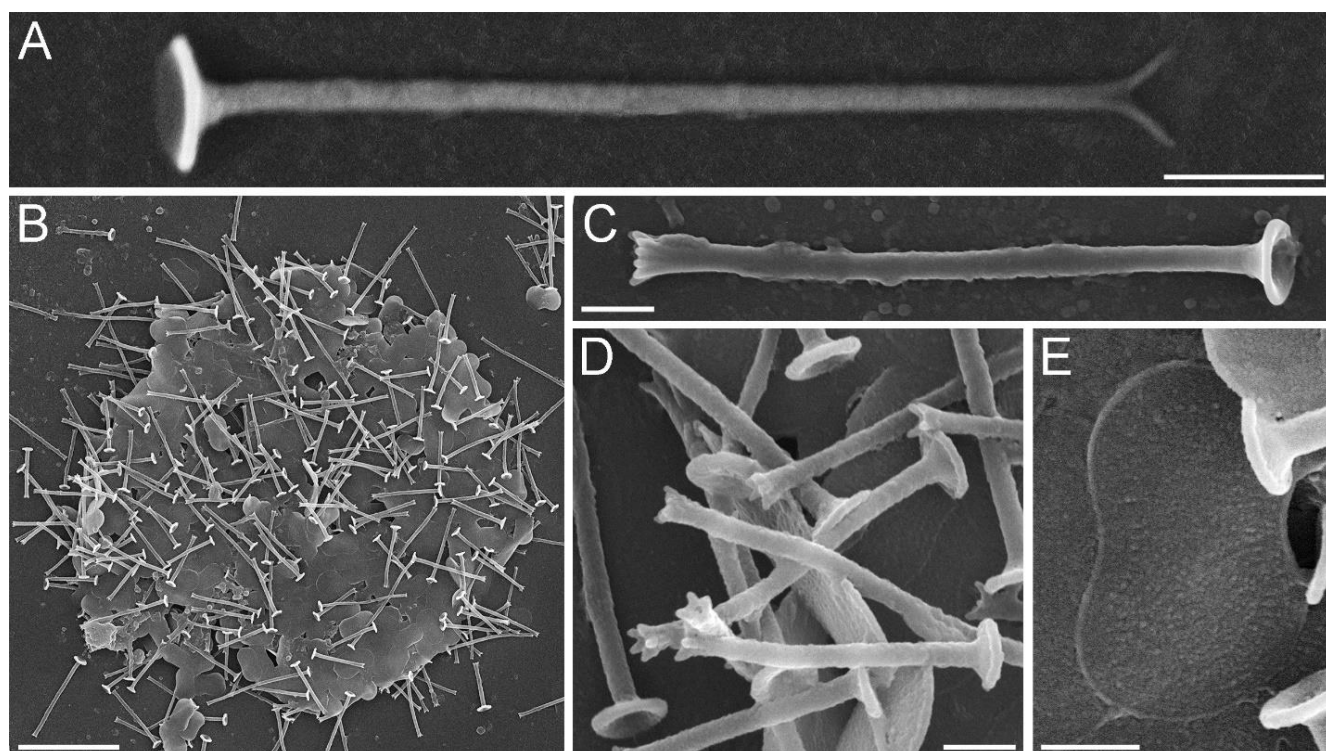
**Материал:** 2 чешуйки из Ru-236.

**Морфология:** Радиальные чешуйки длиной 6.0–6.7 мкм, состоят из основания, представленного базальной пластинкой, ствола и разделенной надвое вершиной. Базальная пластинка круглая, 0.8 мкм в диаметре. Ствол чешуек полый, прямой, цилиндрический, 0.16–0.18 мкм в диаметре, немного сужающийся к

верхушке. На вершине чешуйки расположены два тонких относительно длинных зубца, длиной 0.33–0.39 мкм. Расстояние между дистальными частями зубцов достигает 0.33–0.39 мкм.

**Примечание:** Морфологические признаки исследованных скелетных элементов полностью соответствуют первоописанию (Леонов, 2010а).

**Распространение:** Пресные воды европейской части России (Леонов, 2010а).



**Рис. 14.** А – *Acanthocystis antonkomolovi* Leonov, 2010. В–Е – *Acanthocystis costata* Zlatogursky, 2015: В – общий вид высушенной клетки; С, D – радиальные чешуйки; Е – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: В – 10; А, С–Е – 1.

*Acanthocystis costata* Zlatogursky, 2015 (рис. 14В–Е)

**Материал:** 1 клетка и отдельные чешуйки из Ru-61.

**Морфология:** Радиальные чешуйки прямые или слегка изогнутые. Состоят из полого цилиндрического ствола и круглого основания. Длина чешуек 5.0–10.78 мкм, диаметр ствола 0.29–0.34 мкм, диаметр основания 0.96–1.21 мкм. Конец ствола разделен на 4–6 зубцов длиной 0.43–0.65 мкм. Овальные пластинчатые чешуйки 3.18–3.78 × 1.59–2.15 мкм, с медиальной перетяжкой, аксиальным

утолщением (длина 0.55–0.72 мкм) и маргинальной каймой. Некоторые чешуйки имеют многочисленные мелкие гранулы, другие орнаментированы примерно 50 короткими (0.15–0.27 мкм) радиальными щелями.

**Примечание:** Этот вид ранее был отмечен только единожды из пресноводного бассейна в оранжерее ботанического сада СПбГУ, Санкт-Петербург, Россия (Zlatogursky, 2015). Морфология наблюдаемых чешуек полностью соответствует оригинальному описанию.

**Распространение:** Пресные воды России (Zlatogursky, 2015; Prokina et al., 2018).

*Acanthocystis aff. crescenta* Zlatogursky, 2010 (рис. 15)

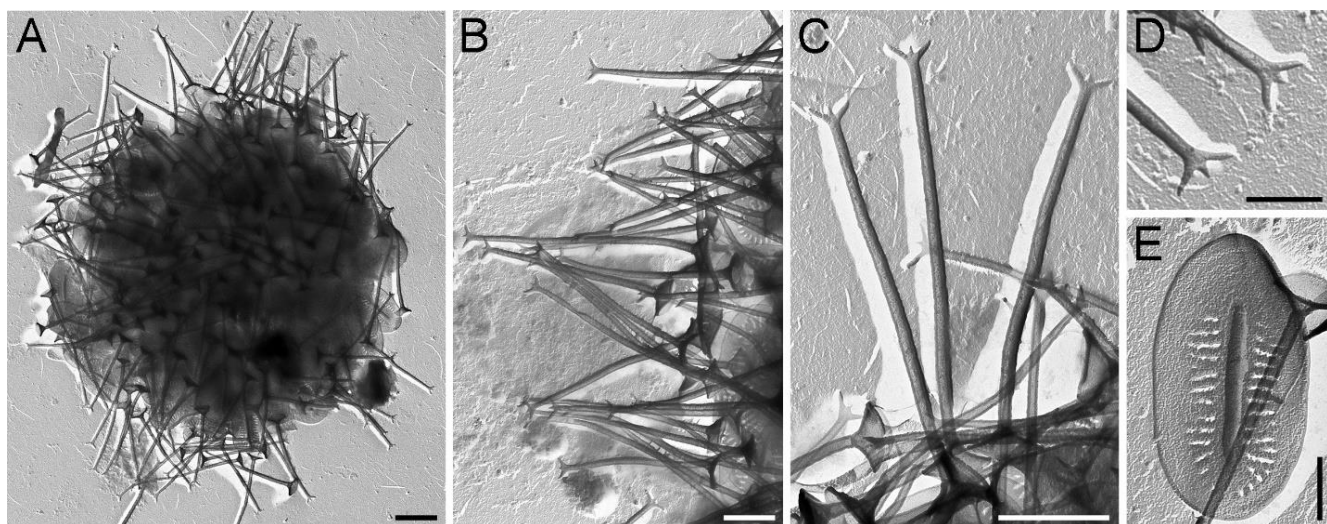
**Материал:** 3 клетки из Ru-182.

**Морфология:** Клетки покрыты радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 2.33–4.07 мкм. Базальная пластинка воронковидная, диаметром 0.59–0.78 мкм. Ствол чешуйки толщиной 0.08–0.14 мкм, полый, слегка сужается по направлению к дистальной части, где оканчивается раздвоенной верхушкой шириной 0.30–0.47 мкм. Между двумя острыми зубцами длиной 0.13–0.28 мкм, расположена мембрана, в центре которой имеется более короткий третий зубец длиной 0.06–0.11 мкм. Пластинчатые чешуйки эллиптические,  $1.47\text{--}3.10 \times 0.96\text{--}1.74$  мкм. Аксиальное утолщение ярко выражено, размером  $0.804\text{--}1.343 \times 0.087\text{--}0.17$  мкм. Между краем и аксиальным утолщением расположены широкие радиальные щели.

**Примечание:** Основным отличием исследованных клеток от клеток вида *A. crescenta* является морфология пластинчатых чешуек – наличие радиальных щелей и больший диапазон размеров ( $1.47\text{--}3.10 \times 0.96\text{--}1.74$  мкм в этой работе против  $1.8\text{--}1.9 \times 1.0\text{--}1.1$  мкм в первоописании) (Zlatogursky, 2010).

**Распространение:** *Acanthocystis crescenta* отмечен в пресных водах России (Zlatogursky, 2010).





**Рис. 15.** *Acanthocystis* aff. *crescenta* Zlatogursky, 2010: А – общий вид высушенной клетки; В – участок высушенной клетки с радиальными и пластинчатыми чешуйками; С – радиальные чешуйки; D – апикальные концы радиальных чешуек; E – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А – 2; В, С, E – 1; D – 0.5.

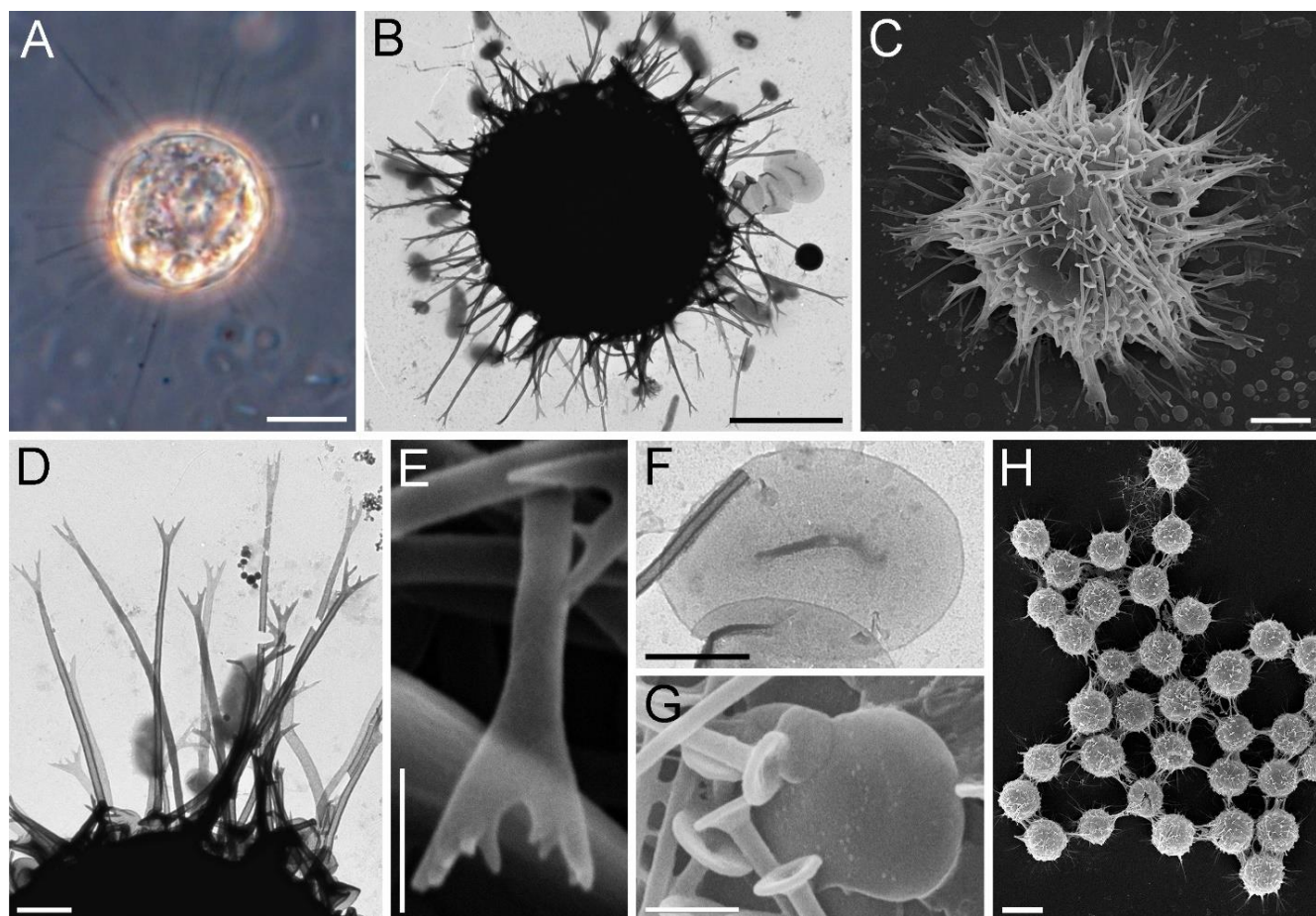
***Acanthocystis dentata*** Leonov et Mylnikov, 2011 (рис. 16)

**Материал:** 50 клеток из Ru-8; 8 клеток из Ua-3.

**Морфология:** Клетки диаметром 8.6–27.6 мкм. Радиальные чешуйки длиной от 1.56–4.80 до 6.51–10.03 мкм, состоят из округлой базальной пластинки диаметром 0.54–1.22 мкм и цилиндрического ствола диаметром 0.15–0.25 мкм. Верхушка ветвится дихотомически, образуя 2 фурки, на концах которых расположены по 2 зубца. Между фурками имеется мембрана, несущая 2 зубца или 1 асимметричный зубец, прилегающий к одной из фурок. Расстояние между зубцами 0.1–0.2 мкм. Расстояние между вершинами фурки достигает 0.1 мкм. Длина фурок варьирует от 0.35 до 0.53 мкм, расстояние между верхушками противоположных фурок 0.27–0.69 мкм. Пластинчатые чешуйки эллиптические или грушевидные, размером 2.57–3.82 × 1.35–2.24 мкм, бесфактурные или с зернистой поверхностью.

**Примечание:** Морфологические признаки исследованных скелетных элементов соответствуют первоописанию (Леонов, Мыльников, 2012) и сообщениям других авторов (Plotnikov, Gerasimova, 2017). Данный вид впервые отмечен для водоемов Украины.

**Распространение:** Пресные и солоноватые воды (2–10 ‰) России (Plotnikov, Ermolenko, 2015; Леонов, Мыльников, 2012; Plotnikov, Gerasimova, 2017).



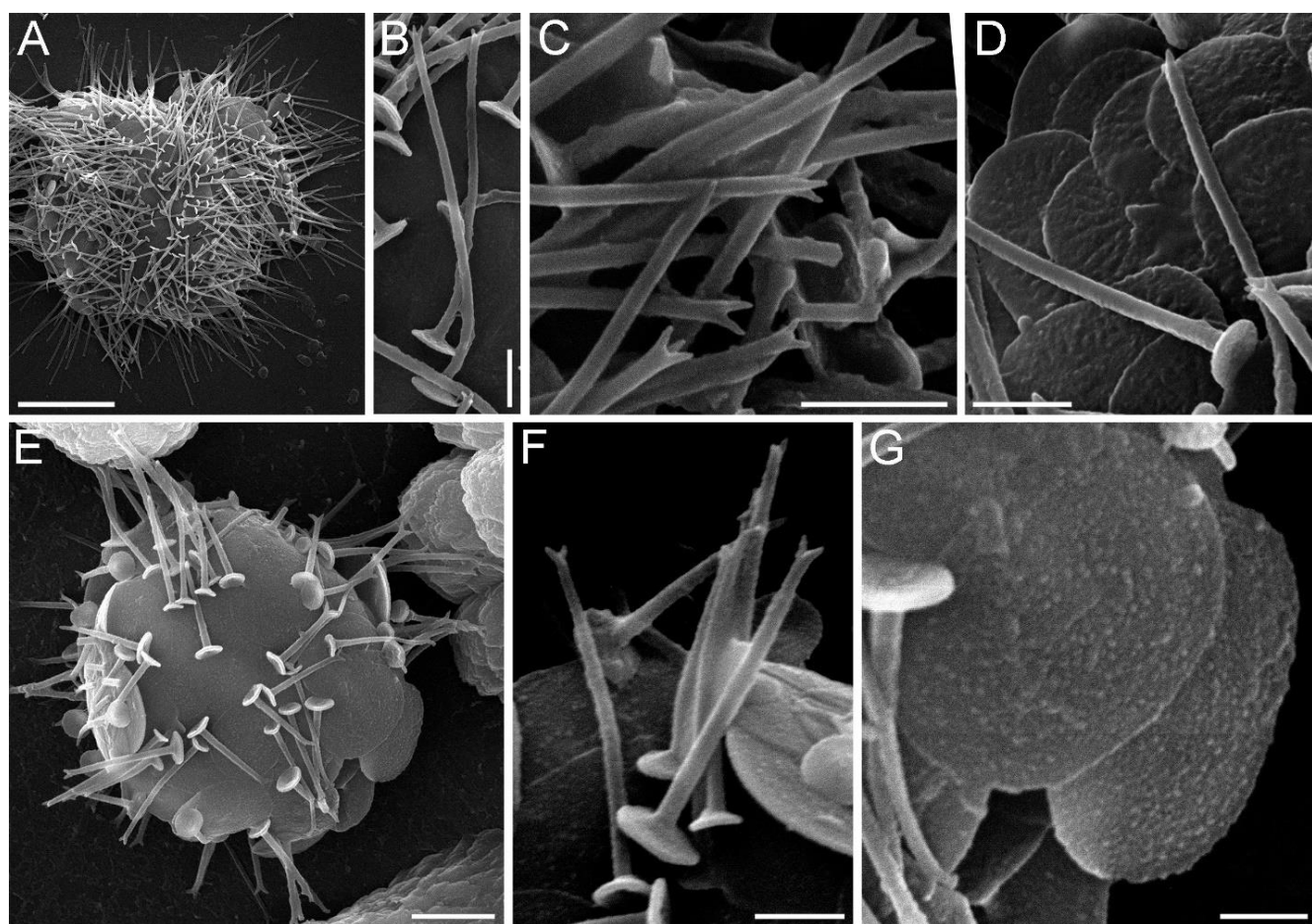
**Рис. 16.** *Acanthocystis dentata* Leonov et Mylnikov, 2012: А – общий вид живой клетки; В, С – общий вид высушенной клетки; D – радиальные чешуйки; E – апикальная часть радиальной верхушки; F, G – пластинчатые чешуйки; H – цисты. Масштаб, мкм: H – 10; А–С – 5; D, F, G – 1.

*Acanthocystis elenazhivotovae* Leonov, 2010 (рис. 17A–D)

**Материал:** 2 разрушенные клетки из Ru-68; 6 клеток из Ru-148.

**Морфология:** Клетки около 15 мкм в диаметре. Радиальные чешуйки состоят из цилиндрического полого ствола и округлой базальной пластинки. Ствол длиной 2.36–7.97 мкм и диаметром 0.15–0.22 мкм. Базальная пластинка 0.68–0.97 мкм в диаметре. Вершина ствола разделяется на 3 коротких округлых зубца (0.15–0.20 мкм длиной). Овальные пластинчатые чешуйки размером 2.42–3.18 × 1.51–

2.04 мкм, с радиальными ветвящимися ребрами длиной 0.34–0.67 мкм, и аксиальным утолщением (0.59–0.68 мкм в длину).



**Рис. 17.** А–D – *Acanthocystis elenazhivotovae* Leonov, 2010: А – общий вид высушенной клетки; В, С – радиальные чешуйки; D – пластинчатые чешуйки. Е–G – *Acanthocystis kirilli* Zlatogursky, 2010: Е – общий вид высушенной клетки; F – радиальные чешуйки; G – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А – 10; Е – 2; В–D, F – 1; G – 0.5.

**Примечание:** *A. elenazhivotovae* был ранее отмечен единожды из заболоченных местообитаний Ярославской области России (Леонов, 2010б). Авторы наблюдали чешуйки с 2 зубцами, однако не исключено, что третий зубец мог быть не замечен. Морфология изученных клеток соответствует оригинальному описанию, за исключением немного бóльших размеров. Леонов отмечал радиальные чешуйки длиной 3.2–6.0 мкм, и пластинчатые чешуйки размером  $2.5\text{--}2.8 \times 1.6\text{--}1.8$  мкм. Пластинчатые чешуйки изученных нами образцов схожи с

пластинчатыми чешуйками *A. quadrifurca* Nicholls, 1983, однако последние имеют 4 заостренные ветви на вершине радиальных чешуек.

**Распространение:** Европейская часть России (Леонов, 2010б; Prokina et al., 2018).

*Acanthocystis kirilli* Zlatogursky, 2010 (рис. 17E–G)

**Материал:** 1 клетка из Ru-130.

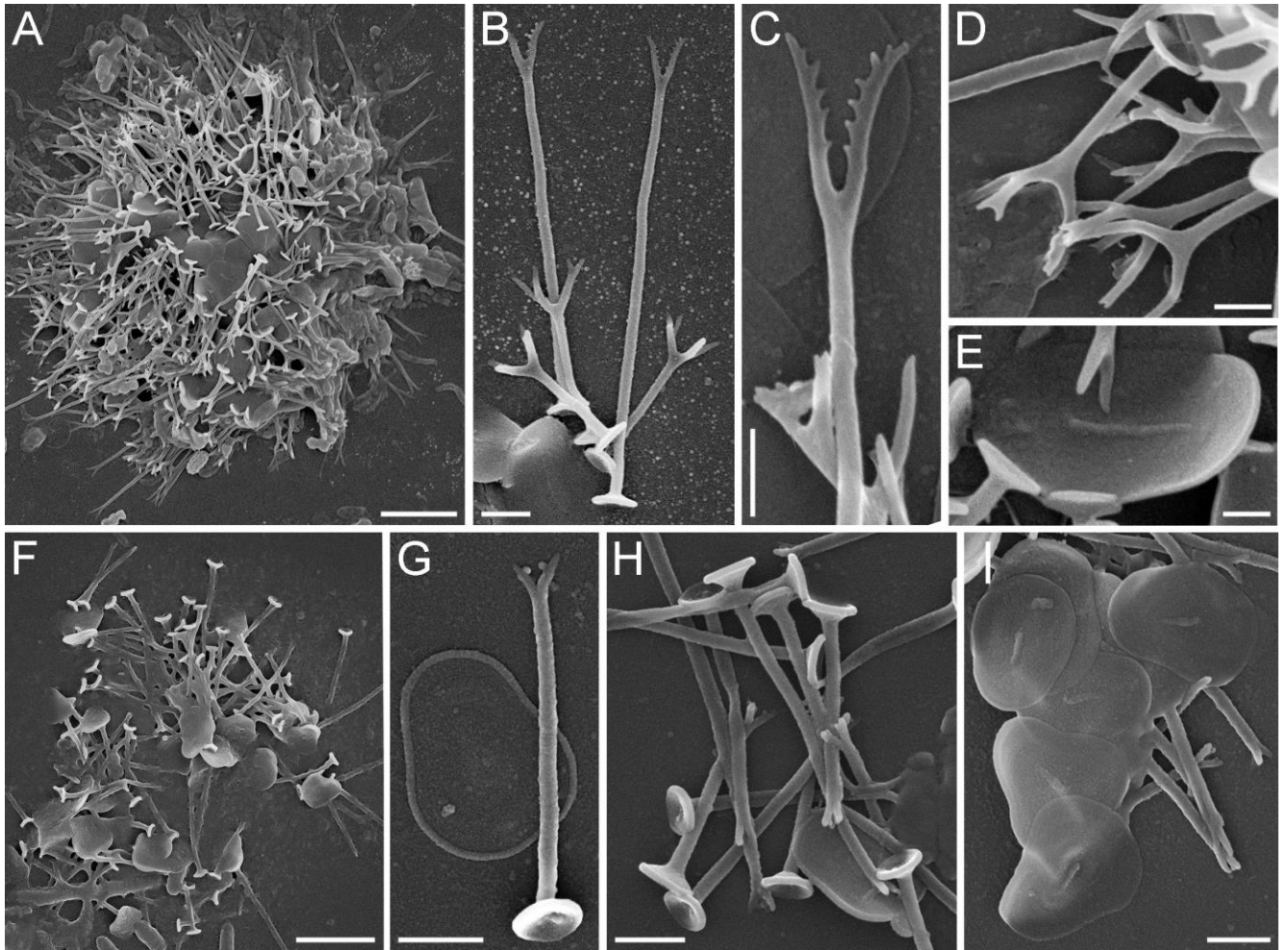
**Морфология:** Клетки диаметром 6.9 мкм. Покровы состоят из радиальных и пластинчатых чешуек. Радиальные чешуйки длиной 1.74–2.86 мкм, состоят из округлой базальной пластинки диаметром 0.57–0.66 мкм, из центра которой отходит гладкий ровный полый ствол диаметром 0.13–0.16 мкм. Апикальная часть ствола разделяется на 2 острых зубца длиной 0.15–0.24 мкм. Пластинчатые чешуйки овальные, размером 2.10–2.54 × 1.37–1.67 мкм. В центре располагается небольшое аксиальное утолщение длиной 0.26–0.55 мкм.

**Примечание:** В первоописании упоминаются немного бóльшие размеры пластинчатых чешуек (2.3–2.7 × 1.6–1.8 мкм), а также бóльшие размеры радиальных чешуек (2.6–7.6 мкм) (Zlatogursky, 2010). В пруду Прист Пот, в Великобритании отмечен солнечник с похожей морфологией чешуек, идентифицированный как *A. spinifera* (Esteban et al., 2012), также имел более крупные радиальные чешуйки (4.5–5.0 мкм).

**Распространение:** Пресные воды европейской части России (Zlatogursky, 2010), Великобритании ([как *A. spinifera*] Esteban et al., 2012)

*Acanthocystis lyra* Gerasimova et Plotnikov, 2016 (рис. 18A–E)

**Материал:** 9 клеток из Ru-9; 1 клетка из Ru-90; 5 клеток Ru-93; 3 клетки из Ru-130; 5 клеток из Ru-252.



**Рис. 18.** А–Е – *Acanthocystis lyra* Gerasimova et Plotnikov, 2016: А – общий вид высушенной клетки; В – радиальные чешуйки двух типов; С – апикальная часть длинной радиальной чешуйки; D – короткие радиальные чешуйки; Е – пластинчатая чешуйка. F–J – *Acanthocystis mikrjukovii* Leonov, 2010: F – общий вид высушенной клетки; G – пластинчатая и радиальная чешуйки; H – радиальные чешуйки; I – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, F – 5; В, G–I – 1; С–Е – 0.5.

**Морфология:** Клетки диаметром 18–35 мкм. Покровы клетки представлены пластинчатыми чешуйками и радиальными чешуйками двух типов. Радиальные чешуйки состоят из базальной пластинки, ствола и разветвленной верхушки. Ствол узкий, цилиндрический, 0.15–0.21 мкм в диаметре. Базальные пластинки диаметром 0.58–0.90 мкм. Короткие радиальные чешуйки длиной 2.33–3.9 мкм, разделяются в дистальной части на 2 ветви, которые, в свою очередь, делятся еще на 2 ветви, каждая из которых имеет 2 маргинальных зубца. Длина ветвей 0.7–1.4 мкм. Длинные радиальные чешуйки длиной 4.97–8.5 мкм на вершине несут две изогнутых лироподобные ветви, длиной 0.9–1.3 мкм. На их внутренней

поверхности располагаются от 4 до 7 зубцов. Пластинчатые чешуйки  $2.8\text{--}3.3 \times 1.3\text{--}1.6$  мкм, эллиптические, бесфактурные, за исключением аксиального утолщения длиной  $1.0\text{--}1.2$  мкм.

**Примечание:** Морфология изученных клеток совпадает с первоописанием. (Gerasimova, Plotnikov, 2016).

**Распространение:** Пресные воды европейской части России (Gerasimova, Plotnikov, 2016).

*Acanthocystis mikrjukovii* Leonov, 2010 (рис. 18F–I)

**Материал:** Несколько разрушенных клеток из Ru-57; 4 клетки из Ru-66.

**Морфология:** Радиальные чешуйки состоят из полого цилиндрического ствола и круглого основания. Длина ствола  $2.50\text{--}6.84$  мкм, диаметр  $0.18\text{--}0.27$  мкм, диаметр основания  $0.66\text{--}0.93$  мкм. Дистальный конец ствола разделен на 3 ветви (длиной  $0.28\text{--}0.47$  мкм), на каждой из ветвей с внутренней стороны расположено по 1 зубцу. Пластинчатые чешуйки грушевидной формы, размером  $2.01\text{--}2.74 \times 1.51\text{--}2.48$  мкм, с аксиальным утолщением (длиной  $0.43\text{--}0.72$  мкм) и маргинальной каймой.

**Примечание:** Этот вид был отмечен одинажды (Леонов 2010б), в том же местообитании, где он обнаружен в данном исследовании (сфагновое болото Клюквенное-1). Морфология наблюдаемых чешуек соответствует исходному описанию, за исключением меньшего диаметра основания радиальных чешуек. Наблюдаемые чешуйки сходны с таковыми *A. takahashii* Dürschmidt, 1987, но радиальные чешуйки последнего вида содержат перепонку между фурками и 1–4 зубца на внутренней стороне ветвей. Кроме того, пластинчатые чешуйки *A. takahashii* могут быть не только грушевидной, но и овальной формы (Dürschmidt, 1987a).

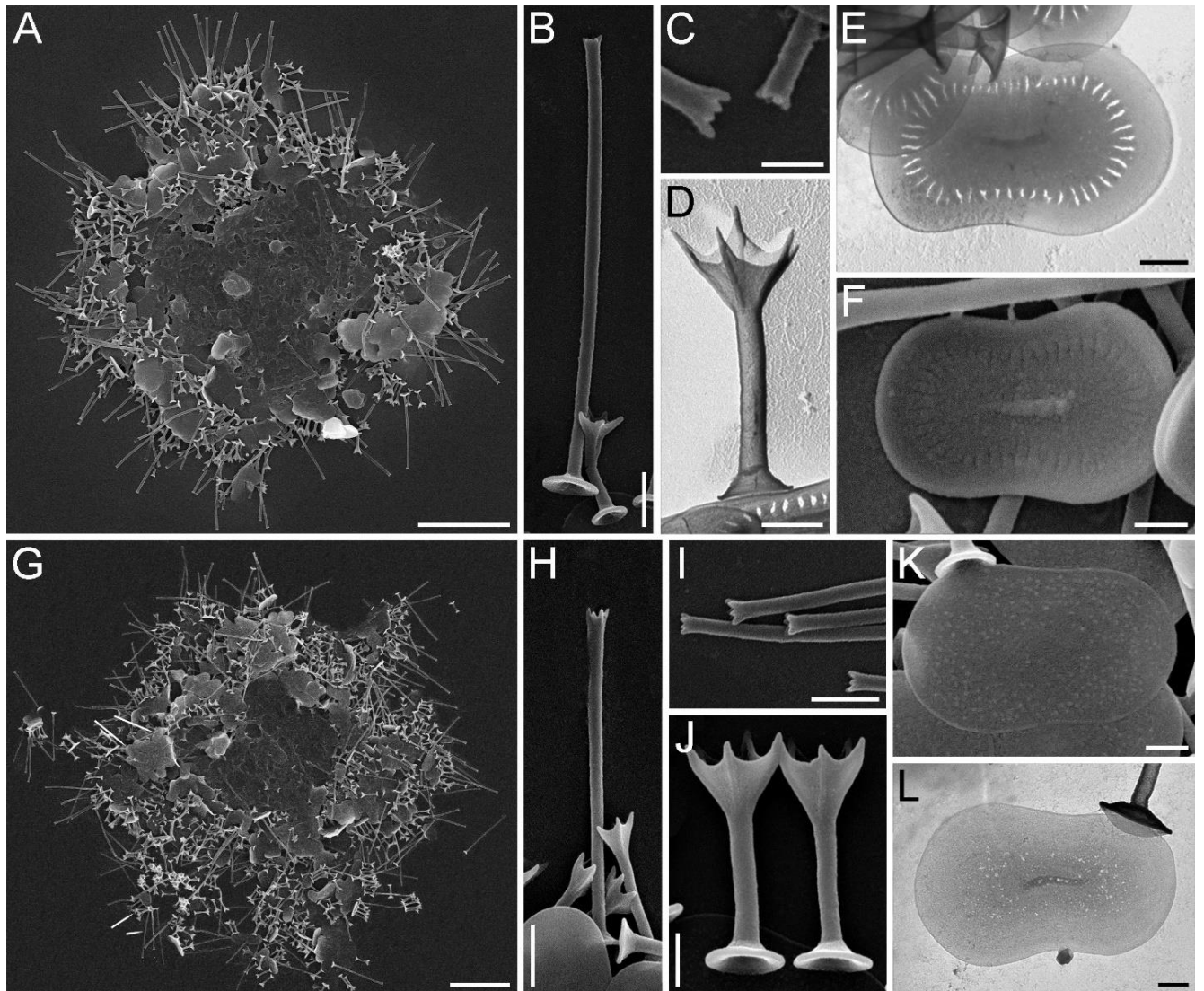
**Распространение:** Европейская часть России (Леонов, 2010б; Prokina et al., 2018).

*Acanthocystis nichollsi* Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 19A–F)

**Материал:** 1 клетка из Vn-38; 8 клеток из Mn-2; 9 клеток из Ru-29; 11 клеток из Ru-31; 6 клеток из Ru-54; 1 клетка из Ru-59; 9 клеток из Ru-60; 1 клетка из Ru-62; 1 клетка из Ru-63; 1 клетка из Ru-90; 19 клеток из Ru-125; 6 клеток из Ru-130; 1 клетка из Ru-133; 1 клетка из Ru-161; 4 клетки из Ru-163; 3 клетки из Ru-173; 2 клетки из Ru-174; 1 клетка из Ru-175; 2 клетки из Ru-176; 2 клетки из Ru-179; 3 клетки из Ru-182; 1 клетка из Ru-193; 1 клетка из Ru-200; отдельные чешуйки из Ru-201; отдельные чешуйки из Ru-204; 3 клетки из Ru-206; 5 клеток из Ru-210; 11 клеток из Ru-216; 5 клеток из Ru-218; 3 клетки из Ru-219; 3 клетки из Ru-220; 7 клеток из Ru-225; 10 клеток из Ru-233; 4 клетки из Ru-237; 4 клетки из Ru-248; 5 клеток из Ru-249; 23 клетки из Ua-6.

**Клон:** HF-6V.

**Морфология:** Клетки диаметром 8.59–19.70 мкм. Аксоподии в 1.1–3.2 раза длиннее диаметра клетки. Покровы клеток представлены пластинчатыми чешуйками и двумя типами радиальных чешуек. Короткие радиальные чешуйки длиной 0.77–3.52 мкм, имеют округлую базальную пластинку диаметром 0.62–1.14 мкм, и полый цилиндрический ствол диаметром 0.18–0.26 мкм, который в дистальной части оканчивается 5–6 зубцами, соединенными мембраной. Верхушка имеет вид чаши шириной 0.60–1.67 мкм. Длинные радиальные чешуйки 4.13–11.16 мкм, также состоят из округлой базальной пластинки, диаметром 0.87–1.22 мкм и полого цилиндрического ствола диаметром 0.21–0.29 мкм. Вершина ствола 0.26–0.67 мкм в диаметре, оканчивается 6–9 маленькими зубцами. Пластинчатые чешуйки эллиптические, 2.28–3.30 × 1.34–2.16 мкм эллиптические с медиальной перетяжкой. Чешуйки орнаментированы маргинальной каймой (0.035–0.050 мкм в ширину) аксиальным утолщением (0.45–0.86 мкм в ширину) и хорошо выраженными радиальными щелями (длиной 0.17–0.26 мкм), расположенными между каймой и утолщением.



**Рис. 19.** А–F – *Acanthocystis nichollsi* Siemensma et Roijackers, 1988: А – общий вид высушенной клетки; В – длинная и короткая радиальные чешуйки; С – апикальная часть длинных радиальных чешуек; D – короткая радиальная чешуйка; E, F – пластинчатые чешуйки. G–L – *Acanthocystis pectinata* Penard, 1889: G – общий вид высушенной клетки; H – длинная и короткие радиальные чешуйки; I – апикальная часть длинных радиальных чешуек; J – короткие радиальные чешуйки; K–L – пластинчатые чешуйки. Масштабы, мкм: А, G, – 10; В, H, I – 1; С–F, J–L – 0.5.

**Примечание:** Морфология элементов скелета аналогична описанной другими авторами (Леонов, Плотников, 2009; Леонов, 2009, 2010б; Леонов, Мыльников, 2012; Kosolarova, Mylnikov, 2015; Prokina, Mylnikov, 2019). Данный вид впервые отмечен для водоемов и водотоков Украины и Вьетнама.



Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HF-6V, поместил его в кладу Acanthocystidae внутри Panacanthocystida (см. рис. 113 и обсуждение в разделе 4.3).

**Распространение:** Пресные воды Канады ([как *A. pectinata*] Nicholls, 1983), Великобритании (Cavalier-Smith, von der Heyden, 2007), России (Леонов, Плотников, 2009; Леонов, 2009, 2010б; Леонов, Мыльников, 2012; Prokina et al., 2018), Украины (Zagumyonnyi et al., 2022), Монголии (Kosolapova, Mylnikov, 2015), Доминики (Wujek et al., 2010), Чили (Prokina, Mylnikov, 2019; [как *A. pectinata*] Dürschmidt, 1987a), Новой Зеландии, Малайзии, Шри-Ланки ([как *A. pectinata*] Dürschmidt, 1987a), Вьетнама (Zagumyonnyi et al., 2020a) и Австралии ([как *A. pectinata*] Croome, 1986); внутренние солоноватые воды России (Plotnikov, Gerasimova, 2017).

*Acanthocystis pectinata* Penard, 1889 emend. Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 19G–L)

**Материал:** 4 клетки из Ru-10; 10 клеток из Ru-11; 6 клеток из Ru-13; 8 клеток из Ru-15; 11 клеток из Ru-30; 6 клеток из Ru-32; 15 клеток из Ru-36; 6 клеток из Ru-37; 15 клеток из Ru-38; 4 клетки из Ru-39; 1 клетка из Ru-42; 4 клетки из Ru-44; 4 клетки из Ru-45; 5 клеток из Ru-48; 1 клетка из Ru-53; 8 клеток из Ru-67; 4 клетки из Ru-93; 3 разрушенные клетки из Ru-94; 11 клеток из Ru-121; 8 клеток из Ru-123; 6 клеток из Ru-132; 8 клеток из Ru-134; 10 клеток из Ru-164; отдельные чешуйки из Ru-172; 1 клетка из Ru-208; 1 клетка из Ru-239; 17 клеток из Ua-8; 13 клеток из Ua-12; 21 клетка из Ua-16.

**Морфология:** Клетки диаметром 13.4–21.2 мкм. Скелетные элементы представлены пластинчатыми чешуйками и двумя типами радиальных чешуек. Радиальные чешуйки первого типа – длинные, 3.80–13.76 мкм, немногочисленные, состоят из округлой базальной пластинки диаметром 0.76–1.24 мкм и прямого, полого, цилиндрического ствола, диаметром 0.22–0.35 мкм. Ствол дистально оканчивается 5–9 короткими зубцами. Вершина имеет ширину 0.20–0.60 мкм. Радиальные чешуйки второго типа – короткие, 1.30–3.60 мкм в длину. Строение

коротких схоже со строением длинных чешуек. Базальная пластинка имеет диаметр 0.48–1.06 мкм, диаметр ствола 0.20–0.28 мкм. Верхушка имеет вид чаши шириной 0.50–1.40 мкм, состоящей из 5–8 крупных острых зубцов, соединенных перепонкой. Пластинчатые чешуйки размером 1.92–3.71 × 1.26–2.11 мкм, эллиптические, с медиальной перетяжкой. Пластинчатые чешуйки орнаментированы маргинальной каймой шириной 0.022–0.075 мкм и небольшим аксиальным утолщением длиной 0.42–0.69 мкм.

**Примечание:** Морфология изученных клеток в целом совпадает с описанной ранее в литературе (Siemensma, 1991; Микрюков, 2002; Леонов, Плотников, 2009; Леонов, Мыльников, 2012; Siemensma, Roijackers, 1988a; Prokina, Mylnikov, 2019 и др.).

**Распространение:** Пресные воды Нидерландов (Siemensma, Roijackers, 1988a), Эстонии (Микрюков, 1993a), Эфиопии (Prokina et al., 2017b), Чили (Prokina, Mylnikov, 2019), Шри-Ланки ([как *A. pectinata* ssp. *ceylanica*] Dürschmidt, 1987a), Вьетнама (Prokina et al., 2020), России (Микрюков, 1993b; Леонов, 2010б; Леонов, Мыльников, 2012; Plotnikov, Ermolenko, 2015; Prokina et al., 2017a; Prokina et al., 2018; Bessudova et al., 2022) и Украины (Zagumyonnyi et al., 2022); внутренние солоноватые воды России (Plotnikov, Ermolenko, 2015; Plotnikov, Gerasimova, 2017).

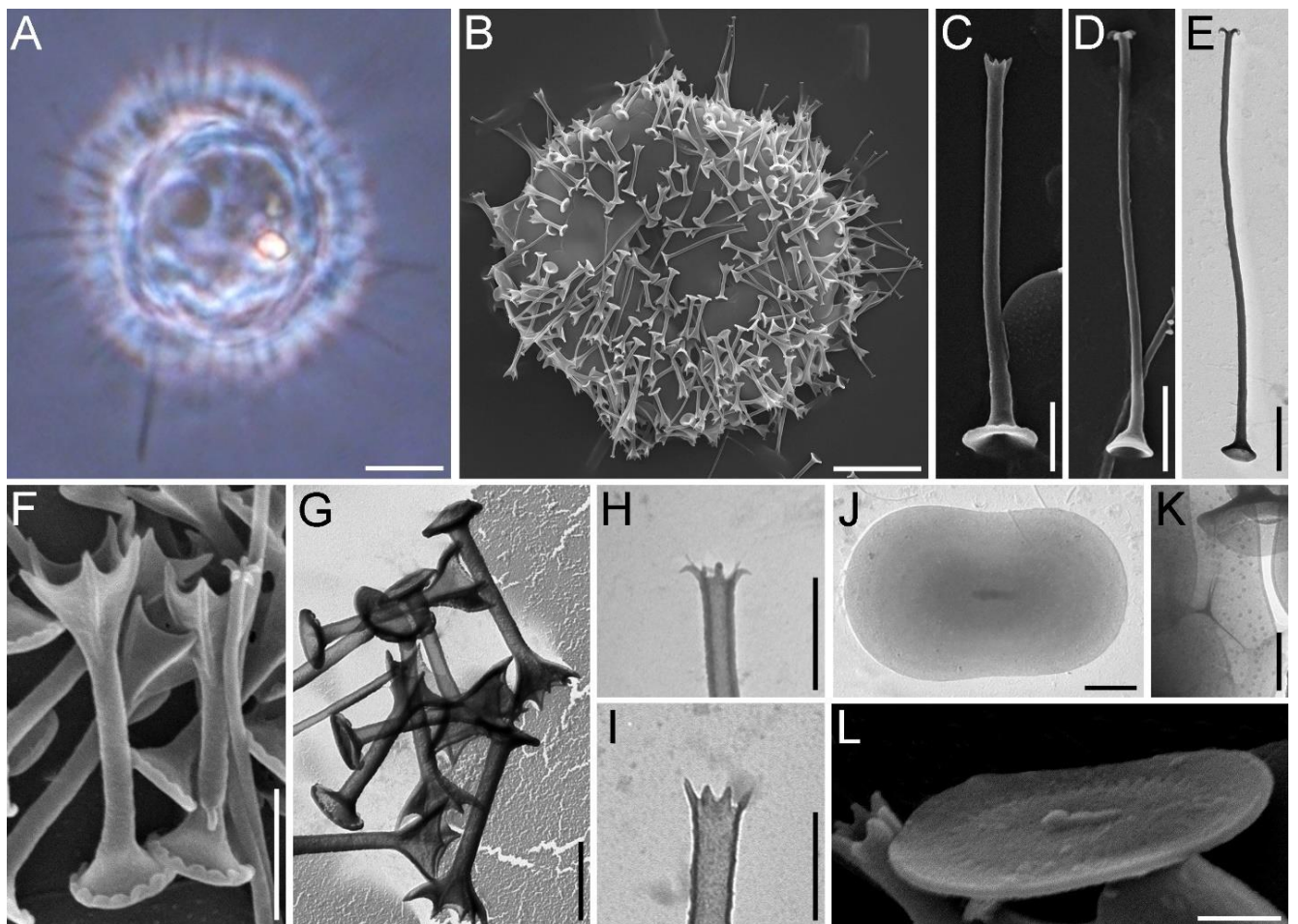
***Acanthocystis* aff. *nichollsi*** Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 20)

**Материал:** 3 клетки из Vn-2; 3 клетки из Vn-5; 5 клеток из Vn-7; 4 клетки из Vn-8; 1 клетка из Vn-12; 3 клетки из Vn-24; 1 клетка из Vn-27; 7 клеток из Vn-34; 3 клетки из Ru-78; 13 клеток из Ru-80; 8 клеток из Ru-89; 3 клетки из Ru-118; 7 клеток из Ru-123; 4 клетки из Ru-157; 1 клетка из Ru-191; 2 клетки из Ru-198; 5 клеток из Ru-213; 2 клетки из Ru-221; 3 клетки из Ru-222; 2 клетки из Ru-251; 6 клеток из Ua-10.

**Клон:** HF-60Z.

**Морфология:** Клетки диаметром 10.3–15.7 мкм. Покровы представлены пластинчатыми чешуйками и радиальными чешуйками трех типов (короткие радиальные чешуйки и длинные радиальные чешуйки первого и второго типа).

Короткие радиальные чешуйки длиной 0.8–3.1 мкм. Базальная пластинка округлая, диаметром 0.55–1.11 мкм, цилиндрический полый ствол чешуек диаметром 0.18–0.23 мкм. Верхушка имеет форму чаши диаметром 0.56–1.05 мкм и состоит из 4–6 крупных острых зубцов, соединенных мембраной. Длинные чешуйки первого типа длиной 5.56–10.88 мкм, имеют округлую базальную пластинку шириной 0.59–0.91 мкм, полый широкий ствол диаметром, 0.15–0.38 мкм, который оканчивается 6–9 короткими зубцами. Диаметр вершины 0.21–0.42 мкм. Длинные чешуйки второго типа длиной 4.0–8.6 мкм, несут округлую базальную пластинку диаметром 0.51–0.77 мкм, полый узкий ствол, узкий, диаметром 0.10–0.57 мкм.



**Рис. 20.** *Acanthocystis* aff. *nichollsi* Siemensma et Roijackers, 1988: А – живая клетка; В – общий вид высушенной клетки; С – длинная радиальная чешуйка первого типа; D–E – длинная радиальная чешуйка второго типа; F, G – короткие радиальные чешуйки; H – апикальная часть длинной радиальной чешуйки второго типа; I – апикальная часть длинной радиальной чешуйки первого типа; J–L – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, В– 5; С– G – 1; H–L – 0.5.

Апикальная часть чешуйки шириной 0.28–0.33 мкм, разделяется на 4–5 небольших зубца, загнутых проксимально, к основанию чешуйки. Пластинчатые чешуйки эллиптические или грушевидные,  $1.94–3.20 \times 1.26–2.32$  мкм. Поверхность пластинчатых чешуек зернистая, с аксиальным утолщением длиной 0.42–0.66 мкм.

**Примечание:** Исследованный вид схож с *A. nichollsi*, однако отличается от него наличием третьего типа радиальных чешуек – длинных с узким стволом, оканчивающимся пятью загнутыми проксимально к базальной пластинке зубцами. По строению этот тип чешуек схож с длинными радиальными чешуйками *A. amura* Zlatogursky, et al., 2017.

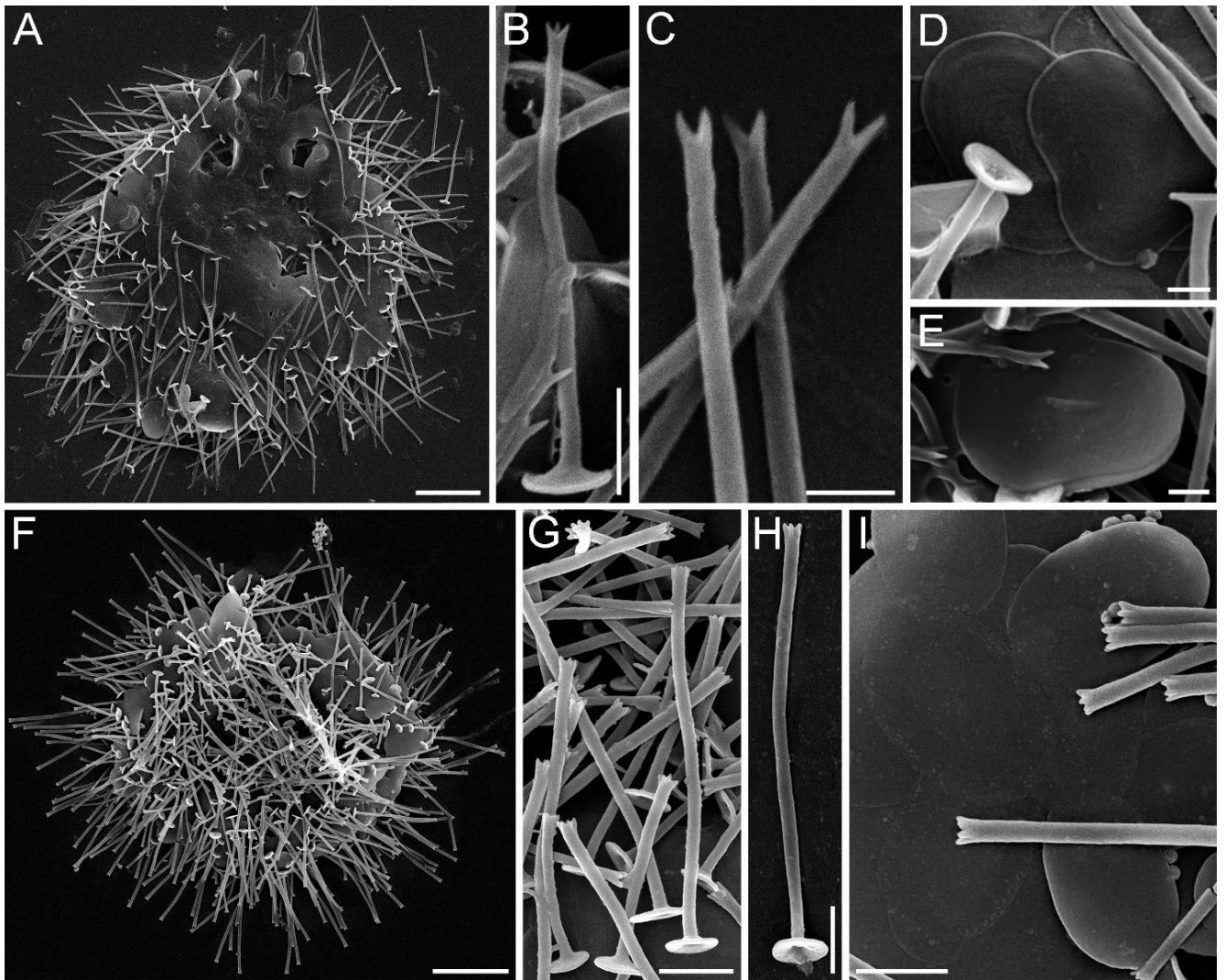
Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HF-60Z, поместил его в кладу Acanthocystidae внутри Panacanthocystida (см. рис. 113 и обсуждение в разделе 4.3).

**Распространение:** Пресные воды Украины (Zagumyonnyi et al., 2022) и Вьетнама (Zagumyonnyi et al., 2021).

*Acanthocystis nigeriensis* Wujek et al., 2007 (Рис. 21А–Е)

**Материал:** 1 клетка из Ru-99; 14 клеток из Ru-127; 1 клетка из Ru-179.

**Морфология:** Клетка диаметром около 18–25 мкм. Покровы представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 3.62–9.20 мкм состоят из гладкой округлой базальной пластинки диаметром 0.63–1.12 мкм и гладкого полого цилиндрического ствола диаметром 0.16–0.22 мкм. Апикальная часть ствола оканчивается тремя острыми зубцами 0.14–0.21 мкм, расстояние между вершинами которых достигает 0.23–0.29 мкм. Некоторые зубцы (из Ru-127) иногда имеют раздвоенную верхушку. Пластинчатые чешуйки гладкие, размером  $2.50–3.32 \times 1.57–2.47$  мкм, имеют ярко выраженную треугольную или грушевидную форму. В центральной части расположено аксиальное утолщение размером  $0.37–0.66 \times 0.06–0.14$  мкм.



**Рис. 21.** А–Е – *Acanthocystis nigeriensis* Wujek et al., 2007: А – общий вид высушенной клетки; В – длинная радиальная чешуйка; С – апикальные части радиальных чешуек; D, E – пластинчатые чешуйки. F–I – *Acanthocystis penardi* Wailes, 1925: F – общий вид высушенной клетки; G, H – радиальные чешуйки; I – пластинчатые чешуйки. Масштабы: F – 10; А – 5; G–I – 2; В – 1; С–Е – 0.5.

**Примечание:** Морфология исследованных скелетных элементов в точности совпадает с таковыми описанных ранее клеток из пресноводных местообитаний Северного Кавказа (Prokina, Philippov, 2019). От первоописания (Wujek et al., 2007) отличается более крупными размерами чешуек (длина радиальных чешуек изолята из Нигерии 1.5–3 мкм, против 3.63–9.20 у изученного нами организма). Ранее не были отмечены раздвоенные зубцы на вершинах радиальных чешуек.

**Распространение:** Пресные воды Нигерии (Wujek et al., 2007) и европейской части России (Prokina, Philippov, 2019).

*Acanthocystis penardi* Wailes, 1925 (Рис. 21F-I)

**Материал:** 10 клеток из Ru-5; 8 клеток из Ru-19; 11 клеток из Ru-49; 15 клеток из Ru-64; 7 клеток из Ru-92; 4 клетки из Ru-94; 4 клетки из Ru-97; 1 клетка из Ru-99; 5 клеток из Ru-129; 9 клеток из Ru-136; 4 клетки из Ru-176; 3 клетки из Ru-240; 3 клетки из Ru-245; 3 чешуйки из Ru-248; 1 клетка из Vn-33; 1 клетка из Vn-35; 4 клетки из Vn-36; 7 клеток из Ua-10; 2 клетки из Kr-6.

**Морфология:** Диаметр клетки 21.8–27.3 мкм. Покровные элементы представлены пластинчатыми чешуйками и разноразмерными радиальными чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 2.40–17.29 мкм, имеют полый цилиндрический ствол. Ствол меньших чешуек – 0.23–0.37 мкм в диаметре, больших – 0.27–0.46 мкм. Базальная пластинка округлой формы, диаметром 0.61–2.00 мкм. Радиальные чешуйки всех размеров несут на верхушке от 5 до 9 (обычно 5–8) хорошо выраженных маргинальных зубцов. Пластинчатые чешуйки эллиптические, размером 2.50–5.05 × 1.70–3.31 мкм. Дистальная поверхность покрыта папиллами, края чешуек слабо окаймлены.

**Примечание:** Выявленные нами морфологические признаки вида полностью совпадают с описанными ранее (Siemensma, 1991; Микрюков, 2002; Леонов, Плотников, 2009; Леонов, 2009; Mikrjukov, 1993b; Nicholls, 1983 и др.). Данный вид впервые отмечен для водоемов и водотоков Вьетнама и Южной Кореи.

**Распространение:** Пресные воды Канады ([как *A. heterospina*] Nicholls, 1983), Чили (Dürschmidt, 1987a; Prokina, Mylnikov, 2019), Эстонии (Mikrjukov, 1993a), Украины ([как *A. dresscheri*] Garonova, 2008), России (Mikrjukov, 1993b; Леонов, Плотников, 2009; Леонов, 2009, 2010б; Леонов, Мыльников, 2012; Prokina et al., 2017a; Prokina et al., 2018; Prokina, Philippov, 2019), Украины (Zagumyonnyi et al., 2022), Эфиопии (Prokina et al., 2017b), Нигерии (Wujek et al., 2007), Монголии (Kosolapova, Mylnikov, 2015), Вьетнама, Южной Кореи (Zagumyonnyi et al., 2020b), Малайзии (Dürschmidt, 1987a).

*Acanthocystis quadrifurca* Nicholls, 1983 (рис. 22A–C)

**Материал:** 12 клеток из Ru-247.

**Морфология:** Клетки диаметром 16.8–19.2 мкм. Покровы состоят из радиальных и пластинчатых чешуек. Радиальные чешуйки длиной 5.0–11.85 мкм, состоят из полого ствола диаметром 0.14–0.25 мкм, базальной пластинки диаметром 0.86–1.69 мкм. На дистальном конце ствол разветвляется на 4 зубца длиной 0.162–0.233 мкм. Пластинчатые чешуйки от овальных до грушевидных размером 2.48–3.69 × 1.81–2.69. От центральной части к периферической кайме идут 20–30 ребер толщиной 0.10–0.15 мкм. Некоторые ребра раздваиваются. Ширина периферической каймы 0.09–0.13 мкм. Центральная бесфактурная часть пластинчатой чешуйки 1.28–1.84 × 0.48–0.62 мкм, имеет аксиальное утолщение 0.93–1.20 × 0.11–0.14 мкм.

**Примечание:** Морфология и размеры скелетных элементов соответствуют литературным сведениям.

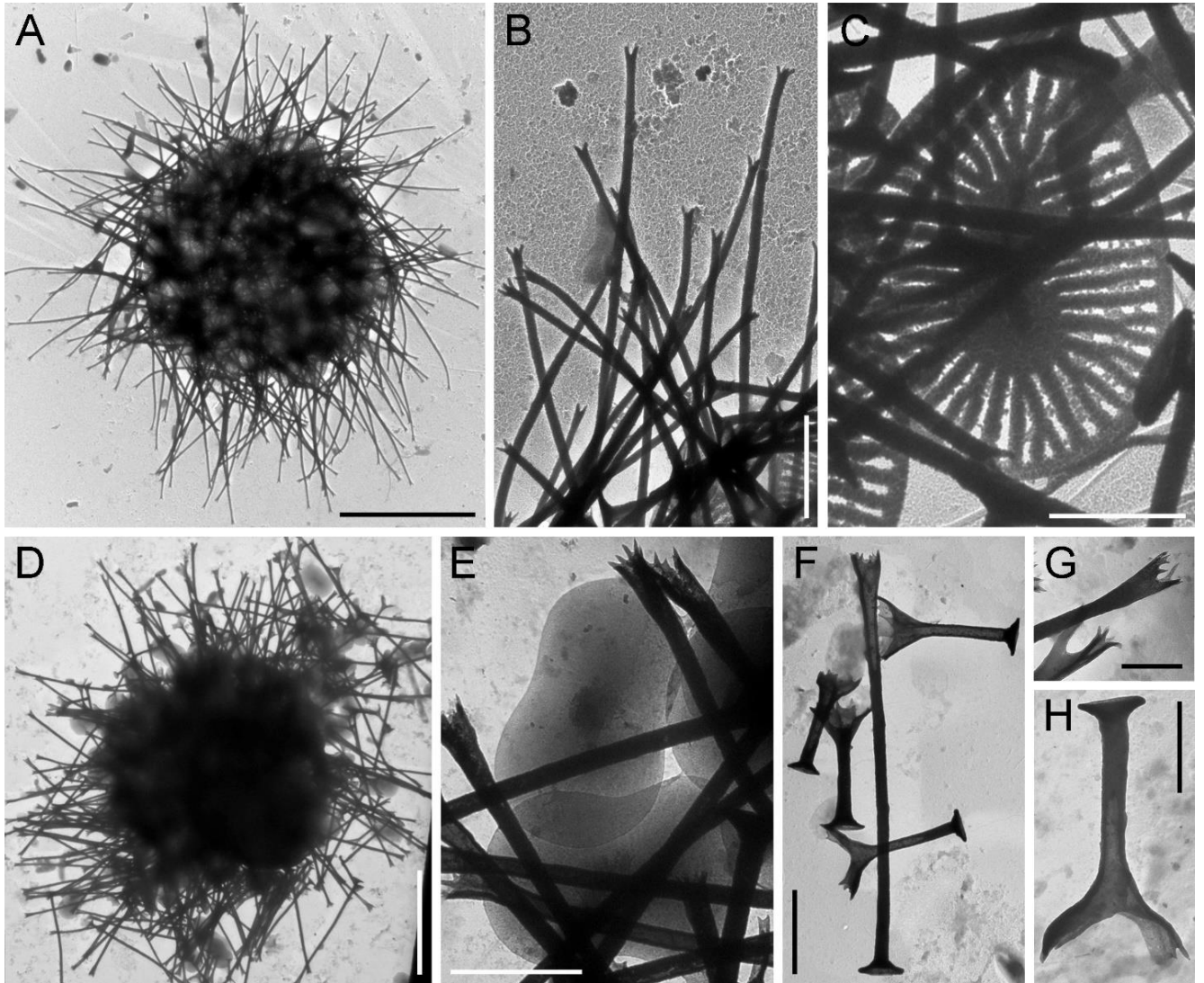
**Распространение:** Пресные воды Канады (Nicholls, 1983), США (Wujek, 2005), Чили ([как *A. clathrate*] Dürschmidt, 1985), России (Леонов, Плотников, 2009; Леонов, 2010б).

*Acanthocystis siemensmae* Gerasimova et Plotnikov, 2016 (рис. 22D–H)

**Материал:** 7 клеток из Ru-138.

**Морфология:** Клетки диаметром 22.8–27.2 мкм. Покровы клетки состоят из пластинчатых чешуек и двух типов радиальных чешуек. Длинные радиальные чешуйки с узким полым стволом длиной 11.06–14.36 мкм. Ствол расширяется к вершине и оканчивается 9–12 краевыми зубцами. Ширина верхушки 0.661–1.058 мкм. Базальные пластинки длинных радиальных чешуек округлые, диаметром 1.20–1.52 мкм. Короткие радиальные чешуйки длиной 2.64–4.22 мкм со стволом диаметром 0.27–0.48 мкм и расширенной чашевидной вершиной диаметром 1.16–2.19 мкм. Вершина разделена на зубчатые лепестки неправильной формы. Базальные пластинки коротких радиальных чешуек округлые, диаметром 0.83–1.08

мкм. Пластинчатые чешуйки плоские, бесфактурные, эллиптической или грушевидной формы с тонкой магинальной каймой. Длина пластинчатых чешуек 3.51–4.53 мкм, ширина 2.09–2.78 мкм.



**Рис. 22.** А–С – *Acanthocystis quadrifurca* Nicholls, 1983: А – общий вид высушенной клетки; В – радиальные чешуйки; С – пластинчатая чешуйка. D–H – *Acanthocystis siemensmae* Gerasimova et Plotnikov, 2016: D – общий вид высушенной клетки; E – пластинчатые чешуйки; F – радиальные чешуйки; G – дистальные части длинных радиальных чешуек; H – короткая радиальная чешуйка. Масштаб, мкм: А, D – 10; В, E, F – 2; С, G, H – 1.

**Примечание:** Морфологические характеристики исследованных чешуек схожи с приведенными в первоописании, однако исследованные нами клетки имели больший диаметр (до 27.2 мкм против 21 мкм в первоописании), большую



длину радиальных чешуек (длинные чешуйки 11.06 – 14.36 мкм против 6.5–10.8 мкм в первоописании, короткие радиальные чешуйки 2.64 – 4.22 мкм против 1.6–2.9 мкм в первоописании), меньшее количество зубцов на вершине (9–12 против 14–16 в первоописании) (Gerasimova, Plotnikov, 2016). Это первая находка данного вида с момента его описания.

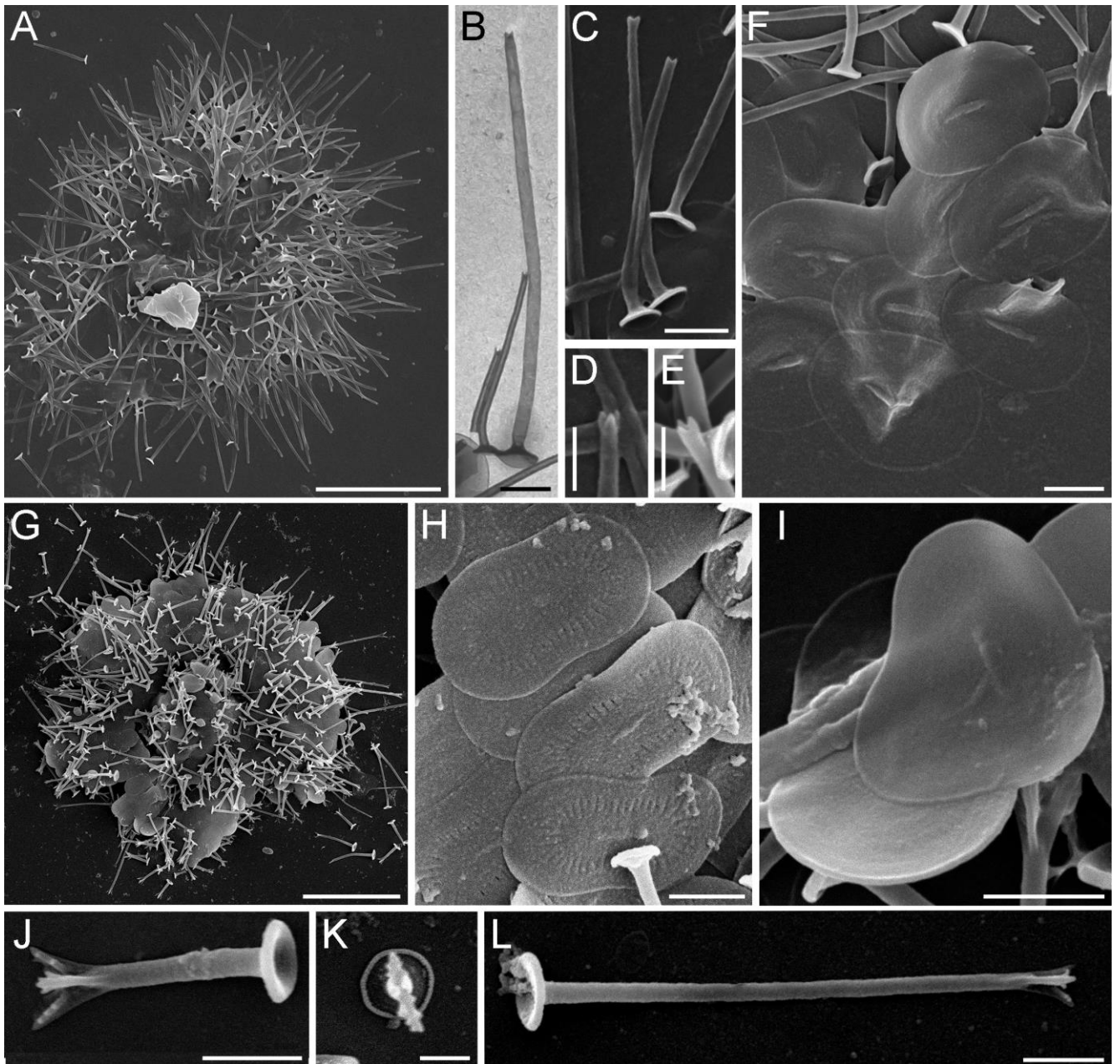
**Распространение:** Пресные воды России (Gerasimova, Plotnikov, 2016).

*Acanthocystis spinosa* Cavalier-Smith et von der Heyden, 2007 (Рис. 23А–F)

**Материал:** 3 клетки из Ru-65; 6 клеток из Ru-236.

**Морфология:** Покровы клетки представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки состоят из полого цилиндрического ствола и округлого основания. Ствол длиной 2.88–8.14 мкм, диаметром 0.16–0.24 мкм, основание диаметром 0.59–0.68 мкм. Дистальная часть ствола плавно сужается до диаметра 0.12–0.18 мкм и оканчивается 2–3 короткими зубцами. Ствол некоторых радиальных чешуек немного изогнут в базальной части, сплюснен и скручен. Овальные пластинчатые чешуйки размером 2.19–3.17 × 1.65–2.14 мкм, с коротким аксиальным утолщением (0.62–0.87 мкм в длину) и тонкой маргинальной каймой.

**Примечание:** Морфология изученных чешуек почти полностью соответствует оригинальному описанию этого организма из пресных вод Великобритании (Cavalier-Smith, von der Heyden, 2007), за исключением большего размера чешуек в оригинальном описании. Авторы отметили в тексте очень крупные пластинчатые чешуйки (длиной 11–13 мкм, что не характерно для чешуек *Acanthocystis*), а также радиальные чешуйки размером до 17 мкм. Но на рисунках (рис. 1а, стр. 1187 и рис. 4i – 4к, стр. 1193) они показывают другие размеры. На рис. 4к показана длина пластинчатых чешуек около 12 мкм (согласно масштабной линейке), что соответствует описанию в тексте. Но на рис. 4i мы можем вычислить длину пластинчатых чешуек, составляющую 3.0–3.5 мкм. Также как мы видим на фотографии живой клетки (рис. 1а), длина пластинчатых чешуек не может составлять 1/2 диаметра клетки (25 мкм), иначе они были бы очень хорошо видны. Размеры чешуек на рис. 4j и 4к различаются в четыре раза. Диаметр ствола



**Рис. 23.** А–F – *Acanthocystis spinosa* Cavalier-Smith et von der Heyden, 2007: А – общий вид высушенной клетки; В, С – радиальные чешуйки; D–E – апикальные части радиальных чешуек; F – пластинчатые чешуйки. G–L – *Acanthocystis takahashii* Dürrschmidt, 1987: G – общий вид высушенной клетки; H, I – пластинчатые чешуйки; J–L – радиальные чешуйки. Масштаб, мкм: А, G – 10; В, С, F, H–J, L – 1; D, E, K – 0.5.

радиальной чешуйки составляет около 0.8 мкм, а диаметр основания радиальных чешуек составляет примерно 2.5–3.8 мкм на рис. 4к. Но на рис. 4j диаметр ствола радиальных чешуек составляет около 0.2 мкм, а диаметр основания около 0.7 мкм. Таким образом, можно предположить, что длина масштабной линейки на рис. 4к

указано неправильно и в тексте описания есть опечатка. В таком случае выявленные нами размеры полностью соответствуют исходному описанию. У *Acanthocystis spinifera* sensu Siemensma et Roijackers, 1988 встречаются радиальные чешуйки с 2–3 зубцами и слегка заостренным дистальным концом ствола. *A. spinosa* отличается более крупными пластинчатыми чешуйками овальной формы без медиальных перетяжек и наличием аксиального утолщения. Кроме того, у *A. spinifera* sensu Siemensma et Roijackers, 1988 ствол радиальной чешуйки расположен на основании эксцентрично. Данный вид впервые отмечен в пресных водах России.

**Распространение:** Пресные воды Великобритании (Cavalier-Smith, von der Heyden, 2007) и России (Prokina et al., 2018).

*Acanthocystis takahashii* Dürschmidt, 1987 (Рис. 23G–L)

**Материал:** 2 клетки из Vn-39; 5 клеток из Vn-40; 2 клетки из Vn-42; 1 клетка из Vn-43; 2 клетки из Ru-21; 3 клетки из Ru-25; 8 клеток из Ru-254.

**Морфология:** Диаметр клетки 20.5–28.3 мкм. Покровы представлены однотипными радиальными чешуйками и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки прямые, длиной 1.82–9.88 мкм. Базальная пластинка округлая, чашевидная, диаметром 0.46–1.26 мкм, имеет узкую маргинальную кайму. Ствол чешуйки цилиндрический, полый, диаметром 0.13–0.28 мкм. Верхушка делится на 3 заостренные ветви, связанные перепонкой. На каждой перепонке расположены 2–4 небольших зубца. Расстояние между ветвями апикальной части чешуек составляет 0.48–0.83 мкм. Пластинчатые чешуйки эллиптические или грушевидные, размером 2.05–3.28 × 1.24–2.07 мкм, несут продольно ориентированные радиальные ребра в количестве около 50 шт. и аксиальное утолщение 0.45–1.06 мкм в длину. На периферии чешуек имеется небольшая кайма шириной 0.04–0.06 мкм.

**Примечание:** Морфология изученных чешуек схожа с описаниями *A. takahashii* других авторов (Dürschmidt, 1987; Леонов, 2010б; Златогурский, 2014 и др.), за исключением наличия на пластинчатых чешуйках радиальных ребер. Также

исследуемые клетки имели радиальные чешуйки не только с тремя ветвями, как отмечено в других работах (Леонов, Плотников, 2009; Dürschmidt, 1987; Леонов, 2009 и др.) но и с двумя ветвями.

**Распространение:** Пресные воды европейской части России (Леонов, Плотников, 2009; Леонов, 2009, 2010б, 2012; Златогурский, 2014; Prokina et al., 2017a) и Дальнего Востока (Златогурский, 2014), Вьетнама (Zagumyonnyi et al., 2020a); Нигерии (Wujek et al., 2007), США (Wujek, 2006), Шри-Ланки, Японии, Канады (Dürschmidt, 1987a).

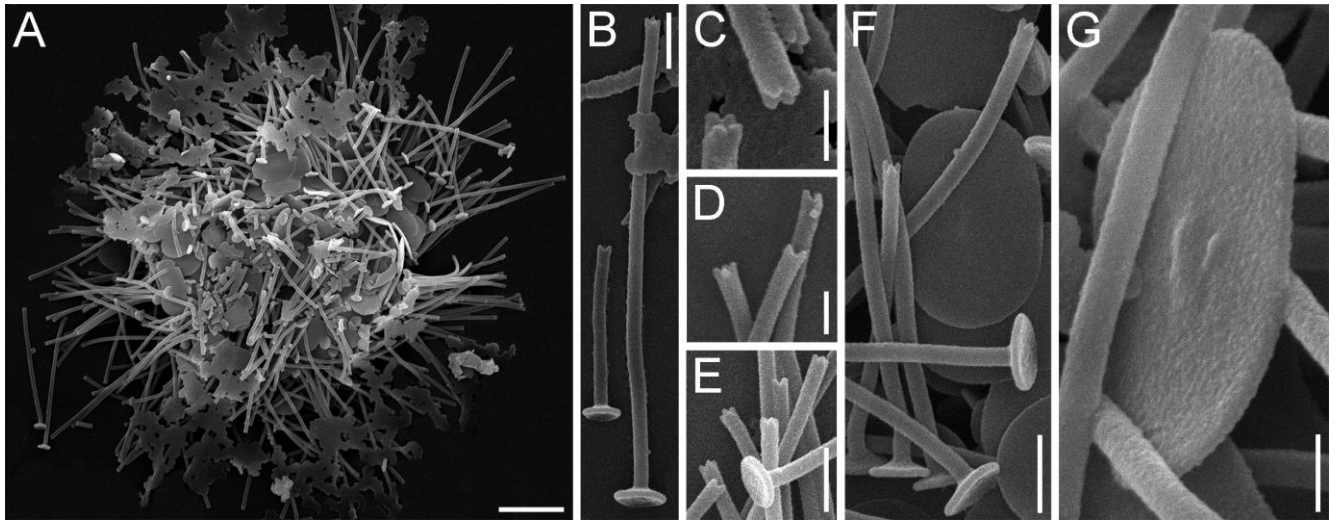
*Acanthocystis tyrasiana* Zagumyonnyi et Tikhonenkov, 2022 (рис. 24)

**Материал:** 28 клеток из Ua-28.

**Морфология:** Диаметр клетки 13.5–19.3 мкм. Поверхность клеток покрыта пластинчатыми и радиальными чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 2.30–11.22 мкм, имеют небольшую округлую базальную пластинку шириной 0.61–1.02 мкм, из которой выходит полый цилиндрический ствол диаметром 0.25–0.27 мкм. На вершине радиальных чешуек расположены 3–4 коротких тупых зубца. Пластинчатые чешуйки эллиптической формы, безтекстурные, 2.27–3.20 × 1.33–2.03 мкм. На некоторых чешуйках заметно короткое аксиальное утолщение длиной 0.43–0.60 мкм.

**Примечание:** Покровы изученных клеток имеют некоторое сходство с *A. penardi*. Однако, в отличие от последнего, у изученных нами образцов имелись радиальные чешуйки, на дистальных концах которых располагалось по 3–4 маленьких зубца. Тогда как у *A. penardi* обычно имеется 5–12 зубцов. Ширина дистальной части радиальных чешуек, в отличие от чешуек *A. penardi*, не расширяется, а остается того же размера, что и на протяжении всего ствола. Особенности морфологии скелетных элементов позволяют рассматривать его как новый для науки вид.

**Распространение:** Пресные воды Украины (Zagumyonnyi et al., 2022).



**Рис. 24.** *Acanthocystis tyrasiana* Zagumyonnyi et Tikhonenkov, 2022: А – общий вид высушенной клетки; В – радиальные чешуйки; С–Е – дистальные концы радиальных чешуек; F – радиальные и пластинчатые чешуйки; G – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А – 5; В, Е, F – 1; С, D, G – 0.5.

***Acanthocystis trifurca* Nicholls, 1983 (рис. 25А–J)**

**Материал:** 1 клетка из Vn-1; 2 клетки из Vn-14; 2 клетки из Vn-15; 1 клетка из Vn-19; 1 клетка из Vn-26; 5 клеток из Mn-5, 7 клеток из Mn-6; 1 разрушенная клетка из Ru-4; 2 клетки из Ru-5; 1 клетка из Ru-10; 8 клеток из Ru-12; 9 клеток из Ru-18; 15 клеток из Ru-33; 2 клетки из Ru-46; 5 клеток из Ru-47; 16 клеток из Ru-60; 5 клеток из Ru-71; 11 клеток из Ru-72; 9 клеток из Ru-73; 12 клеток из Ru-90; 1 клетка из Ru-93; 1 клетка из Ru-101; 7 клеток из Ru-110; 3 клетки из Ru-138; 18 клеток из Ru-140; 15 клеток из Ru-145; 6 клеток из Ru-148; 1 клетка из Ru-159; 8 клеток из Ru-163; 4 клетки из Ru-167; 2 клетки из Ru-175; 1 чешуйка из Ru-180; 4 клетки из Ru-186; 1 клетка из Ru-187; 2 клетки из Ru-192; 4 клетки из Ru-200; 4 клетки из Ru-201; 2 клетки из Ru-204; 2 клетки из Ru-206; 4 клетки из Ru-208; 3 клетки из Ru-211; 3 клетки из Ru-214; 10 клеток из Ru-226; 1 клетки из Ru-227; 2 клетки из Ru-244; 3 клетки из Ru-245; 1 разрушенная клетка из Ru-254; 5 клеток из Se-1.

**Клоны:** HFzp-1; HF-12; HF-20.

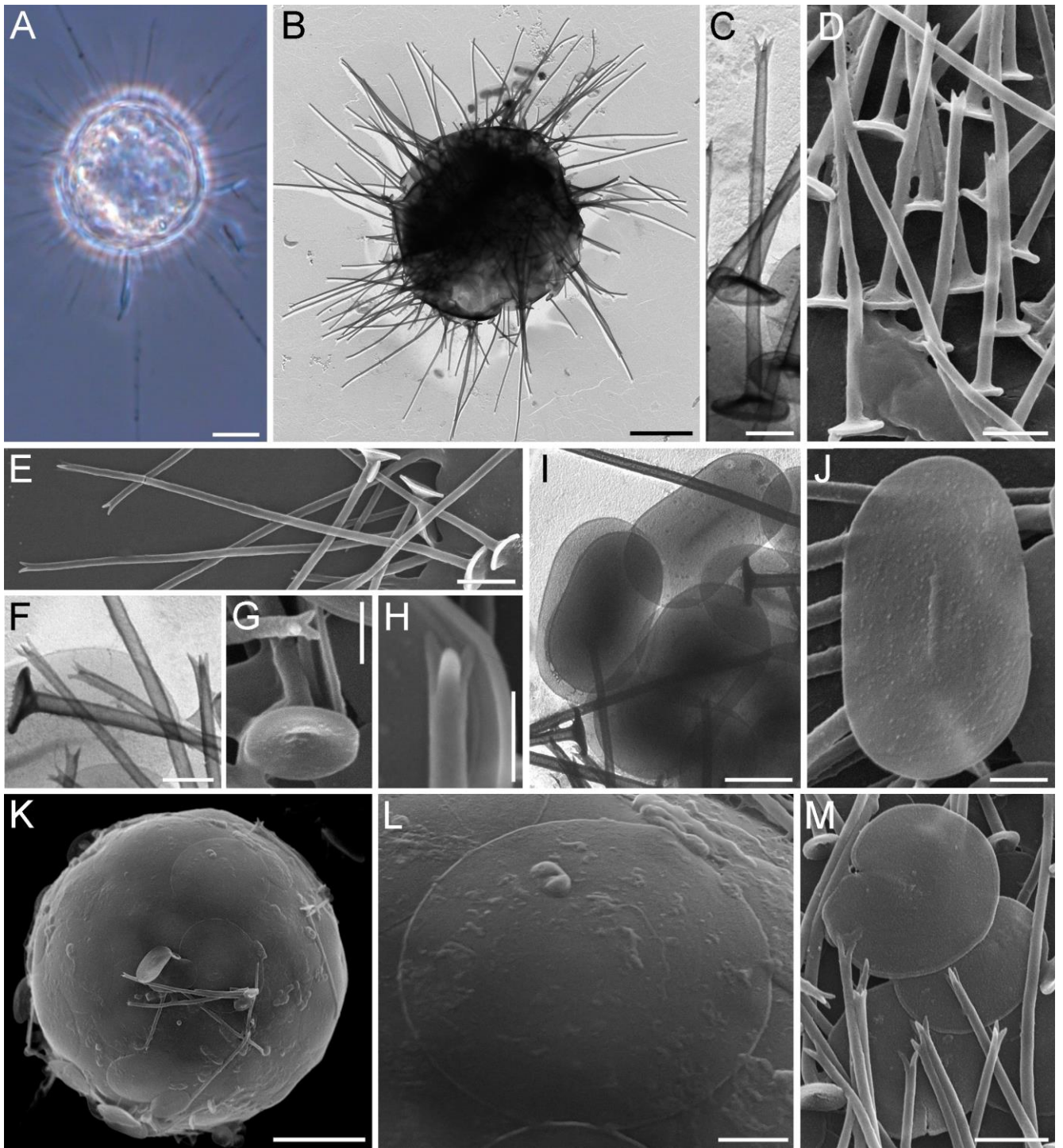
**Морфология:** Клетки диаметром 16.4–36.5 мкм. Аксоподии в 1.8 раз больше диаметра клетки. Поверхность клетки покрыта пластинчатыми и радиальными

чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 2.10–11.52 мкм. Ствол чешуек диаметром 0.12–0.26 мкм, полый цилиндрический, иногда слегка сужающийся к дистальной части. Базальная пластинка округлой формы, 0.45–1.08 мкм в диаметре. Радиальные чешуйки несут на верхушке по 3 заостренных зубца длиной 0.12–0.35 мкм. Пластинчатые чешуйки эллиптические, 1.68–3.28 × 0.64–2.60 мкм, имеют небольшую маргинальную кайму и хорошо выраженное аксиальное утолщение длиной 0.42–1.34 мкм.

У клона HF-12 из низинного болота Ярославской области у цист отмечены специфичные цистные чешуйки. Цисты диаметром 16–18 мкм были покрыты крупными пластинчатыми чешуйками диаметром 3.4–6.0 мкм, а также остатками трофических радиальных и пластинчатых чешуек (рис. 25К, L). При исследованных клональных культур, длительное время находившихся без пищевых объектов при комнатной температуре, у клеток, еще не перешедших в цисты, на поверхности клетки среди обычных эллиптических пластинчатых чешуек были обнаружены округлые чешуйки диаметром 1.74–2.70 мкм, нередко с вырезом на одном краю (рис. 25М). При изучении активно питающихся клеток в свежей культуре, все пластинчатые чешуйки имели эллиптическую форму.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсам клонов HFzр-1, HF-12, и HF-20, поместил их в кладу *Acanthocystidae* внутри *Panacanthocystida* (см. рис. 113 и обсуждение в разделе 4.3).

**Примечание:** Морфология наблюдаемых покровных элементов соответствует типовому материалу и описаниям других авторов. Этот вид часто определяли как *Acanthocystis myriospina* Penard, 1890. Эта путаница возникла из-за того, что Моника Дюршмидт в 1985 году описала *A. myriospina* с помощью электронного микроскопа, и ее диагноз был похож на диагноз *A. trifurca* с которым она свела *A. myriospina* в синонимы (Dürschmidt, 1985). Кеннет Николс переописал *A. myriospina* двумя годами ранее, в 1983 году, и указал на резко срезанные стволы в апикальной части. Он использовал световой микроскоп и сопоставил размеры живых клеток с описанием, сделанным Э. Пенаром (Златогурский, 2014).



**Рис. 25.** А–J – *Acanthocystis trifurca* Nicholls, 1983: А – общий вид живой клетки; В – общий вид высушенной клетки; С–Н – радиальные чешуйки; I, J – пластинчатые чешуйки; К – циста; L – круглая большая чешуйка на поверхности цисты; М – округлые пластинчатые чешуйки среди трофических радиальных чешуек. Масштаб, мкм: А, В, К – 5; D, F, I, L, М – 1; С, Е, G, H, J – 0.5.

Образование более массивных круглых чешуек при инцистировании также отмечено у *Raphidiophrys elongata* (Drachko et al., 2021), что вероятно является

общей для центрохелид тенденцией. Вид впервые отмечен для водоемов и водотоков Вьетнама и Швеции.

**Распространение:** Пресные воды Канады ([как *A. myriospina*] Nicholls, 1983), Швейцарии (Златогурский, 2014), Хорватии (Baković et al., 2022), России ([как *A. myriospina*] Леонов, Плотников, 2009; Леонов, 2010б; Plotnikov, Ermolenko, 2015; Prokina et al., 2018; Prokina, Philippov, 2019), Крымского полуострова ([как *A. myriospina*] Микрюков, 1999); солоноватые воды России (Plotnikov, Gerasimova, 2017), горячие минерализованные источники США ([как *Acanthocystis* sp.] Channing, Wujek, 2010); воды Черного моря ([как *A. myriospina*] Леонов, 2009; Микрюков, 1999).

*Acanthocystis tubata* Dürschmidt, 1987 (рис. 26)

**Материал:** 1 клетка из Ru-100.

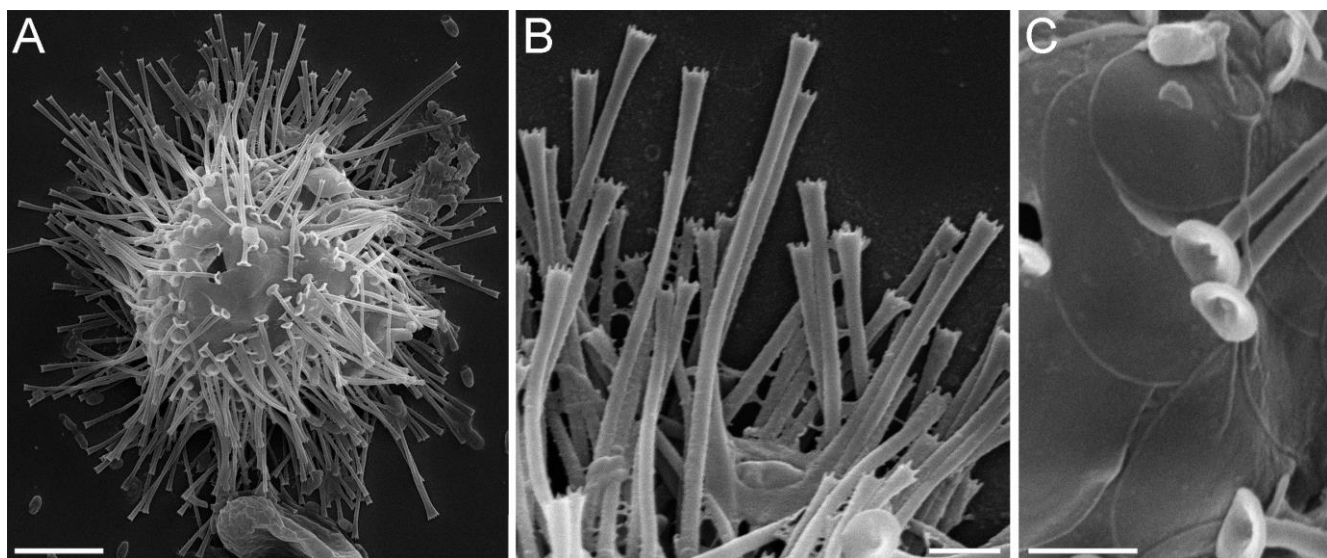
**Морфология:** Клетка диаметром около 15 мкм. Покровы клетки состоят из радиальных и пластинчатых чешуек. Радиальные чешуйки состоят из полого цилиндрического ствола и округлого основания. Ствол прямой, длиной 4.49–7.31 мкм, диаметром 0.17–0.27 мкм, основание диаметром 0.65–0.87 мкм. Дистальная часть ствола расширяется до 0.31–0.50 мкм. На вершине ствола расположены 5–8 острых зубцов. Овальные пластинчатые чешуйки размером 2.90–2.98 × 1.79–1.94 мкм, бесфактурные с незначительной маргинальной каймой.

**Примечание:** Исследованный организм в сравнении с оригинальным описанием имел меньшие размеры радиальных чешуек (4.49–7.31 мкм против 6–11 мкм в первоописании), немного меньшие размеры пластинчатых чешуек (2.90–2.98 × 1.79–1.94 мкм против 2.9–3.7 × 2.2 мкм) и меньшее количество апикальных зубцов (5–8 против 12 в первоописании). Вид обнаружен впервые после оригинального описания и впервые отмечен для водоемов России. А.Ю. Бессудова и соавторы в пробах рек Селенга и Чикой обнаружили две чешуйки (в подписи к рисунку 1 ошибочно отмечены как ‘J, H’ но изображены на G и H), которые идентифицировали как *Acanthocystis* cf. *tubata* (Bessudova et al., 2022). Однако, данные чешуйки имеют более широкую дистальную часть (1.5–1.7 мкм), чем



аналогичная структура в первоописании (0.4 мкм) и у клона из Ru-100 (0.31–0.50 мкм). По всей видимости, данные чешуйки принадлежат другому виду рода *Acanthocystis*.

**Распространение:** Пресные воды Новой Зеландии, Чили (Dürschmidt, 1987a).

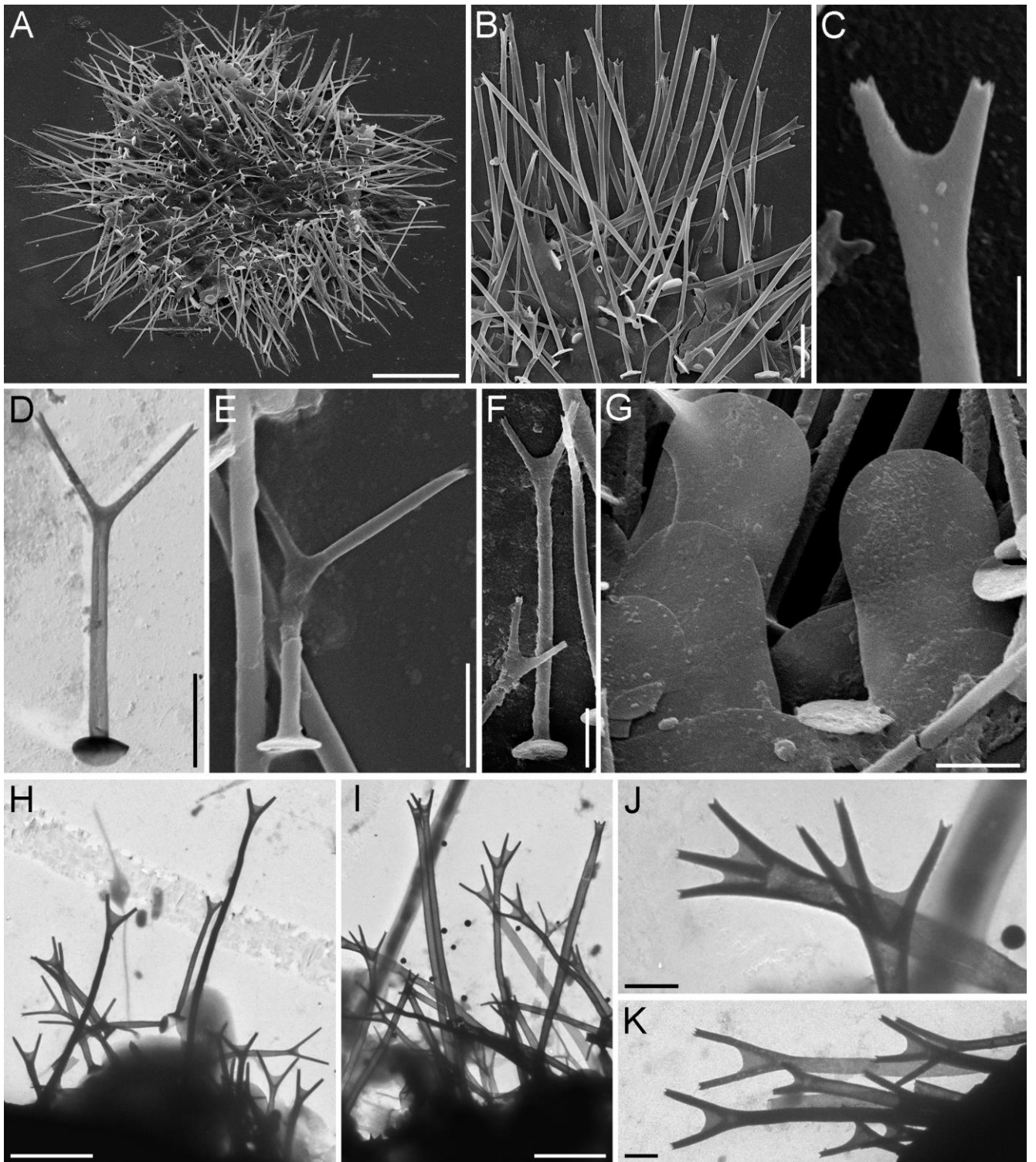


**Рис. 26.** *Acanthocystis tubata* Dürschmidt, 1987: А – общий вид высушенной клетки; В – радиальные чешуйки; С – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А – 5; В, С – 1.

***Acanthocystis turfacea* Carter, 1863 (рис. 27)**

**Материал:** 3 клетки из Ru-3; 2 клетки из Ru-4; 3 клетки из Ru-226; 2 радиальные чешуйки из Ru-236; 2 клетки из Ru-244.

**Морфология:** Клетки 34.1–65.5 мкм. Покровы представлены пластинчатыми чешуйками и радиальными чешуйками двух типов: 1) короткие радиальные чешуйки длиной 3.53–8.61 мкм, с верхушкой, несущей две длинных (0.89–4.25 мкм) широко расставленных ветви, каждый конец которой имеет 3 маргинальных зубца, базальная пластинка шириной 0.88–1.41 мкм, ствол диаметром 0.23–0.38 мкм; 2) длинные радиальные чешуйки длиной 13.5–36.7 мкм, с верхушкой, несущей 2 коротких (0.49–1.6 мкм) ветви с четырьмя маргинальными зубцами на конце каждой, базальная пластинка 1.95–2.25 мкм шириной, ствол диаметром 0.42–0.54 мкм. Короткие радиальные чешуйки из Ru-3 формой походили на длинные



**Рис. 27.** *Acanthocystis turfacea* Carter, 1863. А – общий вид высушенной клетки; В – длинные и короткие радиальные чешуйки; С – апикальная часть длинной радиальной чешуйки; D–F – короткие радиальные чешуйки; G – пластинчатые чешуйки; H–I – длинные и короткие радиальные чешуйки; J, K – апикальные части длинных радиальных чешуек. Масштаб, мкм: А – 50; В, H, I – 5; D–G – 2; С, J, K – 1.

радиальные чешуйки (рис. 27F), но имели меньшие размеры (длина 9.4–11.6 мкм). В точке сбора Ru-244 одна из двух изученных клеток имела радиальные чешуйки с вершинами, разделяющимися на 3 ветви вместо 2х (рис. 27H–K). Пластинчатые чешуйки удлинённо-эллиптические,  $5.42\text{--}7.9 \times 3.06\text{--}4.85$  мкм, бесфактурные. Изученные клетки не имели зоохлорелл.

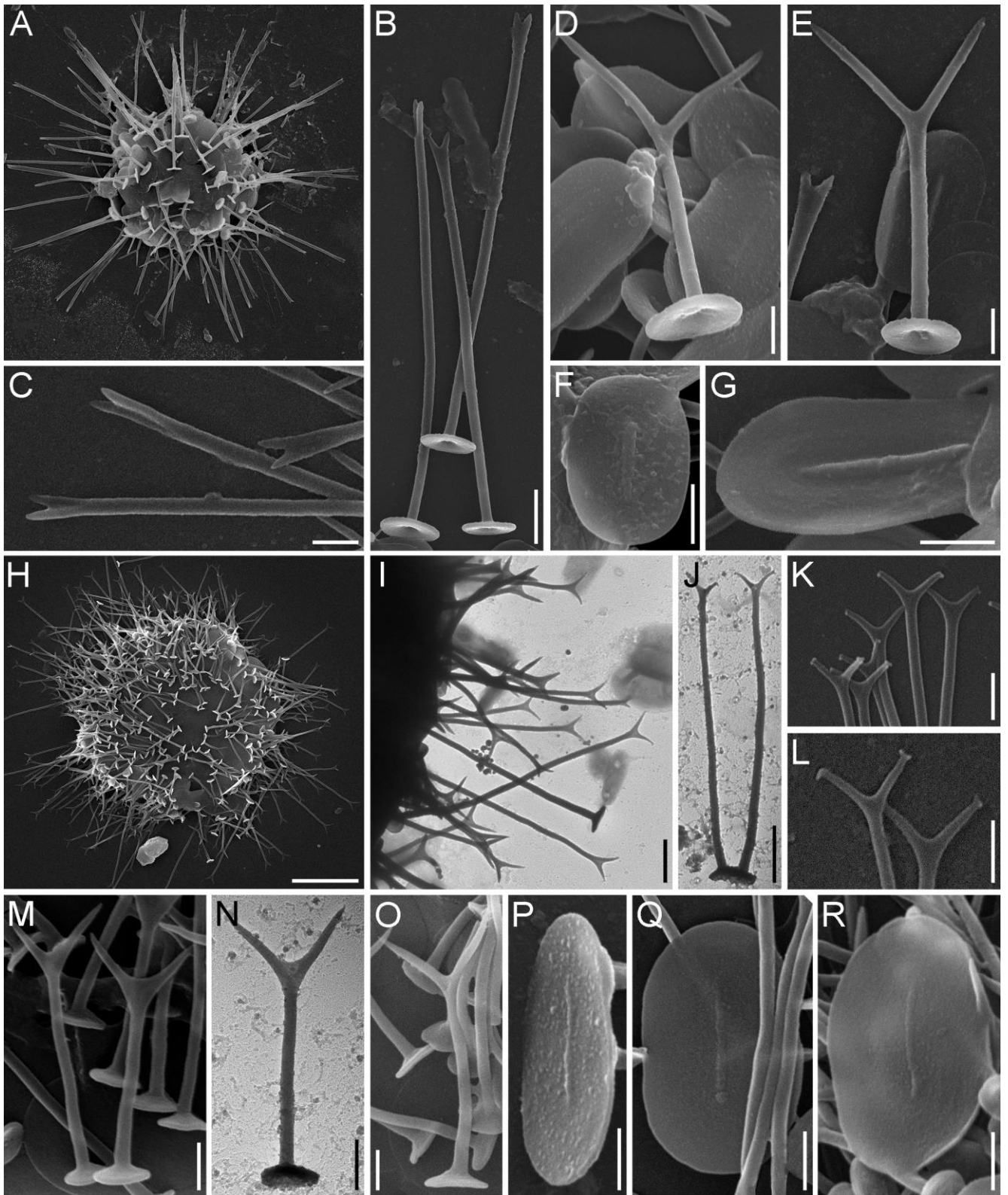
**Примечание:** Морфологические параметры в целом соответствуют первоописанию. При описании данного вида Г.Д. Картер указал клетки диаметром 61.7 мкм, радиальные чешуйки длиной 34.3 мкм с основанием шириной 1.71 мкм, пластинчатые чешуйки длиной 3.17 мкм (Carter, 1863). Один из немногих видов центрохелид, который, благодаря крупным размерам возможно идентифицировать в световом микроскопе.

**Распространение:** Пресные воды Канады (Nicholls, 1983), России (Mikrjukov, 1993b; Леонов, 2010б; Plotnikov, Ermolenko, 2015; Prokina et al., 2017a; Prokina, Philippov, 2019), Вьетнама (Prokina et al., 2020); воды Балтийского, 5–6 ‰ (Vørs, 1992), Белого, 24 ‰ (Leonov, 2010a) и Черного, ~18 ‰ морей (Prokina et al., 2019).

#### ***Acanthocystis* sp. 1** (рис. 28A–G)

**Материал:** 5 чешуек из Vn-21; 11 клеток из Ru-5; 5 клеток из Ru-35; 1 клетка из Ru-50; 4 клетки из Ru-63; 5 клеток из Ru-160; 4 радиальные чешуйки из Ru-197; 3 клетки из Ru-253; 1 чешуйка из Ua-3.

**Морфология:** Клетки диаметром 15.2–28.4 мкм. Покровы представлены пластинчатыми чешуйками и радиальными чешуйками двух типов: 1) короткие радиальные чешуйки длиной 4.0–8.85 мкм, с верхушкой, разделенной на 2 широко расходящиеся острые фурки длиной 1.28–3.69 мкм, расстояние между фурками 1.8–2.9 мкм; 2) длинные радиальные чешуйки длиной 8.5–16.5 мкм, с короткими заостренными фурками длиной 0.41–1.71 мкм, расстояние между фурками 0.6–1.0 мкм. Базальная пластинка округлая, диаметром 1.05–2.09 мкм, с маргинальной каймой. Ствол чешуек цилиндрический, полый, шириной 0.26–0.44 мкм. Пластинчатые чешуйки эллиптические,  $2.5\text{--}4.50 \times 1.5\text{--}2.54$  мкм, с хорошо



**Рис. 28.** А–Г – *Acanthocystis* sp. 1. А – общий вид высушенной клетки; В – длинные радиальные чешуйки; С – апикальные части длинных радиальных чешуек; D, E – короткие радиальные чешуйки; F, G – пластинчатые чешуйки. H–R – *Acanthocystis* sp. 2. H – общий вид высушенной клетки; I, J – длинные радиальные чешуйки; K, L – апикальные части длинных радиальных чешуек; M–O – короткие радиальные чешуйки; P–R – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А–H – 5; В – 2; С–G, I, J – 1; K–R – 0.5.

выраженным аксиальным утолщением размером  $0.97\text{--}2.33 \times 0.11\text{--}0.25$  мкм и неявно выраженной маргинальной каймой.

**Примечание:** Морфология покровов исследованных чешуек близка морфологии чешуек *Acanthocystis turfacea*, однако размеры чешуек и некоторые особенности в строении говорят о принадлежности к другому виду. М.М. Леонов в своей кандидатской диссертации (Леонов, 2012) описывает клетки со схожей морфологией и размерами, предлагая выделить данный организм в подвид *A. turfacea viridis*. Авторы предшествующих работ отмечали данный вид как *Acanthocystis turfacea*.

**Распространение:** Пресные воды Чили (Dürschmidt, 1985); России (Леонов, Плотников, 2009; Леонов, 2010б; Леонов, 2012; Prokina et al., 2017а; 2018; Prokina, Philippov, 2019; Bessudova et al., 2022); Австралии (Croome, 1986); морские воды Антарктики, ~35 ‰ (Croome et al., 1987); внутренние соленые воды России, 30–42 ‰ (Plotnikov, Gerasimova, 2017).

#### *Acanthocystis* sp. 2 (рис. 28H–R)

**Материал:** 13 клеток из Ru-75; 3 клетки из Ru-82; 8 клеток из Ru-114; 10 клеток из Ru-130; 4 клетки из Ru-131; 2 клетки из Ru-133; 4 клетки из Ru-137; 4 клетки из Ru-149; 5 клетки из Ru-150; 5 клеток из Ru-151; 4 клетки из Ru-152; 11 клеток из Ua-7; 3 клетки из Ua-24.

**Морфология:** Клетки диаметром 19.6–22.8 мкм. Покровы представлены пластинчатыми чешуйками и радиальными чешуйками двух типов: 1) короткие радиальные чешуйки длиной 1.57–2.80 мкм, верхушкой, разделенной на 2 широко расходящиеся острые фурки длиной 0.56–1.17, сужающиеся дистально к округлым концам. Ствол полый, диаметром 0.11–0.16 мкм. Базальная пластинка округлая, диаметром 0.52–0.62 мкм; 2) длинные радиальные чешуйки длиной 3.38–6.46 мкм, с верхушкой, разделенной на 2 заостренные фурки длиной 0.23–0.59 мкм, проксимально загибающиеся на концах и несущие по 2 маленьких тупых зубца. Ствол диаметром 0.09–0.15 мкм. Базальная пластинка округлая, диаметром 0.44–0.62 мкм, с внутренней стороны имеется маргинальная кайма. Ствол чешуек

цилиндрический, шириной 0.16–0.22 мкм. Пластинчатые чешуйки эллиптические,  $2.01–2.75 \times 1.07–1.76$  мкм, с аксиальным утолщением  $0.069–0.98 \times 0.059–0.082$  мкм.

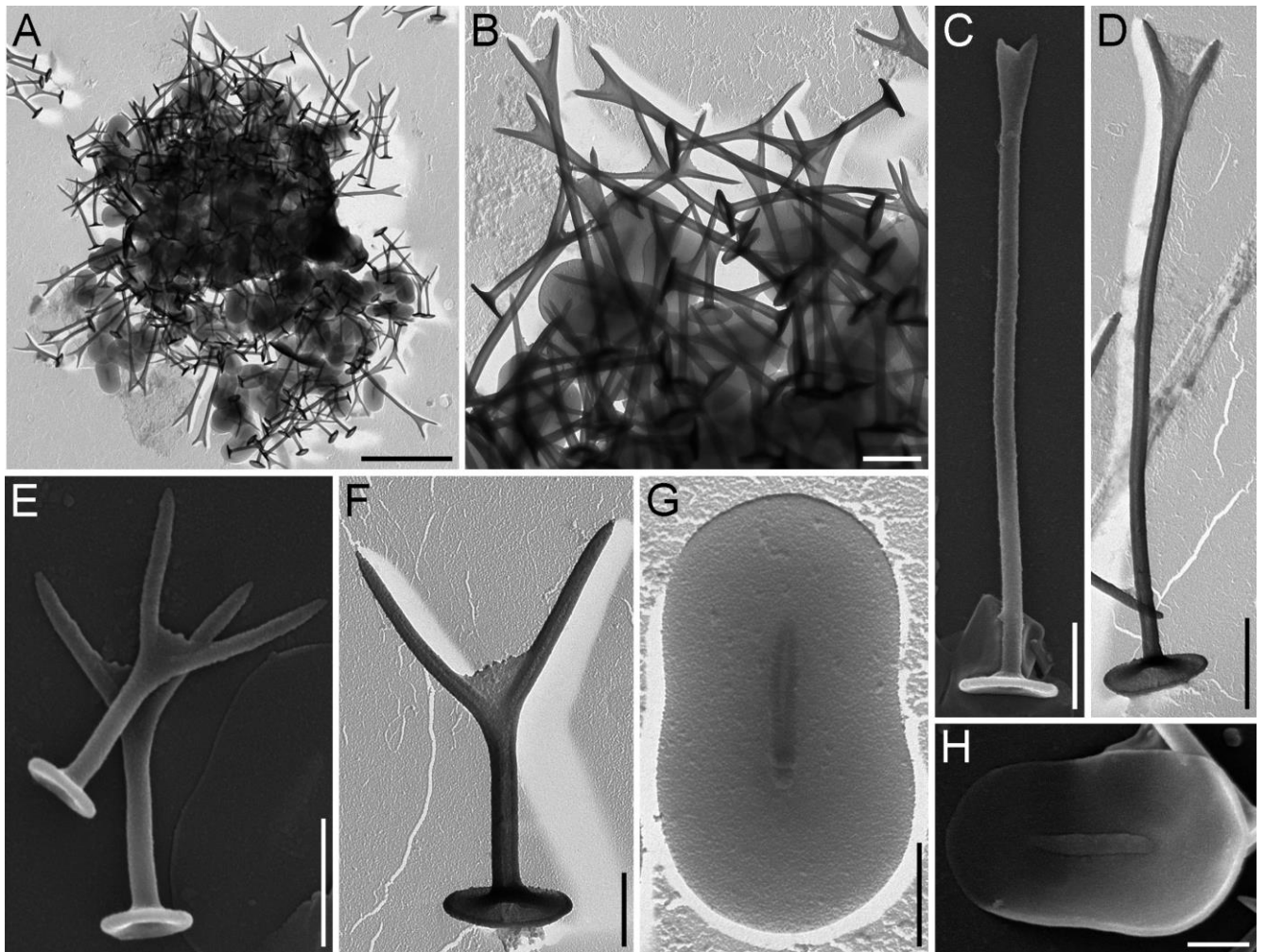
**Примечание:** Изученные клетки схожи с вышеописанным *Acanthocystis* sp. 1, но, в отличие от последнего, имеют иное строение радиальных чешуек. Короткие радиальные чешуйки вида *Acanthocystis* sp. 2 имеют ветви меньшей длины, а длинные чешуйки несут две проксимально изогнутые ветви с двумя тупыми зубцами, тогда как у *A.* sp. 1 ветви длинных чешуек прямые и не имеют зубцов.

### ***Acanthocystis* sp. 3** (рис. 29)

**Материал:** 3 клетки из Ru-106; 3 разрушенные клетки из Ru-108; 3 клетки из Ru-143; 1 клетка из Ru-195.

**Морфология:** Покровы клеток состоят из двух типов раздвоенных радиальных чешуек (длинная и короткая) и пластинчатых чешуек. Длинные чешуйки 6.28–10.24 мкм в длину, имеют полый цилиндрический ствол диаметром 1.34–0.24 мкм, округлую базальную пластинку диаметром 0.73–1.29 мкм, апикальная часть ствола разделяется на 2 заостренные ветви длиной 0.16–0.55 мкм, соединенные мембраной. Короткие радиальные чешуйки длиной 1.88–3.45 мкм, состоят из округлой базальной пластинки диаметром 0.47–0.88 мкм, полого ствола диаметром 0.13–0.22 мкм, верхушка разделена на два длинных полых заостренных зубца длиной 0.47–1.57 мкм и шириной 0.11–0.16 мкм, связанных у основания мембраной. Зубцы расходятся друг от друга на расстояние 1.28–2.09 мкм. У клеток из точки сбора Ru-195 длинные радиальные чешуйки отличались от описанных выше, представляя собой увеличенный вариант коротких чешуек (рис. 29D). Они имеют длину 3.98–5.94 мкм, раздвоенные ветви на апикальной части достигают 0.74–1.20 мкм в длину. Базальные пластинки диаметром 0.86–1.08 мкм. Ствол диаметром 0.16–0.18 мкм. Пластинчатые чешуйки эллиптические,  $1.54–2.72 \times 0.92–1.61$  мкм, с небольшой медиальной перетяжкой. В центральной части хорошо выраженное аксиальное утолщение  $0.51–0.97 \times 0.10–0.88$  мкм, на периферии хорошо выраженная маргинальная кайма.

**Примечание:** Данный организм также схож с описанным выше *Acanthocystis* sp. 1 двумя типами радиальных чешуек. Однако, в отличие от последнего, имеет значительно более выраженную мембрану между ветвями коротких радиальных чешуек, и меньшие размеры чешуек. Изученные изоляты выделены из солоноватоводных биотопов (Казачья бухта Черного моря, 16–18‰; Кандалакшский залив Белого моря, 24‰; оз. Солёное Тюменской области России, 12‰). Подобный тип морфологии также отмечен у клеток из морских бентосных проб побережья Южного Вьетнама (Prokina et al., 2020).

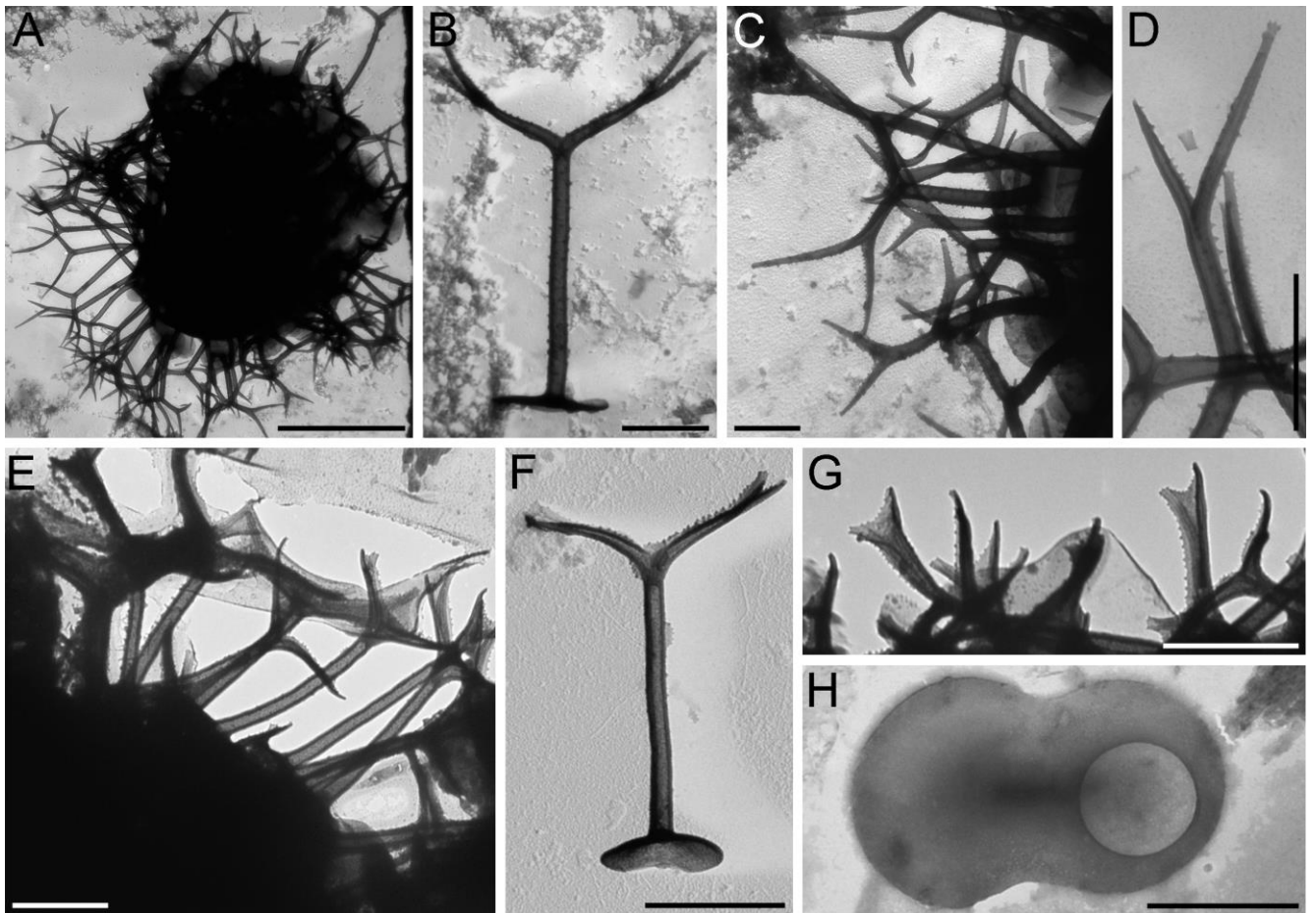


**Рис. 29.** *Acanthocystis* sp. 3: А – общий вид высушенной клетки; В – участок разрушенной клетки; С, D – длинные радиальные чешуйки; Е, F – короткие радиальные чешуйки; д – короткие радиальные чешуйки. Масштаб, мкм: А – 15; В–Н – 1.

*Acanthocystis* sp. 4 (рис. 30)

**Материал:** 2 клетки из Сп-1; 3 клетки из Ru-117.

**Описание:** Клетки диаметром около 10 мкм. Скелетные элементы состоят из радиальных и пластинчатых чешуек. Радиальные чешуйки длиной 2.08–5.20 мкм, состоят из круглой базальной пластинки диаметром 0.81–1.53 мкм и полого цилиндрического ствола диаметром 0.13–0.23 мкм. Дистальная часть ствола чешуйки дихотомически разделена на ветви длиной 0.62–1.20 мкм, которые в свою очередь делятся еще на две ветви длиной 0.47–1.46 мкм (0.21–0.64 мкм у чешуек из Ru-117), оканчивающиеся на вершине несколькими маленькими зубцами. Вся поверхность ствола и ветвей также покрыта мелкими зубцами. Пластинчатые чешуйки  $2.4\text{--}2.7 \times 1.2\text{--}1.5$  мкм, в форме эллипса с центральной поперечной перетяжкой. Также имеется продольное аксиальное утолщение длиной 0.63 мкм.



**Рис. 30.** *Acanthocystis* sp. 4: А – общий вид высушенной клетки; В, С, Е, F – радиальные чешуйки; D, G – апикальные части радиальных чешуек; H – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А – 5; В–H – 1.



**Примечание:** Морфология покровов напоминает чешуйки *A. turfacea*, однако у последнего имеется также второй тип более длинных радиальных чешуек, отсутствуют зубцы на поверхности ствола и ветвей, а также отсутствуют апикальные зубцы на вершинах ветвей. Исследованный нами организм имеет четкие морфологические отличия от известных видов центрохелидных солнечников, что позволяет рассматривать его в качестве нового вида рода *Acanthocystis*.

***Acanthocystis* sp. 5** (рис. 31A–F)

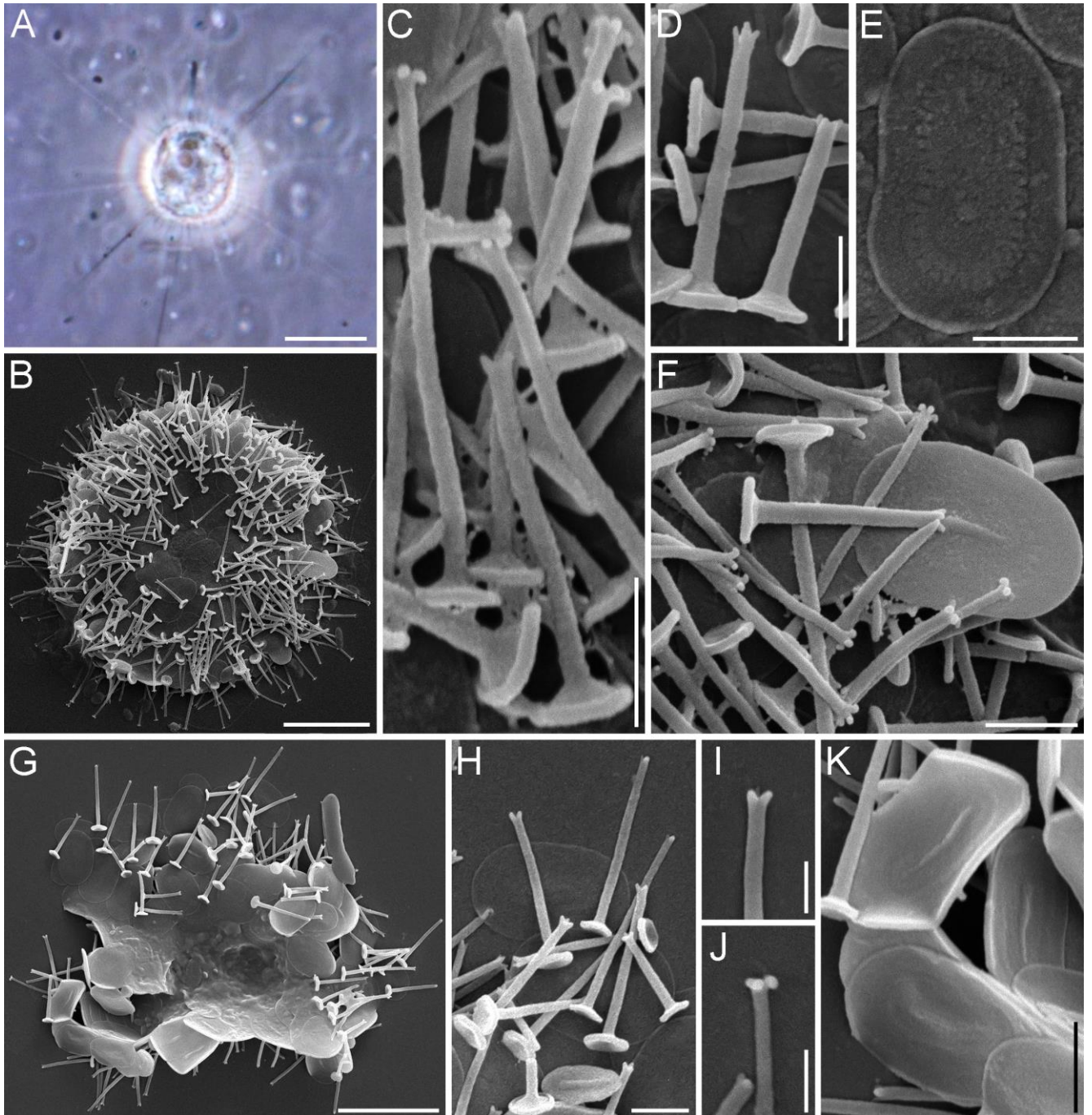
**Материал:** 17 клеток из Vn-5.

**Клон:** HFzp-11.

**Морфология:** Клетки диаметром 8.6–12.9 мкм. Длина аксоподий может превышать размер клетки в 4.1 раза. Покровы клетки представлены пластинчатыми и двумя типами радиальных чешуек. Радиальные чешуйки первого типа длиной 1.54–2.70 мкм, состоят из округлой базальной пластинки диаметром 0.58–0.85 мкм и прямого гладкого полого ствола диаметром 0.14–0.23 мкм. На вершине ствола расположено 2–3 небольших острых зубца. Радиальные чешуйки второго типа длиной 1.67–5.29 мкм, ширина базальной пластинки 0.51–0.71 мкм, ширина ствола 0.057–0.168 мкм. Верхушка состоит из 4–6 загнутых наружу неострых зубцов. Базальные пластинки обоих типов чешуек имеют хорошо выраженную маргинальную кайму. Пластинчатые чешуйки эллиптические, размером 1.87–2.92 × 1.31–1.95 мкм. В центральной части чешуйки имеется аксиальное утолщение размером 0.61–1.12 × 0.095–0.183 мкм. Хорошо развита маргинальная кайма. Между аксиальным утолщением и каймой расположено около 40 коротких концентрических щелей.

**Примечание:** Морфология изученных клеток имеет общие черты с *A. amura* благодаря наличию загнутых зубцов на вершинах радиальных чешуек, однако отличается от него большим числом зубцов, наличием второго типа радиальных чешуек с 2–3 острыми зубцами, а также наличием концентрических щелей на пластинчатых чешуйках. Так как морфологические параметры данного организма

достаточно отличны от всех известных видов, в дальнейшем мы планируем описать его как новый для науки вид.



**Рис. 31.** А–F – *Acanthocystis* sp. 5: А – общий вид живой клетки; В – общий вид высушенной клетки; С – радиальные чешуйки первого и второго типа; D – радиальные чешуйки первого типа; E – пластинчатая чешуйка; F – радиальные и пластинчатая чешуйки. G–K – *Acanthocystis* sp. 6: G – общий вид высушенной клетки; H – радиальные и пластинчатые чешуйки; I, J – апикальные части радиальных чешуек; K – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А – 10; В, G – 5; С–F, H, K – 1; I, J – 0.5.

***Acanthocystis* sp. 6** (рис. 31G–K)**Материал:** 1 клетка из Ru-191.

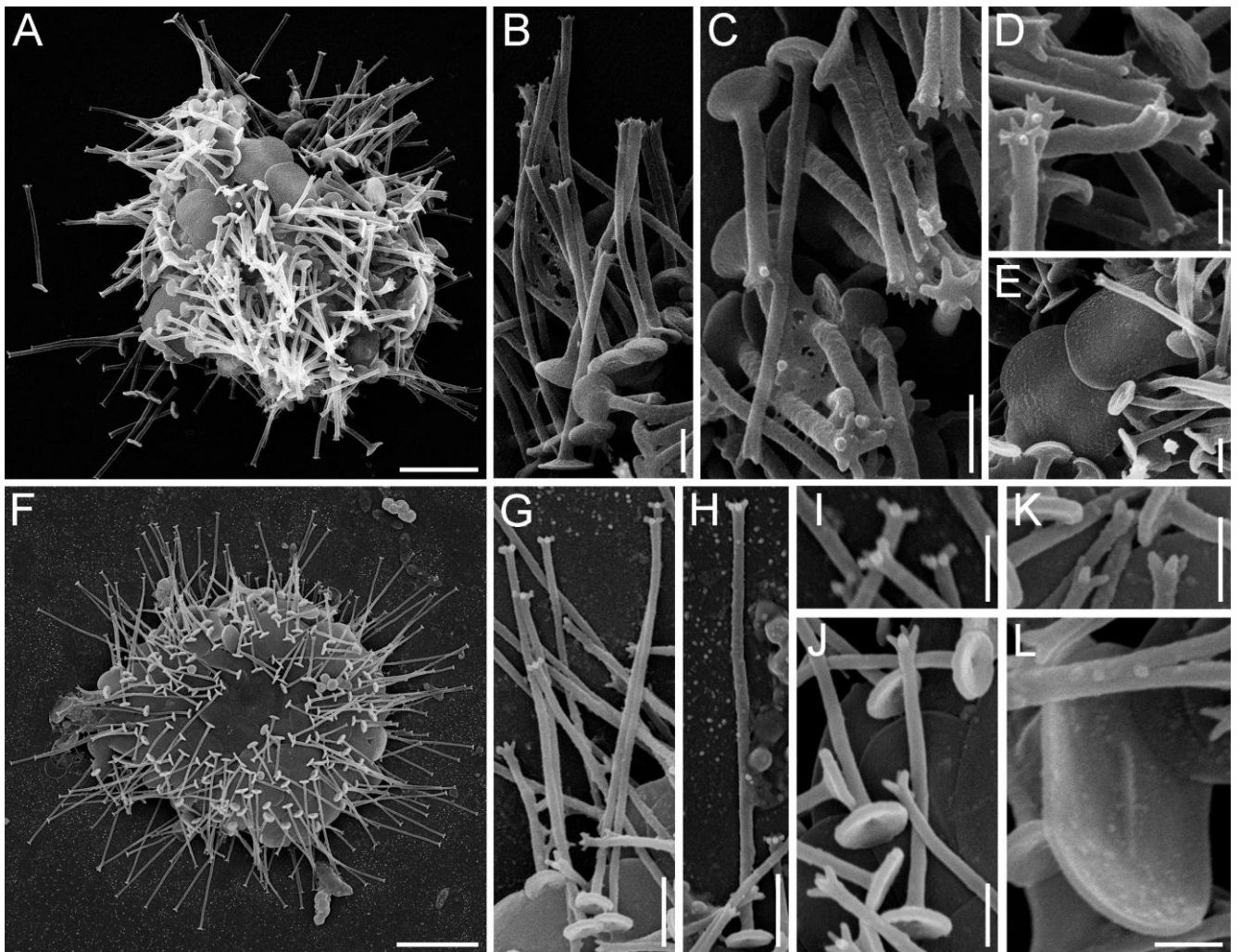
**Морфология:** Клетка около 8 мкм, покрыта пластинчатыми и радиальными чешуйками. Радиальные чешуйки прямые, длиной 1.31–3.78 мкм. Базальные пластинки округлые, 0.44–0.82 мкм в диаметре. Ствол диаметром 0.16–0.21 мкм, оканчивается тремя короткими зубцами. Зубцы округлые, длиной 0.06–0.12 мкм, расставлены в стороны. Среди скелетных элементов обнаружена одна радиальная чешуйка с отличающейся формой апикальной части (рис. 31J). Её вершина напоминает загнутые зубцы радиальных чешуек второго типа у *Acanthocystis* sp. 5, либо вершины длинных радиальных чешуек у описанного ниже *Acanthocystis* sp. 8. Пластинчатые чешуйки эллиптические, 2.62–2.91 × 1.54–2.05 мкм, гладкие, с выраженным аксиальным утолщением 0.89–1.20 × 0.86–0.11 мкм. Среди эллиптических пластинчатых чешуек присутствовала одна круглая чешуйка диаметром 2.0 мкм.

**Примечание:** Наиболее морфологически сходными покровами обладают *Acanthocystis olgashlestae* Leonov, 2010 и описанный выше *Acanthocystis* sp. 5. Однако, у *A. olgashlestae* пластинчатые чешуйки покрыты папиллами и не имеют аксиального утолщения, а радиальные чешуйки имеют меньший диаметр (0.11 мкм), большую длину (2.2–5.8 мкм) и несут на вершине только два апикальных зубца (Леонов, 2010а). От *Acanthocystis* sp. 5 описываемый образец отличается отсутствием радиальных щелей на пластинчатых чешуйках, а также отсутствием длинных радиальных чешуек второго типа.

***Acanthocystis* sp. 7** (рис. 32A–E)**Материал:** 1 клетка из Ua-27.

**Морфология:** Диаметр клетки около 18 мкм. Внешние покровы состоят из пластинчатых и радиальных чешуек. Длина радиальных чешуек 3.43–9.54 мкм; они состоят из базальной пластинки, ствола и зубчатой верхушки. Округлая базальная пластинка диаметром 1.12–1.26 мкм, с маргинальной каймой. Ствол диаметром 0.23–0.30 мкм, прямой или слегка изогнутый. На апикальной части ствола

расположены от 4 до 7 неровных зубца разной длины (от 0.12 до 0.33 мкм). Некоторые зубцы расположены перпендикулярно стволу. Вершины некоторых зубцов раздваиваются и могут быть загнуты дистально. Апикальная часть радиальных чешуек имеет диаметр 0.43–0.87 мкм. Пластинчатые чешуйки имеют эллиптическую форму,  $3.54\text{--}4.47 \times 2.83\text{--}3.15$  мкм, с небольшой медиальной перетяжкой. Поверхность пластинчатых чешуек зернистая, без выраженного аксиального утолщения.



**Рис. 32.** А–Е – *Acanthocystis* sp. 7: А – общий вид высушенной клетки; В–С – радиальные чешуйки; D – дистальные части радиальных чешуек; E – пластинчатые чешуйки. F–L – *Acanthocystis* sp. 8: F – общий вид высушенной клетки; G, H – длинные радиальные чешуйки; I – дистальные части длинных радиальных чешуек; J – короткие радиальные чешуйки; K – дистальные части коротких радиальных чешуек; L – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А, F – 5; В, С, Е, G, H – 1; D, I–L – 0.5.

**Примечание:** Наиболее близкий вид *A. penardi*. Исследованный организм отличается от него формой зубцов дистальной части радиальных чешуек (загнутые и раздвоенные), а также размерами.

***Acanthocystis* sp. 8** (рис. 32F–L)

**Материал:** 4 клетки из Ru-44; 1 клетка из Ru-75.

**Морфология:** Диаметр разрушенной высушенной клетки 16.8–21.7 мкм. Покровы представлены пластинчатыми чешуйками и разноразмерными радиальными чешуйками. Длинные радиальные чешуйки длиной 4.98–6.97 мкм, полые цилиндрические, с круглой базальной пластинкой диаметром 0.53–0.63 мкм. Ствол диаметром 0.13–0.14 мкм, на дистальном конце разделяется на 5 коротких зубцов (длиной 0.06–0.10 мкм), расставленных перпендикулярно стволу. Верхушка имеет ширину 0.24–0.34 мкм. Короткие радиальные чешуйки длиной 1.93–3.26, с округлой базальной пластинкой диаметром 0.55–0.82 мкм и стволом диаметром 0.12–0.15 мкм. Дистальный конец ствола оканчивается 4 острыми зубцами длиной 0.13–0.23 мкм. Диаметр дистальной части 0.25–0.37 мкм. Пластинчатые чешуйки 2.12–2.65 × 1.32–1.65 мкм, эллиптической формы. У некоторых чешуек присутствует медиальная перетяжка. В срединной части расположено аксиальное утолщение размером 0.72–1.04 × 0.06–0.10 мкм.

**Примечание:** Изученные клетки больше всего схожи с клетками вида *A. amura*. Но, в отличие от длинных радиальных чешуек последнего, оканчивающихся четырьмя загнутыми зубцами, у исследованного вида верхушки чешуек несут 5 коротких округлых, перпендикулярных стволу выроста. На основе данных признаков, отсутствующих у других видов рода *Acanthocystis*, мы предполагаем возможность описания нового вида.

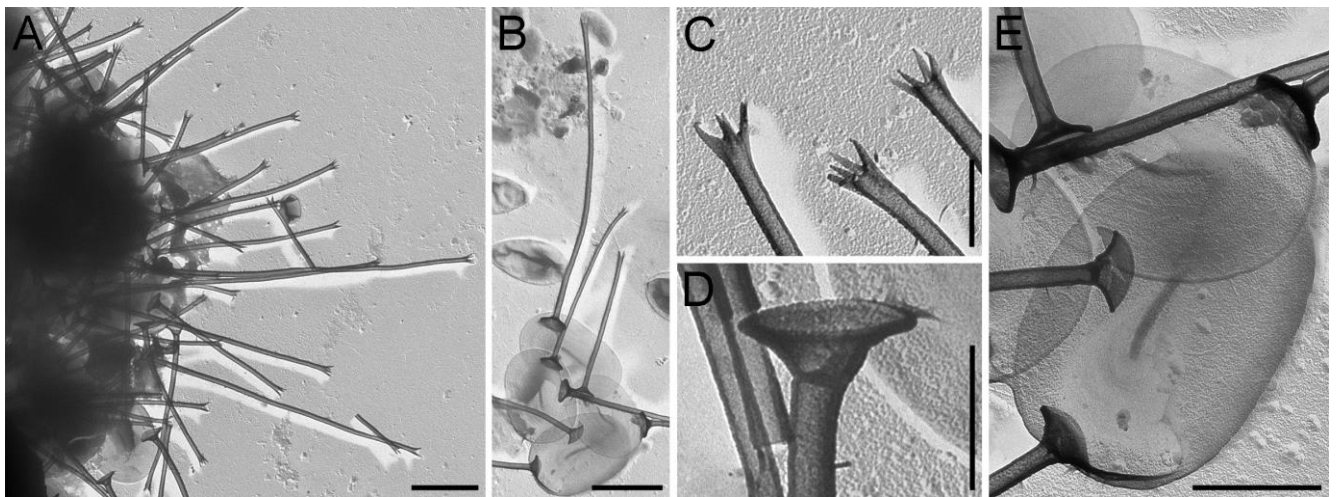
***Acanthocystis* sp. 9** (рис. 33)

**Материал:** 3 клетки из Ru-181.

**Морфология:** Клетки диаметром около 15 мкм, покрыты пластинчатыми и радиальными чешуйками. Радиальные чешуйки прямые, длиной 4.1–10.15 мкм.

Базальная пластинка округлая, воронковидная, диаметром 0.63–0.80 мкм. Ствол чешуек полый, диаметром 0.127–0.185 мкм, незначительно сужается к дистальной части. Апикальная часть ствола оканчивается прямыми острами зубцами длиной 0.158–0.249 мкм. Пластинчатые чешуйки овальные или эллиптические, размером 2.53–3.17 × 1.82–2.13 мкм. В центральной части расположено аксиальное утолщение 0.626–0.815 × 0.071–0.121 мкм. Поверхность чешуек бесфактурная.

**Примечание:** Радиальные чешуйки с четырьмя зубцами известны у трех видов: *Acanthocystis valdiviense* Dürschmidt, 1987, *A. amura* и *A. quadrifurca*. Но все они имеют значительные отличия в морфологии. *A. valdiviense* отличается от изученного нами организма более расширенными апикальными зубцами; меньшим размером радиальных чешуек (2.6 и 5–7 мкм); меньшими размерами пластинчатых чешуек (1.2–1.8 × 1.0–1.5 мкм). *A. amura* отличается загнутыми зубцами длинных радиальных чешуек, меньшей длиной радиальных чешуек (1.0–4.8 мкм) и меньшими размерами пластинчатых чешуек (1.2–2.6 × 1.0–1.8 мкм). Пластинчатые чешуйки *A. quadrifurca* имеют выраженные радиальные ребра, тогда как у наших образцов чешуйки гладкие.



**Рис. 33.** *Acanthocystis* sp. 9: А – часть высушенной клетки; В – радиальные и пластинчатые чешуйки; С – апикальные вершины радиальных чешуек; D – базальная пластинка радиальных чешуек; Е – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, В – 2; Е – 1; С, D – 0.5.

### 3.2 Семейство *Raphidocystidae*

●●●●●● Семейство *Raphidocystidae* Zlatogursky, 2018

Род *Raphidocystis* Penard, 1904 emend. Zlatogursky, 2018

*Raphidocystis ambigua* (Penard, 1904) Zlatogursky, 2018 (рис. 34A–D)

**Материал:** 18 клеток из Kz-1; 2 клетки из Mn-3; 17 клеток из Mn-7; 3 клетки из Ru-28; 4 клетки из Ru-87; 1 клетка из Ru-92; 1 клетка из Ru-94; 6 клеток из Ru-124; 1 клетка из Ru-180; 1 клетка из Ru-182; 11 клеток из Ua-14.

**Клон:** HF-58Z.

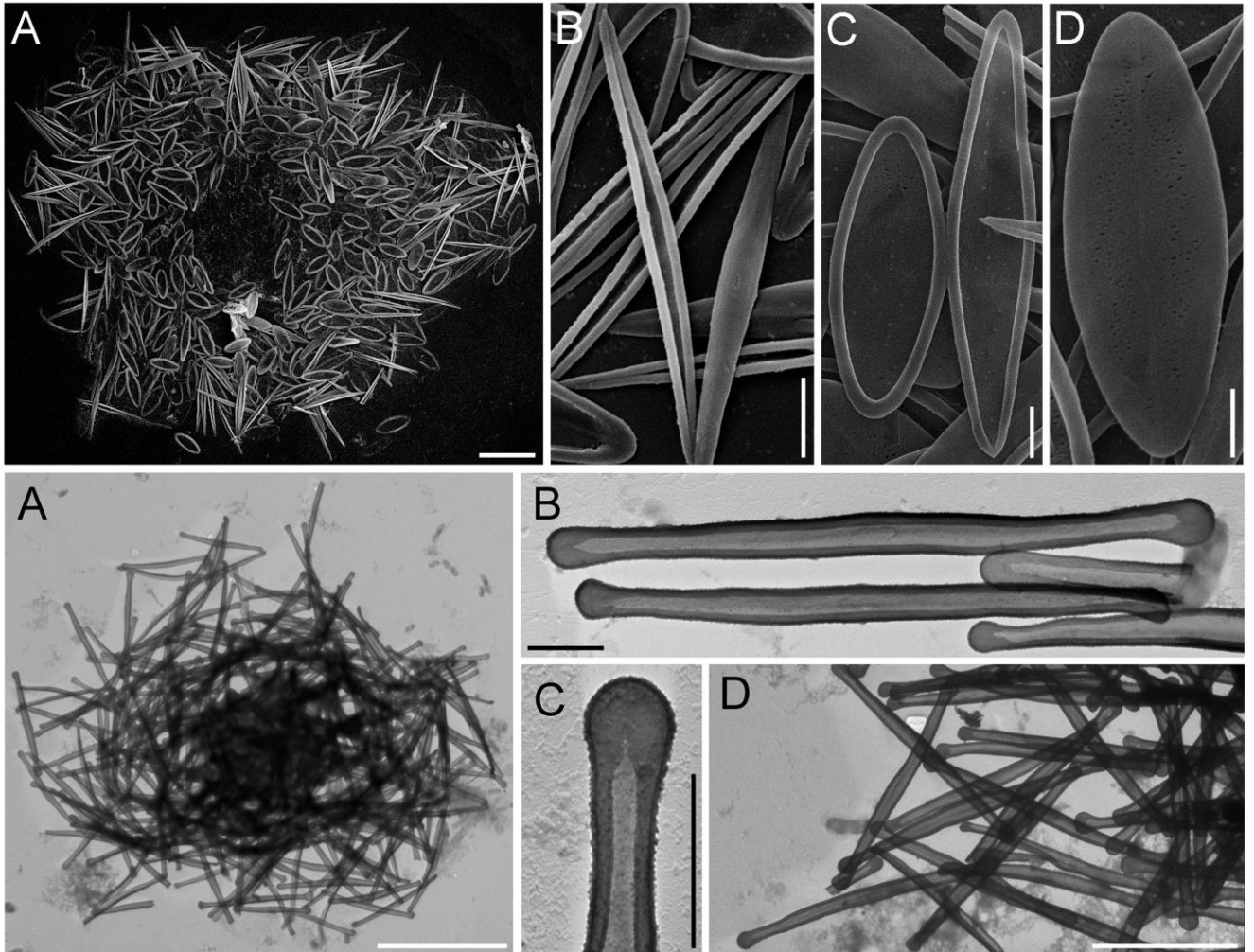
**Морфология:** Клетки диаметром 11.8–47.04 мкм. Клеточные покровы представлены тангентально ориентированными пластинчатыми чешуйками трех типов: 1) длинные узкие веретеновидные чешуйки длиной  $8.06\text{--}1.87 \times 0.58\text{--}1.43$  мкм, с заостренными полюсами и маргинальной каймой шириной 0.19–0.23 мкм; 2) эллиптические чешуйки с узкими полюсами размером  $5.56\text{--}10.77 \times 1.21\text{--}3.60$  мкм и маргинальной каймой шириной 0.20–0.36 мкм; 3) овальные чешуйки с округлыми полюсами  $4.51\text{--}8.07 \times 1.66\text{--}3.20$  мкм и маргинальной каймой шириной 0.24–0.36 мкм. Дистальная поверхность чешуек имеет ретикулярную фактуру. У всех чешуек хорошо выражена маргинальная кайма. Пластинчатые чешуйки, особенно чешуйки первого типа, заходят на аксоподии.

**Примечание:** Выявленные морфологические признаки вида в целом совпадают с описанными ранее (Siemensma, 1991; Микрюков, 2002 и др.). Данный вид впервые указан для водоемов Казахстана.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HF-58Z, поместил его в кладу *Raphidocystidae* внутри *Panacanthocystida* (см. рис. 113 и обсуждение в разделе 4.3).

**Распространение:** Пресные воды Нидерландов (Siemensma, Roijackers, 1988b), Украины (Garonova, Dovgal, 2008; Zagumyonnyi et al., 2022), России (Леонов, Плотников, 2009; Леонов, 2010б; Леонов, Мыльников, 2012; Plotnikov, Ermolenko 2015; Plotnikov, Gerasimova, 2017; Prokina et al., 2017a; Bessudova et al.,

2022), Монголии (Kosolarova, Mylnikov, 2015), Канады, Чили, Новой Зеландии и Шри-Ланки (Nicholls, Dürschmidt, 1985).



**Рис. 34.** А–D – *Raphidocystis ambigua* (Penard, 1904) Zlatogursky, 2018: А – общий вид высушенной клетки; В – пластинчатые чешуйки первого типа; С – пластинчатые чешуйки второго и третьего типа; D – обратная сторона пластинчатой чешуйки; Е–Н – *Raphidocystis bruni* (Penard, 1903) Zlatogursky, 2018: Е – общий вид высушенной клетки; F–H – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, Е – 10; Н – 5; В–D, F, G – 1.

***Raphidocystis bruni*** (Penard, 1903) Zlatogursky, 2018 (рис. 34Е–Н).

**Материал:** 2 клетки и отдельные пластинчатые чешуйки из Ru-116.

**Морфология:** Диаметр клетки ~10 мкм. Поверхность клетки покрыта тангентально ориентированными, сильно вытянутыми пластинчатыми чешуйками длиной 6.13–9.90 мкм. От центральной части шириной 0.44–0.73 мкм они сужаются



к полюсам до 0.29–0.44 мкм, а затем опять расширяясь, формируют округлые окончания шириной 0.39–0.78 мкм. Отношение длины к ширине чешуек составляет 10.2–16.6. Край чешуек загнут и образую кайму, наиболее широкую на полюсах. Внутренняя поверхность чешуек гладкая, в центральной части некоторых просматривается медиальной уплотнение.

**Примечание:** Морфология чешуек соответствует предыдущим находкам.

**Распространение:** Пресные воды Крыма (Микрюков, 1999). Черное море, 18‰ (Микрюков, 1999), Тасманово море, ~35‰ (Микрюков, 2002), Карибское море, 35‰ (Prokina et al., 2021).

***Raphidocystis marginata*** (Siemensma, 1981) Zlatogursky, 2018 (рис. 35)

**Материал:** 1 клетка из Vn-36; 1 разрушенная клетка из Vn-37; 5 клеток из Ru-22; 1 клетка из Ru82; 1 клетка из Ru121; 9 клеток из Ua-2.

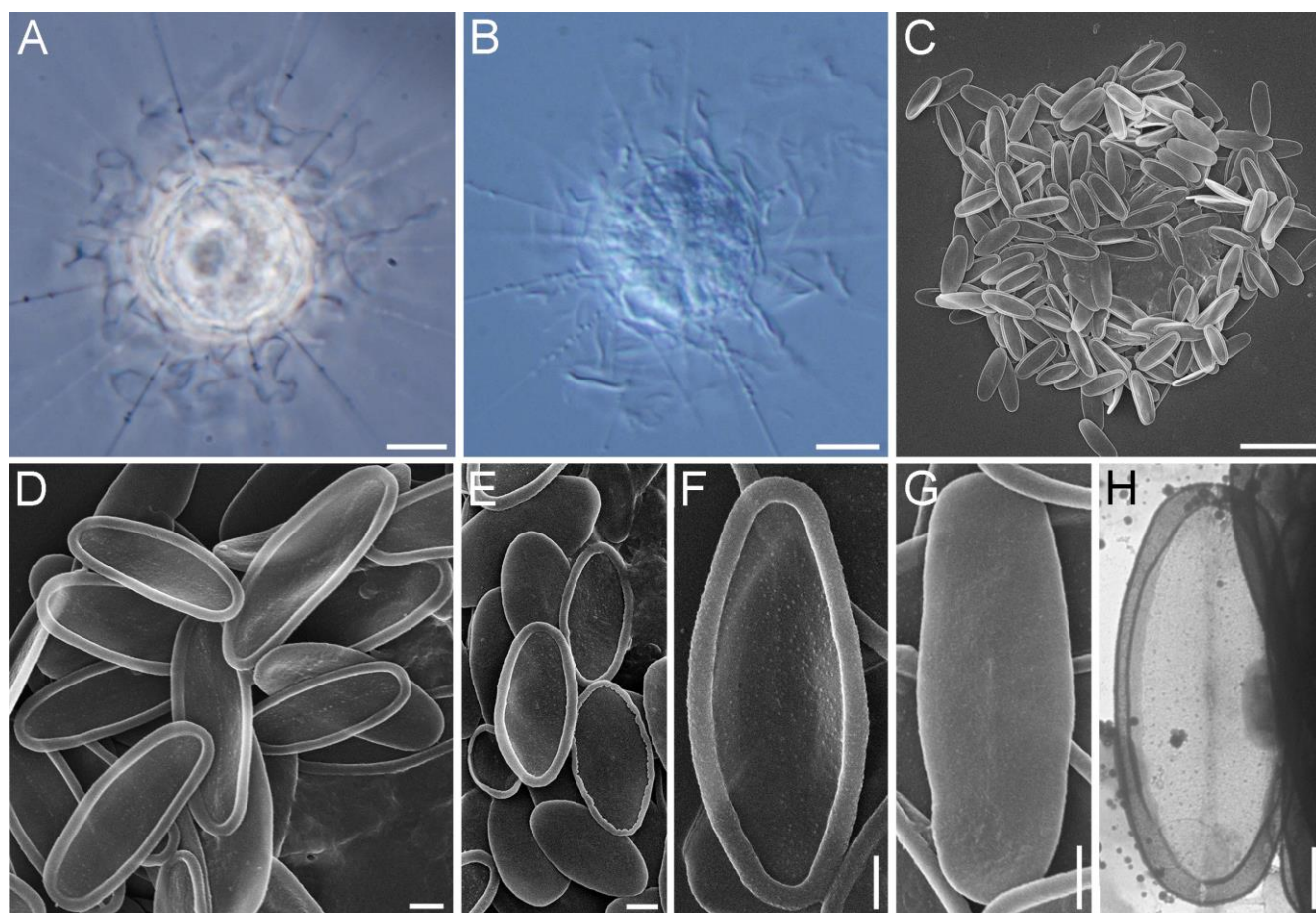
**Клон:** HF-64Z.

**Морфология:** Диаметр клеток 26.50–45.93 мкм. Скелетные элементы представлены одним типом тангентально ориентированных пластинчатых чешуек. Пластинчатые чешуйки эллиптические, размером 3.35–10.59 × 2.03–5.07 мкм. Отношение длинны чешуек к их ширине составляет 1.97–3.21. Поверхность чешуек гладкая, со слабо выраженным продольное выпячивание. Полая маргинальная кайма шириной 0.21–0.59 мкм.

**Примечание:** Морфология и размеры элементов скелета полностью соответствуют описаниям в других работах (Mikrjukov, 1994a; Mikrjukov, Croome, 1998, Plotnikov, Ermolenko, 2015). Изученный вид впервые указан для водоемов и водотоков Вьетнама и Украины.

**Распространение:** Пресные воды Канады (Nicholls, Dürrschmidt, 1985), США [как *Polyplacocystis marginata*] (Wujek, 2003, 2005, 2006, 2015), Доминики [как *P. marginata*] (Wujek et al., 2010), Нидерландов (Siemensma, Roijackers, 1988b), Эстонии (Mikrjukov, 1993a) Хорватии (Baković et al., 2022), Вьетнама (Zagumyonnyi et al., 2020a), Индии (Wujek, Saha, 2006) и Австралии [как *P. coerulea*] (Mikrjukov, Croome, 1998); внутренние солоноватые воды России [как *P. coerulea*] (Mikrjukov,

1996); морские воды Балтийского моря, 6 ‰ (Vørs, 1992), морской аквариум Московского государственного университета (Россия), 35 ‰ [как *Raphidiophrys marginata*] (Mikrjukov, 1994a).



**Рис. 35.** *Raphidocystis marginata* (Siemensma, 1981) Zlatogursky, 2018: А, В – общий вид живых клеток; С – общий вид высушенной клетки; D–H – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А–С – 10; D–H – 1.

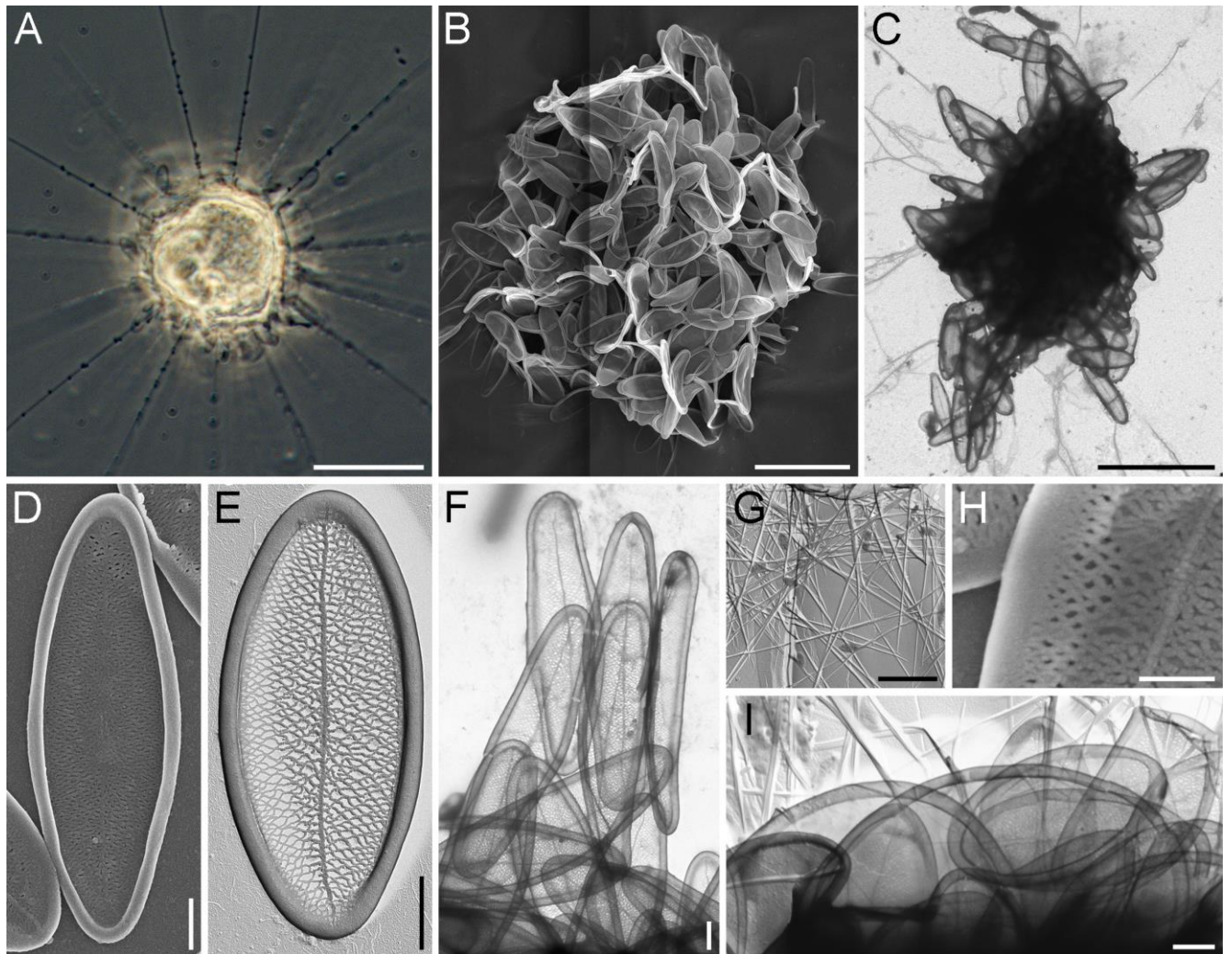
***Raphidocystis symmetrica*** (Penard, 1904) Zlatogursky, 2018 (рис. 36)

**Материал:** 4 клетки из Vn-27; 1 разрушенная клетка из Vn-35; 2 клетки из Vn-44; 2 клетки из Ru-41; 1 клетка из Ru-56; 2 клетки из Ru-63; 14 клеток из Ru-127; 3 клетки из Ru-222; 2 клетки из Ru-214; 1 клетка из Ru-254; 2 разрушенные клетки из Ua-5.

**Морфология:** Клетки диаметром 17.6–23.5 мкм. Клеточные покровы представлены однотипными тангентальными чешуйками с сетчатой фактурой

дистальной поверхности и маргинальной каймой. Чешуйки овальные или удлиненные,  $3.43\text{--}10.46 \times 1.41\text{--}4.17$  мкм. Отношение длины к ширине равно 1.80–4.61. По краю чешуек расположена хорошо выраженная маргинальная кайма шириной 0.15–0.59 мкм, а на внешней стороне, медиально, по всей длине чешуйки узкой полосой проходит продольный тяж.

**Примечание:** Морфология скелетных элементов аналогична описаниям других авторов. Данный вид впервые указан для водоемов и водотоков Вьетнама и Украины (первые данные электронной микроскопии).



**Рис. 36.** *Raphidocystis symmetrica* (Penard, 1904) Zlatogursky, 2018: А – общий вид живой клетки; В, С – общий вид высушенной клетки, D–F – пластинчатые чешуйки, G – спикулы, H – ретикулярная фактура внутренней поверхности пластинчатых чешуек, I – увеличенные пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А–С – 10; G – 5; D–F, I – 1; H – 0.5.

**Распространение:** Пресные воды Канады (Nicholls, 1983), Нидерландов (Siemensma, Roijackers, 1988b), Украины (Zagumyonnyi et al., 2022), России (Леонов, 2010б; Prokina et al., 2017a; Prokina et al., 2018), Вьетнама (Prokina et al., 2020), Австралии (Croome, 1987) и пресные ледниковые воды Гренландского моря (Ikävalko et al., 1996).

***Raphidocystis tubifera*** Penard, 1904 (рис. 37)

**Материал:** 1 клетка из Vn-33; 1 разрушенная клетка из Vn-46; 1 клетка из Ru-1; 8 клеток из Ru-245.

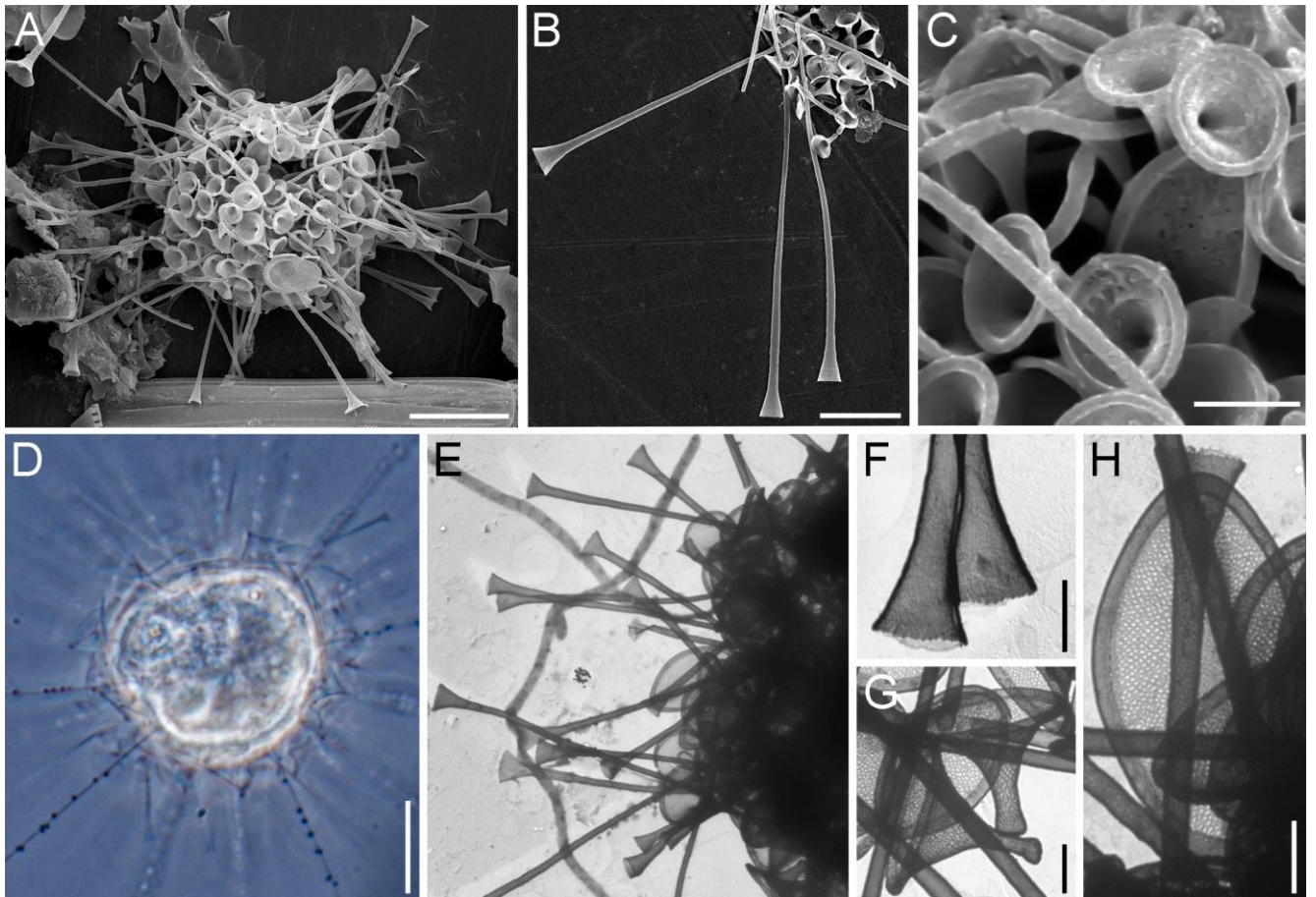
**Клон:** HF-68.

**Морфология:** Клетки диаметром 21–26 мкм. Элементы внешнего скелета состоят из трех типов чешуек. 1) Трубковидные радиальные чешуйки длиной 8.83–46.53 мкм, постепенно расширяющиеся от проксимального конца к раструбу диаметром 1.10–4.30 мкм. На проксимальном конце чешуйки имеется округлое расширение. Ширина чешуек в средней части 0.35–0.89 мкм. Внутренняя часть чешуек имеет сетчатую поверхность. 2) Воронкообразные чешуйки длиной 2.47–4.02 мкм. Как и у первого типа, имеется округлое расширение в проксимальной части и ретикулярная поверхность внутренней части чешуек. Дистальная часть имеет диаметр 2.27–4.53 мкм и окружена четкой каймой, шириной 0.15–0.28 мкм. 3) Пластинчатые чешуйки 4.05–9.29 × 1.69–4.18 мкм, плоские, с широким периферийным ободком шириной 0.18–0.35 мкм и сетчатой фактурой поверхности.

**Примечание:** Морфология скелетных элементов схожа с описаниями других авторов. У исследованных нами изолятов были обнаружены значительно более длинные трубчатые чешуйки (до 46.53 мкм), чем описано в других исследованиях (максимальная длина 10.5, 25.0, 37.5 мкм) (Croome, 1986; Микрюков, 1993а; Plotnikov, Ermolenko, 2015). Также нами отмечены более крупные пластинчатые чешуйки (длина до 9.29 мкм, ширина до 4.18 мкм), чем в работах других авторов (Croome, 1986; Микрюков, 1993а; Plotnikov, Ermolenko, 2015): длина до 7.5 / 4.8 / 6.0 мкм соответственно и ширина до 2.3 / 2.0 / 3.3 соответственно). Данный вид впервые указан для водоемов и водотоков Вьетнама.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HF-68, поместил его в кладу Raphidocystidae внутри Panacanthocystida (см. рис. 113 и обсуждение в разделе 4.3).

**Распространение:** Пресные воды США (Wujek, 2003, 2005, 2006), Эстонии (Mikrjukov, 1993a), Канады (Nicholls, 1983; Rees et al., 1980), России (Ermolenko, Plotnikov, 2013; Микрюков, 1993b; Plotnikov, Ermolenko, 2015; Bessudova et al., 2022), Вьетнама (Zagumyonnyi et al., 2020a), Индии (Wujek, Saha, 2006), Чили, Новой Зеландии, Малайзии, Шри-Ланки (Nicholls, 1983), Австралии (Croome, 1986) и пресные ледниковые воды Гренландского моря (Ikävalko et al., 1996).



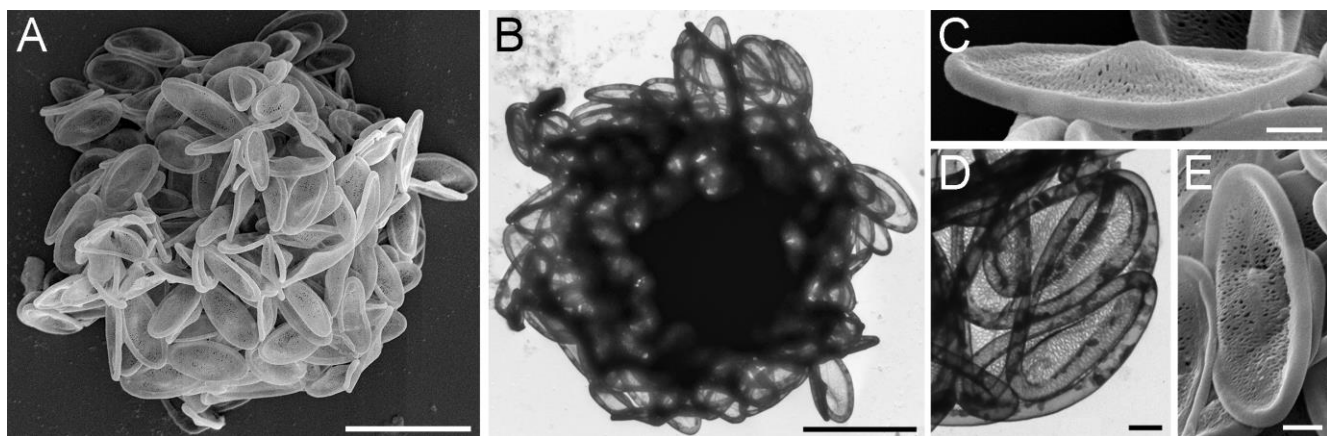
**Рис. 37.** *Raphidocystis tubifera* Penard, 1904: А – общий вид высушенной клетки; В – трубковидные радиальные чешуйки; С – воронковидные и пластинчатые чешуйки; D – общий вид живой клетки; E – часть высушенной клетки; F – дистальные части трубковидных чешуек; G – воронковидные чешуйки; H – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, В, D – 10; E – 5; С – 2; F–H – 1.

***Raphidocystis* sp. 1** (рис. 38)

**Материал:** 3 клетки из Ru-119.

**Морфология:** Клетки диаметром ~25 мкм. Пластинчатые чешуйки эллиптические,  $4.15\text{--}8.48 \times 1.84\text{--}4.05$  мкм, с толстой полой маргинальной каймой шириной  $0.36\text{--}0.55$  мкм. Внутренняя поверхность чешуек имеет ретикулярную фактуру, центральная часть чешуек вогнута и имеется продольный узкий тяж.

**Примечание:** Пластинчатые чешуйки схожи с таковыми у *Raphidocystis symmetrica* и *R. tubifera*, однако отличаются вогнутой внутренней частью.



**Рис. 38.** *Raphidocystis* sp. 1: А, В – общий вид высушенной клетки; С–Е – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, В – 10; С–Е – 1.

### 3.2. Семейство Marophryidae

●●●●●● Семейство Marophryidae Cavalier-Smith et von der Heyden, 2007

Род *Marophrys* Cavalier-Smith et von der Heyden, 2007

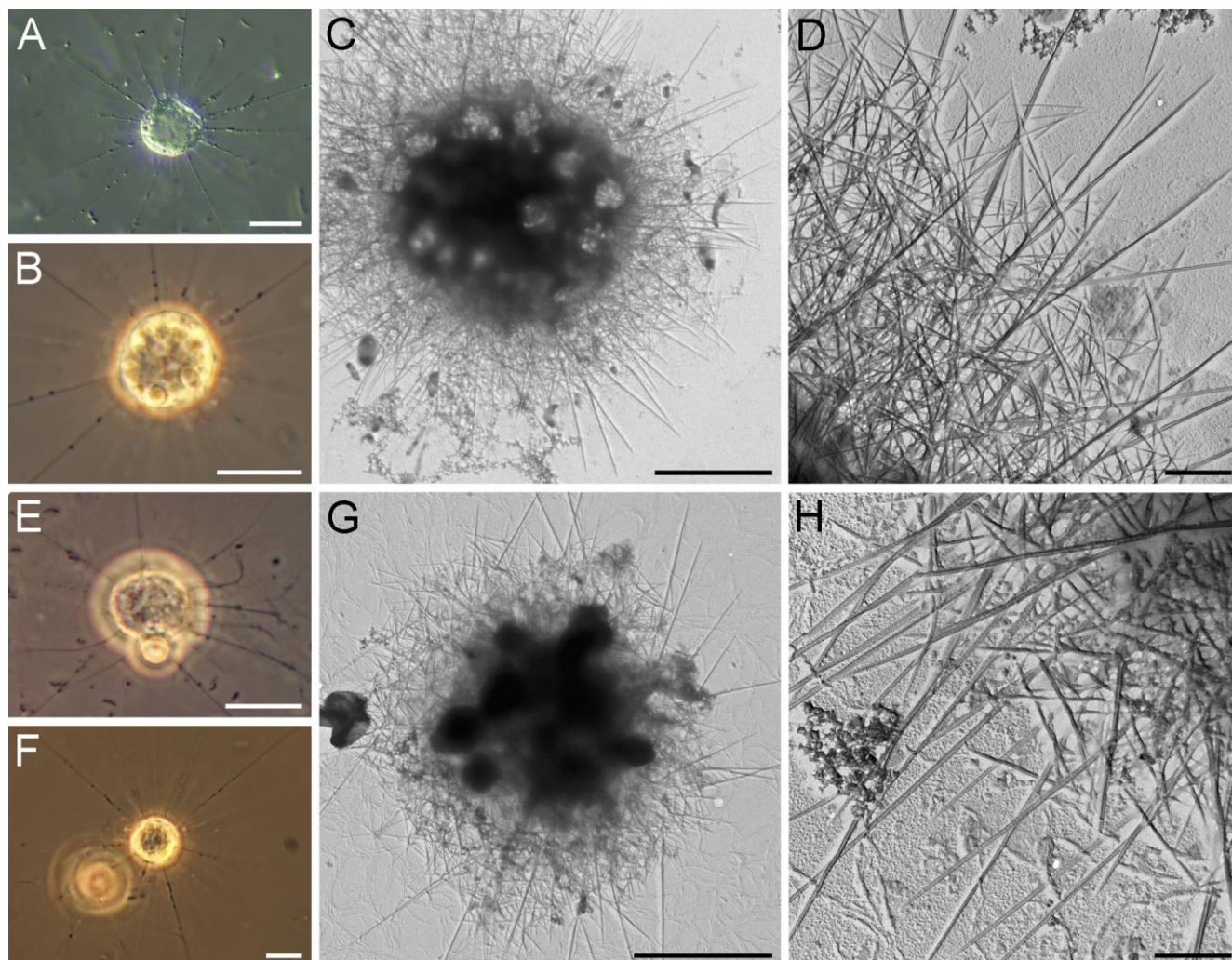
*Marophrys nikolaevi* Gerasimova et Zlatogursky, 2022 (рис. 39)

**Материал:** 50 клеток из Ru-108; 50 клеток из Ru-256

**Клоны:** НМ-31; НМ-47.

**Морфология:** Клетки диаметром  $6.1\text{--}11.5$  мкм, покрытые двумя размерными типами органических спикул. Короткие спикулы первого типа длиной  $0.66\text{--}1.80$  мкм и толщиной  $0.01\text{--}0.03$  мкм, расположены нерегулярно на поверхности. Крупные спикулы второго типа длиной  $2.6\text{--}6.5$  мкм и толщиной  $0.04\text{--}0.08$  мкм ориентированы радиально по отношению к клеточной поверхности.

**Распространение:** Солоноватые внутренние воды России (18–22 ppt) Черное море (16–19 ppt), (Gerasimova et al., 2022), вероятно Белое море (Nikolaev et al., 2004).



**Рис. 39.** A–D – *Marophrys nikolaevi* клон НМ-31: А, В – общий вид живой клетки; С – общий вид высушенной клетки; D – спикулы. E–I – *Marophrys nikolaevi* клон НМ-47: E, F – общий вид живой клетки; G — общий вид высушенной клетки; H – спикулы. Масштаб, мкм: А, В, E, F – 10; С, G – 5; D, H – 1.

***Marophrys* sp.1** (рис. 40, Рис. 42)

**Материал:** 28 клеток из Ru-141.

**Клоны:** НМ-8Z.

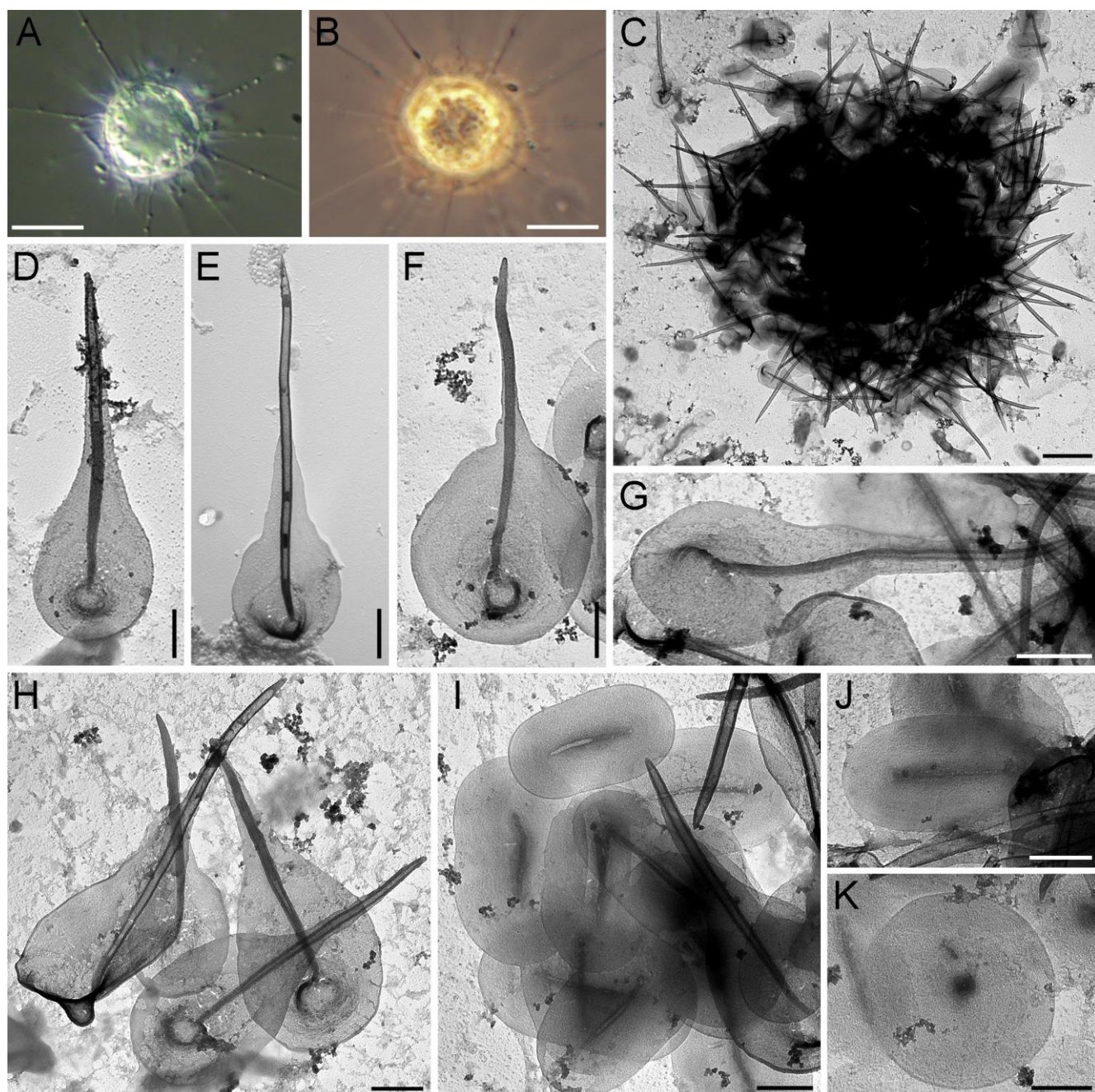
**Морфология:** Клетки диаметром 9.0–11.0 мкм. Поверхность клеток покрыта радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки с полым стволom

длиной 1.70–5.12 мкм и шириной 0.066–0.15 мкм. Дистальная часть ствола заострена. В проксимальной части ствол связан с латеральными и базальным крыльями, образующими ковшевидную структуру шириной 0.79–1.65 мкм. Латеральные крылья занимают примерно половину длины ствола, но у некоторых клеток, вероятно, готовящихся к инцистированию, или только покинувших цисту, латеральные крылья могут доходить до вершины ствола. Часто в проксимальной части чешуйки на латеральных крыльях имеются небольшие неравномерные отверстия и щели в направлении от ствола к краям крыльев. Пластинчатые чешуйки овальные, размером 1.39–2.20 × 0.78–1.60 мкм. В центральной части имеется аксиальное утолщение размером 0.71–1.32 × 0.043–0.073 мкм. Редко отмечаются округлые пластинчатые чешуйки (рис. 40К).

**Примечание:** Данный организм наиболее схож с *Pterocystis pyriformis* (Dürschmidt, 1987) Siemensma, 1991 строением радиальных и пластинчатых чешуек, однако отличается от него большей длиной радиальных чешуек (1.70–5.12 мкм против 1.5–2.0 мкм в первоописании), строением латеральных крыльев (у *P. pyriformis* край крыльев более гладкий и крылья чаще всего достигают  $\frac{2}{3}$  длины чешуйки). Также изученный нами организм обнаружен в солоноватых биотопах, тогда как *P. pyriformis* отмечен только в пресных.

Несмотря на *Pterocystis*-подобный вид покровов, молекулярно-филогенетический анализ, проведенный по сиквенсам 18S рРНК, поместил клон НМ-8Z вместе с клонами НМ-31 и НМ-47 *Marophrys nikolaevi* в кладу Marophryidae внутри Panacanthocystida (см. рис. 113, Рис. 114 и обсуждение в разделе 4.3). Так как среди центрохелид, принадлежащих этому семейству, есть представители с кремнеземными чешуйками, диагноз семейства и нижестоящих таксонов должен быть пересмотрен.





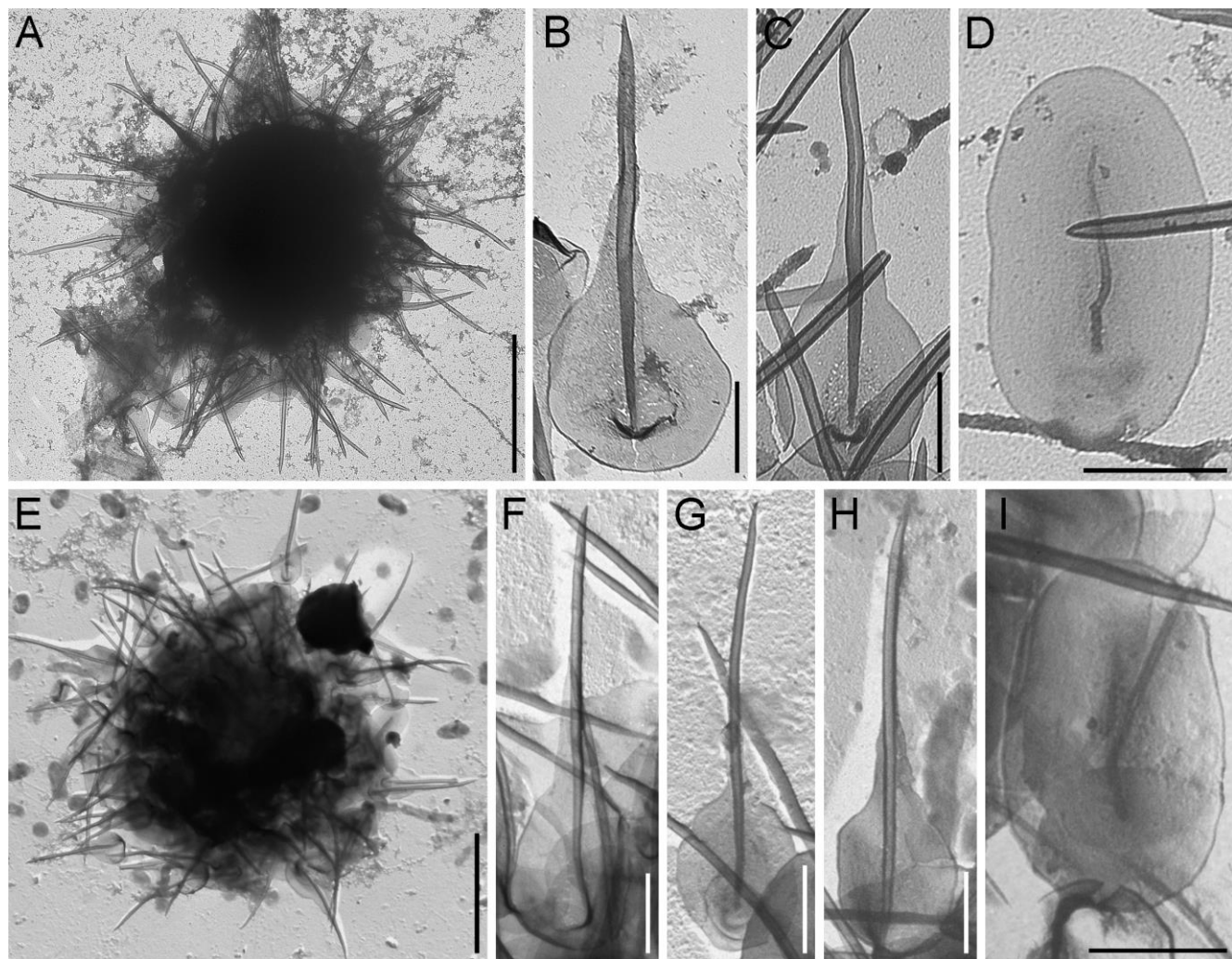
**Рис. 40.** *Marophrys* sp.1, клон НМ-8Z: А, В – общий вид живой клетки; С – общий вид высушенной клетки; D–H – радиальные чешуйки; I–K — пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, В – 10; С – 2; D–K – 0.5.

***Marophrys* sp. 2.** (рис. 41A–D, Рис. 42)

**Материал:** 5 клеток из Ru-119.

**Морфология:** Клетки диаметром 7.0–9.0 мкм. Морфология кремнеземных чешуек схожа с таковой у *Marophrys* sp. 1 (клон НМ-8Z). Радиальные чешуйки длиной 3.37–5.89 мкм, с толщиной ствола 0.12–0.14 мкм. Ширина основания 1.25–

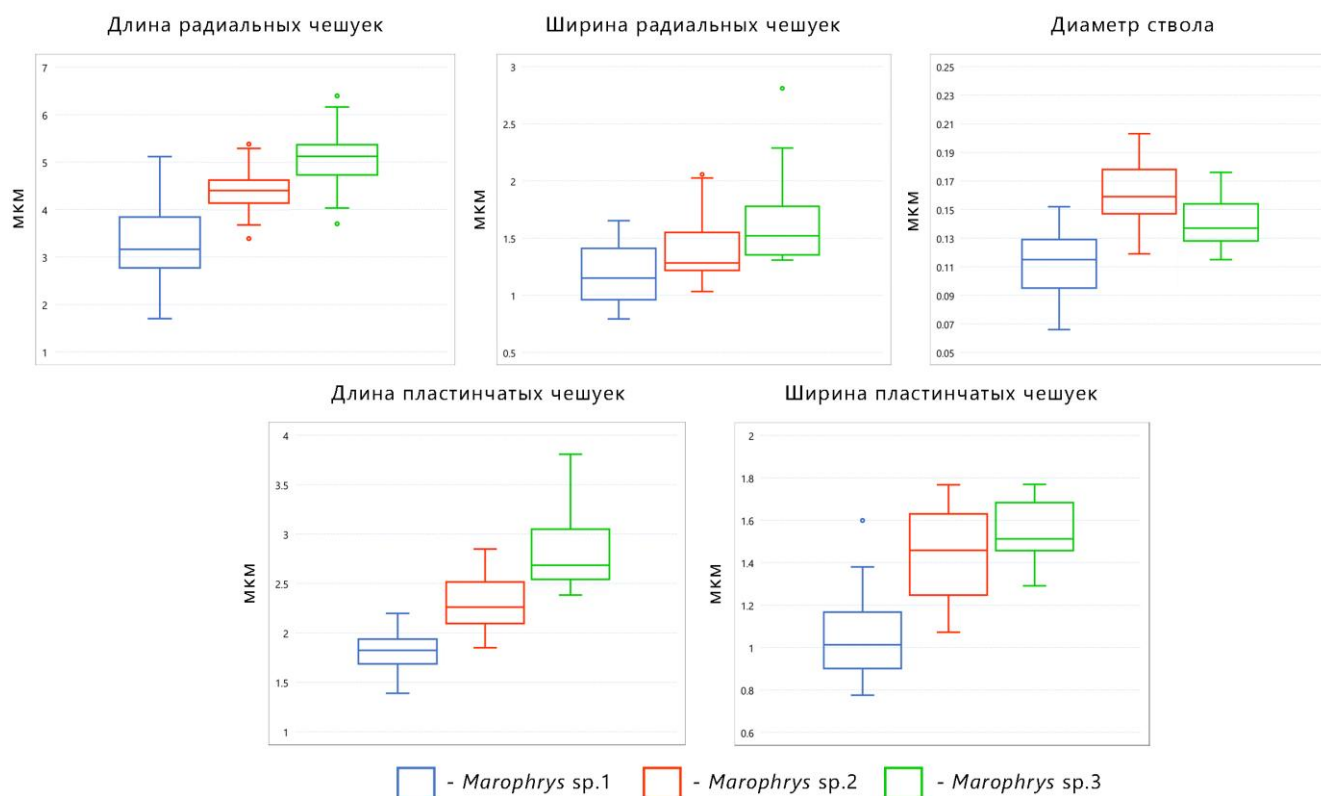
2.08 мкм. Латеральные крылья чаще всего занимают примерно половину длины ствола или немного больше. Пластинчатые чешуйки овальные, размером  $1.85\text{--}2.85 \times 1.07\text{--}1.77$  мкм. В центральной части расположено аксиальное утолщение размером  $0.73\text{--}1.39 \times 0.056\text{--}0.093$  мкм.



**Рис. 41.** А–D – *Marophrys* sp. 2: А– общий вид высушенной клетки; В, С – радиальные чешуйки; D — пластинчатая чешуйка. Е–I – *Marophrys* sp. 3. из сфагнума: Е– общий вид высушенной клетки; F–H – радиальные чешуйки; I — пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А, Е – 5; В–D, F–I – 1.

**Примечание:** Этот организм, а также *Marophrys* sp. 3 (см. ниже) имеют сходную морфологию чешуек с описанным выше *Marophrys* sp.1, но их морфометрические характеристики, такие как длина радиальных чешуек, ширина радиальных чешуек, диаметр ствола и длина и ширина пластинчатых чешуек

имеют достоверные статистические отличия (рис. 42). Для установления таксономического статуса необходимо изучение изменчивости элементов покровного скелета клонов *Marophrys* sp. 2 и *Marophrys* sp. 3 в клональных культурах, а также получение молекулярных данных (последовательность гена 18S рРНК).



**Рис. 42.** Сравнительный анализ морфологических характеристик скелетных элементов исследованных клонов рода *Marophrys* с использованием теста Краскела-Уоллиса. Уровень значимости  $p < 0.001$

### ***Marophrys* sp. 3** (рис. 41E–I, рис. 42)

**Материал:** 5 клеток из Ru-250.

**Морфология:** Клетки диаметром 9.0–10.0 мкм. Морфология кремнеземных чешуек схожа с *Marophrys* sp. 1. Радиальные чешуйки длиной 3.7–6.4 мкм, с толщиной ствола 0.12–0.18 мкм. Ширина основания 1.31–2.81 мкм. Латеральные крылья чаще всего занимают примерно половину длины ствола. Пластинчатые

чешуйки овальные, размером  $2.38\text{--}3.81 \times 1.29\text{--}1.77$  мкм. В центральной части расположено аксиальное утолщение размером  $1.06\text{--}1.76 \times 0.06\text{--}0.07$  мкм.

**Примечание:** Данный клон, в отличие от *Marophrys* sp. 1 и *Marophrys* sp. 2, был выделен из эпифитных мхов на поваленном дереве в лесопарке смешанного типа в Ярославской области, а не из солоноватоводных биотопов.

**Panacanthocystida** sp. (рис. 43)

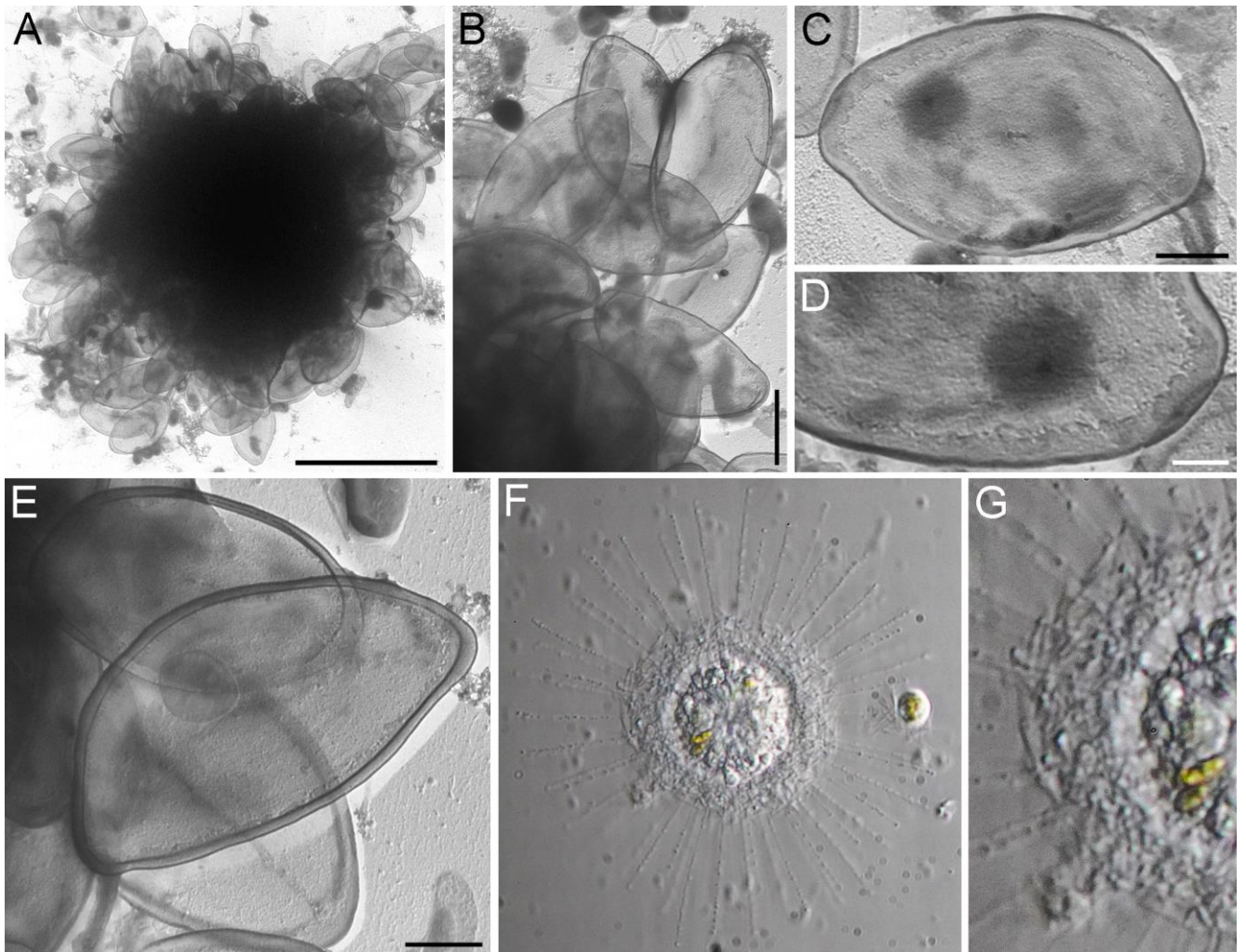
**Материал:** 4 клетки из Ru-113.

**Клон:** НМ-5Z.

**Морфология:** Клетки диаметром 18–23 мкм. Покровы клеток состоят из одного типа пластинчатых чешуек. Чешуйки эллиптические или лодковидные, размером  $3.98\text{--}6.31 \times 2.41\text{--}3.46$  мкм. По краю чешуек расположена кайма шириной 0.10–0.22 мкм в медиальной части и 0.148–0.35 мкм у полюсов. Соотношение длины к ширине чешуек равно 1.3–1.9. В центральной части имеется небольшое утолщение.

**Примечание:** Пластинчатые чешуйки данного организма имеют наибольшее сходство с чешуйками видов рода *Raphidocystis* благодаря полому загнутому краю, но отличаются от известных видов формой чешуек и узкой маргинальной каймой.

Филогенетический анализ поместил сиквенс 18S рРНК клона данного солнечника в обособленную кладу PNX1, базальнее *Yogsothothidae* внутри *Panacanthocystida* (см. рис. 113 и обсуждение в разделе 4.3). Клон QCH9 из той же клады, выделенный из прибрежных биотопов пролива Джорджии, Канада, любезно предоставлен Гордоном Лаксом (University of British Columbia). Данный клон не был изучен с помощью электронной микроскопии. Однако на периферии клетки в световой микроскоп видны многочисленные пластинчатые чешуйки (рис. 43F, G). Чешуйки не располагаются вдоль аксоподий и выглядят более вытянутыми, чем у клона НМ-5Z.



**Рис. 43.** Panacanthocystida sp., клон НМ-5Z: А – общий вид высушенной клетки; В, С, Е – пластинчатые чешуйки; D – край пластинчатой чешуйки; F–G – Клон QCH9: F – общий вид живой клетки; G – увеличенный вид покровов клетки. Масштаб, мкм: А – 10; В – 2; С, Е – 1; D – 0.5.

### 3.3 Семейство Ozanamiidae

●●●● Pterocystida Cavalier-Smith et von der Heyden, 2007, emend. Shishkin et Zlatogursky, 2018

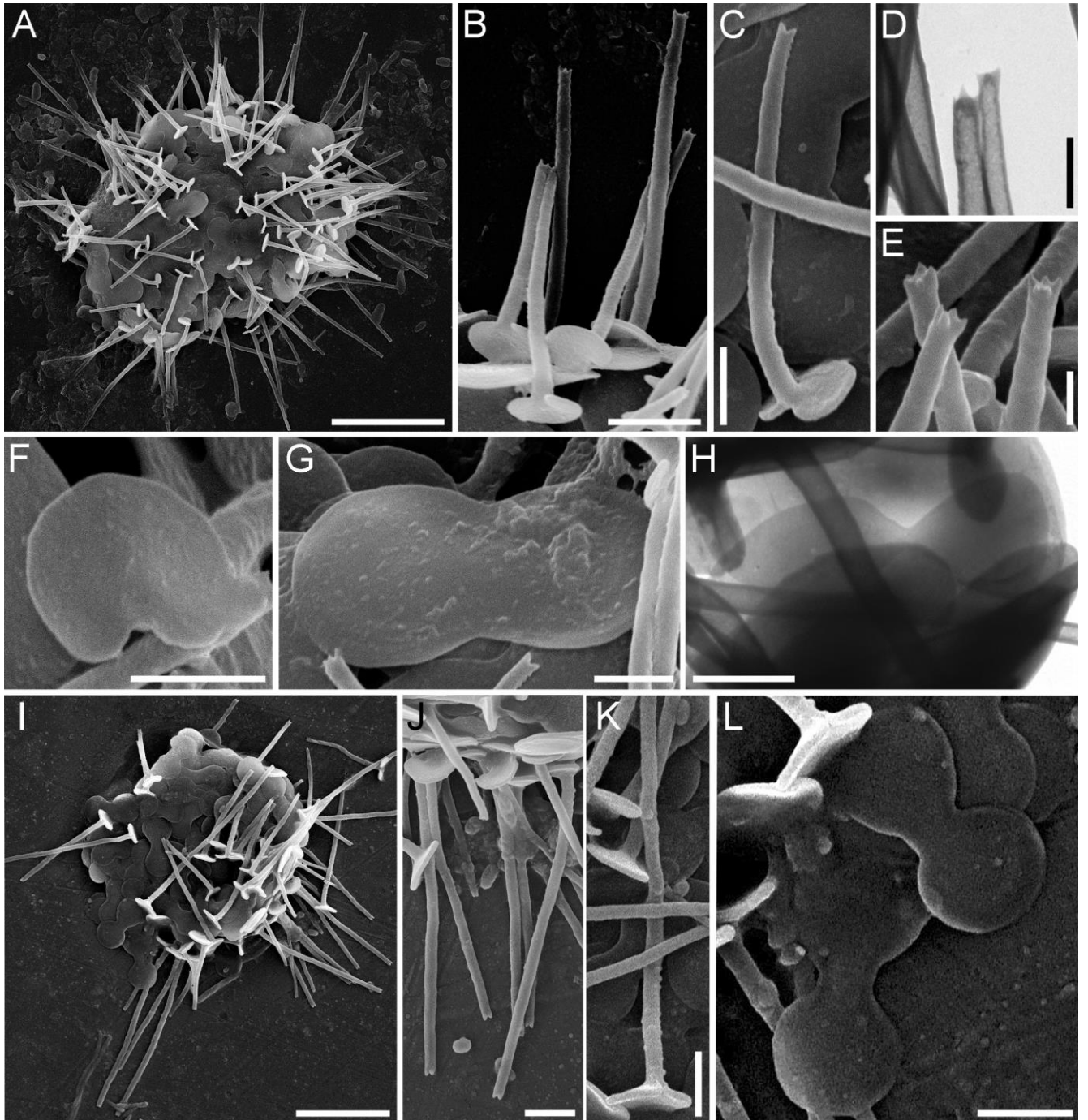
●●●●● Raphidista Shishkin et Zlatogursky, 2018

●●●●●● Семейство Ozanamiidae Shishkin, 2022

Род *Ozanamia* Shishkin, 2022

*Ozanamia symna* (Zlatogursky, 2014) Shishkin et Zlatogursky, 2022 (рис. 44А–Н)

**Материал:** 3 клетки из Vn-5; 4 клетки из Vn-23; 3 клетки из Ru5; 2 клетки из Ru-88; 3 клетки из Ru-224.



**Рис. 44.** А–Н – *Ozanamia symna* (Zlatogursky, 2014) Shishkin et Zlatogursky, 2022: А – общий вид высушенной клетки; В, С – радиальные чешуйки; D, E – апикальные части радиальных чешуек; F – базальная пластинка радиальной чешуйки; G–H – пластинчатые чешуйки. I–L – *Ozanamia* aff. *symna*: I – общий вид высушенной клетки; J, K – радиальные чешуйки; L – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, I – 10; В, J–L – 2; С, F–H – 1; D, E – 0.5.

**Морфология:** Клетки диаметром 16.8–25.9 мкм. Покровы представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 2.90–18.63 мкм, более-менее прямые, немного проксимально наклонены. Ствол чешуек диаметром 0.21–0.53 мкм, плавно сужается к апикальной части, на которой имеется 3–5 тонких зубцов. Основание радиальной чешуйки представлено базальной пластинкой сердцевидной формы диаметром 1.21–1.68 мкм. Внутренняя ее сторона имеет окаймление. Пластинчатые чешуйки 3.49–6.27 × 1.87–2.96 мкм, гантелеобразной формы, бесфактурные, за исключением множества беспорядочных папилл.

**Примечание:** В работе В.В. Златогурского (Zlatogursky, 2014) для данного вида указана длина радиальных чешуек 3.9–6.7 мкм, тогда как в нашем случае встречались более длинные чешуйки (до 18.63 мкм). Также незначительно различаются размеры пластинчатых чешуек: так, у клеток из оз. Симняховское, они имеют размеры 4.4–5.0 × 1.62–1.90 мкм, тогда в наших образцах чешуйки имели размеры 3.8–6.27 × 1.9–2.96 мкм. Данный вид впервые указан для пресных вод Вьетнама.

**Распространение:** Пресные воды России ([как *Choanocystis symna*] Zlatogursky, 2014; Prokina et al., 2017a).

*Ozanimia aff. symna* (Zlatogursky, 2014) Shishkin et Zlatogursky, 2022 (рис. 44I–L)

**Материал:** 1 клетка из Vп-38.

**Морфология:** Клетка диаметром 21.10 мкм покрыта радиальными и пластинчатыми чешуйками. Длина радиальных чешуек 6.54–18.63 мкм. Базальная пластинка сердцевидная, шириной 2.10–2.68 мкм. Ствол прямой или слегка изогнутый, толщиной 0.42–0.53 мкм, не сужающийся к дистальной части. Ближе к базальной пластинке на стволе есть небольшие выросты. Дистальная часть ствола оканчивается двумя-тремя небольшими зубцами. Пластинчатые чешуйки гладкие, гантелевидные, размером 4.63–6.27 × 2.25–2.96 мкм. Посередине имеется узкая перетяжка шириной 1.06–1.39 мкм.

**Примечание:** Исследуемый организм наиболее схож с *Ozanamia symna*, но в отличие от него, имеет более прямые радиальные чешуйки, несёт на стволе радиальных чешуек маленькие папиллы, а также имеет пластинчатые чешуйки с более выраженной перетяжкой. Также имеется сходство с *Choanocystis aculeata*, но у последнего, вместо маленьких папилл, имеются хорошо развитые пальцевидные выросты и ствол радиальной чешуйки сужается по направлению к дистальной части.

### 3.4. Семейство Choanocystidae

В работе Е. Шишкина-Скарда с соавторами (Shishkin-Skarð et al., 2022) показано, что род *Choanocystis* является *nomen invalidum*. Два вида, имеющие молекулярные данные, были перенесены в новый род *Ozanamia*, остальные же используются со старыми названиями до выяснения их положения на филогенетическом дереве центрохелид.

●●●●● Семейство Choanocystidae Cavalier-Smith et von der Heyden, 2007

Род *Choanocystis* Penard, 1904

*Choanocystis aculeata* (Hertwig et Lesser, 1874) Siemensma et Roijackers, 1988  
(рис. 45A–D)

**Материал:** 1 клетка из Ru-90.

**Морфология:** Клетки диаметром ~42 мкм. Покровы клеток представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 6.56–13.80 мкм. Базальные основания чешуек сердцевидные, диаметром 2.42–2.71 мкм. Ствол чешуек полый, диаметром 0.21–0.71 мкм, сужающийся к дистальному концу. У основания ствола имеются пальцевидные выросты длиной 0.16–0.57 мкм и толщиной 0.19–0.23 мкм. Пластинчатые чешуйки узкие, сильно вытянутой формы, размером 8.60–10.24 × 2.22–2.70 мкм.

**Примечание:** Исследованные покровы образца наиболее схожи с первоописанием Гертвига и Лессера (Hertwig, Lesser, 1874) формой и размерами удлинённых пластинчатых чешуек. Похожая морфология также отмечена в других



работах (Wujek, 2005, Dürrschmidt, 1985; Siemensma, Roijackers, 1988a). Форму *Choanocystis aculeata* с короткими гантелевидными пластинчатыми чешуйками, ввиду значительных различий, следует выделить в отдельный подвид или вид. В данной работе мы описываем его как *Choanocystis aff. aculeata* (см. ниже).

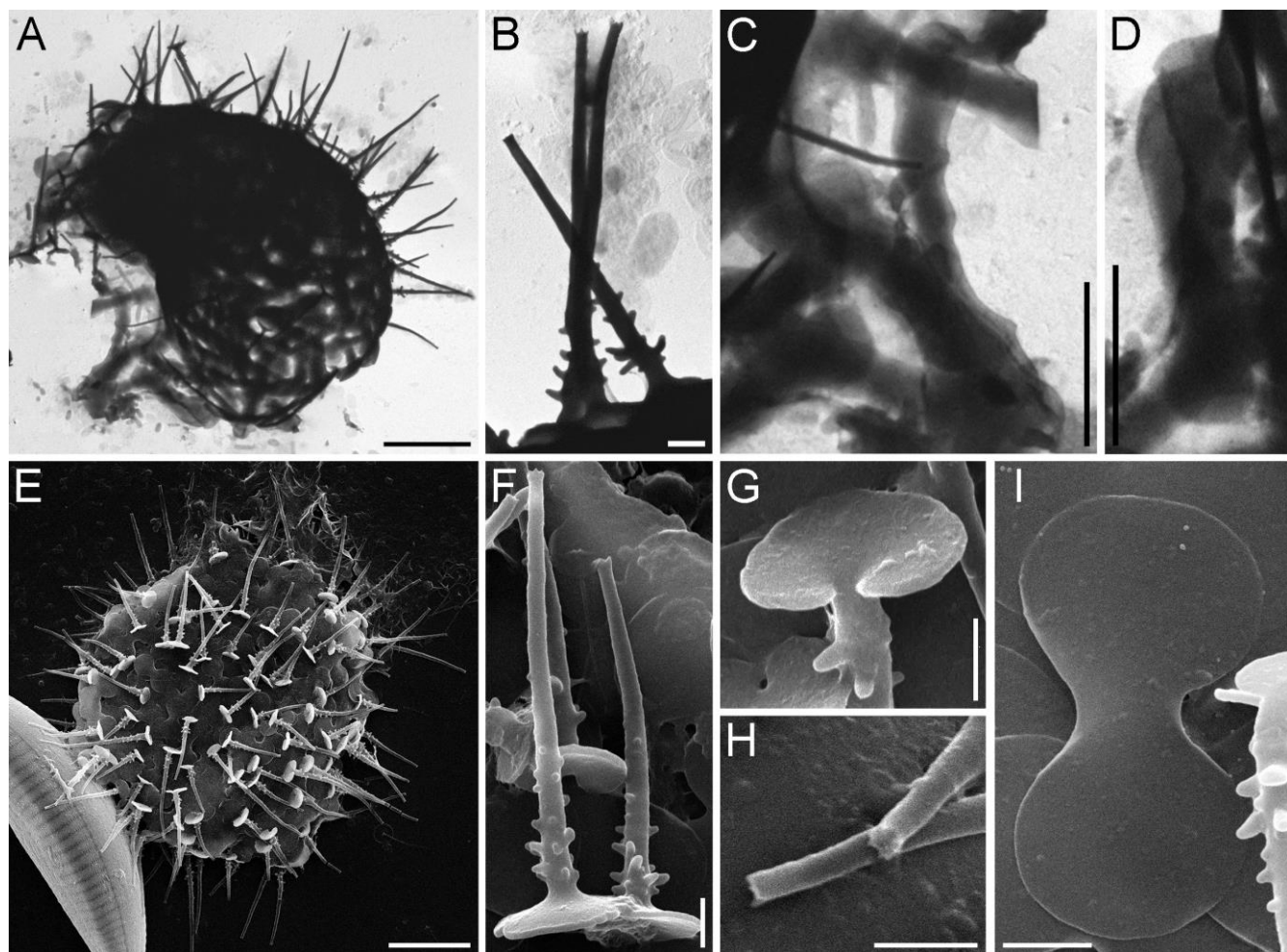
**Распространение:** *Choanocystis aculeata* отмечен в пресных водах США (Wujek, 2003, 2005, 2006), Канады [фоссилизированные чешуйки] (Silver and Lott, 2023); [как *Acanthocystis serrata*] (Nicholls, 1983), Нидерландов (Siemensma, Roijackers, 1988a), Нигерии (Wujek et al., 2011), Эстонии (Mikrjukov, 1993a), Европейской части России и Крыма (Микрюков, 1993b; Микрюков, 1999), Индии (Wujek, Saha, 2006), Австралии (Croome, 1986) и Чили (Dürrschmidt, 1985).

*Choanocystis aff. aculeata* (Hertwig et Lesser, 1874) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 45E–I)

**Материал:** 1 чешуйка из Ву-1; 1 клетка из Vп-32; 1 клетка из Ру-60.

**Морфология:** Диаметр клеток ~38 мкм. Покровы состоят из радиальных и пластинчатых чешуек. Радиальные чешуйки состоят из полого цилиндрического ствола, который асимметрично сидит на округлом уплощенном основании. Длина ствола 6.0–13.7 мкм, диаметр проксимальной части 0.47–0.60 мкм, диаметр дистальной части 0.20–0.29 мкм. Проксимальная часть (1/3 всей длины) с круглыми пальцевидными выростами (длиной 0.11–0.49 мкм, диаметром 0.05–0.39 мкм). Вершина радиальной чешуйки разделена на 4–7 зубцов. Основание диаметром 1.69–2.47 мкм, с небольшой выемкой. Гантелеобразные пластинчатые чешуйки длиной 4.36–5.47 мкм, ширина расширенной части 2.57–3.05 мкм, ширина суженной центральной части 0.88–1.73 мкм.

**Примечание:** Морфология покровных элементов согласуются с предыдущими описаниями *Choanocystis aculeata* с гантелевидными пластинчатыми чешуйками. К. Николс (Nicholls, 1983) описал более длинные выросты на стволе (до 0.7 мкм); Р. Крум (Croome, 1986) наблюдал отсутствие выростов на чешуйках некоторых клеток. Данный вид впервые отмечен для водоемов и водотоков Беларуси и Вьетнама.



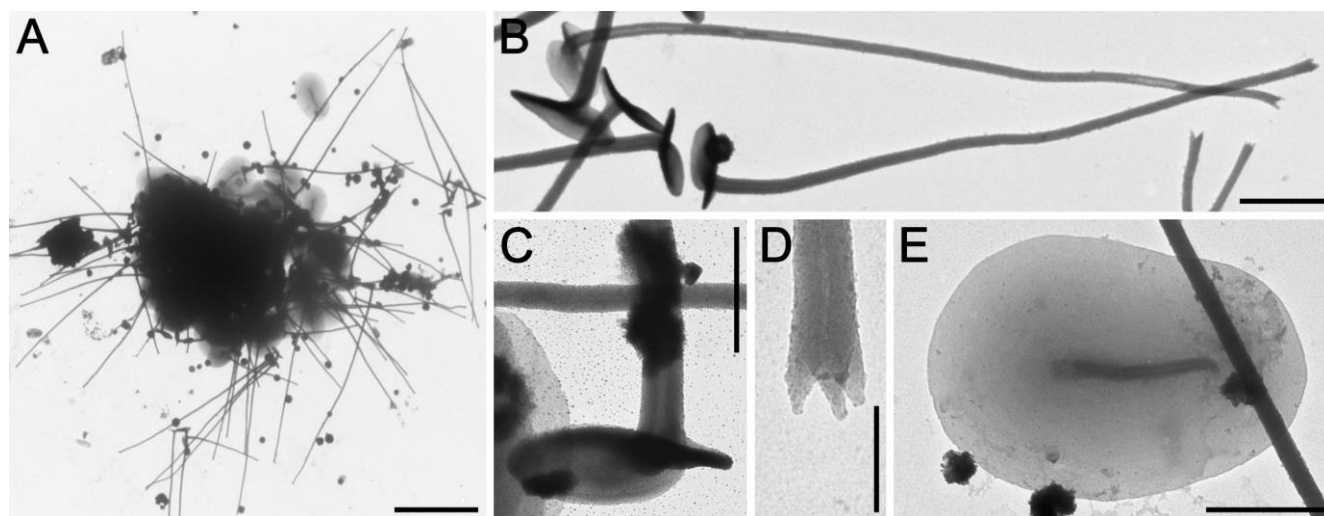
**Рис. 45.** A–D – *Choanocystis aculeata* (Hertwig et Lesser, 1874) Siemensma et Roijackers, 1988: A – фрагмент высушенной клетки; B – радиальные чешуйки; C, D – пластинчатые чешуйки. E–I – *Choanocystis aff. aculeata* (Hertwig et Lesser, 1874) Siemensma et Roijackers, 1988: E – общий вид высушенной клетки; F – радиальные чешуйки; G – базальная пластинка радиальной чешуйки; H – дистальные части радиальных чешуек; I – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: A, E – 10; C, D – 5; B, F–I – 1.

***Choanocystis cordiformis parvula* Dürschmidt, 1987 (рис. 46)**

**Материал:** 1 клетка из пробы Kr-3.

**Морфология:** Поверхность клеток покрыта радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки состоят из полого цилиндрического ствола и цилиндрической базальной пластинки. Ствол прямой, плавно заостряется к дистальной части и оканчивается вершиной с тремя зубцами. Длина ствола 4.26–14.45 мкм, диаметр ствола 0.11–0.14 мкм. Базальная пластинка диаметром 0.92–1.45 мкм. Овальные пластинчатые чешуйки 3.34–3.40 × 2.03–2.35 мкм имеют

гладкую поверхность, тонкую маргинальную кайму и хорошо выраженное аксиальное утолщение размером  $1.55\text{--}1.71 \times 0.14\text{--}0.20$  мкм.



**Рис. 46.** *Choanocystis cordiformis parvula* Dürschmidt, 1987: А – общий вид высушенной клетки; В – радиальные чешуйки; С – базальная пластинка радиальной чешуйки; D – дистальная часть радиальной чешуйки; E – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А – 10; В, E – 1; С – 0.5; D – 0.1.

**Примечание:** Изученный организм наиболее похож на *Choanocystis cordiformis parvula* описанный М. Дюршмидт (Dürschmidt 1987a). Размеры клеток в оригинальном описании около 10 мкм. Радиальные чешуйки прямые и плавно заостряющиеся, 6–8 мкм в длину, с 2–4 апикальными зубцами. Пластинчатые чешуйки гладкие,  $2.3\text{--}3.2 \times 1.5\text{--}1.8$  мкм. К.А. Микрюков (2002) счел *Ch. cordiformis* ssp. *parvula* младшим синонимом *Ch. perpusilla* (Petersen et Hansen, 1960) Siemensma, 1991. Однако, *Ch. perpusilla* отличается наличием всего двух зубцов на вершине радиальных чешуек (Croome et al., 1987; Vørs, 1992; Mikrjukov, 1993b; Tong et al., 1997; Леонов, Плотников, 2009; Леонов, 2010б; Шатилович и др., 2010; Леонов, Мыльников, 2012; Prokina, Mylnikov, 2019; Prokina et al., 2020).

Данный вид обнаружен впервые после его описания М. Дюршмидт в 1987 году. Вид впервые указан для морских вод Южной Кореи (Японское море).

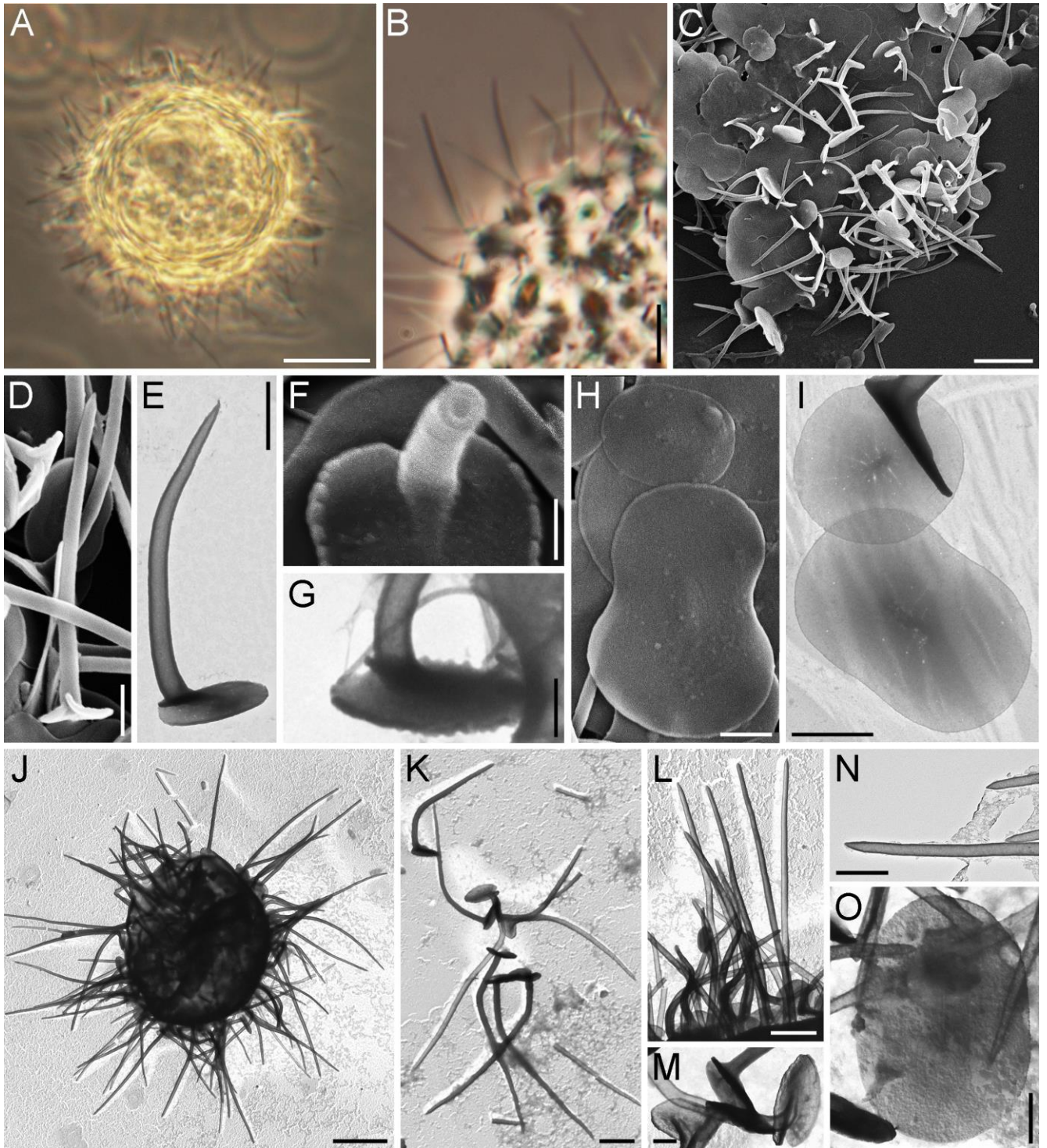
**Распространение:** Пресные воды Шри-Ланки (Dürschmidt, 1987a); Японское море (Zagumyonny et al., 2020b).

*Choanocystis pelagica* (Ostenfeld, 1904) Mikrjukov, 1994 (рис. 47A–I)

**Материал:** 4 клетки из K1-1.

**Морфология:** Диаметр живых клеток 23.8–25.5 мкм. Поверхность клеток покрыта пластинчатыми и радиальными чешуйками. Радиальные чешуйки состоят из полого цилиндрического ствола и сердцевидной базальной пластинкой. Ствол длиной 4.05–9.66 мкм и 0.25–0.40 мкм шириной, изогнутый проксимально и сужающийся дистально, заканчивающийся заостренной верхушкой. Базальная пластинка шириной 1.75–2.15 мкм. Некоторые базальные пластинки радиальных чешуек имеют выраженную маргинальную кайму. Пластинчатые чешуйки 3.32–6.55 × 2.35–3.89 мкм, от овальных до грушевидных, со срединным вдавливанием и небольшим аксиальным утолщением (0.13–1.17 × 0.03–0.18 мкм). На поверхности чешуек папилл не обнаружено.

**Примечание:** К. Остенфельд (Ostenfeld, 1904) описал этот вид как *Acanthocystis pelagica*, используя данные световой микроскопии. К.А. Микрюков (Mikrjukov, 1994a) представил уточнение диагноза этого вида на основе данных электронной микроскопии и перевел его в род *Choanocystis*. В другом исследовании, К.А. Микрюков (Mikrjukov, 1994b) представил описание сходного организма, посчитав его *Ch. pelagica*, и дополнил диагноз. Наблюдаемые К.А. Микрюковым клетки отличаются от клеток, обнаруженных К. Остенфельдом (Ostenfeld, 1904) в 4–5 раз более короткими радиальными чешуйками и в 2 раза более короткими пластинчатыми чешуйками. Учитывая столь значительные различия в размерах чешуек, мы предполагаем, что К.А. Микрюков и К. Остенфельд описали два разных вида. Кроме того, имеются существенные различия в морфологии клеточных чешуек центрохелид, описанных К.А. Микрюковым (Mikrjukov, 1994a,b), которые были выделены из морского аквариума МГУ и из пролива Великая Салма Белого моря. Эти два организма могут принадлежать к двум разным видам, на что справедливо указали Т. Кавалье-Смит и С. фон дер Хейден (Cavalier-Smith, von der Heyden, 2007). Необходимы молекулярные данные, чтобы разрешить эту неопределенность. Наши морфологические наблюдения соответствуют описанию *Ch. pelagica* из морского



**Рис. 47.** А–І – *Choanocystis pelagica* (Ostenfeld, 1904) Mikrjukov, 1994: А, В – общий вид живой клетки; С – общий вид высушенной клетки; D, Е – радиальные чешуйки; F, G – базальные пластинки радиальных чешуек; H, I – пластинчатые чешуйки. J–O – *Choanocystis* aff. *pelagica* (Ostenfeld, 1904) Mikrjukov, 1994: J – общий вид высушенной клетки; K, L – радиальные чешуйки; M – базальные пластинки радиальных чешуек; N – дистальные концы радиальных чешуек; O – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А – 10; В, С, J – 5; K, L – 2; D, Е, H, I, N, O – 1; F, G, M – 0.5.

аквариума (Mikrjukov, 1994a). Н.Г. Косолапова и А.П. Мыльников (Kosolarova, Mylnikov, 2015) отметили *Choanocystis aff. pelagica* в пресных водах Монголии. Однако этот организм сильно отличается от типового материала *Choanocystis pelagica* наличием пяти зубов на вершине ствола и обитанием в пресной воде. Вид впервые указан для морских вод Южной Кореи (Японское море).

**Распространение:** Морской аквариум МГУ им. М.В. Ломоносова (Mikrjukov, 1994a), Японское море (Zagumyonnyi et al., 2020b).

*Choanocystis aff. pelagica* (Ostenfeld, 1904) Mikrjukov, 1994 (рис. 47J–O)

**Материал:** 3 клетки из Ru-205.

**Морфология:** Клетки диаметром около 13–16 мкм. Поверхность клетки покрыта пластинчатыми и радиальными чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 7.38–15.02 мкм. Полюс ствол диаметром 0.24–0.38 мкм плавно сужается к острой верхушке. Ствол ровный или изогнут в дистальной части длины), ассиметрично сидит на сердцевидной базальной пластинке шириной 1.32–2.16 мкм. Пластинчатые чешуйки эллиптические, 3.55–4.11 × 1.98–2.83 мкм с аксиальным утолщением.

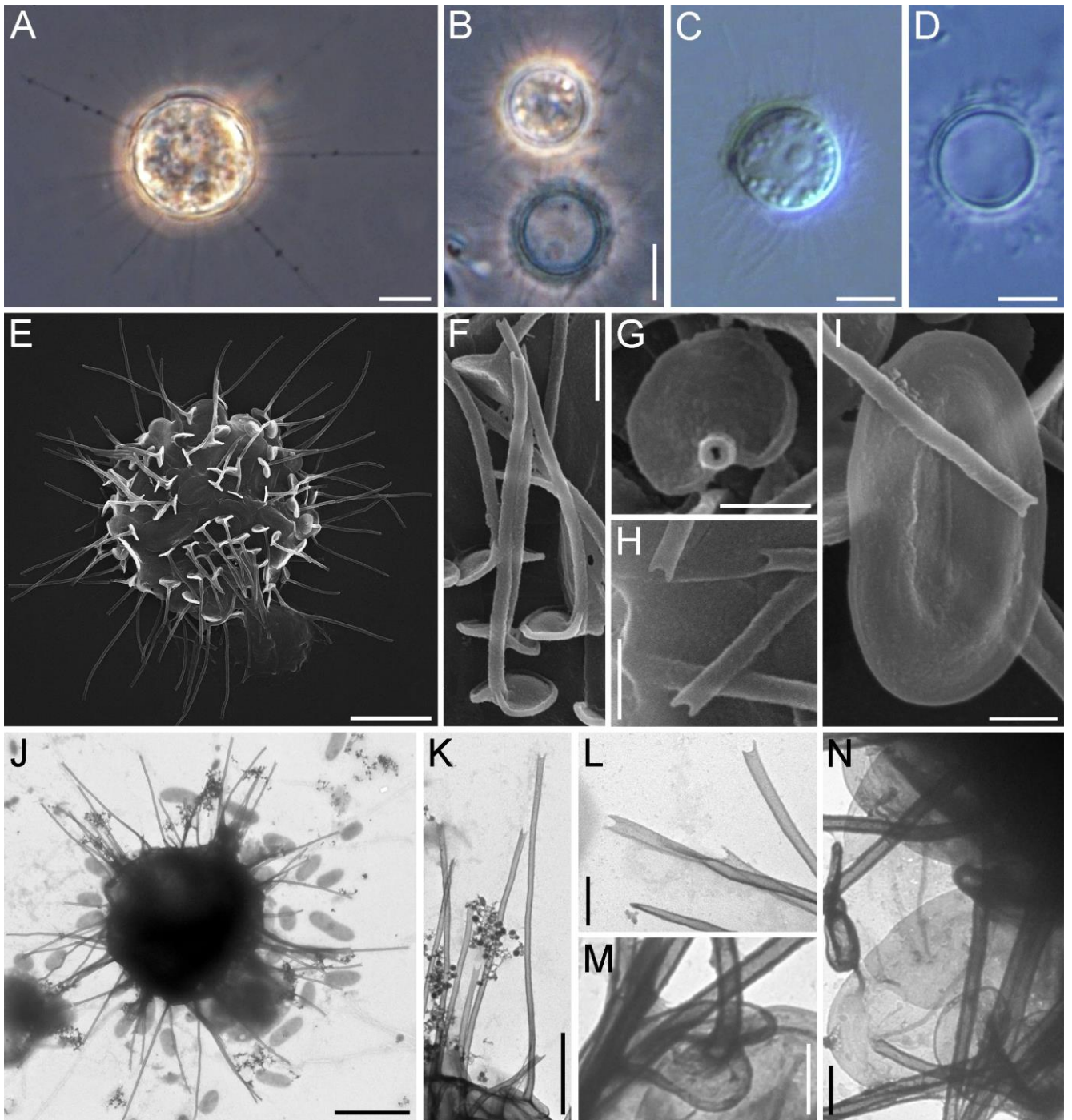
**Примечание:** Строение и размерные характеристики исследованных чешуек совпадают с отмеченными К.А. Микрюковым из проб Кандалакшского залива Белого моря (Mikrjukov, 1994b). О проблеме идентификации *Choanocystis pelagica* см. выше.

*'Choanocystis perpusilla'* (Petersen et Hansen, 1960) Siemensma, 1991 (рис. 48)

**Материал:** 7 клеток из Ru-8; 16 клеток из Ru-24; 4 клетки из Ru-88; 2 клетки из Ru-205; 15 клеток из Ua-21.

**Клон:** HF-63Z; HF-65Z.

**Морфология:** Диаметр клеток 8.9–15.7 мкм. Поверхность клеток покрыта радиальными и пластинчатыми чешуйками. Длина радиальных чешуек 1.43–10.00 мкм. Они состоят из полого цилиндрического ствола 0.13–0.23 мкм шириной, ассиметрично сидящего на сердцевидной базальной пластинке шириной 0.76–1.56



**Рис. 48.** А–I – *Choanocystis perpusilla* (Petersen et Hansen, 1960) Siemensma, 1991: А–D – живые клетки; Е, J – общий вид высушенной клетки; F, K – радиальные чешуйки; G, M – базальные пластинки радиальных чешуек; H, L – дистальные концы радиальных чешуек; I, N – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А–Е, J – 5; K – 2; F – 1; G–I, L–N – 0.5.

мкм с хорошо выраженной маргинальной каймой. Ствол радиальных чешуек не прямой, оканчивается 2 маленькими зубцами на дистальной части. Пластинчатые чешуйки овальные или яйцевидные, размером  $1.36\text{--}3.74 \times 0.90\text{--}2.10$

мкм с заметным вдавливанием в центральной части. Аксиальное утолщение 0.53–1.51 × 0.050–0.093 мкм.

**Примечание:** Со времени первоописания вида *Ch. perpusilla* было найдено множество морфологически сходных организмов. Их главной общей морфологической особенностью было наличие двух зубцов на вершине радиальных чешуек. Однако, такие особенности как форма пластинчатых чешуек, наличие аксиального утолщения, длина радиальных чешуек и степень сужения ствола радиальных чешуек сильно варьируют (Gerasimova, 2022). Е.А. Герасимова (Gerasimova, 2022) описала *Choanocystis mylnikovi*, который схож с приведенными здесь экземплярами аксиальным утолщением на пластинчатых чешуйках и более длинными радиальными чешуйками по сравнению с оригинальным описанием (2.0–12.9 мкм против 2.0–4.5 мкм в первоописании). Однако *Ch. mylnikovi* отличается от наших изолятов большей длиной радиальных чешуек, более выраженным аксиальным утолщением и наличием сужения на вершине радиальных чешуек. Кроме того, *Ch. mylnikovi* был выделен из соленых (20–22 ‰) вод реки Тузлукколь, в то время как наши изоляты являются пресноводными. В связи с отсутствием молекулярных данных и информации об изменчивости скелетных элементов *Ch. perpusilla* и *Ch. mylnikovi*, точная идентификация исследованного изолята затруднена. Морфология и размеры наблюдаемых чешуек наиболее близки к описаниям *Choanocystis perpusilla* в работах М.М. Леонова (2010б) и К.И. Прокиной с соавторами (Prokina et al., 2020). Этот вид был обнаружен в Украине впервые.

Филогенетический анализ проведенный по сиквенсам 18S рРНК клонов HF-63Z и HF-65Z поместил их в кладу X6 внутри Pterista (см. рис. 109, рис. 110 и обсуждение в разделе 4.1).

**Распространение:** Пресные воды Чили (Dürschmidt, 1985; Prokina et al., 2019), Дании (Petersen, Hansen, 1960), России (Леонов, Плотников, 2009; Леонов, 2010б; Шатилович и др., 2010; Леонов, Мыльников, 2012) Украины (Zagumyonnyi et al., 2022) и Вьетнама (Prokina et al., 2020); солоноватые воды Балтийского моря,



3–5‰ (Vørs, 1992); морские воды Антарктики (Эллис-фьорд), 38‰ (Croome et al., 1987).

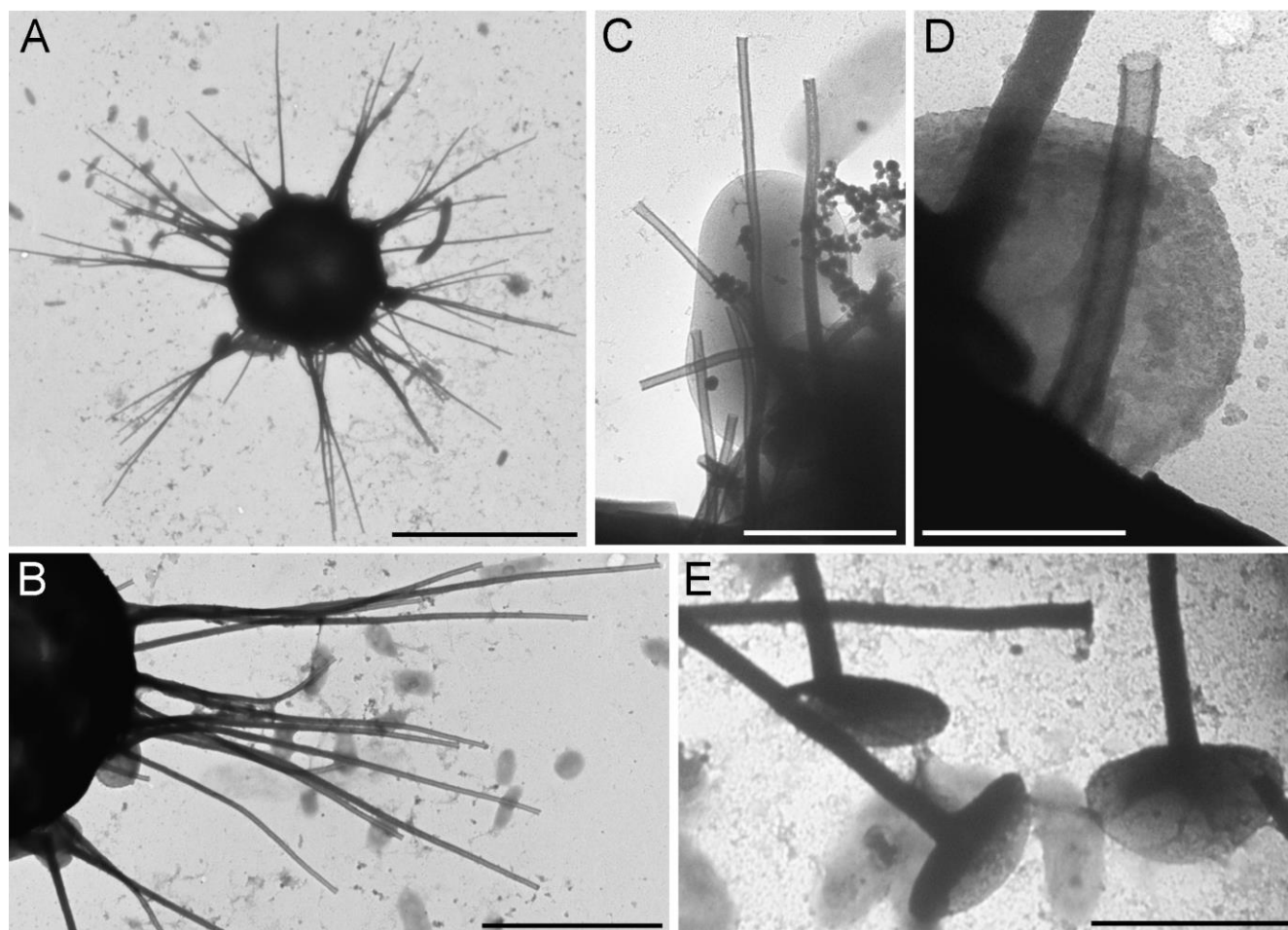
***Choanocystis rotundata*** (Nicholls, 1983) Siemensma, 1991 (рис. 49)

**Материал:** 7 клеток из Ru-25.

**Морфология:** Клетки диаметром 8.8–18.4 мкм. Поверхность клеток покрыта радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 3.67–14.28 мкм. Полый прямой не сужающийся ствол шириной 0.11–0.21 мкм отходит эксцентрично от широкой округлой базальной пластинки диаметром 0.82–1.98 мкм. Апикальная часть ствола тупо срезана, на его вершине расположены около 14 мелких округлых зубцов длиной 7–9 нм. Пластинчатые чешуйки эллиптические, 2.55–3.52 × 1.58–2.28 мкм, или с небольшой медиальной перетяжкой. Маргинальная кайма не выражена, аксиальное утолщение 0.98–1.48 × 0.10–0.12 мкм.

**Примечание:** Морфология и размеры клеток соответствуют первоописанию (Nicholls, 1983). М.М. Леонов и А.О. Плотников (2009) в своей работе отметили клетки с большим диаметром базальных пластинок радиальных чешуек (2.8–3.5 мкм), значительно большими размерами пластинчатых чешуек (5.0–5.4 × 2.8–3.2 мкм), и отсутствием аксиального утолщения на пластинчатых чешуйках. Вид впервые отмечен для Байкальского региона и азиатской части России. Данный организм был описан К. Николсом из пресноводного озера в Канаде как *Acanthocystis rotundata* Nicholls, 1983. В 1988 году Ф. Сименсма и Р. Роджейкерс выделили из рода *Acanthocystis* еще два рода: *Choanocystis* и *Pterocystis*. В составе рода *Choanocystis* они дополнили диагнозы *Ch. lepidula* Penard, 1904 и произвели комбинацию *A. aculeata* Hertwig et Lesser 1874. В своей монографии Ф. Сименсма (Siemensma, 1991) указывает следующее название для этого вида: *Choanocystis rotundata* (Nicholls, 1983) Siemensma, Roijackers, 1988. Однако в статье 1988 года, комбинация данного вида сделана не была, базионим *Acanthocystis rotundata* Nicholls, 1983 в тексте не упоминается. К.А. Микрюков в своей монографии 2001 года (Микрюков, 2001) при описании *Ch. rotundata* указывает: *Choanocystis*

*rotundata* (Nicholls, 1983) Dürschmidt, 1987, что также считается неверным, так как в своей работе М. Дюршмидт также комбинировала данный вид и не дополняла его диагноз. Мы считаем правильным указывать данный вид как *Choanocystis rotundata* (Nicholls, 1983) Siemensma, 1991, так как только в работе 1991 года Ф. Сименсма указал данный вид с библиографической ссылкой и базионимом.



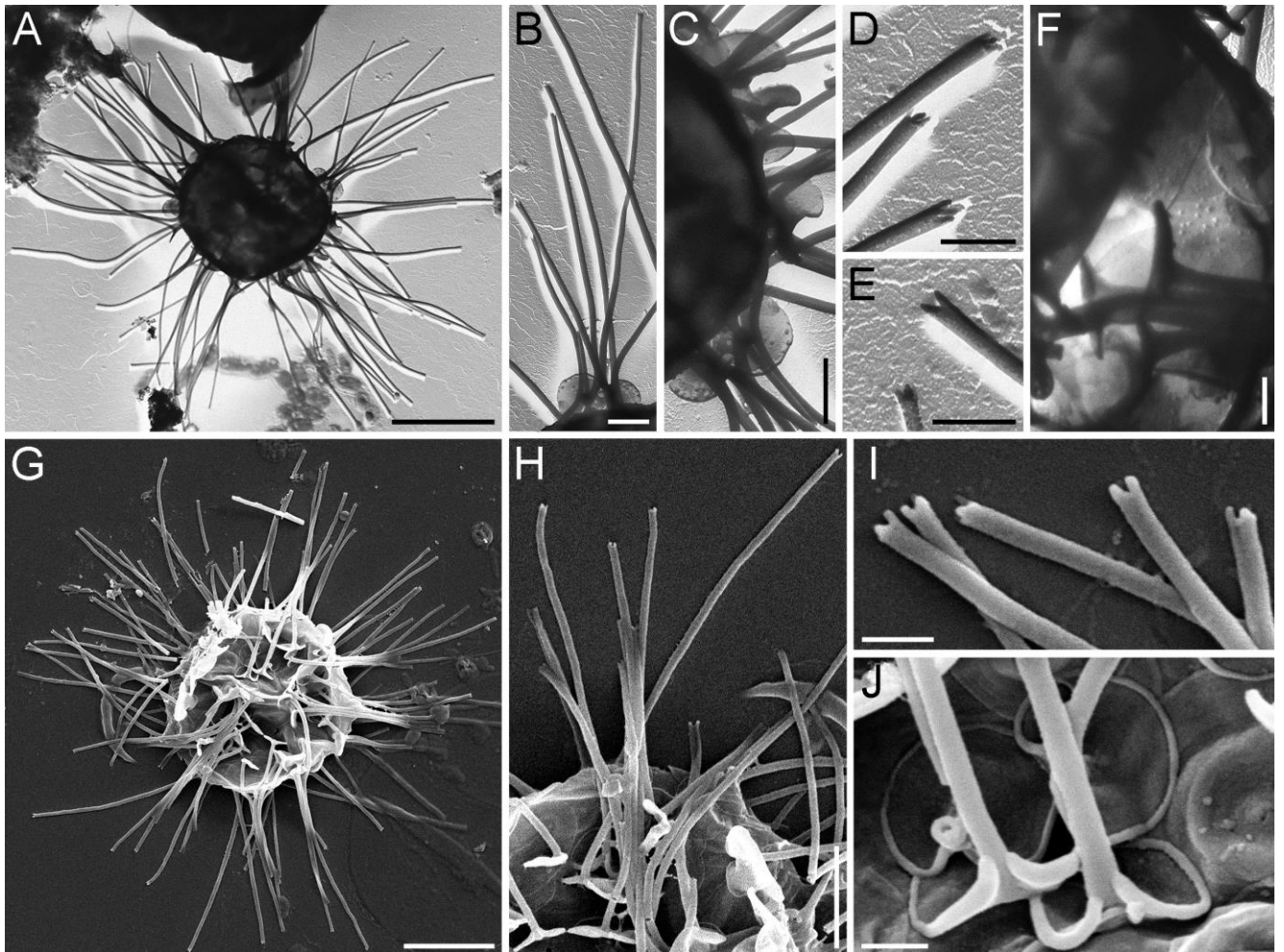
**Рис. 49.** *Choanocystis rotundata* (Nicholls, 1983) Siemensma, 1991: А – общий вид высушенной клетки; В – участок высушенной клетки; С – радиальные и пластинчатая чешуйки; D – апикальная часть радиальной чешуйки; E – базальные пластинки радиальных чешуек. Масштаб, мкм: А – 10; В – 5; С, E – 2; D – 0.5.

**Распространение:** Пресные воды Канады (Nicholls, 1983a), Чили, Малайзии, Новой Зеландии, Шри-Ланки (Dürschmidt, 1987a), России (Mikrjukov, 1993b; Леонов, Плотников, 2009; Леонов, 2012).

*'Choanocystis' sp. 1* (рис. 50А–F)

**Материал:** 6 клеток из Ru-111.

**Морфология:** Диаметр клеток около 7 мкм. Поверхность клеток покрыта радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длинные, 6.07–10.7 мкм в длину, превышают диаметр клетки. Они состоят из сердцевидных базальных пластинок диаметром 1.08–1.30 мкм и полого прямого или несколько искривленного ствола. Диаметр ствола сужается от основания (0.12–0.23 мкм) к дистальному концу (0.09–0.16 мкм). На дистальном конце ствол оканчивается двумя-тремя (чаще тремя) небольшими зубцами. Часть базальных пластинок имеет



**Рис. 50.** А–F – *'Choanocystis' sp. 1*: А – общий вид высушенной клетки; В – радиальные чешуйки; С – базальные пластинки радиальных чешуек; D, E – дистальные концы радиальных чешуек; F – пластинчатые чешуйки. G–J – *'Choanocystis' sp. 2*: G – общий вид высушенной клетки; H – радиальные чешуйки; I – дистальные концы радиальных чешуек; J – базальные пластинки радиальных чешуек. Масштаб, мкм: А, G, H – 5; В, С – 1; D–F, I, J – 0.5.

на стороне, ближе расположенной к стволу, некоторое количество округлых папилл. Пластинчатые чешуйки эллиптические,  $2.5\text{--}2.8 \times 1.7\text{--}1.8$  мкм, с небольшим аксиальным утолщением.

**Примечание:** Клетки с радиальными чешуйками, превышающими диаметр клетки, на внутренней стороне базальных пластинок которых есть нерегулярные папиллы, а на вершине ствола 2–3 острых зубца, в литературе не описаны.

**‘*Choanocystis*’ sp. 2** (рис. 50G–J)

**Материал:** 1 клетка из Ru-166.

**Морфология:** Клетка диаметром 9 мкм. Радиальные чешуйки длиной 6.0–9.9 мкм. Ствол полый, диаметром 0.17–0.24 мкм, не сужается к дистальной части. Вершина ствола оканчивается тремя маргинальными зубцами длиной 0.064–0.11 мкм и шириной 0.056–0.086 мкм. Проксимальная часть ствола ассиметрично расположена на сердцевидной базальной пластинке шириной 1.12–1.55 мкм. Базальная пластинка бесфактурная, с маргинальной каймой шириной 0.063–0.078 мкм. Пластинчатые чешуйки эллиптические  $2.76\text{--}3.13 \times 1.45\text{--}1.97$  мкм с медиальным вдавливанием и аксиальным утолщением  $0.91\text{--}1.40 \times 0.077\text{--}0.097$  мкм.

**Примечание:** Вид близок к *Ch. perpusilla*, однако отличается от него наличием трех коротких апикальных зубцов на вершине ствола радиальных чешуек.

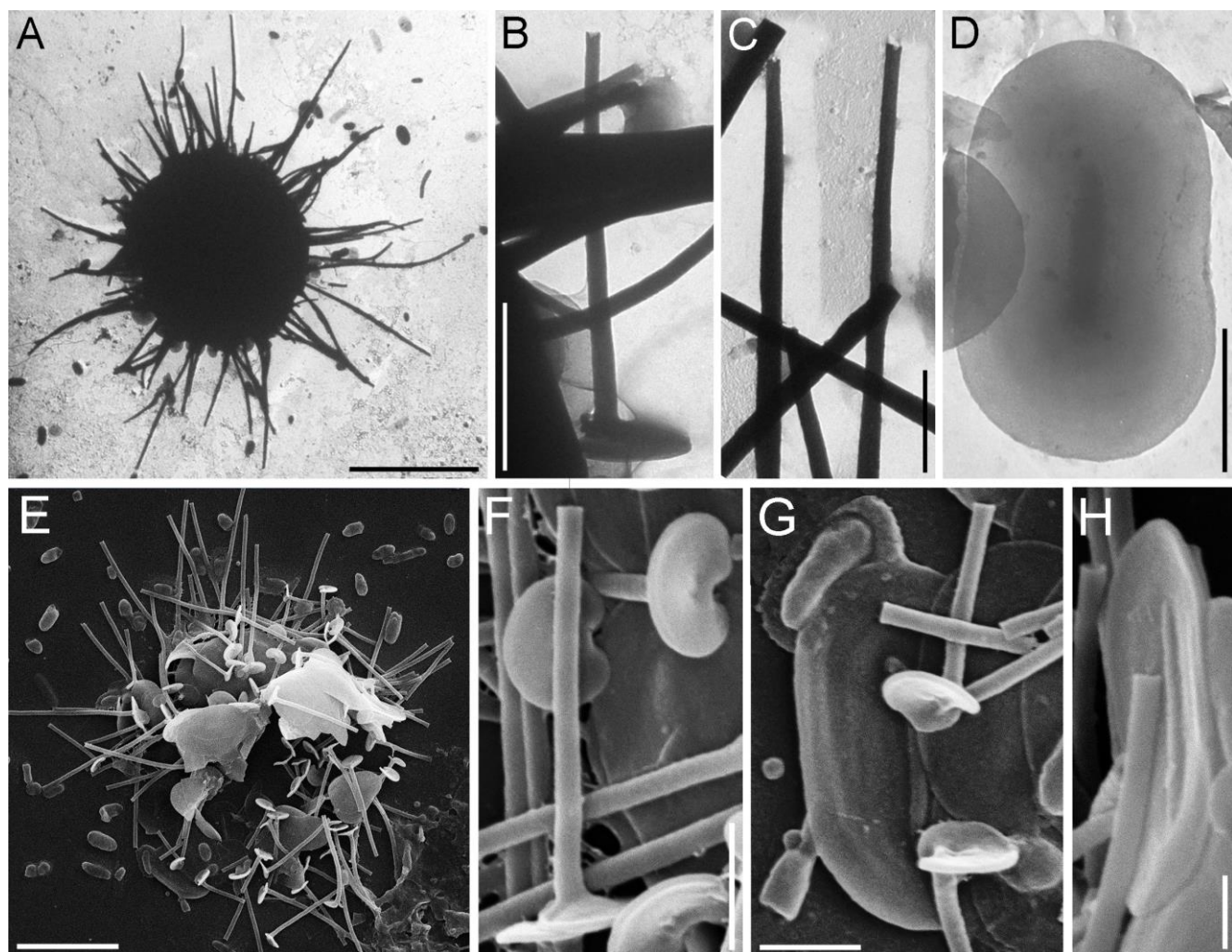
**‘*Choanocystis*’ sp. 3** (рис. 51A–D)

**Материал:** 2 клетки из Vn-21.

**Морфология:** Клетки 14.7–21.9 мкм. Внешний скелет представлен радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 4.34–15.02 мкм, состоят из полого ствола и базальной пластинки. Ствол прямой, 0.19–0.34 мкм в диаметре, немного сужается к дистальному тупо срезанному концу с неровным краем. Базальная пластинка сердцевидная, шириной 1.16–2.26 мкм. Пластинчатые чешуйки размером  $2.72\text{--}4.33 \times 1.72\text{--}2.41$  мкм эллиптические, с

небольшой медиальной перетяжкой. В центральной части расположено аксиальное утолщение размером  $0.99\text{--}1.13 \times 0.14\text{--}0.23$  мкм.

**Примечание:** Данный вид строением и размерами скелетных элементов более всего напоминает *Ch. rotundata*, однако в отличие от него имеет сужающиеся к дистальному концу более широкие стволы радиальных чешуек, которые оканчиваются тупо срезанной верхушкой с несколькими «сколами», а также пластинчатые чешуйки с более широким аксиальным утолщением.



**Рис. 51.** А–D – ‘*Choanocystis*’ sp. 3: А – общий вид высушенной клетки; В – радиальная чешуйка; С – дистальные части радиальных чешуек; D – пластинчатая чешуйка. Е–Н – ‘*Choanocystis*’ sp. 4: Е – общий вид высушенной клетки; F – радиальные чешуйки; G, H – радиальные и пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, Е – 10; В – 2; С, D, F, G – 1; H – 0.5.

**'Choanocystis' sp. 4** (рис. 51E–H)

**Материал:** 1 клетка из Ru-100; 1 клетка из Ru-182.

**Морфология:** Клетка диаметром 10–12 мкм. Покровы представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 3.16–8.15 мкм, состоят из базальной пластинки и ствола. Базальная пластинка шириной 0.86–1.31 мкм имеет сердцевидную форму с хорошо заметной маргинальной каймой. От базальной пластинки эксцентрично отходит полый ровный широкий ствол шириной 0.19–0.24 мкм. Ствол не сужается, в проксимальной части тупо срезан. Пластинчатые чешуйки эллиптические, размером 2.50–3.58 × 1.74–2.10 мкм. В центральной части хорошо развитое широкое аксиальное утолщение размером 1.20–1.69 × 0.11–0.17 мкм, маргинальная кайма незначительная.

**Примечание:** Данный вид схож с описанием *Ch. lepidula* данным Ф. Сименсмой и Р. Ройджекерсом (Siemensma, Roijackers, 1988) ввиду наличия усеченной верхушки радиальных чешуек без зубцов, а также аксиального утолщения на пластинчатых чешуйках. Однако, в отличие от *Ch. lepidula* данный организм имеет прямые стволы, более широкий диапазон длины радиальных чешуек (3.16–8.15 мкм против 7.1–9.5 мкм в переописании), меньший размер базальной пластинки (0.86–1.31 мкм против 1.7–1.8 мкм в переописании), меньшие размеры пластинчатых чешуек (2.50–3.58 × 1.74–2.10 мкм против 4.2–5.2 × 2.3 мкм в переописании). С другими известными видами изученный организм имеет еще больше различий. Все вышеперечисленное позволяет считать данного солнечника представителем ранее не описанного вида.

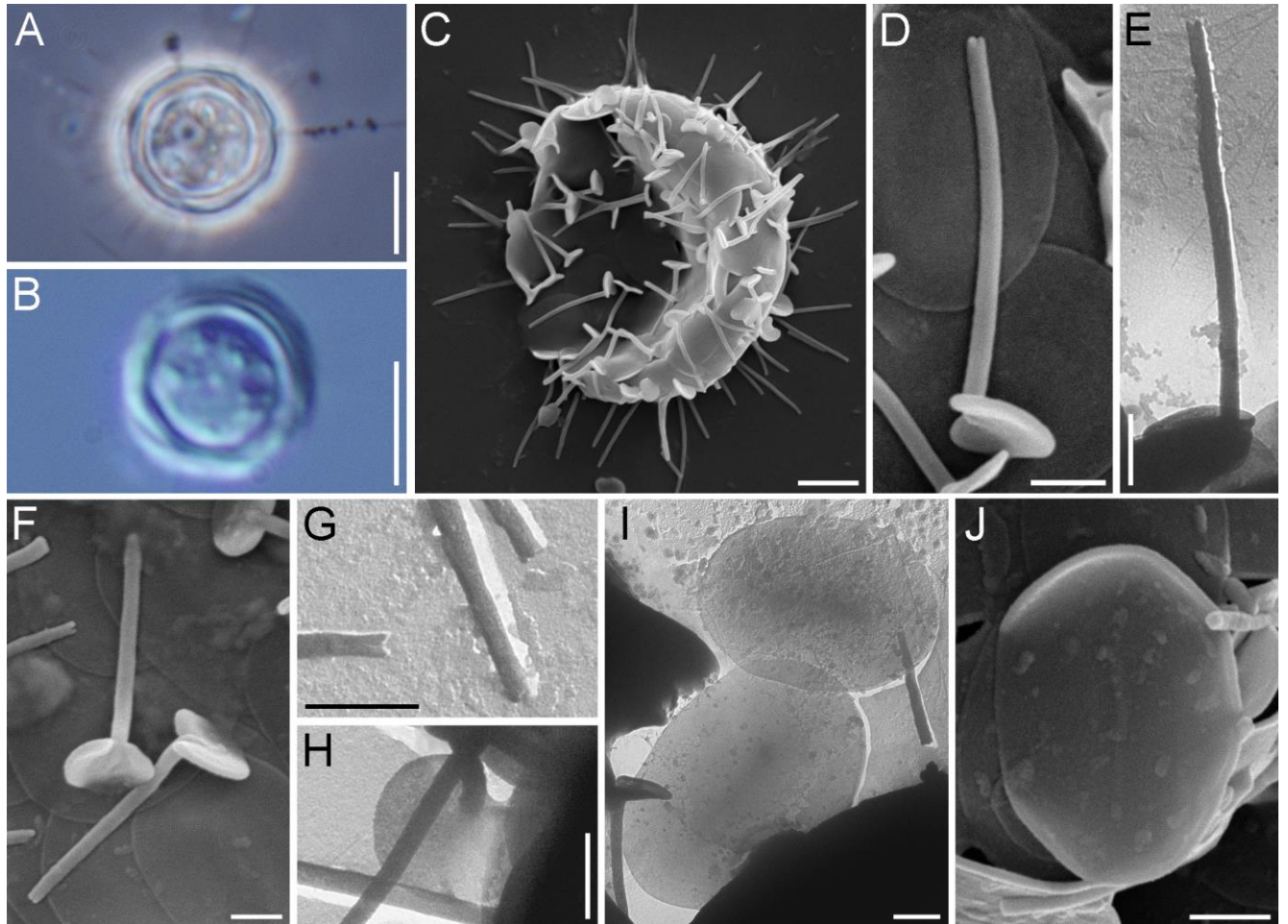
**'Choanocystis' sp. 5** (Рис. 52).

**Материал:** 28 клеток из Vn-9.

**Клон:** HFzр-4.

**Морфология:** Клетки 8–10 мкм. Элементы внешнего скелета представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 1.79–4.95 мкм в проксимальной части имеют сердцевидную базальную пластинку шириной 0.78–1.09 мкм. На ней эксцентрично расположен полый гладкий ствол шириной

0.09–0.19 мкм. Ствол не сужающийся, на дистальной части несет 3 мелких округлых зубца. Пластинчатые чешуйки овальные, гладкие, размером 2.37–3.35 × 1.68–2.45 мкм. В центральной части имеется аксиальное утолщение размером 0.85–0.94 × 0.07–0.09 мкм.



**Рис. 52.** '*Choanocystis*' sp. 5: А – общий вид живой клетки; В – циста; С – общий вид высушенной клетки; D–F – радиальные чешуйки; G – апикальные части радиальных чешуек; H – базальная пластинка радиальной чешуйки; I, J – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, В – 5; С – 2; I – 1; D–J – 0.5.

**Примечание:** Данный вид схож с *Choanocystis minima* Zlatogursky, 2010 размерами чешуек и их общим планом строения. Другие виды данного рода имеют бóльшие по размеру чешуйки. Не смотря на сходную морфологию, *Ch. minima* отличается от исследованного организма отсутствием на апикальной части радиальных чешуек мелких зубцов, а также отсутствием аксиального утолщения

на пластинчатых чешуйках. Исследованные В.В. Златогурским (Zlatogursky, 2010) клетки были меньшего размера (около 3 мкм против 8–10 мкм у клона HFzp-4), с более мелкими пластинчатыми чешуйками ( $1.5\text{--}2.0 \times 1.2\text{--}1.3$  мкм против  $2.37\text{--}3.35 \times 1.68\text{--}2.45$ ). Отмеченные отличия позволяют рассматривать исследуемый организм как новый для науки вид.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HFzp-4, поместил его в кладу NC6 внутри *Raphidista* (см. рис. 111 и обсуждение в разделе 4.2).

**'*Choanocystis*' sp. 6** (рис. 53A–G)

**Материал:** 6 клеток из Vn-20.

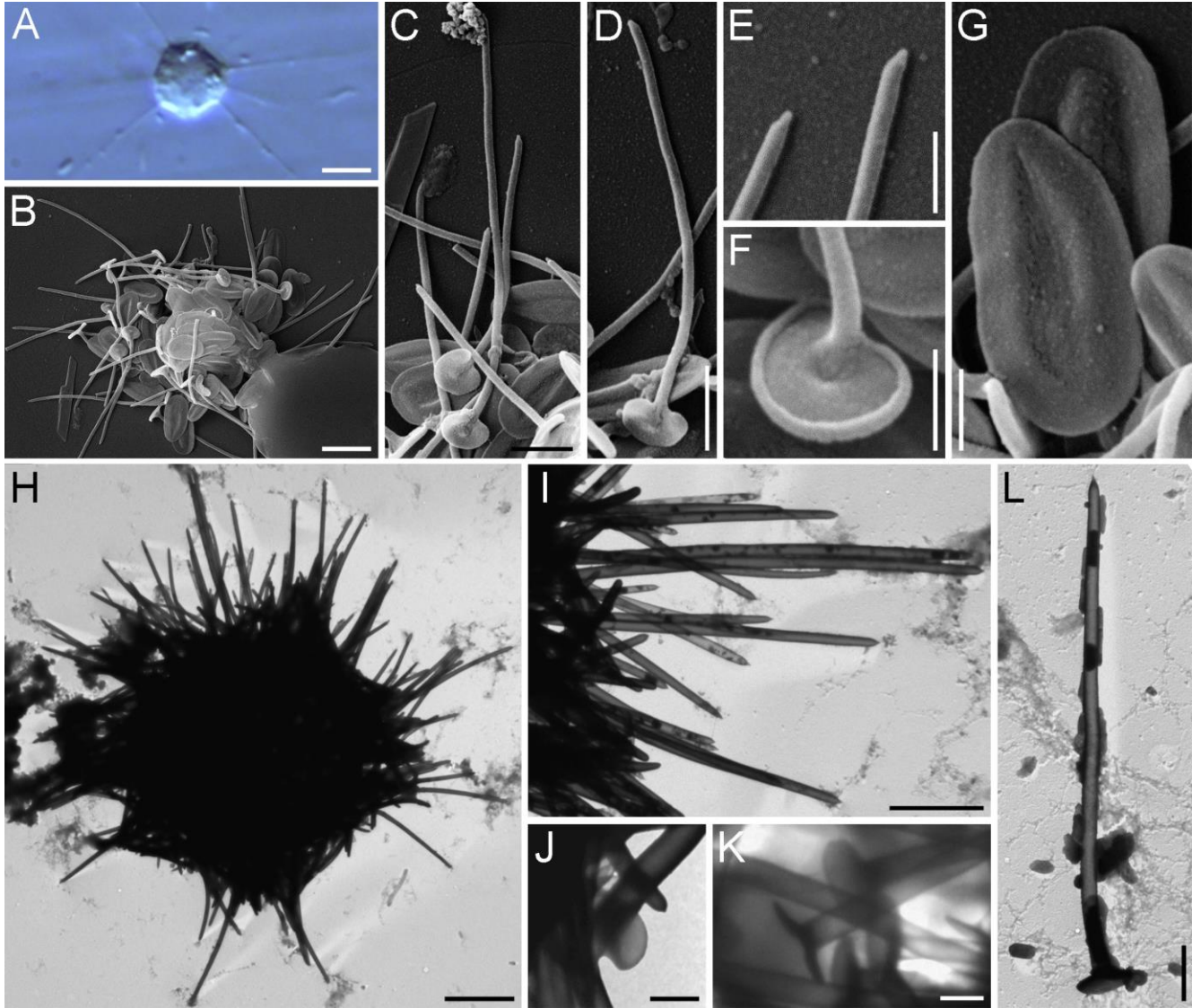
**Клон:** HMzp-1.

**Морфология:** Клетки диаметром 6–7 мкм. Покровы представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 2.24–7.60 мкм, состоят из полого ствола и сердцевидной базальной пластинки. Ствол прямой или немного изогнутый, диаметром 0.13–0.20 мкм. Апикальная часть ствола заострена. Базальная пластинка шириной 0.57–0.98 мкм с утолщенной маргинальной каймой. Ствол асимметрично выходит из небольшой выемки базальной пластинки. Края базальной пластинки немного поднимаются по стволу в его проксимальной части. Пластинчатые чешуйки удлинённо-яйцевидные, размером  $1.29\text{--}2.27 \times 0.67\text{--}1.16$  мкм, с медиальным вдавливанием  $0.87\text{--}1.42 \times 0.25\text{--}0.46$  мкм, на дне которого расположено аксиальное утолщение.

**Примечание:** Похожий неописанный вид был описан К.И. Прокиной с соавторами из Черноморского побережья Крыма как *Choanocystis* sp. (Prokina et al., 2017c). Все морфологические параметры соответствуют образцу из Черного моря, за исключением размеров пластинчатых чешуек. Пластинчатые чешуйки образца, отмеченные К.И. Прокиной с соавторами, имели немного более крупные пластинчатые чешуйки ( $1.79\text{--}2.32 \times 0.96\text{--}1.19$  мкм против  $1.29\text{--}2.27 \times 0.67\text{--}1.16$  мкм у клона HMzp-1).



Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HMzp-1, поместил его в кладу X4 внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).



**Рис. 53.** A–G – ‘*Choanocystis*’ sp. 6: A – общий вид живой клетки; A – общий вид высушенной клетки; B, C – радиальные чешуйки; D – апикальные части радиальных чешуек; E – базальная пластинка радиальной чешуйки; F – пластинчатые чешуйки. H–L – *Choanocystis* sp. 7: H – общий вид высушенной клетки; I – радиальные чешуйки; J, K – базальные пластинки радиальных чешуек; L – радиальная чешуйка. Масштаб, мкм: H – 10; A, I – 5; B, L – 2; C, D, J, K – 1; E–G – 0.5.

***Choanocystis* sp. 7** (рис. 53H–L)

**Материал:** 1 клетка из Ru-119.

**Морфология:** Покровы клетки диаметром 31 мкм, представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками, однако детали строения и размеры последних не известны. Радиальные чешуйки очень плотные, длиной 16.8–23.2 мкм, состоят из полого ствола и базальной пластинки. Ствол прямой, диаметром 0.44–0.70 мкм, в апикальной части резко сужается и заостряется. В проксимальной части ствол ассиметрично крепится к базальной пластинке шириной 1.86–2.34 мкм, имеющей вид, напоминающий лист водокраса. Края базальной пластинки в месте контакта со стволом, у выреза, немного поднимаются вверх по стволу.

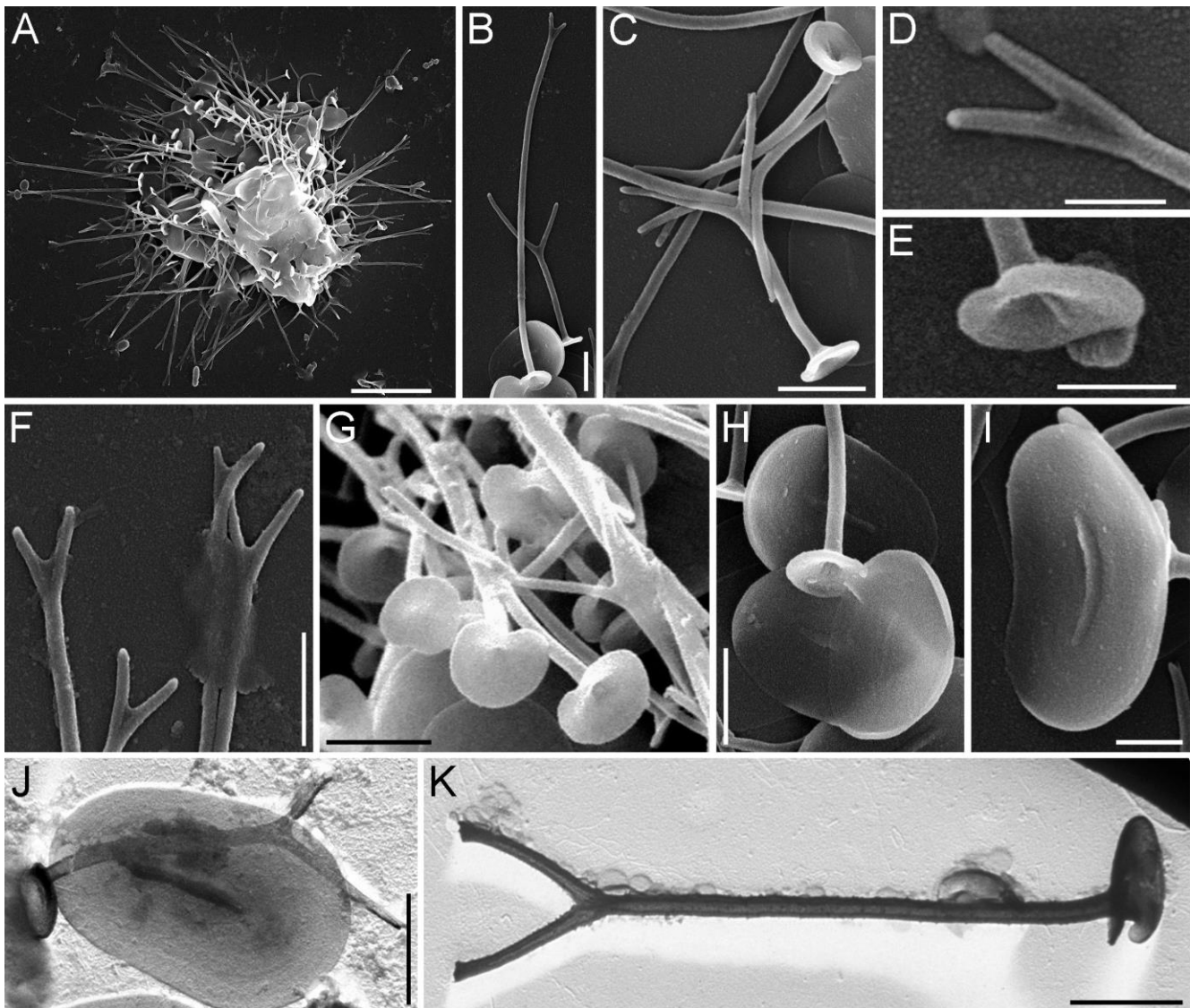
**Примечание:** Радиальные чешуйки подобных крупных размеров, заостряющиеся в дистальной части и имеющие сердцевидные базальные чешуйки, известны лишь у одного вида, описанного как *Acanthocystis pelagica* Ostenfeld, 1904 (обсуждение этого вида см. выше). Однако, скелетные элементы изученного нами образца имеют значительно меньший размер, чем описанные К.Х. Остенфельдом (радиальные чешуйки 40–50 мкм, пластинчатые чешуйки около 10 мкм) (Ostenfeld, 1904). Кроме того, в описании не приведена форма базальных пластинок радиальных чешуек (круглая или сердцевидная), что имеет решающее значение при идентификации.

***Choanocystis* sp. 8** (рис. 54А–J)

**Материал:** 6 клеток из Ru-111; отдельные чешуйки из Ru-119.

**Морфология:** Клетки диаметром 11–15 мкм. Покровы состоят из двух типов радиальных чешуек и пластинчатых чешуек. Длинные радиальные чешуйки длиной 8.27–10.06 мкм, с гладким полым цилиндрическим стволом диаметром 0.15–0.18 мкм и базальной пластинкой диаметром 0.83–1.09 мкм с выемкой на краю. Апикальная часть ствола раздвоена на связанные у основания мембраной ветви длиной 0.43–0.71 мкм и диаметром 0.08–0.13 мкм. Ветви имеют скругленные апикальные части, расстояние между которыми 0.33–0.62 мкм. Малые радиальные чешуйки длиной 2.98–3.86 мкм также состоят из базальной пластинки диаметром 0.68–0.93 мкм, полого ствола диаметром 0.15–0.17 мкм и раздвоенной апикальной части. Ветви малых радиальных чешуек длиной 1.1–2.15 мкм и диаметром 0.127–

0.13 мкм, соединены небольшой мембраной у основания и широко расставлены друг от друга (1.45–2.64 мкм). Их апикальные части разделены на 2 маленьких округлых зубчика каждая, расположенных в плоскости перпендикулярной первому ветвлению. Пластинчатые чешуйки эллиптические, размером  $2.15\text{--}2.56 \times 1.24\text{--}1.70$  мкм. В центральной части имеется крупное аксиальное утолщение  $0.93\text{--}1.19 \times 0.10\text{--}0.14$  мкм. На периферии имеется маргинальная кайма шириной  $0.027\text{--}0.041$  мкм.



**Рис. 54.** А–J – *Choanocystis* sp. 8: А – общий вид высушенной клетки; В – длинная и короткая радиальные чешуйки; С – короткие радиальные чешуйки; D, F – дистальные части длинных радиальных чешуек; E, G – базальные пластинки радиальных чешуек; H, I – пластинчатые чешуйки; J – радиальная и пластинчатая чешуйка из Ru-119. К – радиальная чешуйка *Choanocystis* sp 9. Масштаб, мкм: А – 10; В, С, F–H – 1; D, E, I–K – 0.5.

**Примечание:** Данный вид был изначально ошибочно идентифицирован как *Acanthocystis turfacea* (Prokina et al., 2019) из-за дихотомически ветвящихся верхушек и двух размерных типов радиальных чешуек. Однако форма базальных пластинок, описанная у этого организма, характерна для представителей родов *Choanocystis* или *Ozanamia*. Среди представителей *Choanocystis* отмеченные морфологические особенности скелетных элементов (дихотомически ветвящиеся радиальные чешуйки с округлыми верхушками) в литературе не описаны.

***Choanocystis* sp. 9** (рис. 54К)

**Материал:** 1 чешуйка из Ru-120.

**Морфология:** Радиальная чешуйка длиной 6.2 мкм состоит из базальной пластинки, ствола и раздвоенной апикальной части. Базальная сердцевидная пластинка диаметром 1.14 мкм с загнутыми к стволу краями, расположенными у места связи с ним. Полый ствол диаметром 0.19 мкм расположен на пластинке ассиметрично у выемки базальной пластинки. Вершина ствола чешуйки разделена на две ветви длиной 1.3 мкм. Апикальные части ветвей расставлены друг от друга на 1.3 мкм и немного сужаются от основания к тупо срезанным вершинам с несколькими зубцами.

**Примечание:** Представители центрохелид с подобной морфологией радиальных чешуек не известны.

### 3.5. Семейство Raphidiophryidae

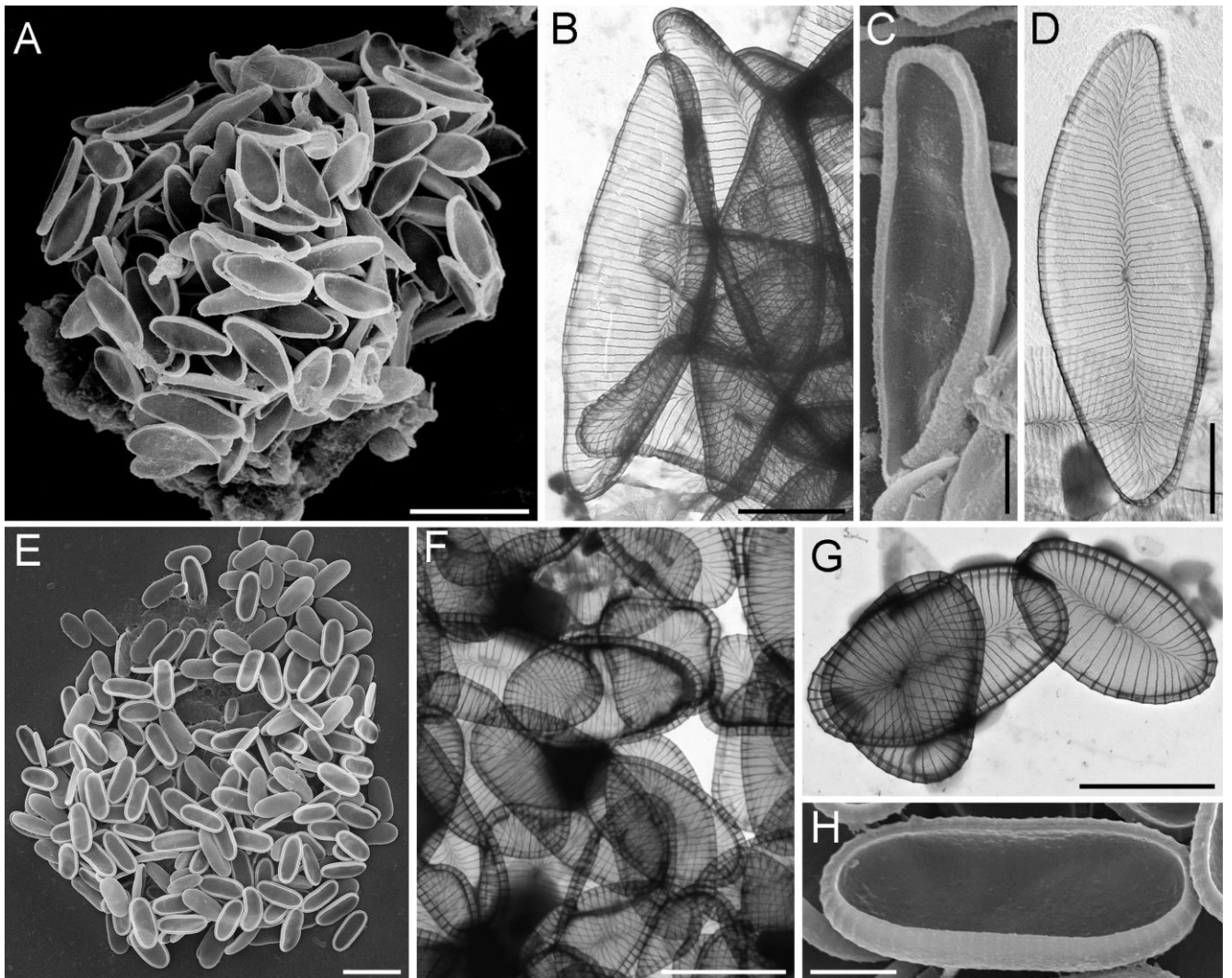
●●●●● Семейство Raphidiophryidae Febvre-Chevalier et Febvre, 1984. emend. Shishkin et Zlatogursky, 2018

Род *Raphidiophrys* Archer, 1867, emend. Zlatogursky, 2012

***Raphidiophrys capitata*** Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 55A–D)

**Материал:** Одна пластинчатая чешуйка из Vn-29; 1 клетка из Vn-41; 1 клетка из Vn-45; 2 чешуйки из Ru-59; 1 чешуйка из Ru-60; 4 чешуйки из Ru-64; 4 клетки из Ru-174.

**Морфология:** Диаметр живых клеток 35.9–54.1 мкм. Покровы клетки состоят из однотипных тангентально ориентированных чешуек. Чешуйки продолговатые, удлинненно-овальные размерами 5.87–13.71 × 2.13–5.34 мкм, с немного сужающимися продолговатыми полюсами. Отношение длины к ширине чешуйки равно 2.05–4.02. Края чешуек загнуты внутрь и образуют маргинальную кайму 0.08–0.51 мкм в диаметре. От краев к центру проходят неветвящиеся радиальные септы различной длины. Расстояние между септами 0.16–0.30 мкм. Чешуйки плотные, мало повреждаются при высыхании. Колоний не отмечено.



**Рис. 55.** A–D – *Raphidiophrys capitata* Siemensma et Roijackers, 1988: A – общий вид высушенной клетки; B–D – тангентальные чешуйки. E–H – *Raphidiophrys intermedia* Penard, 1904: E – общий вид высушенной клетки; F–H – тангентальные чешуйки. Масштаб, мкм: A, E – 10; F, G – 5; B–D, H – 2.

**Примечание:** Морфология наблюдаемых чешуек соответствует предыдущим описаниям, за исключением большего отношения длины к ширине (3.0–5.4) у чешуек в первоописании (Siemensma, Roijackers, 1988b). Сходной морфологией и размерами чешуек обладают трофозоиты второго типа *R. heterophryoidea* (Drachko et al., 2020). Изученные клетки были одиночными, неприкрепленными при помощи стебелька. Для надежной идентификации видов рода *Raphidiophrys* необходимы наблюдения за клональными культурами и молекулярные данные. Вид впервые отмечен в биотопах Вьетнама.

**Распространение:** Пресные воды Чили, Канады [как *R. elegans*] (Nicholls, Dürrschmidt, 1985), США (Wujek, 2003, 2005, 2006), Нидерландов (Siemensma, Roijackers, 1988b), России (Prokina et al., 2018; Bessudova et al., 2022) и Вьетнама (Zagumyonnyi et al., 2020a).

***Raphidiophrys intermedia*** Penard, 1904 (рис. 55E–H)

**Материал:** 3 разрушенные клетки из Ru-61; 2 клетки из Ru-167; 7 клеток из Ru-231; 3 клетки из Ru-232; 1 разрушенная клетка из Ru-236; 5 разрушенных клеток из Ru-253.

**Морфология:** Поверхность клетки покрыта однотипными тангентально ориентированными чешуйками. Чешуйки размерами 4.54–10.53 × 2.22–5.21 мкм удлиненно–эллиптические, реже – треугольные или трехлопастные, с широко-округлыми краями. Отношение длины к ширине чешуек составляет 1.73–3.84. Края чешуек завернуты, образуя широкую кайму шириной 0.25–0.56 мкм. От центральной части чешуек расходятся широко расставленные радиальные ребра (от 38 до 64 шт.). Расстояние между ребрами составляет 0.26–0.43 мкм.

**Примечание:** Морфология изученных скелетных элементов соответствует данным других авторов (Siemensma, 1981; Nicholls, Dürrschmidt, 1985; Леонов, Мыльников, 2012 и др.).

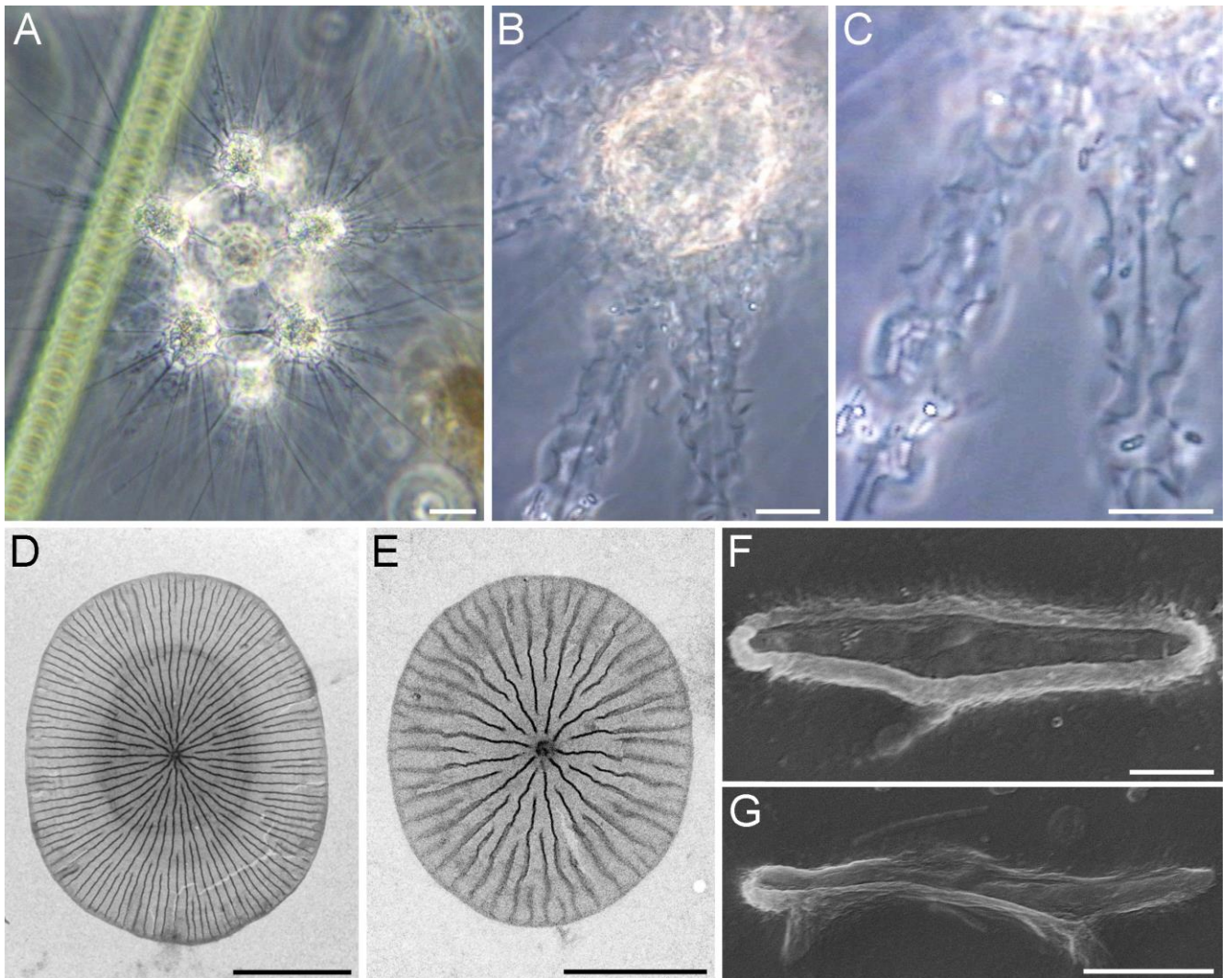
**Распространение:** Пресные воды США (Wujek, 2005), Канады, Чили, Новой Зеландии (Nicholls, Dürrschmidt, 1985), Швеции, Нидерландов (Siemensma,

Roijackers, 1988b), России (Леонов, 2009, 2010б; Леонов, МЫЛЬНИКОВ, 2012; Prokina et al., 2017a) и Австралии (Croome, 1987).

***Raphidiophrys elegans*** Hertwig et Lesser, 1874 emend. Penard, 1904 (рис. 56А–С)

**Материал:** 1 колония из Ru-227.

**Морфология:** Клетки диаметром 26.3–33.6 мкм объединены в колонию



**Рис. 56.** А–С – *Raphidiophrys elegans* Hertwig et Lesser, 1874 emend. Penard, 1904: А – общий вид колонии; В – отдельная клетка колонии; С – чешуйки на аксоподиях. D–E – чешуйки *Raphidiophrys minuta* Nicholls, 1985. F–G – чешуйки *Raphidiophrys viridis* Archer, 1867. Масштаб, мкм: А – 20; В, С – 10; G – 5; D, F – 2; E – 1.

посредством цитоплазматических мостиков длиной 20.2–28.6 мкм и шириной 3.5–3.7 мкм. Колония имеет упорядоченный вид, каждая клетка связана с пятью другими. На поверхности клетки, а также вдоль аксоподий, равномерно расположены тангентально ориентированные чешуйки. Чешуйки размером приблизительно  $4.6\text{--}7.1 \times 2.1\text{--}4.4$  мкм, удлинённо-овальные, чаще всего изогнуты, имеют седловидную форму.

**Примечание:** Форма колонии, размеры клеток и форма чешуек соответствуют описанным другими авторами. Кроме *R. elegans*, образование колоний описано также у *R. heterophryoidea* Zlatogursky, 2012, *R. viridis* Archer, 1867 и *R. capitata* Siemensma et Roijackers, 1988.

**Распространение:** Пресные воды Австралии (Croome 1987), России (Леонов 2010б; Mikrjukov, 2001), Швеции (Walz, 2006; Siemensma, Roijackers, 1988b), Нидерландов (Siemensma, Roijackers, 1988b), США (Wujek, 2015), Германии (Hertwig, Lesser, 1874) и Франции (Novasse, 1965).

***Raphidiophrys minuta*** Nicholls, 1985 (рис. 56D, E)

**Материал:** 14 чешуек разрушенной клетки из Ru-95.

**Морфология:** Пластинчатые чешуйки от круглых до овальных, размером  $2.40\text{--}6.54 \times 1.80\text{--}4.95$  мкм. От центра расходятся радиальные ребра. Маргинальная кайма отсутствует.

**Примечание:** Обнаруженные чешуйки по размерам и морфологии полностью совпадает с описаниями других авторов (Nicholls, Dürschmidt, 1985; Croome, 1987). Вид впервые указан для водных биотопов России.

**Распространение:** Пресные воды Канады (Nicholls, Dürschmidt, 1985), Нигерии (Wujek et al., 2011), России (Prokina et al., 2017a), Австралии (Croome, 1987).

***Raphidiophrys viridis*** Archer, 1867 (рис. 56F, G)

**Материал:** 2 чешуйки из Ru-236.



**Морфология:** Чешуйки удлиненные,  $11.1\text{--}18.0 \times 1.8\text{--}2.5$  мкм. По краю чешуек расположена маргинальная кайма, шириной  $0.48\text{--}0.78$  мкм, имеющая бугристую форму из-за расположенных на ней папилл. На вершинах чешуек, на маргинальной кайме расположены наиболее крупные папиллы, достигающие длины  $0.15\text{--}0.16$  мкм.

**Примечание:** Морфология чешуек в целом сходна с описаниями других авторов (Siemensma, Roijackers, 1988b; Микрюков, 2002). Вид впервые указан для водных биотопов России.

**Распространение:** Нидерланды (Siemensma, 1981; Siemensma, Roijackers, 1988b), Австралия (Микрюков, 2002).

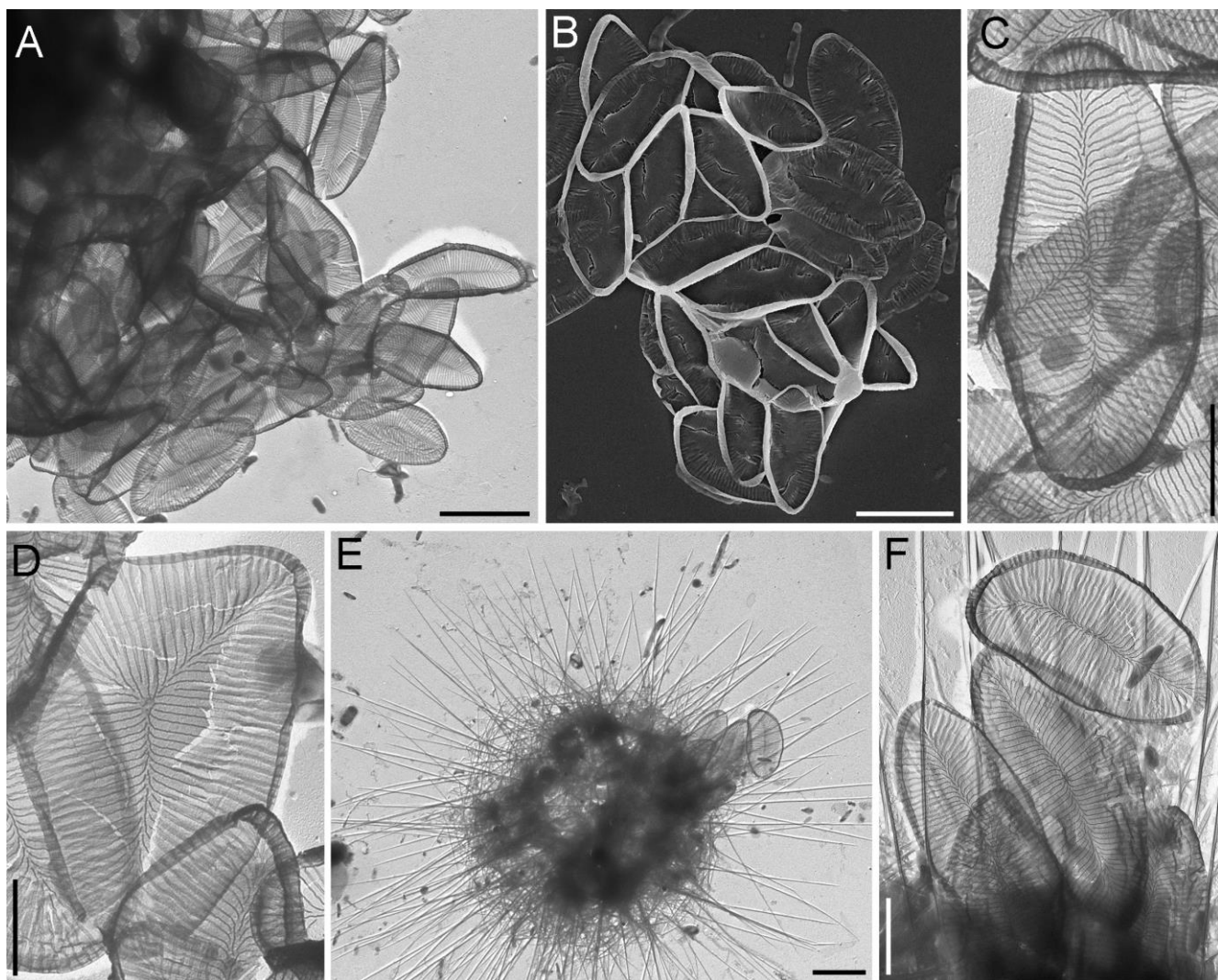
*Raphidiophrys ovalis* (Dürschmidt, 1985) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 57)

**Материал:** 6 клеток из Ru-159.

**Морфология:** Одиночные клетки диаметром около  $20\text{--}25$  мкм с одним типом тангентально ориентированных пластинчатых чешуек. Чешуйки овальные или удлиненно-овальные, размером  $5.34\text{--}8.96 \times 2.42\text{--}4.65$  мкм, с загнутым краем. Реже отмечены трехосные чешуйки (рис. 57D). От края чешуйки к центральной части тянутся многочисленные не сливающиеся радиальные септы. В центре чешуйки имеется аксиальный желоб. Отношение длины к ширине у чешуек составляет  $1.5\text{--}3.0$ . Чешуйки тонкие, легко повреждаются при высыхании.

Покровы одной из клеток были представлены спикулами двух типов: малыми, тангентально ориентированными, длиной  $3.8\text{--}5.8$  мкм и крупными, радиально ориентированными, длиной  $15.6\text{--}18.3$  мкм. Кроме спикул на краю клетки имелось 5 пластинчатых чешуек.

**Примечание:** В предыдущих описаниях *R. ovalis* приводятся следующие морфологические параметры: чешуйки  $2.0\text{--}6.3 \times 2.2\text{--}4.8$  мкм ([как *R. elegans*] Dürschmidt, 1985); чешуйки  $6.4\text{--}12.7 \times 3.0\text{--}6.4$  мкм, соотношение длины к ширине  $1.4\text{--}2.3$  (Siemensma, Roijackers, 1988b). Размеры исследованных нами чешуек



**Рис. 57.** *Raphidiophrys ovalis* (Dürschmidt, 1985) Siemensma et Roijackers, 1988: A–B – участок высушенной клетки с пластинчатыми чешуйками; C – пластинчатая чешуйка; D – трёхлопастная пластинчатая чешуйка; E – общий вид клетки со спикулами; F – пластинчатые чешуйки и спикулы. Масштаб, мкм: A, B, E – 5; C, D, F – 2.

находятся в промежутке указанных диапазонов значений, будучи крупнее, чем в описании М. Дюршмидт (Dürschmidt, 1985), но мельче, чем в описании Ф. Сименсмы и Р. Ройджекера (Siemensma, Roijackers, 1988).

Сходная морфология пластинчатых чешуек характерна для *R. elongata* Drachko, 2021 (чешуйки без верхней пластинки, покрывающей септы, имеют более мелкие размеры:  $2.8\text{--}6.8 \times 1.6\text{--}3.5$  мкм, соотношение длина-ширина 1.3–2.7), трофозоитов 2-го типа *R. heterophryoidea* Zlatogursky, 2012 (чешуйки более плотные,  $5.9\text{--}14.1 \times 2.1\text{--}4.6$  мкм, соотношение длина-ширина 1.5–3.0) и *R. drakena*

Zlatogursky, 2016 (чешуйки плотные, более округлые,  $3.6-8.6 \times 2.1-5.0$  мкм, соотношение длина-ширина (1.1–1.9).

В отличие от *R. heterophryoidea*, у которого на поверхности клеток описано наличие одного типа радиальных органических спикул длиной 10–26 мкм, в изученной культуре зафиксированы два размерных типа спикул, радиальные длинные 15.6–18.3 мкм и тангентальные короткие 3.8–5.8 мкм. Ни на одной из клеток не было обнаружено пластинчатых чешуек, характерных для трофозоитов 1-го типа *R. heterophryoidea*, описанных Драчко с соавторами (Drachko et al., 2020). Также не было замечено ни одного из трех типов цистных чешуек. Наличие спикулонесущей стадии *R. ovalis* ранее не отмечалось.

**Распространение:** Пресные воды Европейской части России (Леонов, 2010б), Нидерландов (Siemensma, Roijackers, 1988b), Чили, Новой Зеландии (Nicholls, Dürrschmidt, 1985), Нигерии (Wujek et al., 2011), США (Wujek, 2005).

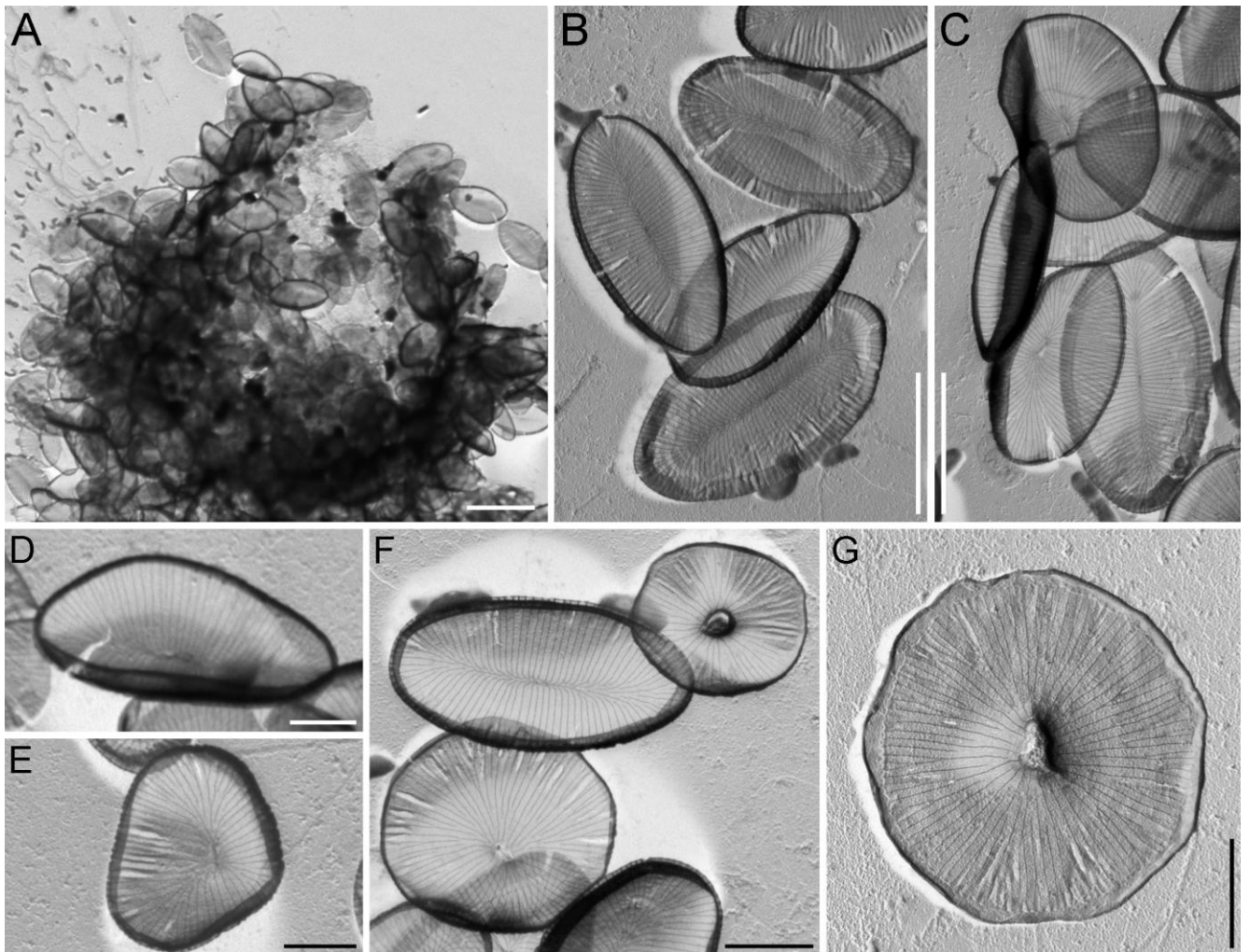
***Raphidiophrys* sp. 1** (рис. 58).

**Материал:** 7 клеток из Ru-217.

**Морфология:** Клетки покрыты тангентально ориентированными эллиптическими пластинчатыми чешуйками размером  $7.1-10.7 \times 3.6-6.0$  мкм. Края чешуек подняты и завернуты снаружи внутрь, придавая чешуйкам лодковидную форму. Имеется маргинальная кайма шириной 0.26–0.48 мкм. Соотношение длины к ширине составляет 1.5–2.3. От центральной оси чешуек расходятся многочисленные неветвящиеся радиальные септы. Среди эллиптических чешуек отмечены более редкие округлые чешуйки диаметром 4.22–6.80 мкм и маргинальной каймой шириной 0.096–0.225 мкм. Эти чешуйки также имеют радиальные септы или ребра, ветвящиеся у края, в отличие от эллиптических чешуек. В центральной части расположен стебелек  $0.57-1.01 \times 0.41-0.70$  мкм.

**Примечание:** Форма и размеры чешуек наиболее сходны с таковыми у клона *Raphidiophrys ovalis* из Нидерландов:  $6.4-12.7 \times 3.0-6.4$  мкм, соотношение длины к ширине 1.4–2.3 (Siemensma, Roijackers, 1988b). Однако ни у данного клона, ни у других представителей рода не было описано наличие округлых чешуек со

стебельком. Округлые чешуйки сходны с внешними чешуйками *Pseudoraphidocystis flabellata*, но имеют значительно больше радиальных ребер (100 против 20–40 у *P. flabellata*). Эти ребра значительно тоньше и некоторые из них попарно сливаются у внешнего края. Вероятно, подобная форма чешуек может формироваться при инцистировании. Образование чешуек, отличающихся от чешуек трофической стадии (часто округлых), при инцистировании описано у *Raphidiophrys elongata* (Drachko et al., 2021) и *Raphidocystis ambigua* (Dürschmidt, Patterson, 1987b).



**Рис. 58.** *Raphidiophrys* sp. 1. А – общий вид высушенной клетки; В–Г – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А – 10; В, С – 5; D–G – 2.

### *Raphidiophrys* sp. 2

**Материал:** 1 чешуйка из Vn-31; 2 чешуйки из Ru-65; 1 чешуйка из Ru-99; 1 чешуйка из Ru-182; 1 чешуйка из Ru-236; 1 чешуйка из Ru-236.

**Морфология:** Чешуйки овальные, тонкие,  $6.25\text{--}8.13 \times 3.52\text{--}4.94$  мкм. Имеется плотная маргинальная кайма толщиной  $0.15\text{--}0.25$  мкм. Из центральной части отходят около 75 радиальных септ. Расстояния между септами на краю чешуйки  $0.11\text{--}0.20$  мкм.

**Примечание:** Идентификация по отдельным чешуйкам такой формы затруднена. Сходные покровы могут принадлежать *R. drakena*, *R. elongata*, *R. heterophryoidea*, *R. intermedia* и *R. ovalis*.

**Raphidista sp. 1** (рис. 59, рис. 60)

**Материал:** 24 клетки из Mv-1.

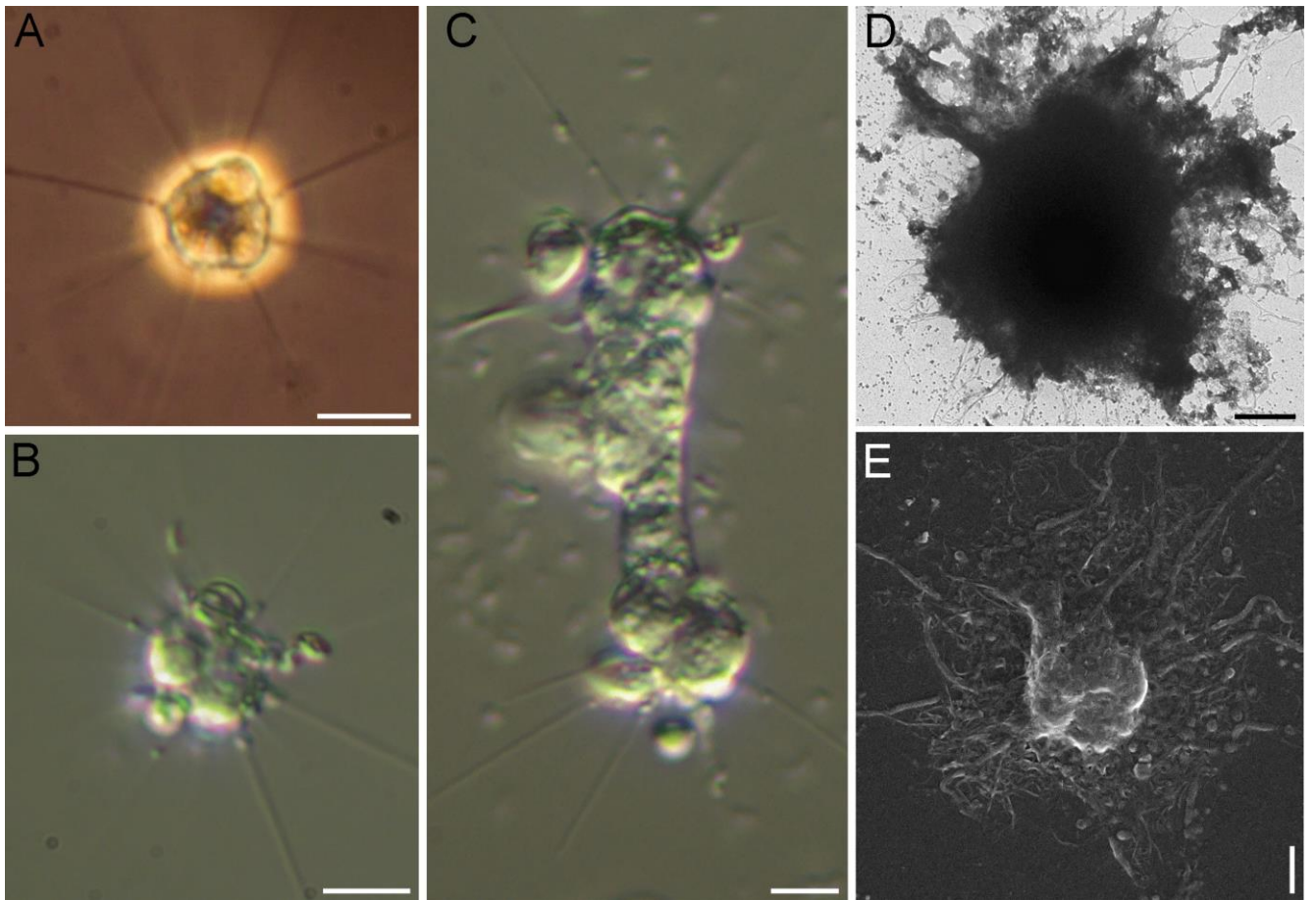
**Клон:** НМ-М1.

**Морфология:** Клетки диаметром  $4.1\text{--}6.6$  мкм. На поверхности клетки нет ни чешуек, ни спикул. При прилипанию ко дну напоминают гранулофилозных амёб.

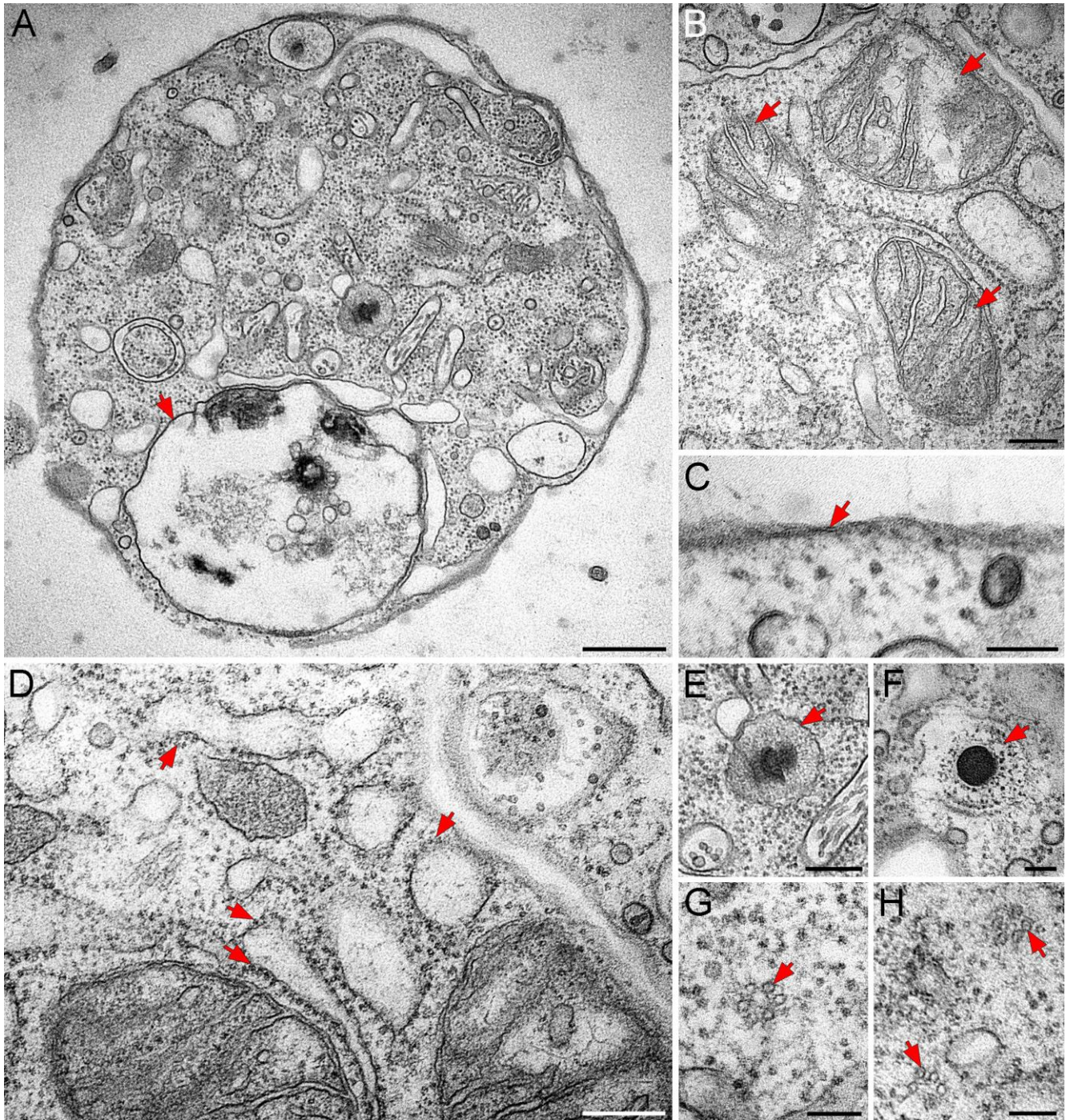
Митохондрии с лентовидными кристами. В цитоплазме встречаются шести- и пяти-микротрубочковые аксонемы. На внешней стороне клеточной мембраны расположен толстый электронно-плотный слой толщиной  $30\text{--}50$  нм. Внутри и снаружи клетки имеются кинетоцисты.

**Примечание:** Отсутствие покровов ранее отмечено у представителей рода *Oxnerella*.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона НМ-М1, поместил его в кладу NC2 внутри *Raphidista* (см. рис. 111, рис. 112 и обсуждение в разделе 4.2).



**Рис. 59.** *Raphidista* sp. 1. А–В – общий вид живых клеток; С – делящиеся клетки; D, E – общий вид высушенных клеток. Масштаб, мкм: А–С – 5; D, E – 1.



**Рис. 60.** Ультраструктура *Raphidista* sp. 1. (клон НМ-М1). А – тангентальный срез клетки, черной стрелкой указана пищеварительная вакуоль; В – участок цитоплазмы с митохондриями (указаны черными стрелками) с лентовидными кристами; С – край клетки, плазмалемма указана черной стрелкой; D – участок цитоплазмы с эндоплазматическим ретикуломом (отмечен черными стрелками); Е – незрелая кинетоциста (прекинетоциста); F – поперечный срез кинетоцисты; G–H – поперечный срез микротрубочковых аксонем; G – шести-микротрубочковая аксонема; H – пяти-микротрубочковые аксонемы. Масштаб, нм: А – 500; В, D – 200; С, Е–Н – 100.

### 3.6. Семейство Clypiferidae

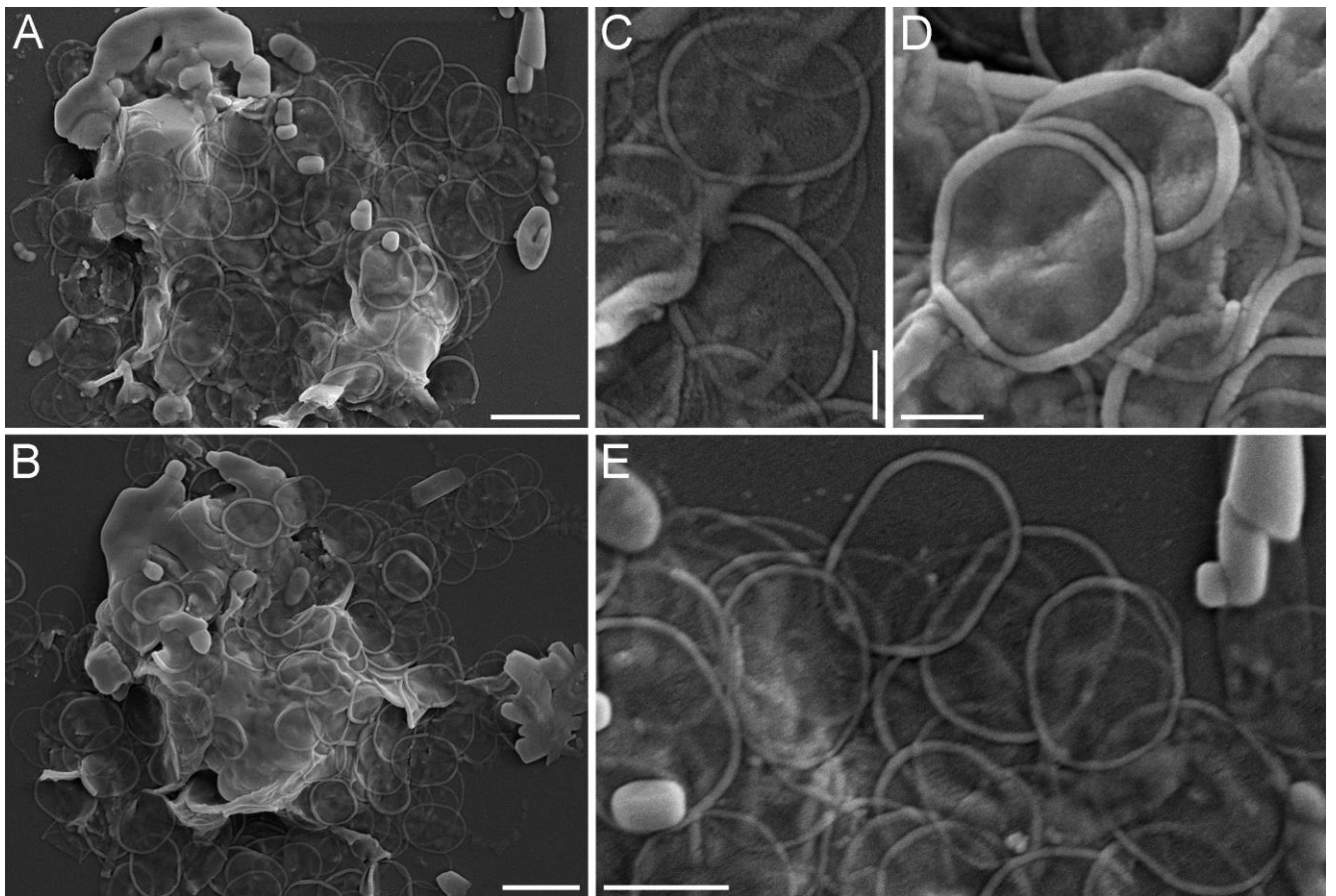
●●●●● Pterista Shishkin et Zlatogursky, 2018

●●●●●● Семейство Clypiferidae Shishkin, 2021

Род *Clypifer* Shishkin, 2021

*Clypifer* sp. 1 (рис. 61)

**Материал:** 6 клеток из КГ-1.



**Рис. 61.** *Clypifer* sp. 1. А, В – общий вид высушенной клетки; С–Е – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, В – 2; Е – 1; С, D – 0.5.

**Морфология:** Диаметр высушенной клетки около 8 мкм. Поверхность клеток покрыта одним типом округлых пластинчатых чешуек размером 1.24–1.87 × 1.07–1.46 мкм. Внутренняя часть чешуек имеет ретикулярную текстуру с аксиальным утолщением (размером 0.10–0.16 × 0.04–0.09 мкм). Чешуйки имеют



периферическую кайму шириной 0.05–0.13 мкм. Отношение длины к ширине чешуек равно 1.09–1.51.

**Примечание:** Чешуйки изученных клеток структурно схожи с чешуйками *Clypifer cribrifer* Shishkin, 2021 размерами чешуек, шириной каймы, аксиальным утолщением, но отличается формой ретикулярной поверхности.

### 3.6. Семейство Pterocystidae

●●●●● Семейство Pterocystidae Cavalier-Smith et von der Heyden, 2007

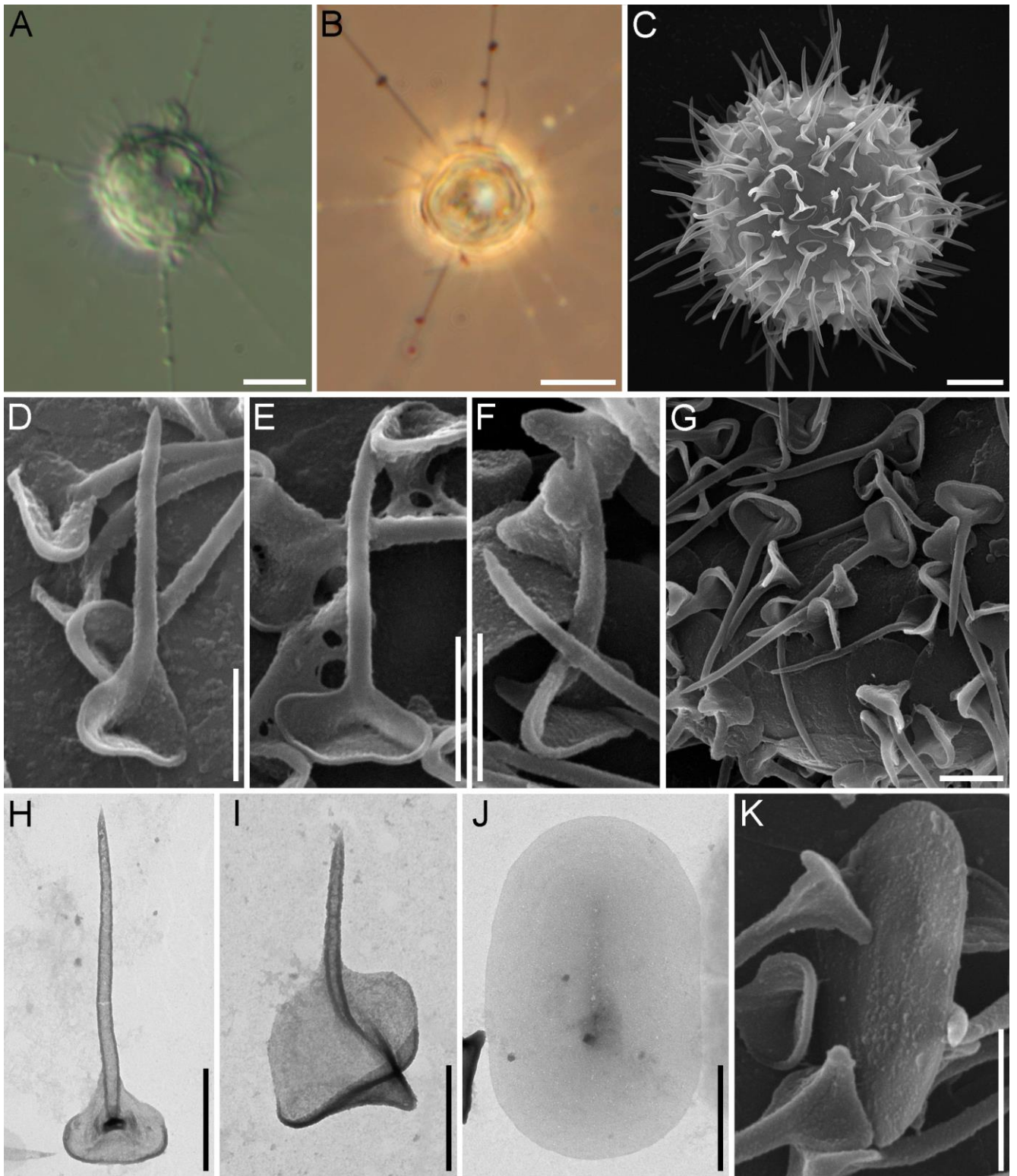
Род *Pterocystis* Siemensma et Roijackers, 1988

*Pterocystis borythenica* Zagumyonnyi et al., 2022 (рис. 62, Рис. 63)

**Материал:** 31 клетка из Ua-22.

**Клон:** HF-51.

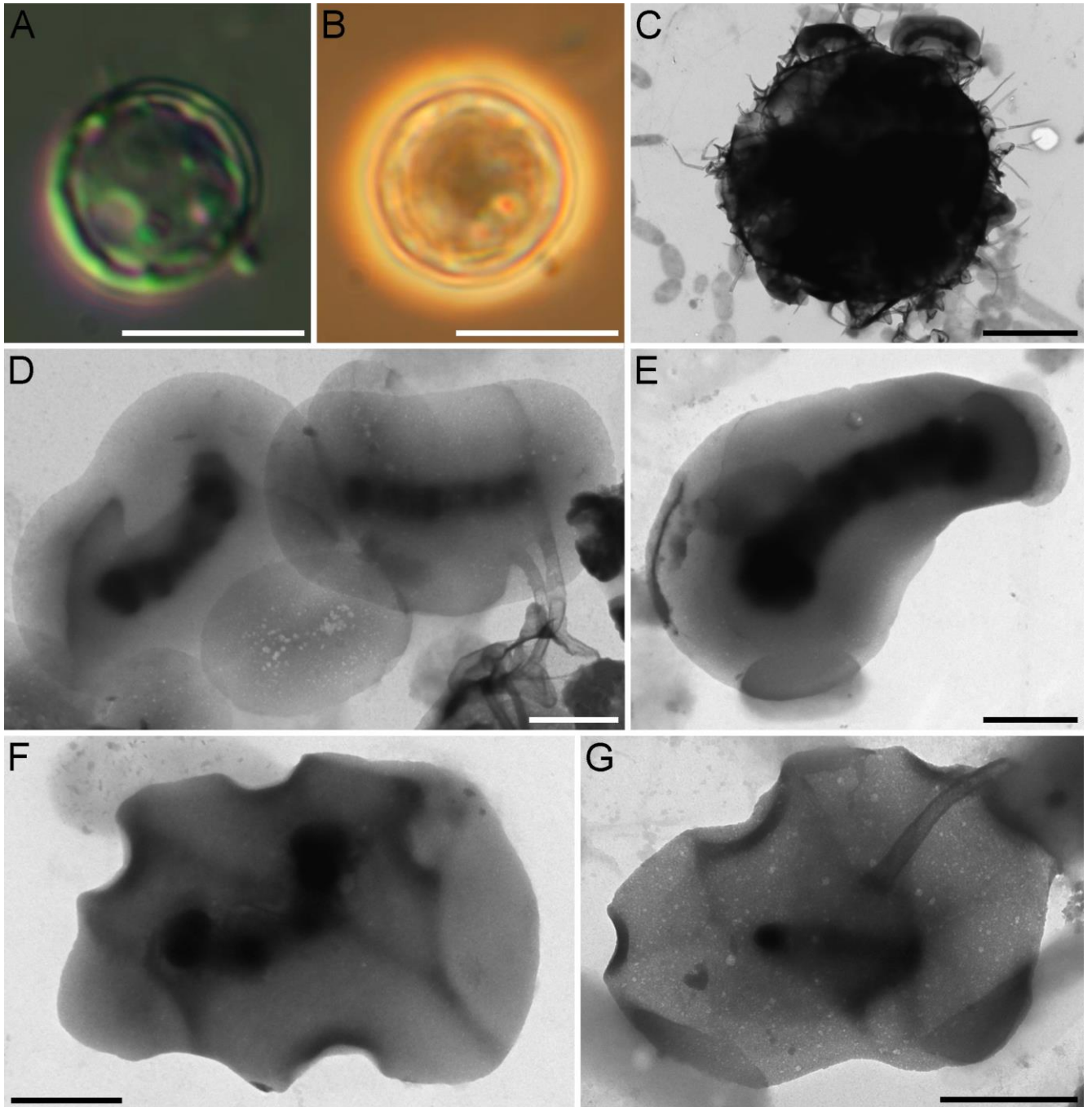
**Морфология:** Клетки 5–18 мкм в диаметре в зависимости от насыщения пищей. Покровы клетки представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Ствол радиальных чешуек длиной 1.3–6.1 мкм полый, немного загнут, диаметром 0.15–0.22 мкм. В проксимальной части связан с базальной пластинкой и двумя небольшими латеральными крыльями. Латеральные крылья короткие, 0.48–1.79 мкм, сужаются от базальной пластинки к стволу. Базальная пластинка из-за загнутой проксимальной части ствола имеет треугольную форму размером 0.61–1.55 × 0.39–1.22 мкм. На внутренней стороне базального крыла расположены 12–16 параллельных ребер. Пластинчатые чешуйки эллиптические, бесфактурные, размером 1.6–3.1 × 1.1–2.1 мкм. По краю пластинчатых чешуек расположена тонкая маргинальная кайма 0.022–0.028 мкм, а в центральной части чешуек расположен аксиальное утолщение размером 0.65–1.83 × 0.05–0.10 мкм.



**Рис. 62.** *Pterocystis borysthenica* Zagumyonnyi et al., 2022. А, В – общий вид живых клеток; С – общий вид высушенной клетки; D–I – радиальные чешуйки; J, К – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, В – 5; С – 2; D–К – 1.

В старых культурах были обнаружены цисты. На некоторых клетках обнаружены цистные чешуйки, особого, отличающегося от чешуек трофической

стадии, строения (рис. 63). Это массивные плотные пластинчатые чешуйки бобовидной или неправильной формы, размером  $3.3\text{--}4.9 \times 2.1\text{--}3.0$  мкм с аксиальным утолщением  $1.2\text{--}3.5 \times 0.25\text{--}0.90$  мкм.



**Рис. 63.** *Pterocystis borysthenica* Zagumyonny et al., 2022. А, В – цисты с живыми клетками; С – общий вид цист с трофическими и цистными чешуйками; D–G – цистные чешуйки. Масштаб, мкм: А–С – 5; D–G – 1.

**Примечание:** Исследованный организм имеет наибольшее сходство с *Pterocystis clarkii*, *P. pinnata*, *P. tropica* и *P. quadrata*. Все эти виды имеют заостренную дистальную часть ствола, треугольное базальное крыло и латеральные крылья, сужающиеся к дистальной части. Однако, *P. borysthenica* отличается от других видов иной формой латеральных крыльев и отсутствием на них вздернутых лопастей. Также *P. borysthenica* отличается от *P. clarkii*, *P. quadrata* и *P. pinnata* наличием 12–16 параллельных ребер на внутренней поверхности базального крыла. У *P. tropica* ребра присутствуют не только на базальном крыле, но и на латеральных крыльях. Пластинчатые чешуйки *P. borysthenica*, *P. clarkii* и *P. pinnata* в целом сходны. Пластинчатые чешуйки *P. tropica* и *P. quadrata* отличаются наличием радиальных щелей (Dürschmidt, 1987b [как *Acanthocystis tropica* ssp. *paucistriata*]; Prokina, Philippov, 2019; Prokina et al., 2019). *P. borysthenica* также имеет сходные черты в строении радиальных чешуек с *P. canadensis* и *Raineriophrys erinaceoides*. В отличие от этих видов, *P. borysthenica* не имеет расширенной центральной части ствола, имеет ребра на базальном крыле радиальных чешуек и обладает эллиптическими (но не яйцевидными) пластинчатыми чешуйками с гораздо менее выраженным аксиальным утолщением. Также *P. borysthenica* имеет радиальные и пластинчатые чешуйки меньших размеров и отличается более короткими латеральными крыльями по сравнению с *P. canadensis* и *R. erinaceoides*.

Детальное строение цист и цистных чешуек у центрохелид известно только для *Raineriophrys erinaceoides*, *Raphidiophrys heterophryioidea* (Zlatogursky, 2012; Drachko et al., 2021), *R. elongata* (Drachko et al., 2021), и *Raphidocystis ambigua* (Dürschmidt, 1987a, b). Выросты и впадины по краям цистных чешуек *P. borysthenica* несколько напоминают структуру цистных чешуек *R. heterophryioidea*. Вполне вероятно, что эти чешуйки могут быть прикреплены друг к другу как пазлы, подобно креплениям чешуек *R. heterophryioidea*.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HF-51, поместил его в кладу Pterocystidae В внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).

*Pterocystis foliacea* (Dürschmidt, 1985) Siemensma, 1991 (рис. 64А–Н)

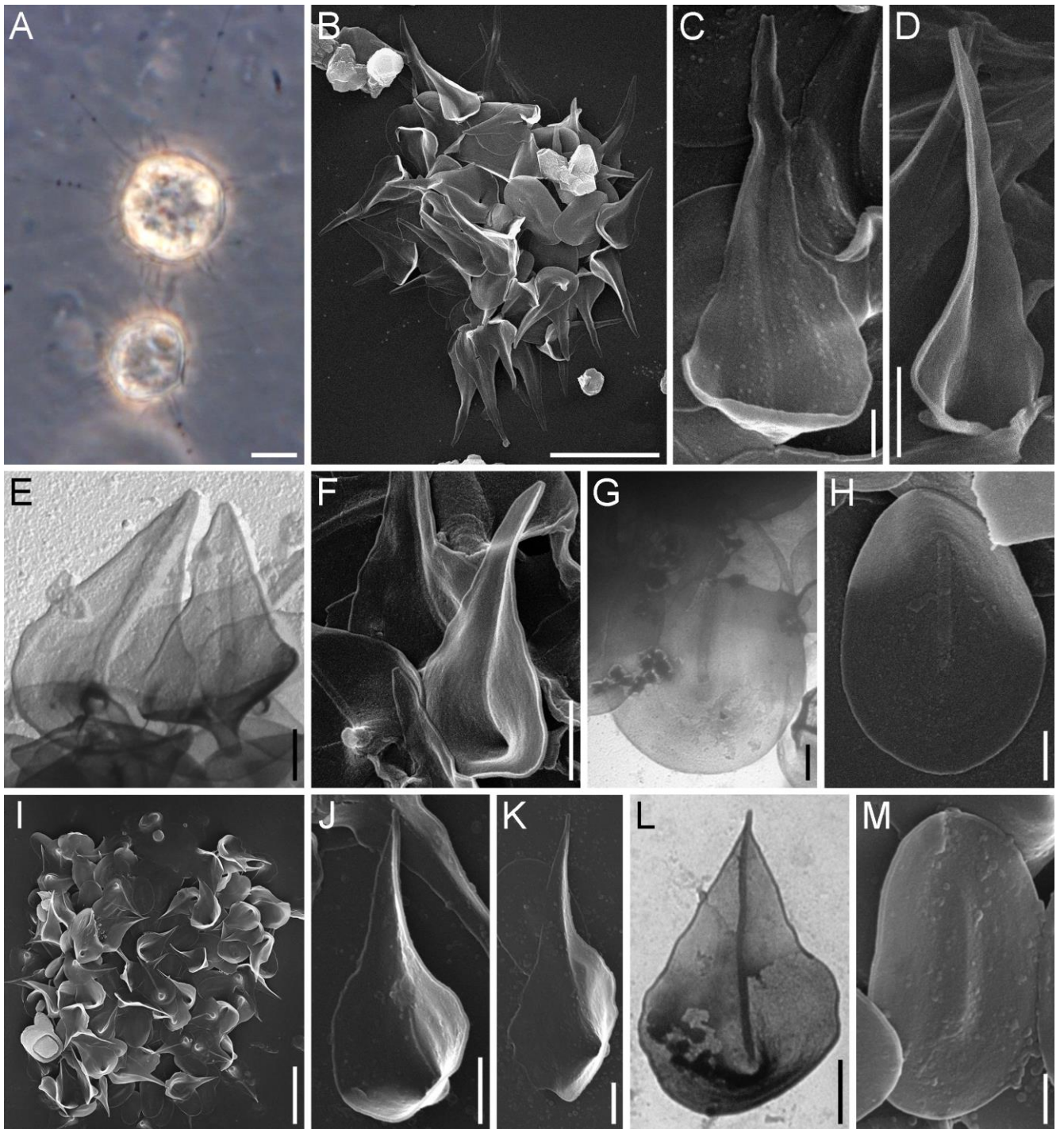
**Материал:** 52 клетки из Ru-23; 7 клеток из Ru-36; 2 клетки из Ru-38; 2 клетки из Ru-68; 3 клетки из Ru-82; 11 клеток из Ru-124; 4 клетки из Ru-127; 4 клетки из Ru-148; 5 клеток из Ru-151; 14 клеток из Ru-152; 1 клетка из Ru-199; 2 клетки из Ru-201; 13 клеток из Ru-255; 17 клеток из Kr-5.

**Клон:** HFzp-10.

**Морфология:** Клетки диаметром 8.8–14.1 мкм. Аксоподии в два раза длиннее диаметра клетки. Покровы представлены одним типом радиальных чешуек и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки листовидные, длиной 2.66–6.81 мкм. Их изогнутый ствол диаметром 0.13–0.20 мкм, дистально усечен. В основании сросшиеся базальное и латеральные крылья вытянуты в небольшой стебелек длиной 0.54–0.91 мкм и шириной 0.46–1.17 мкм. Узко окаймленные латеральные крылья гладкие, вытянуты по всей длине ствола, постепенно сужаясь к дистальному концу. Радиальные чешуйки в самой широкой части шириной 1.59–2.88 мкм. Овальные пластинчатые чешуйки размером 2.50–4.13 × 1.44–2.95 мкм с медиальным углублением, небольшим аксиальным утолщением и слабо выраженной маргинальной каймой.

**Примечание:** Морфология изученных клеток в целом совпадает с ранее описанной в литературе (Dürschmidt, 1985; Gaponova, 2008; Prokina, Mylnikov, 2019 и др.). Вид впервые отмечен в пресных водоемах и водотоках России и Южной Кореи.

**Распространение:** пресные воды Чили (Dürschmidt, 1985; Prokina, Mylnikov, 2019), Нигерии (Wujek, Ogundipe, 2002), Украины (Gaponova, 2008), Индии (Wujek, Saha, 2006), Вьетнама (Prokina et al., 2020), Австралии (Croome, 1987), Южной Кореи (Zagumyonnyi et al., 2020b), Японии и Шри-Ланки (Dürschmidt, 1987b).



**Рис. 64.** *Pterocystis foliacea* (Dürschmidt, 1985) Siemensma, 1991: А – общий вид живых клеток; В – общий вид высушенной клетки; С–F – радиальные чешуйки; G, H – пластинчатые чешуйки. I–M – *Pterocystis* aff. *foliacea*: I – общий вид высушенной клетки; J–L – радиальные чешуйки; М – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А, В, I–5; D, F, J–L – 1; C, E, G, H, M – 0.5.

***Pterocystis* aff. *foliacea*** (Dürschmidt, 1985) Siemensma, 1991 (рис. 64I–M)

**Материал:** 9 клеток из Ru-51; 6 клеток из Ru-133; 6 клеток из Ru-146; 4 клетки из Ru-148; 3 клетки из Ru-198; 1 клетка из Ru-200.

**Морфология:** Клетки диаметром около 10–15 мкм. Покровные элементы представлены листовидными радиальными чешуйками и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной  $3.07\text{--}7.17 \times 1.88\text{--}3.69$  мкм. Базальное и латеральные крылья слившиеся, граница между которыми не просматривается. Вместе они формируют воронковидную структуру. Явного стебелька не образуется. Ствол диаметром 0.12–0.14 мкм, несколько выходит за пределы краев латеральных крыльев. Пластинчатые чешуйки эллиптические  $2.60\text{--}3.96 \times 1.66\text{--}0.46$  мкм. Имеется аксиальное утолщение  $0.94\text{--}1.31 \times 0.07\text{--}0.15$  мкм.

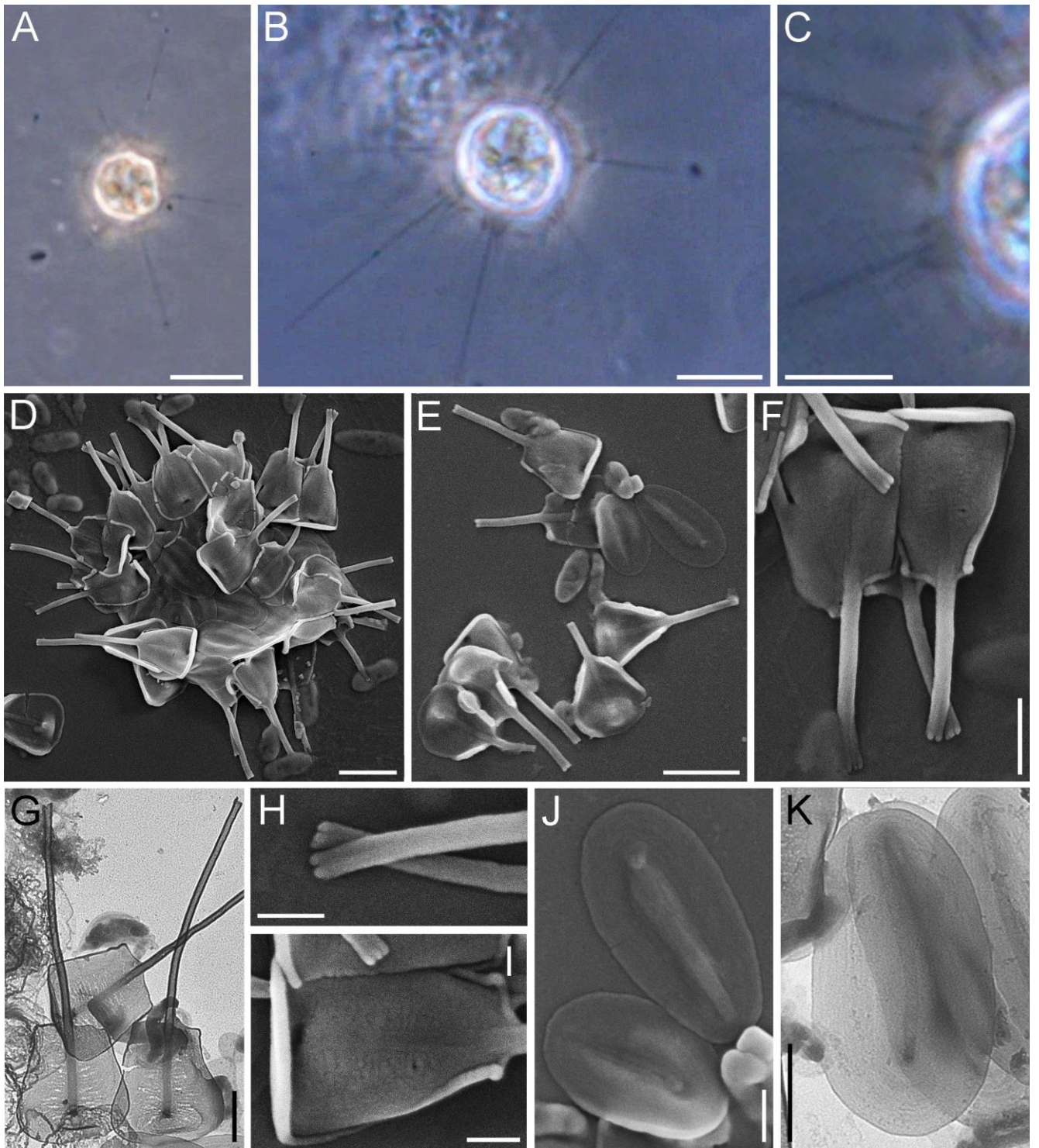
**Примечание:** Изученные клетки отличаются от *Pterocystis foliacea* отсутствием стебелька и не доходящими до вершины ствола латеральными крыльями.

*Pterocystis jongsooparkii* Zagumyonnyi, Prokina et Tikhonenkov, 2020 (рис. 65)

**Материал:** 22 клетки из Ru-91; 9 клеток из Kr-1.

**Клон:** HMzp-2; Pt.M-1Z.

**Диагноз:** Диаметр живых клеток составляет 8.2–10.6 мкм. Аксоподии вдвое длиннее диаметра клетки. Элементы скелета представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки состоят из ствола и трапецевидного основания ( $1.44\text{--}2.38$  мкм в широкой проксимальной части), образованного базальным и латеральными крыльями. Длина латеральных крыльев 1.60–2.83 мкм. Они постепенно сужаются к дистальной части и резко заканчиваются в средней части ствола, образуя «плечи». Ствол прямой, гладкий, не сужающийся дистально, длиной 3.12–7.08 мкм и диаметром 0.13–0.27 мкм. На вершине ствола имеется пять небольших закругленных краевых зубцов. Проксимальная половина ствола соединена с базальным и латеральными крыльями и изогнута, образуя совковидную



**Рис. 65.** *Pterocystis jongsooparkii* Zagumyonnyi, Prokina et Tikhonenkov, 2020. А–С – общий вид живой клетки; D – общий вид высушенной клетки; E – чешуйки разрушенной клетки; F, G – радиальные чешуйки; H – дистальные вершины радиальных чешуек; I – проксимальная часть радиальной чешуйки; J, K – пластинчатые чешуйки. Масштаб. мкм: А, В – 10; С – 5; D, E – 2; F, G – 1; H–K – 0.5.



структуру. На внутренней поверхности латеральных крыльев имеется около 10–15 параллельных поперечных щелей. Края латеральных крыльев отогнуты и образуют маргинальную кайму диаметром 0.07–0.12 мкм. Пластинчатые чешуйки овальной формы,  $2.18\text{--}3.58 \times 1.19\text{--}1.90$  мкм, с аксиальным утолщением  $1.31\text{--}2.30 \times 0.12\text{--}0.39$  мкм. Маргинальная кайма варьирует от почти не выраженной (диаметр 0.04 мкм) до довольно широкой (диаметр 0.11 мкм). Отношение длины к ширине пластинчатых чешуек составляет 1.63–2.13. Образование цист не зафиксировано.

**Примечание:** *Pterocystis jongsooparkii* обладает существенными морфологическими особенностями. Среди видов *Pterocystis* и *Raineriophrys* изученный солнечник наиболее близок к *Pterocystis anapoda* Siemensma et Roijackers, 1988, имея трапециевидное основание радиальных чешуек. Однако у *P. anapoda* радиальные чешуйки в два раза длиннее, 6.5–14.7 мкм (Siemensma, Roijackers, 1988a; Prokina, Philippov, 2019). Дистальные концы радиальных чешуек *P. anapoda* усечены, не имеют зубцов, тогда как у изученных образцов имеется пять небольших закругленных краевых зубцов. Радиальные чешуйки *P. jongsooparkii* также сходны с радиальными чешуйками *Raineriophrys fortesca*. Оба вида характеризуются наличием краевых зубцов на не сужающемся дистальном конце ствола, а также сходной формой и размером пластинчатых чешуек. Однако, радиальные чешуйки *R. fortesca* обычно длиннее (до 24.0 мкм). Их латеральные крылья имеют треугольную форму; на базальных крыльях имеются радиальные ребра.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсам 18S рРНК клонов НМзр-2 и Pt.M-1Z., поместил их в кладу X4 внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).

**Распространение:** Японское море (Zagumyonnyi et al., 2020b).

*Pterocystis paliformis* (Dürschmidt, 1987) Siemensma, 1991 (рис. 66)

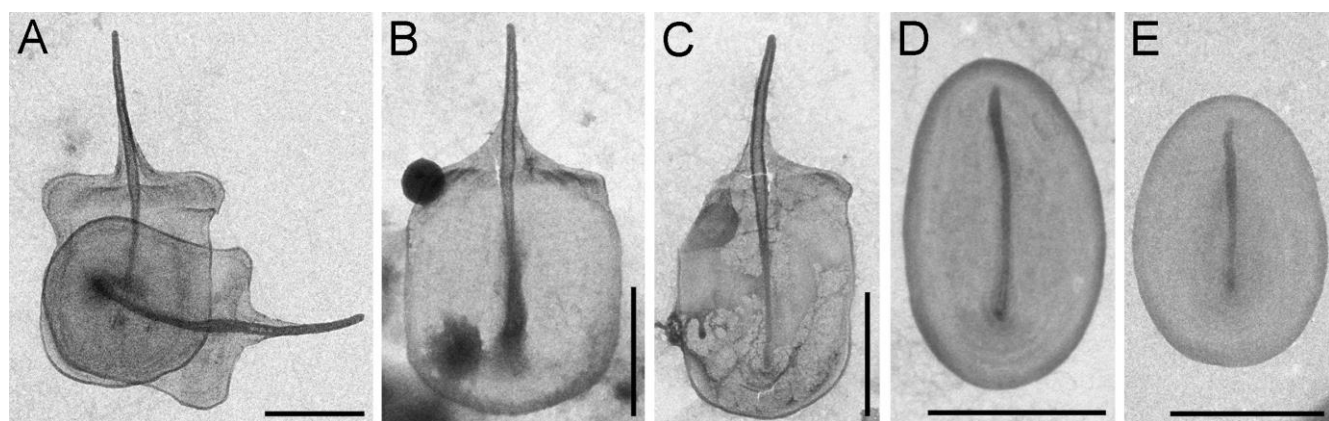
**Материал:** 9 чешуек из Ru-95; 1 чешуйка из Ru-182.

**Морфология:** Радиальные чешуйки длиной 3.0–3.6 мкм и шириной 1.4–1.8 мкм, лопатовидные. Ствол шириной 0.04–0.12 мкм оканчивается дистально

скругленной верхушкой. Базальное и латеральные крылья сливаются, образуя лопатовидную структуру. На периферии крыльев имеется неширокая кайма. У основания ствола имеется небольшой прогиб латеральных крыльев. Пластинчатые чешуйки размером  $1.4\text{--}2.3 \times 0.9\text{--}1.5$  мкм яйцевидные или эллиптические. Имеется аксиальное утолщение размером  $0.82\text{--}1.41 \times 0.03\text{--}1.41$  мкм.

**Примечание:** Морфология и размеры наблюдаемых радиальных и пластинчатых чешуек очень сходны с первоначальным описанием Моники Дюршмидт (пробы из Чили) (Dürschmidt, 1987b) за исключением более длинных радиальных чешуек (до 4.5 мкм). Данный вид впервые отмечен для водных биотопов России.

**Распространение:** Пресные воды Чили, Новой Зеландии (Dürschmidt, 1987b), США (Wujek, 2003b; 2005; 2006).



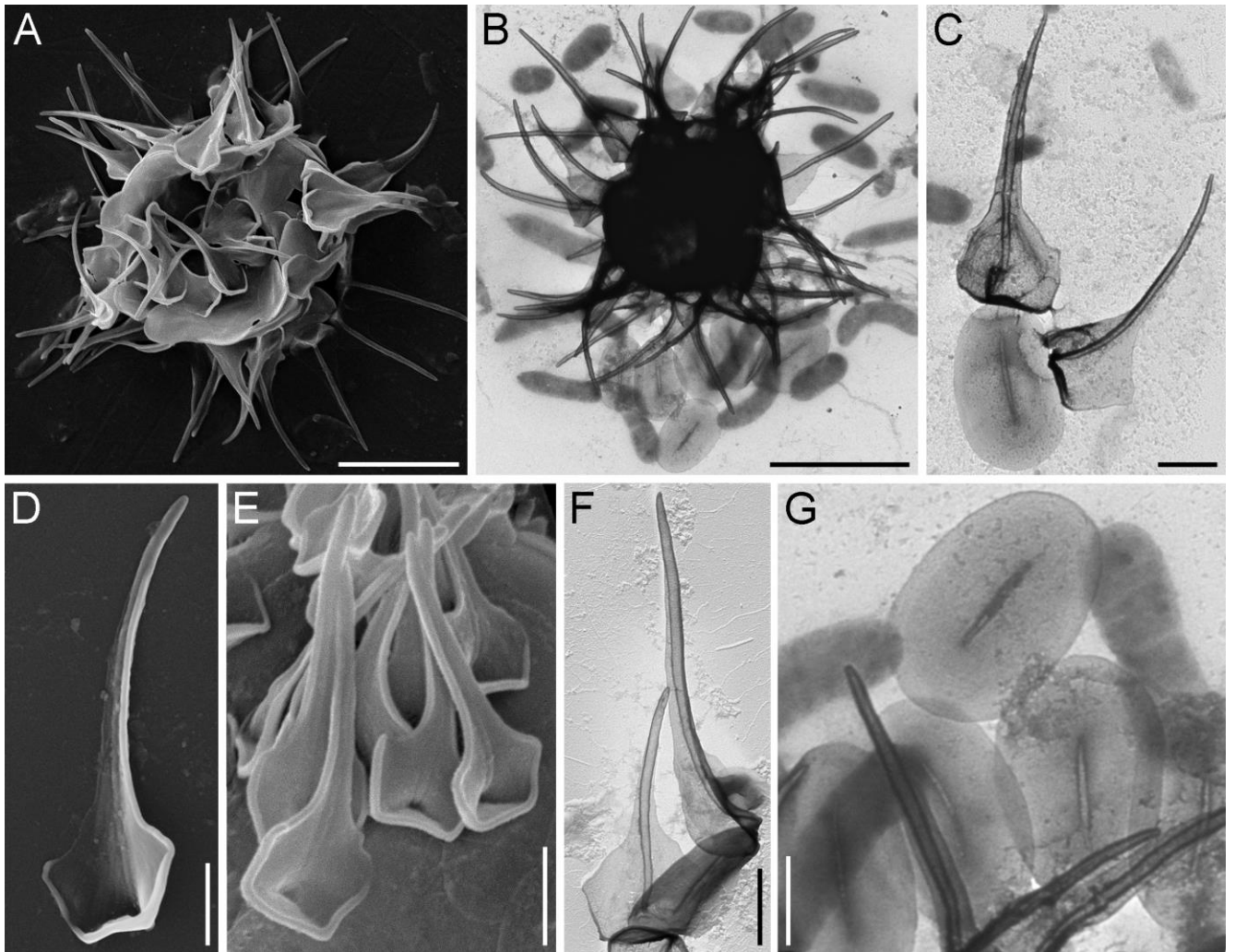
**Рис. 66.** *Pterocystis paliformis* (Dürschmidt, 1987) Siemensma, 1991. А–С – радиальные чешуйки; D, E – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А–Е – 1.

***Pterocystis pinnata*** (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 67)

**Материал:** 5 клеток из Vn-5; 3 клетки из Vn-12; 4 клетки из Vn-18; 3 клетки из Ru-5; 2 клетки из Ru-8; 1 клетка из Ru-39; 1 клетка из Ru-73; 4 клетки из Ru-144; 8 клеток из Ru-178; 1 клетка из Ru-187; 1 клетка из Ru-204; 1 клетка из Ru-252; 2 клетки из Se-1.

**Морфология:** Клетки диаметром 3.8–9.1 мкм. Покровы представлены одним типом радиальных чешуек, а также пластинчатыми чешуйками. Радиальные

чешуйки длиной 2.6–6.7 мкм изогнуты в проксимальной части. По бокам от ствола, диаметром 0.09–0.24 мкм, расположены латеральные крылья. Начинаясь от базальной пластинки шириной 0.71–1.18 мкм, они сначала расширяются до 0.92–2.73 мкм, а затем, резко сужаясь, тянутся вдоль ствола и оканчиваются, немного не доходя до вершины. Базальная пластинка изогнута под прямым углом к стволу и латеральным крыльям, и будучи соединённой с последними, имеет ковшевидную форму. Край базального крыла, а также края латеральных крыльев в расширяющейся части, имеют наибольшую толщину (0.11–0.25 мкм). Пластинчатые чешуйки эллипсовидные,  $1.7\text{--}3.2 \times 1.1\text{--}2.0$  мкм. Имеется аксиальное утолщение  $0.87\text{--}1.35 \times 0.09\text{--}0.14$  мкм.



**Рис. 67.** *Pterocystis pinnata* (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988: A, B – общий вид высушенной клетки; C – радиальные и пластинчатая чешуйки; D–F – радиальные чешуйка; G – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: A, B – 5; C–G – 1.

**Примечание:** Морфология и размеры очень близки к описанным другими авторами (Dürschmidt, 1987b; Леонов, 2009), за исключением латеральных крыльев радиальных чешуек, которые доходят только до середины чешуйки, согласно описанию Ф. Сименсма и Р. Ройджекера (Siemensma, Roijackers, 1988a). Вид впервые отмечен для пресных водоемов и водотоков Вьетнама.

**Распространение:** Пресные воды США (Wujek, 2003), Канады (Nicholls, 1983), Чили, Новой Зеландии (Dürschmidt, 1987b), России (Леонов, 2009; Prokina et al., 2017a; Prokina, Philippov, 2019) и Швеции (Siemensma, Roijackers, 1988a).

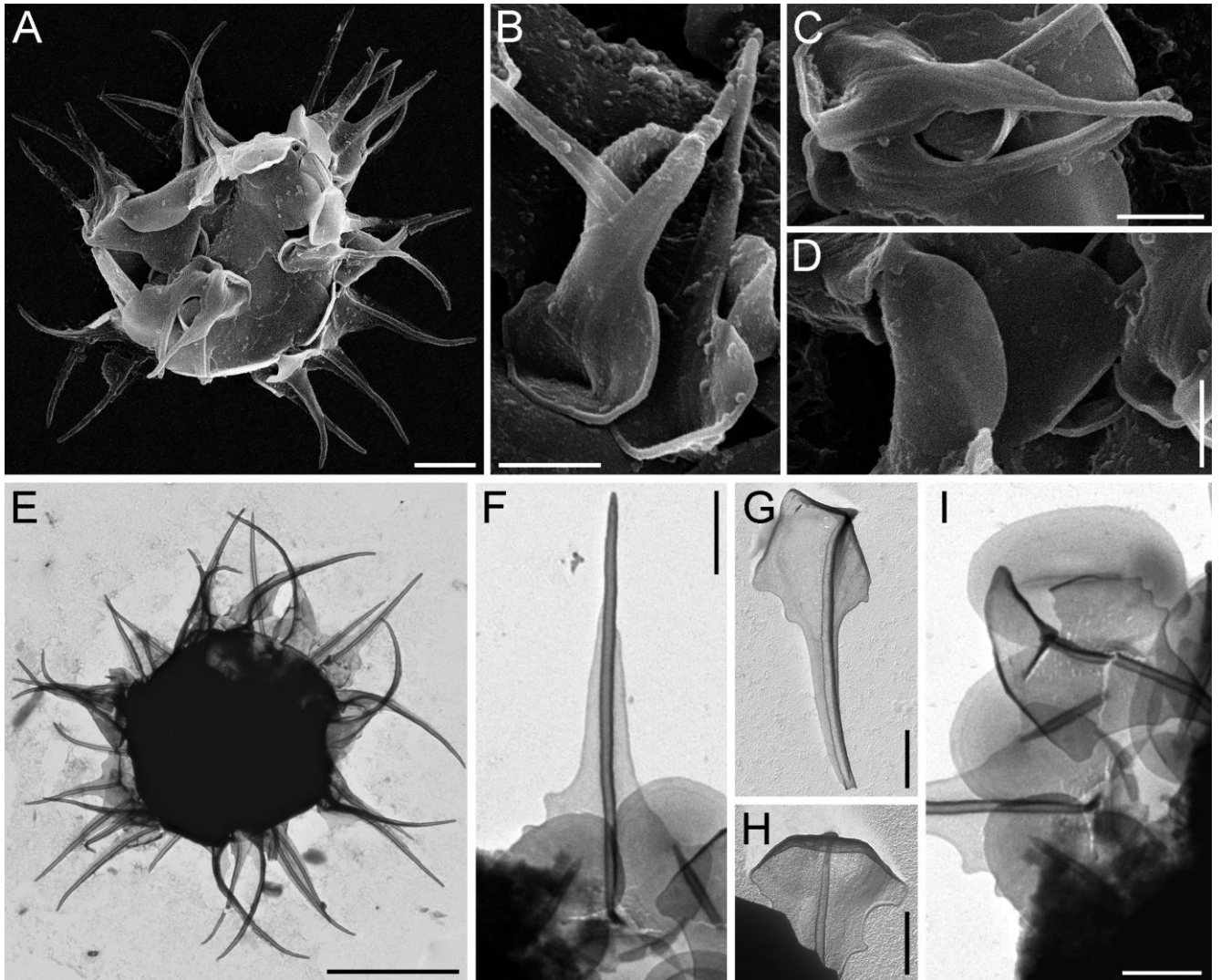
*Pterocystis aff. pinnata 1* (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 68A–D)

**Материал:** 3 клетки из Ua-18; 1 клетка из Se-1.

**Морфология:** Диаметр клетки 6.77–8.23 мкм. Поверхность клеток покрыта радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 3.65–5.05 мкм. Они состоят из ствола, базальной пластинки и латеральных крыльев. Ствол полый, 0.14–0.17 мкм диаметром, сужающийся к закругленному кончику. Основание представлено базальной пластинкой, расположенной под прямым углом к стволу и соединено с двумя латеральными крыльями, тянущимися по обе стороны от ствола. Латеральные крылья в самой широкой части достигают длины 1.3–1.96 мкм. Латеральные крылья сужаются к вершине чешуйки и покрывают 2/3 ее длины. Внутренняя сторона латеральных крыльев гладкая, без радиальных ребер. Латеральные крылья и базальная пластинка чешуек образуют ковшеобразную структуру разной формы, от листовидных и треугольных до квадратных. Пластинчатые чешуйки овальные, размером 1.93–2.20 × 1.41–1.59 мкм, без текстуры.

**Примечание:** Найденные экземпляры отличаются от большинства ранее описанных клеток менее выраженными плечами латеральных крыльев на радиальных чешуйках. Для установления таксономического статуса необходимо

изучение изменчивости элементов покровного скелета *Pterocystis pinnata* в клональных культурах, а также получение молекулярных данных.



**Рис. 68.** А–D – *Pterocystis* aff. *pinnata* 1 (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988. А – общий вид высушенной клетки; В, С – радиальные чешуйки; D – пластинчатые чешуйки. Е–I – *Pterocystis* aff. *pinnata* 2: Е – общий вид высушенной клетки; F–H – радиальные чешуйки; I – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: Е – 5; А – 2; В–D, F–I – 1.

***Pterocystis* aff. *pinnata* 2** (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 68E–I)

**Материал:** 14 клеток из Ru-8; 1 чешуйка из Ru-163; 2 клетки из Ru-186.

**Морфология:** Клетки диаметром 6–8 мкм. Поверхность клеток покрыта радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 4.2–6.9

мкм. Базальное крыло шириной 0.84–1.66 мкм. От него вдоль ствола отходят латеральные крылья, сначала расширяясь до размеров 2.23–2.78 мкм, а затем сужаются к апикальной части, оканчиваясь, немного не доходя до вершины. Края латеральных крыльев после расширенной части имеют волнообразный вид. Ствол чешуйки диаметром 0.09–0.195 мкм. Пластинчатые чешуйки эллиптические размером 1.61–2.61 × 1.16–1.88 мкм с аксиальным утолщением 0.67–1.20 × 0.05–1.16 мкм.

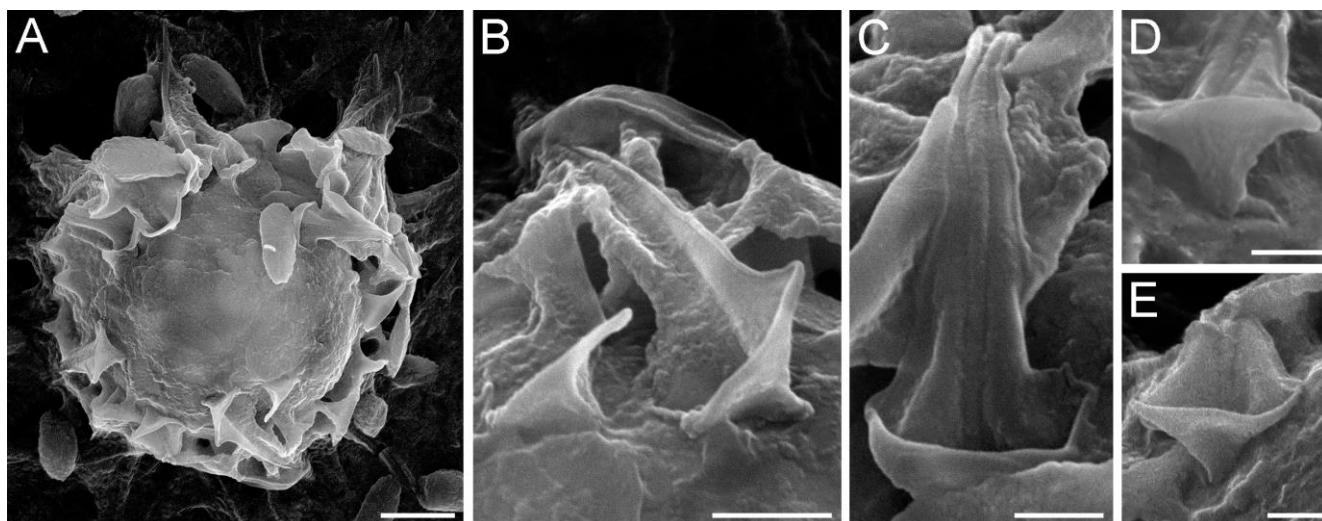
**Примечание:** Найденные экземпляры отличаются от других ранее описанных клеток *Pterocystis pinnata* волнообразными краями латеральных крыльев на радиальных чешуйках.

*Pterocystis aff. pinnata* 3 (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 69)

**Материал:** 1 клетка из Ru-136.

**Морфология:** Клетка диаметром около 8 мкм. Поверхность клетки покрыта пластинчатыми и радиальными чешуйками. Радиальные чешуйки 2.8–4.7 мкм длиной состоят из ствола, базального и латеральных крыльев. Ствол полый, 0.12–0.13 мкм в диаметре. Базальное крыло треугольной формы 0.87–1.13 × 0.76–1.02 мкм, расположено под прямым углом к стволу и соединено с двумя латеральными крыльями, простирающимися по обе стороны от ствола до вершины чешуйки. Латеральные крылья у основания имеют наибольшую ширину 1.43–1.83 мкм, после чего они сужаются. Пластинчатые чешуйки овальные, 1.68–2.02 × 1.06–1.48 мкм.

**Примечание:** В целом покровы схожи с *Pterocystis pinnata*. Однако базальная часть, с наибольшей шириной латеральных крыльев, у изученного образца составляет лишь 1/5–1/6 часть от длины радиальной чешуйки, в то время как у *P. pinnata* составляет примерно треть длины чешуйки.



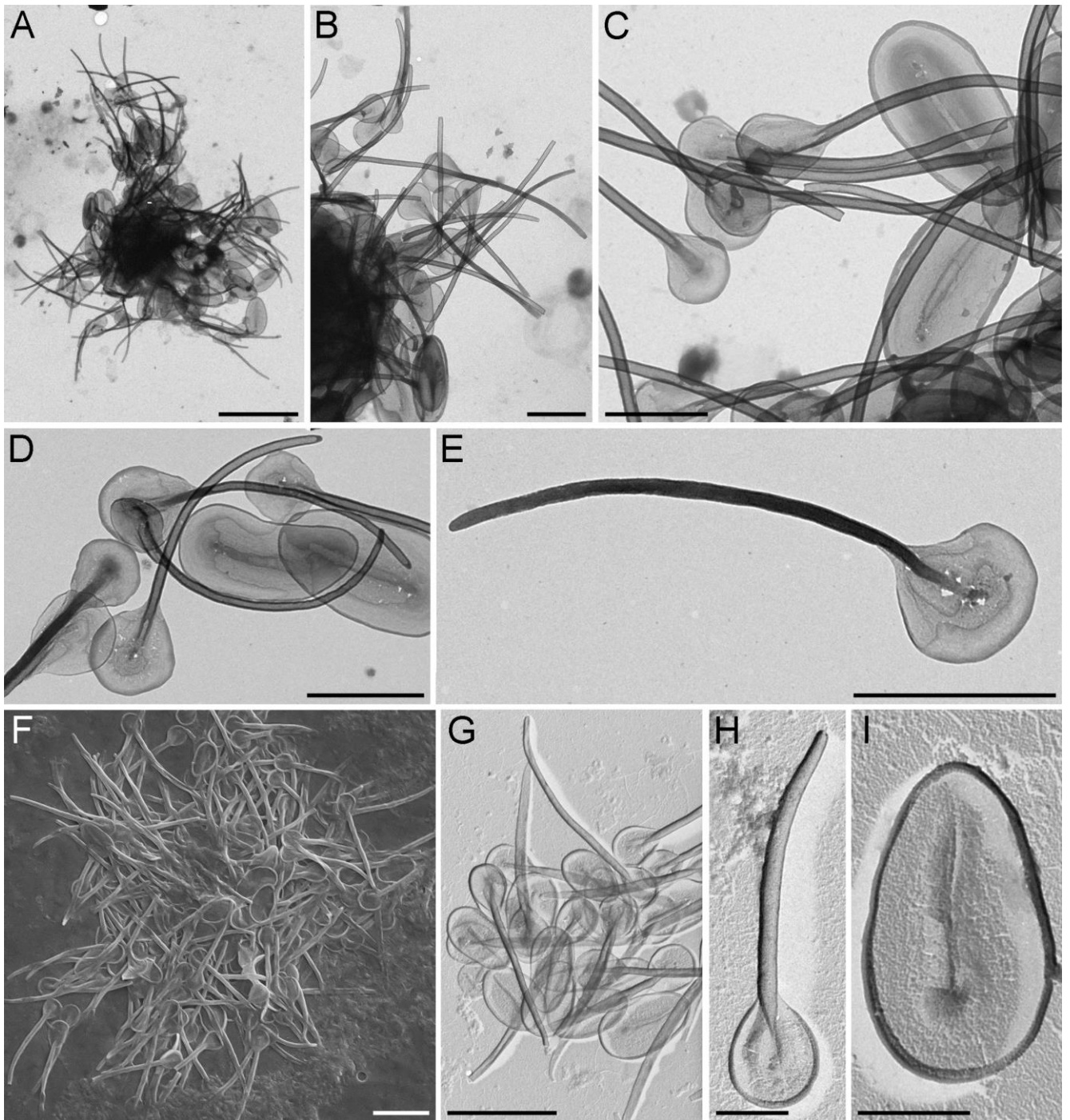
**Рис. 69.** *Pterocystis* aff. *pinnata* З. А – общий вид высушенной клетки; В – С – радиальные чешуйки; D, E – базальное крыло радиальных чешуек. Масштаб, мкм: А – 2; В – 1; С–Е – 0.5.

***Pterocystis pontica*** Prokina, Zagumyonnyi et Mylnikov, 2019 (рис. 70)

**Материал:** 3 разрушенные клетки из Ru-109; 1 разрушенная клетка из Ru-113; 3 клетки из Ru-119.

**Морфология:** Элементы скелета представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки 2.60–4.72 мкм в длину, с полым стволом диаметром 0.11–0.19 мкм, слегка изогнутым по дуге и уплощенной круглой базальной пластинкой, размером 0.75–1.20 × 0.65–0.87 мкм с утолщенной маргинальной каймой шириной 0.053–0.06 мкм. В месте прикрепления базального крыла к стволу, маргинальная кайма утончается и часто исчезает. Пластинчатые чешуйки овальные или яйцевидные, 1.15–2.40 × 0.75–1.31 мкм с аксиальным утолщением длиной 0.63–1.71 мкм, смещенным в сторону суженного конца чешуек. По периметру чешуйки имеется утолщенная маргинальная кайма шириной 0.050–0.054 мкм.

**Примечание:** *Pterocystis pontica* отличается от *P. anapoda* Siemensma et Roijackers, 1988 и *P. paliformis* (Dürschmidt, 1987) Siemensma, 1991 отсутствием удлиненной базальной пластинки и меньшим размером базальной пластинки по сравнению с длиной ствола; от *P. pyriformis* (Dürschmidt, 1987) Siemensma, 1991 – отсутствием базальной пластинки грушевидной формы и



**Рис. 70.** *Pterocystis pontica* Prokina, Zagumyonnyi et Mylnikov, 2019. А–Е – образец из Севастопольских бухт (Ru-109, Ru-113): А – общий вид высушенной клетки; В – участок высушенной клетки; С, D – радиальные и пластинчатые чешуйки; Е – радиальная чешуйка. F–I – образец из оз. Кучук-Аджиголь (Ru-119). F – общий вид высушенной клетки; G – радиальные и пластинчатые чешуйки; H – радиальная чешуйка; I – пластинчатая чешуйка. Масштаб мкм: А – 5; F, G – 2; В–Е – 1; H, I – 0.5.



выступающими латеральными крыльями почти на всю длину ствола; от *P. canadensis* Cavalier-Smith et von der Heyden, 2007 и *P. pinnata* (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988 отсутствием хорошо выраженного базального крыла и отсутствием латеральных крыльев, простирающихся почти по всей длине ствола.

*Ricksol blepharistes* Shishkin-Skarð, 2022, описанный из солончака Белого моря (6‰), имеет схожее строение базальной пластинки и апикальных вершин радиальных чешуек, но отличается другими элементами скелета, а также размерами (Shishkin-Skarð et al., 2022).

**Распространение:** Черное море (Prokina et al., 2019).

*Pterocystis pulchra* (Dürschmidt, 1985) Siemensma, 1991 (рис. 71)

**Материал:** 1 клетка из Ru-63.

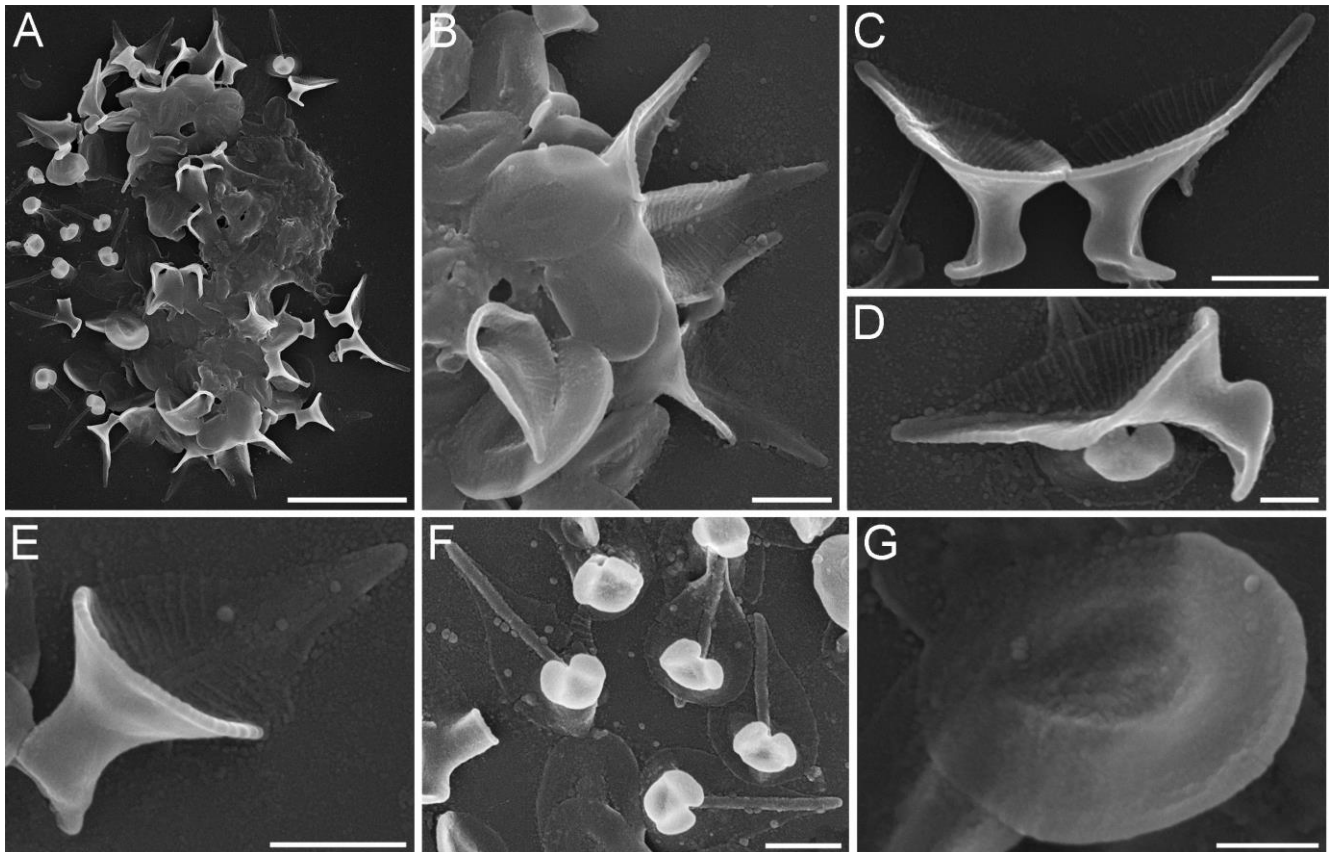
**Морфология:** Покровы клетки состоят из пластинчатых чешуек и радиальных чешуек со сложной структурой. Радиальные чешуйки имеют полый изогнутый ствол длиной 1.71–3.14 мкм и диаметром 0.16–0.20 мкм. Он расположен на сердцевидной уплощенной базальной пластинке диаметром 0.56–0.89 мкм. Латеральные крылья соединены между собой в базальной части, образуя полый широкий стебелек диаметром 0.48–0.71 мкм. Латеральные крылья в средней части расширяются в воронковидную структуру (диаметр расширенной части 1.32–1.75 мкм). Дистальные части крыльев конусовидно сужаются, образуя заостренную вершину. Внутренняя сторона крыльев с радиальными ребрами простирается от ствола к краю и от базальной части воронки к основанию  $1.32\text{--}2.25 \times 0.89\text{--}1.33$  мкм с медиальным вдавлением  $0.62\text{--}1.03 \times 0.18\text{--}0.41$  мкм. Пластинчатые чешуйки овальной или яйцевидной формы с медиальным вдавлением  $0.62\text{--}1.03$  мкм  $\times$   $0.18\text{--}0.41$ .

**Примечание:** Морфология наблюдаемых чешуек соответствует предыдущему описанию, за исключением того, что М. Дюршмидт (Dürschmidt, 1985) отметила пластинчатые чешуйки большего размера ( $3.0\text{--}3.3 \times 1.7\text{--}2.0$  мкм) и радиальные чешуйки большего размера ( $3.0\text{--}4.0 \times 3.1\text{--}3.8$  мкм). Радиальные чешуйки этого вида отличается от таковых у *Pterocystis plumosa* (Dürschmidt,

1987b) Siemensma, 1991 тем, что ствол не выходит за пределы латеральных крыльев. Данный вид впервые отмечен для водоемов России.

**Примечание:** Морфология наблюдаемых чешуек соответствует предыдущему описанию, за исключением того, что М. Дюршмидт (Dürschmidt, 1985) отметила пластинчатые чешуйки большего размера ( $3.0-3.3 \times 1.7-2.0$  мкм) и радиальные чешуйки большего размера ( $3.0-4.0 \times 3.1-3.8$  мкм). Радиальные чешуйки этого вида отличается от таковых у *Pterocystis plumosa* (Dürschmidt, 1987b) Siemensma, 1991 тем, что ствол не выходит за пределы латеральных крыльев. Данный вид впервые отмечен для водоемов России.

**Распространение:** Пресные воды США (Wujek, 2005), Чили (Dürschmidt, 1985), России (Prokina et al., 2018), Индии (Wujek, Saha, 2006), Новой Зеландии (Dürschmidt, 1987b).



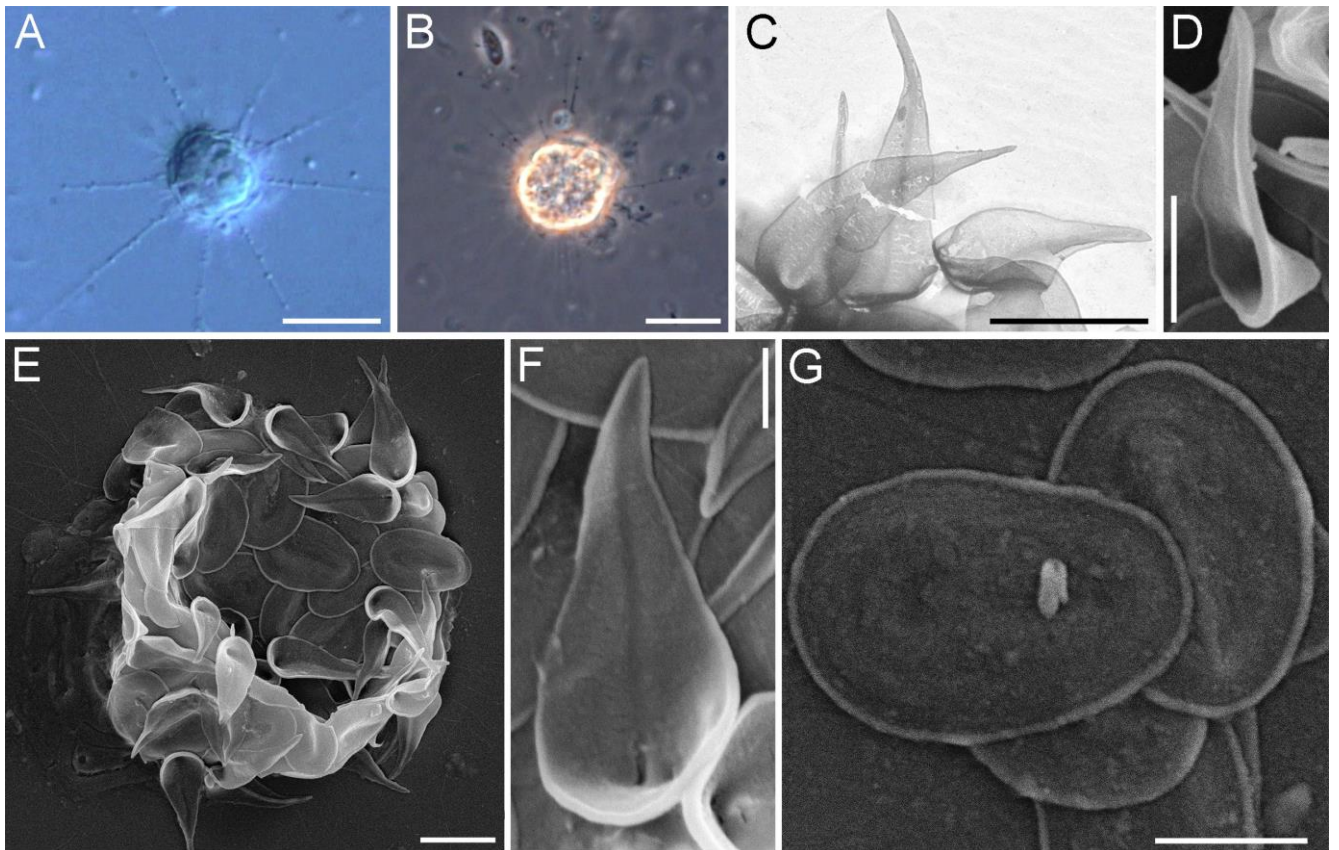
**Рис. 71.** *Pterocystis pulchra* (Dürschmidt, 1985) Siemensma, 1991. А – общий вид высушенной клетки; В – радиальные и пластинчатые чешуйки; С–F – радиальные чешуйки; G – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А – 5; В, С, Е, F – 1; D, G – 0.5

*Pterocystis vietnamica* Prokina, Radaykina et Mylnikov, 2020 (рис. 72)

**Материал:** 12 клеток из Ru-131.

**Клон:** HFzp-6.

**Морфология:** Клетки 9.87–17.14 мкм. Покровы состоят из радиальных и пластинчатых чешуек. Радиальные чешуйки 1.73–3.77 мкм длиной и 0.78–1.73 мкм шириной, листовидные. По обе стороны от ствола шириной 0.067–0.093 мкм тянутся латеральные крылья, сужающиеся к дистальному концу. На латеральных крыльях расположены тонкие субпаралельные щели. В основании, крылья соединяются с базальным крылом, формируя крупное сферическое субапикальное выпячивание 0.31–0.50 мкм в диаметре. Крылья имеют крупную маргинальную кайму. Пластинчатые чешуйки овальные или яйцевидные, 2.12–3.05 × 1.26–2.09



**Рис. 72.** *Pterocystis vietnamica* Prokina, Radaykina et Mylnikov, 2020. А, В – общий вид живой клетки; С, D, F – радиальные чешуйки; Е – общий вид высушенной клетки; G – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, В – 10; С, Е – 2; D, G – 1; F – 0.5.

мкм. В центре чешуйки расположено аксиальное утолщение размером  $1.07\text{--}1.36 \times 0.16\text{--}0.22$  мкм, также имеется центральное вдавливание и заметная маргинальная кайма.

**Примечание:** Морфологические параметры исследованных нами клетки полностью совпадают с первоописанием (Prokina et al., 2020), за исключением немного больших размеров радиальных чешуек (чешуйки вьетнамского организма имели размер  $1.52\text{--}2.29$  мкм). Данный вид впервые указан для водоемов России.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HFzр-6, поместил его в кладу Pterocystidae A внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).

**Распространение:** пресные воды Вьетнама (Prokina et al., 2020).

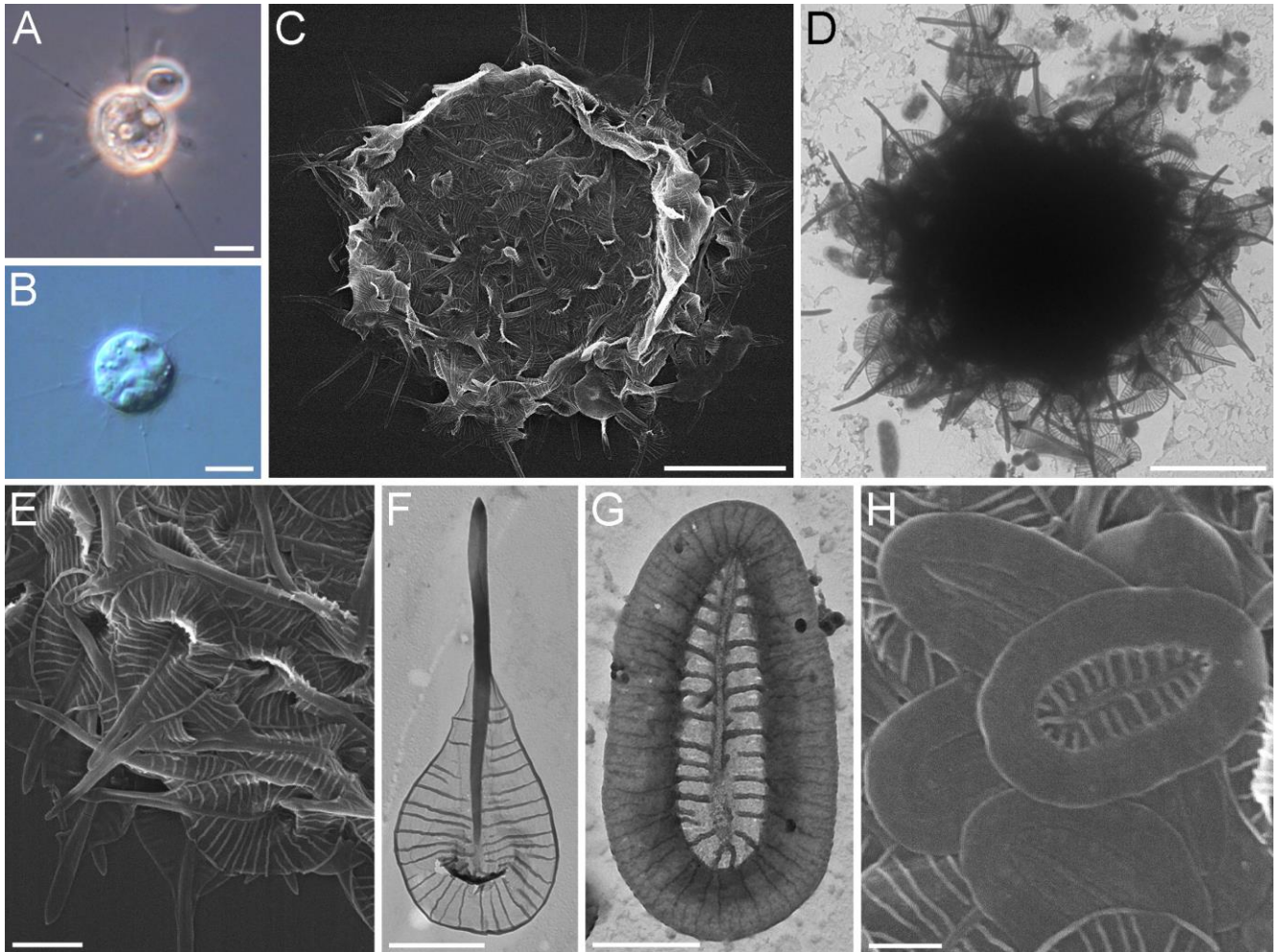
*Pterocystis striata* (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 73, Рис. 74)

**Материал:** 22 клетки из Ru-20; 6 радиальных чешуек из Ru-96; 1 чешуйка из Ru-177; 1 клетка из Ru-178; 6 клеток из Ru-203.

**Клон:** HF-59Z.

**Морфология:** Клетки диаметром  $8.1\text{--}16.3$  мкм. Длина аксоподий в  $1.5\text{--}2.4$  раза больше диаметра клетки. Покровы клеток состоят из радиальных и пластинчатых чешуек. Радиальные чешуйки длиной  $2.13\text{--}4.97$  мкм с полым стволом и шириной  $1.33\text{--}2.33$  мкм (рис. 73, Рис. 74). Ствол расширяется от основания и заканчивается закругленной вершиной. Проксимальная часть ствола вытянута в овальное крыло  $1.72\text{--}3.88 \times 1.33\text{--}2.33$  мкм, с 30–34 радиальными ребрами. Ствол выступает за пределы крыла на  $0.97\text{--}2.49$  мкм. Основание ствола имеет небольшой выступ. Пластинчатые чешуйки размером  $2.06\text{--}2.31 \times 1.31\text{--}1.42$  мкм имеют эллиптическую или яйцевидную форму. В центральной части имеется аксиальное утолщение шириной  $0.052\text{--}0.092$  мкм. Периферическая кайма чешуек хорошо выражена, имеет ширину  $0.30\text{--}0.50$  мкм. От аксиального утолщения до периферической границы проходит около 20–30 радиальных ребер.

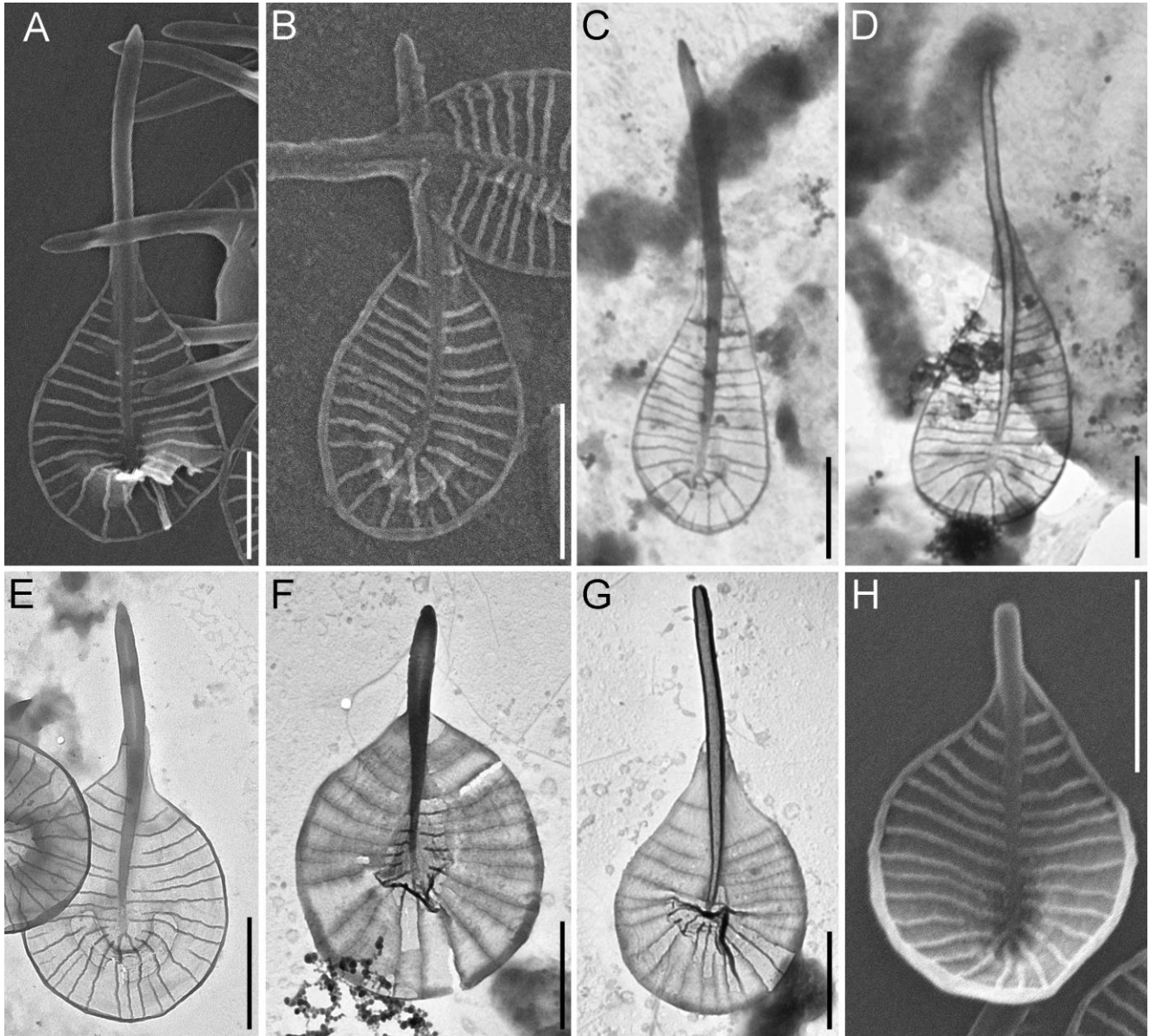
Периферическая кайма также орнаментирована многочисленными радиальными ребрами, видимыми только на ТЭМ.



**Рис. 73.** *Pterocystis striata* (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988. А, В – общий вид живой клетки; С, D – общий вид высушенной клетки; Е, F – радиальные чешуйки; G, H – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А–D – 10; Е, F – 1; G, H – 0.5.

**Примечание:** Морфология и размеры исследованных чешуек схожи с теми, которые были даны ранее другими авторами. Однако, в работе Ф. Сименсма и Р. Ройджекера отмечены более крупные формы: длина радиальных чешуек до 9.4 мкм, длина крыла до 3.5 мкм, а также более многочисленные радиальные ребра – до 80 (Siemensma, Roijackers, 1988a). Вид впервые указан для пресных биотопов России.

**Распространение:** пресные воды Германии, Чили, Новой Зеландии (Dürschmidt, 1987b), США (Wujek, 2003a; 2005), Канады (Nicholls, 1983), Нигерии (Wujek et al., 2007) и Тасмании (Croome, 1986).



**Рис. 74.** Варианты радиальных чешуек *Pterocystis striata*. Масштаб, мкм: А–Н – 1.

*Pterocystis tropica* (Dürschmidt, 1987) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 75).

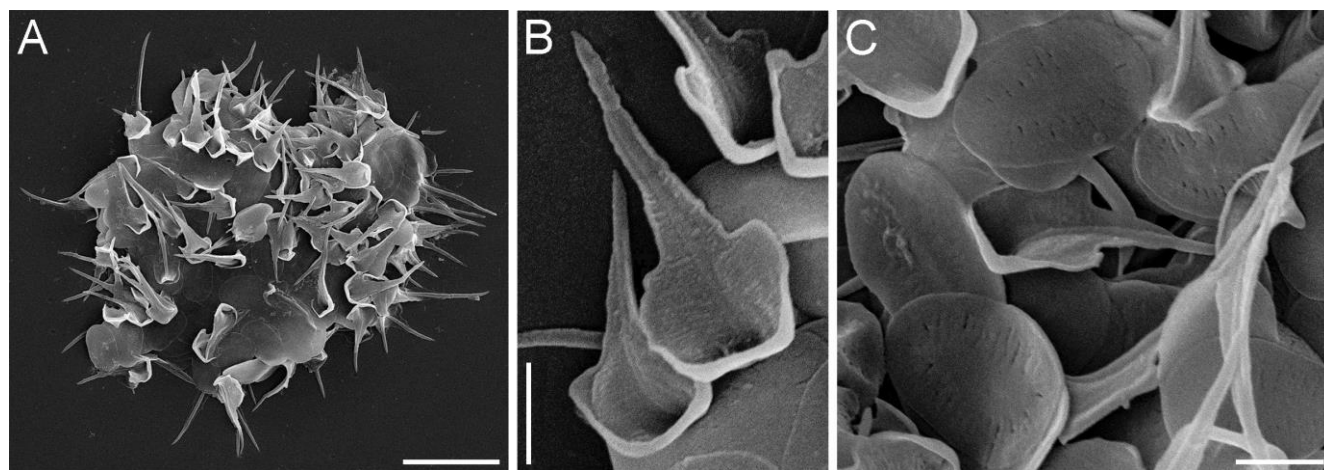
**Материал:** 2 клетки из Vn-39; 4 клетки из Vn-40.

**Морфология:** Клетки около 10 мкм в диаметре. Скелетные элементы представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки 2.38–6.29 мкм в длину, состоят из ствола, базальной пластинки и радиальных

крыльев. Ствол полый, диаметром 0.14–0.20 мкм, слегка изогнут, сужается к острой верхушке. Основание представлено базальной пластинкой, расположенной под прямым углом к стволу, и связанной с двумя латеральными крыльями, тянущимися по обе стороны от ствола и занимающими 2/3 длины чешуйки. Латеральные крылья в самой широкой части имеют ширину 1.05–1.76 мкм. На внутренней стороне латеральных крыльев имеются отходящие от ствола многочисленные ребра. Пластинчатые чешуйки овальные,  $2.16\text{--}2.83 \times 1.30\text{--}1.80$  мкм, имеются радиальные щели, а также слабовыраженное аксиальное утолщение.

**Примечание:** Морфология и размеры изученных клеток совпадают с другими описаниями этого вида (Prokina et al., 2020) и наиболее схожи с первоописанием (Dürschmidt, 1987b).

**Распространение:** Пресные воды США (Wujek, 2015), Чили, Шри-Ланки [как *Acanthocystis tropica*] (Dürschmidt, 1987b), Индии (Wujek, Saha, 2006) и Вьетнама (Prokina et al., 2020; Zagumyonnyi et al., 2020a).

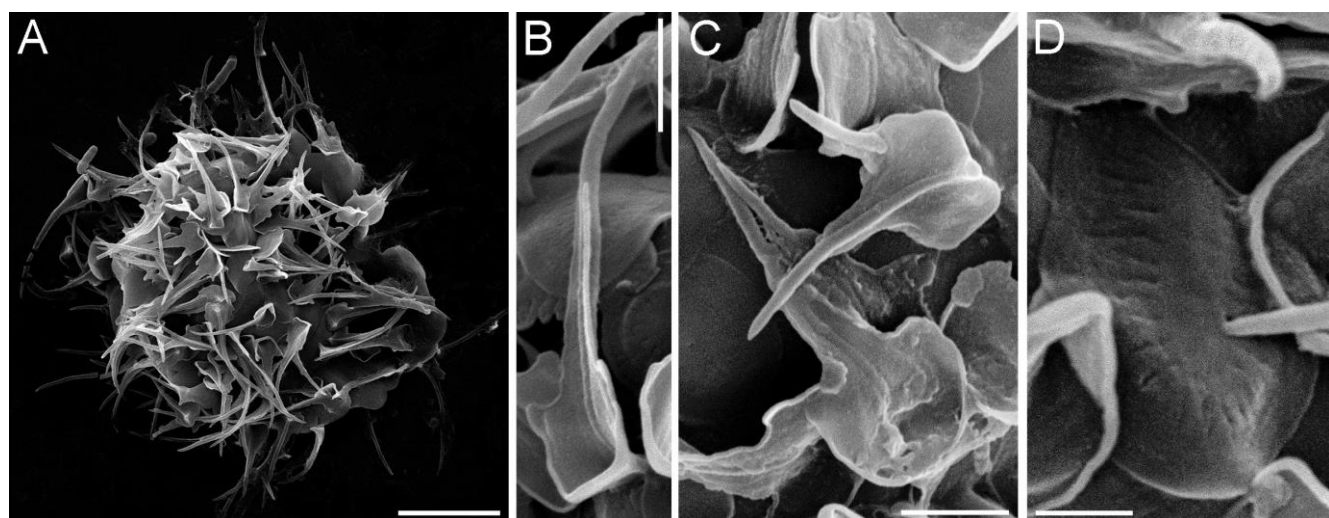


**Рис. 75.** *Pterocystis tropica* (Dürschmidt, 1987) Siemensma et Roijackers, 1988. А – общий вид высушенной клетки; В – радиальные чешуйки; С – участок поверхности клеток с радиальными и пластинчатыми чешуйками. Масштаб, мкм: А – 5; В, С – 1.

***Pterocystis aff. tropica* 1** (Dürschmidt, 1987) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 76)

**Материал:** 6 клеток из Ua-25.

**Морфология:** Диаметр клеток около 8–10 мкм. Скелетные элементы представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 2.6–6.7 мкм, состоят из ствола, базального и латеральных крыльев. Ствол полый, 0.14–0.20 мкм в диаметре, слегка изогнутый, сужающийся к острой вершине. Базальное крыло расположено под прямым углом к стволу и соединено с двумя латеральными крыльями, простирающимися по обе стороны от ствола, занимая от половины до 2/3 длины ствола. Латеральные крылья в самой широкой части составляют 1.3–2.0 мкм. Края крыльев неровные, иногда асимметричные. Редкие ребра отходят от ствола на внутренней стороне латеральных крыльев некоторых чешуек. Пластинчатые чешуйки овальные, 2.1–3.5 × 1.3–2.0 мкм. Имеются радиальные щели и небольшое аксиальное утолщение длиной 0.74–0.95 мкм.



**Рис. 76.** *Pterocystis* aff. *tropica* 1 (Dürschmidt, 1987) Siemensma et Roijackers, 1988. А – общий вид высушенной клетки; В, С – радиальные чешуйки; D – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А – 5; В, С – 1; D – 0.5.

**Примечание:** Размеры исследованных чешуек наиболее близки к описаниям *P. tropica* (Dürschmidt, 1987b; Prokina et al., 2017a; Zagumyonnyi et al., 2020a). Описание *Acanthocystis tropica* ssp. *paucistriata* (Dürschmidt 1987b) и *P. tropica* (Prokina et al., 2017b) указывает на наличие небольшого числа радиальных ребер на латеральных крыльях радиальных чешуек и отсутствие радиальных щелей на



пластинчатых чешуйках. Описание *A. tropica* ssp. *tropica* (Dürschmidt 1987b) и *P. tropica* (Zagumyonnyi et al., 2020a), напротив, показывает большое количество радиальных ребер на латеральных крыльях радиальных чешуек и наличие радиальных щелей на пластинчатых чешуйках. Исследованные нами клетки обладают общими чертами: латеральные крылья имеют небольшое количество радиальных ребер и, в то же время, пластинчатые чешуйки имеют радиальные щели. В отличие от *P. quadrata* Cavalier-Smith et von der Heyden, 2007, изученные клетки имеют ребра на латеральных крыльях и прорези на пластинчатых чешуйках.

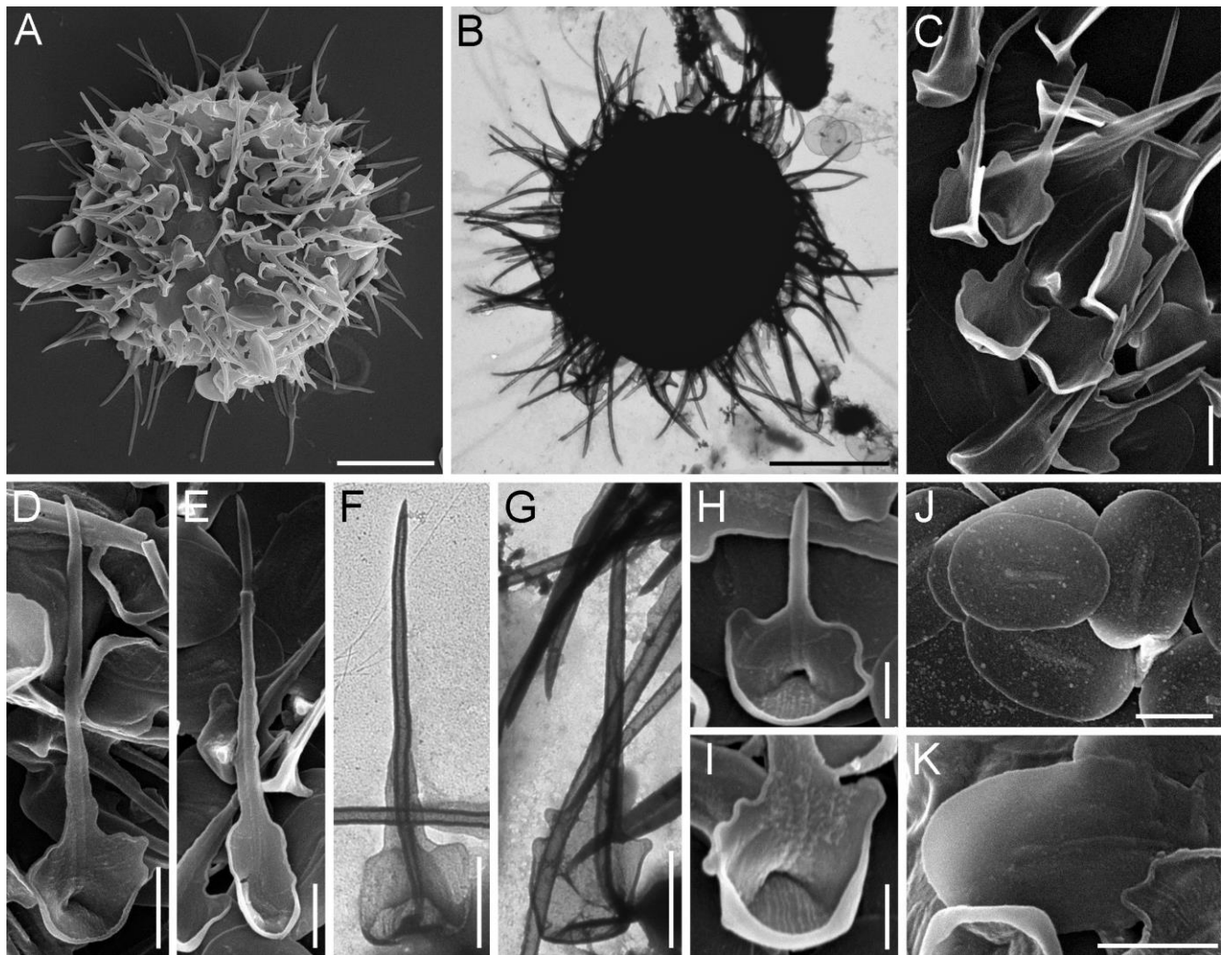
***Pterocystis* aff. *tropica* 2** (Dürschmidt, 1987) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 77)

**Материал:** 1 клетка из Vn-13; 1 клетка из Vn-24; 4 клетки из Vn-25; 5 клеток из Mn-5; 1 разрушенная клетка из Ru-6; 15 клеток из Ru-19; 4 клетки из Ru-52; 1 клетка из Ru-75; 10 клеток из Ru-77; 6 клеток из Ru-78; 5 клеток из Ru-83; 6 клеток из Ru-85; 3 клетки из Ru-90; 4 клетки из Ru-96; 9 клеток из Ru-97; 2 клетки из Ru-118; 8 клеток из Ru-122; 8 клеток из Ru-129; 6 клеток из Ru-136; 2 клетки из Ru-145; 5 клеток из Ru-249; 1 разрушенная клетка из Ru-252; 27 клеток из Ru-255; 1 клетка из Se-1.

**Клон:** HFzp-9.

**Морфология:** Клетки диаметром 9.3–17.9 мкм. Покровы представлены однотипными радиальными чешуйками и пластинчатыми чешуйками. Диаметр аксоподий превышает диаметр клетки в 2.5 раза. В некоторых живых клетках наблюдалось расположение радиальных чешуек вдоль аксоподий. Радиальные чешуйки длиной 1.90–7.31 мкм состоят из ствола, который сужается на вершине, а также базального и латеральных крыльев. Диаметр полого ствола в медиальном сечении составляет 0.07–0.20 мкм. По бокам от ствола расположены латеральные крылья, заостряющиеся дистально вдоль ствола и образующие плечи. Ствол радиальной чешуйки у основания изогнут и вместе с крыльями образует ковшеобразную структуру. Латеральные крылья имеют небольшую маргинальную кайму, однако у ковшевидного основания она заметно больше. Внутренняя сторона

основания радиальной чешуйки орнаментирована 7–9 параллельными ребрышками неравной длины. На внутренней поверхности латеральных крыльев некоторых чешуек также могут присутствовать неравные по длине ребра. Наиболее широкая часть латеральных крыльев достигает 15–50 % от длины чешуйки (0.90–1.95 мкм). Пластинчатые чешуйки эллиптические или яйцевидные, длиной 1.90–3.45 × 0.96–1.95 мкм. В срединной части чешуйки имеется небольшое аксиальное утолщение длиной 0.41–1.28 мкм.



**Рис. 77.** *Pterocystis* aff. *tropica* 2 (Dürschmidt, 1987) Siemensma et Roijackers, 1988. А, В – общий вид высушенной клетки; С–Н – радиальные чешуйки; I – базальная часть радиальной чешуйки; J, К – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, В – 5; С–G, J, К – 1; H, I – 0.5.

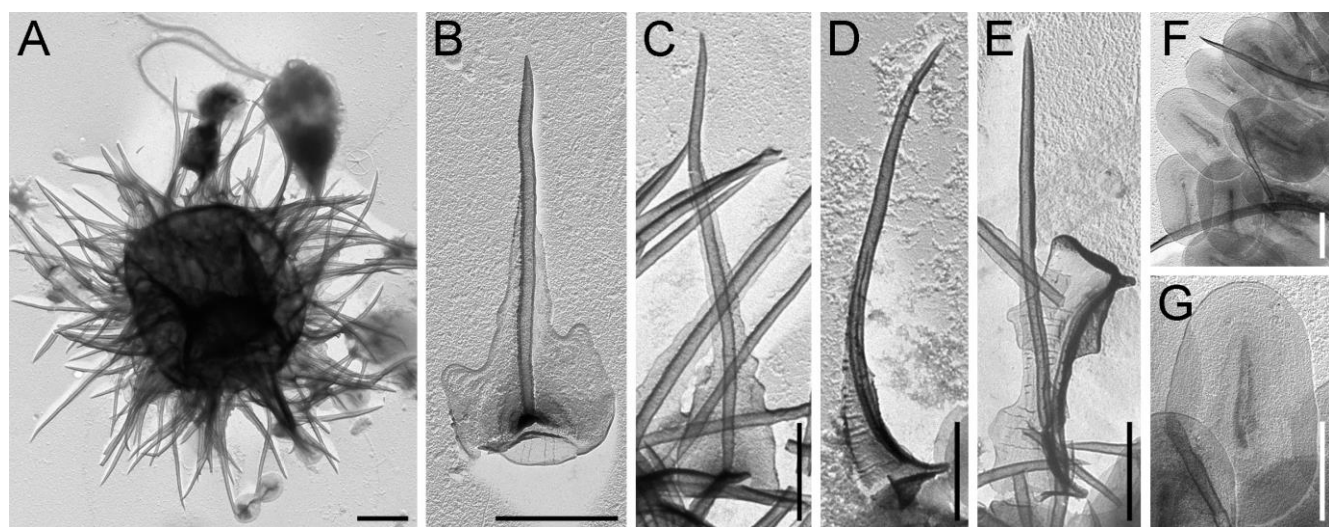
**Примечание:** Морфология и размеры наблюдаемых клеток близки к подвиду *A. tropica* ssp. *paucistriata*, описанному М. Дюршмидт из Чили (Dürschmidt, 1987b).

У данного подвида латеральные и базальные крылья имеют меньшее количество радиальных ребер, а пластинчатые чешуйки без радиальных ребер. Позднее К. А. Микрюков объединил этот подвида с *Pterocystis tropica* (Микрюков, 2002). Данный вид впервые отмечен для пресных биотопов России, Монголии, Украины и Швеции.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HFzр-9, поместил его в кладу Pterocystidae В внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).

***Pterocystis aff. tropica* 3** (Dürschmidt, 1987) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 78)

**Материал:** 6 клеток из Ru-158.



**Рис. 78.** *Pterocystis aff. tropica* 3 (Dürschmidt, 1987) Siemensma et Roijackers, 1988. А – общий вид высушенной клетки; С–Е – радиальные чешуйки; F, G – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А– 2; В–G – 1.

**Морфология:** Клетки диаметром 5–9 мкм. Радиальные чешуйки длиной 3.40–6.04 мкм, в наиболее широкой части шириной 0.81–1.53 мкм. Ствол полый диаметром 0.10–0.21 мкм, сужается к дистальному концу и заканчивается острой вершиной. От базальной пластинки с двух сторон от ствола тянутся латеральные крылья длиной 1.71–3.70 мкм, составляя от половины до 2/3 длины ствола. Форма

латеральных крыльев достаточно вариабельна. Некоторые чешуйки имеют латеральные крылья с волнистым краем, равномерно сужающиеся от наиболее широкой проксимальной части к дистальной. У других, латеральные крылья условно делятся на две части. В основании чешуйки более широкая базальная часть латеральных крыльев с выпуклым или вогнутым краем, с выступающими отростками, образующими плечи, от которых край крыла резко начинает сужаться к дистальной части чешуйки. Пластинчатые чешуйки эллиптические  $1.85\text{--}2.70 \times 1.24\text{--}1.59$  мкм, гладкие, с аксиальным утолщением  $0.74\text{--}1.08 \times 0.046\text{--}0.087$  мкм.

**Примечание:** Данный образец наиболее схож с описанным выше *Pterocystis* aff. *tropica* 2, но отличается от него наличием чешуек не имеющих плеч, сформированных латеральными крыльями.

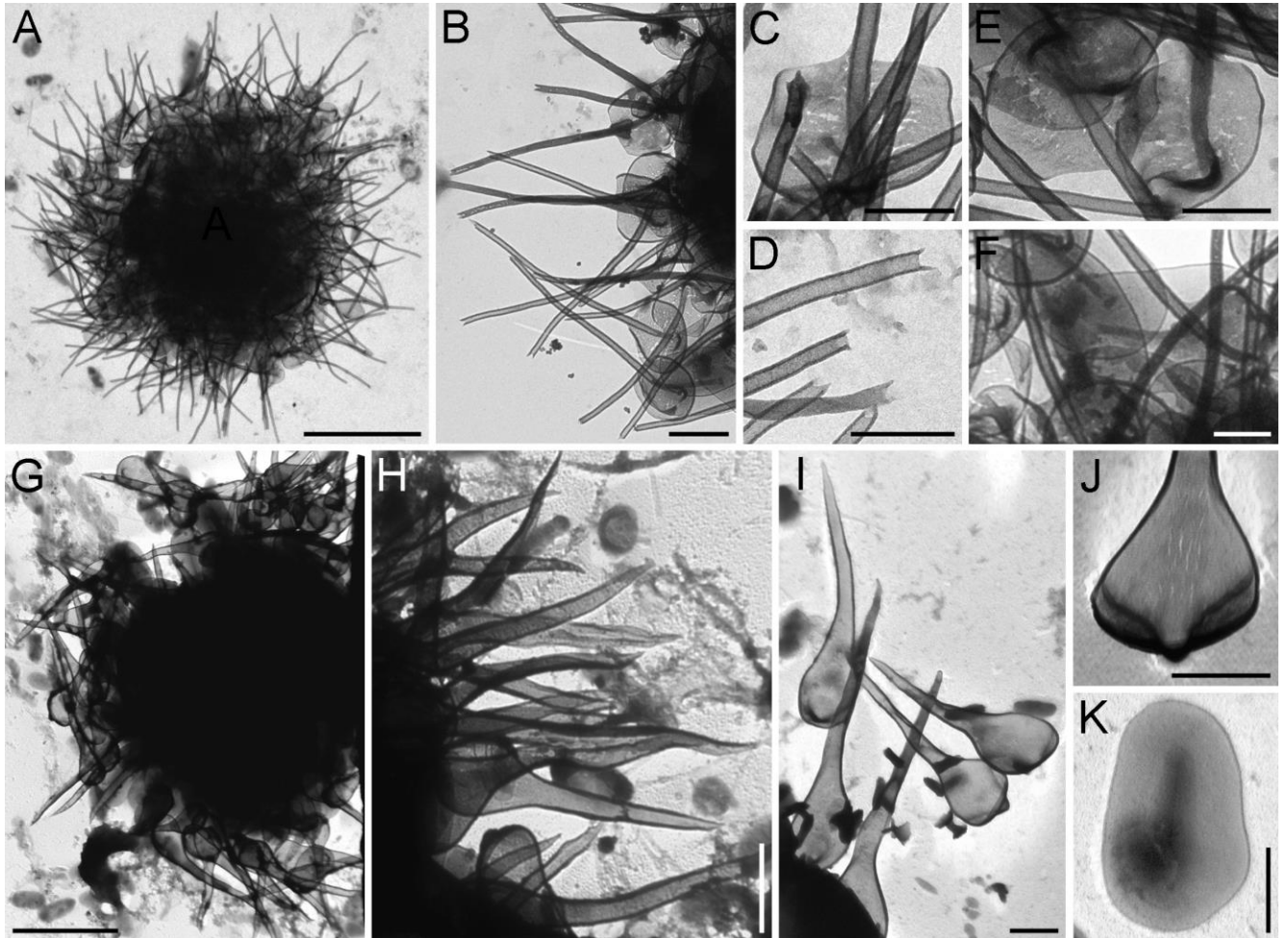
**'Pterocystis' sp. 1** (рис. 79A–F)

**Материал:** 2 разрушенные клетки из Ru-108; 1 клетка из Ru-111; 7 чешуек из Ru-194.

**Морфология:** Покровы клеток представлены пластинчатыми чешуйками и одним типом радиальных чешуек. Полый ствол радиальных чешуек длиной  $2.9\text{--}4.1$  мкм и диаметром  $0.11\text{--}0.13$  мкм. Базальная часть ствола связана с латеральными крыльями, проходящими вдоль ствола на  $0.8\text{--}1.2$  мкм. Латеральные крылья соединяются с базальным крылом, образуя субвершинный выступ. Латеральные и базальные крылья не разделены четкой границей и в очертаниях образуют округлую фигуру диаметром  $0.9\text{--}1.2$  мкм. Края крыльев слегка отогнуты наружу. Верхняя часть латеральных крыльев часто усечена перпендикулярно стволу и образует плечи. На дистальном конце ствола  $2\text{--}4$  неравных зубца. Пластинчатые чешуйки овальной формы размером  $1.8\text{--}2.2 \times 1.0\text{--}1.2$  мкм, с аксиальным утолщением, длиной  $0.9\text{--}1.1$  мкм и уплотненным краем.

**Примечание:** Наблюдаемые морфологические особенности чешуек существенно отличаются от чешуек ранее описанных видов, что позволяет считать этот организм новым для науки видом. Наиболее морфологически близкими видами являются *Raineriophrys fortisca* (Nicholls, 1983) Mikrjukov, 1999 и *Khitsovia*

*mutabilis* Zagumyonnyi et al., 2022, приуроченные к пресноводным биотопам. Между этими видами и исследуемым организмом имеются значительные различия как в размерах, так и в строении радиальных и пластинчатых чешуек.



**Рис. 79.** А–F – *‘Pterocystis’* sp. 1: А – общий вид высушенной клетки; В – радиальная чешуйка; С, Е – базальная часть радиальной чешуйки; D – дистальные концы радиальных чешуек; F – пластинчатые чешуйки. G–K – *‘Pterocystis’* sp. 2: G – общий вид высушенной клетки; H, I – радиальные чешуйки; J – проксимальная часть радиальной чешуйки; K – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А, G – 5; H – 2; В, I–K – 1; С–F – 0.5.

***‘Pterocystis’* sp. 2** (рис. 79G–K)

**Материал:** 1 клетка из Ru-112; 17 клеток из Ru-141.

**Морфология:** Клетки около 5 мкм. Покровы представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки 6.0–8.5 мкм длиной с основанием шириной 1.1–2.9 мкм. Ствол отсутствует. Края латеральных крыльев

ровные или немного волнистые. Основная часть чешуек имеет примерно одинаковую ширину по всей длине (0.20–0.44 мкм), дистальный конец конусно сужается к заостренной вершине. Пластинчатые чешуйки овальные, размером 2.2–2.5 × 1.4–1.7 мкм с аксиальным утолщением (длина 1.37–1.55 мкм) и слегка заметным уплотненным маргинальным краем.

**Примечание:** Наблюдаемые чешуйки существенно отличаются от описанных ранее. Ф. Сименсма указал сходную чешуйку с похожей морфологией при описании *Pterocystis foliacea* (Siemensma, 1991: стр. 246, рис. 43j). Он не использовал электронно-микроскопические изображения и ссылался на неопубликованные данные. Радиальные чешуйки со схожей морфологией, обозначенные как *P. foliacea*, были обнаружены в соленых внутренних водах европейской части России (Plotnikov, Gerasimova, 2017). Однако, столь сильные различия в морфологии вряд ли могут укладываться в диапазон внутривидовой изменчивости. Описанные особенности морфологии позволяют считать данный вид новым для науки.

***Pterocystis* sp. 3** (рис. 80)

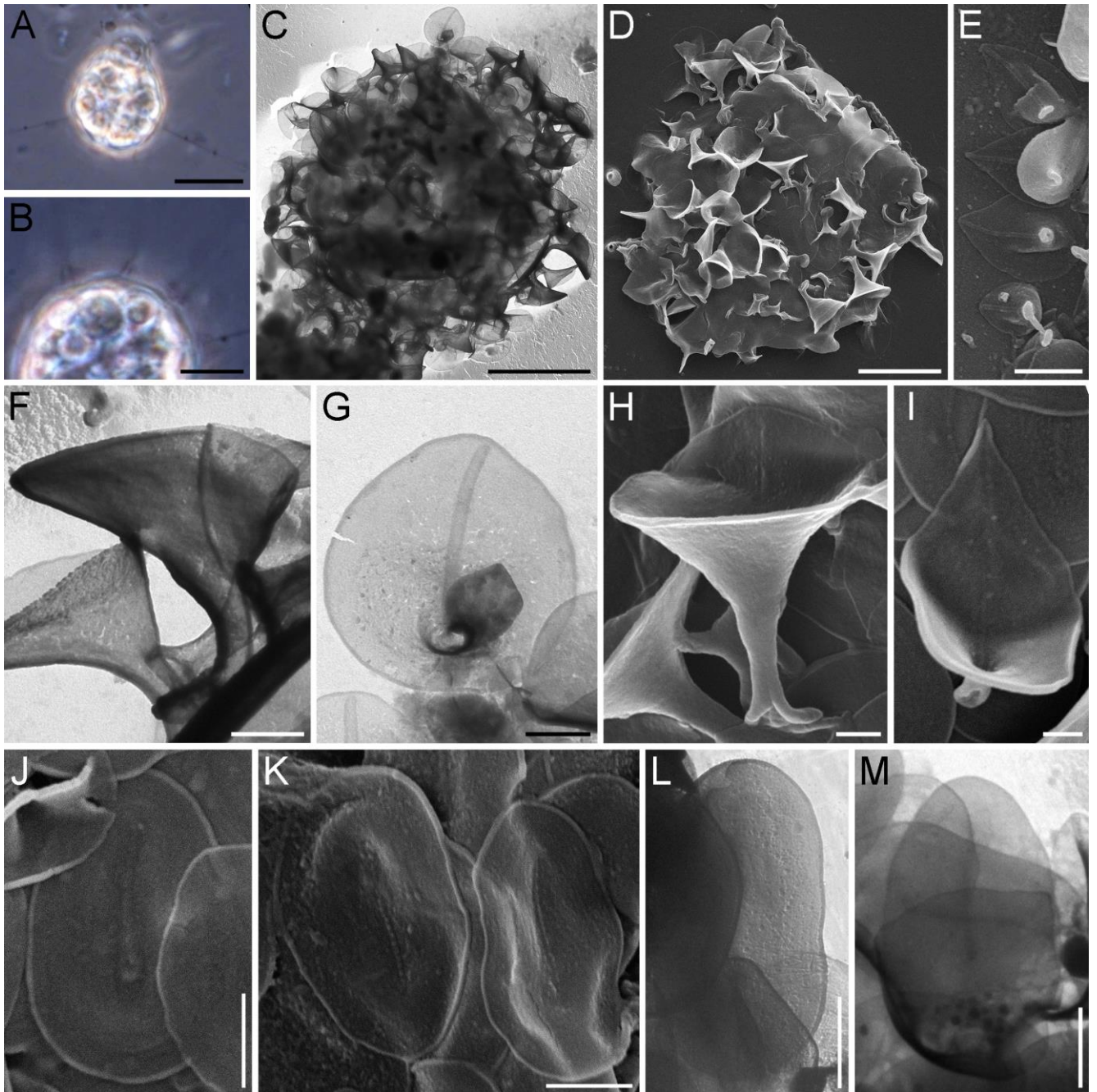
**Материал:** 17 клеток из Vn-11; 2 клетки из Vn-28; 4 клетки из Ru-38; 1 клетка из Ru-133; 5 клеток из Ru-156; 2 клетки из Ru-187.

**Клон:** HFzp-3.

**Морфология:** Клетки диаметром 10.3–14.1 мкм, покрыты радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки листовидные, в виде воронки, длиной 1.96–4.67 мкм и шириной 1.67–3.25 мкм. От ствола длиной 1.26–3.44 мкм и шириной 0.08–0.15 мкм отходят крылья, формирующие «воронку». В основании воронки сформирован крупный стебелек длиной 0.67–0.77 мкм. Пластинчатые чешуйки овальные, размером 2.09–3.80 × 1.48–2.71 мкм. Чешуйки тонкие, с центральным вдавливанием и аксиальным утолщением длиной 1.38–1.63 мкм.

**Примечание:** Данный организм имеет близкое сходство с солнечником, описываемым М. Дюршмидт как *Acanthocystis foliacea truncata*, которого К.А. Микрюков свел к синониму *Pterocystis foliacea*. Но, в отличие от последнего,

изученный нами организм имел среди радиальных чешуек более овальные воронковидные чешуйки. Исследованные нами покровы клеток также имеют сходство с *Pterocystis pulhra* (Dürschmidt, 1987) Siemensma, 1991, но в отличие от него имеют меньшие размеры клеток, меньшие размеры чешуек и характеризуются отсутствием радиальных ребер на крыльях радиальных чешуек.



**Рис. 80.** *Pterocystis* sp. 3. А–В общий вид живой клетки; С, D – общий вид высушенной клетки; Е–I – радиальные чешуйки; J–M – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А – 10; В–D – 5; Е – 2; F–M – 0.5.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HFzp-3, поместил его в кладу Pterocystidae A внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).

***Pterocystis* sp. 4** (рис. 81, Рис. 82)

**Материал:** 33 клетки из Ua-1.

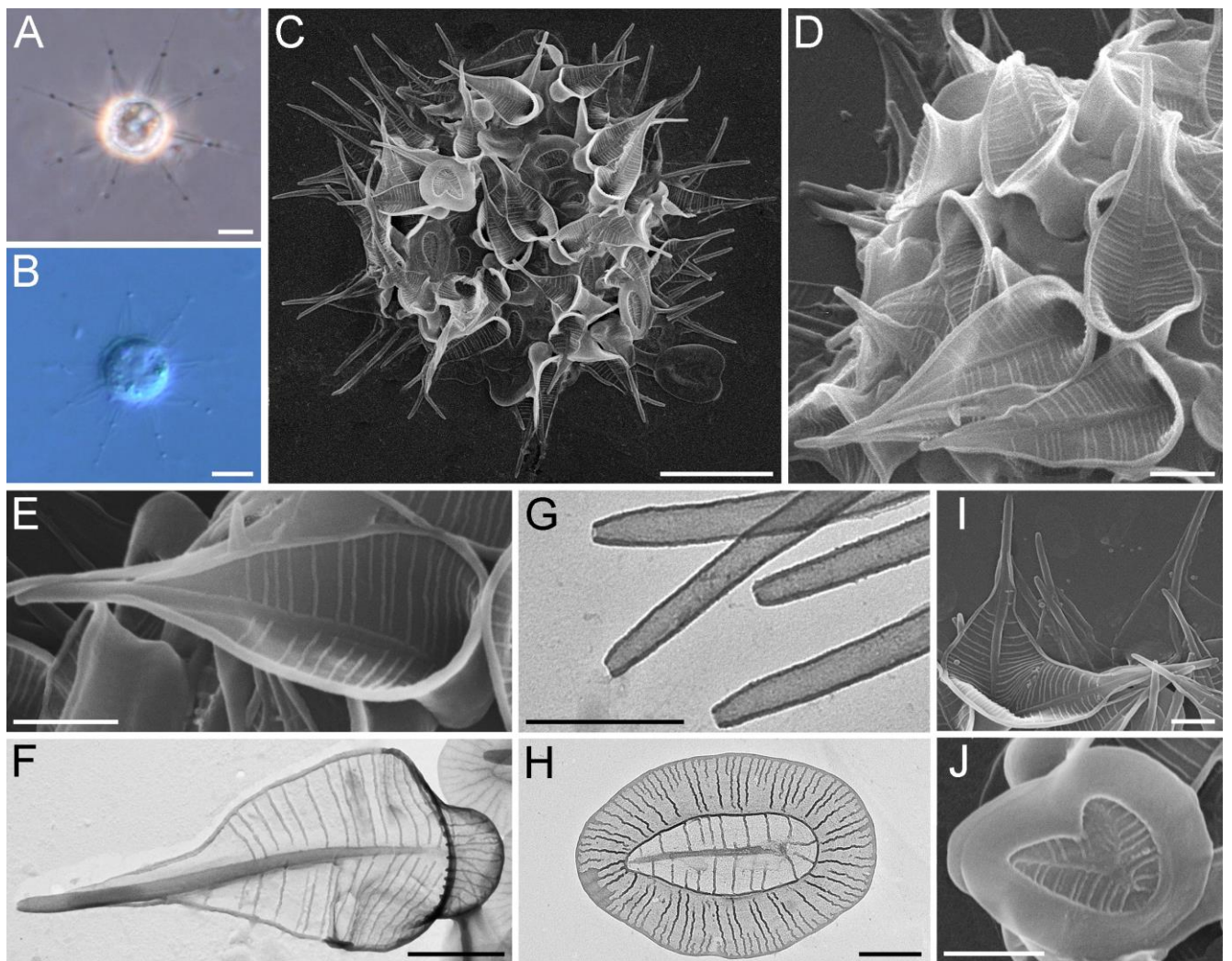
**Клон:** HF-61Z.

**Морфология:** Клетки диаметром 5–16 мкм в зависимости от насыщения. Поверхность клетки покрыта радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки листовидные, длиной 3.2–7.0 мкм (рис. 81, Рис. 82). Они состоят из полого изогнутого ствола шириной 0.10–0.23 мкм с которым связаны базальное и два латеральных крыла. В проксимальной части чешуйки слившиеся базальное и латеральные крылья образуют ковшевидную структуру– «ножку», размером 0.79–1.33 × 0.66–1.62 мкм. Дистальная часть ствола оканчивается закругленной вершиной, в которой на ТЭМ можно видеть маленькое отверстие. Латеральные крылья плавно сужаются дистально и оканчиваются субапикально у вершины ствола чешуйки. В самой широкой части радиальные чешуйки имеют ширину 1.3–3.2 мкм. По краю крыльев проходит хорошо развитая маргинальная кайма 0.018–0.134 мкм. На внутренней стороне, от ствола к кайме латеральных крыльев, тянутся 8–11 параллельных ребер с каждой стороны, а также 12–14 ребер проходят по базальному крылу. Пластинчатые чешуйки яйцевидные 1.9–3.2 × 1.1–2.0 мкм с сильно развитой каймой шириной 0.24–0.68 мкм. На кайме имеется 45–69 незначительных ребер разной толщины. В центре чешуйки расположено аксиальное утолщение 0.85–1.57 × 0.037–0.076 мкм, от которого также отходят 17–30 ребер. Тератные формы, имеющие по два ствола, были отмечены на нескольких клетках среди обоих типов чешуек.

**Примечание:** Морфология чешуек этого организма наиболее сходна с морфологией *Pterocystis striata* (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988. Оба организма имеют радиальные ребра на поверхности радиальных и пластинчатых чешуек. Также у обоих видов хорошо выражена кайма на латеральных крыльях.



Описываемый организм отличается латеральными крыльями, которые длиннее по отношению к стволу. Они занимают 75–85% длины ствола, в то время как у *Pterocystis striata* крылья составляют только 50–60% длины ствола. У *Pterocystis* sp. 4 радиальные чешуйки более вытянутые, листовидные, тогда как у *P. striata* – более округлые. Базальный выступ радиальных чешуек у *Pterocystis* sp. 4 гораздо более выражен и составляет 0.79–1.33 мкм в длину и 0.66–1.62 мкм в ширину, тогда как у *P. striata* он почти не развит.



**Рис. 81.** *Pterocystis* sp. 4. А, В – общий вид живых клеток; С – общий вид высушенных клеток; D–F – радиальные чешуйки; G – апикальные вершины радиальных чешуек; H – пластинчатая чешуйка; I – тератные радиальные чешуйки; J – тератные пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А–С – 5; D–F, I, J – 1; G, H – 0.5.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HF-61Z, поместил его в кладу НЗ внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).

Приведенные особенности морфологии и филогенетические данные позволяют считать данный вид новым для науки.

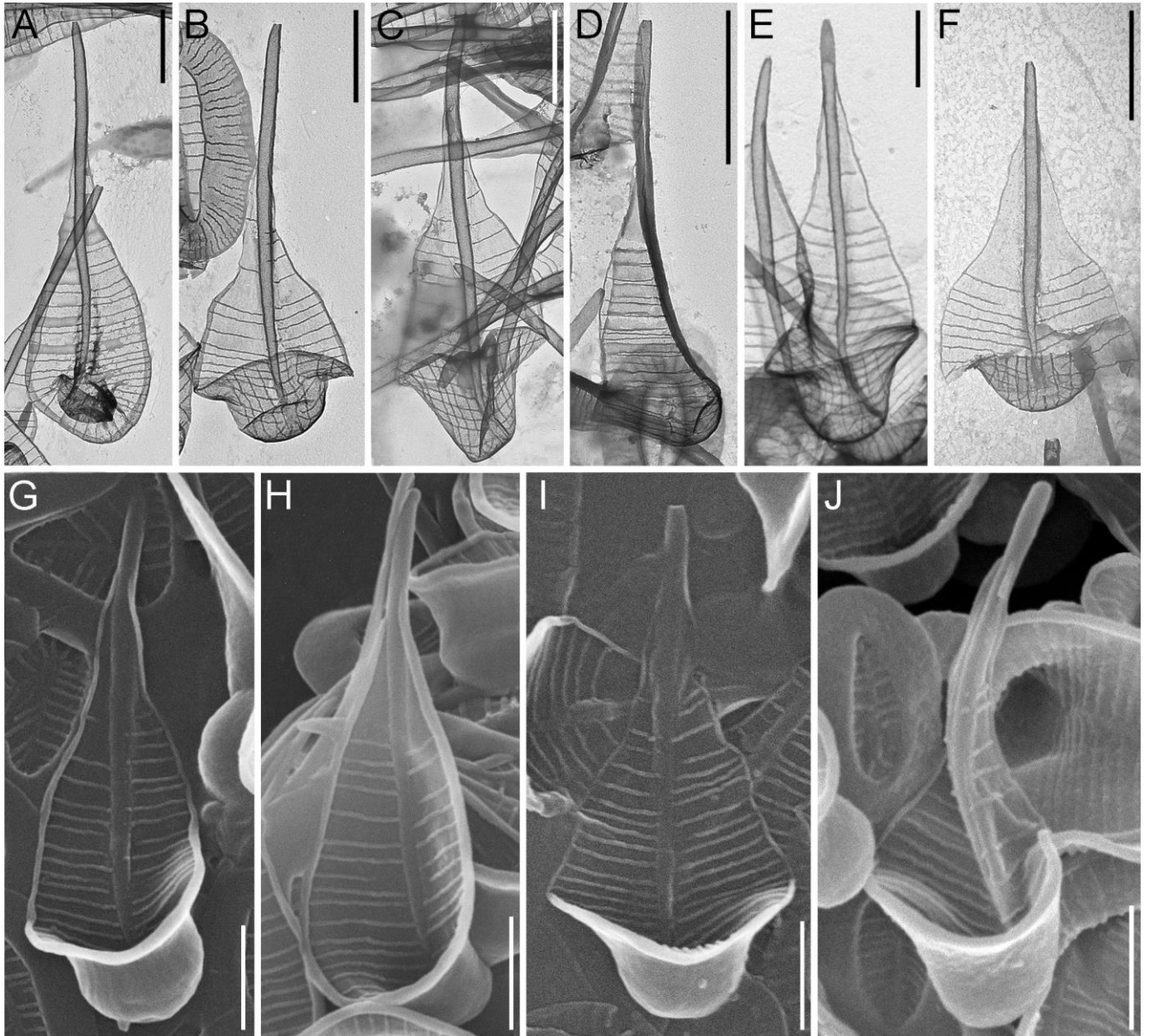


Рис. 82. Вариабельность радиальных чешуек *Pterocystis* sp. 4. Масштаб, мкм: А–J – 1.

***Pterocystis* sp. 5** (рис. 83)

**Материал:** 16 клеток из Ru-142.

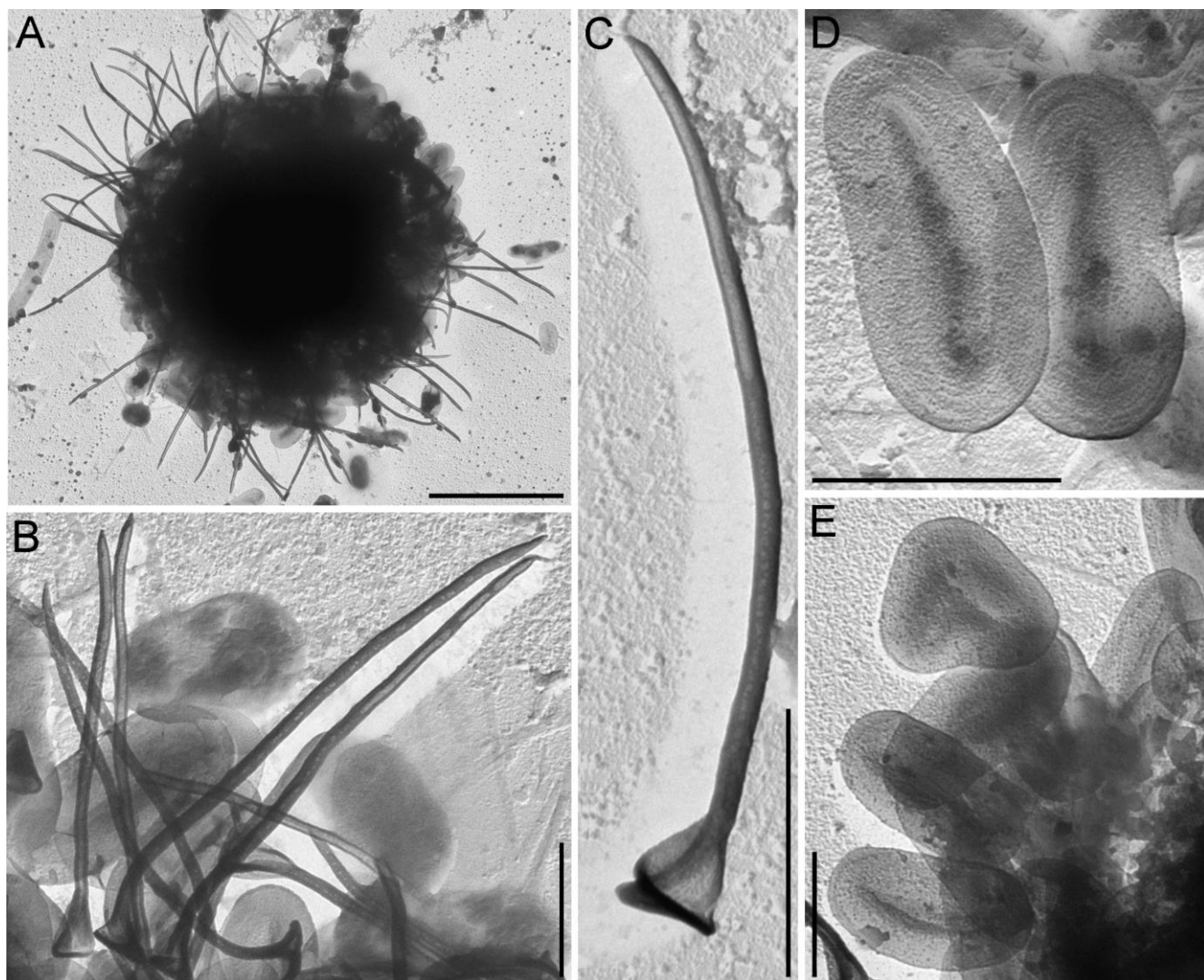
**Клон:** HM-4Z.

**Морфология:** Клетки диаметром 7.4–8.8 мкм. Поверхность клеток представлен одним типом радиальных чешуек и пластинчатыми чешуйками. Ствол радиальных чешуек длиной 3.26–4.62 мкм, диаметром 0.10–0.13 мкм, сужается к заостренному кончику. Ствол чаще изогнут или прямой. Короткие латеральные крылья длиной 0.53–0.64 мкм треугольные. Они покрывают  $\frac{1}{9}$ – $\frac{1}{10}$  длины ствола. Базальное и латеральные крылья вместе образуют совковидную структуру шириной 0.38–0.56 мкм. Пластинчатые чешуйки удлинненно-эллиптические, 1.67–1.86 × 0.85–0.93 мкм, с аксиальным утолщением размером 1.01–1.25 × 0.044–0.051 мкм, расположенным в углублении.

**Примечание:** Радиальные чешуйки данных клеток имеют схожие черты с пресноводным организмом *Raineriophrys raineri* (Siemensma et Roijackers, 1988) Mikrjukov, 2001. Так, у этих организмов сходные треугольные проксимальные части, короткие латеральные крылья и в целом небольшие размеры. Однако, в отличие от *R. raineri*, изученные нами клетки имели заостренные дистальные концы радиальных чешуек, не разделяющиеся на два зубца; пластинчатые чешуйки имели размеры 1.67–1.86 × 0.85–0.93 мкм (тогда как у *R. raineri* 2.3–2.8 × 1.3–1.8 мкм) и удлинненно-эллиптическую форму, а не яйцевидную.

Клетки со схожей морфологией были отмечены К.И. Прокиной с соавторами в Черном море (Prokina et al., 2017c). В этой работе данный организм указан как *Raineriophrys raineri*, и в описании отмечены характерные 2 зубца на апикальной части радиальных чешуек. Однако, на приведенных снимках отчетливо видны заостренные нераздвоенные вершины, идентичные нашему клону. Морфометрические характеристики очень близки исследованному нами образцу.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона НМ-4Z, поместил его в кладу ХЗ внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1). Уникальные морфологические особенности, а также топология на филогенетическом древе позволяют считать данный вид новым для науки.



**Рис. 83.** А–Е – *Pterocystis* sp. 5. А – общий вид высушенной клетки; В – радиальные и пластинчатые чешуйки; С – радиальная чешуйка; D, E – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А – 5; В – 1; С – D – 0.5.

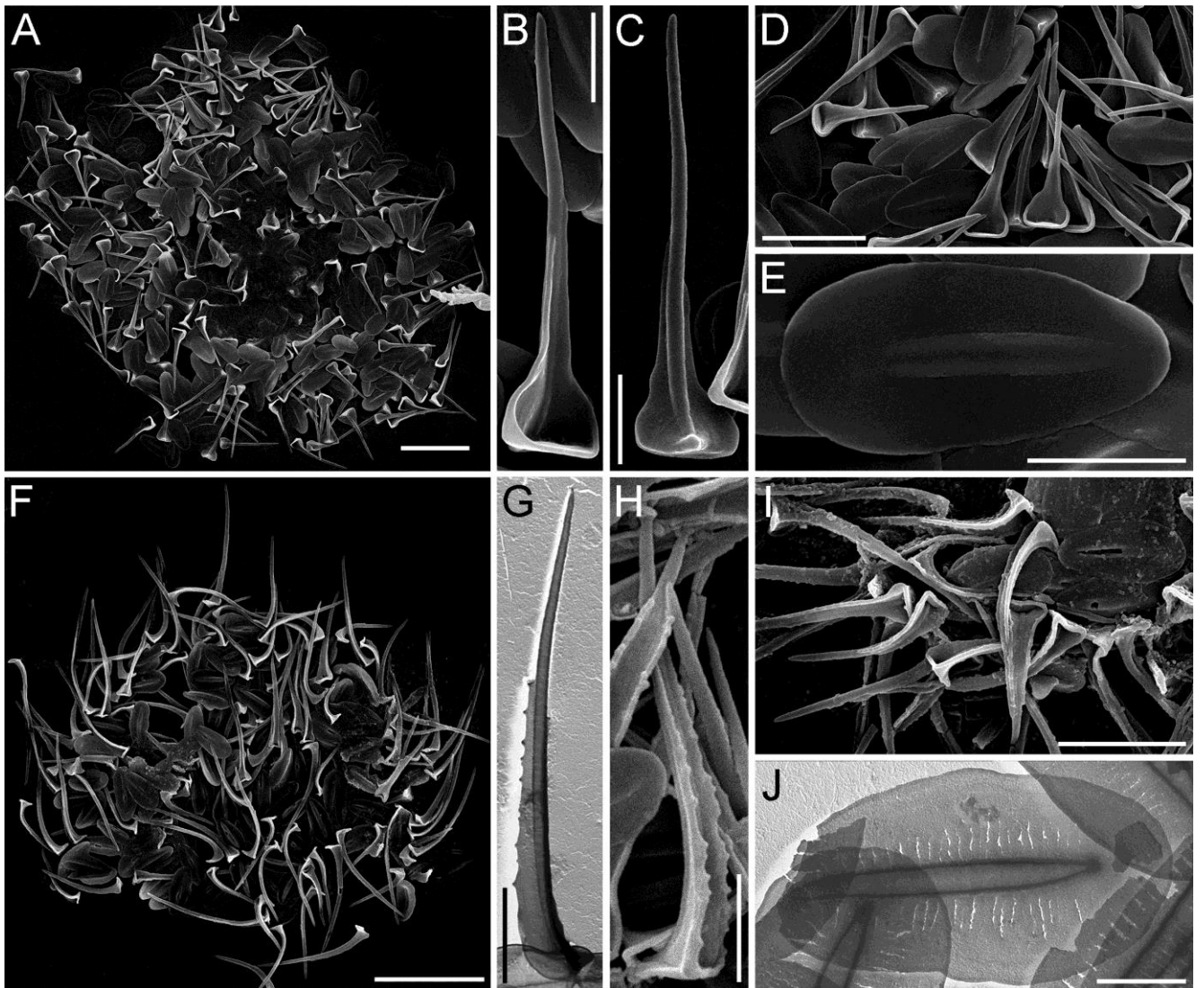
Род *Raineriophrys* Mikrjukov, 2001

*Raineriophrys erinaceoides* (Petersen et Hansen, 1960) Mikrjukov, 2001 (рис. 84А–Е)

**Материал:** 7 клеток из Ru-34; 1 клетка из Ru-35; 5 клеток из Ru-41; 14 клеток из Ru-45; 1 чешуйка из Ru-54; 1 клетка из Ru-199; 3 клетки из Ru-205; 9 клеток из Ua-12.

**Морфология:** Клетка покрыта пластинчатыми чешуйками и одним типом радиальных чешуек. Радиальные чешуйки прямые, длиной 5.8–13.5 мкм, сужаются к острой верхушке. В медиальном сечении диаметр ствола радиальной чешуйки

составляет 0.28–0.42 мкм. По бокам от ствола тянутся два латеральных крыла, которые, за редким исключением, не доходя до половины длины чешуйки. Длина правого и левого латерального крыла часто неравная. Основание представлено базальным крылом ковшевидной формы шириной 1.3–2.7 мкм. Расстояние от основания до конца крыльев составляет 3.42–8.40 мкм. Края латеральных крыльев гладкие. Пластинчатые чешуйки яйцевидные, длиной 3.20–6.70 мкм и шириной



**Рис. 84.** А–Е – *Raineriophrys erinaceoides*: А – общий вид высушенной клетки; В, С – радиальные чешуйки; D – радиальные и пластинчатые чешуйки; Е – пластинчатая чешуйка; F–J – *R. aff. erinaceoides* 1: F – общий вид высушенной клетки; G–H – радиальные чешуйки; I – радиальные и пластинчатые чешуйки; J – пластинчатая чешуйка. Масштаб мкм: А, F – 10; D, I – 5; В, С, Е, G, H – 2; J – 1.

1.85–3.10 мкм. Чешуйки бесфактурные, за исключением крупного аксиального гребня.  $2.03\text{--}4.46 \times 0.35\text{--}0.50$  мкм.

**Примечание:** Этот вид первоначально был описан как *Acanthocystis erinaceoides* Petersen et Hansen, 1960 из пресноводного биотопа недалеко от г. Вассингерод, Дания (Petersen, Hansen, 1960). Позднее, М. Дюршмидт (Dürschmidt, 1987b) описала два подвида *A. erinaceoides sculpta* и *A. erinaceoides undulata*, имеющие достаточно сильные различия в строении как радиальных, так и пластинчатых чешуек. В работе Ф. Сименсма *A. erinaceoides* был переведен в род *Pterocystis* (Siemensma, 1991), затем он был последовательно переведен в *Echinocystis* (Mikrjukov, 1997), *Raineria* (Микрюков, 1999) и, наконец, в *Raineriophrys* (Mikrjukov, 2001). *R. erinaceoides* был отмечен довольно часто, и у различных клонов наблюдались некоторые различия в морфологии скелетных элементов. Для понимания таксономического статуса различных морфологических форм *Raineriophrys erinaceoides* необходимы молекулярно-филогенетические исследования и тщательное изучение изменчивости чешуек в моноклональных культурах. Морфология покровов описанных выше экземпляров отличается от других находок наличием гладких латеральных крыльев.

Ниже мы приводим описания других изученных морфологически клонов, близких к *R. erinaceoides*.

**Распространение:** *Raineriophrys erinaceoides* отмечен в пресных водах Нидерландов (Siemensma, 1981), Хорватии (Baković et al., 2022), России (Микрюков, 1993b; Леонов, Плотников, 2009; Леонов, 2010b; Ермоленко, Плотников, 2013; Plotnikov, Ermolenko, 2015; Златогурский, 2014; Bessudova et al., 2022), Крыма (Микрюков, 1999), Эстонии (Mikrjukov, 1993a), Канады (Nicholls, 1983), Чили, Шри-Ланки, (Dürschmidt, 1985, 1987b) Австралии (Croome, 1986), Гренландии (Ikävalko et al., 1996), Украины (Gaponova, 2008), Монголии (Kosolapova, Mynikov, 2015), Доминики (Wujek et al., 2010) США (Wujek, 2006; 2015), Нигерии (Wujek et al., 2007); в прибрежных озерах, связанных с Белым морем соленостью 20‰ (Mikrjukov, 2001), солоноватых водах Оренбургской области России (Plotnikov, Gerasimova, 2017).

***Raineriophrys* aff. *erinaceoides* 1** (рис. 84F–J)

**Материал:** 7 клеток из Ru-82; 15 клеток из Ru-150; 3 клетки из Ru-163; 2 клетки из Ru-165; 1 клетка из Ru-255; 88 клеток из Ua-9; 34 клетки из Ua-15.

**Морфология:** Поверхность клеток покрыта пластинчатыми и радиальными чешуйками. Ствол радиальных чешуек длиной 4.73–17.64 мкм и диаметром 0.21–0.39 мкм (в самой широкой части) конусообразно сужается к заостренному кончику. Ствол часто сильно изогнут в проксимальной части чешуйки. Узкие латеральные крылья длиной 2.70–10.13 мкм с неровными зубчатыми краями сужаются от основания к дистальному концу. Они покрывают от  $\frac{1}{2}$  до  $\frac{3}{4}$  длины ствола. Базальное и латеральные крылья вместе образуют ковшевидную структуру шириной 1.43–2.31 мкм. Пластинчатые чешуйки яйцевидные,  $2.65\text{--}5.88 \times 1.70\text{--}3.00$  мкм, с аксиальным гребнем размером  $2.03\text{--}4.46 \times 0.21\text{--}0.52$  мкм и узкими радиальными прорезями.

**Примечание:** Подобный организм описывала М. Дюршмидт (Dürschmidt, 1987b) как *Acanthocystis erinaceoides sculpta*. В отличие от *Raineriophrys erinaceoides erinaceoides*, данный организм имеет более неровные латеральные крылья с зубчиками и параллельные щели на пластинчатых чешуйках.

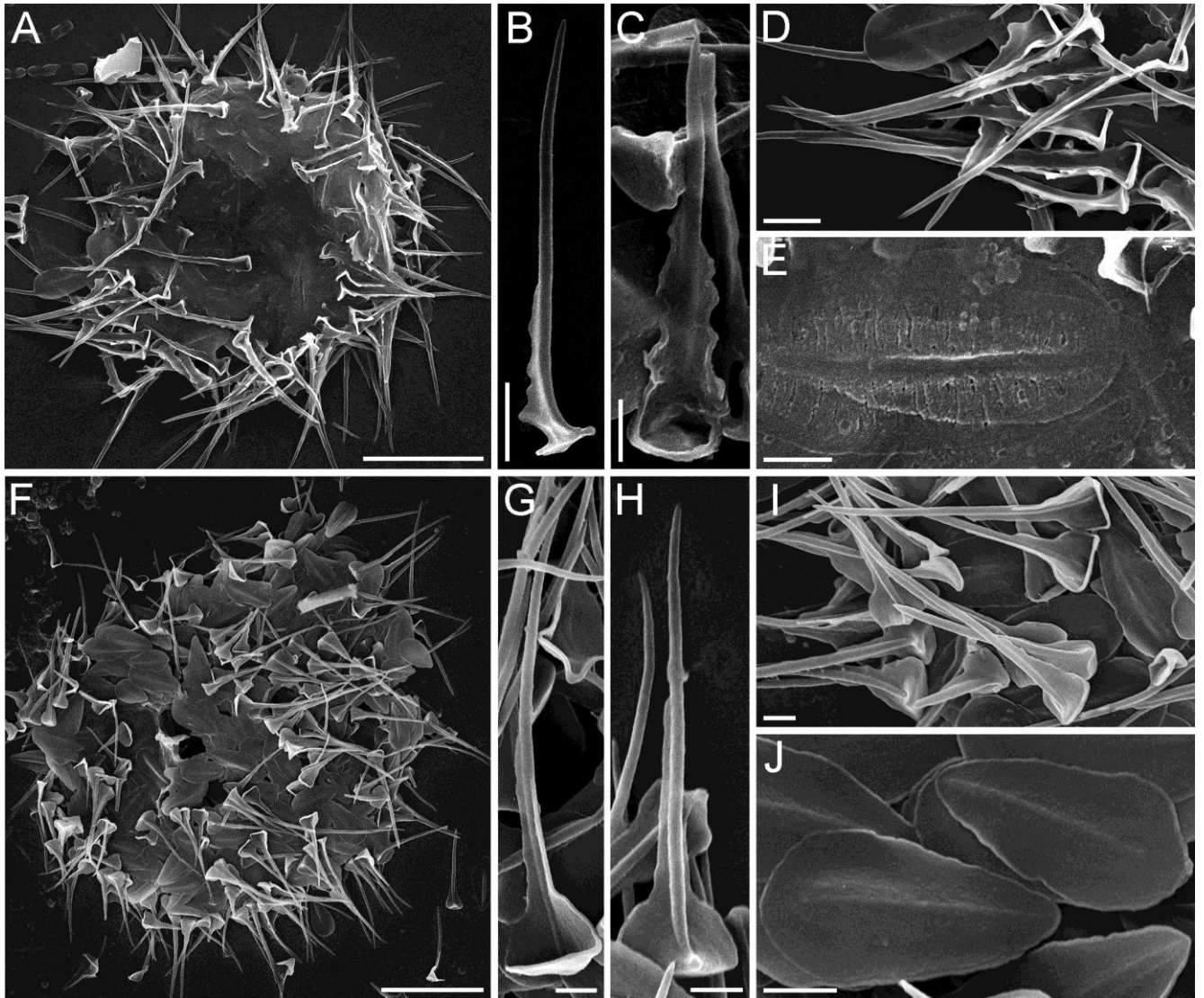
***Raineriophrys* aff. *erinaceoides* 2** (рис. 85A–E).

**Материал:** 3 клетки из Ru-240; 9 клеток из Ua-2.

**Морфология:** Поверхность клеток покрыта пластинчатыми и радиальными чешуйками. Длина ствола радиальных чешуек 6.6–14.4 мкм, диаметр в медиальном сечении 0.28–0.35 мкм. Латеральные крылья 3.23–6.44 мкм в длину с сильно волнистыми краями, сужаются от основания к дистальному концу. Они покрывают от  $\frac{1}{3}$  до  $\frac{2}{3}$  длины ствола. Базальное и латеральные крылья вместе образуют совковидную структуру шириной 1.26–2.75 мкм. Пластинчатые чешуйки яйцевидные  $4.08\text{--}5.83 \times 2.23\text{--}3.10$  мкм, с аксиальным гребнем размером  $2.26\text{--}4.06 \times 0.35\text{--}0.50$  мкм и параллельными щелями, отходящими от центральной части.

**Примечание:** Подобный организм описывала М. Дюршмидт (Dürschmidt, 1987b) как *Acanthocystis erinaceoides undulata*. В отличие от *Raineriophrys*

*erinaceoides erinaceoides* данный организм имеет волнистые латеральные крылья, иногда рваного вида, а также радиальные щели на пластинчатых чешуйках. Схожая морфология отмечена у образцов из Доминики (Wujek et al., 2010) и Белого моря [как *R. kilianii*] (Леонов, 2012).



**Рис. 85.** А–Е – *Raineriophrys* aff. *erinaceoides* 2: А – общий вид высушенной клетки; В, С – радиальные чешуйки; D – радиальные и пластинчатые чешуйки; Е – пластинчатые чешуйки; F–J – *Raineriophrys* aff. *erinaceoides* 3: F – общий вид высушенной клетки; G–H – радиальные чешуйки; I – радиальные и пластинчатые чешуйки; J – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А, F – 10; В, D, I, J – 2; С, Е, G, H – 1.

***Raineriophrys* aff. *erinaceoides* 3** (рис. 85F–J)

**Материал:** 9 клеток из Ru-75; 9 клеток из Ru-92.



**Морфология:** Радиальные чешуйки прямые, длиной 2.38–11.62 мкм. Ствол чешуйки в медиальном сечении имеет диаметр 0.22–0.40 мкм. Латеральные крылья длиной 1.44–4.26 мкм. В основании сильно расширены до 1.50–3.09 мкм. Затем крылья резко сужаются и тянутся до трети или половины длины чешуйки. Латеральные крылья относительно гладкие, ассиметричны по длине. Пластинчатые чешуйки  $1.98\text{--}5.859 \times 1.39\text{--}2.773$  мкм. Один из полюсов пластинчатой чешуйки сильно сужен, придавая чешуйке стреловидную форму. Аксиальный гребень размерами  $2.81\text{--}4.17 \times 0.33\text{--}0.49$  мкм.

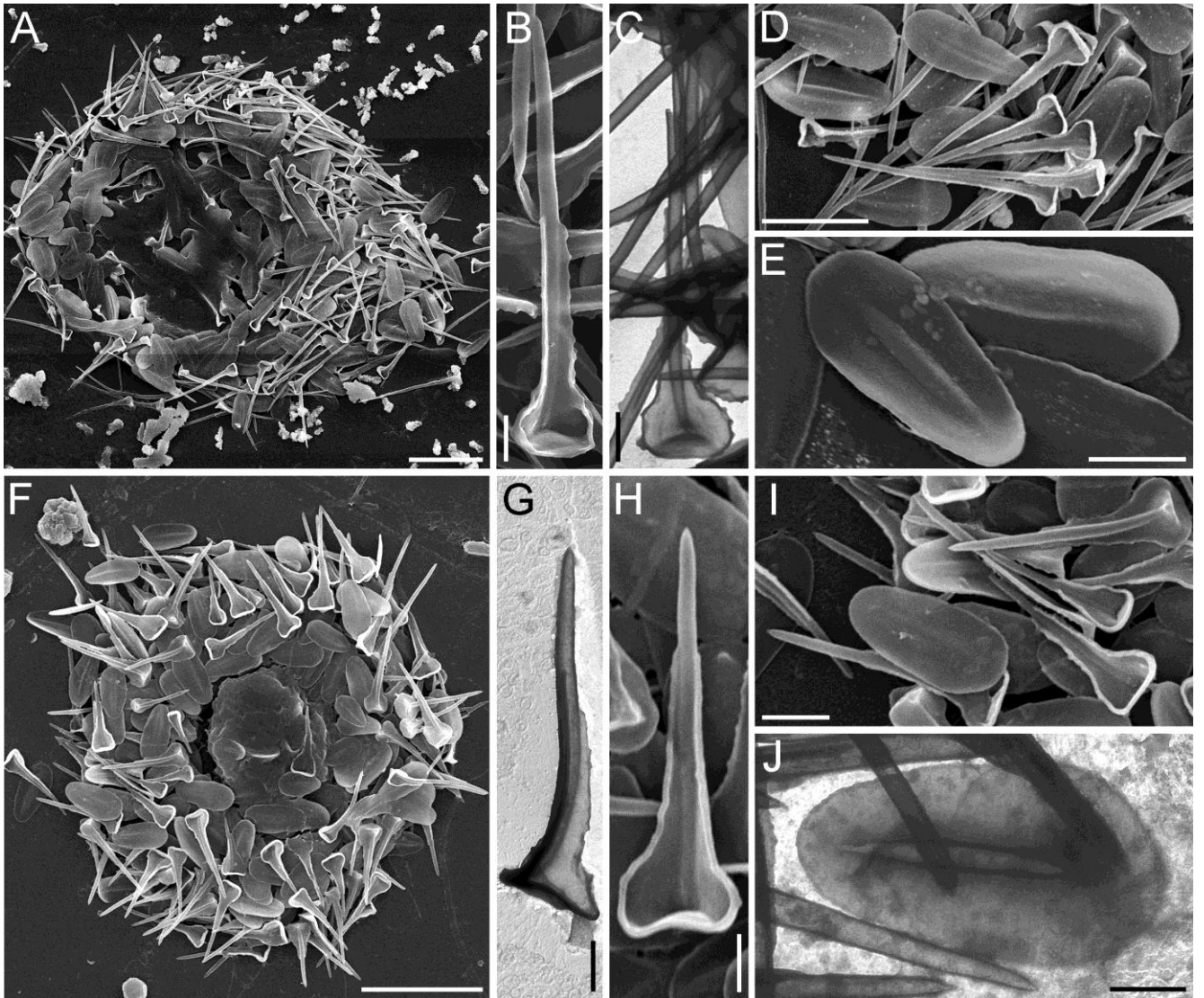
**Примечание:** Морфология исследованных клеток отличается от прочих находок более выраженной базальной частью относительно всей радиальной чешуйки, а также пластинчатыми чешуйками с сильно суженной вершиной.

***Raineriophrys aff. erinaceoides 4*** (рис. 86A–F)

**Материал:** 8 клеток из Ru-10; 4 клетки из Ru-43; 13 клеток из Ru-52; 3 клетки из Ru-55; 5 клеток из Ru-77; 4 клетки из Ru-121; 1 клетка из Ru-137; 1 радиальная чешуйка из Ru-187; 1 клетка из Ru-191; 2 клетки из Ru-193; 2 клетки из Ru-204; 6 клеток из Ru-208.

**Морфология:** Радиальные чешуйки прямые, 5.00–15.2 мкм длиной. Диаметр ствола в медиальном сечении 0.24–0.49 мкм. Латеральные крылья длиной 2.29–5.47 мкм неровные, часто имеют зубчатый край. Они занимают от трети до половины длины всей чешуйки. В базальной части латеральные и базальное крыло образуют ковшевидную структуру шириной 1.2–2.4 мкм, часто имеющую прямоугольный вид. Пластинчатые чешуйки удлиненно-яйцевидные  $3.7\text{--}6.3 \times 1.7\text{--}3.2$  мкм с аксиальным гребнем  $3.02\text{--}4.35 \times 0.23\text{--}0.49$  мкм.

**Примечание:** Морфология радиальных чешуек наиболее соответствует описанию в Petersen et Hansen (1960), а также схожа с находками других авторов (Gaponova, 2008; Plotnikov, Gerasimova, 2017 и др.)



**Рис. 86.** А–Е – *Raineriophrys* aff. *erinaceoides* 4: А – общий вид высушенной клетки; В, С – радиальные чешуйки; D – радиальные и пластинчатые чешуйки; Е – пластинчатые чешуйки; F–J – *Raineriophrys* aff. *erinaceoides* 5: F – общий вид высушенной клетки; G–H – радиальные чешуйки; I – радиальные и пластинчатые чешуйки; J – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А, F – 10; D – 5; Е, I – 2; В, С, G, H, J – 1.

***Raineriophrys* aff. *erinaceoides* 5** (рис. 86F–J)

**Материал:** 6 клеток из Ru-39; 1 клетка из Ru-40; 1 клетка из Ru-201.

**Морфология:** Радиальные чешуйки относительно короткие, 3.8–7.59 мкм. Ствол чешуйки в медиальном сечении 0.30–0.46 мкм. Латеральные крылья длиной 2.0–3.8 мкм чаще всего тянутся на  $\frac{2}{3}$  от длины ствола. Края латеральных крыльев зазубрены. Проксимальная часть чешуйки, представленная ковшевидной

структурой, имеет ширину 0.95–2.2 мкм. Пластинчатые чешуйки яйцевидные 2.7–5.8 × 1.7–3.2 мкм с аксиальным гребнем 2.59–3.74 × 0.316–0.357 мкм.

**Примечание:** Морфология клеток наиболее схожа с морфологией *R. aff. erinaceoides* 4, описанной выше, однако отличается более мелкими радиальными чешуйками, имеющими более длинные (относительно ствола) латеральные крылья. Среди работ других авторов, морфология наиболее близка образцам из Крыма (Микрюков, 1999).

***Raineriophrys aff. erinaceoides* 6** (рис. 87A–F)

**Материал:** 2 клетки из Ru-82.

**Морфология:** Радиальные чешуйки длиной 6.53–13.86 мкм. Ствол прямой, в медиальном сечении диаметром 0.30–0.35 мкм. Латеральные крылья длиной 2.63–5.62 мкм ассиметричные по длине, имеют гладкий край. Длина крыльев не превышает  $\frac{1}{3}$  длины ствола. Ковшевидная проксимальная часть шириной 1.19–1.86 мкм. Пластинчатые чешуйки яйцевидные или удлинённо-яйцевидные 4.4–6.54 × 1.98–2.71 мкм с аксиальным гребнем 3.10–4.9 × 0.39–4.42 мкм.

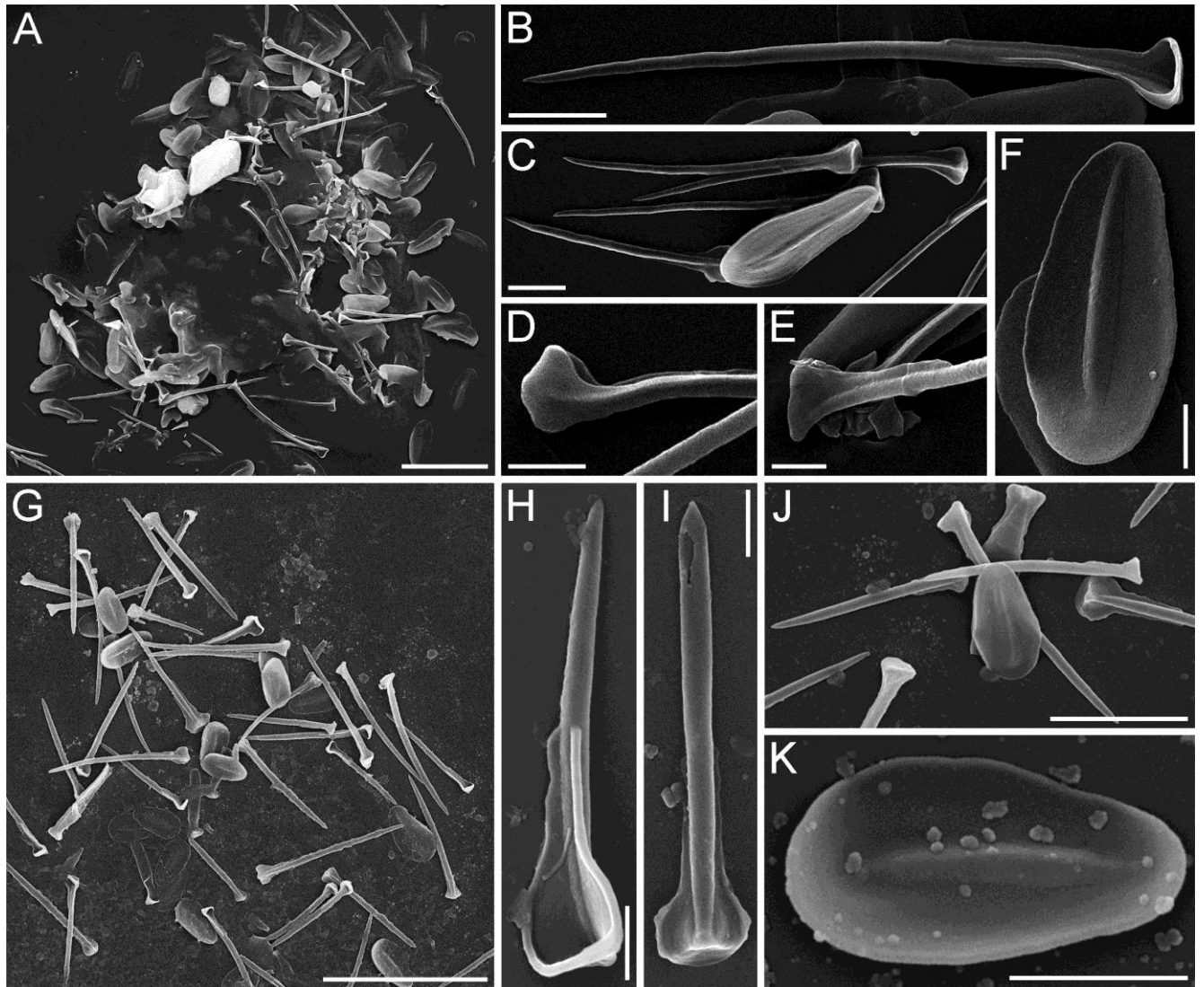
**Примечание:** Данная форма наиболее схожа с *R. erinaceoides*, но отличается тем, что длина латеральных крыльев не доходит до половины длины чешуйки, а также характеризуется более мелкой и узкой проксимальной частью радиальных чешуек.

***Raineriophrys aff. erinaceoides* 7** (рис. 87G–K)

**Материал:** отдельные чешуйки из Ru-69; разрушенная клетка из Ru-238.

**Морфология:** Длина радиальных чешуек 5.02–8.75 мкм. Ствол чешуек массивный, шириной 0.29 – 0.48 мкм. Латеральные крылья длиной 2.53–3.67 мкм с гладким или зазубренным краем. Чаще всего латеральные крылья занимают до  $\frac{1}{3}$  длины ствола. Ширина основания радиальных чешуек 1.41–1.66 мкм. Пластинчатые чешуйки яйцевидные 3.67–4.71 × 1.96–2.28 мкм с аксиальным гребнем 3.06 × 0.38 мкм.

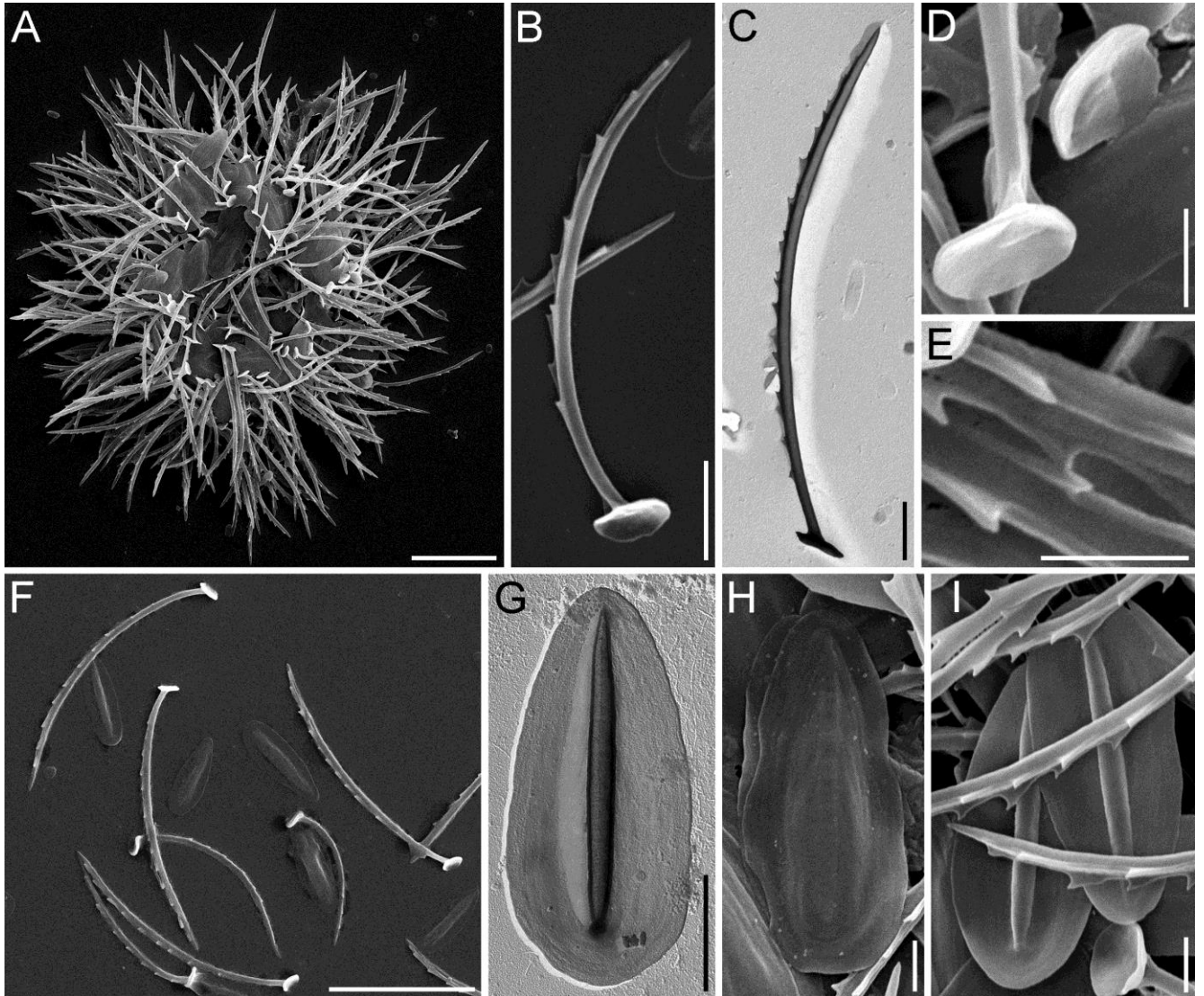
**Примечание:** Отличительной особенностью этой формы является более массивный ствол радиальных чешуек. Сходная морфология отмечена в образцах из Австралии (Croome, 1986).



**Рис. 87.** А–F – *Raineriophrys* aff. *erinaceoides* 6: А – общий вид высушенной клетки; В – радиальная чешуйка; С – радиальные и пластинчатая чешуйки; D, E – проксимальные части радиальных чешуек; F – пластинчатые чешуйки; G–K – *Raineriophrys* aff. *erinaceoides* 7: G – чешуйки разрушенной клетки; H–I – радиальные чешуйки; J – радиальные и пластинчатая чешуйки; K – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А, F – 10; J – 5; В, С, К – 2; D–F, H, I – 1.

***Raineriophrys echinata*** (Rainer, 1968) Mikrjukov, 2000 (рис. 88)

**Материал:** несколько чешуек из Ru-6; несколько чешуек из Ru-57; несколько чешуек из Ru-58; 1 клетка из Ru-99; 3 клетки из Ru-100; 1 разрушенная клетка из Ru-159; 2 разрушенные клетки Ru-236.



**Рис. 88.** *Raineriophrys echinata* (Rainer, 1968) Mikrjukov, 2000. А – общий вид высушенной клетки; В, С – радиальные чешуйки; D – базальные пластинки радиальных чешуек; E – зубцы латеральных крыльев; F – радиальные и пластинчатые чешуйки; G–I – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, F – 10; В, С – 2; D, E, G–I – 1.

**Морфология:** Клетки диаметром 18.7–20.2 мкм в диаметре. Покровы клеток представлены пластинчатыми чешуйками и одним типом радиальных чешуек. Длина радиальных чешуек 8.7–23.6 мкм, ствол полый, 0.40–0.58 мкм в диаметре,

сильно изогнут. К базальной части ствола крепятся два небольших латеральных крыла, которые тянутся вдоль всей длины ствола в виде узких полос, орнаментированных небольшим количеством зубцов. Базальная пластинка сердцевидная, шириной 1.5–2.4 мкм. Пластинчатые чешуйки удлинённо-овальные, размером 5.5–6.4 × 2.1–2.7 мкм, с массивным стержневидным аксиальным гребнем 0.5 мкм шириной.

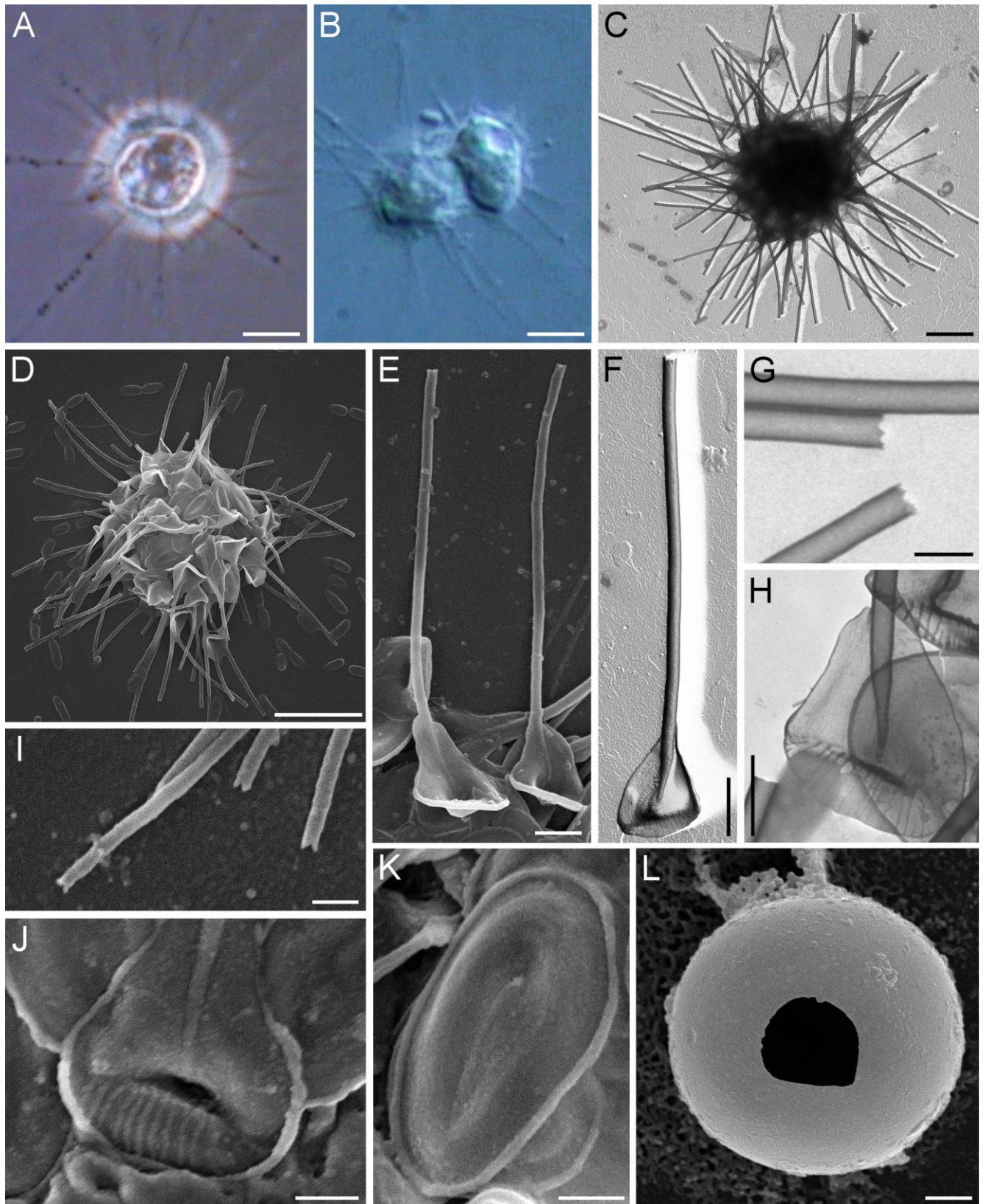
**Примечание:** Морфология изученных клеток в целом совпадает с ранее описанной в литературе (Siemensma, Roijackers, 1988a; Леонов, 2009; 2010б и др.).

**Распространение:** Нидерланды (Siemensma, 1981; Siemensma, Roijackers, 1988a), Европейская часть России (Леонов, 2009; 2010б; Леонов, Мыльников, 2012), Украина (Гапонова, 2009).

*Raineriophrys fortisca* (Nicholls, 1983) Mikrjukov, 1999 (рис. 89)

**Материал:** 1 клетка из Vn-6; 3 клетки из Mn-4; 11 клеток из Ru-1; 1 клетка из Ru-2; разрушенная клетка из Ru-8; 4 клетки из Ru-11; 1 клетка из Ru-16; 3 клетки Ru-27; 1 клетка из Ru-51; 2 клетки из Ru-52; 1 клетка из Ru-64; 1 клетка из Ru-69; 1 разрушенная клетка из Ru-93; 15 клеток из Ru-126; 1 клетка из Ru-135; 18 клеток из Ru-136; 1 разрушенная клетка из Ru-156; 5 клеток из Ru-162; 1 радиальная чешуйка из Ru-184; 2 радиальные чешуйки из Ru-187; 2 клетки из Ru-205; 2 радиальные чешуйки из Ru-211; 6 клеток из Ru-226; 7 клеток из Ru-241; 4 клетки из Ru-246; 4 клетки из Ru-249; 11 клеток из Ua-11; 10 клеток из Ua-13; 9 клеток из Ua-17; 3 клетки из Ua-19; 3 чешуйки из Se-1.

**Морфология:** Диаметр клеток 5–8 мкм. Аксоподии в 2.5–3.5 раза больше диаметра клетки. Покровы клетки представлены пластинчатыми и радиальными чешуйками. Радиальные чешуйки однотипные, длиной 3.2–16.4 мкм с цилиндрическим полым стволом диаметром 0.15–0.31 мкм. На верхушке расположено от 3 до 6 зубцов. В проксимальной части радиальной чешуйки ствол утончается, и в этом месте расположено базальное крыло, формирующее с латеральными крыльями ковшевидную структуру, имеющую грушевидную или треугольную форму. Базальное крыло 1.24–2.62 мкм шириной,



**Рис. 89.** *Raineriophrys fortasca* (Nicholls, 1983) Mikrjukov, 1999. А, В – общий вид живой клетки; С, D – общий вид высушенных клеток; Е, F – радиальные чешуйки; G, I – апикальные части радиальных чешуек; H, J – основания радиальных чешуек; K – пластинчатые чешуйки; L – циста. Масштаб, мкм: А–D – 5; Е, F, H, L – 1; G, I–K – 0.5

орнаментировано с внутренней стороны 12–20 субпараллельными ребрышками. Латеральные крылья длиной 1.14–2.83 мкм. Пластинчатые чешуйки эллиптические размером 1.62–4.72 × 1.04–2.77 мкм, окружены маргинальной каймой шириной 0.04–0.11 мкм. В центральной части имеется медиальное вдавливание и аксиальное утолщение размером 1.30–2.18 × 0.07–0.11. Кроме клеток на трофической стадии, наблюдались сферические цисты диаметром 5.3–6.7 мкм с диаметром отверстия около 1.6–2.0 мкм.

**Примечание:** Два морфологически схожих вида *Acanthocystis fortasca* и *A. pantopodeoides* были описаны Николсом (Nicholls, 1983). Он отметил два основных различия между этими видами: 1) отношение длины радиальных чешуек к диаметру клетки и в два раза больший диаметр ствола радиальных чешуек *A. pantopodeoides*; 2) форма мембраны (проксимальной округлой пластинки) у основания ствола у *A. fortasca* имеет обратнаяйцевидные очертания по сравнению с усеченно-лопатовидной формой соответствующей структуры у *A. pantopodeoides*. Позже, Моника Дюршмидт описала *A. cuneiformis* (Dürschmidt, 1985), который морфологически совпадает с *A. pantopodeoides*. Затем Роджер Крум (Croome, 1986) включил *A. pantopodeoides* в качестве младшего синонима *A. cuneiformis*. Ф. Сименсма и Р. Ройджекерс (Siemensma, Roijackers, 1988a) описали новый род *Pterocystis* и перенесли в него *A. fortasca*. Они также синонимизировали *A. fortasca* и *A. pantopodeoides* на основании обнаружения клеток, имеющих как обратнаяйцевидную, так и усеченно-лопатовидную форму базальной части радиальных чешуек, а также наличия промежуточных форм в пределах одной клетки. Позднее К.А. Микрюков перевел *P. fortasca* в род *Raineriophrys* (Mikrjukov, 2002).

Нами отмечены клетки с грушевидными и треугольными базальными частями радиальных чешуек, чешуек с округлыми базальными частями обнаружено не было. Морфология изученных клеток совпадает с полученными ранее данными (Dürschmidt, 1985; Plotnikov, Ermolenko, 2015 и др.). Однако, ранее сообщалось о гораздо более длинных (15–24 мкм и 19–23 мкм) радиальных чешуйках (Mikrjukov, 1993b; Nicholls, 1983). В предыдущих исследованиях также



сообщалось о радиальных чешуйках с треугольным основанием без ребер (Prokina, Mylnikov, 2019). Данный вид впервые указан для водоемов и водотоков Монголии.

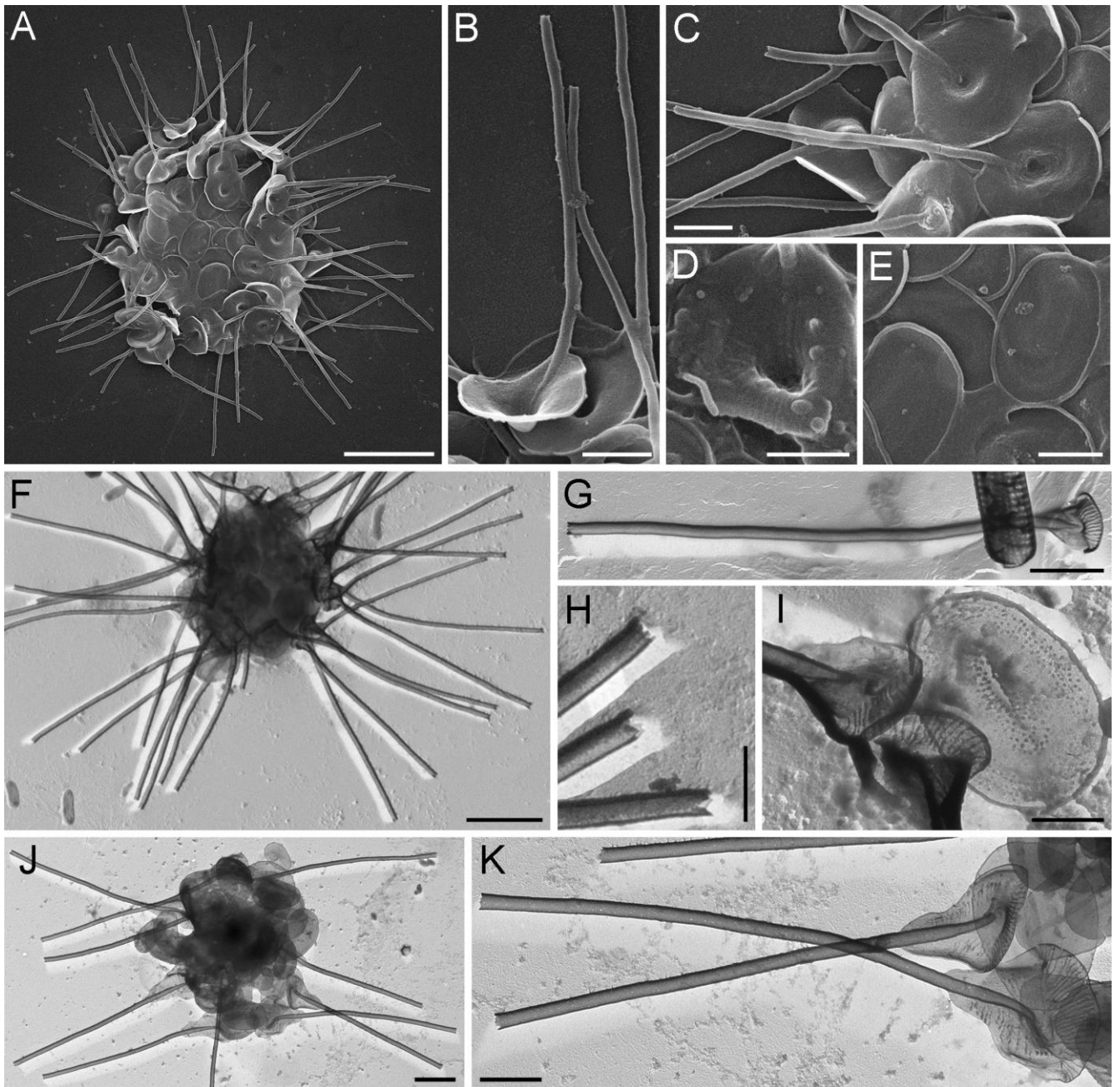
**Распространение:** *Raineriophrys fortasca* отмечен в пресных водах Нидерландов [как *Pterocystis fortasca*] (Siemensma, 1991), Канады [как *A. fortasca pantopodeoides*] (Nicholls, 1983), России (Mikrjukov, 1993b; Plotnikov, Ermolenko, 2015; Prokina et al., 2018; Bessudova et al., 2022), Украины (Гапонова, 2009), США (Wujek, 2006), [как *Pterocystis fortasca*] (Wujek, 2003a; 2003b), Чили (Prokina, Mylnikov, 2019), [как *A. cuneiformis*] (Dürschmidt, 1985), Австралии [как *A. pantopodeoides*] (Croome, 1986), Индии (Wujek, Saha, 2006), Вьетнама (Prokina et al., 2020); в солоноватых водах Белого моря (Леонов, 2010б).

***Raineriophrys fortasca* sp. 1** (рис. 90А–Е)

**Материал:** 1 клетка из Ua-7; 3 клетки из Ua-21.

**Морфология:** Поверхность клетки диаметром ~5 мкм покрыта радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 4.1–11.6 мкм состоят из ствола, базальных и латеральных крыльев. Ствол полый, цилиндрический, диаметром 0.15–0.25 мкм, с мелкими зубцами (3–5 шт.) на апикальной части. Базальное и латеральные крылья в проксимальной части чешуйки формируют округлую пластинку 1.3–2.8 × 1.7–3.0 мкм с центральной впадиной. Чешуйки из Ua-7 имели радиально расположенные ребра на внутренней поверхности округлой пластинки (рис. 90D). Внутренняя поверхность округлых пластинок образцов из Ua-21 гладкая. Пластинчатые чешуйки эллиптические 1.9–2.7 × 1.1–1.8 мкм с медиальным вдавливанием, аксиальным утолщением 0.89–0.98 × 0.04–0.08 мкм и маргинальной каймой шириной 0.06–0.11 мкм.

**Примечание:** Описанные выше клетки с округлыми базальными частями радиальных чешуек похожи на *A. fortasca*, описанные Николсом (Nicholls, 1983).



**Рис. 90.** А–Е – *Raineriophrys fortasca* sp. 1: А – общий вид высушенной клетки; В, С – радиальные чешуйки; D – округлая базальная часть радиальной чешуйки; Е – пластинчатые чешуйки. F–I – *Raineriophrys fortasca* sp. 2: F – общий вид высушенной клетки; G – радиальная чешуйка; H – апикальные части радиальных чешуек; I – проксимальные части радиальных чешуек и пластинчатая чешуйка. J, K – *Raineriophrys fortasca* sp. 3: J – общий вид высушенной клетки; K – радиальные и пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А, F – 5; С, G, J, K – 2; В, D, E, H, I – 1.

***Raineriophrys fortasca* sp. 2** (рис. 90F–I)

**Материал:** 8 клеток из Vn-4; 1 разрушенная клетка из Ru-29; 1 клетка из Ru-129; 1 разрушенная клетка из Ru-207; 1 клетка из Ru-213.

**Морфология:** Клетки диаметром 6.7–19.6 мкм. Радиальные чешуйки длиной 4.12–15.78 мкм. Ствол полый, диаметром 0.24–0.51 мкм, на дистальной части не сужается, оканчивается 4–6 мелкими зубцами. Проксимальная часть ствола сужена, соединена с ковшевидной базальной частью сформированной базальным и латеральными крыльями. Ковшевидная базальная часть треугольной формы, длиной 1.20–2.58 мкм и шириной 1.07–2.6 мкм. Внутренняя поверхность базального крыла несет 11–18 радиальных ребер. Пластинчатые чешуйки эллиптические 2.43–4.39 × 1.62–2.99 мкм. В центральной части имеется медиальное вдавливание и аксиальное утолщение длиной 1.24–1.83 мкм.

**Примечание:** Морфология покровов в целом соответствует описанной выше для *Raineriophrys fortasca*, однако, в отличии от него, ковшевидная базальная часть чешуек изученных клонов имеет более мелкие размеры относительно ствола. Так, например, *R. fortasca* sp. 2 имеет соотношение длины ствола к длине ковшевидной базальной части в среднем 8.6–10.0, тогда как у *Raineriophrys fortasca* это соотношение 3.3–5.8. Также форма базальной части радиальных чешуек этих организмов имеет исключительно треугольную форму, тогда как базальные части *R. fortasca* чаще всего имеют грушевидную форму.

***Raineriophrys fortasca* sp. 3** (рис. 90J, K)

**Материал:** 1 клетка из Ru-183.

**Морфология:** Радиальные чешуйки длиной 8.54–10.89 мкм. Ствол диаметром 0.23–0.26 мкм. Ковшевидная базальная часть грушевидной формы, длиной 1.88–2.94 мкм и шириной 1.42–2.15 мкм. Внутренняя поверхность как базального крыла, так и латеральных крыльев покрыта радиальными ребрами. Пластинчатые чешуйки эллиптические 1.62–2.74 × 1.02–1.94 мкм с медиальным вдавливанием и аксиальным утолщением длиной 1.40–1.57 мкм.

**Примечание:** Морфология покровов соответствует описанной выше для *Raineriophrys fortasca*, однако отличие заключается в наличии радиальных крыльев не только на базальном, но и на латеральных крыльях. Радиальные ребра на

латеральных крыльях таже были отмечены на чешуйках клеток из Вьетнама (Prokina et al., 2020).

Как видно из указанного выше, либо в природе существует большое количество родственных видов с похожими морфологическими признаками, либо *R. fortesca* имеет значительную изменчивость формы чешуек. Для понимания таксономического статуса описанных выше форм необходимы молекулярно-филогенетические исследования, а также тщательное изучение вариабельности покровных структур в моноклональных культурах (см. описание *Khitsovia mutabilis*).

***Raineriophrys kilianii*** (Dürschmidt, 1987) Mikrjukov, 2001 (рис. 91A–D)

**Материал:** 1 клетка из Ru-5.

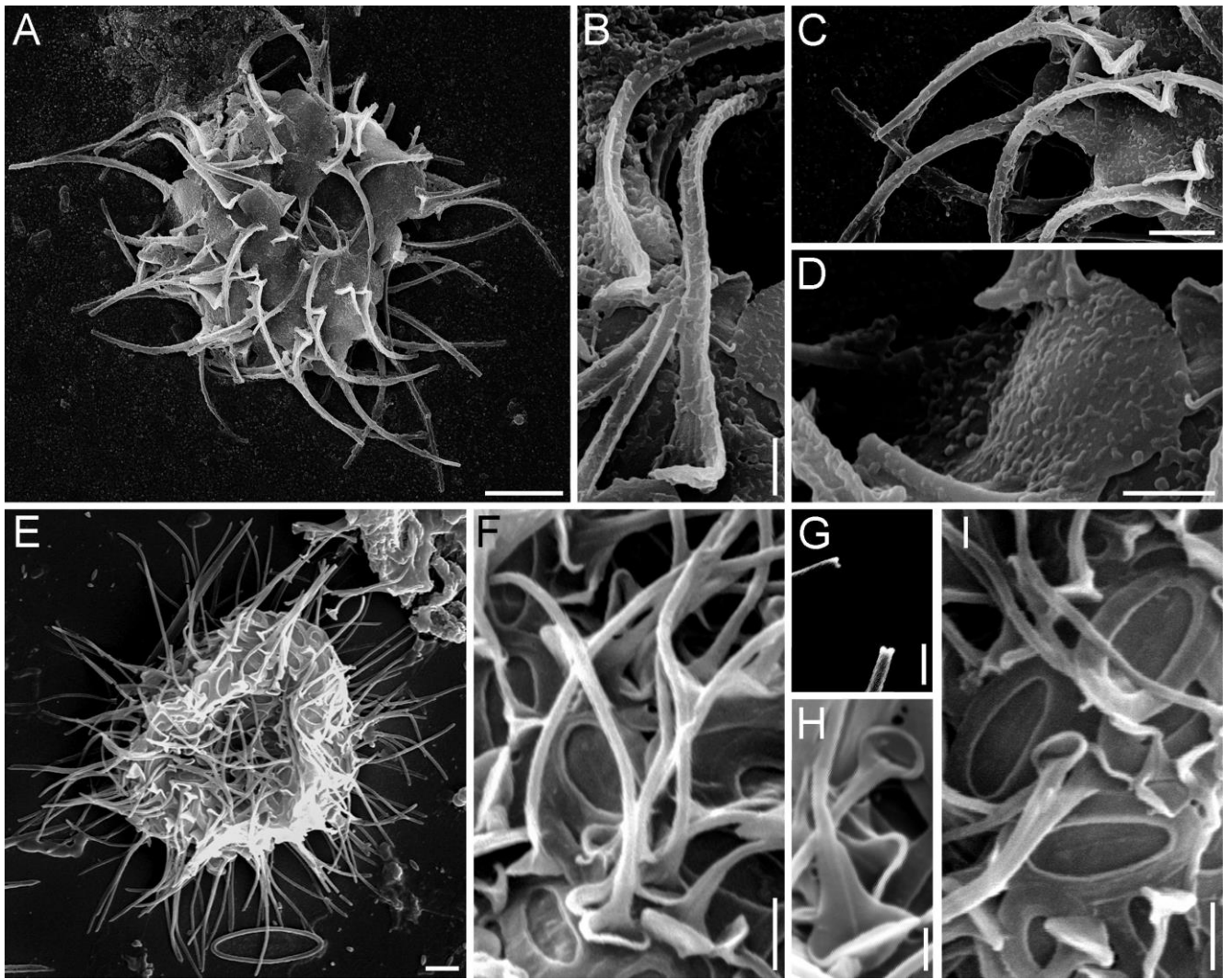
**Морфология:** Клетки диаметром около 9.3 мкм. Покровы представлены пластинчатыми чешуйками и одним типом радиальных чешуек. Радиальные чешуйки длиной 7.4–10.6 мкм, сильно изогнуты и сужаются к усеченной вершине. Полный ствол с двумя узкими волнистыми латеральными крыльями, достигающими 2/3 длины ствола. Основание чешуйки представлено базальной пластинкой ковшевидной формы, шириной 1.2–3.9 мкм. Пластинчатые чешуйки овальные, безтекстурные, размером 3.6–4.4 × 2.4–2.7 мкм.

**Примечание:** Этот вид был первоначально описан М. Дюршмидт из Чили (Dürschmidt, 1987b). Наши наблюдения соответствуют этому описанию.

**Распространение:** пресные воды Германии, Чили (Dürschmidt, 1987b), Нидерландов, Швеции (Siemensma, Roijackers, 1988a), Тасмании (Croome, 1987), США (Wujek, 2003a) европейской части России (Prokina, Philippov, 2019).

***Raineriophrys latimarginalis*** (Dürschmidt, 1987) Mikrjukov, 2001 (рис. 91E–I)

**Материал:** 7 клеток из Ru-76.



**Рис. 91.** А–D – *Raineriophrys kilianii* (Dürschmidt, 1987) Mikrjukov, 2001. А – общий вид высушенной клетки; В, С – радиальные чешуйки; D – пластинчатая чешуйка. Е–I – *Raineriophrys latimarginalis* (Dürschmidt, 1987) Mikrjukov, 2001: Е – общий вид высушенной клетки; F – радиальные и пластинчатые чешуйки; G – дистальные концы радиальных чешуек; H – проксимальные части радиальных чешуек; I – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А – 5; С, Е – 2; В, D, F, I – 1; G, H – 0.5.

**Морфология:** Диаметр клетки 12.0–15.0 мкм. Покровы представлены пластинчатыми чешуйками и однотипными радиальными чешуйками. Радиальные чешуйки 5.0–6.5 мкм, ствол цилиндрический, не сужающийся, прямой или слегка изогнутый 0.15–0.20 мкм в диаметре. Дистальная часть тупо срезана, на вершине имеются маленькие зубцы. Базальная часть ствола изогнута и крепится базальной пластинке диаметром 0.42–0.90 мкм. Базальная пластинка соединена с двумя латеральными крыльями, так что образуется треугольная полость, имеющая

ковшевидное вдавливание. Пластинчатые чешуйки овальные, иногда слегка удлинённые,  $1.5-1.8 \times 0.7-1.1$  мкм, окружены широкой каймой, достигающей максимальной толщины у внутреннего края чешуйки. Поверхность гладкая, продольно центральной части чешуйки проходит слабо выраженное аксиальное утолщение.

**Примечание:** Морфология чешуек соответствует первоописанию (Dürschmidt, 1987b). В первоописании указаны меньшая длина радиальных чешуек (3–4 мкм) и большая длина пластинчатых чешуек (2–2.5 мкм). Вид отмечен впервые после описания в 1987 году. Этот вид впервые отмечен для водоемов России.

**Распространение:** пресные воды Шри-Ланки и Малайзии (Dürschmidt, 1987b).

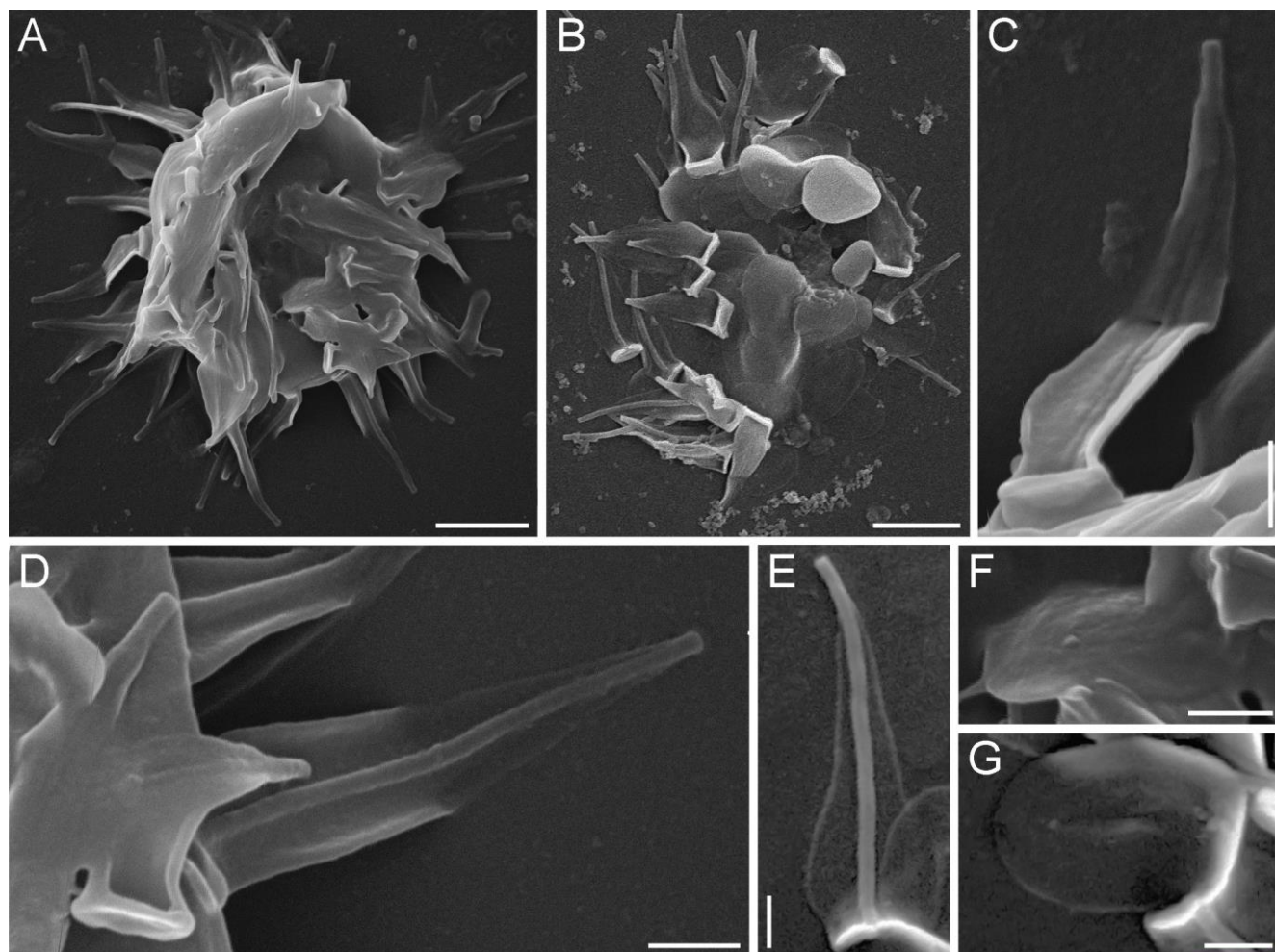
*Raineriophrys pteromorphos* (Dürschmidt, 1987) Mikrjukov, 2001 (рис. 92)

**Материал:** 1 клетка из Vn-39; 1 клетка из Vn-40; 1 клетка из Ru-73.

**Морфология:** Клетки диаметром около 7 мкм. Скелет состоит из радиальных и пластинчатых чешуек. Радиальные чешуйки 2.17–3.52 мкм длиной. Базальная пластинка плоская, 0.68–1.09 мкм шириной. Полый цилиндрический ствол шириной 0.11–0.14 мкм. Ствол на дистальной части тупо срезан под прямым углом, на вершине имеются маленькие зубчики. Латеральные крылья соединены с базальной пластинкой и стволом. Крылья сначала слегка расширяются, а затем сужаются и заканчиваются субапикально. Пластинчатые чешуйки эллиптические,  $1.70-2.08 \times 1.17-1.71$  мкм. Есть аксиальное утолщение.

**Примечание:** Морфология и размеры скелетных элементов в целом аналогичны описанным ранее, за исключением отсутствия неровных щелей, перпендикулярных стволу радиальных чешуек, отходящих от диафиза, что отмечали другие авторы (Dürschmidt, 1987b; Prokina, Mylnikov, 2019). Вид впервые отмечен для водоемов России и Вьетнама.

**Распространение:** Пресные воды Чили (Dürschmidt, 1987b; Prokina, Mylnikov, 2019).



**Рис. 92.** *Raineriophrys pteromorphos* (Dürschmidt, 1987) Mikrjukov, 2001: А, В – общий вид высушенной клетки; С–Е – радиальная чешуйка; F, G – пластинчатая чешуйка. Масштаб, мкм: А, В – 2; С–G – 0.5.

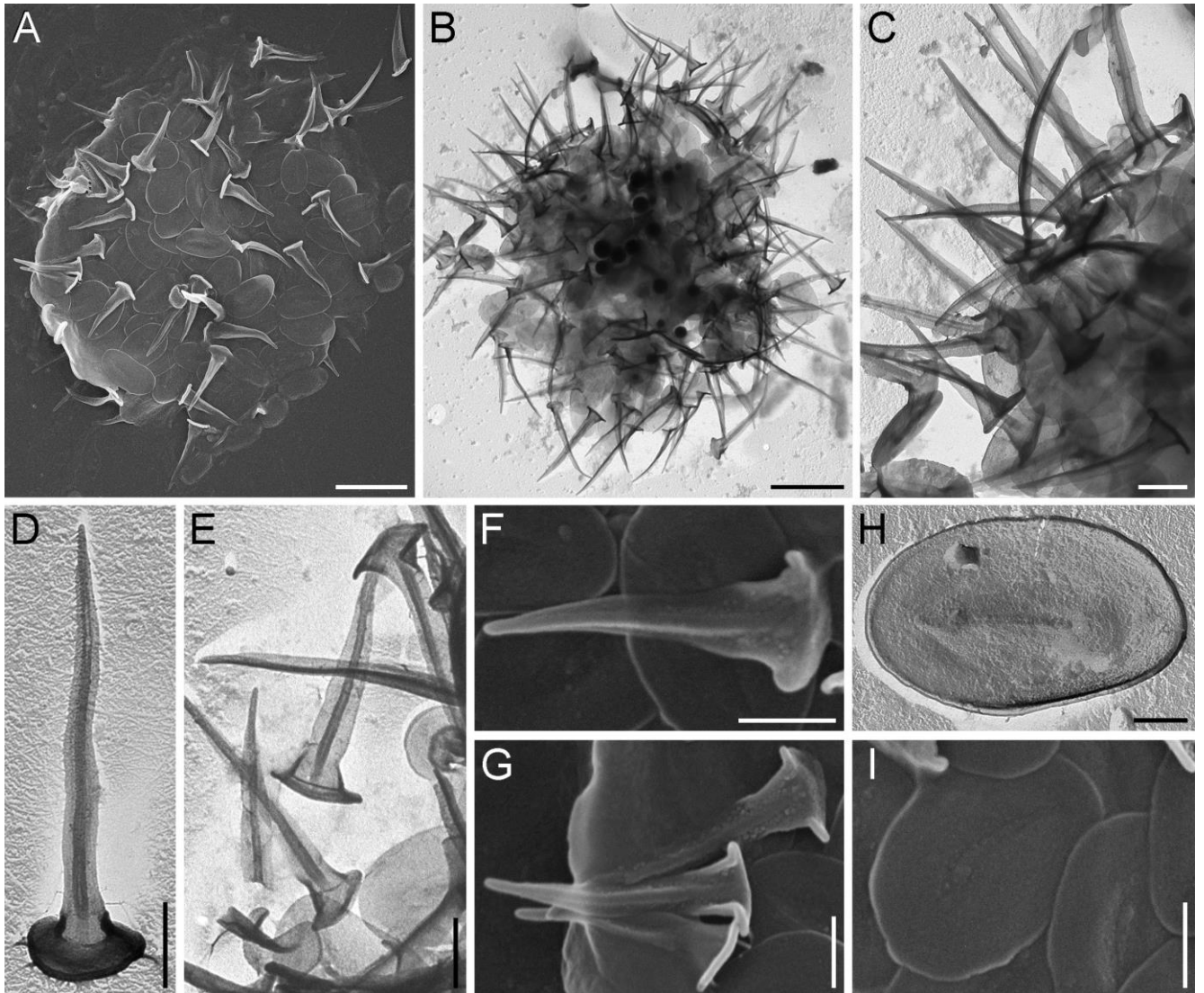
***Raineriophrys scaposa*** (Dürschmidt, 1987) Mikrjukov, 2001 (рис. 93)

**Материал:** 5 клеток из Ru-183; 7 клеток из Ru-184; 1 клетка из Ru-207; 1 клетка из Ua-22.

**Клон:** HF-78Z.

**Морфология:** Клетки диаметром около 8 мкм. Поверхность клетки покрыта радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 1.64–2.28 мкм, состоят из ствола, базальной пластинки и латеральных крыльев. Ствол 0.07–0.08 мкм шириной, не трубчатый, сужается к закругленной вершине. Базальная пластинка 0.54–0.78 мкм диаметром, сердцевидная, окружена маргинальной каймой. Латеральные крылья, сужаясь тянутся от базальной пластинки к вершине

ствола. Пластинчатые чешуйки овальные  $1.22\text{--}1.77 \times 0.79\text{--}1.05$  мкм. Имеется нечетко выраженное аксиальное утолщение  $0.62\text{--}0.83 \times 0.062\text{--}0.082$  мкм.



**Рис. 93.** *Raineriophrys scaposa* Dürschmidt, 1987: А, В – общий вид высушенной клетки; С – участок высушенной клетки; D–G – радиальные чешуйки; H, I – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, В – 2; С–I – 0.5.

**Примечание:** Морфология и размеры элементов скелета соответствуют оригинальному описанию (Dürschmidt, 1987a). Размеры пластинчатых чешуек исследованных нами клеток оказались несколько больше, чем в исходном описании:  $1.22\text{--}1.77 \times 0.79\text{--}1.05$  мкм против  $1.2\text{--}1.5 \times 0.6\text{--}0.8$  мкм у Dürschmidt



(1987a). Вид впервые отмечен на территории Евразийского континента и, в частности, в пресноводных биотопах Украины.

**Распространение:** Пресные воды США (Wujek, 2006), Чили и Шри-Ланки (Dürschmidt, 1987a).

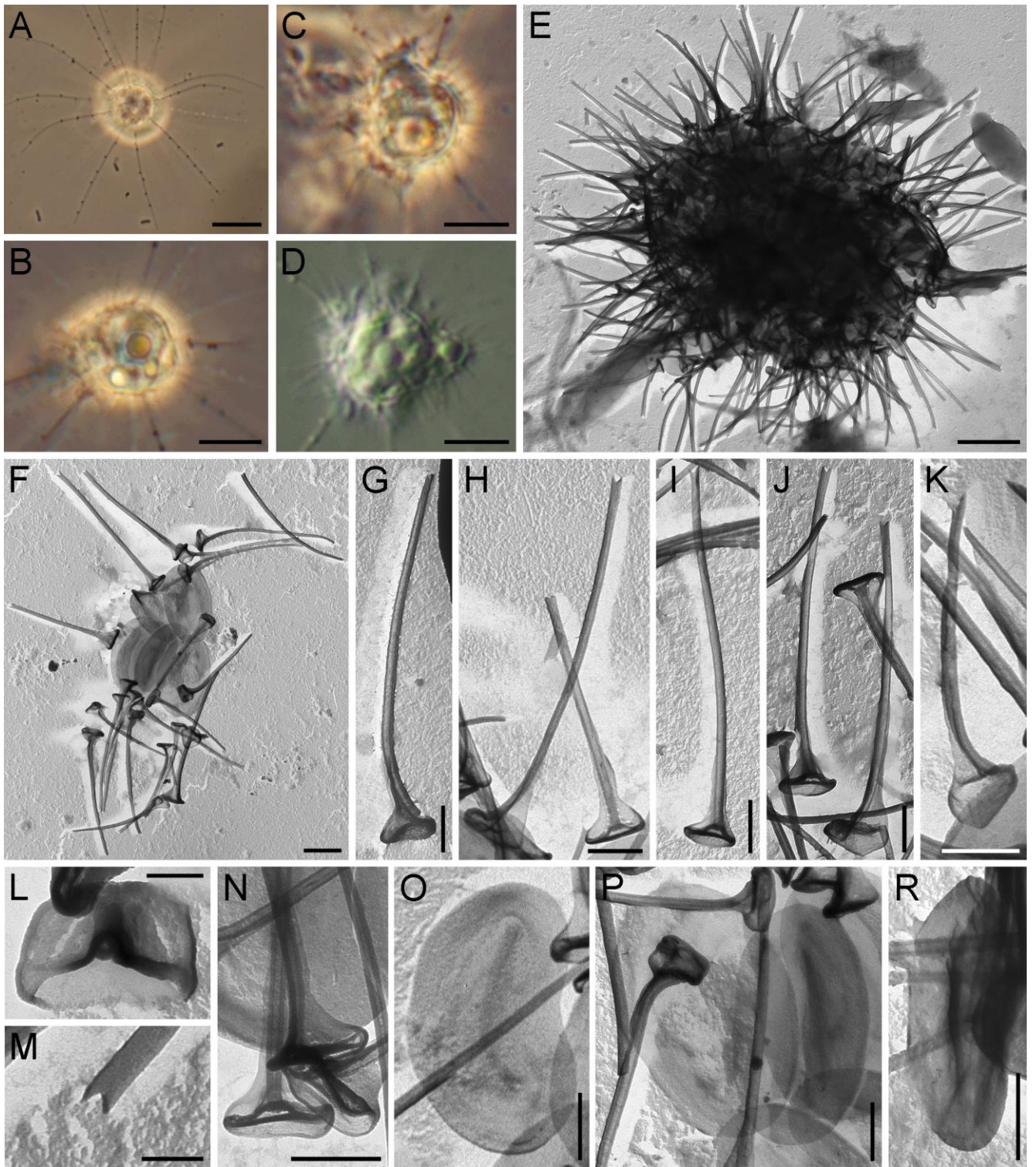
**'*Raineriophrys raineri*'** (Siemensma et Roijackers, 1988) Mikrjukov, 2002 (рис. 94)

**Материал:** 33 клетки из Ru-188; 4 клетки из Ru-190; 5 клеток из Ru-192; 3 чешуйки из Ru-201.

**Клон:** Ra.F-1; HF-76Z.

**Морфология:** Клетки диаметром 10–16 мкм. Поверхность клетки покрыта радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 1.68–4.7 мкм, прямые или слегка изогнутые, состоят из полого ствола и связанных с ним в проксимальной части базального и латеральных крыльев. Ствол диаметром 0.081–0.112 мкм, на апикальном конце оканчивается двумя острыми зубцами длиной 0.08–0.12 мкм. Базальное крыло гладкое, имеет размеры 0.32–0.73 × 0.42–0.66 мкм. Латеральные крылья слабо развиты, тянутся вдоль ствола на 0.51–1.28 мкм. Их внутренняя поверхность гладкая, без ребер и щелей. Пластинчатые чешуйки эллиптические, реже бобовидные, размером 1.26–2.42 × 0.75–1.69 мкм. В центральной части имеется аксиальное утолщение 0.96–1.20 × 0.069–0.077 мкм.

**Примечание:** Представленные здесь клетки имели более короткие радиальные чешуйки по сравнению с первоописанием: 1.68–4.7 мкм против 3.5–7.1 мкм (Siemensma, Roijackers, 1988). Пластинчатые чешуйки также имели более мелкие размеры 1.26–2.42 × 0.75–1.69 мкм против 2.3–2.8 × 1.3–1.8 мкм в первоописании. М.М. Леонов и А.П. Мыльников (2012) ошибочно идентифицировали *Raineriophrys erinaceoides* как *Raineriophrys raineri* в Южной Карелии. Все клетки данного вида в нашем исследовании были выделены из солоноватоводных водоемов (1.4–2.4 ppt).



**Рис. 94.** *Raineriophrys raineri* (Siemensma at Roijackers, 1988) Mikrjukov, 2002: A–D – общий вид живых клеток; E – общий вид высушенной клетки; F – радиальные и пластинчатые чешуйки; G–K – радиальные чешуйки; L – проксимальные части радиальных чешуек; M – дистальная часть радиальной чешуйки; O–R – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: A – 10; B–D – 5; E, F – 2; G–R – 0.5.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсам 18S rRNA клонов RaF-1 и HF-76Z, поместил их в кладу X5 внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).

Род *Khitsovia* Zagumyonnyi, Radaykina, Keeling et Tikhonenkov, 2022

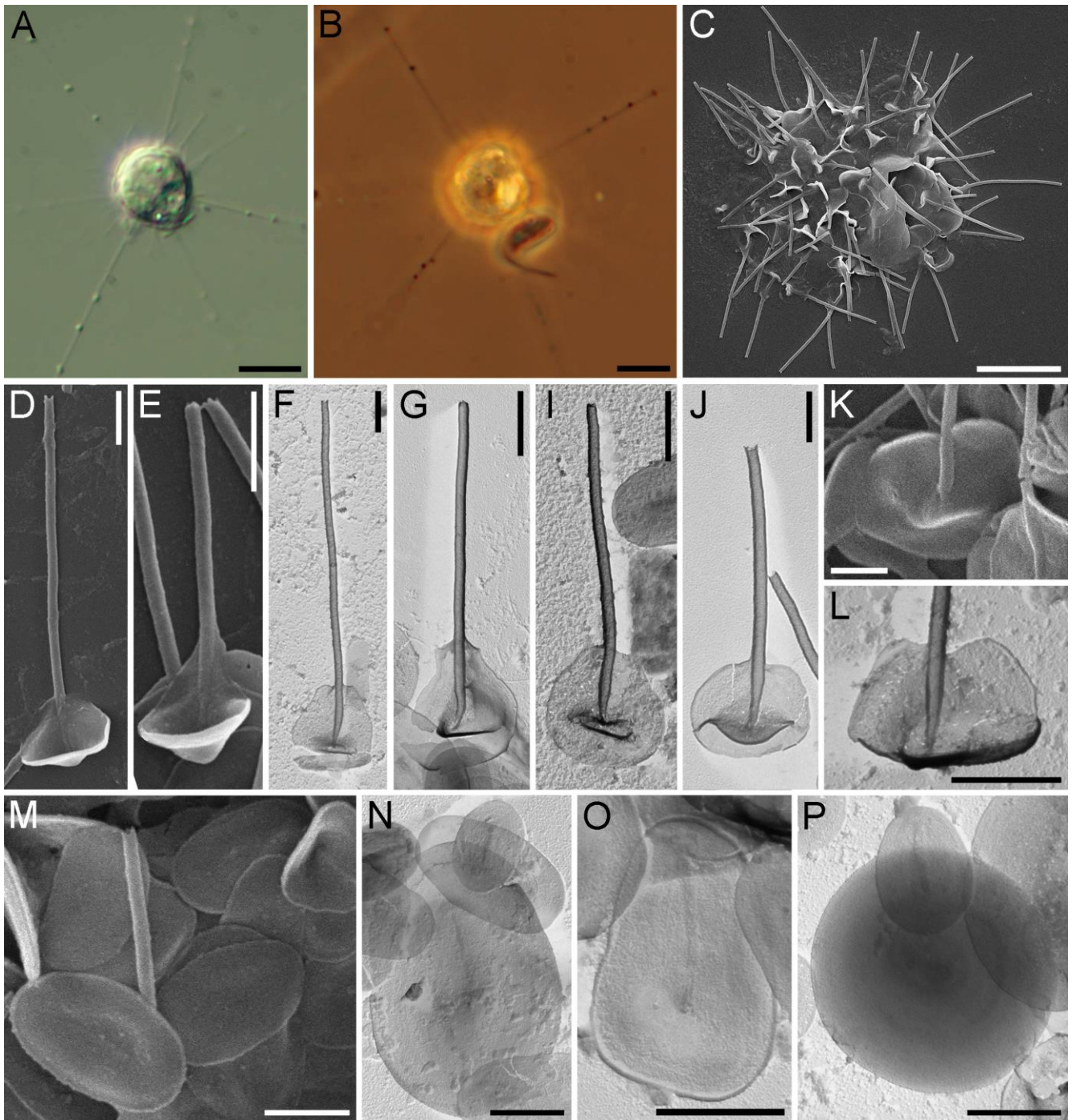
*Khitsovia mutabilis* Zagumyonnyi, Radaykina, Keeling et Tikhonenkov, 2022  
(рис. 95, Рис. 96, Рис. 97)

**Материал:** 133 клеток из Ua-26.

**Клон:** HF-24.

**Морфология:** Диаметр голодающих клеток без видимых пищеварительных вакуолей 4–9 мкм. Диаметр питающихся клеток 7–18 мкм. Длина аксоподий может в 8 раз превышать диаметр голодающих клеток или быть примерно равной диаметру питающихся клеток. Каждая аксоподия несет до 7 кинетоцист. Образование колоний не отмечено. Поверхность клеток покрыта радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 1.8–9.4 мкм состоят из ствола, базального и латеральных крыльев. Ствол полый, 0.11–0.24 мкм в диаметре, прямой или немного искривленный. Дистальная часть ствола радиальных чешуек оканчивается тупо-срезанной вершиной, несущей около четырех зубцов длиной 0.024–0.152 мкм. Проксимальная часть радиальной чешуйки имеет вид ковшевидной структуры, сформированной базальным и латеральными крыльями. Этот «ковш» может быть треугольным, грушевидным, трапециевидным или овальным 0.8–2.4 мкм длиной и 0.9–3.0 мкм шириной. Внутренняя часть базального и латеральных крыльев гладкая, без ребер или щелей. Пластинчатые чешуйки эллиптические или овальные 1.1–4.2 × 0.7–3.0 мкм с медиальным вдавливанием и аксиальным утолщением 0.42–1.63 × 0.044–0.123 мкм и маргинальной каймой толщиной 0.017–0.055 мкм. Также была отмечена круглая пластинчатая чешуйка диаметром 2.66 мкм (рис. 95P).

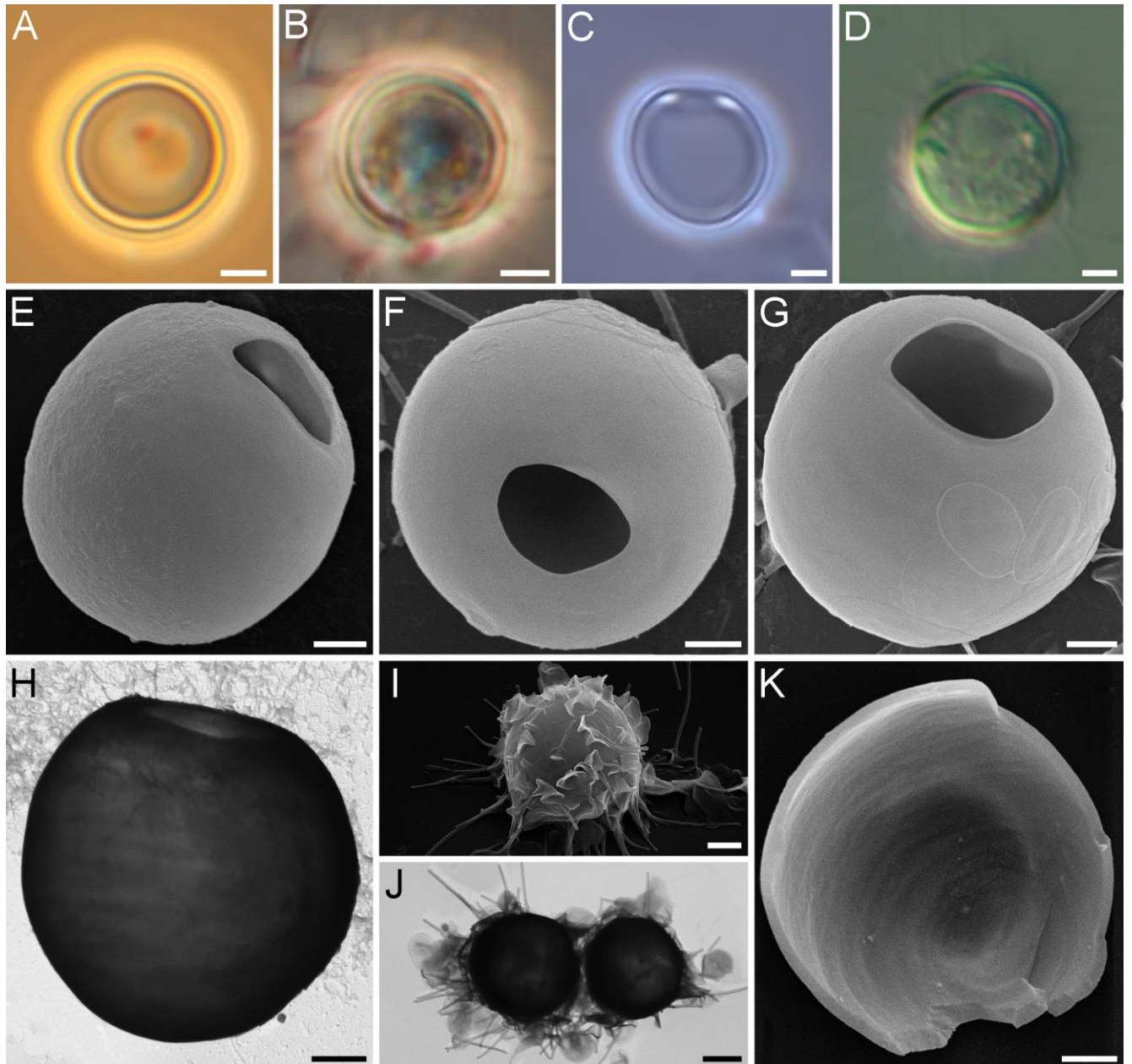
При отсутствии пищи в культуре было отмечено формирование цист диаметром 5.3–9.6 мкм (рис. 96). Внешняя поверхность цист может быть покрыта пластинчатыми и радиальными чешуйками, характерными для трофической



**Рис. 95.** *Khitsovia mutabilis* Zagumyonnyi, Radaykina, Keeling et Tikhonenkov, 2022: A, B – общий вид живых клеток; C – общий вид высушенной клетки; D–J – радиальные чешуйки; K, L – базальная часть радиальных чешуек; M–P – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: A–C – 5; D–P – 1.

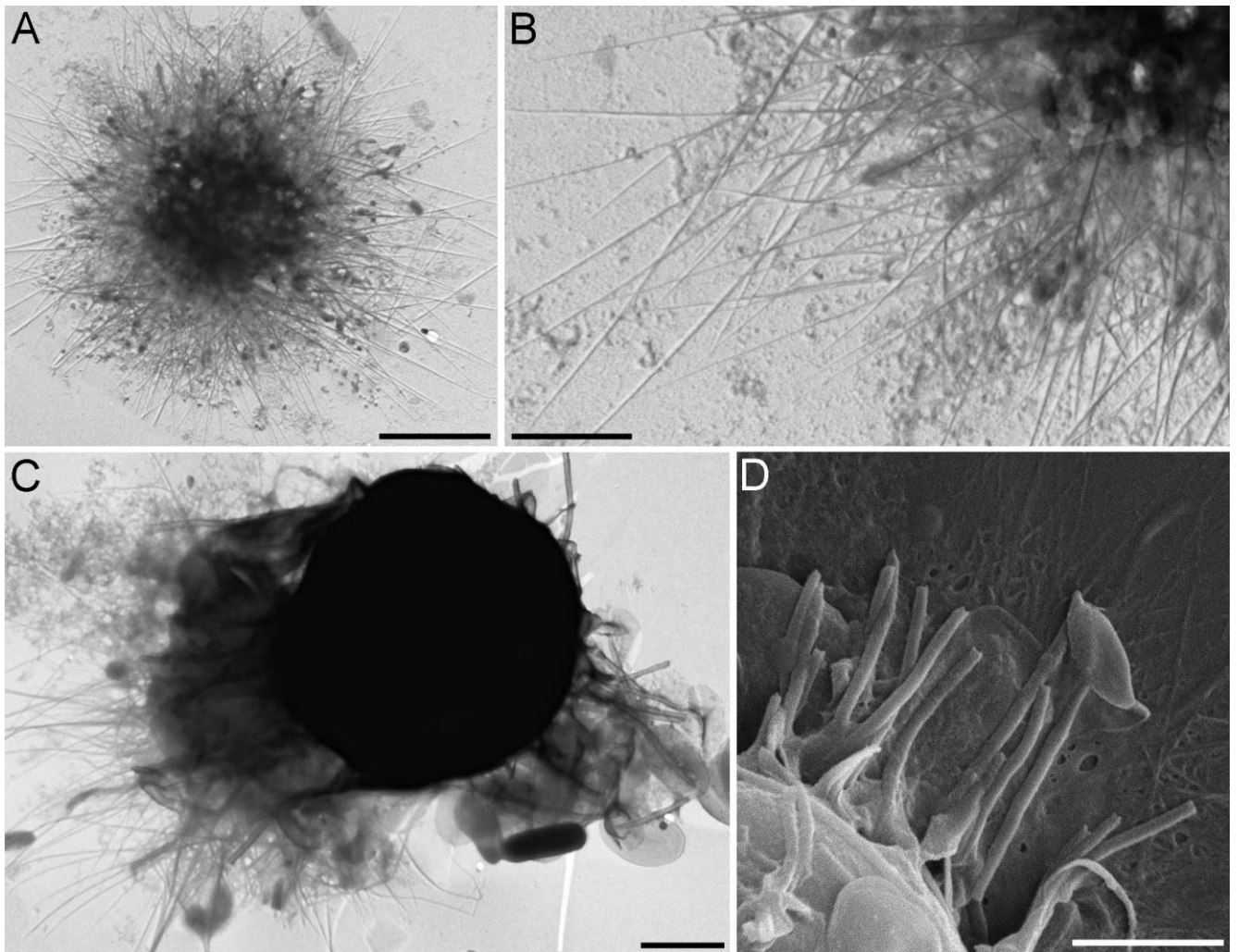
стадии. При выходе клетки из цисты на одной стороне образуется округлое отверстие диаметром 1,9–3,3 мкм. Толщина стенки цисты 0,21–0,28 мкм. В клональной культуре, хранящейся при комнатной температуре более 14 дней без

добавления новых пищевых объектов, были найдены клетки солнечных, покрытые только спикулами (рис. 97). Игольчатые спикулы 1.8–10.0 мкм длиной и 0.015–0.035 мкм толщиной. Спикулы сплюснуты и закручены по спирали в продольной плоскости. Концы спикул заострены. Некоторые из спикул ориентированы радиально, некоторые расположены иррегулярно.



**Рис. 96.** Цисты *Khitsovia mutabilis* Zagumyonnyi, Radaykina, Keeling et Tikhonenkov, 2022: А, С – пустая циста; В, D – циста с живой клеткой внутри; Е–Н – пустая циста с отверстием; I, J – циста покрытая чешуйками трофической стадии; К – внутренняя часть фрагмента цисты. Масштаб, мкм: А–D, I, J – 2; Е–G, H, К – 1.

**Примечание:** Вид морфологически сходен с *Raineriophrys fortasca* и, скорее всего, является близкородственным. Однако, *K. mutabilis* не имеет радиальных ребер на поверхности радиальных чешуек, а также отличается более мелкими радиальными чешуйками и ковшеобразной структурой треугольной, трапециевидной, грушевидной, почковидной или овальной формы. К настоящему времени имеется ряд наблюдений клеток, идентифицированных как *R. fortasca*, с достаточно контрастными морфологическими различиями между ними. В то же время, молекулярные данные по *R. fortasca* до сих пор отсутствуют.



**Рис. 97.** Спикулонесущая стадия *Khitsovia mutabilis* Zagumyonnyi, Radaykina, Keeling et Tikhonenkov, 2022: А – общий вид высушенной клетки; В – спикулы на периферии клетки; С, D – высушенная клетка спикулонесущей стадии возле цисты. Масштаб, мкм: А – 5; В–D – 2.

*K. mutabilis* образует цисты, но особого типа цистных чешуек не наблюдалось. Иногда трофические клетки обладают большими пластинчатыми чешуйками, которые, вероятно, синтезируются до инцистирования, как это отмечено для *Raphidocystis ambigua* (Dürschmidt, Patterson, 1987b). При эксцистировании клетки выходят через образовавшееся отверстие, не разрушая цисту. Оставленные цисты часто лишены трофических чешуек на поверхности. Среди известных видов центрохелид с описанными цистами, образование отверстия при эксцистировании ранее не отмечалось.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HF-24, поместил его в кладу «Heterophryidae» внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).

***Khitsovia* sp. 1** (рис. 98)

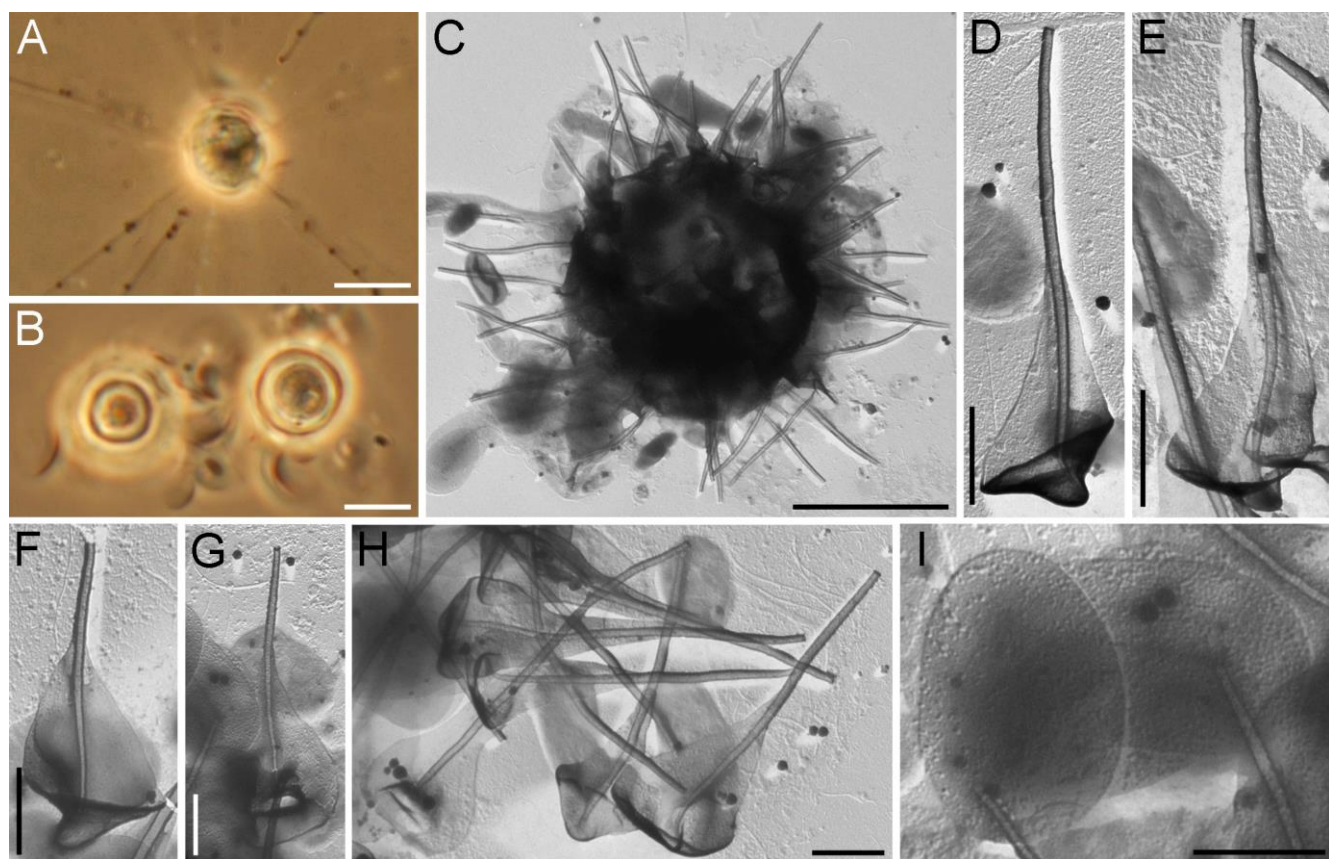
**Материал:** 14 клеток из Ru-247.

**Клон:** HF-69Z.

**Морфология:** Клетки диаметром 5.6–7.0 мкм. Покровы состоят из радиальных и пластинчатых чешуек. Радиальные чешуйки 2.40–6.25 мкм, имеют полый ствол толщиной 0.11–0.16 мкм. На дистальном конце ствол тупо срезан, его проксимальная часть сужена, немного изогнута и соединена с базальным и латеральными крыльями, образуя ковшевидную структуру. От базального треугольного крыла шириной 1.22–2.01 мкм, плавно сужаясь проходят латеральные крылья длиной 1.45–3.43 мкм. Пластинчатые чешуйки тонкие, овальные, бесфактурные, размером 2.18–2.67 × 1.51–1.82 мкм.

**Примечание:** Изученный организм по строению радиальных чешуек больше всего похож на *Raineriophrys fortisca*. Однако его апикальная часть оканчивается небольшими зубцами, тогда как чешуйки, изученные нами, имеют тупо срезанную верхушку без каких-либо элементов. Также у *R. fortisca* на базальном крыле имеются параллельные ребра, радиальные чешуйки длиннее, а латеральные крылья имеют менее выраженную треугольную форму. Описанные особенности морфологии позволяют считать данный вид новым для науки.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HF-69Z, поместил его в кладу «Heterophryidae» внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).



**Рис. 98.** *Khitsovia* sp. 1: А – общий вид живой клетки; В – цисты; С – общий вид высушенной клетки; D–H – радиальные чешуйки; I – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А–С – 5; D–I – 2.

Род *Pseudoraphidiophrys* Mikrjukov, 1997

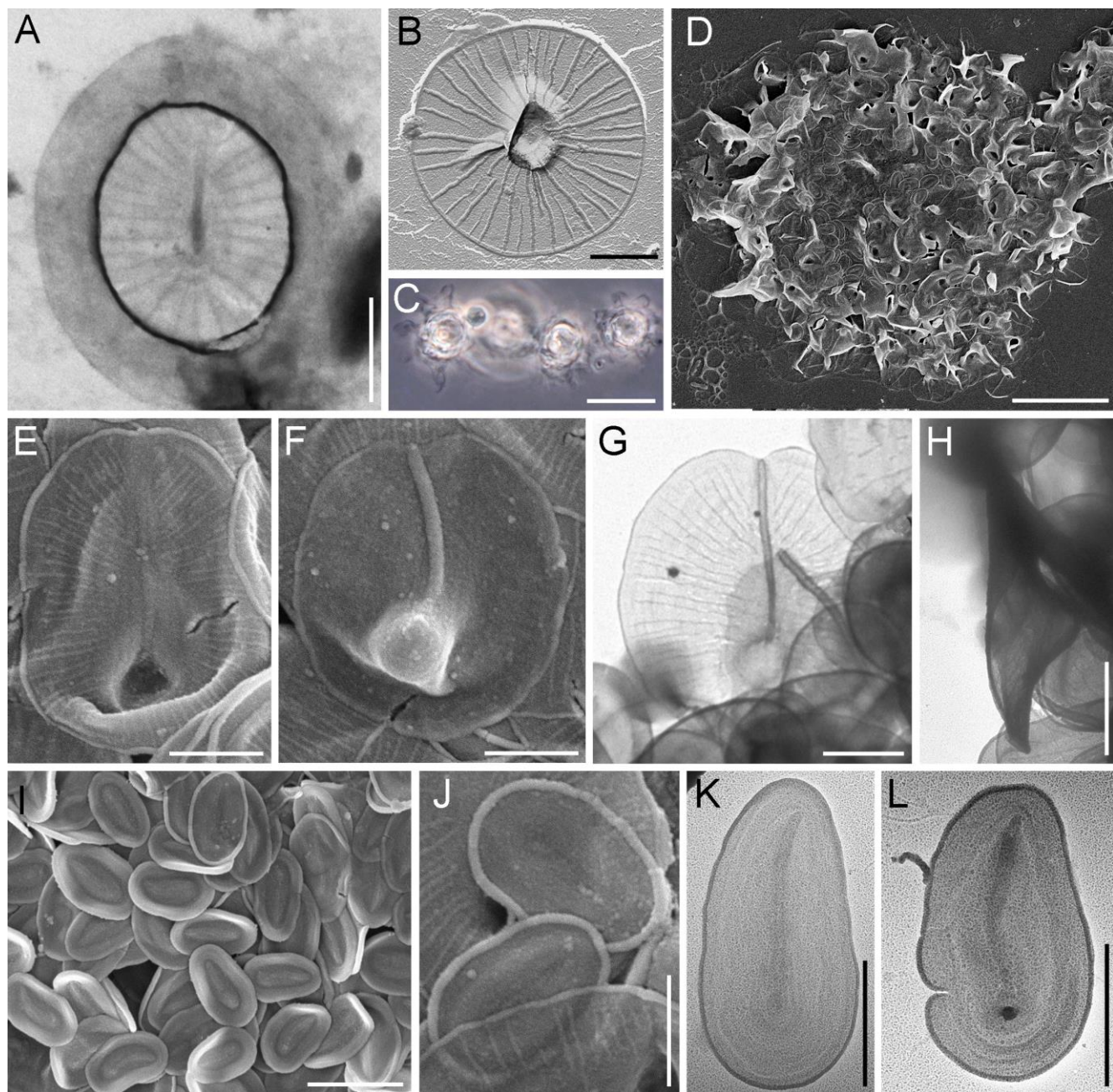
*Pseudoraphidiophrys discoidea* (Dürschmidt, 1985) Mikrjukov, 1997 (рис. 99А)

**Материал:** 1 чешуйка из Ru-254.

**Морфология:** Чешуйка округлая, размером  $3.64 \times 3.08$  мкм. Ее внешняя маргинальная кайма бесфактурна. Центральная часть имеет небольшое аксиальное утолщение. От внешнего края к аксиальному утолщению тянутся радиальные ребра в количестве 31 шт.



**Примечание:** Морфология и размеры исследованной чешуйки полностью совпадают с таковыми у чешуек в первоописании (Dürschmidt, 1985). Вид впервые отмечен для водных биотопов России.



**Рис. 99.** А – Внешняя пластинчатая чешуйка *Pseudoraphidiophrys discoidea* (Dürschmidt, 1985) Mikrjukov, 1997. В – Чешуйка внешнего слоя *Pseudoraphidocystis flabellata* (Dürschmidt, 1987) Mikrjukov, 1997. С–L – *Pseudoraphidiophrys veliformis* (Dürschmidt, 1987) Mikrjukov, 1997: С – общий вид живых голодающих покоящихся клеток; D – общий вид высушенной клетки; Е–Н – большие пластинчатые чешуйки; I–L – малые пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: С, D – 10; I – 2 мкм; А, В, Е–Н, J–L – 1.

**Распространение:** Пресные воды Чили (Dürschmidt, 1985; Prokina et al., 2019), США (Wujek, 2006).

*Pseudoraphidocystis flabellata* (Dürschmidt, 1987) Mikrjukov, 1997 (рис. 99)

**Материал:** 1 чешуйка из Ru-177.

**Морфология:** Округлые чешуйка, без ствола, диаметром 3.5 мкм и каймой шириной 0.07 мкм. В центральной части медиальный вырост диаметром около 1 мкм. От внешнего края к центральному выросту тянется 39 субрадиальных ребер толщиной 0.48–0.76 мкм, некоторые из которых не доходят до центра.

**Примечание:** Форма и размеры чешуйки совпадают с отмеченными ранее. Вид впервые отмечен для водных биотопов России.

**Распространение:** Пресные воды Чили, Новой Зеландии, Германии (Dürschmidt, 1987b), США (Wujek, 2003b).

*Pseudoraphidiophrys veliformis* (Dürschmidt, 1987) Mikrjukov, 1997 (рис. 99C–L)

**Материал:** 20 клеток из Ru-25.

**Клон:** HF-66Z.

**Морфология:** Клетки диаметром 6.1–7.7 мкм. Поверхность клетки покрыта малыми пластинчатыми и большими тангентальными чешуйками. Большие тангентальные чешуйки 2.72–4.20 × 2.49–3.50 мкм, почти округлые, состоят из полого цилиндрического ствола и широких латеральных крыльев. Ствол прямой или изогнутый, длиной 1.68–3.06 мкм и шириной 0.08–0.19 мкм, в дистальной части округляется. В проксимальной части ствол изогнут и вместе с крыльями образует небольшое базальное выпячивание 0.67–0.92 × 0.68–1.07 мкм. Латеральные крылья тянутся вдоль ствола, оканчиваются апикально или субапикально. От ствола к краям латеральных крыльев отходят 34–66 радиальных ребер. Пластинчатые чешуйки от овальных до яйцевидных, размером 1.52–2.58 × 0.93–1.57 мкм. На СЭМ заметно срединное вдавливание 0.96–1.23 × 0.39–0.51 мкм.

Аксиальное утолщение длиной 0.814–1.25 мкм. Хорошо развита периферическая кайма шириной 0.086–0.111 мкм.

**Примечание:** В образцах из Чили Моникой Дюршмидт были отмечены более мелкие пластинчатые чешуйки размером  $0.9\text{--}1.3 \times 0.6\text{--}0.8$  мкм (Dürschmidt, 1987b).

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HF-66Z, поместил его в кладу X2 внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1). Это первые молекулярные данные для рода *Pseudoraphidiophrys*.

**Распространение:** пресные воды США [как *Pterocystis veliformis*] (Wujek, 2005), Чили [как *Acanthocystis veliformis*] (Dürschmidt, 1987b), России (Prokina, Philippov, 2019).

Род *Triangulopteris* Zagumyonnyi, Radaykina et Tikhonenkov, 2021

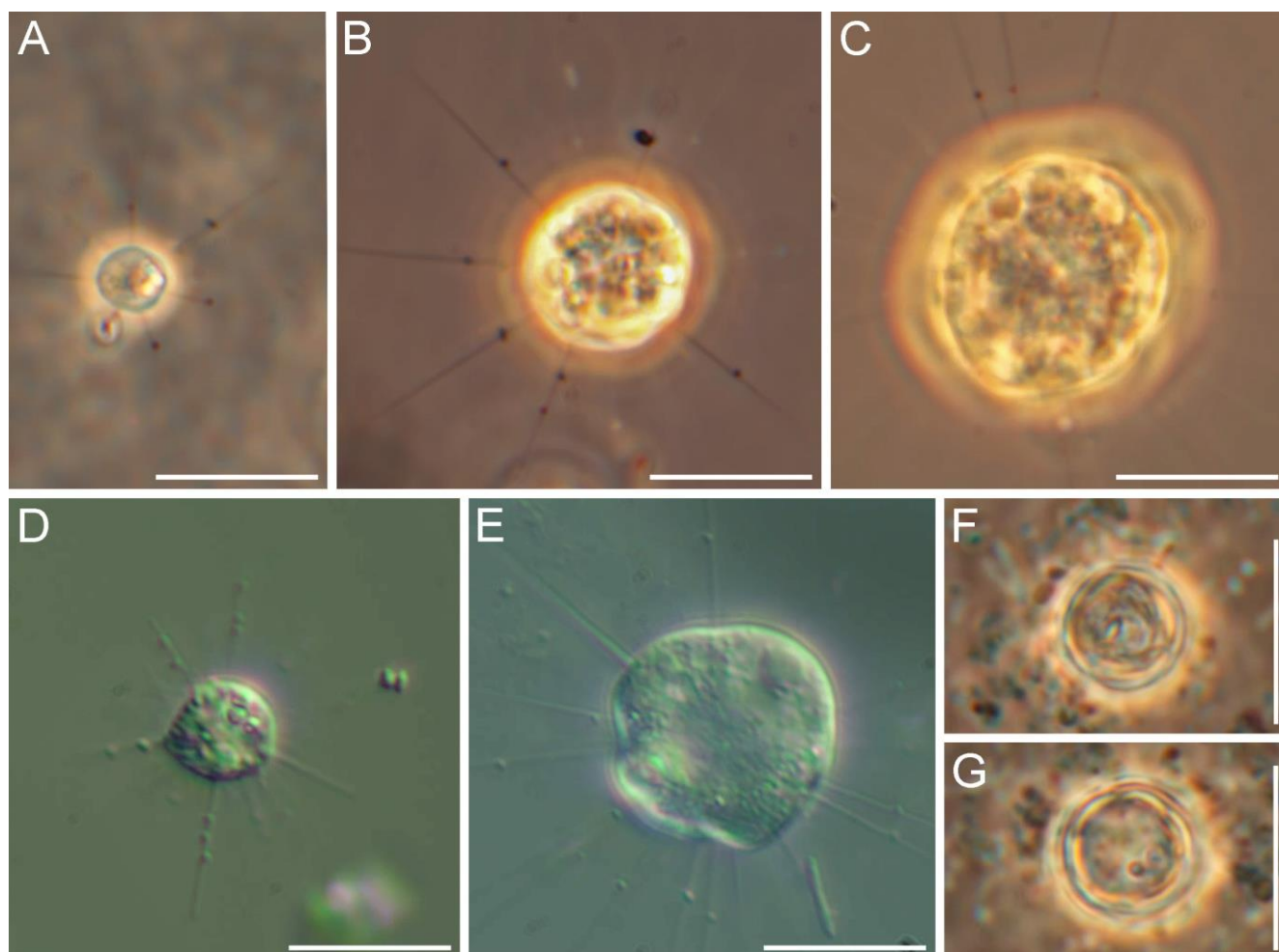
*Triangulopteris lacunata* Zagumyonnyi, Radaykina et Tikhonenkov, 2021 (Рис. 100–Рис. 103)

**Материал:** 8 клеток из Ru-8; 2 клетки из Ru-107; 16 клеток из Ru-154; 11 клеток из Ua-18.

**Клон:** HF-25; HF-26.

**Морфология:** Клетки диаметром 5.9–9.1 мкм (рис. 100). Поверхность клеток представлена одним типом радиальных чешуек и пластинчатыми чешуйками (рис. 101, рис. 102). Радиальные чешуйки прямые или изогнутые, длиной 2.12–4.70 мкм, состоят из ствола диаметром 0.10–0.11 мкм в медиальном сечении, отходящего от базальной пластинки и латеральных крыльев, связывающих ствол и базальную пластинку. Базальная пластинка шириной 0.64–1.17 мкм подковообразной формы. На внутренней ее поверхности расположены от 8 до 12 радиальных ребер, отходящих от центральной части, с которой связан ствол чешуйки. По краю базальной пластинки находится маргинальная кайма шириной 0.06–0.09 мкм. Латеральные крылья берут начало как от внешней, так и от внутренней части базальной пластинки со стороны, на которую изгибается чешуйка. Таким образом, образуются два углубления-кармана. Латеральные крылья тянутся, постепенно

сужаясь, вдоль всей длины ствола чешуйки и заканчиваются апикально. По краям латеральных крыльев также имеется маргинальная кайма. Пластинчатые чешуйки эллиптические,  $1.22\text{--}1.62 \times 0.69\text{--}0.97$  мкм. Поверхность чешуек бесфактурная, за исключением аксиального утолщения

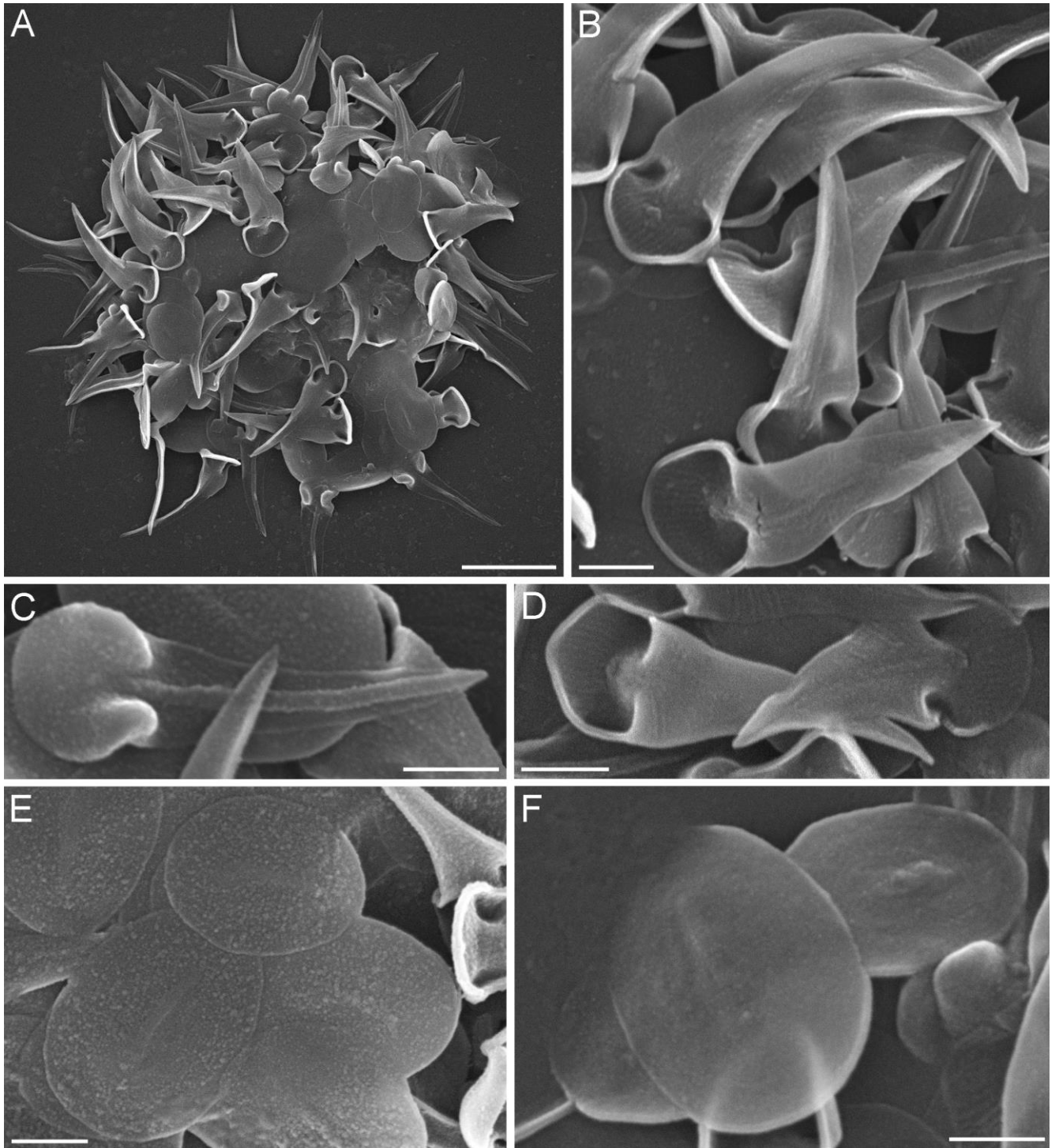


**Рис. 100.** *Triangulopteris lacunata* Zagumyonnyi, Radaykina et Tikhonenkov, 2021: А, D – голодающие клетки; В, С, Е – активно питающиеся клетки; F, G – цисты. Масштаб, мкм: А–G – 10.

длиной от  $0.72\text{--}0.86 \times 0.072\text{--}0.085$  мкм, а также небольшой маргинальной каймы. При неблагоприятных условиях формируют цисты (рис. 100F–G). После нескольких лет культивирования клона HF-25 наблюдалась потеря кремнеземных чешуек клетками HF-25. Вместо чешуек поверхность клеток была покрыта иррегулярно-ориентированными игловидными спикулами (рис. 103).

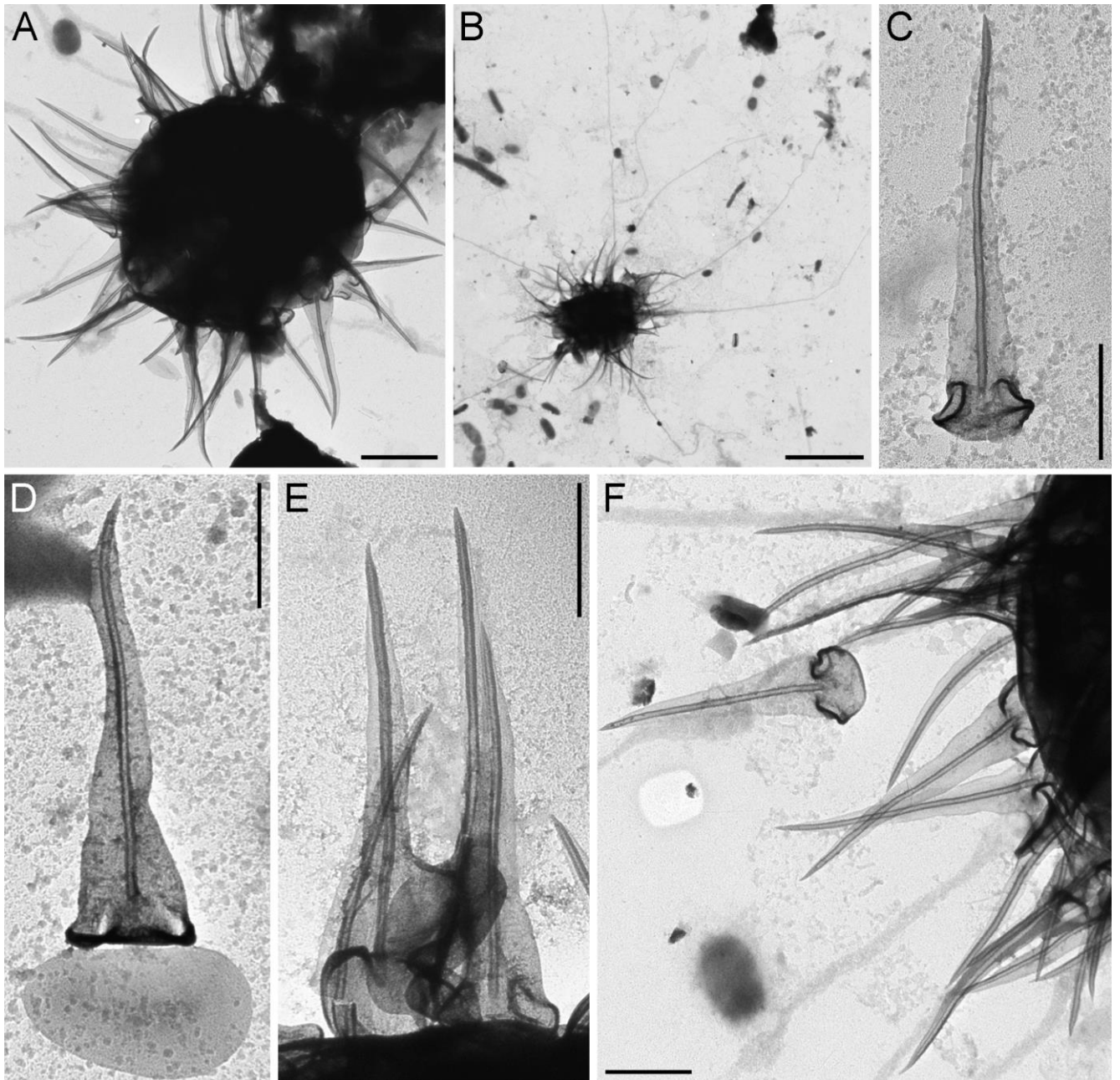
**Примечание:** Радиальные чешуйки этого организма наиболее схожи с чешуйками *R. scaposa*. Однако, у последних не описаны так называемые

«карманы», расположенные у основания радиальных чешуек. Также, в отличие от исследованных нами клеток, *R. scaposa* не имеет радиальных ребер на поверхности латеральных крыльев и базальной пластинки.



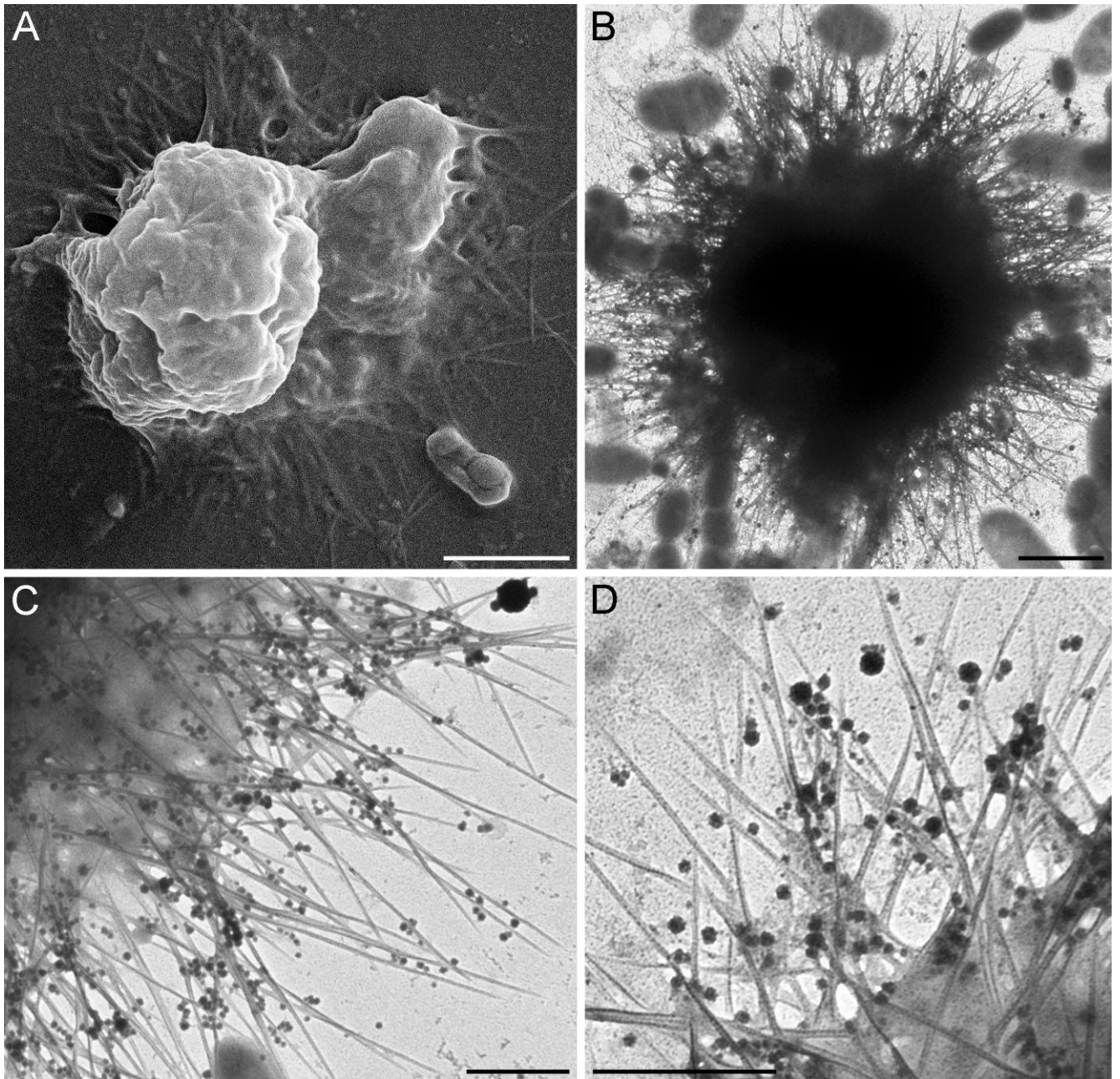
**Рис. 101.** *Triangulopteris lacunata* Zagumyonnyi, Radaykina et Tikhonenkov, 2021: А – общий вид высушенной клетки; В–D – радиальные чешуйки; Е, F – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А – 2; В–F – 0.5.

Два клона данного вида HF-25 и HF-26 были выделены из вечной мерзлоты мыса Малый Чукочий на Ямале: из погребенного торфа с глубины 35–40 см и минеральной почвы с глубины 60–65 см. Оба слоя относятся к голоценовым отложениям. Средняя мощность активного слоя вечной мерзлоты данной местности составляет 42 см, но в отдельные годы она может достигать 64 см (Fyodorov-Davydov et al., 2008). Известно, что некоторые протисты могут сохранять



**Рис. 102.** *Triangulopteris lacunata* Zagumyonnyi, Radaukina et Tikhonenkov, 2021: A, B – общий вид высушенной клетки; C, F – радиальные чешуйки; D, E – радиальные и пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: A – 2; B – 5; C–F – 1.

жизнеспособность в условиях вечной мерзлоты от сотен до сотен тысяч лет (Шатилович и др., 2010; Stoupin et al., 2012; Shmakova, Rivkina, 2015; Shatilovich et al., 2009, 2015; Shmakova et al., 2016; Malavin et al., 2020). Жизнеспособные цисты, полученные из этих проб, могут иметь возраст от трех до восьми тысяч лет.



**Рис. 103.** Спикулонесущая стадия *Triangulopteris lacunata* Zagumyonny, Radaykina et Tikhonenkov, 2021: А, В – общий вид высушенной клетки; С, D – спикулы на периферии клетки. Масштаб, мкм: А, В – 5; С, D – 1.

Данная находка расширяет наши знания о палеопротистах, в частности о центрохелидах. Ранее была известна только одна находка центрохелидных солнечных в вечной мерзлоте (Шатилович и др., 2010).

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсам клонов HF-25 и HF-26, поместил их в кладу X1 внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).

***Triangulopteris* sp. 1** (рис. 104)

**Материал:** 1 клетка из Ru-47; 3 клетки из Ru-169; 4 клетки из Ru-198; 21 клетка из Ru-215.

**Клон:** HF-72Z.

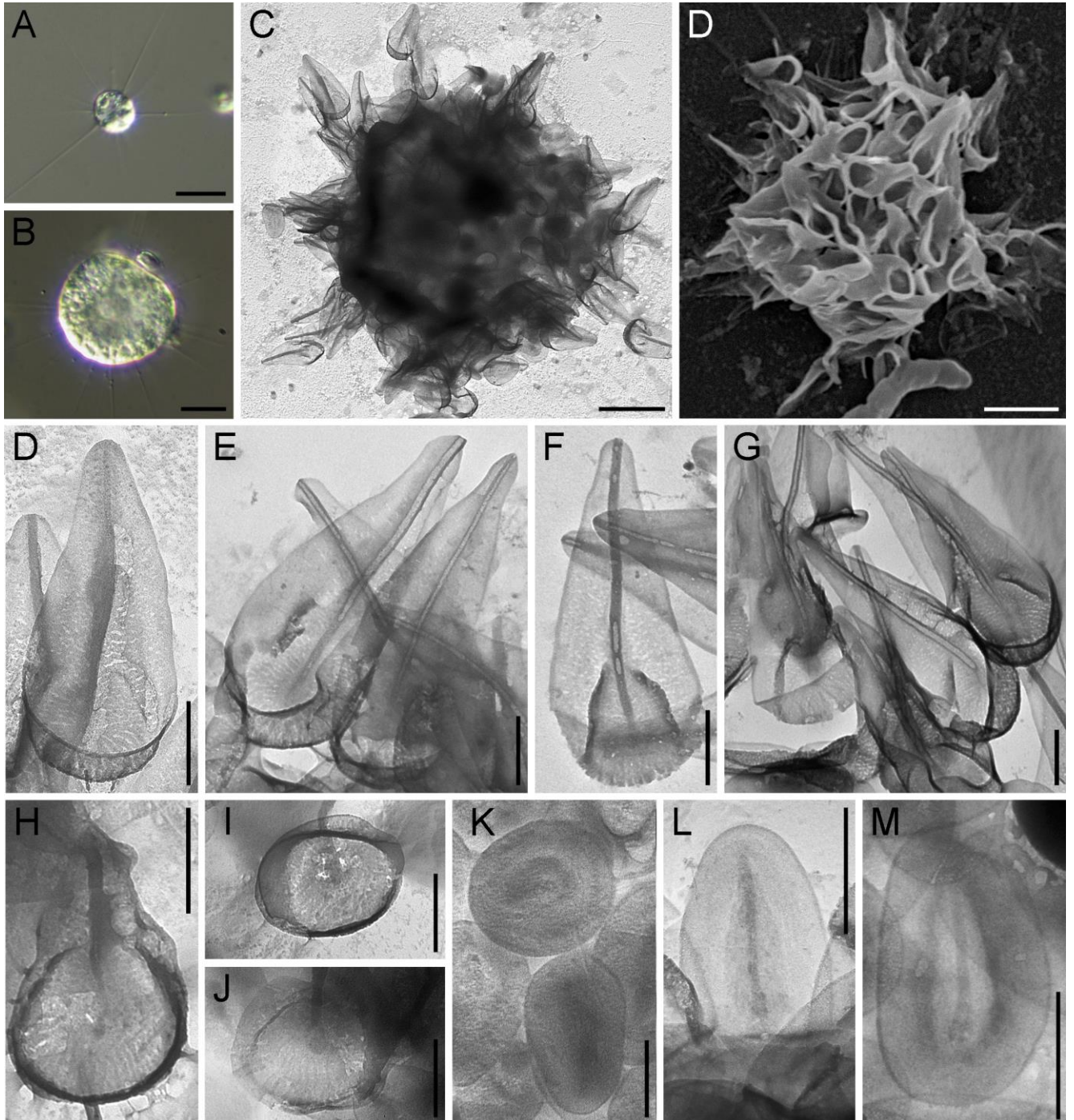
**Морфология:** Диаметр клеток 8–24 мкм. Поверхность клетки покрыта двумя типам кремнеземных чешуек. Радиальные чешуйки листовидные, длиной 1.7–3.4 мкм и шириной 0.53–1.31 мкм. Форма радиальных чешуек напоминает форму традиционной китайской суповой ложки. Ствол чешуек полый, 0.03–0.10 мкм в диаметре. По всей длине ствол связан с латеральными крыльями, а в проксимальной части связан с базальной пластинкой, доходя до ее середины. Базальная пластинка размером 0.63–1.07 × 0.59–0.85 мкм округлая или треугольная, расположена в той же плоскости, что и ствол. От апикальной части ствола до базальной пластинки тянутся латеральные крылья в проксимальной части образующие высокие борта. Внутренняя поверхность крыльев и базальной пластинки имеет перфорации в виде отдельных точек или щелей. Радиальные чешуйки расположены не только на поверхности клетки, но группируются вдоль проксимальной части аксоподий.

Тангентально расположенные на клеточной мембране овальные пластинчатые чешуйки размером 0.82–1.68 × 0.58–1.02 мкм с медиальным вдавливанием и аксиальным утолщением длиной 0.312–0.902 мкм.

После инкубирования более двух недель при комнатной температуре были отмечены более крупные клетки, которые имели отличия в морфологии чешуек. Некоторые радиальные чешуйки имели более короткие, 1.15–1.37 мкм, или



полностью редуцированные стволы и латеральные крылья (рис. 104Н–J). Последние имели размеры  $0.62\text{--}0.82 \times 0.71\text{--}0.93$  мкм. Некоторые пластинчатые чешуйки также были более округлые.



**Рис. 104.** *Triangulopteris* sp. 1: А – общий вид живой голодающей клетки; В – общий вид живой активно питающейся клетки; С–D – общий вид высушенной клетки; D–G – радиальные чешуйки; H–G – «редуцированные» радиальные чешуйки; К–М – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А, В – 10; С, D – 2; К–М – 1; D–J – 0.5.

**Примечание:** Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК клона HF-72Z, поместил его в кладу X1 внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).

**Pterista sp. 1** (рис. 105A–H)

**Материал:** 11 клеток из Vn-3; 1 клетка из Ru-70.

**Клон:** HFzp-5.

**Морфология:** Клетки диаметром 5.2–9.9 мкм. Аксоподии до 6.6 раз длиннее диаметра клетки. Поверхность клеток покрыта одним типом листовидных чешуек. Чешуйки покрывают не только тело клетки, но и аксоподии. Длина чешуек 1.10–2.04 мкм, ширина 0.60–1.20 мкм. В центральной части расположено полое утолщение длиной 0.93–1.23 мкм и шириной 0.04–0.09 мкм. У большинства чешуек утолщение не выходит за пределы чешуйки и немного заостряется. Чешуйки тонкие, имеют гладкую поверхность, имеют центральное вдавливание.

**Примечание:** Изученные клетки имеют уникальную морфологию. Из известных видов ни один представитель Centroplasthelida не имеет покровов, представленных единственным типом таких мелких чешуек.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсам клонов HFzp-5 и HF-77Z, поместил их в кладу X1 внутри Pterista (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).

**Pterista sp. 2** (рис. 105I–L)

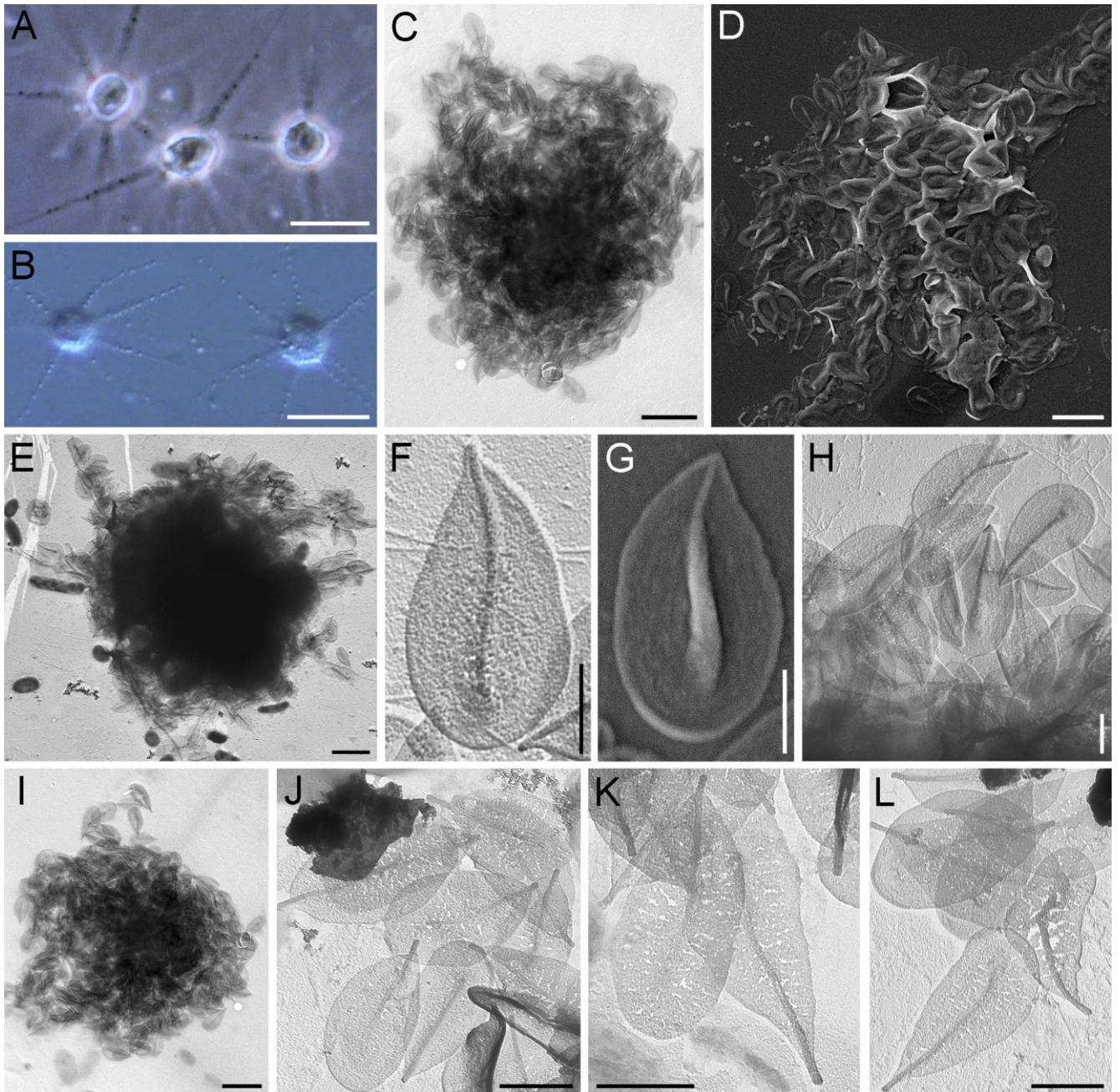
**Материал:** 1 клетка из Ru-184; 1 клетка из Ru-198; 4 клетки из Ru-209.

**Клон:** HF-77Z.

**Морфология:** Клетки диаметром ~5–8 мкм. Строение и расположение чешуек на клетке схоже с таковым у Pterista sp. 1. Длина чешуек 0.96–1.92 мкм, ширина 0.51–0.92 мкм. В центральной части расположено полое утолщение длиной 0.54–1.14 и шириной 0.034–0.052 мкм. У большей части чешуек утолщение выходит за пределы пластинки и оканчивается тупо срезанной вершиной.

**Примечание:** Чешуйки клеток *Pterista* sp. 2 отличаются от чешуек *Pterista* sp. 1 выходящими за пределы пластинки тупо срезанными утолщениями.

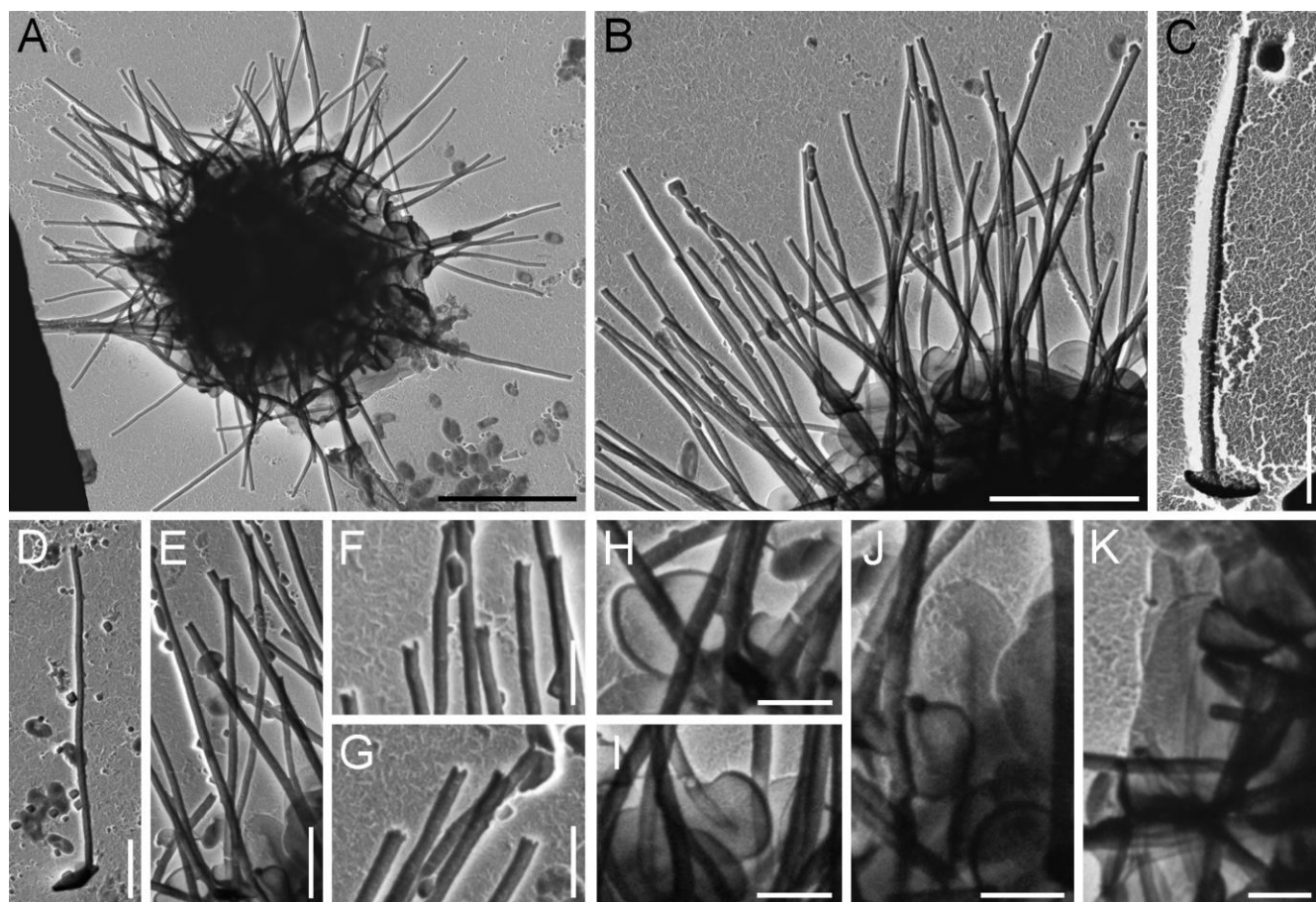
Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсам клонов HFzp-5 и HF-77Z, поместил их в кладу X1 внутри *Pterista* (см. рис. 109 и обсуждение в разделе 4.1).



**Рис. 105.** А–Н – *Pterista* sp. 1: А, В – общий вид живой клетки; С–Е – общий вид высушенной клетки; F–Н – чешуйки. I–L – *Pterista* sp. 2: I – общий вид живой клетки; J–L – чешуйки. Масштаб, мкм: А, В – 10; С, D, Е, I – 2; F–Н, J–L – 0.5.

**Centroplasthelida sp.** (рис. 106)**Материал:** 6 клеток из Ru-142.

**Морфология:** Клетки диаметром 11.8–15.2 мкм. Покровы представлены радиальными и пластинчатыми чешуйками. Радиальные чешуйки длиной 5.90–10.67 мкм, состоят из базальной пластинки и ствола. Базальная пластинка сердцевидная, шириной 1.07–1.89 мкм, от которой ассиметрично отходит ствол шириной 0.16–0.31 мкм. Базальная пластинка изогнута дистально от ствола. Ствол полый и прямой, не сужающийся к дистальной части. На вершине расположено несколько коротких зубцов. Пластинчатые чешуйки размером 3.74–4.62 × 1.83–1.94 мкм конической формы. В центре пластинчатых чешуек имеется аксиальное утолщение.



**Рис. 106.** *Centroplasthelida* sp. А – общий вид высушенной клетки; В–Е – радиальные чешуйки; F, G – дистальные части радиальных чешуек; H, I – базальные пластинки радиальных чешуек; J–K – пластинчатые чешуйки. Масштаб, мкм: А – 10; В – 5; С–Е – 2; F–K – 1.

**Примечание:** Морфология клеток значительно отличается от известных видов центрохелид и, в частности, рода *Choanocystis* наличием изогнутой дистально от ствола базальной пластинкой.

***Heterophrys*-подобный организм (рис. 107)**

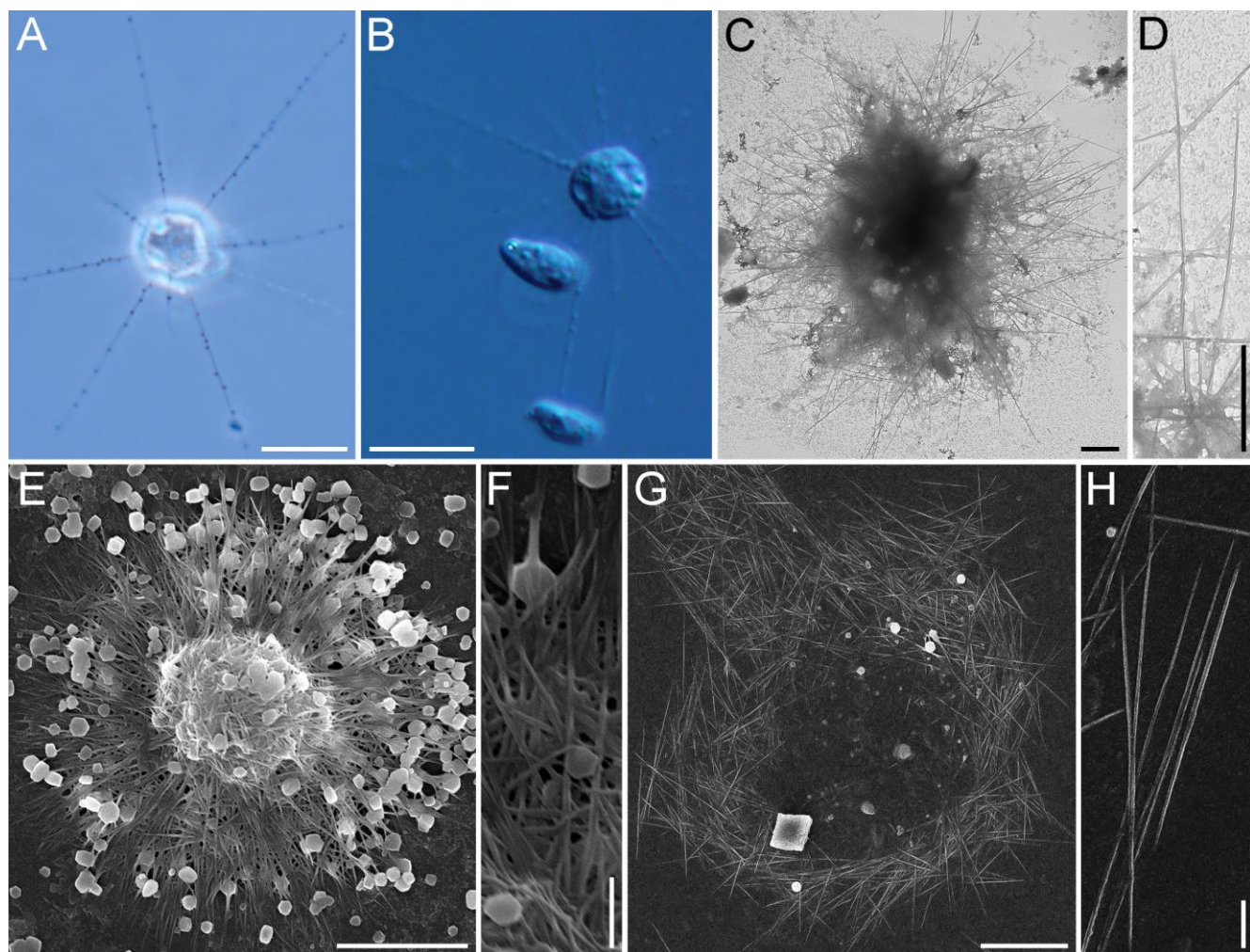
**Материал:** 1 клетка из Vn-7; 1 клетка из Vn-10; 1 клетка из Vn-16; 11 клеток из Vn-17; 6 клеток из Vn-22; 1 клетка из Vn-34; 1 клетка из Vn-38; 3 клетки из Kz-2; 9 клеток из Ru-7; 19 клеток из Ru-23; 2 клетки из Ru-26; 4 клетки из Ru-31; 4 клетки из Ru-60; 2 клетки из Ru-67; 1 клетка из Ru-68; 3 клетки из Ru-71; 2 клетки из Ru-72; 1 клетка из Ru-79; 2 клетки из Ru-86; 7 клеток из Ru-92; 7 клеток из Ru-98; 2 клетки из Ru-99; 3 клетки из Ru-101; 8 участков разрушенных клеток из Ru-108; 1 клетка из Ru-115; 10 клеток из Ru-119; 9 клеток из Ru-136; 4 клетки из Ru-147; 1 клетка из Ru-153; 2 клетки из Ru-155; 2 клетки из Ru-156; 2 клетки из Ru-168; 3 клетки из Ru-170; 2 клетки из Ru-177; 1 клетка из Ru-180; 1 клетка из Ru-181; 4 клетки из Ru-182; 2 клетки из Ru-184; 1 клетка из Ru-185; 5 клеток из Ru-187; 3 клетки из Ru-189; 1 клетка из Ru-192; 1 клетка из Ru-196; 5 клеток из Ru-202; 2 клетки из Ru-204; 2 клетки из Ru-205; 1 клетка из Ru-206; 1 клетка из Ru-207; 1 клетка из Ru-212; 1 клетка из Ru-213; 3 клетки из Ru-223; 4 клетки из Ru-228; 9 клеток из Ru-229; 3 клетки из Ru-230; 3 клетки из Ru-232; 2 клетки из Ru-235; 3 клетки из Ru-241; 5 клеток из Ru-242; 1 клетка из Ru-243; 2 клетки из Ru-245; 3 клетки из Ru-254; 34 клетки из Ua-4; 8 клеток из Ua-20; 5 клеток из Ua-23; 1 клетка из Kr-1; 7 клеток из Kr-2; 3 клетки из Kr-4.

**Клон:** HF-7; HF-55; HFzp-8; HM-22.

**Морфология:** Клетки диаметром 3.8–42.4 мкм, окружены слизистой оболочкой, в которую погружены радиально ориентированные органические спикулы, сплюснутые в латеральном направлении и закрученные в широкую спираль вокруг своей оси. Концы спикул заостряются. Размеры спикул варьируют в широких пределах, в разных клетках встречаются как очень маленькие спикулы, длиной около 0.7 мкм, так и очень крупные, длиной до 18.3 мкм. Ширина спикул варьирует от 0.01 до 0.14 мкм. У некоторых клеток положение спикул на

поверхности может быть не радиальным, а иррегулярным, либо клетки могут сочетать оба типа расположения спикул.

**Примечание:** Центрохелиды с органическими веретеновидными спикулами, описанные как *Heterophrys*, *Marophrys*, *Sphaerastrum* и *Spiculophrys*, морфологически неотличимы. Филогенетический анализ генов 18S рРНК показал наличие *Heterophrys*-подобных организмов практически во всех крупных кладах (не менее 11 линий) в разных частях филогенетического



**Рис. 107.** *Heterophrys*- подобный организм. AD – общий вид живой клетки; C, E, G – общий вид высушенной клетки; D, F, G – спикулы. Масштаб, мкм: A, B, E, G – 10; C, D, F, H – 1.

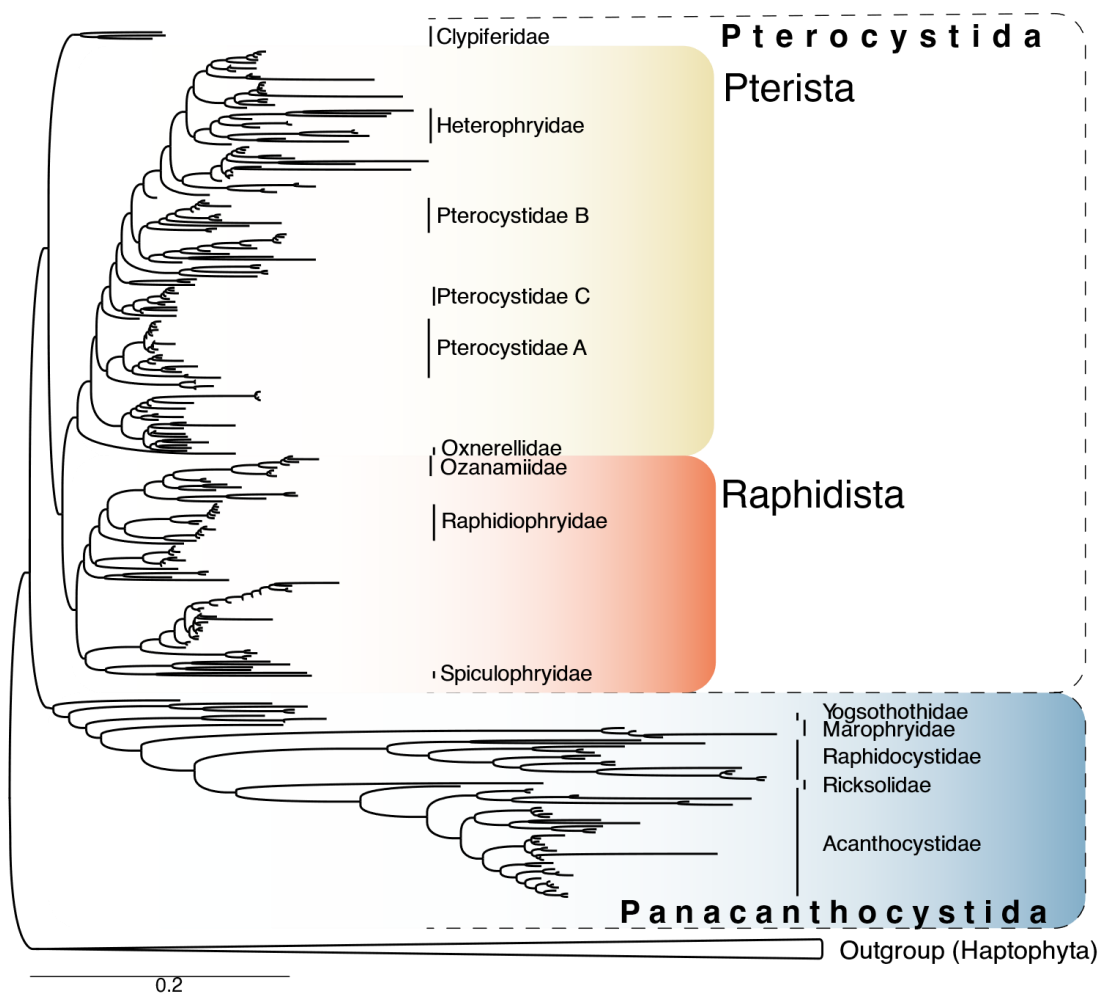
дерева центрохелид (Cavalier-Smith, von der Heyden, 2007; Cavalier -Smith, Chao, 2012; Zlatogursky, 2016; Zlatogursky et al., 2018; Drachko et al., 2020; Zagumyonnyi et al., 2021b; Zagumyonnyi et al., 2022; результаты этой работы). Кроме того, наличие

смены покровов с кремнеземных чешуек на органические спикулы в культуре показано для четырех родов (*Raphidiophrys*, *Raphidocystis*, *Khitsovia*, *Triangulopteris*) как в Panacanthocystida, так и в Pterocystida (Zlatogursky et al., 2018; Drachko et al., 2020). На одном из этапов жизненного цикла клетки могут терять кремнеземные чешуйки и нести только органические спикулы (Zlatogursky et al., 2018; Drachko et al., 2020; Zagumyonnyi et al., 2021b; Zagumyonnyi et al., 2022). Из всего вышесказанного следует вывод, что наличие спикул является универсальным признаком для центрохелид, и способностью к их формированию могут обладать все представители этого таксона.

Филогенетический анализ, проведенный по сиквенсу 18S рРНК, поместил клон HF-55 в кладу X5 внутри Pterista; клон HFzp-8 – в кладу X4 внутри Pterista; клон HM-22 – в кладу P2 внутри Pterista (см. и обсуждение в разделе 4.1); клон HF-7 – в кладу Ozanamiidae внутри Raphidista (см. рис. 111 и обсуждение в разделе 4.2).

## ГЛАВА 4. Филогения центрохелидных солнечников

В ходе исследований секвенирован ген 18S рРНК 42 клона центрохелидных солнечников (Приложение 1). Используя метод Байесовского анализа (MrBayes) и метод максимального правдоподобия (IQTree), было построено филогенетическое дерево по 299 сиквенсам центрохелид и 5 сиквенсам внешней группы (рис. 108).

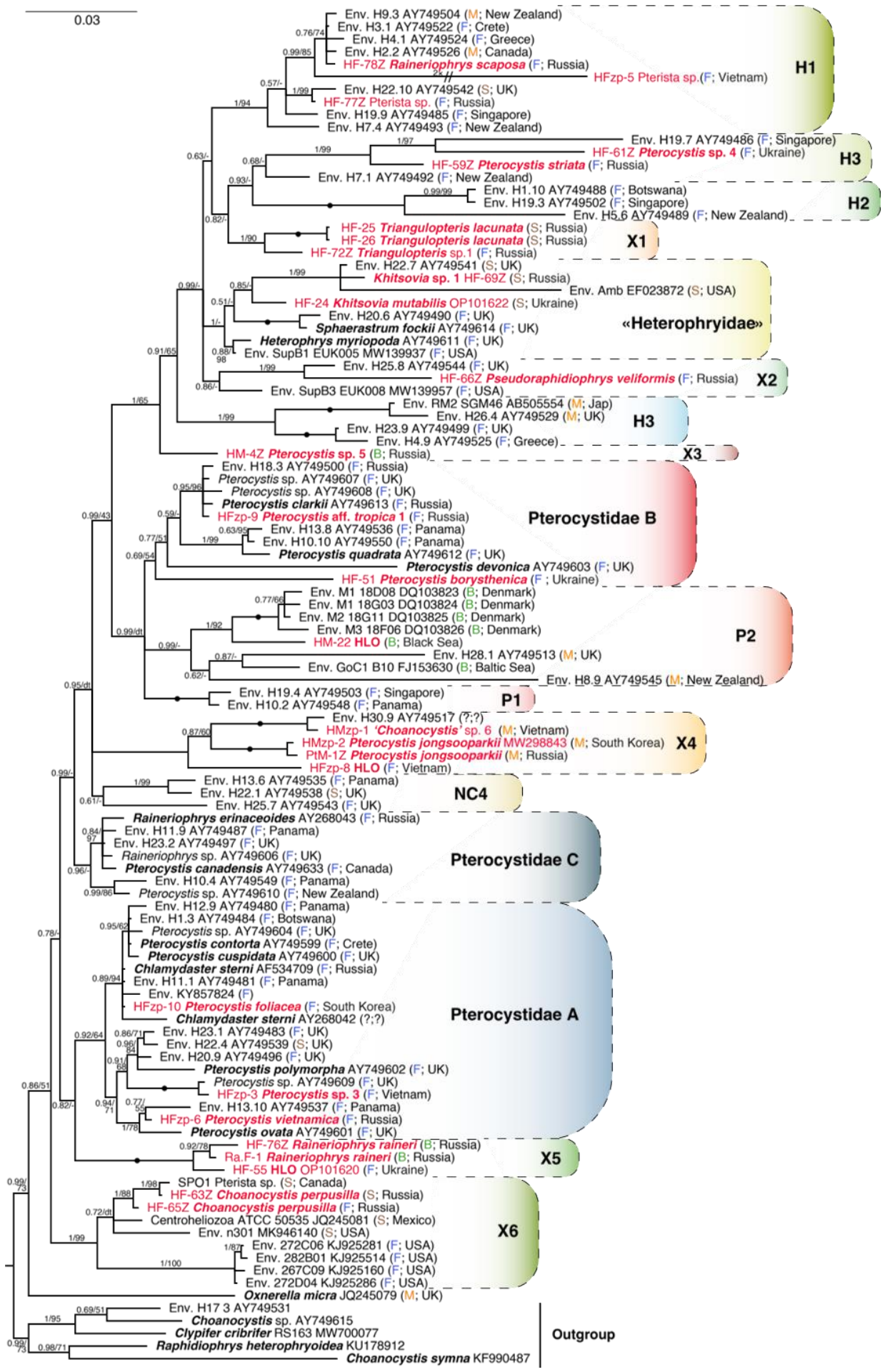


**Рис. 108.** Филогенетическое дерево центрохелид (Centroplasthelida), реконструированное на основе байесовского анализа и анализа максимального правдоподобия последовательностей генов 18S рРНК 292 центрохелид и 12 сиквенсов аутгруппы (5 сиквенсов гаптофит и 7 сиквенсов ближайших к центрохелидам неизвестных эукариот).

### 4.1. Pterocystida: Pterista

Двадцать семь новых сиквенсов, полученных в результате проведенных работ, сгруппировались внутри клады Pterista (рис. 109).





**Рис. 109.** Филогенетическое дерево Pterista, построенное на основе байесовского анализа последовательностей генов 18S рРНК 108 сиквенсов центрохелид, в том числе 5 сиквенсов внешней группы. Значения байесовской апостериорной вероятности (BPP) и бутстрэпа максимального правдоподобия (модель ML, TN+F+I+G4) указаны на ветвях (показаны значения  $> 0.5 / > 50$ ); dt - другая топология; символ «●» указывает на полную поддержку (1/100). Символ «//» и значение «2×» указывают, что ветвь укорочена в 2 раза. Сокращения: Env – природные сиквенсы; В – солоноватоводные биотопы; F – пресноводные биотопы; М – морские биотопы; S – биотопы почв и наземных субстратов.

Филогенетическая клада, объединяющая Heterophryidae и группы Н1–Н5, ранее была представлена только природными сиквенсами и не включала представителей с известной морфологией кремнеземных чешуек. По результатам проведенного исследования в этой кладе были сгруппированы 11 сиквенсов организмов с изученной нами морфологией, имеющие сложные кремнеземные покровы. В кладу Н1 (1/94) помещаются 3 изученных представителя: клоны HF-78Z, HF-77Z и HFzp-5. Сиквенс клона HF-78Z по результатам поиска (blastn) в NCBI GenBank белее чем на 99% схож с природными сиквенсами Env Н3.1, Н9.3, Н4.1 и 2.2 из Греции, Новой Зеландии и Канады, группируясь с ними в политомии. Сестринская к ним линия представлена длинной ветвью клона HFzp-5. В близкородственной кладе новый клон HF-77Z группируется вместе с природным сиквенсом Н22.10 из Великобритании (AY749542), схожим на 99%. Клоны HFzp-5 и HF-77Z морфологически представляют клетки со схожими мелкими тангентально ориентированными чешуйками, тогда как клон HF-78Z морфологически идентифицируется как *Raineriophrys scaposa* с радиальными и пластинчатыми чешуйками, и не имеет ничего общего в морфологии с клонами HFzp-5 и HF-77Z. Схожесть сиквенсов HF-78Z и HF-77Z составляет 96.7%. *Raineriophrys scaposa* морфологически близок к *Triangulopteris lacunata*, который помещен филогенетическим анализом в кладу Х1. Этот факт требует дополнительных исследований.

В, по-видимому, полифилетической кладе Н3 вместе с природными сиквенсами из пресных биотопов Сингапура и Новой Зеландии оказались два близких клона: HF-59Z *Pterocystis striata* из притока Ангары на Тункинской равнине и HF-61Z *Pterocystis* sp. 4 из пруда Донецкой области Украины. Эти центрохелиды схожи как строением радиальных, так и пластинчатых чешуек, имея на обоих типах покровов сильную исчерченность в виде радиальных ребер. По всей видимости, в эту или близкую ей кладу должен входить типовой вид рода *Pterocystis* – *P. pteracantha* (Siemensma, 1981) Siemensma et Roijackers, 1988, морфологически близкий *P. striata*.

Выделяемая с полной поддержкой клада Н2 включает только природные сиквенсы из пресноводных биотопов. Близкая к Н2 и Н3 и ранее не выделяемая клада Х1 (1/90) содержит два сиквенса клонов HF-25 и HF-26 изолированных из вечной мерзлоты Ямала и принадлежащие описанному нами организму *Triangulopteris lacunata*, а также сиквенс клона HF-72Z, выделенного из р. Обь. Клоны HF-25 и HF-72Z на 97.6% схожи по нуклеотидным последовательностям 18S рРНК. Морфология покровных элементов этих клонов имеет некоторые отличия. Оба вида имеют схожие простые пластинчатые чешуйки с аксиальным утолщением, поверхность чешуек без ребер, щелей и папилл. На радиальных чешуйках латеральные крылья у обоих видов тянутся до самой вершины ствола. Базальные же пластинки радиальных чешуек у клона HF-72Z расположены в одной плоскости со стволом, придавая чешуйке листовидную форму, тогда как базальные чешуйки клона HF-25 расположены под более острым углом к стволу. Также отличается внутренняя поверхность базальных и радиальных крыльев этих клонов. У HF-25 крылья покрыты множеством радиальных ребер, тогда как у HF-72Z имеются радиальные щели что, впрочем, может быть объяснено разной толщиной чешуек. Ребра будут видны там, где толщина чешуйки больше, а щели видны у более тонких чешуек. Форма базальных пластинок также имеет некоторые отличия. Несмотря на некоторые отличия, близкое родство обоих видов не вызывает сомнений.

В кладу, ранее известную как Heterophryidae ввиду наличия в ней сиквенсов солнечных с игловидными спикулами *Sphaerastrum fockii* (AY749614) и *Heterophrys myriopoda* (AY749611), результаты анализа поместили два новых сиквенса – клон HF-24 *Khitsovia mutabilis* (OP101622) и клон HF-69Z *Khitsovia* sp. 1. Сиквенсы этих солнечных группируются с ближайшими родственными природными последовательностями из влажного грунта у пруда Прист-Пот недалеко от Хоксхеда, Англия (AY749541) и из проб почв Висконсина, США. Последний сиквенс ошибочно аннотирован в NCBI GenBank как представитель грибов Sarcosomataceae (EF023872). Стоит заметить, что оба изученных вида и два ближайших сиквенса были получены из проб наземных биотопов (почвы, мхи) непостоянной увлажненности. Нами установлено, что *Khitsovia mutabilis*, *Kh.* sp. 1, а также схожий с ними *Raineriophrys fortesca* способны к формированию цист покоя. Более того, для цист *Kh. mutabilis* и *R. fortesca* показан ранее не отмеченный тип цист. По всей видимости, эта группа организмов хорошо приспособлена к жизни в условиях с непостоянством влаги.

Клоны HF-24 и HF-69Z имеют сильное сходство с *Raineriophrys fortesca*, и несомненно являются его близкими родственниками, что показывает полифилетичность рода *Raineriophrys*. Положение *K. mutabilis* и *Khitsovia* sp. 1, имеющих радиальные и пластинчатые чешуйки, в кладе «Heterophryidae» показывает, что ее представители не утратили способность образовывать кремнеземные покровы, как предполагалось ранее (Cavalier-Smith, von der Heyden 2007). Таким образом подтверждается мнение В.В. Златогурского (2016), предполагавшего наличие центрохелид с кремнеземными чешуйками в кладах, содержащих HLO (*Heterophrys*-like organisms). Вполне вероятно, что Т. Кавалье-Смит и С. фон дер Хейден (Cavalier-Smith, von der Heyden, 2007) проанализировали только спикулоносную стадию организмов, идентифицированных как *H. myriopoda* и *Sphaerastrum fockii*. По всей видимости, у этих центрохелид в жизненном цикле также есть стадия с кремнеземными чешуйками, аналогичная стадиям у *K. mutabilis* или *R. fortesca*. Мы ожидаем, что другие нуклеотидные последовательности 18S

pРНК *R. fortiesca*-подобных организмов будут сгруппированы в пределах клады «Heterophryidae» в будущих филогенетических реконструкциях.

Выделяемая байесовским анализом клада X2, вероятно близкая к «Heterophryidae», содержит новый сиквенс клона HF-66Z *Pseudoraphidiophrys veliformis* и родственные пресноводные природные сиквенсы из США и Великобритании (AY749544, MW139957). Это первые данные о положении представителя рода *Pseudoraphidiophrys* на филогенетическом дереве. Данный род был описан К.А. Микрюковым (Mikrjukov, 1997), который включил в его состав четыре вида: *P. formosa*, *P. discoidea*, *P. ovata*, *P. veliformis* и отнес его к семейству Acanthocystidae (Claus, 1874) Mikrjukov, 1997. Т. Кавалье-Смит и С. фон дер Хейден (Cavalier-Smith, von der Heyden, 2007) указали в измененном диагнозе семейства Raphidiophryidae, что род *Pseudoraphidiophrys* вероятно принадлежит этому семейству. Полученные нами данные этому противоречат и род *Pseudoraphidiophrys* принадлежит семейству Pterocystidae.

Базальное вышеописанных клад расположена обособленная филогенетическая линия, представленная одним новым сиквенсом клона HM-4Z *Pterocystis* sp. 5 из Белого моря. Морфологически, чешуйки данного нового вида соответствуют чешуйками, характерным для Pterista.

Глубже на древе располагается Pterocystidae B в неразрешенной политомии с пресноводной кладой P1 и кладой P2, содержащей морские и солоноводные сиквенсы. В кладе P2, полученный в нашем исследовании сиквенс HM-22 из Черного моря, группируется с сиквенсами из бескислородного слоя ниже термоклина Мариагер-фьорда на севере Ютландии (DQ103823 и др.). Интересно, что сестринской клады также содержит сиквенс из бескислородных условий, но уже в Готландской впадине (FJ153630). Покровы клона HM-22 были представлены спикулами, поэтому морфология кремнеземных чешуек клады P2 остается неизвестной.

В кладе Pterocystidae B оказались два изученных нами вида: HF-51 *Pterocystis borysthenica* (OP104322) и HFzp-9 *Pterocystis* aff. *tropica* 1. HFzp-9 группируется в неразрешенной политомии с *Pterocystis clarkii* AY749613 и еще тремя

пресноводными сиквенсами (0.95/96). По результатам анализа (blastn) сходства сиквенсов в NCBI GenBank, данный клон на 99.3% сходен с *Pterocystis* sp. (AY749607) и на 98.7% схож с *Pterocystis clarkii*. Но в отличие от описания *Pterocystis clarkii*, где указано, что ребра у радиальных чешуек отсутствуют (Cavalier-Smith, von der Heyden, 2007), наш изолят обладал небольшим количеством радиальных ребер на внутренней части радиальных чешуек. К сожалению, представленные в статье Cavalier-Smith, von der Heyden (2007) изображения не позволяют проверить наличие данного признака. Тем не менее, оба вида, а также сестринский им *P. quadrata* AY749612, являются очень близкими центрохелидами как морфологически, так и по последовательности гена 18S рРНК.

*Pterocystis borysthenica* со слабой поддержкой группируется как самая базальная линия Pterocystidae В. По результатам анализа (blastn) сходства сиквенсов в NCBI GenBank, данный клон имеет достаточно низкое сходство со своими ближайшими соседями по кладе (87.8% с *P. devonica*, 90.7% с *P. quadrata*). По всей видимости, и *P. devonica* и *P. borysthenica* являются представителями отдельных, давно разошедшихся линий центрохелид, и клада Pterocystidae В содержит значительно более богатое разнообразие пока еще не установленных видов.

Байесовский анализ помещает группировку из всех перечисленных ранее клад центрохелид в неразрешимой трихотомии с пресноводной природной кладой NC4 и ранее не описанной кладой, отмеченной здесь как X4. В кладе X4 вместе с природным сиквенсом H30.9 (AY749517) из неустановленного биотопа группируются 4 полученных в нашем исследовании сиквенса. Сестринский к H30.9 сиквенс клона HMzp-1 из Южно-Китайского моря имеет сходство с ним 96.7%. Данный клон имеет морфологию радиальных чешуек, несколько напоминающую чешуйки *Choanocystis*, благодаря базальной пластинке сердцевидной формы.

Сестринская к ним группировка представлена двумя сиквенсами *Pterocystis jongsooparkii* (HMzp-2, Pt.M-1Z) из Японского и Каспийского морей. С клоном *P. jongsooparkii* сиквенс HMzp-1 схож на 91.7%. Различия радиальных чешуек между этими линиями очень сильные. Радиальные чешуйки HMzp-1 представлены

стволом без латеральных крыльев с сердцевидными базальными пластинками, характерными для представителей рода *Choanocystis*. Пластинчатые же чешуйки достаточно схожи, у обоих видов имеются медиальные вдавливания. Базальная линия клады X4 представлена пресноводным клоном HFzp-8 из Вьетнама со спикулами на поверхности клетки. Таким образом, клада X4 объединяет достаточно неродственных представителей, которые при накоплении большего количества данных, вероятно будут разделены на отдельные филогенетические группы центрохелид.

Клада Pterocystidae C, содержащая *Raineriophrys erinaceoides* (AY268043) и крайне схожий вид, описанный как *Pterocystis canadensis* (AY749633), а также неидентифицированные природные сиквенсы из пресноводных биотопов, не содержит новых сиквенсов, полученных в настоящем исследовании.

Другую ветвь центрохелид представляет целиком пресноводная клада Pterocystidae A (0.92/64). Она объединяет центрохелид с листовидными радиальными чешуйками: *Pterocystis contorta* (AY749599), *Pterocystis ovata* (AY749601), *Pterocystis cuspidata* (AY749600), *Pterocystis polymorpha* (AY749602), а также изученные нами клоны HFzp-10 *Pterocystis foliacea*, HFzp-3 *Pterocystis* sp. 3 и HFzp-6 *Pterocystis vietnamica*. Клон HFzp-10 группируется внутри клады, включающей морфологически схожих *P. contorta*, *P. cuspidata*, а также *Chlamidaster sterni*. С этими организмами данный клон имеет сходство сиквенса 18S рРНК более 99%. Клоны *Ch. sterni* (AF534709; AY268042) идентифицированы в работах Т. Кавалье-Смита с соавторами (Cavalier-Smith, Chao, 2003; Cavalier-Smith, Heyden, 2007). *Chlamydaster sterni* Rainer 1968 описан как центрохелидный солнечник, имеющий на поверхности клетки слизистый слой не несущий ни спикул, ни кремнеземных чешуек. Положение этого вида внутри Pterocystidae A объяснялось недавней эволюционной утратой кремнеземных чешуек, предположительно связанной с переходом на питание бактериями (Cavalier-Smith, Heyden, 2007). Однако мы склоняемся к тому, что клоны *Chlamydaster sterni* представляют собой форму *P. foliacea*-подобных центрохелид. Подобная голая форма может являться стадией их неизученного жизненного цикла, связанной с

потерей кремнеземных элементов скелета. Для подтверждения или опровержения данного предположения необходимо тщательное изучение жизненных циклов культур *Chlamyaster* и родственных *Pterocystis*. Столь высокое сходство последовательностей гена 18S рРНК *P. contorta*, *P. cuspidata* с изученным клоном HFzp-10 *Pterocystis foliacea* коррелирует с сильным морфологическим сходством элементов скелета.

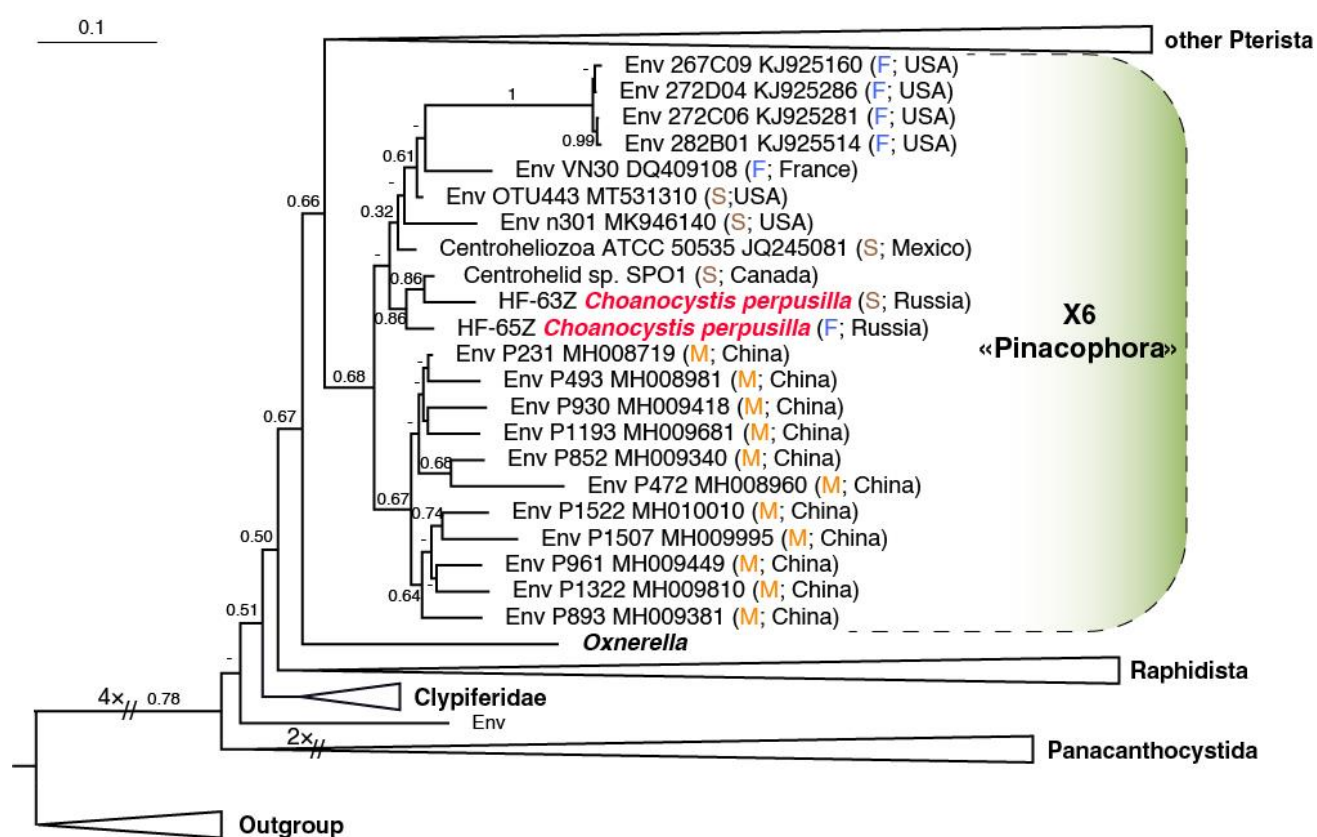
Клон HFzp-3 *Pterocystis* sp. 3 с полной поддержкой группируется с неидентифицированным сиквенсом *Pterocystis* sp. (AY749609) из Оксфорда и на 99.4% схож последовательностью гена 18S рРНК. Данный клон отличается более выраженной воронковидной формой радиальных листовидных чешуек. Клон HFzp-6 *Pterocystis vietnamica* группируется с природным сиквенсом H13.10 из Панамы (AY749537) и более базальным *P. ovata* (AY749601). От последнего *Pterocystis vietnamica* отличается наличием поперечных щелей на латеральных крыльях и стебельком, представленным в виде широкого выпячивания.

Вероятно, близкая к Pterocystidae A клада X5 содержит полученные в нашем исследовании два сиквенса *Raineriophrys raineri* из озер Западной Сибири (клоны HF-76Z и Ra.F-1), а также сиквенс из пруда в Киеве, принадлежащий центрохелиде, утратившей кремнеземные покровы и несущей спиккулы (клон HF-55, OP101620). Разница в последовательностях 18S рРНК *R. raineri* и клона HF-55 составляет 96.9%. Положение *R. raineri* в иной кладе чем типовой вид рода *Raineriophrys erinaceoides* делает род *Raineriophrys* полифилетичным, в дальнейшем требующем пересмотра.

Более базальная клада Pterista X6 (1/99) состоит из природных сиквенсов и последовательностей двух морфологически изученных клонов. Эта клада ранее была отмечена под условным названием '*Pinaciophora*' благодаря сиквенсу солнечника из смешанной культуры ATCC 50535 (JQ245081) из почвы г. Мехико, изначально ошибочно депонированной как *Pinaciophora* sp. в Американскую коллекцию типовых культур (ATCC). Подробности о данном клоне описаны ранее (Cavalier-Smith, Chao, 2012; Cavalier-Smith, 2015). В состав клады X6 входят природные сиквенсы из эстуария р. Колумбия, США (KJ925160 и др.), почв США



(MK946140), сиквенс центрохелиды из почв о. Галиано (Канада), любезно предоставленный Гордоном Лаксом (University of British Columbia), и два сиквенса клонов HF-63Z и HF-65Z. Более подробный филогенетический анализ клады X6 с включением родственных коротких природных сиквенсов (рис. 110) помещает в данную кладу сиквенсы из пресных вод Франции (DQ409108) и почв сельскохозяйственных полей США (MT531310). Также в данном анализе выявляется, вероятно сестринская клада, содержащая 11 сиквенсов из мангровых лесов дельты Жемчужной реки на юге Китая (рис. 110).



**Рис. 110.** Филогения клады X6., Древо реконструировано на основе байесовского анализа последовательностей генов 18S рРНК 292 центрохелид и 12 сиквенсов аутгруппы (5 сиквенсов гаптофит и 7 сиквенсов ближайших к центрохелидам неизвестных эукариот). Значения байесовской апостериорной вероятности (BPP) указаны на ветвях (показаны значения > 0.5). Символы «//», «2x» и «4x» указывает, на то, что ветвь укорочена в 2 и в 4 раза. Сокращения: Env – природные сиквенсы; F – пресноводные биотопы; В – солоноватоводные биотопы; М – морские биотопы; S – биотопы почв и наземных субстратов.

Входящие в кладу X6 клоны HF-63Z из мха с песком о. Чамп архипелага Земля Франца Иосифа и HF-65Z из лужи у термального источника близ оз. Байкал, были морфологически охарактеризованы как *Choanocystis perpusilla*. Помещение с высокой поддержкой *Ch. perpusilla* внутри группы Pterista, а также наличие *Choanocystis*-подобного клона HMzp-1 в кладе X4, делает род *Choanocystis* полифилетичным и меняет наше представление о распространенности среди центрохелид морфологии радиальных чешуек с сердцевидными базальными пластинками.

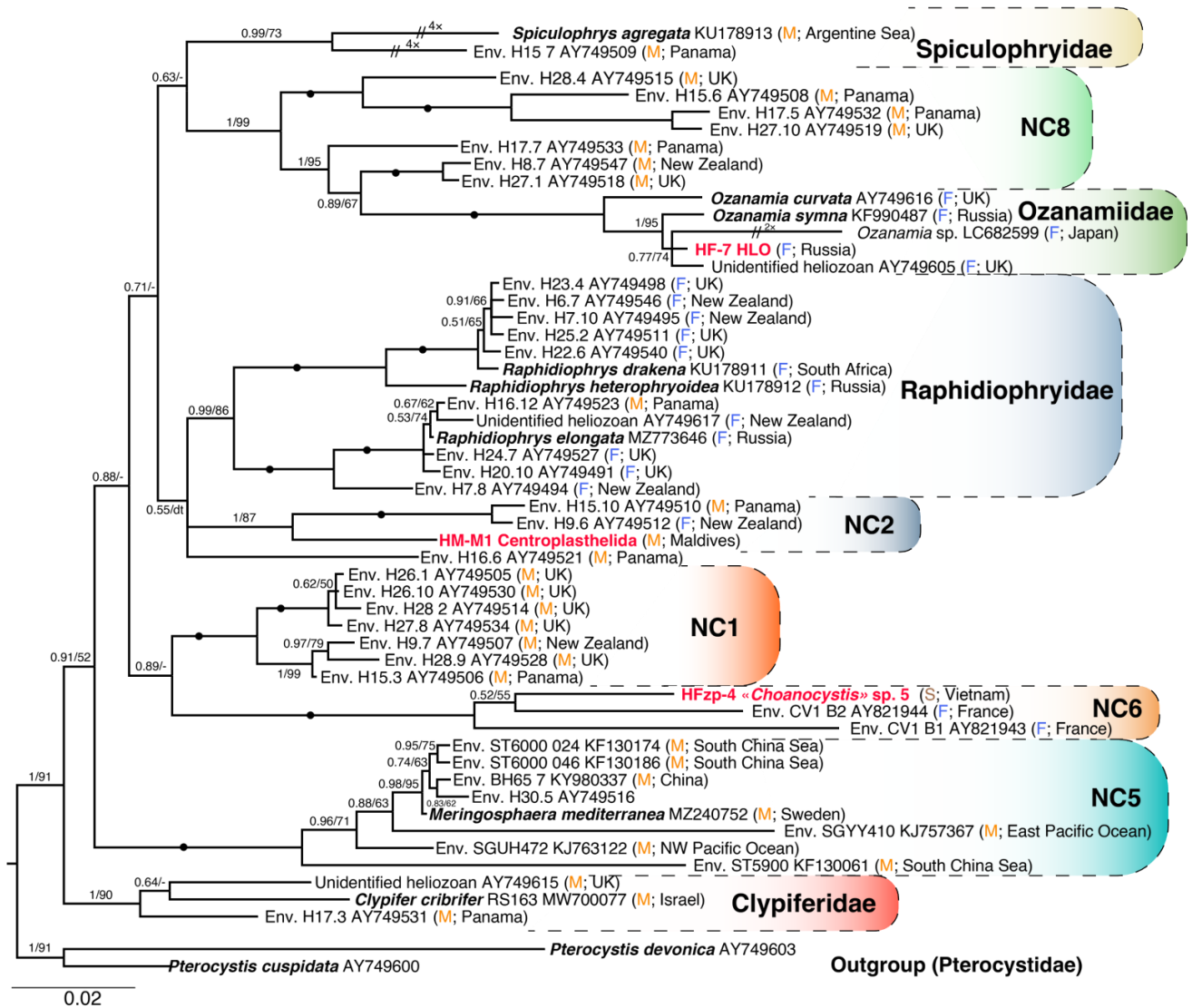
Оба исследованных клона *Ch. perpusilla* способны к формированию цист покоя, что соотносится с обитанием существенной части представителей этой клады в почвенных биотопах.

Самая базальная линия внутри Pterista представлена единственным представителем своего семейства – *Oxnerella micra* (JQ245079). У данного морского солнечника не описаны специализированные внешние покровные элементы (слизистые оболочки, спикулы, чешуйки). Клетки *O. micra* являются бактериотрафами, которые крепятся к субстрату и расстилают свои немногочисленные аксоподии, напоминая мелких гранулофилозных Cercozoa.

#### 4.2. Pterocystida: Raphidista

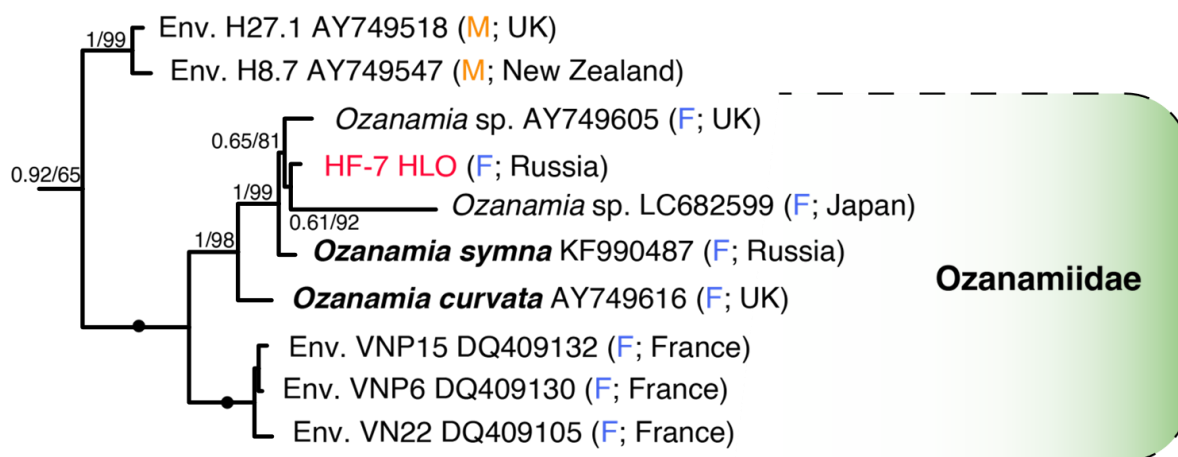
Другой ветвью Pterocystida является клада Raphidista, которая объединяет центрохелид семейства Ozanamiidae и Raphidiophryidae (рис. 111). Три новых сиквенса, полученных в данной работе, сгруппировались внутри этой клады.

Сиквенс клона HF-7, представленный *Heterophrys*-подобным организмом, по результатам анализа был помещен внутри клады Ozanamiidae (бывшая Choanocystidae). В ее состав входят сиквенсы *Ozanamia symna* (KF990487) и *Ozanamia curvata* (AY749616), две неидентифицированные центрохелиды (AY749605; LC682599) и сестринская группировка из трех пресноводных сиквенсов из оз. Виллерест, Франция (рис. 112). Вероятно, сестринская к Ozanamiidae клада содержит сиквенсы из морских биотопов.



**Рис. 111.** Филогенетическое дерево Raphidista и Clypiferidae, реконструированное на основе байесовского анализа последовательностей генов 18S рРНК 57 сиквенсов центрохелид, в том числе двух сиквенсов внешней группы. Значения байесовской апостериорной вероятности (BPP) и бутстрэпа максимального правдоподобия (модель ML, TN+F+I+G4) указаны на ветвях (показаны значения  $> 0.5$  /  $> 50$ ); dt - другая топология; символ «●» указывает на полную поддержку (1/100). Символы «//», «2x» и «4x» указывают, что ветвь укорочена в 2 или 4 раза. Сокращения: Env – природные сиквенсы; В – солоноватоводные биотопы; F – пресноводные биотопы; М – морские биотопы; S – биотопы почв и наземных субстратов.

Положение клона HF-7, покрытого радиальными спикулами, говорит о том, что для Ozanamiidae также характерна потеря кремнеземных чешуек, как и для многих других филогенетических линий центрохелид.



**Рис. 112.** Вырезка из филогенетического дерева центрохелид, реконструированного на основе байесовского анализа последовательностей генов 18S рРНК 292 центрохелид и 12 сиквенсов аутгруппы (5 сиквенсов гаптофит и 7 сиквенсов ближайших к центрохелидам неизвестных эукариот). Значения байесовской апостериорной вероятности (BPP) и бутстрэпа максимального правдоподобия (модель ML, TIM3+F+I+G4) указаны на ветвях; символ «●» указывает на полную поддержку (1/100). Сокращения: Env – природные сиквенсы; F – пресноводные биотопы; M – морские биотопы.

Нуклеотидная последовательность 18S рРНК клона НМ-М1 (*Centroplasthelida* sp.), у которого не было обнаружено ни спикул, ни слизистой оболочки, ни чешуек, с высокой поддержкой группируется с морским и пресноводными природными сиквенсами из Панамы (AY749510) и Новой Зеландии (AY749512). Эти сиквенсы отмечены в предыдущих исследованиях как клада NC2 (Shishkin et al., 2018). Ее близкими родственниками, по-видимому, являются пресноводные *Raphidiophryidae* с тремя аннотированными представителями *Raphidiophrys drakena* (KU178911), *R. heterophryoidea* (KU178912), *R. elongata* (MZ773646) и десятью природными сиквенсами.

В работе А. Ябуки с соавторами (Yabuki et al., 2012), для различия между двумя отрядами (*sensu* Yabuki et al., 2012) центрохелидных солнечников *Pterocystida* и *Acanthocystida* была предложена такая морфологическая характеристика, как схема укладки микротрубочек в аксонемах аксоподий. На основании ультраструктурных работ (Tilney, 1971; Bardele 1975, 1977; Rieder, 1979; Febvre-Chevalier, Febvre, 1984; Dürschmidt, Patterson 1987a) Т. Кавалье-Смит (в

Yabuki et al., 2012) дополнил диагноз Pterocystida записью о том, что их аксоподии состоят из одного шестиугольника микротрубочек или одного шестиугольника, окруженного более крупными многоугольниками и треугольниками микротрубочек. Полученные нами морфологические данные не противоречат этой системе. Другие центрохелиды, для которых отмечено наличие простых шестиугольников микротрубочек, являются также организмами без кремнеземных чешуек (Bardele, 1977; Dürschmidt, Patterson, 1987a). Клон НМ-М1 является первым представителем Pterocystida с подтвержденным молекулярными методами филогенетическом положении, для которого отмечен тип укладки микротрубочек в аксонеме аксоподий в виде простого шестиугольника.

Среди других Raphidista, клада NC6, сестринская морской кладе NC1, содержит сиквенс изученного клона HFzp-4, выделенного из эпифитных мхов тропического леса во Вьетнаме. Данный клон с полной поддержкой группируется вместе с двумя природными сиквенсами из пресных биотопов Франции (AY821943; AY821944). Морфология клона соответствует морфологии видов рода *Choanocystis*, что в очередной раз показывает его полифилетичность.

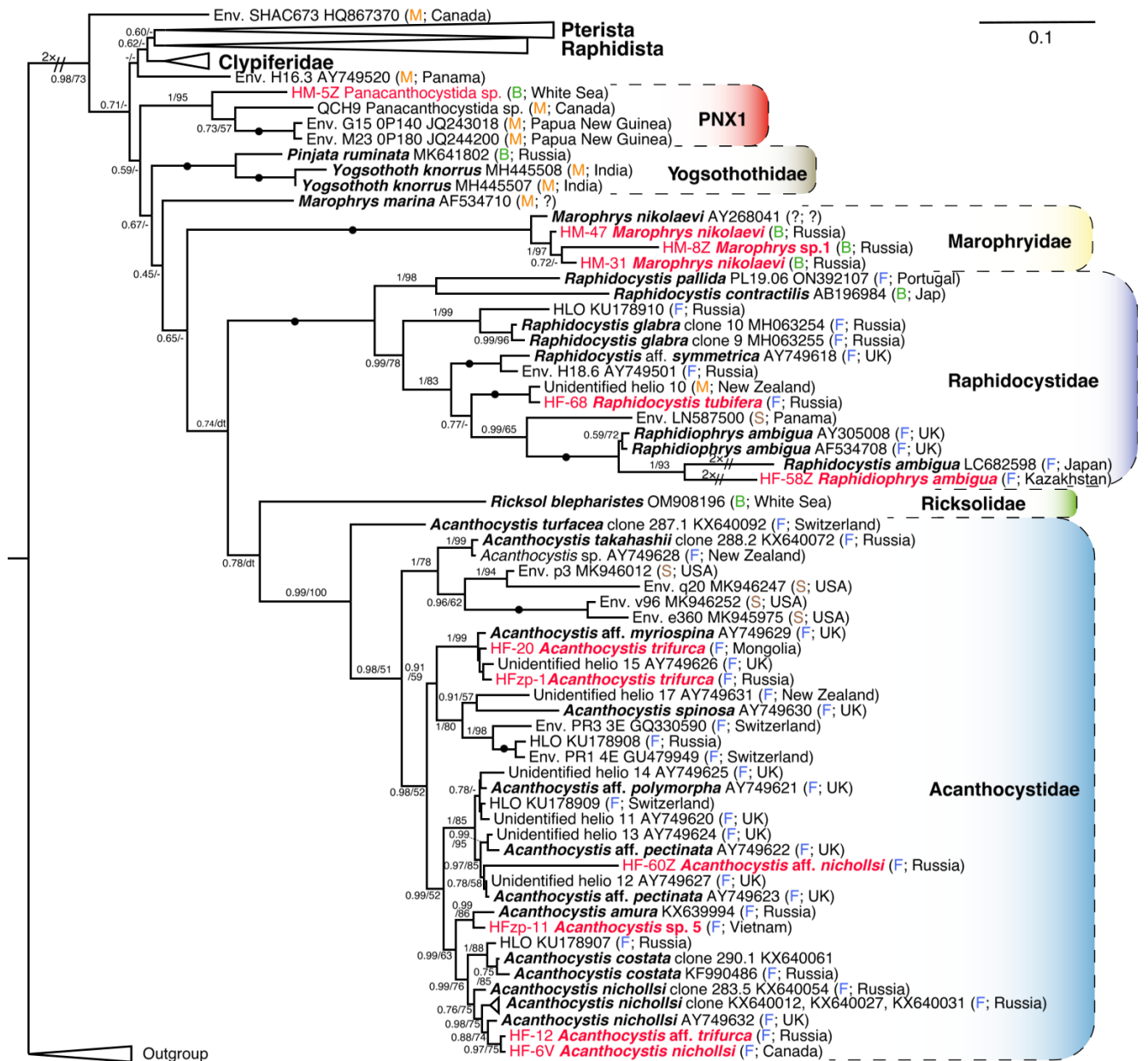
Базальная ветвь Raphidista представлена морской кладой NC5 с единственным аннотированным планктонным представителем *Meringosphaera mediterranea* (MZ240752), имеющим специфичные волнистые радиальные чешуйки с шипами и базальной пластинкой, имеющей сходство с базальными пластинками *Choanocystis*.

Таким образом, клада Raphidista состоит из центрохелид, имеющих два основных типа покровов: *Raphidiophrys*-подобные пластинчатые чешуйки, которые могут сменяться органическими спикулами при смене фаз жизненных циклов, и *Choanocystis*-подобными пластинчатыми и радиальными чешуйками, имеющими сердцевидную базальную пластинку. Кроме того, среди рассматриваемой клады имеются центрохелиды не имеющие дополнительных покровов (клон НМ-М1) или имеющие спикулы вместо чешуек (клон HF-7 и *Spiculophrys agregata*).

### 4.3. Panacanthocystida

В пределах Panacanthocystida, в кладу Acanthocystidae по результатам анализа были помещены 6 сиквенсов исследованных представителей рода *Acanthocystis* (рис. 113). Клоны HFzp-1 и HF-20 (*Acanthocystis trifurca*) группировались с *A. aff. myriospina* (AY749629) и неидентифицированным до вида *Acanthocystis* sp. (AY749626). Клоны *A. trifurca* и солнечник, идентифицированный как *A. aff. myriospina*, имеют очень похожую морфологию, характеризующуюся прежде всего тремя зубцами на вершинах радиальных чешуек. Проблема идентификации видов *A. myriospina* и *A. trifurca* описана в разделе Примечание при описании *A. trifurca* в главе 3.1 Семейство **Acanthocystida**.

Клон HF-60Z *Acanthocystis* aff. *nichollsi* группировался внутри клады, включающей таких аннотированных солнечников как *Acanthocystis* aff. *polymorpha* (AY749621) и два клона *Acanthocystis* aff. *pectinata* (AY749622, AY749623). Сестринская клада содержит еще два сиквенса исследованных нами клонов HF-6V *A. nichollsi* и HF-12 *A. aff. trifurca*. Вместе с ними сгруппированы сиквенсы *A. nichollsi*, а также сиквенсы *A. costata* и *Heterophrys*-подобного организма. В сестринской к ним кладе расположены сиквенсы *A. amura* (KX639994) и изученный нами клон HFzp-11 *Acanthocystis* sp. 5. Таким образом, рассматриваемая крупная клада объединяет группу видов с короткими и длинными радиальными чешуйками с чашевидными вершинами (*Acanthocystis pectinata*, *A. nichollsi* и *A. polymorpha*) и родственной им *A. costata*, у которого прослеживаются общие черты как радиальных, так и пластинчатых чешуек. Близкородственные *A. amura* и *Acanthocystis* sp. 5 несколько отличаются от перечисленных выше видов, но имеют и общие с ними черты. Так, например, у клона HF-60Z кроме характерных для *A. nichollsi* двух типов радиальных чешуек (коротких с длинными апикальными ветвями, соединенными перепонкой и длинных с короткими прямыми апикальными зубцами) есть третий тип, практически идентичный длинным чешуйкам *A. amura* и *Acanthocystis* sp. 5. Также у *Acanthocystis* sp. 5. пластинчатые чешуйки имеют радиальные щели, аналогичные описанным для *A. nichollsi* и



**Рис. 113.** Филогенетическое дерево Panacanthocystida, реконструированное на основе байесовского анализа последовательностей генов 18S рРНК 292 центрохелид и 12 сиквенсов аутгруппы (5 сиквенсов гаптофит и 7 сиквенсов ближайших к центрохелидам неизвестных эукариот). Значения байесовской апостериорной вероятности (BPP) и бутстрэпа максимального правдоподобия (модель ML, TIM3+F+I+G4) указаны на ветвях (показаны значения  $> 0.5$  /  $> 50$ ); dt - другая топология; символ «●» указывает на полную поддержку (1/100). Символы «//» и «2x» указывают, что ветвь укорочена в 2 раза. Сокращения: Env – природные сиквенсы; B – солонатоводные биотопы; F – пресноводные биотопы; M – морские биотопы; S – почвенные биотопы.

*A. costata*. В.В. Златогурский при описании *A. amura* указывал на низкие значения поддержки клады, объединяющей *A. amura* и *A. costata* (Zlatogursky et al., 2017). По результатам настоящего исследования получена высокая поддержка байесовской апостериорной вероятности для данной клады. Проблематичным представляется положение внутри обсуждаемой клады клона HF-12 с морфологией характерной для *A. trifurca*. Нами предполагалось, что данный клон мог бы группироваться с морфологически подобными ему клонами HF-20, HFzp-1 и др. Филогенетическое положение данного клона будет уточнено после проведения повторного секвенирования.

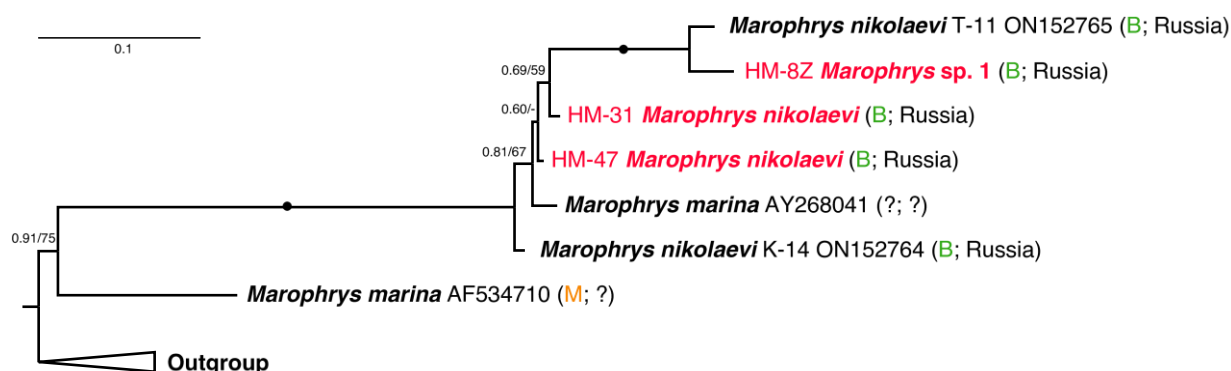
Семейство Acanthocystidae остается все еще скудно представленным на филогенетическом дереве центрохелид. Для подавляющего большинства известных морфовидов все еще нет молекулярных данных. Все представители акантоцистид на нашем дереве имеют пресноводное происхождение. Однако, в работе Е.А. Герасимовой с соавторами (Gerasimova et al., 2020) приведены метабаркодинговые данные, показывающие наличие оперативных таксономических единиц центрохелид, выделенных из внутренних солоноватых вод (2–20 ppt) в кладе Acanthocystidae. Наличие среди Acanthocystidae морских представителей (по данным микроскопии) известно давно, но филогенетические отношения между морскими и пресноводными линиями еще предстоит выяснить.

В кладе Raphidocystidae присутствуют 2 изученных нами вида. Это клон HF-58Z (*Raphidiophrys ambigua*) из озера Щучье в Казахстане, группирующийся с другими тремя сиквенсами этого же вида из Японии и Великобритании. Другой исследованный клон HF-68 *Raphidocystis tubifera* с полной поддержкой группируется с сиквенсом центрохелиды с неизвестной морфологией с побережья Тасманова моря. Также в кладе Raphidocystidae располагаются виды *R. aff. symmetrica*, *R. glabra*, *R. contractilis* и *R. pallida*.

Возможно, что сестринской кладой к Raphidocystidae и Acanthocystidae с Ricksolidae является Marophryidae (рис. 113). Т. Кавалье-Смит и С. фон дер Хейден, проанализировав молекулярные данные спикулонесущих *Heterophrys myriopoda* Archer, 1869 и *H. marina* Hertwig et Lesser, 1874 выделили новый род *Marophrys*



(Cavalier-Smith, von der Heyden, 2007), имеющий отличия от рода *Heterophrys* в последовательности гена 18s рРНК. До последнего времени клада Marophryidae включала в себя сиквенсы центрохелид, несущих на поверхности клетки только органические спикулы. Такие же покровы имеют наши клоны НМ-47 и НМ-31. Однако, клон НМ-8Z, на 96.2% схожий с сиквенсами *Marophrys nikolaevi* и с полной поддержкой группирующийся среди них (рис. 113, Рис. 114), имел на поверхности клеток кремнеземные чешуйки двух типов: внутренние пластинчатые и внешние радиальные, напоминающих чешуйки центрохелид из Pterocystidae. Таким образом, клада Marophryidae, также как и многие другие филогенетические линии центрохелид, имеет представителей с кремнеземными покровами. Pterocystis-подобные покровы клады Marophryidae делают ветвь Panacanthocystida более морфологически разнородной.



**Рис. 114.** Филогенетическое дерево Marophryidae, реконструированное на основе байесовского анализа последовательностей генов 18S рРНК 9 центрохелид, включая 2 сиквенса внешней группы (*Choanocystis symna* KF990487 и *Meringosphaera mediterranea* MZ240752). Значения байесовской апостериорной вероятности (BPP) и бутстрэпа максимального правдоподобия (модель ML, TN+F+G4) указаны на ветвях (показаны значения  $> 0.5 / > 50$ ); символ «●» указывает на полную поддержку (1/100). Сокращения: В – солоноватоводные биотопы; М – морские биотопы.

Среди более глубоких клад Panacanthocystida, по результатам анализа выделяется клада PNХ1 (1/95), содержащая сиквенс исследованного нами клона НМ-5Z с побережья Белого моря. Кроме НМ-5Z эта клада объединяет сиквенсы

QCH9, а также два природных сиквенса из мелководных гидротермальных источников побережья о. Амбайтл, Папуа Новая Гвинея.

Сравнение нуклеотидной последовательности 18S рРНК НМ-5Z с ближайшими сиквенсами, имеющимися в NCBI GenBank, показало очень низкое сходство: 92.37% с *Pterocystis devonica* (AY749603), 91.68% с *Raphidiophrys heterophryoidea* (KU178912), 90.94% с *Clypifer cribrifer* (MW700077), 81.17% с *Raphidiophrys ambigua* (AY305008). Топология данных клонов на филогенетическом дереве и уникальность сиквенсов позволяет предположить, что клоны НМ-5Z и QCH9 являются отдельной неизвестной ранее линией центрохелид уровня не ниже семейства.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе исследования по результатам обработки более пятисот проб из разнотипных морских, солоноватоводных, пресноводных, наземных и почвенных биотопов выявлено 122 вида и формы центрохелидных солнечников.

В пределах надотряда Panacanthocystida выявлен 41 вид. Отмечено 33 вида рода *Acanthocystis*, из которых 1 описан как новый (*Acanthocystis tyrasiana*) и еще 13 предположительно принадлежат к новым видам. В роде *Raphidocystis* выявлено 6 видов, из них 1 предположительно новый. Среди *Marophrys* отмечен 1 новый вид. Один новый вид, относящийся к Panacanthocystida, вероятно также представляет новый род и новое семейство центрохелид.

В пределах надотряда Pterocystida выявлено 77 видов. Отмечены 2 представителя рода *Ozanamia*, 1 из которых может быть новым видом. Пятнадцать видов идентифицированы как '*Choanocystis*', 10 из них вероятно новые виды. Род *Raphidiophrys* представлен семью видами, из них 1 вероятно новый. Внутри *Pterocystis* отмечено 22 вида, из которых три описаны как новые (*P. pontica*, *P. jongsooparkii*, *P. borysthenica*) и еще 12, вероятно, являются новыми. В роде *Raineriophrys* отмечено 19 видов, из них 10 вероятно можно рассматривать как новые. Также обнаружено 3 вида *Pseudoraphidiophrys* и, вероятно, 1 новый вид рода *Clypifer*. Описан новый род *Khitsovia* с новым видом *Kh. mutabilis* и еще одним предположительно новым видом, а также новый род *Triangulopteris* с новым видом *T. lacunata* и одним новым неописанным видом. Также изучен один вид, принадлежащий Raphidista, два новых вида внутри Pterista и один вид неизвестного систематического положения.

Результаты проведенного исследования дополнили и расширили представления о биогеографии многих видов центрохелид. Получены первые данные о центрохелидных солнечниках ряда регионов мира, в частности, впервые исследованы центрохелиды пресных и морских вод Южной Кореи. Существенно расширены сведения о центрохелидах Монголии, Вьетнама, Украины и России. Впервые исследованы центрохелиды бассейна р. Обь. Полученные данные указывают на космополитическое распространение морфовидов центрохелид,

большинство из которых было отмечено в разнотипных биотопах разных климатических зон. Однако, данный вопрос требует дальнейшего исследования с проведением анализа географического распределения фило типов центрохелид, который в настоящее время затруднителен ввиду малого числа сиквенсов одних и тех же морфовидов из разных географических зон.

Получены молекулярные данные о 42-х представителях центрохелидных солнечников, которые значительно расширяют знания о филогении этой группы организмов. В частности, показана полифилия рода *Choanocystis*, к которому относили центрохелидных солнечников с радиальными чешуйками с сердцевидной базальной пластинкой и стволом без латеральных крыльев. Исследования показали, что солнечники с такой морфологией представлены в шести филогенетических кладах центрохелид: две линии в *Pterista* (клады X4 и X6), три линии в *Raphidista* (клады *Ozanamiidae*, NC5 и NC6) и одна линия в *Acanthocystida* (клада *Marophryidae*).

Показана полифилия рода *Raineriophrys*, который объединял в себе 8 достаточно разнородных по морфологии видов центрохелид. Сиквенс гена 18S рРНК типового вида *Raineriophrys erinaceoides* группируется в кладе *Pterocystida C* внутри *Pterista* с сиквенсом *Pterocystis canadensis* (AY749633), имеющим морфологическое сходство скелетных элементов с *R. erinaceoides*. Результаты нашего исследования выявили четыре обособленные от клады *Pterocystida C* филогенетические линии, которые содержат сиквенсы центрохелид, ранее отнесенных к роду *Raineriophrys*.

Род *Pterocystis*, выделенный на основе морфологии радиальных чешуек, также как и *Choanocystis* и *Raineriophrys*, оказался полифилетичным после получения ряда нуклеотидных последовательностей гена 18S рРНК и филогенетического анализа. Таким образом, полученные в настоящей работе результаты демонстрируют полифилию родов *Choanocystis*, *Raineriophrys* и *Pterocystis* свидетельствуют о необходимости проведения таксономических ревизий с выводом части видов из этих родов.

Проведенный молекулярно-филогенетический анализ поместил в кладу *Marophryidae* (надотряд *Panacanthocystida*) как клоны с органическими покровными спикулами (НМ-31 и НМ-47), так и клон с кремнеземными чешуйками (НМ-8Z), схожими по морфологии с таковыми у представителей *Pterocystidae* (надотряд *Pterocystida*). Таким образом, в пределах надотряда *Panacanthocystida*, по видимому, имеются представители с покровами, ранее отмеченными только для *Pterista*. Интересно, что ранее А. Фукуда с соавторами (Fukuda et al., 2014) сообщили, что центрохелидный солнечник клона SRT127, имеющий покровы, характерные для представителей рода *Choanocystis* (надотряд *Pterocystida*), также группировался внутри клады панакантоцистид *Marophryidae*. Эти данные значительно меняют наши представления о составе и распространенности той или иной морфологии скелетных элементов в пределах различных эволюционных линий центрохелид и указывают на необходимость пересмотра ряда устоявшихся таксонов центрохелидных солнечников.

Низкие значения статистических поддержек в базальных узлах ветвлений филогенетических деревьев по гену 18S рРНК центрохелид остаются нерешенной проблемой, препятствующей прояснению радиации и эволюции центрохелидных солнечников. Для получения более надежной топологии эволюционного древа центрохелид необходим мультигенный филогенетический анализ с использованием транскриптомных данных по основным таксонам. Прояснению эволюционных связей центрохелид также будет способствовать дальнейший поиск новых филогенетических линий солнечников, получение молекулярных данных по ранее описанным видам, а также получение морфологических данных для представителей природных клад сиквенсов.

Проведенные исследования показали, что в ряде случаев морфология клеточных покровных элементов не является надежным признаком для идентификации центрохелид даже до уровня рода и семейства. Требуются молекулярные исследования большего числа клонов в совокупности с проведением морфологического анализа покровных элементов на разных стадиях зрелости клональных культур.

У ряда видов из далеких филогенетических линий отмечено наличие массивных округлых пластинчатых чешуек, появляющихся при переходе к инцистированию. Это представители *Pterista* – *Khitsovia mutabilis*, *Raphidista* – *Raphidiophrys elongata* (Drachko et al., 2021), *Acanthocystida* – *Raphidocystis symmetrica*, *Marophrys nikolaevi* и *Acanthocystis trifurca*. Вероятно, такие изменения в программе производства покровных элементов при переходе к инцистированию характерны если не для всех, то для большого числа филогенетических линий центрохелид. Округление чешуек на этапе жизненного цикла при инцистировании следует иметь в виду при видовой идентификации центрохелид в природных образцах. Также отмечены изменения формы радиальных чешуек при подготовке к инцистированию. Так, у *Pterocystis striata* и *Triangulopteris* sp.1. происходит укорочение радиальных чешуек и приобретение ими более овальной формы. У *Khitsovia mutabilis* и *Raineriophrys fortesca* отмечен ранее не задокументированный в литературе для центрохелид тип выхода из цист. Цисты данных видов не рассыпаются на отдельные части, как у *Raineriophrys erinaceoides*, не расходятся по шву, как у *R. heterophryoidea* (Zlatogursky, 2013; Drachko et al., 2021) и не выходят через случайный разрыв цисты, как у *R. elongata* (Drachko et al., 2021). В их оболочке образуется отверстие, через которое клетка покидает цисты, не нарушая ее целостности.

У представителей *Pterocystis* впервые описаны цистные чешуйки уникальной морфологии. Так, *Pterocystis borysthenica* имеет массивные плотные чешуйки бобовидной или неправильной формы с аксиальным утолщением. Детали строения цист и цистных чешуек были ранее известны лишь для *Raineriophrys erinaceoides*, *Raphidiophrys heterophryoidea*, *R. elongata* и *Raphidocystis ambigua*.

Несмотря на представления о том, что почвенные биотопы малопригодны для обитания центрохелид ввиду недостатка влаги (Микрюков, 2002), ряд видов солнечных был выделен нами из проб, отобранных в биотопах с непостоянным увлажнением (почвы, эпифитные мхи) а также из многолетнемерзлых отложений. К таким видам относятся *Khitsovia mutabilis*, *Khitsovia* sp. 1, *Raineriophrys fortesca*, *Triangulopteris lacunata* и *Choanocystis perpusilla*. Молекулярно-филогенетический

анализ поместил их в клады, преимущественно сформированные природными сиквенсами из биотопов с непостоянным увлажнением. Мы предполагаем, что существует ряд филогенетических линий центрохелид, хорошо приспособленных к частому изменению гидрологического режима, в том числе благодаря особым изменениям в механизмах инцистирования и строению цист. Кроме того, нам представляется вероятным существование ряда солнечников, которых можно причислить к специфическим «почвенным» центрохелидам.

*Triangulopteris lacunata* является вторым видом центрохелид, обнаруженным в вечной мерзлоте. По всей видимости, цисты этого вида могут оставаться жизнеспособными на протяжении тысяч лет.

Находки клеток с органическими спикулами среди клонов с кремнеземными чешуйками (*Triangulopteris lacunata*; *Khitsovia mutabilis*), а также наличие сиквенсов спикулонесущих центрохелид внутри филогенетических клад, известных своими кремнеземными покровами (X4; X5; Raphidiophryidae; Raphidocystidae) и внутри клад природных сиквенсов (P2), свидетельствует о широком распространении среди Centroplasthelida способности к смене кремнеземных чешуек на органические спикулы. По всей видимости, способность к формированию спикул – универсальный признак для центрохелид, которым, вероятно, обладают все представители этой группы.

## ВЫВОДЫ

- 1) Большая часть филогенетических линий центрохелид способна к образованию спикулонесущих стадий. В ряде случаев морфология клеточных покровных элементов не является надежным критерием таксономической диагностики, для которой требуются молекулярные исследования в совокупности с проведением морфологического анализа покровных элементов на разных стадиях зрелости клональных культур.
- 2) Полученные свидетельства полифилии родов *Pterocystis*, *Choanocystis* и *Raineriophrys* показывают необходимость проведения таксономических ревизий с выводом части видов из этих родов, а также пересмотра ряда устоявшихся таксонов центрохелидных солнечников.
- 3) Филогенетическое положение клона НМ-8Z с *Pterocystidae*-специфичными чешуйками внутри семейства *Marophryidae* показывает, что в пределах надотряда *Panacanthocystida* имеются представители с покровами, ранее отмеченными только для *Pterista*.
- 4) В биотопах с непостоянным увлажнением (почвы, эпифитные мхи), а также многолетнемерзлых отложениях выявлены виды центрохелид. Предполагается, что существует ряд филогенетических линий центрохелидных солнечников, хорошо приспособленных к частому изменению гидрологического режима благодаря механизму инцистирования.
- 5) Описаны два новых рода центрохелид *Khitsovia* и *Triangulopteris*, а также новые виды *Acanthocystis tyrasiana*, *Khitsovia mutabilis*, *Pterocystis jongsooparkii*, *P. pontica*, *P. borysthenica* и *Triangulopteris lacunata*, характеризующиеся уникальными морфологическими характеристиками и обособленным положением на филогенетическом древе 18S рРНК. Центрохелидный солнечник клона НМ-5Z представляет новое семейство и новый род внутри *Panacanthocystida*.
- 6) Среди 122 изученных видов и форм центрохелидных солнечников 47 имеют морфологические особенности строения скелетных элементов, отличающие их от уже известных морфовидов. Таксономический статус данных



протистов может быть установлен только с использованием молекулярно-филогенетических исследований.

**СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ**

1. Гапонова, Л. П. Сезонні зміни чисельності та видового багатства актинофрїїд (Actinophryida, Protista) та центрохелїд (Centrohelida, Protista) у ставку Українського Полісся. / Л. П. Гапонова // Праці Наукового товариства ім. Тараса Шевченка. – 2008. – Т. XVI, № 4. – С. 221–227.
2. Гапонова, Л. П. Центрохелїдні сонцевики (Centrohelea Cavalier-Smith, 1993) Київського та Чернігівського Полісся: автореф. дис. ... канд. біол. наук / Л. П. Гапонова – Київ, 2009. – 17 с.
3. Герасимова, Е. А. Новый метод выделения клональных культур центрохелидных солнечников (Haptista, Hacrobia, Centrohelea) / Е. А. Герасимова, К. И. Егорова, А. О. Плотников // БОНЦ УрО РАН. – 2017. – №1. – С. 1–8.
4. Герасимова, Е. А. Разнообразие амeboидных протистов в солёных водоемах Оренбургской области / Е. А. Герасимова, А. О. Плотников // Вестник ОГУ. – 2015. –Т. 10, № 185. – С. 130–133.
5. Герасимова, Е.А. Морфология и разнообразие центрохелидных солнечников водоёмов и водотоков степной и лесостепной зоны Заволжско-Уральского региона : 03.02.04 / Герасимова Елена Анатольевна. – Оренбург., 2020. – 165 с.
6. Ермоленко, Е. А. Экология центрохелидных солнечников в водоёмах Южного Предуралья / Е. А. Ермоленко, А. О. Плотников // Вестник ОГУ. – 2013. –Т. 10, № 159. – С. 118–121.
7. Златогурский, В. В. Разнообразие и эволюция покровных структур у центрохелидных солнечников (Protista: Centrohelida) : дис. ... канд. биол. наук : 03.02.04 / Златогурский Василий Владимирович. – СПб, 2014. – 138 с.
8. Златогурский, В. В. Солнечники. Протисты: руководство по зоологии ч. 3 - СПб.: Товарищество научных изданий КМК, 2011. – 474 с.

9. Леонов, М. М. Фауна солнечных водоемов и водотоков лесостепи Среднерусской возвышенности / М. М. Леонов // Биология внутренних вод. – 2009, № 1. – С. 8–14.
10. Леонов, М. М. Новые виды Центрохелидных солнечных рода *Acanthocystis* (Centroheliozoa) / М. М. Леонов // Зоологический журнал. – 2010а. – Т. 89, № 5. – С. 507–513.
11. Леонов, М. М. Солнечники (Heliozoa, Sarcodina, Protista) пресных и морских вод Европейской части России: видовой состав, морфология, распространение / М. М. Леонов // Биология внутренних вод. – 2010б. – Т. 4. – С. 54–66.
12. Леонов, М. М. Видовое разнообразие и морфология солнечных (Heliozoa) водоемов и водотоков европейской части России: дис. ... канд. биол. наук : 03.02.04 / Леонов Михаил Михайлович. – Борок., 2012. – 191 с.
13. Леонов, М. М. Центрохелидные солнечники (Centroheliozoa) Центрального Черноземья и южного Урала: видовой состав, морфология, распространение / М. М. Леонов, А. О. Плотников // Зоологический журнал. – 2009. – Т. 88, № 6. – С. 643–653.
14. Леонов, М. М. Центрохелидные солнечники из южной Карелии / М. М. Леонов, А. П. Мыльников // Зоологический журнал – 2012. – Т. 91. – С. 515–523.
15. Микрюков, К. А. Морские и солоноватоводные солнечники (Centroheliozoa, Sarcodina) Кандалакшского залива Белого моря / К. А. Микрюков // Зоологический журнал. – 1994. – Т. 73, № 6. – С. 5–17.
16. Микрюков, К. А. Фауна солнечных Кандалакшского залива Белого моря и их качественное распределение по горизонтам, грунтам и в градиенте солёности / К. А. Микрюков // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. ЗИН РАН, С-Петербург, 1995. – С. 80–81.
17. Микрюков, К. А. К биологии солнечных: феномен образования лучистых форм у бентосных саркодовых / К. А. Микрюков // Зоологический журнал. – 1998. – Т. 76, № 4. – С. 147–157.

18. Микрюков, К. А. Интересные находки солнечныхников в Чёрном море и Крыму: к вопросу о единстве морской и пресноводной фауны этих организмов / К. А. Микрюков // Зоологический журнал. – 1999. – Т. 78, № 5. – С. 517–527.
19. Микрюков, К. А. Анализ системы и филогении Солнечников (Heliozoa) : дис. ... док. биол. наук : 03.00.08 / Микрюков Кирилл Андреевич. – Москва., 2000. – 428 с.
20. Микрюков, К. А. Центрохелидные солнечники (Centroheliozoa) : монография / К. А. Микрюков. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2002. – 136 с.
21. Шатилович, А. В. Фауна и морфология гетеротрофных жгутиконосцев и солнечныхников позднеплейстоценовых ископаемых нор сусликов (Колымская низменность) / А. В. Шатилович, А. П. Мыльников, Д. В. Ступин // Зоологический журнал. – 2010. – Т. 89, № 4. – С. 387–397.
22. Шульман, С. С. Реально ли существование в системе простейших надкласса Actinopoda? / Принципы построения макросистемы одноклеточных животных / С. С. Шульман, В. В. Решетняк // Тр. ЗИН АН СССР. – 1980. – Т. 94. – С. 23–41.
23. Adl, S. M. The revised classification of eukaryotes. / S. M. Adl, A. G. B. Simpson, C. E. Lane, J. Lukeš, D. Bass, S. S. Bowser, M. W. Brown et al. // J. Eukaryot. Microbiol. – 2012. – V. 59. – P. 429–493.
24. Adl, S. M. Revisions to the classification, nomenclature, and diversity of eukaryotes. / S. M. Adl, D. Bass, C. E. Lane, J. Lukeš, C. L. Schoch, A. Smirnov, S. Agatha et al. // J. Eukaryot. Microbiol. – 2019. – V. 66, № 1. – P. 4–119.
25. Amo, Y. D. The chemical form of dissolved Si taken up by marine diatoms. / Y. D. Amo, M. A. Brzezinski // Journal of Phycology. – 1999. – V. 35. – P. 1162–1170.
26. Arndt, H. A critical review of the importance of rhizopods (naked and testate amoebae) and actinopods (heliozoa) in lake plankton / H. Arndt // Marine Microbial Food Webs. – 1993. – V. 7, № 1. – P. 3–29.
27. Baković, N. Transitional and small aquatic cave habitats diversification based on protist assemblages in the Veternica cave (Medvednica Mt., Croatia) / N. Baković,

- R. Matoničkin Kepčija, F. J. Siemensma // *Subterranean Biology*. – 2022. – V. 42. – P. 43–60.
28. Bardele, C. F. Comparative study of axopodial microtubule patterns and possible mechanisms of pattern control in the centrohelidian heliozoa *Acanthocystis*, *Raphidiophrys* and *Heterophrys* / C. F. Bardele // *J. Cell Sci.* – 1977. – V. 25. – P. 205–232.
29. Bardele, C. F. The fine structure of the centrohelidian heliozoan *Heterophrys marina* / C. F. Bardele // *Cell Tissue Res.* – 1975. – V. 161. – P. 85–102.
30. Barker, J. Trojan horses of the microbial world: protozoa and the survival of bacterial pathogens in the environment / J. Barker, M. R. W. Brown // *Microbiology*. – 1994. – V. 140. – P. 1253–1259.
31. Bessudova, A. Y. Silica-scaled heterotrophic protists Rotosphaerida, Thaumatomonadida, and Centroplasthelida in the large continuous ecosystem connecting Lake Baikal to the Kara Sea / A. Y. Bessudova, A. D. Firsova, Y. V. Likhoshway // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. – 2022. – V. 69, № 1. – P. e12871.
32. Biyu, S. Planktonic protozooplankton (ciliates, heliozoans and testaceans) in two shallow mesotrophic lakes in China – a comparative study between a macrophyte-dominated lake (Biandantang) and an algal lake (Houhu) / S. Biyu // *Hydrobiologia*. – 2000. – V. 434. – P. 151–163.
33. Blanc, G. The *Chlorella variabilis* NC64A genome reveals adaptation to photosymbiosis, coevolution with viruses, and cryptic sex / G. Blanc, G. Duncan, I. Agarkova, M. Borodovsky, J. Gurnon, A. Kuo, E. Lindquist, S. Lucas, J. Pangilinan, J. Polle, A. Salamov, A. Terry, T. Yamada, D. D. Dunigan, I. V. Grigoriev, J. -M. Claverie, J. L. Van Etten // *The Plant Cell*. – 2010. – V. 22, № 9. – P. 2943–2955.
34. Bubeck, J. A. Isolation and characterization of a new type of *Chlorovirus* that infects an endosymbiotic *Chlorella* strain of the heliozoon *Acanthocystis turfacea* / J. A. Bubeck, A. J. P. Pfitzner // *J. Gen. Virol.* – 2005. – V. 86, № 10. – P. 2871–2877.
35. Burki, F. Untangling the early diversification of eukaryotes: a phylogenomic study of the evolutionary origins of Centrohelida, Haptophyta and Cryptista / F. Burki, M.

- Kaplan, D. V. Tikhonenkov, V. V. Zlatogursky, B. Q. Minh, L. V. Radaykina, A. Smirnov, A. P. Mylnikov, P. J. Keeling // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2016. – 20152802.
36. Burki, F. The New Tree of Eukaryotes / F. Burki, A. J. Roger, M. W. Brown, A. G. B. Simpson // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2020. – V. 35, № 1. – P. 43–55.
37. Cachon, J. Determinisme de l'edification des systems microtubulaires stereoplasmiques d'Actinopodes / J. Cachon, M. Cachon, C. Febre-Chevalier, J. Febre // *Arch. Protistenkd.* – 1973. – V. 115. – P. 137–153.
38. Canter, H. M. *Chytriomycetes heliozoicola* sp. nov., a parasite of heliozoa in the plankton / H. M. Canter // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* – 1966. – V. 49. – P. 633–638.
39. Carter, H. J. On a Freshwater species of Echinocystidia, *Acanthocystis turfacea*, n. sp. et gen. / H. J. Carter // *Ann. and Mag. Nat. Hist.* – 1863. – V. 12. – P. 262–264.
40. Capella-Gutiérrez, S. trimAl: a tool for automated alignment trimming in large-scale phylogenetic analyses / S. Capella-Gutiérrez, J. M. Silla-Martínez, T. Gabaldón // *Bioinformatics*. – 2009. – V. 25, № 15. – P. 1972–1973.
41. Cavalier-Smith, T. Mixed heterolobosean and novel gregarine lineage genes from culture ATCC 50646: Long-branch artefacts, not lateral gene transfer, distort  $\alpha$ -tubulin phylogeny / T. Cavalier-Smith // *European Journal of Protistology*. – 2015. – V. 51, № 2. – P. 121–137.
42. Cavalier-Smith, T. Molecular phylogeny, scale evolution and taxonomy of centrohelid heliozoa / T. Cavalier-Smith, S. Heyden // *Molecular phylogenetics and evolution*. – 2007. – V. 44. – P. 1186–1203.
43. Cavalier-Smith, T. *Oxnerella micra* sp. n. (Oxnerellidae fam. n.), a tiny naked centrohelid, and the diversity and evolution of heliozoa / T. Cavalier-Smith, E. E.-Y. Chao // *Protist*. – 2012. – V. 163, № 4. – P. 574–601.
44. Channing, A. Preservation of protists within decaying plants from geothermally influenced wetlands of Yellowstone national park, Wyoming, United States / A. Channing, D. E. Wujek // *Palaios*. – 2010 – V. 25, №5. – P. 347–355.
45. Cheng, Y. -S. Virus infection of *Chlorella variabilis* and enzymatic saccharification of algal biomass for bioethanol production / Y. -S. Cheng, Y. Zheng, J. M.

- Labavitch, J. S. VanderGheynst // *Bioresource Technology*. – 2013. – V. 137. – P. 326–331.
46. Conley, D. J. Biosilicification drives a decline of dissolved Si in the oceans through geologic time. / D. J. Conley, P. J. Frings, G. Fontorbe, W. Clymans, J. Stadmark, K. R. Hendry et al. // *Front. Mar. Sci.* – 2017. – V. 4, № 397. – P. 1–19.
47. Creutz, C. E. Purine composition of the crystalline cytoplasmic inclusions of *Paramecium tetraurelia* / C. E. Creutz, S. Mohanty, T. Defalco, R. Kretsinger // *Protist.* – 2002. – V. 153, № 1. – P. 39–45.
48. Croome, R. L. Observations of the heliozoan genera *Acanthocystis* and *Raphidocystis* from Australia / R. L. Croome // *Arch. Protistenkd.* – 1986. – V. 131. – P. 189–199.
49. Croome, R. L. Observations of heliozoan genera *Acanthocystis*, *Raphidiophrys*, *Clathrulina* and *Pompholyxophrys* (Protozoa, Sarcodina) from Australian freshwaters / R. L. Croome // *Arch. Protistenkd.* – 1987. – V. 133. – P. 237–243.
50. de Vargas, C. Eukaryotic plankton diversity in the sunlit ocean / C. de Vargas, S. Audic, N. Henry, J. Decelle, F. Mahé, R. Logares et al. // *Science*. – 2015. – V. 348, № 6237. – P. 1261605.
51. Dobell, C. On *Oxnerella maritima*, nov. gen., nov. spec, a new heliozoon, and its method of division; with some remarks on the centroplast of the Heliozoa / C. Dobell // *Quart. J. Micr. Sci.* – 1917. – V. 62. – P. 515–538.
52. Drachko, D. Phenotypic masquerade: polymorphism in the life cycle of the centrohelid heliozoan *Raphidiophrys heterophryoidea* (Haptista: Centroplasthelida). / D. Drachko, E. Shishkin, V. V. Zlatogursky // *Eur. J. Protistol.* – 2020. – V. 73. – P. 125686.
53. Drachko, D. Phylogenetic position and morphology of *Raphidiophrys elongata* sp. nov. (Haptista: Centroplasthelida) with notes on cyst wall structure and evolution / D. Drachko, V. Mikhailovskii, Y. Shishkin, V. V. Zlatogursky // *European Journal of Protistology*. – 2021. – V. 81. – P. 125836.

54. Dürschmidt, M. Electron microscopic observations on scales of species of the genus *Acanthocystis* (Centrohelidia, Heliozoa) from Chile / M. Dürschmidt // Arch. Protistenkd. – 1985. – V. 129. – P. 55–87.
55. Dürschmidt, M. An electron microscopical study of freshwater Heliozoa (genus *Acanthocystis*, Centrohelidia) from Chile, New Zealand, Malaysia and Sri-Lanka II / M. Dürschmidt // Arch. Protistenkd. – 1987a. – V. 133. – P. 21–48.
56. Dürschmidt, M. An electron microscopical study of freshwater Heliozoa (genus *Acanthocystis*, Centrohelidia) from Chile, New Zealand, Malaysia and Sri-Lanka. III. / M. Dürschmidt // Arch. Protistenkd. – 1987b. – V. 133. – P. 49–80.
57. Dürschmidt, M. A light and electron microscopic study of a new species of centroheliozoon *Chlamydaster fimbriatus* / M. Dürschmidt, D. J. Patterson // Tissue & Cell. – 1987a. – V. 19, № 3. – P. 365–376.
58. Dürschmidt, M. On the organization of the Heliozoa *Raphidiophrys ambigua* Penard and *R. pallida* Schulze / M. Dürschmidt, D. J. Patterson // Annales Des Sciences Naturelles Zoologie Et Biologie Animale. – 1987b. – V. 8, № 3. – P. 135–155.
59. Ehrenberg, C. G. Mikrogeologie. Das Erden und Felsen schaffende Wirken des unsichtbar kleinen selbständigen Lebens auf der Erde. Leipzig: Leopold Voss, 1854.
60. Esteban, G. F. Priest Pot in the english lake district: a showcase of microbial diversity / G. F. Esteban, B. J. Finlay, K. J. Clarke // Freshwater Biol. 2012. – V. 57. – P. 321–330.
61. Febvre-Chevalier, C. Axonemal microtubule pattern of *Cienkovskya mereschkovskyi* and a revision of heliozoan taxonomy / C. Febvre-Chevalier, J. Febvre // Origins of Life. – 1984. – V. 13. – P. 315–338.
62. Fyodorov-Davydov, D. G. Seasonal thaw of soils in the North Yakutian ecosystems. / D.G. Fyodorov-Davydov, A. L. Kholodov, V. E. Ostroumov, G. N. Kraev, V.A. Sorokovikov, S.P. Davydov, A.A. Merekalova // In Proceedings of the 9th International Conference on Permafrost, Fairbanks, AK, USA, (29 June–3 July 2008) Kane, D.L., Hinkel, K.M., Eds. Institute of Northern Engineering, University of Alaska: Fairbanks, AK, USA, 2008. P. 481–486.



63. Fitzgerald, L. A. Corrigendum to “Sequence and annotation of the 288-kb ATCV-1 virus that infects an endosymbiotic *Chlorella* strain of the heliozoon *Acanthocystis turfacea*” / L. A. Fitzgerald, M. V. Graves, X. Li, J. Hartigan, A. J. Pfitzner, E. Hoffart, J. L. Van Etten // *Virology*. – 2007a. – V. 366, № 1. – P. 226.
64. Fitzgerald, L. A. Sequence and annotation of the 288-kb ATCV-1 virus that infects an endosymbiotic *Chlorella* strain of the heliozoon *Acanthocystis turfacea*. / L. A. Fitzgerald, M. V. Graves, X. Li, J. Hartigan, A. J. Pfitzner, E. Hoffart, J. L. Van Etten // *Virology*. – 2007b. – V. 362, № 2. – P. 350–361.
65. Fukuda, A. [福田 あずみ]. 新奇Heliozoa SRT127株の分類学的研究 / A. Fukuda [福田 あずみ] // *Tsukuba Journal of Biology*, – 2014. – V. 13, № 1, – P. 13.
66. Gaebler-Schwarz, S. A new cell stage in the haploid-diploid life cycle of the colony-forming haptophyte phaeocystis antarctica and its ecological implications / S. Gaebler-Schwarz, A. Davidson, P. Assmy, J. Chen, J. Henjes, E.-M. Nöthig, M. Lunau, L. K. Medlin // *Journal of Phycology*. – 2010. – V. 46, № 5. – P. 1006–1016.
67. Galindo, L. J. First Molecular characterization of the elusive marine protist *Meteora sporadica* / L. J. Galindo, P. López-García, D. Moreira // *Protist*. – 2022. – C. 173, № 4. – P. 125896.
68. Gaponova, L. P. The centrohelid heliozoans (Protista, Centrohelida) of algal mats from the water body in Ukrainian Polissya / L. P. Gaponova // *Vestnik Zoologii*. – 2008. – V. 42, № 2. – P. 171–174.
69. Gaponova, L. P. The variability of exoskeleton elements in *Polyplacocystis ambigua* (Protista, Centrohelida). / L. P. Gaponova, I. V. Dovgal // *Vestnik Zoologii*. – 2008. – V. 42, № 4–5. – P. e79–e83.
70. Geisen, S. Metatranscriptomic census of active protists in soils / S. Geisen, A. T. Tveit, I. M. Clark, A. Richter, M. M. Svenning, M. Bonkowski, T. Urich // *The ISME Journal*. – 2015. – V. 9, № 10. – P. 2178–2190.
71. Georgiev, A. A. New observations of *Meringosphaera mediterranea* from Russian Arctic seas, including a review of global distribution / A. A. Georgiev, M. L.

- Georgieva, M. A. Gololobova // *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. – 2021. – V. 55, № 2. – P. 287–306.
72. Gerasimova, E. A. Two new brackish-water species of centrohelid heliozoans (Haptista: Centroplasthelida), *Choanocystis mylnikovi* sp. n. and *C. punctata* sp. n., from Russia / E. A. Gerasimova // *Protistology*. – 2022. – V. 16, № 1. – P. 10–20.
73. Gerasimova, E. A. New freshwater species of centrohelids *Acanthocystis lyra* sp. nov. and *Acanthocystis siemensmae* sp. nov. (Haptista, Heliozoa, Centrohelea) from the South Urals, Russia / E. A. Gerasimova, A. O. Plotnikov // *Acta Protozool.* – 2016. – V. 55. – P. 231–237.
74. Gerasimova, E. A. Multiple euryhaline lineages of centrohelids (Haptista: Centroplasthelida) in inland saline waters revealed with metabarcoding. / E.A. Gerasimova A. O. Plotnikov, Y. A. Khlopko, V. V. Zlatogursky // *J. Eukaryot. Microbiol.* – 2020. – V. 67, № 2. – P. 223–231.
75. Gerasimova, E. A. Morphology and spicules elemental composition of *Marophrys nikolaevi* spec. nov. (Haptista: Centroplasthelida) / E. A. Gerasimova, L. V. Radaykina, D. G. Zagumyonnyi, D. V. Tikhonenkov, D. Drachko, V. V. Zlatogursky // *European Journal of Protistology*. – 2022. – V. 84. – P. 125888.
76. Hausmann, K. Extrusive organelles in protists / K. Hausmann // *Int. Rev. Cytol.* – 1978. – V. 52. – P. 197–276.
77. Hendry, K. R. Competition between silicifiers and non-silicifiers in the past and present ocean and its evolutionary impacts. / K. R. Hendry, A. O. Marron, F. Vincent, D. J. Conley, M. Gehlen, F. M. Ibarbalz, B. Quéguiner, C. Bowler // *Frontiers in Marine Science* – 2018. – V. 5, № 22. – P. 1–21.
78. Hertwig, R. Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. 3. Teil Heliozoa / R. Hertwig, E. Lesser // *Arch. f. mikr Anat.* – 1874. – V. 10. – P. 147–236.
79. Hildebrand, M. Characterization of a silicon transporter gene family in *Cylindrotheca fusiformis*: sequences, expression analysis, and identification of homologs in other diatoms / M. Hildebrand, K. Dahlin, B. Volcani // *Mol. Gen. Genet.* – 1998. – V. 260. – P. 480–486.

80. Hovasse, R. Contribution a la connaissance des Heliozoaires. Etude de microscopie electronique sur *Raphidiophrys elegans* H. et L. / R. Hovasse // Arch. Zool. Exp. et Gen. – 1965. – V. 105. – P. 179–184.
81. Ikävalko, J. A preliminary study of NE Greenland shallow meltwater ponds with particular emphasis on loricate and scale-covered forms (Choanoflagellida, Chrysophyceae sensu lato, Synurophyceae, Heliozoa), including the descriptions of *Epipyxis thamnoides* sp. nov. and *Pseudokephyrion poculiforme* sp. nov. (Chrysophyceae) / J. Ikävalko, A. H. Thomsen, M. Carstens // Arch. Protistenkd. – 1996. – V. 147. – P. 29–42.
82. Jamy, M. Global patterns and rates of habitat transitions across the eukaryotic tree of life / M. Jamy, C. Biwer, D. Vaultot, A. Obiol, H. Jing, S. Peura, R. Massana, F. Burki // Nature Ecology & Evolution. – 2022. – V. 6, № 10. – P. 1458–1470.
83. Jones, E. E. The Protozoa of Mobile Bay, Alabama : Monograph / E. E. Jones. – Mobile : University of South Alabama, 1974. – 113 p.
84. Katoh, K., Kuma K.-i., Toh H., Miyata T. MAFFT version 5: improvement in accuracy of multiple sequence alignment / K. Katoh, K. -i. Kuma, H. Toh, T. Miyata // Nucleic Acids Research. – 2005. – V. 33, № 2. – P. 511–518.
85. Katoh, K. MAFFT Multiple sequence alignment software version 7: improvements in performance and usability / K. Katoh, D. M. Standley // Molecular Biology and Evolution. – 2013. – V. 30, № 4. – P. 772–780.
86. Kinoshita, E. Ultrastructure and rapid axopodial contraction of a Heliozoa, *Raphidiophrys contractilis* sp. nov. / E. Kinoshita, T. Suzaki, Y. Shigenaka, M. Sugiyama // J. Euk. Microbiol. – 1995.– V. 42, № 3. – P. 283–288.
87. Kosolapova, N. G. First record of Centrohelid heliozoans (Centrohelida) in Mongolia / N. G. Kosolapova, A. P. Mylnikov // Inland Water Biology. – 2015. – V. 8, № 2. – P. 232–235.
88. Kruskal, W. H. Use of ranks in one-criterion variance analysis / W. H. Kruskal, W. A. Wallis // Journal of the American statistical Association. – 1952. – V. 47, № 260. – P. 583–621.

89. Logares, R. Infrequent marine–freshwater transitions in the microbial world / R. Logares, J. Bråte, S. Bertilsson, J. L. Clasen, K. Shalchian-Tabrizi, K. Rengefors // *Trends in Microbiology*. – 2009. – V. 17, № 9. – P. 414–422.
90. Malavin, S. Frozen Zoo: a collection of permafrost samples containing viable protists and their viruses / S. Malavin, L. Shmakova, J. M. Claverie, E. Rivkina // *Biodivers Data J.* – 2020. – V. 8. – P. e51586.
91. Mikrjukov, K. A. On centrohelid and rotosphaerid Heliozoa from the environs of the Võrtsjärv limnological station in Estonia / K. A. Mikrjukov // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol.* – 1993a. – V. 42, № 2. – P. 154–160.
92. Mikrjukov, K. A. Observations on Centroheliozoa of the Volga basin (Protozoa: Sarcodina) / K. A. Mikrjukov // *Zoosystematica Rossica*. – 1993b. – V. 2, № 2. – P. 201–209.
93. Mikrjukov, K. A. Observations on Centroheliozoa from Moscow marine aquaria / K. A. Mikrjukov // *Arch. Protistenkd.* – 1994a. – V. 144, № 4. – P. 450–455.
94. Mikrjukov, K. A. Marine and brackish-water centrohelids (Centroheliozoa, Sarcodina) of Kandalaksha Bay of the White Sea / K. A. Mikrjukov // *Zoological Zhurnal*. – 1994b. – V. 73. – P. 5–17.
95. Mikrjukov, K. A. Revision of the genera and species composition of lower Centroheliozoa. I. family Heterophryidae Poche / K. A. Mikrjukov // *Arch. Protistenkd.* – 1996. – V. 147, № 1. – P. 107–113.
96. Mikrjukov, K. A. Revision of genus species composition of the family Acanthocystidae / K. A. Mikrjukov // *Zool. Zh.* – 1997. – V. 1, № 2. – P. 119–130.
97. Mikrjukov, K. A. Observations of heliozoans in ice-covered ponds on Mt. Buffalo / K. A. Mikrjukov, R. L. Croome // *Victorian Naturalist*. – 1998. – V. 115, № 5. – P. 230–232.
98. Mikrjukov, K. A. Heliozoa as a component of marine microbenthos: a study of heliozoa of the White sea / K. A. Mikrjukov // *Ophelia*. – 2001. – V. 54, № 1. – P. 51–73.
99. Mikrjukov, K. A. Taxonomy and phylogeny of heliozoa. III. Actinophryids / K. A. Mikrjukov, D. J. Patterson // *Acta Protozool.* – 2001. – V. 40, № 1. – P. 3–25.

100. Moudříková, Š. Raman microscopy shows that nitrogen-rich cellular inclusions in microalgae are microcrystalline guanine / Š. Moudříková, L. Nedbal, A. Solovchenko, P. Mojzeš // *Algal Research*. – 2017. – V. 23. – P. 216–222.
101. Nguyen, L. T. IQ-TREE: a fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies / L. T. Nguyen, H. A. Schmidt, A. von Haeseler, B. Q. Minh // *Mol. Biol. Evol.* – 2015. – V.32. – P. 268–274.
102. Nicholls, K. H. Little-known and new heliozoans: the centrohelid genus *Acanthocystis* including descriptions of nine new species / K. H. Nicholls // *Canadian Journal of Zoology*. – 1983. – V. 61, № 6. – P. 1369–1386.
103. Nicholls, K. H. Scale structure and taxonomy of some species of *Raphidocystis*, *Raphidiophrys*, and *Pompholyxophrys* (Heliozoa) including descriptions of six new taxa / K. H. Nicholls, M. Dürschmidt // *Canadian Journal of Zoology*. – 1985. – V. 63, № 8. – P. 1944–1961.
104. Nikolaev, S. I. The twilight of Heliozoa and rise of Rhizaria, an emerging supergroup of amoeboid eukaryotes / S. I. Nikolaev, C. Berney, J. F. Fahrni, I. Bolivar, S. Polet, A. P. Mylnikov, V. V. Aleshin, N. B. Petrov, J. Pawlowski // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2004. – V. 101, № 21. – P. 8066–8071.
105. Ostefeld, C. D. On two new marine Heliozoa occurring in the plankton of the North Sea and Scager Rak / C. D. Ostefeld // *Medd. Komm. Havunders ogelzer. Ser. Plankton*. – 1904. – № 1. – P. 3–5.
106. Patterson, D. J. Selective retention of chloroplasts by algivorous heliozoa: fortuitous chloroplast symbiosis? / D. J. Patterson, M. Dürschmidt // *Europ. J. Protistol.* – 1987. – V. 23, № 1. – P. 51–55.
107. Penard, E. Les Heliozaires d'eau douce / E. Penard – Geneve, Kündig, 1904. – 341 p.
108. Petersen, J. B. Elektronenmikroskopische Untersuchungen von zwei Arten der Heliozoa Gattung *Acanthocystis* / J. B. Petersen, J. B. Hansen // *Arch. Protistenkd.* – 1960. – V. 104. – P. 547–552.

109. Petro, T. M. *Chlorovirus* ATCV-1 accelerates motor deterioration in SOD1-G93A transgenic mice and its SOD1 augments induction of inflammatory factors from murine macrophages / T. M. Petro, I. V. Agarkova, A. Esmael, D. D. Dunigan, J. L. Van Etten, G. L. Pattee // *Front Neurol.* – 2022. – V. 13. – P. 821166.
110. Pilátová, J. Revisiting biocrystallization: purine crystalline inclusions are widespread in eukaryotes / J. Pilátová, T. Pánek, M. Oborník, I. Čepička, P. Mojzeš // *The ISME Journal.* – 2022. – V. 16, № 9. – P. 2290–2294.
111. Plotnikov, A. O. Centroheliid Heliozoa (Chromista, Hacrobia) of Southern Cis-Ural region. / A. O. Plotnikov, E. A. Ermolenko // *Biology Bulletin.* – 2015. – V. 42, № 8. – P. 683–695.
112. Plotnikov, A. O. Heliozoa (Centrohelea, Haptista, Hacrobia) of saline and brackish water bodies and watercourses of Russia. / A. O. Plotnikov, E. A. Gerasimova // *Inland Water Biol.* – 2017. – V. 10. – P. 121–129.
113. Pokorny, K. S. Two morphological types of particulate inclusions in marine dinoflagellates / K. S. Pokorny, K. Gold // *Journal of Phycology.* – 1973. – V. 9, № 2. – P. 218–224.
114. Price, M. N. FastTree 2 - Approximately Maximum-Likelihood Trees for Large Alignments / M. N. Price, P. S. Dehal, A. P. Arkin // *PLoS ONE.* – 2010. – V.5, №3. – P. – e9490.
115. Prokina, K. I. Centroheliid Heliozoans (Centroplasthelida Febvre-Chevalier et Febvre, 1984) from Different Types of Freshwater Bodies in the Middle Russian Forest-steppe / K. I. Prokina, D. G. Zagumyonnyi, D. V. Tikhonenkov // *Acta Protozool.* – 2018. – V.57. – P. 245–268.
116. Prokina, K. I. Centroheliid heliozoans (Haptista: Centroplasthelida) from mires in the North Caucasus, Russia. / K. I. Prokina, D. A. Philippov // *Mires and Peat.* – 2019. – V. 24, № 36. – P. 1–20.
117. Prokina, K. I. Centroheliid heliozoans from freshwater habitats of South Patagonia and Tierra del Fuego, Chile. / K. I. Prokina, A. P. Mylnikov // *Inland Water Biol.* – 2019. – V. 12, №. 1. – P. 10–20.

118. Prokina, K. I. Centrohelids in the mires of Northern Russia. / K. I. Prokina., D. G. Zagumyonnyi, D. A. Philippov // *Protistology*. – 2017a. – V. 11, №1. – P. 3–19.
119. Prokina, K. I. First data on heterotrophic flagellates and helozoans of Ethiopia. / K.I. Prokina, A. P. Mylnikov, W. Zelalem // *Biol. Bull.* – 2017b. – V. 44. – P. 896–912.
120. Prokina, K. I. Heterotrophic flagellates and centrohelid heliozoa from littoral and supralittoral zones of the Black Sea (the Southern part of the Crimea) / K. I. Prokina, A. A. Mylnikov, A. A. Mylnikov // *Protistology*. – 2017c. – V. 11. – P. 143–169.
121. Prokina, K. I. Marine Centrohelid Heliozoans (Centroplasthelida Febvre-Chevalier et Febvre, 1984) from bays of Sevastopol (The Black Sea shore) / K. I. Prokina, D. G. Zagumyonnyi, A. P. Mylnikov // *Russian Journal of Marine Biology*. – 2019. – V.45, №5. – P. 377–384.
122. Prokina, K. I. Centrohelid Heliozoans (Centroplasthelida Febvre-Chevalier et Febvre 1984) from Vietnam. / K. I. Prokina, L. V. Radaykina, A. P. Mylnikov // *Biology Bulletin*. – 2020. – V. 47, № 7. – P. 29–40.
123. Pröschold, T. The systematics of zoochlorella revisited employing an integrative approach. / T. Pröschold, T. Darienko, P. C. Silva, W. Reisser, L. Krienitz // *Environmental Microbiology*. – 2011. – V. 13. – P. 350–364.
124. Raikov, I. B. The diversity of forms of mitosis in Protozoa: a comparative review / I. B. Raikov // *Europ. J. Protistol.* – 1994. – V. 31. – P. 1–7.
125. Rainer, H. *Enchelyodon helioparasiticus* nov. spec., ein neues parasitisches Ciliat / H. Rainer // *Zeitschrift für Parasitenkunde*. – 1967. – V. 29, № 4. – P. 299–303.
126. Rainer, H. *Urtiere, Protozoa: Wurzelfubler, Rhizopoda; Sontentierchen, Heliozoa.* / H. Rainer – Jena, 1968. – 177 p.
127. Rees, J. J. Morphology of scales of freshwater heliozoan *Raphidocystis tubifera* (Heliozoa, Centrohelidia) and organization of the intact scale layer. / J. J Rees, D. A Donaldson, G. F. Leedale // *Protistologica*. – 1980. – V. 16, № 4. – P. 565–570.
128. Rieder, C. L. High-voltage electron microscopy reveals new components in the axonemes and centroplast of the centrohelidian *Raphidiophrys ambigua* / C. L. Rieder // *J. Cell Sci.* – 1979. – V. 40. – P. 215–234.

129. Ronquist, F. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models / F. Ronquist, J. P. Huelsenbeck // *Bioinformatics*. – 2003. – V.19, № 12. – P. – 1572–1574.
130. Sakaguchi, M. Food capture by kinetocysts in the heliozoon *Raphidiophrys contractilis* / M. Sakaguchi, T. Suzaki, S. M. K. Khan, K. Hausmann // *Europ. J. Protistol.* – 2002. – V. 37. – P. 453–458.
131. Sakaguchi, M. 2005. Phylogeny of the centrohelida inferred from SSU rRNA, tubulins, and actin genes / M. Sakaguchi, T. Nakayama, T. Hashimoto, I. Inouye // *J. Mol. Evol.* – 2005. – V. 61. – P. 765–775.
132. Sakaguchi, M. 2007. Centrohelida is still searching for a phylogenetic home: Analyses of seven *Raphidiophrys contractilis* genes / M. Sakaguchi, Y. Inagaki, T. Hashimoto // *Gene*. – 2007. – V. 405. – P. 47–54.
133. Salbrechter, M. The annual cycle of protozooplankton in the alpine, mesotrophic Lake Mondsee (Austria) / M. Salbrechter, H. Arndt // *Mar. Microb. Food Webs*. – 1994. – V. 8. – P. 217–234.
134. Schaudinn, F. Uber das Zentralkorn der Heliozoen, ein Beitrag zur Centrosomenfrage / F. Schaudinn // *Verh. d. Deutsch. Zool. Ges., Bonn*. – 1896. P. 113–130.
135. Schneider, C. A. NIH Image to ImageJ: 25 years of image analysis / C. A. Schneider, W. S. Rasband, K. W. Eliceiri // *Nature Methods*. – 2012. – V. 9, № 7. – P. 671–675.
136. Shatilovich, A. V. Ancient protozoa isolated from permafrost / A. V. Shatilovich, L. A. Shmakova, A. P. Mylnikov, D. A. Gilichinsky // *Permafrost Soils / Margesin R.* – Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2009. – P. 97–115.
137. Shatilovich, A. Ciliates from ancient permafrost: Assessment of cold resistance of the resting cysts / A. Shatilovich, D. Stoupin, E. Rivkina // *European Journal of Protistology*. – 2015. – V. 51, № 3. – P. 230–240.
138. Shishkin, Y. *Clypifer cribrifer* gen. n., sp. n. (Clypiferidae fam. n., Pterocystida, Centroplasthelida), with notes on evolution of centrohelid siliceous coverings. / Y.



- Shishkin, D. Drachko, V. V. Zlatogursky // Int. J. Syst. Evol. Microbiol. – 2021. – V. 71, № 7.
139. Shishkin, Y. *Yogsothoth knorrus* gen. n., sp. n. and *Y. carteri* sp. n. (Yogsothothidae fam. n., Haptista, Centroplasthelida), with Notes on Evolution and Systematics of Centrohelids / Y. Shishkin, D. Drachko, V. I. Klimov, V. V. Zlatogursky // Protist. – 2018. – V. 169, № 5. – P. 682–696.
140. Shishkin-Skarð, Y. Shedding light on the origin of Acanthocystidae: *Ricksol blepharistes* gen. n., sp. n. (Ricksolidae fam. n., Panacanthocystida, Centroplasthelida), with notes on the evolution of the genera *Acanthocystis*, *Ozanamia* gen. n. (Ozanamiidae fam. n.), and “*Heterophrys*-like organisms”. / Y. Shishkin-Skarð, D. Drachko, V. V. Zlatogursky // Organisms Diversity & Evolution. – 2022.
141. Shmakova, L. A. Viable eukaryotes of the phylum Amoebozoa from the Arctic permafrost / L. A. Shmakova, E. M. Rivkina // Paleontological Journal. – 2015. – V. 49, № 6. – P. 572–577.
142. Shmakova, L. Viable species of *Flamella* (Amoebozoa: Variosea) isolated from ancient arctic permafrost sediments / L. Shmakova, N. Bondarenko, A. Smirnov // Protist. – 2016. – V. 167, № 1. – P. 13–30.
143. Siemensma, F. J. De Nederlandse Zonnediertjes (Actinopoda, Heliozoa) / F. J. Siemensma // Wetenschappelijke Mededelingen van de KNNV. Hoogwoud. – 1981. – V. 149. P. 1–118.
144. Siemensma, F. J. Klasse Heliozoa Haeckel, 1866 / F. J. Siemensma // Nackte Rhizopoda und Heliozoa. Stuttgart. 1991. – P. 171–297.
145. Siemensma, F. J. Microworld, world of amoeboid organisms. World-wide electronic publication [Электронный ресурс]. Дата обращения: 16.12.2022 – Режим доступа: <https://arcella.nl/>
146. Siemensma, F. J. A study of new and little-known acanthocystid heliozoans, and a proposed division of the genus *Acanthocystis* (Actinopoda, Heliozoa) / F. J. Siemensma, R. M. M. Roijackers // Arch. Protistenkd. – 1988a. – V. 135. – P. 197–212.

147. Siemensma, F. J. The genus *Raphidiophrys* (Actinopoda, Heliozoa): scale morphology and species distinctions / F. J. Siemensma, R. M. M. Roijackers // Arch. Protistenkd. – 1988b. – V. 136, № 3. – P. 237–248.
148. Singer, D. Protist taxonomic and functional diversity in soil, freshwater and marine ecosystems / D. Singer, C. V. W. Seppey, G. Lentendu, M. Dunthorn, D. Bass, L. Belbahri, Q. Blandenier, D. Debroyas, G. A. de Groot, C. de Vargas, et al. // Environ. Int. – 2021. – V. 146. – P. 106262.
149. Siver, P. A. Eocene scaled chrysophytes with pronounced modern affinities / P. A. Siver, A. P. Wolfe // Int. J. Plant Sci. – 2005a. – V. 166, № 3. – P. 533–536.
150. Siver, P. A. Scaled chrysophytes in middle Eocene lake sediments from Northwestern Canada, including descriptions of six new species / P. A. Siver, A. P. Wolfe // Nova Hedwigia. – 2005b – V. 128. – P. 295–308.
151. Siver, P. A. Fossil species of *Mallomonas* from an Eocene Maar Lake with recessed dome structures: Early attempts at securing bristles to the cell covering? / P. A. Siver, A. M. Lott // Nova Hedwigia. – 2012 – V. 95, № 3–4. – P. 517–529.
152. Siver, P. A. Remarkably preserved cysts of the extinct synurophyte, *Mallomonas ampla*, uncovered from a 48 Ma freshwater Eocene lake / P. A. Siver // Scientific Reports. – 2020. – V. 10, № 1. – P. 5204.
153. Siver, P. A. History of the Giraffe Pipe locality inferred from microfossil remains: a thriving freshwater ecosystem near the Arctic Circle during the warm Eocene/ P. A. Siver, A. M. Lott // Journal of Paleontology. – 2023. – P. 1–21.
154. Smith, R. Mck. Analyses of heliozoan interrelationships: an example of the potentials and limitations of ultrastructural approaches to the study of protistan phylogeny / R. Mck. Smith, D. J. Patterson // Proc. R. Soc. Lond. – 1986. – V. 227, № 1248. – P. 325–366
155. Spector, D. L. 11 - Unusual Inclusions / D. L. Spector // Dinoflagellates. San Diego, Academic Press, 1984. – P. 365–390.
156. Stensdotter-Blomberg, U. Factors controlling pelagic populations of ciliates and heliozoans - late summer investigations in an acidic lake before and after liming / U.

- Stensdotter-Blomberg // Journal of Plankton Reserch. – 1998. – V. 20, № 3. – P. 423–442.
157. Stoupin, D. Cryptic diversity within the choanoflagellate morphospecies complex *Codosiga botrytis* – Phylogeny and morphology of ancient and modern isolates / D. Stoupin, A. K. Kiss, H. Arndt, A. V. Shatilovich, D. A. Gilichinsky, F. Nitsche // European Journal of Protistology. – 2012. – V. 48, № 4. – P. 263–273.
158. Strassert, J. F. H. A molecular timescale for eukaryote evolution with implications for the origin of red algal-derived plastids. / J. F. H. Strassert, I. Irisarri, T. A. Williams, F. Burki // Nat Commun. – 2021. – V. 12, № 1879. – P. 1–13.
159. Takishita, K. A close relationship between Cercozoa and Foraminifera supported by phylogenetic analyses based on combined amino acid sequences of three cytoskeletal proteins (actin, alphanubulin, and beta-tubulin) / K. Takishita, Y. Inagaki, M. Tsuchiya, M. Sakaguchi, T. Maruyama // Gene. – 2005. – V. 362. – P. 153–160.
160. Tikhonenkov, D. V. *Choanocystis antarctica* sp. n., a new heliozoan (Centrohelida) species from the littoral zone of King George Island, South Shetland Islands, Antarctica / D. V. Tikhonenkov, A. P. Myl'nikov // Biology Bulletin. – 2011. – V. 38, № 7. – P. 663–666.
161. Tikhonenkov, D. V. Predatory flagellates – the new recently discovered deep branches of the eukaryotic tree and their evolutionary and ecological significance / D. V. Tikhonenkov // Protistology. – 2020. – V.14, №1. – P. 15–20.
162. Tilney, L. G. How microtubule patterns are generated. The relative importance of nucleation and bridging of microtubules in the formation of the axoneme of *Raphidiophrys* / L. G. Tilney // J. Cell Biol. – 1971. – V. 51. – P. 837–854.
163. Treatise on Invertebrate Paleontology. Part D, Protista 3 Protozoa (Chiefly Radiolaria and Tintinnina) / ed. R. C. Moore. – Lawrence : Geological Society of America and University of Kansas Press, 1954. 207 p.
164. Tregouboff, G. Classe de Heliozoaires / G. Tregouboff // Traite de Zoologie. Masson et Cie, Paris. – 1953. – V. 1. – P. 437–489.

165. Vigna, M. S. Ultrastructure and taxonomy of some interesting or little known freshwater Heliozoa from Argentina / M. S. Vigna // *Physis*. – 1988. – V. 46, № 110. – P. 11–16.
166. Villeneuve, F. Sur la structure de *Cienkowskyia mereschkowskyi* Cienk. et d'*Actinolophus pedunculatus* Schulze, Heliozoaires des eaux saumâtres de Sete / F. Villeneuve // *Arch. Zool. Exp. et Gen.* – 1937. – V. 78. – P. 243–250.
167. Vørs, N. Heterotrophic amoebae, flagellates and heliozoa from the Tvärminne area, Gulf of Finland, in 1988–1990 / N. Vørs // *Ophelia*. – 1992. – V. 36. – P. 1–109.
168. Walz, B. *Raphidiophrys elegans* – a colony-forming heliozoan / B. Walz // *Mikrokosmos*. – 2006. – V. 95, № 3. – P. 173–175.
169. Wujek, D. E. Freshwater heliozoa (Protista, Heliozoa) from Indiana / D. E. Wujek // *Proc. Indiana Acad. Sci.* – 2003a. – V. 112, №2. – P. 169–174.
170. Wujek, D. E. Freshwater scaled heterotrophic protists from four Gulf States, including descriptions of two new species / D. E. Wujek // *J. Alabama Acad. Sci.* – 2003b. – V. 74. – P. 164–180.
171. Wujek, D. E. Identification, ecology, and distribution of scale bearing amoeba, ciliates, flagellates and heliozoa from the Carolinas / D. E. Wujek // *J. No. Car. Acad. Sci.* – 2005. – V. 121, №1. – P. 1–16.
172. Wujek, D. E. Freshwater heliozoa from Florida / D. E. Wujek // *Florida Scientist*. – 2006. – V. 69, №3. – P. 177–191.
173. Wujek, D. E. Freshwater silica-scaled heterotrophic protista: heliozoa, thaumatomonad flagellates, amoebae, and bicosoecids, from the Lake Itasca Region, Minnesota / D. E. Wujek // *J. of the Minnesota Acad. Sci.* – 2015. – V. 78, №2. – P. 1–14.
174. Wujek, D. E. Heliozoa from Nigeria / D. E. Wujek, O. T. Ogundipe // *Trop. Freshwat. Biol.* – 2002. – V. 11. – P. 1–9.
175. Wujek, D. E. Freshwater scaled heterotrophic flagellates and Heliozoa from India including a description of a new species of *Choanocystis* / D. E. Wujek, L. C. Saha // *J. Bombay Nat. Hist. Soc.* – 2006. – V. 103. – P. 71–81.

176. Wujek, D. E. Identification, ecology, and distribution of heliozoa, scaled flagellates and scaled ciliates from Western Nigeria / D. E. Wujek, R. M. Dziedzic, M. O. Kadiri, T. A. Adesalu, D. I. Nwankwo // *Trop. Freshw. Biol.* – 2007. – V. 16. – P. 1–15.
177. Wujek, D. E. Silica-scaled chrysophytes and heliozoa from the Caribbean Island of Dominica (Lesser Antilles) / D. E. Wujek, B. A. Fritz, R. M. Dziedzic // *Caribb. J. Sci.* – 2010. – V. 46, №1. – P. 120–123.
178. Wujek, D. E. Freshwater scaled chrysophytes, heliozoa and thaumatomonad flagellates from Edo State, Nigeria / D. E. Wujek, M. O. Kadiri, R. M. Dziedzic // *Afr. J. Aquat. Sci.* – 2011. – V. 36, № 2. – P. 207–212.
179. Yabuki, A. *Microheliella maris* (Microhelida ord. n.), an ultrastructurally highly distinctive new axopodial protist species and genus, and the unity of phylum Heliozoa / A. Yabuki, E. E.-Y. Chao, K. H. Ishida, T. Cavalier-Smith // *Protist.* – 2012. – V. 163, № 3. – P. 356–88.
180. Yolken, R. H. *Chlorovirus* ATCV-1 is part of the human oropharyngeal virome and is associated with changes in cognitive functions in humans and mice / R. H. Yolken, L. Jones-Brando, D. D. Dunigan, G. Kannan, F. Dickerson, E. Severance, S. Sabunciyan, C. C. Talbot, E. Prandovszky, J. R. Gurnon, I. V. Agarkova, F. Leister, K. L. Gressitt, O. Chen, B. Deuber, F. Ma, M. V. Pletnikov, J.L. Van Etten // *PNAS.* – 2014. – V. 111, № 45. – P. 16106–16111.
181. Yolken, R. H. Reply to Kjartansdóttir et al.: *Chlorovirus* ATCV-1 findings not explained by contamination / R. H. Yolken, L. Jones-Brando, D. D. Dunigan, G. Kannan, F. Dickerson, E. Severance, S. Sabunciyan, C. C. Talbot, E. Prandovszky, J. R. Gurnon, I. V. Agarkova, F. Leister, K. L. Gressitt, O. Chen, B. Deuber, F. Ma, M. V. Pletnikov, J. L. Van Etten // *PNAS.* – 2015. – V. 112, № 9. – P. E927–E927.
182. Zagumyonnyi, D. G. Novel Species of Centrohelid Heliozoans (Centroplasthelida) for Freshwaters of Central and Southern Vietnam / D. G. Zagumyonnyi, E. S. Gusev, A. A. Mylnikov, A. P. Mylnikov // *Inland Water Biology.* – 2020a. – V. 13, № 3. – P. 358–371.

183. Zagumyonnyi, D. G. First findings of centrohelid heliozoans (Haptista: Centroplasthelida) from marine and freshwater environments of South Korea / D. G. Zagumyonnyi, K. I. Prokina, D. V. Tikhonenkov // *Protistology*. – 2020b. – V. 14, № 4. – P. 227–245.
184. Zagumyonnyi, D. G., Radaykina L. V., Tikhonenkov D. V. *Triangulopteris lacunata* gen. et sp. nov. (Centroplasthelida), a New Centrohelid Heliozoan from Soil // *Diversity*. – 2021. – T. 13, № 12. – C. 658.
185. Zagumyonnyi, D. G. Centrohelid heliozoans of Ukraine with a description of a new genus and species (Haptista: Centroplasthelida) / D. G. Zagumyonnyi, L. V. Radaykina, P. J. Keeling, D. V. Tikhonenkov // *European Journal of Protistology*. – 2022. – V. 86. – P. 125916.
186. Zhang, W. Triassic chrysophyte cyst fossils discovered in the Ordos Basin, China / W. Zhang, H. Yang, X. Xia, L. Xie, G. Xie // *Geology*. – 2016. – V. 44, № 12. – P. 1031–1034.
187. Zimmermann, U. Seasonal and spatial variability of planktonic heliozoa in Lake Constance / U. Zimmermann, H. Müller, T. Weisse // *Aquat. Microb. Ecol.* – 1996. – V. 11, № 1. – P. 21–29.
188. Zlatogursky, V. V. Three new freshwater species of centrohelid heliozoans: *Acanthocystis crescenta* sp. nov., *A. kirilli* sp. nov., and *Choanocystis minima* sp. nov. / V. V. Zlatogursky // *Europ. J. Protistol.* – 2010. – V. 46, № 3. – P. 159–163.
189. Zlatogursky, V. V. *Raphidiophrys heterophryoidea* sp. nov. (Centrohelida: Raphidiophryidae), the first heliozoan species with a combination of siliceous and organic skeletal elements / V. V. Zlatogursky // *Eur. J. Protistol.* – 2012. – V. 48, № 1. – P. 9–16.
190. Zlatogursky, V. V. Puzzle-like cyst wall in centrohelid heliozoans *Raphidiophrys heterophryoidea* and *Raineriophrys erinaceoides* / V. V. Zlatogursky // *Acta Protozool.* – 2013. – V. 52, № 4. P. 229–236.
191. Zlatogursky, V. V. Two new species of centrohelid heliozoans: *Acanthocystis costata* sp. nov. and *Choanocystis symna* sp. nov. / V. V. Zlatogursky // *Acta Protozool.* – 2014. – V. 53, № 4. – P. 311–322.

192. Zlatogursky, V. V. Two New Species of Centrohelid Heliozoans: *Acanthocystis costata* sp. nov. and *Choanocystis symna* sp. nov. / V. V. Zlatogursky // Acta Protozoologica. – 2015. – V. 53, № 4. – P. 313–324.
193. Zlatogursky, V. V. There and back again: parallel evolution of cell coverings in centrohelid heliozoans / V. V. Zlatogursky // Protist. – 2016. – V. 167, № 1. – P. 51–66.
194. Zlatogursky, V. V. A new species of centrohelid heliozoan *Acanthocystis amura* n. sp. isolated from two remote locations in Russia / V. V. Zlatogursky, E. A. Gerasimova, A. O. Plotnikov // Journal of Eukaryotic Microbiology. – 2017. – V. 64, № 4. – P. 434–439.
195. Zlatogursky, V. V. *Pinjata ruminata* gen. et sp. n. - a new member of centrohelid family Yogsothothidae (Haptista: Centroplasthelida) from the brackish river / V. V. Zlatogursky, E. A. Gerasimova, D. Drachko, V. I. Klimov, Y. Shishkin, A. O. Plotnikov // Journal of Eukaryotic Microbiology. – 2019. – V. 66, № 6. – P. 862–868.
196. Zlatogursky, V. V. The long-time orphan protist *Meringosphaera mediterranea* Lohmann, 1902 [1903] is a centrohelid heliozoan. / V. V. Zlatogursky, Y. Shishkin, D. Drachko, F. Burki // J. Gen. Appl. Microbiol. – 2021. – V. 68, № 5. – P. e12860.

**ПРИЛОЖЕНИЕ**



**Приложение 1. Клоны центрохелидных солнечников, у которых секвенирован ген 18s рРНК**

№ клона	Биотоп	Вид	Используемые праймеры	Длина сиквенса, пар оснований
HF-7	Ru-238	<i>Heterophrys</i> - подобный организм	PF1-FAD4	1850
HF-12	Ru-236	<i>Acanthocystis trifurca</i>	18sFu-18SRu	2482
HF-20	Mn-8	<i>Acanthocystis trifurca</i>	PF1-FAD4	2195
HF-24	Ua-26	<i>Khitsovia mutabilis</i>	EukA-EukB	1969
HF-25	Ru-154	<i>Triangulopteris lacunata</i>	GGF-GGR	1673
HF-26	Ru-154	<i>Triangulopteris lacunata</i>	18sFu-18SRu	1704
HF-51	Ua-22	<i>Pterocystis borysthenica</i>	PF1-FAD4	1817
HF-55	Ua-20	<i>Heterophrys</i> - подобный организм	PF1-FAD4	1929
HFzp-1	Ru-90	<i>Acanthocystis trifurca</i>	Thx25F	725
HFzp-3	Vn-11	<i>Pterocystis</i> sp. 3	25F-1801R	1771
HFzp-4	Vn-9	' <i>Choanocystis</i> ' sp. 5	Thx25F-Helio1979R	1559
HFzp-5	Vn-3	<i>Pterista</i> sp.	25F-1801R	1731
HFzp-6	Ru-131	<i>Pterocystis vietnamica</i>	Thx25F-Helio1979R	1479
HFzp-8	Vn-17	<i>Heterophrys</i> - подобный организм	Thx25F-Helio1979R	1642
HFzp-9	Ru-88	<i>Pterocystis</i> aff. <i>tropica</i> 2	25F-1801R	1762
HFzp-10	Kr-5	<i>Pterocystis foliacea</i>	25F-1801R	1687
HFzp-11	Vn-5	<i>Acanthocystis</i> sp. 5	S14F- Helio1979R	727
HF-58Z	Kz-1	<i>Raphidocystis ambigua</i>	Thx25F-Helio1979R	1606
HF-59Z	Ru-20	<i>Pterocystis striata</i>	Thx25F-Helio1979R	1653
HF-60Z	Ru-80	<i>Acanthocystis</i> aff. <i>nichollsi</i>	Thx25F-18SintF	1301
HF-61Z	Ua-1	<i>Pterocystis</i> sp. 4	Thx25F-Helio1979R	1647

№ клона	Биотоп	Вид	Используемые праймеры	Длина сиквенса, пар оснований
HF-63Z	Ru-8	<i>'Choanocystis perpusilla'</i>	25F-1801R	1743
HF-65Z	Ru-24	<i>'Choanocystis perpusilla'</i>	25F-1801R	1734
HF-66Z	Ru-25	<i>Pseudoraphidiophrys veliformis</i>	25F-1801R	1861
HF-68Z	Ru-245	<i>Raphidocystis tubifera</i>	Thx25F-Helio1979R	1860
HF-69Z	Ru-247	<i>Khitsovia</i> sp. 1	Thx25F-Helio1979R	1500
HF-72Z	Ru-215	<i>Triangulopteris</i> sp. 1	Thx25F-Helio1979R	1513
HF-76Z	Ru-188	<i>Raineriophrys raineri</i>	Thx25F-Helio1979R	679
HF-77Z	Ru-209	<i>Pterista</i> sp.	Thx25F-Helio1979R	1555
HF-78Z	Ru-184	<i>Raineriophrys scaposa</i>	Thx25F-Helio1979R	1534
Ra.F-1	Ru-192	<i>Raineriophrys raineri</i>	Thx25F-Helio1979R	1571
HM-22	Ru-257	<i>Heterophrys</i> - подобный организм	EukA-EukB	2006
HF-47	Ru-256	<i>Marophrys nikolaevi</i>	18sFu-18SRu	2248
HF-31	Ru-108	<i>Marophrys nikolaevi</i>	18sFu-18SRu	1890
HMzp-1	Vn-20	<i>'Choanocystis'</i> sp. 6	Thx25F-S14R; S14F-Helio1979R	1134
HMzp-2	Kr-1	<i>Pterocystis jongsooparkii</i>	25F-1801R	1897
HM-4Z	Ru-142	<i>Pterocystis</i> sp. 5	25F-1801R	1692
HM-5Z	Ru-142	<i>Panacanthocystida</i> sp.	Thx25F-Helio1979R	1675
HM-M1	Mv-1	<i>Raphydista</i> sp. 1	EukA-EukB	1743
HM-8Z	Ru-141	<i>Marophrys nikolaevi</i>	Thx25F-Helio1979R	1402
Pt.M-1Z	Ru-91	<i>Pterocystis jongsooparkii</i>	Thx25F-Helio1979R	1619

## Приложение 2. Характеристика отобранных проб

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
<b>Беларусь (Беларусь)</b>						
Vy-1	бол. Ельня	Бентос	Витебская обл. (Віцебская вобласць)	2019	55°34'14.7"N, 27°52'03.7"E	-
<b>Китай (中國)</b>						
Cn-1	зал. Мирс (大鵬灣). Южно-Китайского моря	Интерстициальная жидкость песчаного пляжа	пров. Гуандун (广东)	2020	22°35'40.6"N, 114°18'12.8"E	-
<b>Вьетнам (Việt Nam)</b>						
Vn-1	Пещера Бабе, река Ханг	Бентос с глубины 1 м, среди злаков, мелкий песок	пров. Баккан (Вас Кан)	19.03.2019	22°27'44.7"N, 105°39'12.4"E	T=19.9°C; pH=8.29; tds=89 ppm; EC=179 µS/cm; DO=9.96 ppm
Vn-2	р. Ханг	Бентос с глубины 2 м, глина	пров. Баккан (Вас Кан)	19.03.2019	22°26'57.2"N, 105°36'41.3"E	T=20°C; pH=7.99; tds=93 ppm; EC=187 µS/cm; DO=10.09 ppm
Vn-3	впадение реки Ханг в оз. Бабе	Бентос у берега среди злаков, песок	пров. Баккан (Вас Кан)	19.03.2019	22°26'45.0"N, 105°36'40.6"E	T=20.4°C; pH=8.21; tds=92 ppm; EC=185 µS/cm; DO=9.82 ppm
Vn-4	оз. Бабе (Hồ Ba Bê)	Бентос с глубины 7 м., мелкий песок	пров. Баккан (Вас Кан)	19.03.2019	22°26'43.4"N, 105°36'59.7"E	T=20.5°C; pH=8.31; tds=92 ppm; EC=185 µS/cm; DO=9.89 ppm
Vn-5	оз. Бабе (Hồ Ba Bê)	Бентос с глубины 1.5 м, растительный опад	пров. Баккан (Вас Кан)	19.03.2019	22°26'51.3"N 105°37'02.3"E	T=20.3°C; pH=7.88; tds=157 ppm; EC=314 µS/cm; DO=10.45 ppm
Vn-6	оз. Бабе (Hồ Ba Bê)	Бентос у берега среди зарослей тростника, мелкий песок, растительный опад	пров. Баккан (Вас Кан)	19.03.2019	22°23'43.1"N 105°37'58.2"E	T=21.7°C; pH=7.88; tds=87 ppm; EC=174 µS/cm; DO=9.0 ppm

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Vn-7	оз. Бабе (Hồ Ba Bè)	Бентос у зарослей тростника	пров. Баккан (Bạc Kạn)	21.03.2019	22°24'15.8"N 105°36'08.9"E	T=25.3°C; pH=8.14; tds=106 ppm; EC=213 µS/cm; DO=7.38 ppm
Vn-8	безымянное озеро	Бентос, песок, глина	пров. Хоа Бин (Hòa Bình)	25.03.2019	20°23'38.5"N 105°33'04.0"E	T=23.8°C; pH=8.41; tds=146 ppm; EC=291 µS/cm; DO=6.54 ppm
Vn-9	Нац. парк Кукфьонг (Cúc Phương), влажный тропический лес	Влажный мох на поваленном дереве	пров. Ниньбинь (Ninh Bình)	27.03.2019	20°16'37.3"N 105°40'13.5"E	T=21.8°C; pH=8.11
Vn-10	оз. Хо Ба (Hồ Ba)	Бентос у берега острова, камни, глина, детрит	пров. Ниньбинь (Ninh Bình)	26.03.2019	20°17'09.7"N 105°43'20.8"E	T=22.5°C; pH=8.64; tds=88 ppm; EC=176 µS/cm; DO=9.55 ppm
Vn-11	Нац. парк Кукфьонг (Cúc Phương), влажный тропический лес	Лужа на камне с опавшей листвой	пров. Ниньбинь (Ninh Bình)	27.03.2019	20°16'02.8"N 105°40'44.0"E	T=20.3°C; pH=8.49; tds=332 ppm; EC=664 µS/cm; DO=10.24 ppm
Vn-12	Водно-болотный заповедник Ван Лонг (Vân Long)	Планктон в пещере	пров. Ниньбинь (Ninh Bình)	29.03.2019	20°21'51.7"N 105°53'17.7"E	T=24.3°C; pH=7.82; tds=164 ppm; EC=328 µS/cm; DO=5.36 ppm
Vn-13	оз. Хо Ба (Hồ Ba)	Бентос заболоченного берега на глубине 40 см, глинистый песок	пров. Ниньбинь (Ninh Bình)	26.03.2019	20°17'31.5"N 105°42'52.9"E	T=21.7°C; pH=8.6; tds=91 ppm; EC=182 µS/cm; DO=8.79 ppm
Vn-14	Водно-болотный заповедник Ван Лонг (Vân Long)	Перефитон на разливе, макрофиты на глубине 70 см	пров. Ниньбинь (Ninh Bình)	29.03.2019	20°21'44.3"N 105°53'16.4"E	T=27.8°C; pH=8.15; tds=163 ppm; EC=326 µS/cm; DO=8.13 ppm
Vn-15	Пересыхающий безымянный пруд, Нац. парк Кукфьонг (Cúc Phương)	Перефитон на <i>Ceratophyllum</i> sp.	пров. Ниньбинь (Ninh Bình)	28.03.2019	20°19'18.2"N 105°37'36.8"E	T=27.0°C; pH=8.7; tds=78 ppm; EC=155 µS/cm; DO=7.36 ppm
Vn-16	Водно-болотный заповедник Ван Лонг (Vân Long)	Бентос на глубине 1 м, черный детрит	пров. Ниньбинь (Ninh Bình)	29.03.2019	20°21'56.1"N 105°53'08.8"E	T=26.4°C; pH=7.83; tds=176 ppm; EC=353 µS/cm; DO=4.15 ppm

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Vn-17	Пересыхающий прудик на лесном ручье, Нац. парк Кукфьонг (Cúc Phương)	Бентос	пров. Ниньбинь (Ninh Binh)	28.03.2019	20°17'19.3"N 105°40'13.7"E	T=20.1°C; pH=8.47; tds=178 ppm; EC=356 µS/cm; DO=4.67 ppm
Vn-18	Прудик на лесном ручье, Нац. парк Кукфьонг (Cúc Phương)	Бентос, мелкий песок, ил, камни	пров. Ниньбинь (Ninh Binh)	28.03.2019	20°20'59.8"N 105°36'10.6"E	T=20.9°C; pH=8.57; tds=194 ppm; EC=389 µS/cm; DO=7.29 ppm
Vn-19	Пересыхающий безымянный пруд, Нац. парк Кукфьонг (Cúc Phương)	Бентос, ил, песок	пров. Ниньбинь (Ninh Binh)	28.03.2019	20°19'18.1"N 105°37'36.5"E	T=25.2°C; pH=8.03; tds=127 ppm; EC=254 µS/cm; DO=8.08 ppm
Vn-20	Пляж бухты Халонг (Ha Long), Южно-Китайское море	Бентос, песок	пров. Куанг Нин (Quảng Ninh)	2019	20°56'50.6"N 107°03'14.2"E	-
Vn-21	вдхр. Нуикок (Hồ Núi Cốc)	Бентос, крупные камни, песок	пров. Тхайнгуен (Thái Nguyên)	14.03.2019	21°35'45.3"N 105°40'31.3"E	T=28.3°C; pH=6.99; tds=46 ppm; EC=92 µS/cm; DO=10.37 ppm
Vn-22	оз. Конгдат (Hồ Cống Đát)	Прибрежный бентос, камни, песок, детрит	пров. Тхайнгуен (Thái Nguyên)	17.03.2019	21°42'13.5"N 105°36'17.5"E	T=21.2°C; pH=7.23; tds=95 ppm; EC=191 µS/cm; DO=5.35 ppm
Vn-23	оз. Баолин (Hồ Bảo Lĩnh)	Планктон	пров. Тхайнгуен (Thái Nguyên)	16.03.2019	21°54'35.1"N 105°34'59.9"E	T=22.3°C; pH=7.63; tds=22 ppm; EC=45 µS/cm; DO=9.25 ppm
Vn-24	оз. Баолин (Hồ Bảo Lĩnh)	Прибрежный бентос, песок, ил	пров. Тхайнгуен (Thái Nguyên)	16.03.2019	21°54'15.0"N 105°34'39.3"E	T=22.2°C; pH=7.58; tds=24 ppm; EC=48 µS/cm; DO=8.30 ppm
Vn-25	Заболоченное оз. Дьентиет (Hồ Điện Trìệt)	Бентос, детрит	пров. Виньфук (Vĩnh Phúc)	01.04.2019	21°22'25.4"N 105°24'38.2"E	T=27.0°C; pH=7.11; tds=36 ppm; EC=72 µS/cm; DO=8.92 ppm
Vn-26	Безымянное вдхр.	Бентос, наилок	пров. Виньфук (Vĩnh Phúc)	02.04.2019	21°21'47.5"N 105°40'24.4"E	T=22.8°C; pH=7.72; tds=17 ppm; EC=34 µS/cm; DO=7.34 ppm
Vn-27	Безымянное вдхр.	Бентос у берега, заросли осок, камни	пров. Виньфук (Vĩnh Phúc)	02.04.2019	21°26'00.1"N 105°35'41.9"E	T=25.8°C; pH=8.14; tds=34 ppm; EC=68 µS/cm; DO=6.38 ppm

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Vn-28	Ручей впадающий в вдхр. Виньнинь (Vĩnh Ninh)	Бентос, крупная галька, песок, детрит	пров. Виньфук (Vĩnh Phúc)	01.04.2019	21°32'31.5"N 105°32'13.3"E	T=23.1°C; pH=8; tds=10 ppm; EC=20 µS/cm; DO=7.79 ppm
Vn-29	вдхр. Фуинь (Hồ Phú Ninh)	Планктон	пров. Куангнам (Quảng Nam)	27.05.2009	15°27'57.1"N 108°24'14.7"E	-
Vn-30	вдхр. Дабан (Hồ Đá Bàn)	Планктон	пров. Кханьхоа (Khánh Hòa)	24.04.2009	12°38'54.0"N 109°06'34.0"E	-
Vn-31	вдхр. Суойтрау (Hồ Suối Trâu)	Бентос	пров. Кханьхоа (Khánh Hòa)	28.01.2008	12°30'06.4"N 109°02'24.7"E	-
Vn-32	Безымянный пр. в пойме р. Сонгкай (Sông Cáy)	Бентос	пров. Кханьхоа (Khánh Hòa)	16.10.2010	12°16'57.5"N 109°00'17.0"E	T=29°C; pH=6.6; tds=74 ppm
Vn-33	вдхр. Каудой (Cầu Đới)	Бентос	пров. Кханьхоа (Khánh Hòa)	25.11.2010	12°15'17.8"N 109°05'19.4"E	T=30°C; pH=6.7; tds=120 ppm
Vn-34	Безымянный пруд на полуострове Камрань (Cam Ranh)	Бентос	пров. Кханьхоа (Khánh Hòa)	13.11.2010	12°04'58.7"N 109°11'07.0"E	T=29°C; pH=5.7; tds=25 ppm
Vn-35	Безымянный пруд на полуострове Камрань (Cam Ranh)	Бентос	пров. Кханьхоа (Khánh Hòa)	13.11.2010	12°02'08.0"N 109°12'09.0"E	-
Vn-36	Безымянный пруд на полуострове Камрань (Cam Ranh)	Планктон	пров. Кханьхоа (Khánh Hòa)	13.11.2010	12°01'57.0"N 109°12'09.0"E	T=29°C; tds=54 ppm
Vn-37	Безымянный пруд на полуострове Камрань (Cam Ranh)	Планктон	пров. Кханьхоа (Khánh Hòa)	13.11.2010	11°59'02.4"N 109°12'05.4"E	T=28°C; pH=6.9; tds=326 ppm
Vn-38	оз. Баучим (Bàu Chim)	Бентос	пров. Донгнай (Đông Nai)	09.09.2010	11°28'26.1"N 107°20'34.0"E	T=28°C; pH=5.9; tds=22 ppm
Vn-39	Временный водоем в корнях <i>Tetrameles</i> в нац. парке Катъен (Cát Tiên)	Перефитон	пров. Донгнай (Đông Nai)	21.11.2010	11°27'03.4"N 107°21'51.6"E	pH=7.0; tds=1031 ppm
Vn-40	Временный водоем в корнях <i>Tetrameles</i> в нац. парке Катъен (Cát Tiên)	Перефитон	пров. Донгнай (Đông Nai)	21.11.2010	11°27'03.4"N 107°21'51.6"E	pH=6.5; tds=137 ppm

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Vn-41	Временный водоем в нац. парке Катъен (Cát Tiên)	Бентос на глубине 30 см	пров. Донгнай (Đồng Nai)	24.11.2010	11°26'45.1"N 107°23'11.0"E	T=27°C; pH=6.1; tds=21 ppm
Vn-42	Временный водоем в нац. парке Катъен (Cát Tiên)	Бентос	пров. Донгнай (Đồng Nai)	13.05.2013	11°26'45.1"N 107°23'11.0"E	T=35°C; pH=6.7; tds=146 ppm
Vn-43	Временный водоем в нац. парке Катъен (Cát Tiên)	Бентос на глубине 50 см	пров. Донгнай (Đồng Nai)	22.11.2010	11°26'39.6"N 107°23'44.3"E	T=26°C; pH=5.7; tds=97 ppm
Vn-44	Временный водоем в нац. парке Катъен (Cát Tiên)	Бентос на глубине 20 см	пров. Донгнай (Đồng Nai)	22.11.2010	11°26'19.1"N 107°25'21.8"E	T=26°C; pH=5.8; tds=101 ppm
Vn-45	Временный водоем в нац. парке Катъен (Cát Tiên)	Бентос	пров. Донгнай (Đồng Nai)	23.11.2010	11°26'15.8"N 107°25'37.1"E	T=27°C; pH=7.2; tds=112 ppm
Vn-46	вдхр. Датон (Hồ Đa Tôn)	Бентос	пров. Донгнай (Đồng Nai)	24.11.2010	11°19'33.5"N 107°28'46.3"E	T=29°C; pH=6.5; tds=33 ppm
<b>Казахстан (Қазақстан)</b>						
Kz-1	оз. Щучье (Шортанкөл)	Бентос среди прибрежных водных макрофитов	Акмолинская обл. (Ақмола облысы)	авг.18	52°58'19.60"N 70°14'35.20"E	-
Kz-2	оз. Большое Чебачье (Үлкен Шабакты)	Бентос среди прибрежных водных макрофитов	Акмолинская обл. (Ақмола облысы)	авг.18	53°06'53.00"N 70°15'00.70"E	-
<b>Мальдивы (ދިވެހިރާއްޖެ)</b>						
Mv-1	Лаккадивское море (Мальдивы)	Бентос песчаного пляжа о. Расду	аттол Алиф-Алиф (ދިވެހިރާއްޖޭގެ ޖުމްހޫރިއްޔާ)	2019	4°15'36.1"N 72°59'31.7"E	-
<b>Монголия (Монгол Улс)</b>						
Mn-1	р. Шарыngoл	Бентос	Аймак Дархан-Уул (ᠳᠠᠷᠬᠠᠨ ᠤᠯᠤᠰ)	2018	49°14'47"N 106°25'23"E	-

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Mn-2	р. Хуйтний гол, верховья	Бентос	Аймак Дархан-Уул (ᠠᠶᠢᠮᠠᠭ ᠳᠠᠷᠬᠠᠨ ᠠᠭᠤᠯ)	2018	49°15'13"N 106°42'49"E	-
Mn-3	р. Шаазгайт гол	Бентос	Аймак Дархан-Уул (ᠠᠶᠢᠮᠠᠭ ᠳᠠᠷᠬᠠᠨ ᠠᠭᠤᠯ)	2018	49°15'35"N 106°27'05"E	-
Mn-4	р. Гахайтын гол	Бентос	Аймак Дархан-Уул (ᠠᠶᠢᠮᠠᠭ ᠳᠠᠷᠬᠠᠨ ᠠᠭᠤᠯ)	2018	49°09'57"N 106°40'06"E	-
Mn-5	устье р. Боро гол	Бентос	Аймак Сэлэнгэ (ᠰᠡᠯᠡᠩᠭᠡ ᠠᠶᠢᠮᠠᠭ)	2018	48°52'03.25"N 106°15'37.93"E	-
Mn-6	р. Боро гол	Бентос	Аймак Сэлэнгэ (ᠰᠡᠯᠡᠩᠭᠡ ᠠᠶᠢᠮᠠᠭ)	2018	48°46'18"N 106°16'54"E	-
Mn-7	устье р. Хуйтний гол	Бентос	Аймак Сэлэнгэ (ᠰᠡᠯᠡᠩᠭᠡ ᠠᠶᠢᠮᠠᠭ)	2018	49°33'26"N 106°15'41"E	-
Mn-8	р. Захван	Бентос на литорали	Аймак Говь-Алтай (ᠭᠣᠪᠢ ᠠᠯᠲᠠᠢ ᠠᠶᠢᠮᠠᠭ)	14.08.2013	46°39'43.2"N 96°52'32.3"E	T=28.8 °C, pH=5.66, EC=12 μS/cm.
<b>Россия</b>						
Ru-1	оз. Телецкое	Бентос у берега	респ. Алтай	2019	51°47'09.8"N 87°14'58.4"E	-
Ru-2	бол. Удебное	Озерцо (очень глубокое. с матами <i>S. rostrata-S. fallax</i> ), бентос	Архангельская обл.	09.08.2015	64°32'51.7"N 43°22'01.3"E	T=16°C
Ru-3	бол. Третье	Болотный ручей, бентос	Архангельская обл.	07.08.2015	64°33'17.6"N 43°20'19.5"E	T=15°C
Ru-4	бол. Третье	Болотный ручей, планктон	Архангельская обл.	07.08.2015	64°33'17.6"N 43°20'19.5"E	T=15°C
Ru-5	бол. "низинное"	Межкочья низинного болота, участки с гипновыми мхами ( <i>Calliergon</i> sp.)	Архангельская обл.	07.08.2015	64°33'21.5"N 43°19'14.9"E	T=13°C



Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-6	бол. Низинное	Межкочья низинного болота, участки без гипновых мхов	Архангельская обл.	07.08.2015	64°33'21.5"N 43°19'14.9"E	T=13°C
Ru-7	бол. Велболото	Мочажины шейхцериево-печёночниковые, обводнённые участки	Архангельская обл.	11.08.2015	64°36'34.3"N 43°14'38.5"E	T=18°C
Ru-8	о. Чамп, Земля Франца Иосифа	Мох с камней на побережье (70 м от уреза воды)	Архангельская обл.	3 декада июля 2019	80°37'46.8"N 56°53'45.5"E	-
Ru-9	р. Убля	Бентос у берега	Белгородская обл.	28.03.2014	51°16'23.89"N 37°55'30.09"E	T=3–8°C
Ru-10	р. Грязная Потудань	Бентос у берега	Белгородская обл.	28.03.2014	51°6'4.32"N 38°22'1.66"E	T=3 –8°C
Ru-11	р. Котёл	Бентос у берега	Белгородская обл.	28.03.2014	51°10'23.38"N 37°57'55.92"E	T=3–8°C
Ru-12	вдхр. Старооскольское	Бентос у берега	Белгородская обл.	18.04.2014	51°22'56.56"N 37°47'29.86"E	T=9°C
Ru-13	запруда р. Тванка	Бентос у берега	Брянская обл.	20.07.2018	52°24'49.0"N 34°48'29.4"E	T=27°C; pH=9.39; tds=108 ppm
Ru-14	р. Волосавка	Перефитон с бревна опоры моста	Брянская обл.	22.07.2018	53°07'59.7"N 34°07'49.6"E	T=19.8°C; pH=7.9; tds=227 ppm
Ru-15	р. Десна	Бентос у берега	Брянская обл.	21.07.2018	53°13'28.0"N 34°22'00.9"E	T=23.1°C; pH=7.9; tds=152 ppm
Ru-16	р. Волонча	Бентос у берега	Брянская обл.	21.07.2018	53°12'18.5"N 34°17'20.6"E	T=16°C; tds=290 ppm
Ru-17	р. Таенка	Бентос у берега	респ. Бурятия	14.07.2018	51°46'26.4"N 102°56'59.0"E	-
Ru-18	р. Кынгарга	Бентос у берега	респ. Бурятия	12.07.2018	51°54'53.24"N 102°25'35.62"E	-
Ru-19	р. Иркут	Бентос у берега, песок	респ. Бурятия	12.07.2018	51°43'01.10"N 102°34'58.94"E	-

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-20	р. Зун-Мурэн	Бентос у берега	респ. Бурятия	2018	51°43'45.79"N 102°51'49.76"E	-
Ru-21	Термальный источник в Хакусах	Лужа рядом с основным выходом термальной воды, бентос	респ. Бурятия	31.08.2019	55°21'34.5"N 109°49'40.6"E	T=32–42°C
Ru-22	Давшинский термальный источник	Ручей ниже основного выхода термальной воды, бентос	респ. Бурятия	30.08.2019	54°21'23.0"N 109°29'58.7"E	T=33.7°C
Ru-23	Котельниковский термальный источник	Русло ручья с цианобактериальными матами, бентос	респ. Бурятия	01.09.2019	55°03'57.7"N 109°06'22.0"E	T=42°C
Ru-24	Котельниковский термальный источник	Лужа в траве, сообщество <i>Eleocharis palustris</i>	респ. Бурятия	01.09.2019	55°03'57.7"N 109°06'22.0"E	T=43°C
Ru-25	Котельниковский термальный источник	Бентос в русле ручья, скопления <i>Spirogyra</i>	респ. Бурятия	01.09.2019	55°03'57.7"N 109°06'22.0"E	T=31.5°C
Ru-26	оз. Большой Сун-Курук	Бентос у берега	респ. Бурятия	11.07.2020	52°16'48.4"N 110°01'07.8"E	-
Ru-27	оз. Аршан	Бентос у берега	респ. Бурятия	12.07.2020	52°46'32.2"N 111°42'20.1"E	-
Ru-28	минеральный ручей ниже источников	Бентос	респ. Бурятия	08.08.2020	51°55'00.2"N 102°25'37.9"E	T=19.3°C
Ru-29	оз. Чистое	Перифитон со стеблей <i>Typha latifolia</i>	Воронежская обл.	23.06.2014	51°48'35.07"N 39°23'52.06"E	-
Ru-30	р. Ольховатка	Бентос у берега	Воронежская обл.	2014	50°16'56.43"N 39°18'26.11"E	-
Ru-31	пр. Терновое	Бентос у берега	Воронежская обл.	19.10.2014	50°58'9.81"N 39° 0'3.49"E	-
Ru-32	пр. Малый	Бентос у берега	Воронежская обл.	19.10.2014	50°32'40.00"N 39°48'21.42"E	-

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-33	пр. Старый Птичник	Бентос у берега	Воронежская обл.	19.10.2014	50°34'45.94"N 39°42'45.51"E	-
Ru-34	пр. Нижний Ильич	Бентос у берега	Воронежская обл.	19.10.2014	50°30'45.72"N 39°35'24.75"E	-
Ru-35	пр. Третий	Бентос у берега	Воронежская обл.	19.10.2014	50°31'41.61"N 39°34'46.57"E	-
Ru-36	р. Черная Калитва	Бентос у берега	Воронежская обл.	2014	50°16'26.55"N 39°17'15.37"E	-
Ru-37	пр. Дегтярка	Бентос у берега	Воронежская обл.	11.10.2014	50°36'23.67"N 39°44'44.42"E	-
Ru-38	р. Сухая Россошь	Бентосная проба у берега	Воронежская обл.	11.10.2014	50°26'59.37"N 39°37'43.04"E	-
Ru-39	пр. Верхний Ильич	Бентос у берега	Воронежская обл.	11.10.2014	50°30'41.12"N 39°35'10.29"E	-
Ru-40	вдхр. Воронежское	Бентос у берега	Воронежская обл.	11.10.2014	51°39'19.17"N 39°12'53.61"E	-
Ru-41	Заболоченное оз.	Бентосная проба	Воронежская обл.	10.10.2014	50°50'50.22"N 39°06'07.03"E	-
Ru-42	р. Сухая Россошь (исток)	Перифитон с водных макрофитов	Воронежская обл.	29.03.2014	50°35'29.81"N 39°36'14.99"E	T=4–8°C
Ru-43	пр. Зеленый	Бентос, песчано-глинистое дно	Воронежская обл.	29.03.2014	50°36'48.17"N 39°33'2.38"E	T=4–8°C
Ru-44	р. Черная Калитва	Бентос у берега	Воронежская обл.	12.04.2014	50°11'4.80"N 39°33'14.38"E	T=6°C
Ru-45	вдхр. Воронежское	Бентос, песчаное дно	Воронежская обл.	22.03.2014	51°39'17.50"N 39°12'51.22"E	T=3–6°C
Ru-46	пр. Сотницкий	Бентос у берега	Воронежская обл.	25.03.2014	50°46'59.73"N 39°22'24.61"E	-
Ru-47	р. Колотушка	Бентос у берега	Воронежская обл.	28.03.2014	51°35'26.71"N 38°35'11.67"E	T=3–8°C
Ru-48	р. Гнилая Россошь	Бентос у берега	Воронежская обл.	12.04.2014	50°22'59.55"N 39°36'21.21"E	T=5°C

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-49	р. Сухая Россошь	Бентос у берега	Воронежская обл.	12.04.2014	50°11'20.73"N 39°33'22.24"E	T=6°C
Ru-50	оз. Черепашье	Бентос у берега	Воронежская обл.	23.06.2014	51°49'12.06"N 39°24'38.65"E	
Ru-51	пр. Нижнедевицкий	Бентос у берега	Воронежская обл.	18.04.2014	51°33'53.33"N 38°22'0.85"E	T=15°C
Ru-52	р. Ольшанка	Бентос у берега	Воронежская обл.	28.03.2014	51°34'7.73"N 38°28'20.28"E	T=3–8°C
Ru-53	р. Красная	Бентос у берега	Воронежская обл.	28.04.2015	51°16'54.58"N 39°37'31.82"E	T=8°C
Ru-54	р. Потудань	Бентос у берега	Воронежская обл.	28.04.2015	51°01'53.01"N 38°59'11.46"E	T=4°C
Ru-55	оз. Лопатино	Мочажина между кочками осоки, бентос	Воронежская обл.	01.05.2015	50°43'08.94"N 39°46'25.16"E	T=17°C
Ru-56	бол. Клюквенное-1	Выжимка сфагнома	Воронежская обл.	16.07.2016	51°49'40.53"N 39°25'12.00"E	-
Ru-57	бол. Клюквенное-2	Выжимка сфагнома	Воронежская обл.	22.08.2017	51°48'56.9"N 39°23'38.4"E	T=25°C; pH=5.1; tds=118 ppm
Ru-58	бол. Клюквенное-3	Выжимка сфагнома	Воронежская обл.	22.08.2017	51°49'32.7"N 39°25'08.8"E	T=28°C; pH=5.0; tds=60 ppm
Ru-59	оз. Черепашье	Перифитон с водных макрофитов	Воронежская обл.	20.08.2017	51°49'12.4"N 39°24'38.7"E	T=28°C; pH=6.7; tds=70 ppm
Ru-60	оз. Маклок	Бентос, песок	Воронежская обл.	20.08.2017	51°48'31.0"N 39°24'50.6"E	T=29°C; pH=7.6; tds=71 ppm
Ru-61	оз. Маклок	Перифитон с водных макрофитов	Воронежская обл.	20.08.2017	51°48'31.0"N 39°24'50.6"E	T=29°C; pH=7.6; tds=71 ppm
Ru-62	оз. Чистое	Бентос, песок	Воронежская обл.	20.08.2017	51°48'36.3"N 39°23'51.9"E	T=27°C; pH=7.5; tds=62 ppm
Ru-63	оз. Чистое	Перифитон с водных макрофитов	Воронежская обл.	20.08.2017	51°48'36.3"N 39°23'51.9"E	T=27°C; pH=7.5; tds=62 ppm

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-64	оз. Чистое	Перифитон с водных макрофитов	Воронежская обл.	20.08.2017	51°48'36.3"N 39°23'51.9"E	T=27°C; pH=7.5; tds=62 ppm
Ru-65	бол. Клюквенное-1	Выжимка сфагнома	Воронежская обл.	21.08.2017	51°48'56.7"N 39°23'37.6"E	T=19°C; pH=4.4; tds=41 ppm
Ru-66	бол. Клюквенное-1	Перифитон с водных макрофитов	Воронежская обл.	21.08.2017	51°48'56.7"N 39°23'37.6"E	T=19°C; pH=4.4; tds=41 ppm
Ru-67	р. Усмань	Перифитон с водных макрофитов	Воронежская обл.	20.08.2017	51°48'42.7"N 39°23'03.3"E	T=23°C; pH=8.1; tds=382 ppm
Ru-68	р. Усмань	Бентос, песок	Воронежская обл.	20.08.2017	51°48'42.7"N 39°23'03.3"E	T=23°C; pH=8.1; tds=382 ppm
Ru-69	оз. Восьмерка	Перифитон с водных макрофитов	Воронежская обл.	20.08.2017	51°48'45.4"N 39°22'54.2"E	T=23°C; pH=8.1; tds=256 ppm
Ru-70	оз. Восьмерка	Планктон	Воронежская обл.	20.08.2017	51°48'45.4"N 39°22'54.2"E	T=23°C; pH=8.1; tds=256 ppm
Ru-71	оз. Круглое	Планктон	Воронежская обл.	20.08.2017	51°48'46.5"N 39°22'44.5"E	T=22°C; pH=8.2; tds=231 ppm
Ru-72	оз. Круглое	Перифитон с водных макрофитов	Воронежская обл.	20.08.2017	51°48'46.5"N 39°22'44.5"E	T=22°C; pH=8.2; tds=231 ppm
Ru-73	оз. Чистое	Перифитон с водных макрофитов	Воронежская обл.	09.07.2017	51°01'53.2"N 38°59'12.9"E	T=20.2°C
Ru-74	оз. Маклок	Перифитон с водных макрофитов	Воронежская обл.	09.07.2017	51°48'33.1"N 39°24'50.6"E	T=23.1°C
Ru-75	р. Свиноуха	Бентос у берега	Воронежская обл.	03.07.2018	50°09'06.96"N 39°33'04.85"E	T=18–19°C
Ru-76	р. Дон	Бентос у берега	Воронежская обл.	26.06.2018	50°42'48.2"N 39°46'08.0"E	-
Ru-77	р. Дон	Бентос у берега	Воронежская обл.	05.07.2018	50°28'53.30"N 40°01'43.60"E	-
Ru-78	р. Дон	Бентос у берега	Воронежская обл.	05.07.2018	50°31'59.30"N 40°00'35.80"E	-
Ru-79	р. Толучеевка	Бентос у берега	Воронежская обл.	29.07.2018	50°24'18.95"N 41°00'04.11"E	-
Ru-80	п. Таборный	Бентос у берега	Воронежская обл.	03.07.2018	49°58'32.27"N 39°38'50.74"E	T=20°C

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-81	затон р. Усманка	Бентос на глубине 1.8 м, ил	Воронежская обл.	23.06.2018	51°44'01.3"N 39°19'22.3"E	-
Ru-82	р. Сухая Россошь	Бентос у берега	Воронежская обл.	03.07.2018	50°12'49.74"N 39°32'51.14"E	T=18–19°C
Ru-83	р. Богучарка	Бентос у берега	Воронежская обл.	03.07.2018	49°45'29.81"N 39°50'28.25"E	T=18–19°C
Ru-84	затон р. Усманка	Перифитон с глубины 1.5 м, <i>Elodea</i> sp., <i>Chara</i> sp.	Воронежская обл.	23.06.2018	51°43'57.9"N 39°19'21.4"E	-
Ru-85	р. Усманка	Перифитон с <i>Nuphar</i> sp.	Воронежская обл.	01.07.2018	51°48'47.90"N 39°22'59.30"E	T=22°C; pH=7.71; tds=329 ppm
Ru-86	оз. Черепашье	Бентос у берега, детрит	Воронежская обл.	02.07.2018	51°49'12.06"N 39°24'38.65"E	-
Ru-87	безымянный ручей	Влажная почва в русле ручья поросшая <i>Equisetum arvense</i> и <i>Typha latifolia</i>	Воронежская обл.	22.06.2018	51°32'06.40"N 38°45'08.70"E	-
Ru-88	р. Сухая Россошь	Бентос у берега, песок	Воронежская обл.	29.03.2019	50°12'49.4"N 39°32'49.7"E	-
Ru-89	пруд-охладитель Нововоронежской АЭС	Бентос у берега, песок	Воронежская обл.	2019	51°18'30.0"N 39°12'20.7"E	-
Ru-90	р. Колотушка	Бентос у берега	Воронежская обл.	2019	51°35'26.71"N 38°35'11.67"E	-
Ru-91	Каспийское море	Интерстициальная жидкость на ракушечном пляже	Респ. Дагестан	06.05.2022	42°06'23.9"N 48°17'23.6"E	-
Ru-92	Оз. Байкал	Бентос у берега, глубина 0.3 м	Иркутская обл.	24.08.2013	51°55'33.68"N 105°14'38.43"E	T=12°C
Ru-93	р. Баксан	Бентос между камнями у берега	Респ. Кабардино-Балкария	04.05.2022	43°17'16.6"N 42°42'35.8"E	-
Ru-94	Оз. Круглое	Бентос	респ. Карелия	23.06.2015	66°20'29.3"N 33°36'07.2"E	-

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-95	бол. "Дальнее"	Мочажина вахтово-сфагновая, бентос	респ. Карелия	21.06.2015	66°20'26.3"N 33°32'40.2"E	-
Ru-96	бол. №1	Проточная топь аапа болота, бентос	респ. Карелия	20.06.2015	66°21'17.5"N 33°34'07.4"E	-
Ru-97	бол. №1	Проточная топь аапа болота, планктон	респ. Карелия	20.06.2015	66°21'17.5"N 33°34'07.4"E	-
Ru-98	Белое море	Перефитон с фукусов	респ. Карелия	29.07.2019	66°31'11.8"N 32°58'47.8"E	-
Ru-99	болота бассейна р. Черная	Перифитон со сфагнума	респ. Карелия	30.07.2019	66°31'19.7"N 32°57'02.7"E	-
Ru-100	болота бассейна р. Черная	Перифитон со сфагнума	респ. Карелия	01.08.2019	66°31'37.7"N 32°52'31.0"E	-
Ru-101	болота бассейна р. Черная	Перифитон со сфагнума	респ. Карелия	01.08.2019	66°31'13.6"N 32°50'36.4"E	-
Ru-106	Белое море (о. Покормёжный)	каменистая литораль	Респ. Карелия	08.09.2022	66°28'56.3"N 33°30'37.6"E	-
Ru-107	Карадагская балка	Почва пересохшего ручья Карадагской балки у г. Сюрю-Кая	респ. Крым	14.08.2016	44°56'39.2"N 35°13'06.4"E	-
Ru-108	бух. Казачья	Перефитон, бентос	респ. Крым	01.09.2017	44°34'18.8"N 33°24'40.2"E	-
Ru-109	бух. Солёная	Перифитон с <i>Phragmites australis</i>	респ. Крым	01.09.2017	44°34'31.4"N 33°24'13.8"E	-
Ru-110	бух. Камышовая	Бентос, песок	респ. Крым	01.09.2017	44°34'59.8"N 33°25'27.1"E	-
Ru-111	бух. Карантинная	Бентос, песок, ил	респ. Крым	01.09.2017	44°36'44.3"N 33°29'58.1"E	-
Ru-112	бух. Круглая	Бентос	респ. Крым	01.09.2017	44°36'06.1"N 33°26'41.4"E	-
Ru-113	бух. Стрелецкая	Бентос, песок	респ. Крым	01.09.2017	44°36'13.0"N 33°28'09.5"E	-
Ru-114	р. Биюк-Карасу	Смыв с водных макрофитов	респ. Крым	24.09.2021	45°06'06.0"N, 34°36'59.5"E	-

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-115	Чёрное море	Бентос, песок и галька	респ. Крым	19.09.2021	44°33'20.4"N 33°24'33.6"E	-
Ru-116	Чёрное море	Смывы с водных макрофитов	респ. Крым	19.09.2021	44°36'35.9"N 33°27'28.2"E	-
Ru-117	Чёрное море, Старосеверная бухта	Бентос среди камней	респ. Крым	13.09.2021	44°37'36.0"N, 33°31'55.7"E	-
Ru-118	р. Салгир	Прибрежный бентос, песок	респ. Крым	24.09.2021	44°57'51.4"N 34°05'53.6"E	-
Ru-119	оз. Кучук-Аджиголь	Детрит среди тростника	респ. Крым	24.09.2021	45°06'03.5"N 35°27'02.3"E	37.7 ‰
Ru-120	Чёрное море, Феодосийский залив	Интерстициальная проба в песке	респ. Крым	24.09.2021	45°06'00.5"N 35°27'06.6"E	-
Ru-121	р. Кастора	Пересыхающее старое русло, бентос	Курская обл.	04.05.2013	51°46'38.01"N 38°10'20.76"E	T=14°C
Ru-122	р. Герасим	Бентос у берега	Курская обл.	28.03.2014	51°28'08.02"N 37°56'06.86"E	T=6°C
Ru-123	р. Сейм (Сейм-01)	Перифитон водных макрофитов	Курская обл.	18.07.2018	51°41'11.7"N 36°06'42.8"E	T=21°C; pH=8.03; tds=263 ppm
Ru-124	пр. Ушаковский	Перефитон с дерева и камней	Курская обл.	24.07.2018	51°48'15.9"N 36°16'24.5"E	T=24.1°C; pH=7.88; tds=197 ppm
Ru-123	р. Прутище	Бентос у берега, участок реки, заросший <i>Lemna minor</i>	Курская обл.	19.07.2018	51°46'23.2"N 35°13'42.3"E	T=21°C; pH=7.6; tds=167 ppm
Ru-124	р. Сейм	Перифитон водных макрофитов	Курская обл.	18.07.2018	51°38'26.0"N 35°19'20.8"E	T=22°C; pH=8.05; tds=303 ppm
Ru-125	р. Моква	Перифитон водных макрофитов	Курская обл.	17.07.2018	51°43'20.2"N 36°05'48.5"E	T=18°C; pH=7.61; tds=262 ppm
Ru-126	р. Кур	Бентос у берега	Курская обл.	17.07.2018	51°44'41.6"N 36°10'17.8"E	T=21°C; pH=7.8; tds=423 ppm
Ru-127	р. Тускарь	Перифитон водных макрофитов	Курская обл.	17.07.2018	51°44'35.3"N 36°12'51.6"E	T=21°C; pH=7; tds=179 ppm



Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-128	р. Платавка	Бентос в затоне с зарослями <i>Letna minor</i>	Курская обл.	20.07.2018	51°50'59.5"N 35°15'42.8"E	T=18°C; pH=7.76; tds=343 ppm
Ru-129	р. Апока	Перифитон водных макрофитов	Курская обл.	19.07.2018	51°40'03.6"N 35°17'05.1"E	T=21°C; pH=8; tds=253 ppm
Ru-130	р. Плевая Излегоща	Перифитон с камня и мха	Липецкая обл.	30.06.2018	52°05'17.40"N 39°29'02.30"E	T=20°C; pH=7.18; tds=271 ppm
Ru-131	р. Воронеж	Бентос у берега	Липецкая обл.	28.08.2018	53°00'34.8"N 39°53'55.6"E	-
Ru-132	оз. Силикатное	Бентос, песок	Липецкая обл.	03.08.2018	52°35'52.59"N 39°39'14.13"E	T=19°C
Ru-133	р. Снова	Бентос у берега	Липецкая обл.	2018	52°16'19.65"N 38°57'15.86"E	-
Ru-134	р. Птань	Бентос у берега	Липецкая обл.	2018	53°06'32.29"N 38°45'29.73"E	-
Ru-135	р. Становая Ряса	Бентос у берега	Липецкая обл.	28.08.2018	53°00'54.8"N 39°54'37.7"E	-
Ru-136	р. Боровица	Бентос, чернозем	Липецкая обл.	30.06.2018	52°13'38.60"N 39°34'34.40"E	T=22°C; pH=6.83; tds=296 ppm
Ru-137	р. Воронеж	Бентос у берега	Липецкая обл.	30.06.2018	52°09'58.40"N 39°22'46.90"E	-
Ru-138	р. Репец	Бентос у берега, песок	Липецкая обл.	30.06.2018	52°20'07.80"N 39°00'31.90"E	T=15°C; pH=7.29; tds=280 ppm
Ru-139	р. Вязовка	Бентос у берега	Липецкая обл.	30.06.2018	53°14'37.1"N 39°07'33.2"E	-
Ru-140	пр. Спешнево-Подлесное	Бентос у берега	Липецкая обл.	2018	53°08'00.21"N 39°01'35.27"E	-
Ru-141	Белое море	Бентос у берега, песок	Мурманская обл.	2020	66°34'38.6"N 34°56'54.5"E	-
Ru-142	Белое море	Бентос у берега, песок, галька	Мурманская обл.	2020	66°33'15.8"N 35°00'16.6"E	-

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-143	Баренцево море	Бентос у берега, песок	Мурманская обл.	2020	69°10'08.1"N 35°09'58.4"E	-
Ru-144	р. Кудьма	Бентос	Нижегородская обл.	23.11.2019	56° 09'19.5"N 44°03'32.89"E	T=1°C
Ru-145	р. Кудьма	Перифитон подо льдом	Нижегородская обл.	24.11.2019	56°09'19.6"N 44°05'36.6"E	T=1°C
Ru-146	р. Орлик	Перифитон с камней	Орловская обл.	23.07.2018	52°57'51.8"N 36°03'24.4"E	T=22.3°C; pH=7.66; tds=279 ppm
Ru-147	пр. Еропкино-Большак	Перифитон водных макрофитов	Орловская обл.	24.07.2018	52°44'55.5"N 36°17'55.2"E	T=23.4°C; pH=7.74; tds=185 ppm
Ru-148	р. Рыбница	Перифитон с камня	Орловская обл.	23.07.2018	52°52'57.1"N 36°02'25.0"E	T=19°C; pH=7.72; tds=319 ppm
Ru-149	р. Цон	Лужа в пойме, бентос, ил с желтым осадком	Орловская обл.	23.07.2018	52°54'14.2"N 35°59'21.3"E	T=21°C; tds=250 ppm
Ru-150	р. Ока	Бентос у берега	Орловская обл.	23.07.2018	52°59'55.1"N 36°04'43.7"E	T=22.1°C; pH=7.51; tds=284 ppm
Ru-151	р. Цон	Бентос у берега	Орловская обл.	23.07.2018	52°53'45.4"N 35°59'48.0"E	T=21.1°C; pH=7.64; tds=252 ppm
Ru-152	р. Путимец	Бентос у берега, ил	Орловская обл.	24.07.2018	52°45'41.1"N 36°4'44.9"E	T=16.6°C; pH=7.23; tds=307 ppm
Ru-153	р. Дон	Перифитон водных макрофитов	Ростовская обл.	14.01.2018	47°13'57.7812"N 39°49'59.865"E	-
Ru-154	почва м. Чукочий	Погребенный торф на глубине 40 см	респ. Саха (Якутия)	2016	70°03'53.9"N 159°44'06.6"E	-
Ru-155	оз. Кучак	Планктон центральной части озера	Тюменская обл.	14.06.2022	57°21'05.0"N 66°03'44.2"E	T=17.6°C; tds=218 мг/л; EC=289 μS/cm; DO=10.9 мг/л.
Ru-156	оз. Кучак	Планктон в зарослях <i>Nuphar lutea</i>	Тюменская обл.	14.06.2022	57°21'07.1"N 66°03'07.2"E	T=17.1°C; tds=216 мг/л; EC=282 μS/cm; DO=12.11 мг/л.
Ru-157	оз. Кучак	Бентос у берега, песок	Тюменская обл.	14.06.2022	57°20'58.2"N 66°03'33.0"E	T=17.5°C; tds=215 мг/л; EC=283 μS/cm; DO=13.58 мг/л.

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-158	оз. Чертанкуль	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	14.06.2022	57°19'30.1"N 66°02'20.2"E	T=17.2°C; tds=14 мг/л; EC=19 μS/cm; DO=10.15 мг/л.
Ru-159	оз. Чертанкуль	Планктон в окне в сплаvine	Тюменская обл.	14.06.2022	57°19'32.8"N 66°02'18.9"E	T=6.5°C; tds=39 мг/л; EC=38 μS/cm; DO=5.13 мг/л.
Ru-160	оз. Чертанкуль	Перифитон в зарослях <i>Phragmites australis</i>	Тюменская обл.	14.06.2022	57°19'33.6"N 66°02'16.2"E	T=17.6°C; tds=13 мг/л; EC=18 μS/cm; DO=9.4 мг/л.
Ru-161	оз. Чертанкуль	Смыв с <i>Utricularias</i> sp. на краю сплавины	Тюменская обл.	14.06.2022	57°19'33.6"N 66°02'16.2"E	T=14.8°C; tds=18 мг/л; EC=22 μS/cm; DO=6.49 мг/л.
Ru-162	оз. Бол. Елейское	Планктон	Тюменская обл.	15.06.2022	57°28'49.0"N 66°12'17.6"E	T=21.3°C; tds=108 мг/л; EC=155 μS/cm; DO=9.63 мг/л.
Ru-163	оз. Бол. Елейское	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	15.06.2022	57°28'48.1"N 66°12'18.3"E	T=21.4°C; tds=104 мг/л; EC=149 μS/cm; DO=7.07 мг/л.
Ru-164	оз. Светлое	Планктон среди зарослей <i>Scirpus</i> sp.	Тюменская обл.	16.06.2022	57°52'08.2"N 68°20'52.7"E	T=19.8°C; tds=149 мг/л; EC=206 μS/cm; DO=10.26 мг/л.
Ru-165	оз. Светлое	Планктон в прибрежье	Тюменская обл.	16.06.2022	57°52'10.3"N 68°20'26.8"E	T=21.5°C; tds=128 мг/л; EC=183 μS/cm; DO=14.59 мг/л.
Ru-166	оз. Светлое	Выжимка <i>Sphagnum</i> sp.	Тюменская обл.	16.06.2022	57°51'56.9"N 68°20'16.7"E	T=19.3°C; tds=25 мг/л; EC=34 μS/cm; DO=7.63 мг/л.
Ru-167	оз. Черное	Прибрежный бентос	Тюменская обл.	16.06.2022	57°52'12.3"N 68°20'17.5"E	T=19.6°C; tds=3 мг/л; EC=4 μS/cm; DO=10.6 мг/л.
Ru-168	оз. Юрминское	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	17.06.2022	57°22'38.9"N 68°05'42.8"E	T=25.6°C; tds=212 мг/л; EC=330 μS/cm; DO=18.09 мг/л.
Ru-169	оз. Ушаково	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	17.06.2022	57°28'42.0"N 68°22'58.9"E	T=24.5°C; tds=147 мг/л; EC=224 μS/cm; DO=11.98 мг/л.
Ru-170	оз. Урашное	Планктон центральной части озера	Тюменская обл.	17.06.2022	57°28'42.0"N 68°22'58.9"E	-
Ru-171	оз. Урашное	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	17.06.2022	57°28'42.0"N 68°22'58.9"E	-
Ru-172	оз. Урашное	Бентос у берега	Тюменская обл.	17.06.2022	57°28'42.0"N 68°22'58.9"E	-
Ru-173	оз. Дикое	Планктон центральной части озера	Тюменская обл.	18.06.2022	57°54'53.7"N 69°20'22.9"E	T=25.5°C; tds=145 мг/л; EC=226 μS/cm; DO=10.5 мг/л.

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-174	оз. Дикое	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	18.06.2022	57°55'25.8"N 69°20'02.7"E	T=25.5°C; tds=151 мг/л; EC=235 μS/cm; DO=9.76 мг/л.
Ru-175	оз. Дикое	Бентос у берега	Тюменская обл.	18.06.2022	57°55'18.6"N 69°19'49.8"E	-
Ru-176	оз. Малое	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	18.06.2022	57°39'03.0"N 69°06'25.2"E	T=26.9°C; tds=33 мг/л; EC=53 μS/cm; DO=7.05 мг/л.
Ru-177	оз. Малое	Выжимка водной растительности	Тюменская обл.	18.06.2022	57°39'02.6"N 69°06'26.7"E	T=26.3°C; tds=36 мг/л; EC=57 μS/cm; DO=3.69 мг/л.
Ru-178	оз. Малый Кучум	Планктон центральной части озера	Тюменская обл.	19.06.2022	57°16'08.1"N 69°00'16.0"E	T=27.5°C; tds=26 мг/л; EC=41 μS/cm; DO=9.72 мг/л.
Ru-179	оз. Малый Кучум	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	19.06.2022	57°16'06.8"N 69°00'08.0"E	T=30.7°C; tds=31 мг/л; EC=54 μS/cm; DO=7.8 мг/л.
Ru-180	оз. Малый Кучум	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	19.06.2022	57°16'01.1"N 69°00'19.7"E	T=30.6°C; tds=17мг/л; EC=28 μS/cm; DO=9.43 мг/л.
Ru-181	оз. Малый Кучум	Бентос у берега	Тюменская обл.	19.06.2022	57°16'01.1"N 69°00'19.7"E	-
Ru-182	оз. Малый Кучум	Бентос у берега	Тюменская обл.	19.06.2022	57°16'01.1"N 69°00'19.7"E	-
Ru-183	оз. Угрюмово	Планктон центральной части озера	Тюменская обл.	20.06.2022	55°50'30.3"N 68°55'05.6"E	T=23.6°C; tds=659 мг/л; EC=987 μS/cm; DO=11.17 мг/л.
Ru-184	оз. Угрюмово	Планктон	Тюменская обл.	20.06.2022	55°50'37.5"N 68°54'55.3"E	T=27°C; tds=684 мг/л; EC=1092 μS/cm; DO=8.81 мг/л.
Ru-185	оз. Угрюмово	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	20.06.2022	55°50'38.8"N 68°54'49.2"E	-
Ru-186	оз. Угрюмово-4	Бентос у берега	Тюменская обл.	20.06.2022	55°50'38.8"N 68°54'49.2"E	T=23.0°C; tds=865 мг/л; EC=1280 μS/cm; DO=3.51 мг/л.
Ru-187	оз. Угрюмово-5	Прибрежный бентос	Тюменская обл.	20.06.2022	55°50'38.8"N 68°54'49.2"E	T=25.8°C; tds=663 мг/л; EC=1036 μS/cm; DO=10.47 мг/л.
Ru-188	оз. Бердюжье	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	20.06.2022	55°43'44.9"N 68°41'04.8"E	T=27.7°C; tds=2975 мг/л; EC=4816 μS/cm; DO=8.12 мг/л;
Ru-189	оз. Бердюжье-5	Бентос у берега	Тюменская обл.	20.06.2022	55°43'36.2"N 68°41'49.5"E	-

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-190	оз. Большое Карьково-2	Планктон	Тюменская обл.	20.06.2022	55°47'14.3"N 68°42'54.5"E	T=23.1°C; tds=1779 мг/л; EC=2640 µS/cm; DO=11.76 мг/л.
Ru-191	оз. Травное	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	21.06.2022	55°43'03.8"N 70°14'07.1"E	T=23.1°C; tds=425 мг/л; EC=630 µS/cm; DO=12.22 мг/л.
Ru-192	оз. Бол. Куртал	Планктон центральной части озера	Тюменская обл.	21.06.2022	55°34'38.4"N 69°54'38.2"E	T=19.0°C; tds=719 мг/л; EC=980 µS/cm; DO=6.98 мг/л.
Ru-193	оз. Бол. Куртал	Планктон	Тюменская обл.	21.06.2022	55°34'37.5"N 69°54'49.2"E	T=19.4°C; tds=716 мг/л; EC=984 µS/cm; DO=9.72 мг/л.
Ru-194	оз. Солёное	Планктон центральной части озера	Тюменская обл.	22.06.2022	55°21'28.7"N 70°06'26.4"E	T=19.2°C; tds=11986 мг/л; EC=16410 µS/cm; DO=7.06 мг/л.
Ru-195	оз. Солёное	Планктон	Тюменская обл.	2.206.2022	55°21'48.5"N 70°06'44.9"E	T=20.4°C; tds=11818 мг/л; EC=16609 µS/cm; DO=6.91 мг/л.
Ru-196	оз. Солёное	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	22.06.2022	55°21'28.5"N 70°06'25.7"E	T=20.2°C; tds=11776 мг/л; EC=16466 µS/cm; DO=10.22 мг/л.
Ru-197	оз. Солёное	Прибрежный бентос, песок	Тюменская обл.	22.06.2022	55°21'28.5"N 70°06'25.7"E	-
Ru-198	оз. Безрыбное	Планктон центральной части озера	Тюменская обл.	22.06.2022	55°36'08.3"N 69°09'34.9"E	-
Ru-199	оз. Безрыбное	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	22.06.2022	55°36'01.0"N 69°09'40.8"E	-
Ru-200	оз. Безрыбное	Интерстециальная вода среди щебня в илистом песке	Тюменская обл.	22.06.2022	55°36'05.2"N 69°09'47.2"E	-
Ru-201	оз. Безрыбное	Взмученный детрит под <i>Phragmites australis</i>	Тюменская обл.	22.06.2022	55°36'04.7"N 69°09'47.3"E	-
Ru-202	оз. Калган	Планктон центральной части озера	Тюменская обл.	23.06.2022	56°43'58.8"N 70°22'40.7"E	T=24.6°C; tds=312 мг/л; EC=476 µS/cm; DO=10.33 мг/л.
Ru-203	оз. Калган	Планктон	Тюменская обл.	23.06.2022	56°43'36.6"N 70°22'32.5"E	T=24.7°C; tds=325 мг/л; EC=496 µS/cm; DO=12.4 мг/л.

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-204	оз. Калган	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	23.06.2022	56°43'37.0"N 70°22'27.2"E	T=24.9°C; tds=320 мг/л; EC=491 μS/cm; DO=13.43 мг/л.
Ru-205	оз. Калган	Бентос у берега	Тюменская обл.	23.06.2022	56°35'21.1"N 66°01'52.9"E	T=24.9°C; tds=332 мг/л; EC=510 μS/cm; DO=12.2 мг/л.
Ru-206	оз. Сингуль	Планктон	Тюменская обл.	24.06.2022	56°35'21.1"N 66°01'52.9"E	T=26.8°C; tds=334 мг/л; EC=531 μS/cm; DO=10.02 мг/л.
Ru-207	оз. Сингуль	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	24.06.2022	56°35'21.1"N 66°01'52.9"E	T=28.2°C; tds=331 мг/л; EC=540 μS/cm; DO=10.22 мг/л.
Ru-208	оз. Сингуль-5	Прибрежный бентос, илистый песок	Тюменская обл.	24.06.2022	56°35'21.1"N 66°01'52.9"E	-
Ru-209	оз. Теренкуль	Планктон	Тюменская обл.	24.06.2022	56°29'25.0"N 65°19'17.6"E	T=24.6°C; tds=474 мг/л; EC=723 μS/cm; DO=11.69 мг/л.
Ru-210	оз. Теренкуль	Планктон в зарослях макрофитов в прибрежье	Тюменская обл.	24.06.2022	56°29'27.4"N 65°19'20.2"E	T=24.4°C; tds=475 мг/л; EC=722 μS/cm; DO=9.62 мг/л.
Ru-211	оз. Теренкуль	Бентос у берега	Тюменская обл.	24.06.2022	56°29'18.6"N 65°19'10.8"E	T=24.5°C; tds=480 мг/л; EC=731 μS/cm; DO=12.13 мг/л.
Ru-212	оз. Теренкуль	Бентос у берега	Тюменская обл.	24.06.2022	56°29'18.4"N 65°19'10.5"E	T=24.1°C; tds=480 мг/л; EC=725 μS/cm; DO=12.98 мг/л.
Ru-213	Р. Ишим	Прибрежный бентос, песок	Тюменская обл.	23.06.2022	56°06'06.1"N 69°28'00.3"E	-
Ru-214	Р. Обь (Нижневартовск), ст. 1	Планктон придонного слоя на глубине 3 м	ХМАО	18.07.2021	61°14'05.0"N 73°07'39.4"E	T=19.4°C; pH=7.86; tds=89 мг/л; EC=122 μS/cm; DO=7.81 мг/л.
Ru-215	Р. Обь (Нижневартовск), ст. 1	Интегральная проба планктона на глубине 1–2 м	ХМАО	18.07.2021	61°14'05.0"N 73°07'39.4"E	T=19.79°C; pH=8.01; tds=89 мг/л; EC=123 μS/cm; DO=8.17 мг/л.
Ru-216	Р. Обь (Нижневартовск), ст. 2	Планктон придонного слоя на глубине 10 м	ХМАО	18.07.2021	60°51'40.4"N 76°25'23.0"E	T=19.17°C; pH=7.59; tds=88 мг/л; EC=120 μS/cm; DO=7.59 мг/л.

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-217	Р. Обь (Нижневартовск), ст. 2	Интегральная проба планктона на глубине 1–9 м	ХМАО	18.07.2021	60°51'40.4"N 76°25'23.0"E	T=19.16°C; pH=7.65; tds=88 мг/л; EC=120 µS/cm; DO=7.75 мг/л.
Ru-218	Р. Обь (Нижневартовск), ст. 3	Интегральная проба планктона на глубине 1–5 м	ХМАО	18.07.2021	60°52'06.5"N 76°25'28.3"E	T=19.20°C; pH=7.66; tds=88 мг/л; EC=121 µS/cm; DO=7.94 мг/л.
Ru-219	Р. Обь (Нижневартовск), ст. 3	Планктон придонного слоя на глубине 6 м	ХМАО	18.07.2021	60°52'06.5"N 76°25'28.3"E	T=19.20°C; pH=7.58; tds=88 мг/л; EC=121 µS/cm; DO=7.61 мг/л.
Ru-220	Р. Обь (Нижневартовск), ст. 4	Планктонная поверхностная проба	ХМАО	18.07.2021	60°52'09.5"N 76°25'35.9"E	-
Ru-221	Р. Обь (Нижневартовск), ст. 4	Интегральная проба планктона на глубине 1–2 м	ХМАО	18.07.2021	60°52'09.5"N 76°25'35.9"E	-
Ru-222	Р. Обь (Нижневартовск), ст. 4	Планктон придонного слоя на глубине 2.6 м	ХМАО	18.07.2021	60°52'09.5"N 76°25'35.9"E	-
Ru-223	Р. Обь (Ханты-Мансийск), ст. 7	Интегральная проба планктона на глубине 1–15 м	ХМАО	22.07.2021	61°03'50.6"N 68°37'01.6"E	T=18.97°C; pH=7.61; tds=85 мг/л; EC=116 µS/cm; DO=8.39 мг/л.
Ru-224	Р. Обь (Ханты-Мансийск), ст. 8	Интегральная проба планктона на глубине 1–3 м	ХМАО	22.07.2021	61°03'39.2"N 68°37'01.0"E	T=19.83°C; pH=8.49; tds=160 мг/л; EC=221 µS/cm; DO=9.66 мг/л.
Ru-225	Р. Обь (Приобье), ст. 2	Планктонная поверхностная проба	ХМАО	25.07.2021	62°48'32.0"N 65°21'00.3"E	

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
						T=19.26°C; pH=7.79; tds=86 мг/л; EC=118 µS/cm; DO=8.83 мг/л.
Ru-226	Канавы у оз. Приобье	Перифитон с <i>Potamogeton</i> sp.	ХМАО	24.07.2021	62°32'47.3"N 65°36'21.1"E	T=13.7°C; pH=8.21; tds=141 ppm; EC=283 µS/cm
Ru-227	оз. Приобье	Бентос, илистый песок	ХМАО	24.07.2021	62°32'47.3"N 65°36'21.1"E	T=13.7°C; pH=8.21; tds=141 ppm; EC=283 µS/cm
Ru-228	Пойменный разлив у протоки Моготтэвымпосл	Перифитон с водных макрофитов	ХМАО	24.07.2021	62°32'25.7"N 65°35'46.1"E	T=22.37°C; pH=8.89; tds=135 ppm; EC=270 µS/cm; DO=7.54 мг/л.
Ru-229	протока Моготтэвымпосл	Перифитон с водных макрофитов	ХМАО	24.07.2021	62°32'04.9"N 65°34'23.0"E	T=21.04°C; pH=9.46; tds=48 ppm; EC=95 µS/cm; DO=6.03 мг/л.
Ru-230	Р. Иртыш	Перифитон с водных макрофитов	ХМАО	24.07.2021	61°01'59.2"N 68°58'04.4"E	-
Ru-231	Лужа в пойме р. Иртыш	Бентос среди <i>Eleocharis</i> sp.	ХМАО	24.07.2021	61°01'52.6"N 68°58'12.8"E	T=17.6°C; pH=8.40; tds=48 ppm; EC=97 µS/cm
Ru-232	Пойменное озеро р. Обь	Перифитон с водных макрофитов	ХМАО	22.07.2021	61°05'20.6"N 68°36'48.5"E	-
Ru-233	Пойменное озеро р. Обь	Перифитон с водных макрофитов	ХМАО	22.07.2021	61°05'21.0"N 68°36'48.3"E	T=25.9°C; pH=7.43; EC=17 µS/cm
Ru-234	OG-2		ЯНАО	2021		-
Ru-235	п. Барский	Бентос у берега	Ярославская обл.	11.07.2014	58°3'41.08"N 38°14'44.51"E	-
Ru-236	бол. Борка	Перифитон на <i>Sphagnum</i> sp.	Ярославская обл.	11.07.2014	58°03'24.4"N 38°14'53.1"E	-
Ru-237	Обвалованный водоем	Бентос у берега в зарослях <i>Phragmites australis</i>	Ярославская обл.	12.07.2014	58°3'55.14"N 38°15'0.41"E	-
Ru-238	Сток очистных	Бентос у берега	Ярославская обл.	12.07.2014	58°4'15.14"N 38°14'18.55"E	-
Ru-239	Пруд №1	Бентос у берега	Ярославская обл.	12.07.2014	58°4'5.61"N 38°14'19.88"E	-



Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-240	р. Сить	Перифитон с <i>Vaucheria</i>	Ярославская обл.	18.08.2018	58°03'54.0"N 37°51'39.8"E	-
Ru-241	пр. у дер. Большое Дубинино	Бентос у берега	Ярославская обл.	09.04.2020	57°58'59.3"N 38°05'00.9"E	-
Ru-242	Солоноватоводный подземный источник	Бентос в луже	Ярославская обл.	09.04.2020	57°58'58.7"N 38°05'23.4"E	T=6.3°C; pH=9.8; EC= 410 μS/cm
Ru-243	Солоноватоводный подземный источник	Бактериальные маты у истока	Ярославская обл.	09.04.2020	57°58'58.8"N 38°05'23.2"E	T=12°C; pH=10; EC= 3112 μS/cm
Ru-244	Лужа в пойме р. Ильд	Бентос	Ярославская обл.	07.04.2020	57°57'22.86"N 38° 3'48.58"E	-
Ru-245	Лужа в пойме р. Ильд	Бентос	Ярославская обл.	07.04.2020	57°57'26.08"N 38° 3'50.07"E	-
Ru-246	Водоем под поваленным деревом	Бентос	Ярославская обл.	11.10.2020	58°02'32.6"N 38°06'23.4"E	-
Ru-247	Сфагнум в лесу у п. Борок	Перифитон со <i>Sphagnum</i> sp.	Ярославская обл.	06.10.2020	58°03'17.8"N 38°14'52.0"E	-
Ru-248	Заболоченный холм в пойме р. Ильд	Влажная почва	Ярославская обл.	07.04.2020	57°57'29.66"N 38° 3'52.13"E	-
Ru-249	Разлив р. Устье	Планктон	Ярославская обл.	03.06.2020	57°14'23.2"N 39°30'43.5"E	-
Ru-250	Лесопарк	Эпифитные мхи на старом пне	Ярославская обл.	07.04.2022	58°03'33.0"N 38°14'36.6"E	-
Ru-251	Оз. Плещеево	Донные седименты на глубине 9 м.	Ярославская обл.	27.01.2022	56°44'36.5"N 38°49'02.0"E	-
Ru-252	бол. Шиченгское	Ручей, бентос торфянистого дна	Вологодская обл.	27.07.2015	59°56'25.5"N 41°16'05.5"E	T=15°C
Ru-253	бол. Шиченгское	Проточная топь, вахтово-шейхцериево-пузырчатковые межкочья	Вологодская обл.	27.07.2015	59°56'42.5"N 41°17'07.5"E	T=23°C
Ru-254	бол. Пьявочное	Обводнённые мочажины, планктон	Вологодская обл.	12.09.2015	60°46'57.5"N 36°50'34.7"E	T=10°C

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ru-255	пр. Ботинок	Бентос у берега	Воронежская обл.	11.10.2014	50°32'5.48"N 39°33'3.97"E	-
Ru-256	Черное море, бухта Капсель	Прибрежный бентос, песок	Респ. Крым	30.10.2017	44°49'59.90"N 35°01'01.90"E	19 ppt
Ru-257	Черное море, Отузская бухта	Прибрежный бентос, песок	Респ. Крым	01.06.2016	44°54'42.2"N 35°12'08.3"E	19 ppt
<b>Украина (Україна)</b>						
Ua-1	пр. 31-й ставок	Перифитон с водных макрофитов	Донецкая обл. (Донецька обл.)	04.10.2018	48°04'16.81"N 37°58'40.72"E	T=17°C; pH=8.00; EC= 1030 μS/cm
Ua-2	р. Жеребец (Жеребець)	Бентос у берега	Донецкая обл. (Донецька обл.)	30.08.2013	49°1'17.11"N 37°57'9.53"E	-
Ua-3	Оз. Лиман	Бентос у берега, песок	Донецкая обл. (Донецька обл.)	30.08.2013	48°59'49.11"N 37°47'33.69"E	-
Ua-4	зал. Бердянский Азовского моря	Бентос у берега, песок	Запорожская обл. (Запорізька обл.)	28.08.2013	46°41'10.62"N 36°49'12.70"E	-
Ua-5	Р. Обиточная (Обитічна)	Перифитон со стеблей тростника	Запорожская обл. (Запорізька обл.)	28.08.2013	46°40'11.31"N 36°12'47.07"E	-
Ua-6	Р. Днепр (Дніпро)	Бентос	Киевская обл. (Київська обл.)	03.07.2014	50°33'37.26"N 30°30'24.00"E	T=20°C
Ua-7	Микроостров №1	Почва, густой травостой на песке	Киевская обл. (Київська обл.)	05.10.2014	50°34'28.44"N 30°30'55.32"E	-
Ua-8	Р. Десна	Бентос	Киевская обл. (Київська обл.)	07.09.2014	50°33'43.65"N 30°33'38.51"E	T=20°C
Ua-9	Р. Днепр (Дніпро)	Планктон	Киевская обл. (Київська обл.)	03.07.2014	50°33'27.90"N 30°31'04.23"E	T=20°C
Ua-10	Р. Днепр (Дніпро)	Бентос	Киевская обл. (Київська обл.)	03.07.2014	50°33'27.90"N 30°31'04.23"E	T=20°C

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ua-11	О. Птичий, р. Днепр (Дніпро)	Почва, ивовая роша с травостоем на супеси	Киевская обл. (Київська обл.)	05.10.2014	50°34'33.23"N 30°31'14.16"E	-
Ua-12	Р. Днепр (Дніпро)	Планктон у берега о. Великий	Киевская обл. (Київська обл.)	03.07.2014	50°33'37.26"N 30°30'24.00"E	T=20°C
Ua-13	Р. Днепр (Дніпро)	Почва, небольшого острова, травостой, камни	Киевская обл. (Київська обл.)	14.10.2014	50°34'48.41"N 30°31'18.56"E	-
Ua-14	Р. Днепр (Дніпро)	Бентос	Киевская обл. (Київська обл.)	03.07.2014	50°33'02.57"N 30°30'54.72"E	T=20°C
Ua-15	Р. Днепр (Дніпро)	Бентос	Киевская обл. (Київська обл.)	19.06.2014	50°32'11.99"N 30°32'14.72"E	T=21°C
Ua-16	Р. Днепр (Дніпро)	Бентос	Киевская обл. (Київська обл.)	03.07.2014	50°33'39.14"N 30°30'25.17"E	T=20°C
Ua-17	о. Предоболонский большой р. Днепр (Дніпро)	Почва, прибрежная роша (ива, клён, аморфа, осока на супеси)	Киевская обл. (Київська обл.)	11.10.2014	50°30'13.95"N 30°31'52.90"E	-
Ua-18	о. Предоболонский меньший р. Днепр (Дніпро)	Почва, ивовая роша	Киевская обл. (Київська обл.)	11.10.2014	50°30'14.68"N 30°31'57.16"E	-
Ua-19	Дупловой водоем Парка Феопания	Дупловой водоем	Киевская обл. (Київська обл.)	27.10.2017	50°20'22.6"N 30°29'05.9"E	T=5°C; pH=7
Ua-20	Пруд парка Феопания	Бентос	Киевская обл. (Київська обл.)	27.10.2017	50°20'21.1"N 30°29'26.6"E	T=7°C; pH=7
Ua-21	Дупловой водоем Парка Феопания	Дупловой водоем	Киевская обл. (Київська обл.)	27.10.2017	50°20'21.6"N 30°29'05.2"E	T=6°C; pH=8
Ua-22	Дренажный безрыбный прудик	Бентос	Киевская обл. (Київська обл.)	27.10.2017	50°20'22.6"N 30°29'32.1"E	T=6°C; pH=7
Ua-23	Р. Днестр	Бентос у берега	Тернопольская обл. (Тернопільська обл.)	12.09.2014	48°46'13.06"N 25°35'45.45"E	T=23°C
Ua-24	Ручей. приток р. Джурин	Планктон	Тернопольская обл. (Тернопільська обл.)	15.08.2015	48°48'26.8"N 25°34'51.6"E	T=21°C

Усл. обозначение	Наименование объекта	Микробиотоп	Регион	Дата отбора	Координаты	Гидрохимические параметры
Ua-25	Река Жванчик	Бентос у берега	Хмельницкая обл. (Хмельницька обл.)	11.08.2015	49°00'36.2"N 26°21'08.8"E	T=24°C
Ua-26	пойма р. Трубин (Бекхова), бассейн р. Десна	Почва влажного заливного луга среди <i>Carex</i> sp. и <i>Elytrigia</i> sp.	Черниговская обл. (Чернігівська обл.)	09.08.2016	51°23'28.9"N 32°21'41.5"E	-
Ua-27	пойма р. Десны	Русло и береговые заросли: кубышка. роголистник	Черниговская обл. (Чернігівська обл.)	09.08.2016	51°23'30.1"N 32°21'41.6"E	T=24°C
Ua-28	род. в лесн. Кельменецкое	Бентос, известковый щебень в дубово-грабовом лесу	Черновицкая обл. (Чернівецька обл.)	18.06.2014	48°28'12.06"N 26°46'13.91"E	-
<b>Швеция (Sverige)</b>						
Se-1	оз. Трехорнингген (Trehörningen)	Детрит подо льдом у берега	Лен Уппсала (Uppsala län)	26.02.2017	59°49'58.9"N 17°54'11.3"E	-
<b>Южная Корея (대한민국)</b>						
Kr-1	о. Джеодо (저도) Японское море	Интерстициальная вода на песчано-ракушечном пляже	Кёнсан-Намдо (경상남도)	10.05.2019	35°03'09.86"N 128°33'47.24"E	-
Kr-2	о. Джеодо (저도) Японское море	Прибрежный бентос	Кёнсан-Намдо (경상남도)	10.05.2019	35°03'32.5"N 128°33'43.18"E	-
Kr-3	о. Джеодо (저도) Японское море	Интерстициальная вода на песчано-каменистом пляже	Кёнсан-Намдо (경상남도)	10.05.2019	35°03'32.5"N 128°33'43.18"E	-
Kr-4	р. Namcheon (남천) Намчхон	Бентос среди зарослей макрофитов	Кёнсан-Пукто (경상북도)	11.05.2019	35°49'44.96"N 129°12'59.17"E	-
Kr-5	р. Синчхон (신천)	Перифитон на камнях	Кёнсан-Пукто (경상북도)	08.05.2019	35°52'34.61"N 128°36'22.54"E	-