

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

К ФЛОРЕ ЗОЛОТИСТЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ (CHRY SOPHYCEAE: CHROMULINALES, PARAPHYSOMONADALES) ВОДОЕМОВ СТЕПНОЙ ЗОНЫ (ОРЕНБУРГСКАЯ ОБЛАСТЬ)

© 2024 г. М. Е. Игнатенко^{1, *}, Т. Н. Яценко-Степанова^{1, **},
Ю. В. Миндолина^{1, ***}, М. А. Насырова^{1, ****}

¹Институт клеточного и внутриклеточного симбиоза УрО РАН
Оренбургский федеральный исследовательский центр
ул. Пионерская, 11, Оренбург, 460000, Россия

*e-mail: ignatenko_me@mail.ru

**e-mail: yacenkostn@gmail.com

***e-mail: yliamindolina@mail.ru

****e-mail: marina_lavrenova_95@mail.ru

Поступила в редакцию 05.12.2023 г.
Получена после доработки 28.02.2024 г.
Принята к публикации 19.03.2024 г.

В разнотипных водоемах степной зоны Южного Урала зарегистрировано 19 таксонов чешуйчатых Chrysophyceae, принадлежащих порядкам Chromulinales и Paraphysomonadales. Среди них 16 таксонов рангом ниже рода впервые отмечены для указанной территории, а два вида (*Lepidochromonas cancellata*, *Polylepidomonas vacuolata*) являются новыми для флоры России. Установлены новые местонахождения четырех редких для флоры России видов: *L. poteriphora*, *L. stelligera*, *L. subrotacea*, *Paraphysomonas caelifrica*. Для каждого обнаруженного таксона приводятся данные по морфологии, местонахождению, распространению. Все находки проиллюстрированы микрофотографиями, выполненными с помощью сканирующей электронной микроскопии.

Ключевые слова: разнообразие, сканирующая электронная микроскопия, *Chrysosphaerella*, *Lepidochromonas*, *Paraphysomonas*, *Polylepidomonas*, *Spiniferomonas*

DOI: 10.31857/S0006813624050069, EDN: QJSCOT

Золотистые водоросли (Chrysophyceae) – обширная группа одноклеточных или колониальных, автотрофных, гетеротрофных организмов, относящаяся к филуму Heterokontophyta и объединяющая свыше 1200 видов (Kristiansen, Škaloud, 2017). Chrysophyceae – значимый компонент водных экосистем (Škaloud et al., 2013). Их роль многогранна. Фотосинтезирующие представители золотистых водорослей, выполняя функцию продуцентов органического вещества, являются первичным звеном трофической цепи (Kristiansen, Škaloud, 2017; Pusztai et al., 2023). Кроме того, они обогащают воду кислородом и участвуют в самоочищении водоемов (Ostroumov, 2004). Гетеротрофные виды Chrysophyceae, в качестве консументов первого порядка, осуществляют перенос незаменимых соединений (жирные кислоты, стерин) и углерода от первичных продуцентов

к следующему трофическому уровню (Lengyel et al., 2023). Хризифиты чувствительны к изменениям окружающей среды, что определяет их использование как биоиндикаторов для мониторинга экологического состояния водоемов (Škaloud et al., 2013; Kristiansen, Škaloud, 2017). Золотистые водоросли, клетки которых покрыты кремнеземными чешуйками, щетинками или шипами, способными длительно сохраняться в донных отложениях, широко используются в палеоэкологической реконструкции (Smol, 1995; Škaloud et al., 2013; Kristiansen, Škaloud, 2017). Кроме того, чешуйчатые Chrysophyceae участвуют в глобальном круговороте кремния и в осадконакоплении (Duff et al., 1995; Škaloud et al., 2013; Lengyel et al., 2023).

Чешуйчатые хризифиты имеют широкое распространение и встречаются от полярных до тропических

широт (Kristiansen, 2000; Kristiansen, Škaloud, 2017; Bessudova et al., 2021). На их долю приходится около 500 видов и разновидностей, однако, это число постоянно меняется по мере описания новых таксонов (Guiry, Guiry, 2023; Lengyel et al., 2023).

Исследования, направленные на изучение разнообразия чешуйчатых золотистых водорослей в водоемах Южного Урала с применением электронной микроскопии, были начаты в 2016 г. (Snitko et al., 2016). На сегодняшний день в разнотипных водоемах региона зарегистрированы 51 видовых и внутривидовых таксонов чешуйчатых Chrysophyceae, принадлежащих к порядкам Synurales R. A. Andersen, Chromulinales Pascher и Paraphysomonadales Cavalier-Smith et al. (Snitko et al., 2019–2022; Ignatenko et al., 2021–2023; Kapustin et al., 2023). Подавляющее большинство видов являются представителями пор. Synurales из родов *Mallomonas* Perty (31 таксон рангом ниже рода) и *Synura* Ehrenberg (14 таксонов рангом ниже рода) (Snitko et al., 2020–2022; Ignatenko et al., 2021, 2023). В значительно меньшей степени представлены Chromulinales и Paraphysomonadales (4 и 2 таксона рангом ниже рода, соответственно) (Snitko et al., 2019; Ignatenko et al., 2022; Kapustin et al., 2023).

Следует отметить, что на территории России на сегодняшний день зарегистрированы 53 видовых и внутривидовых таксонов Paraphysomonadales и чешуйчатых Chromulinales (Vorobyova et al., 1992; Kristiansen et al., 1997; Voloshko, Gavrilova, 2001; Voloshko, 2010; Safronova, 2014; Safronova et al., 2017; Bessudova et al., 2016, 2018a, b, c; Snitko et al., 2019; Prokina, 2019; Kulizin et al., 2021; Bessudova et al., 2021–2023a, b; Ignatenko et al., 2022; Kapustin et al., 2023). Южный Урал занимает достаточно обширную территорию (35.5 млн га). Большая протяженность региона с запада на восток (более 800 км) и с севера на юг (около 700 км) определяет значительное климатическое, географическое и биотопическое разнообразие (Voropaev, Novozhenin, 2013). Исходя из этого, можно заключить, что столь низкое разнообразие Chromulinales (имеющих кремнеземный покров) и Paraphysomonadales, выявленное ранее в водоемах Южного Урала, может быть лишь признаком недостаточной изученности.

Ввиду вышесказанного, **целью** настоящего исследования явилось изучение разнообразия чешуйчатых золотистых водорослей из порядков Chromulinales и Paraphysomonadales в разнотипных водоемах степной зоны Южного Урала (в пределах

Оренбургской области) с помощью сканирующей электронной микроскопии.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили интегральные образцы воды (планктон, эпипелон и эпилитон), отобранные из 11 разнотипных водоемов Оренбургской области в 2022–2023 гг. (табл. 1, рис. 1). Исследуемые водоемы различались:

- по происхождению: природные (озера Беленовское, Журманколь, Лиман (официальное географическое название отсутствует), Незаметное (официальное географическое название отсутствует), Таволгасай, Ащисай; реки Казанче, Урал, Восьмая бригада (официальное географическое название отсутствует) и искусственные (пруд Прикордонный, Ушкотинское водохранилище);
- лимническому типу: лотические (реки Казанче, Урал, Восьмая бригада) и лентические (озера Беленовское, Журманколь, Лиман, Незаметное, Таволгасай, Ащисай; Прикордонный; Ушкотинское водохранилище);
- гидрологическому режиму: постоянные (оз. Беленовское, Ащисай; пруд Прикордонный; Ушкотинское водохранилище; реки Казанче, Урал, Восьмая бригада) и эфемерные (озера Журманколь, Лиман, Незаметное, Таволгасай);
- минерализации: особо пресные (озера Лиман, Незаметное), среднепресные (озеро Беленовское, реки Казанче, Восьмая бригада), умереннопресные (озеро Таволгасай, Ушкотинское водохранилище, река Урал), среднепресные-умереннопресные (пруд Прикордонный), умереннопресные-пресноватые (озеро Журманколь) и слабосоленоватые (озеро Ащисай). Классификация вод по уровню минерализации приведена согласно С. П. Китаеву (Kitaev, 2007).

Часть исследуемых водоемов располагаются на особо охраняемых природных территориях. В их числе оз. Таволгасай (Буртинская степь, государственный природный заповедник “Оренбургский”), озера Журманколь, Незаметное, Ащисай, пруд Прикордонный (Ащисайская степь, государственный природный заповедник “Оренбургский”), р. Казанче, Восьмая бригада, оз. Лиман (биологический заказник областного значения “Светлинский”).

В процессе отбора образцов с помощью портативного анализатора pH/°C HI98127 (Hanna Instruments, Inc., USA) измеряли температуру воды

Таблица 1. Характеристика точек отбора проб

Table 1. Characteristics of sampling sites

№	Точка исследования Sampling site	Координаты Coordinates	Дата Date	T, °C	pH	NaCl, мг/л NaCl, mg/L
1	Озеро Беленовское Belenovskoye Lake	51°44'20.7"N 55°40'22.9"E	04.V. 2023	14.7	7.53	159.8
2	Озеро Журманколь Zhurmankol Lake	50°58'31.0"N 61°09'20.1"E	30.IV.2022 03.V.2023	— 14.5	6.21 6.79	810.0 353.0
3	Озеро Лиман Liman Lake	51°02'19"N 60°47'09"E	31.V.2022	20.6	6.91	63.1
4	Озеро Незаметное Nezametnoye Lake	51°01'20.7"N 61°13'29.9"E	29.IV.2022	—	6.48	74.1
5	Озеро Таволгасай Tavolgasai Lake	51°12'46.53"N 56°41'46.24"E	21.VII.2022	15.4	8.03	295.3
6	Озеро Ащисай Aschisai Lake	51°02'35.2"N 61°11'33.17"E	29.IV.2022	—	6.85	1588.0
7	Пруд Прикордонный Prikordonnyi Pond	50°57'43.5"N 61°12'56.5"E	30.IV.2022 30.V.2022 09.IX.2022	— 14.6 —	6.81 8.07 7.55	270.8 102.5 160.9
8	Ушкотинское водохранилище Ushkotinskoye Reservoir	50°43'45.9"N, 59°35'25.5"E	09.XI.2022 03.V.2023	1.3 14.0	7.52 8.19	269.0 211.0
9	Река Казанче Kazanche River	50°59'47.1"N, 60°50'23.9"E	03.V.2023	14.7	7.38	124.5
10	Река Урал Ural River	51°45'13.1"N, 55°06'26.2"E	28.IV.2022	—	—	365.0
11	Река Восьмая бригада "Vosmaya Brigada" River	51°01'23.8"N, 60°56'05.1"E	03.V.2023 25.IX.2023	14.7 20.5	7.69 8.52	144.4 —

Примечание: “—” — данные отсутствуют.

Note: “—” — no data available.

и ее кислотность (pH), соленость воды определяли анализатором лабораторным серии АНИОН 4100 (Россия).

Изучение ультраструктуры кремнеземных покровов обнаруженных видов проводили с использованием сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) на микроскопе Tescan Mira3 (Tescan Brno, Czech Republic) в Центре выявления и поддержки одаренных детей “Гагарин” (Оренбургская область). Для СЭМ аликвоту свежей нефиксированной пробы наносили на алюминиевые столики, высушивали при комнатной температуре и напыляли золотом с использованием ионно-плазменной напылительной установки Quorum Q150R S plus (Quorum Technologies Ltd., Великобритания).

Таксономия обнаруженных видов приведена согласно литературным данным (Scoble, Cavalier-Smith,

2014; Kristiansen, Škaloud, 2017; Pusztai et al., 2023). Необходимо также отметить, что представители порядка Paraphysomonadales (*Paraphysomonas* De Saedeleer, *Lepidochromonas* Kristiansen (= *Clathromonas* Scoble et Cavalier-Smith, 2014)) относятся к так называемым амбигегнальным протистам, их положение регулируется как Международным кодексом номенклатуры водорослей, грибов и растений (International Code of Nomenclature for algae, fungi, and plants, ICN), так и Международным кодексом зоологической номенклатуры (International Code of Zoological Nomenclature, ICZN).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований, а также с учетом ранее опубликованных данных (Snitko et al., 2019; Ignatenko et al., 2022; Kapustin et al.,



Рис. 1. Схематическая карта исследуемой территории и точек отбора проб: 1 – оз. Беленовское; 2 – оз. Журманколь; 3 – оз. Лиман; 4 – оз. Незаметное; 5 – оз. Таволгасай; 6 – оз. Ащисай; 7 – пруд Прикордонный; 8 – Ушкотинское водохранилище; 9 – р. Казанче; 10 – р. Урал; 11 – р. “Восьмая бригада”.

Fig. 1. Schematic map of the study area and sampling sites: 1 – Belenovskoye Lake; 2 – Zhurmankol Lake; 3 – Liman Lake; 4 – Nezametnoye Lake; 5 – Tavolgasai Lake; 6 – Aschisai Lake; 7 – Prikordonnyi Pond; 8 – Reservoir Ushkotinskoye; 9 – Kazanche River; 10 – Ural River; 11 – Vosmaya Brigada River.

2023), в водоемах степной зоны Южного Урала на сегодняшний день выявлено четыре таксона рангом ниже рода из пор. Chromulinales и 15 таксонов рангом ниже рода из пор. Paraphysomonadales.

Ниже приведен список обнаруженных водорослей, где для каждого вида указываются данные по морфологии и распространению. Сведения о местонахождениях каждого вида приведены в табл. 2. Все обнаруженные таксоны проиллюстрированы микрофотографиями, выполненными с помощью СЭМ. Также мы посчитали необходимым привести описание и выявленных нами ранее *Paraphysomonas bandaiensis* и *P. caelifrica*, поскольку предыдущие наши исследования были сконцентрированы, главным образом, на изучении покоящейся стадии этих микроорганизмов (Ignatenko et al., 2022; Kapustin et al., 2023).

Heterokontophyta Moestrup
Chrysophyceae Pascher
Chromulinales Pascher
Chrysosphaerellaceae Kapustin

Chrysosphaerella brevispina Korshikov (рис. 2, 1, 2).

Поверхность клетки покрыта овальными чешуйками двух типов: крупные $2.6\text{--}3.1\text{ мкм} \times 1.4\text{--}2.1\text{ мкм}$ и мелкие $1.7\text{--}1.9\text{ мкм} \times 0.9\text{--}1.1\text{ мкм}$. Шипы прямые, раздвоенные на вершине. Длина шипов ($n = 8$) варьировала от 11.1 до 15.7 мкм, расстояние между базальными пластинками шипа составляло 0.7–1.2 мкм.

Распространение: космополит (Kristiansen, 2000). На территории России вид зарегистрирован в водоемах Республик Карелия (Voloshko, 2016), Коми (Siver et al., 2005), Бурятия (Bessudova et al., 2018b), Саха (Якутия) (Bessudova et al., 2021, 2022), Ленинградской (Voloshko, Gavrilova, 2001), Волгоградской (Voloshko, 2016), Нижегородской (Kulizin et al., 2021), Челябинской (Snitko et al., 2019), Иркутской (Bessudova et al., 2023a) областей, Ненецкого автономного округа (Siver et al., 2005), Красноярского края (Таймырский Долгано-Ненецкий район) (Bessudova et al., 2014, 2018c).

Таблица 2. Разнообразие чешуйчатых Chrysophyceae (Chromulinales, Paraphysomonadales) в водоемах степной зоны Южного Урала (Оренбургская область)

Table 2. Diversity of silica-scaled Chrysophyceae (Chromulinales, Paraphysomonadales) in reservoirs of the steppe zone of the South Urals (Orenburg Region)

Таксоны Taxa	Водоемы / Waterbodies										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
<i>Chrysosphaerella brevispina</i> Korshikov		+					+	+	+	+	
<i>C. coronacircumspina</i> Wujek et Kristiansen								+			
<i>C. rotundata</i> Skaloudová et Skaloud								+			
<i>Spiniferomonas trioralis</i> E. Takahashi	+				+		+	+	+	+	+
<i>Lepidochromonas butcheri</i> (Pennick et K.J. Clarke) Kapustin et Guiry			+	+	+	+		+	+		
<i>L. cancellata</i> (Preisig et D.J. Hibberd) Kapustin et Guiry								+		+	
<i>L. eiffelii</i> (H.A. Thomsen) Kapustin et Guiry		+	+						+	+	+
<i>L. poteriphora</i> (Moestrup et J. Kristiansen) Kapustin et Guiry										+	
<i>L. stelligera</i> (Preisig et D.J. Hibberd) Kapustin et Guiry										+	
<i>L. subquadrangularis</i> (Preisig et D.J. Hibberd) Kapustin et Guiry								+			+
<i>L. subrotacea</i> (H.A. Thomsen) Kapustin et Guiry					+		+	+			+
<i>L. takahashii</i> (Cronberg et Kristiansen) Kapustin et Guiry	+							+			
<i>Paraphysomonas</i> cf. <i>acuminata acuminata</i> Scoble et Cavalier-Smith							+			+	
<i>P. bandaiensis</i> Takahashi	+	+					+			+	+
<i>P. caelifrica</i> Preisig et D.J. Hibberd					+						
<i>P. punctata</i> B. Zimmermann								+			+
<i>Paraphysomonas</i> sp. 1				+	+						
<i>Paraphysomonas</i> sp. 2	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Polylepidomonas vacuolata</i> (H.A. Thomsen) Preisig et D.J. Hibberd (= <i>Paraphysomonas vacuolata</i> H.A. Thomsen)											+

Примечание. Обозначения 1–11 соответствуют таковым, указанным на рис. 1.

Note. The numbers 1–11 correspond to those represented in Fig. 1.

***Chrysosphaerella coronacircumspina* Wujek et Kristiansen (≡ *Spiniferomonas coronacircumspina* (Wujek et Kristiansen) K. H. Nicholls) (рис. 2, 3).**

Клетка покрыта пластинчатыми чешуйками овальной формы, 2.0–3.2 мкм × 1.4–1.9 мкм (*n* = 10). По краю чешуйки проходит широкая бесструктурная кромка, вокруг центральной области заметны перфорации. Шипы прямые, раздвоенные на вершине, 10.7–17.7 мкм длиной (*n* = 9), базальный диск шипа выпуклый, 4.2–4.7 мкм в диаметре.

Распространение: широко распространенный вид (Kristiansen, 2000). На территории России вид зарегистрирован в водоемах Ленинградской (Voloshko, Gavrilova, 2001; Voloshko, 2016), Вологодской (Voloshko, 2016), Челябинской (Snitko et al., 2019), Иркутской (Bessudova et al., 2023a) областей, Республик Карелия (Voloshko, 2016) и Бурятия (Bessudova et al., 2018a), Красноярского края (Таймырский Долгано-Ненецкий район) (Kristiansen et al., 1997; Bessudova et al., 2018c), Ямало-Ненецкого автономного округа (Bessudova et al., 2023b).

В нашем исследовании нам не удалось зарегистрировать выявленный ранее в альгофлоре Ушкотинского водохранилища вид *Chrysosphaerella rotundata* Skaloudová et Skaloud (Snitko et al., 2019).

Однако, основываясь на литературных данных, мы учитываем его в общем числе видов Chromulinales, обнаруженных в водоемах степной зоны Южного Урала.

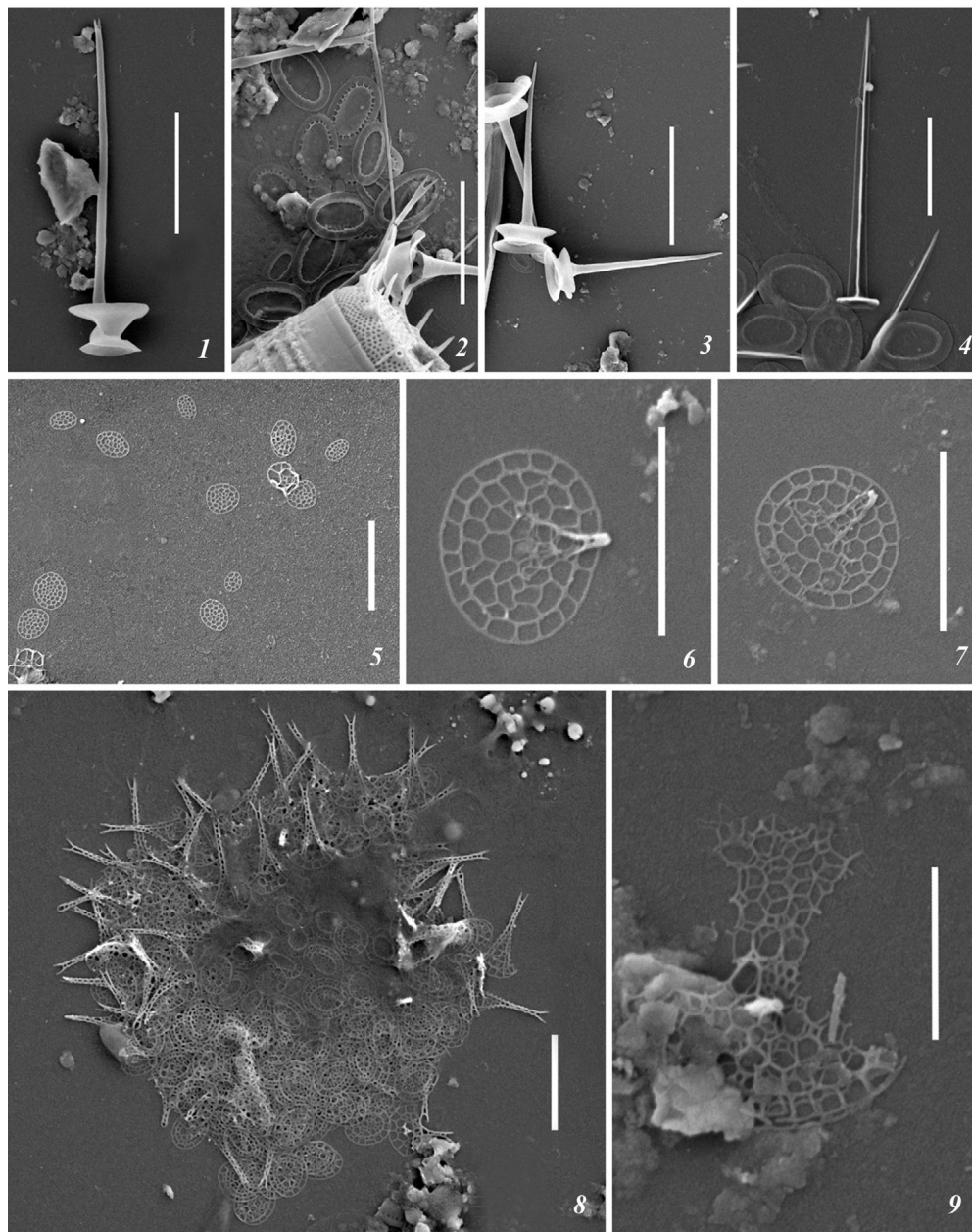


Рис. 2. Чешуйчатые Chrysophyceae (Chromulinales, Paraphysomonadales) в водоемах Оренбургской области (Южный Урал, Россия).

Fig. 2. Silica-scaled Chrysophyceae (Chromulinales, Paraphysomonadales) from the waterbodies of the Orenburg Region (South Urals, Russia).

1, 2 – *Chrysosphaerella brevispina*; 3 – *C. coronacircumspina*; 4 – *Spiniferomonas trioralis*; 5 – *Lepidochromonas butcheri*; 6, 7 – *L. cancellata*; 8 – *L. eiffelii*; 9 – *L. poteriophora*.

Масштабная линейка: 1, 2 – 5 мкм; 3 – 10 мкм; 4–8 – 2 мкм; 9 – 1 мкм.
Scale bar: 1, 2 – 5 μm ; 3 – 10 μm ; 4–8 – 2 μm ; 9 – 1 μm .

***Spiniferomonas trioralis* E. Takahashi** (рис. 2, 4).

Клетка покрыта однотипными эллиптически-ми чешуйками с одной лакуной. Размер чешуек 1.3–1.9 мкм × 0.9–1.3 мкм ($n = 12$). Шипы трехгранные, длина обнаруженных шипов варьировала от 4.9 до 9.7 мкм ($n = 15$).

Распространение: космополит (Kristiansen, 2000). Вид широко распространен на территории России (Voloshko, Gavrilova, 2001; Siver et al., 2005; Voloshko, 2010; Gusev, 2016; Safronova, 2014; Medvedeva, Nikulina, 2014; Firsova et al., 2015; Bessudova, Likhoshway, 2017; Bessudova et al., 2017, 2018a, b, c, 2021, 2023a, b; Gusev et al., 2018; Bessudova et al., 2022, 2023a, b).

Paraphysomonadales Cavalier-Smith et al.

Lepidochromonadaceae Kapustin et Guiry

***Lepidochromonas butcheri* (Pennick et K. J. Clarke) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas butcheri* Pennick et K. J. Clarke; *Clathromonas butcheri* (Pennick et Clarke) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 2, 5).

Клетка покрыта чешуйками двух типов: пластинчатыми и корончатыми. Пластинчатые чешуйки эллиптические, редко округлые, 0.4–0.8 мкм × 0.3–0.7 мкм ($n = 20$), с ячеистой структурой. У пластинчатых чешуек четко различимы центральная область с хаотично расположенными отверстиями неправильной формы и два окружающих ее кольца перфораций: внутреннее, образованное 7–13 отверстиями, и внешнее – 11–15. Корончатые чешуйки состоят из базального (диаметр – 0.61 мкм, $n = 3$) и апикального колец, соединенных между собой пятью стержнями 0.2 мкм длиной.

Распространение: космополит (Kristiansen, 2000). На территории России вид зарегистрирован в водоемах Ленинградской области (Safronova, 2014; Voloshko, 2017) Республик Карелия (Mindolina et al., 2023), Крым (Prokina et al., 2017), Саха (Якутия) (Bessudova et al., 2021, 2022), Бурятия (Bessudova et al., 2018b).

***Lepidochromonas cancellata* (Preisig et D. J. Hibberd) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas cancellata* Preisig et D. J. Hibberd; *Clathromonas cancellata* (Preisig et D. J. Hibberd) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 2, 6, 7).

Чешуйки округло-эллиптические, перфорированные, 1.76–1.98 мкм × 1.53–1.83 мкм ($n = 3$). Основание чешуйки состоит из 48–50 перфораций, расположенных в несколько колец. Внешнее кольцо, образованное 18 перфорациями прямоугольной формы, отчетливо очерчено. Внутренние

кольца нечеткие. В центре чешуйки имеется выступ конической (рис. 2, 6) или цилиндрической (рис. 2, 7) формы, высотой 0.86–0.92 мкм. Выступ, как и основание чешуйки, перфорирован.

Распространение: сведения крайне малочисленны. Впервые чешуйки, морфологически близкие чешуйкам *L. cancellata*, были зарегистрированы в 1981 г. в Дании (Thomsen et al., 1981). Однако эти авторы отметили лишь сходство обнаруженных ими чешуек с *L. poteriophora* (Moestrup et J. Kristiansen) Kapustin et Guiry ($\equiv$ *Paraphysomonas poteriophora* Moestrup et J. Kristiansen) и *L. quadrispina* (H. A. Thomsen et J. Kristiansen) Kapustin et Guiry ($\equiv$ *Paraphysomonas quadrispina* H. A. Thomsen et J. Kristiansen), оставив найденные чешуйки без официального описания. Годом позже H. R. Preisig и D. J. Hibberd (Preisig, Hibberd, 1982b) выявили и описали этот вид из небольшого временного водоема в районе Кембриджа (Англия), отметив, что найденные ранее в Дании (Thomsen et al., 1981) чешуйки принадлежат к тому же виду. Третья находка *L. cancellata* также была зарегистрирована в Англии (Finlay, Clarke, 1999). Здесь мы сообщаем о четвертой находке этого вида в мире. Вид впервые зарегистрирован на территории России.

Следует отметить, что обнаруженные нами чешуйки отличаются от протолога (Preisig, Hibberd, 1982b) меньшим числом перфораций в основании (48–50 против 55–105; 18 во внешнем кольце против 20–35). Однако крайне недостаточный на сегодняшний день объем информации об этом виде не позволяет нам сделать заключение о том, являются ли эти отличия морфологической вариацией внутри вида или нами обнаружен другой, морфологически близкий таксон. Необходимы наблюдения в культуре и проведение молекулярно-генетических исследований.

***Lepidochromonas eiffelii* (H. A. Thomsen) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas eiffelii* H. A. Thomsen; *Clathromonas eiffelii* (H. A. Thomsen) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 2, 8).

Клетка покрыта чешуйками двух типов: пластинчатыми и башневидными. Пластинчатые чешуйки овальной формы, 0.8–1.0 мкм × 0.6–0.8 мкм ($n = 11$). По краю этих чешуек проходит кольцо из 14–16 крупных перфораций, за которым следует кольцо из 17–23 мелких перфораций. В центральной части чешуйки перфорации расположены хаотично. Башневидные чешуйки 1.8–2.2 мкм длиной

($n = 5$) и состоят из крупноячеистого основания 0.8–1.0 мкм в диаметре и роста, раздвоенного на конце.

Распространение: широко распространенный вид (Kristiansen, 2000). Сведения о распространении

L. eiffelii на территории России немногочисленны. Впервые вид (указан как *Paraphysomonas eiffelii*) был зарегистрирован в канале Лугового парка Петергофа, г. Санкт-Петербург (Gogorev et al., 2018), две другие находки известны из Воронежской

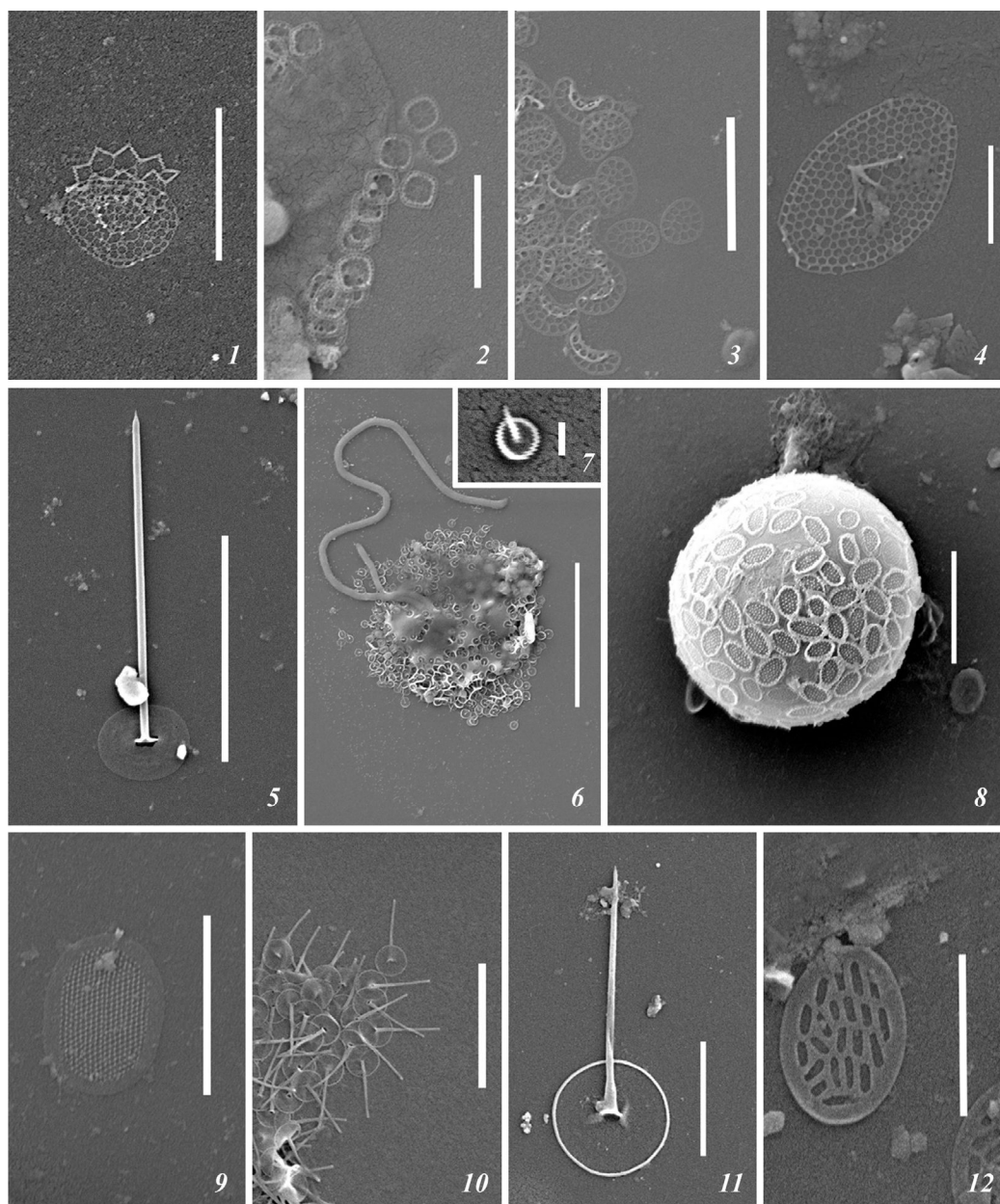


Рис. 3. Чешуйчатые Chrysophyceae (Paraphysomonadales) в водоемах Оренбургской области (Южный Урал, Россия).

Fig. 3. Silica-scaled Chrysophyceae (Paraphysomonadales) from the waterbodies of the Orenburg Region (South Urals, Russia).

1 – *Lepidochromonas stelligera*; 2 – *L. subquadrangularis*; 3 – *L. subrotacea*; 4 – *L. takahashii*; 5 – *Paraphysomonas acuminata*; 6, 7 – *P. bandaiensis*; 8 – *P. caelifrica*; 9 – *P. punctata*, 10 – *Paraphysomonas* sp. 1; 11 – *Paraphysomonas* sp. 2; 12 – *Polylepidomonas vacuolata*.

Масштабная линейка: 1, 3, 8–11 – 2 мкм; 2, 4, 12 – 1 мкм; 5, 6 – 5 мкм; 7 – 0.2 мкм.
Scale bar: 1, 3, 8–11 – 2 μm ; 2, 4, 12 – 1 μm ; 5, 6 – 5 μm ; 7 – 0.2 μm .

области (Prokina, 2019) и Республики Саха (Якутия) (Bessudova et al., 2022).

***Lepidochromonas poteriophora* (Moestrup et J. Kristiansen) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas poteriophora* Moestrup et J. Kristiansen; *Clathromonas poteriophora* (Moestrup et J. Kristiansen) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 2, 9).

Чешуйка сетчатая с округлым основанием 1.7 мкм в диаметре ($n = 1$) и центральным выступом высотой 1.1 мкм, расширяющимся на конце.

Распространение: Англия (Preisig, Hibberd, 1982b; Finlay, Clarke, 1999), Европа (Škaloud et al., 2013). Редкий для флоры России вид: впервые был зарегистрирован в р. Селенга, Республика Бурятия (Bessudova et al., 2018b), позднее отмечен в р. Керженец, Нижегородская область (Kulizin et al., 2021).

***Lepidochromonas stelligera* (Preisig et D. J. Hibberd) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas stelligera* Preisig et D. J. Hibberd; *Clathromonas stelligera* (Preisig et D. J. Hibberd) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 3, 1).

Чешуйка (1.5 мкм $\times$ 1.16 мкм, $n = 1$) имеет сетчатое округлое основание и приподнятую корончатую надстройку, с выраженным окаймлением на вершине. Основание чешуйки состоит из 95 перфораций, которые расположены в 6 колец. Внешнее кольцо включает 35 перфораций меньшего размера и ограничено от остальных слегка утолщенным внутренним краем.

Распространение: Северная Америка (Nicholls, 1985), Англия (Preisig, Hibberd 1982b), Европа (Thomsen et al., 1981; Hällfors, Hällfors, 1988; Ikävalko, Thomsen, 1996; Barreto, 2005). Редкий для флоры России вид: зарегистрирован в Невской губе (Voloshko, 2017).

***Lepidochromonas subquadrangularis* (Preisig et D. J. Hibberd) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas subquadrangularis* Preisig et D. J. Hibberd; *Clathromonas subquadrangularis* (Preisig et D. J. Hibberd) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 3, 2).

Клетка покрыта многочисленными мелкими сетчатыми чешуйками одного типа. Чешуйки пластинчатые, четырехугольные, 0.30–0.37 мкм ($n = 20$), с мелкими перфорациями по краям и крупными — в центральной части.

Распространение: Северная Америка (Nicholls, 1985), Англия (Preisig, Hibberd, 1982b; Finlay, Clarke, 1999), Европа (Hällfors, Hällfors, 1988; Ikävalko, 1994; Barreto, 2005). Редкий для флоры России вид: впервые

был зарегистрирован в небольшом пруду Ненецкого автономного округа (указан как *Paraphysomonas subquadrangularis*) (Siver et al., 2005), позднее отмечен в Невской губе (Voloshko, 2017) и водоемах Петергофа (Safronova et al., 2017).

***Lepidochromonas subrotacea* (H. A. Thomsen) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas subrotacea* H. A. Thomsen, *Clathromonas subrotacea* (H. A. Thomsen) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 3, 3).

Клетка покрыта чешуйками одного типа. Чешуйки плоские, от овальных до почти круглых, 0.7–0.9 мкм $\times$ 0.5–0.7 мкм ($n = 9$), с крупными перфорациями, формирующими периферийное кольцо (содержит 10–15 перфораций) и центральную область (2–7 перфораций).

Распространение: Северная Америка (Nicholls, 1985), Европа (Thomsen et al., 1981; Ikävalko, 1994; Barreto, 2005), Южная Корея (Kim, Kim, 2011). Редкий для флоры России вид: зарегистрирован в водоемах г. Санкт-Петербурга (Safronova, 2014) и Республики Бурятия (Bessudova et al., 2018b).

***Lepidochromonas takahashii* (Cronberg et Kristiansen) Kapustin et Guiry** ($\equiv$ *Paraphysomonas takahashii* Cronberg et Kristiansen; *Clathromonas takahashii* (Cronberg et J. Kristiansen) Scoble et Cavalier-Smith) (рис. 3, 4).

Чешуйки сетчатые, эллиптической формы, 2.3–2.5 мкм длиной, 1.4–1.7 мкм шириной ($n = 3$), с равномерно расположенными в несколько колец перфорациями, в центре чешуйки трехгранный вырост высотой 0.4–1.2 мкм. Общее число перфораций от 100 до 140.

Распространение: Северная Америка (Nicholls, 1985), Англия (Preisig, Hibberd, 1982a; Finlay, Clarke, 1999), Европа (Thomsen et al., 1981; Hällfors, Hällfors, 1988; Ikävalko, Thomsen, 1996; Barreto, 2005), Австралия (LeRoi, Hallegraeff, 2006). На территории России зарегистрирован в Ленинградской (Voloshko, Gavrilova, 2001), Иркутской (Bessudova et al., 2017) областях, Ненецком автономном округе (Siver et al., 2005), Красноярском крае (Bessudova, Likhoshway, 2017), Республике Саха (Якутия) (Bessudova et al., 2022).

По размеру обнаруженные нами чешуйки отличаются от протолога (Cronberg, Kristiansen, 1980), но соответствуют размерам, которые приводят H. A. Thomsen et al. (Thomsen et al., 1981) при описании *L. takahashii* (указан как *Paraphysomonas takahashii*) из водоемов Дании.

***Paraphysomonadaceae* Preisig et D. J. Hibberd**

***Paraphysomonas* cf. *acuminata* subsp. *acuminata* Scoble et Cavalier-Smith** (рис. 3, 5).

Основание чешуйки овальной формы (1.8–2.1 мкм × 1.3–1.7 мкм, $n = 3$) без плотного ободка по краю и со слабо выраженным кольцом в центре. Из центра основания выходит шип 7.1–7.4 мкм длиной, заканчивающийся коротким заостренным кончиком. Ширина основания шипа – 0.21–0.24 мкм, ширина кончика шипа – 0.12–0.14 мкм.

Распространение: Украина (Kapustin et al., 2020). На территории России вид зарегистрирован в Республиках Саха (Якутия) (Bessudova et al., 2022) и Бурятия (Bessudova et al., 2018a, b).

P. acuminata acuminata был описан J. M. Scoble и T. Cavalier-Smith (Scoble, Cavalier-Smith, 2014) на основе анализа данных секвенирования гена 18S рибосомальной РНК и трансмиссионной электронной микроскопии 59 клональных культур *Paraphysomonas*. Ранее виды, обладающие непорфированными чешуйками, без утолщенного края по периферии основания и выходящим из центра основания шипом, оканчивающимся резко заостренным кончиком, относили к *Paraphysomonas imperforata* I.A.N. Lucas (Scoble, Cavalier-Smith, 2014). Последний был описан в 1967 г. (Lucas, 1967). Согласно протологу чешуйки *P. imperforata* имеют округлое основание 0.77 мкм (0.7–0.85 мкм) в диаметре и центральный шип высотой 1.0 мкм (0.875–1.125 мкм). В работе H. R. Preisig и D. J. Hibberd (Preisig, Hibberd, 1982a) диагноз вида был расширен (диаметр основания – 0.8–2.8 (0.4–3.3) мкм, высота шипа – 1.0–25.0 (0.8–13.0) мкм). J. M. Scoble и T. Cavalier-Smith (Scoble, Cavalier-Smith, 2014) указали на ошибочность подобных объединений. Они выявили высокое генетическое разнообразие, а также значительное соответствие между вариациями в морфологии чешуек и последовательностях гена 18S рРНК, показав, таким образом, что “вид” *P. imperforata* представляет собой совокупность нескольких видов.

В виду вышесказанного, несмотря на то, что длина шипа обнаруженных нами чешуек превышала размеры, указанные в протологе (7.1–7.4 мкм против 4.2–6.7 мкм), мы сочли правильным идентифицировать их как принадлежащих *P. cf. acuminata acuminata*, чем относить к сборному виду *P. imperforata*.

***Paraphysomonas bandaiensis* Takahashi** (рис. 3, 6, 7).

Клетка покрыта многочисленными мелкими однотипными чешуйками. Основание чешуйки имеет утолщенный край, диаметр основания – 0.25–0.26 мкм ($n = 10$). Длина шипа равна или чуть больше диаметра основания, 0.25–0.3 мкм.

Распространение: Англия (Hibberd, 1979, Preisig, Hibberd, 1982a; Finlay, Clarke, 1999), Европа (Barreto, 2005), Япония (Takahashi, 1976), Австралия (LeRoi, Hallegraeff, 2006). О находках *P. bandaiensis* на территории России сообщалось рядом авторов (Siver et al., 2005; Safronova, 2018; Bessudova et al., 2018b; Prokina, 2019). Однако, как было отмечено нами ранее (Ignatenko et al., 2022), чешуйки, проиллюстрированные в вышеупомянутых работах, выражены отличаются от протолога (Takahashi, 1976) и, вероятно, могут принадлежать другому, еще не описанному таксону. Чешуйки, соответствующие протологу, зарегистрированы в Иркутской области (Bessudova et al., 2023a).

***Paraphysomonas caelifrica* Preisig et D. J. Hibberd** (рис. 3, 8).

Нами обнаружен один из двух типов чешуек, характерных для данного вида. Найденные чешуйки пластинчатые, эллиптической формы, 0.63–0.83 мкм × 0.37–0.56 мкм ($n = 20$). По периферии чешуйки проходит возвышающийся валик с неровным краем. Центральная область чешуйки покрыта 21–42 выступами.

Распространение: космополит (Kristiansen, 2000). Редкий для флоры России вид: зарегистрирован в водоемах г. Санкт-Петербурга (Safronova, 2014) и р. Баргузин, Республика Бурятия (Bessudova et al., 2018b).

***Paraphysomonas punctata* B. Zimmermann** (рис. 3, 9).

Чешуйки пластинчатые, эллиптической формы, 1.7–1.8 мкм × 1.2–1.3 мкм ($n = 2$). По периферии чешуйки проходит бесструктурная кромка шириной 0.15–0.21 мкм, центральная область покрыта многочисленными мелкими выступами, расположенными прямыми рядами.

Распространение: Северная Америка (Nicholls, 1984), Англия (Preisig, Hibberd 1982b; Finlay, Clarke, 1999), Европа (Thomsen et al., 1981; Hällfors, Hällfors, 1988; Ikävalko, 1994; Ikävalko, Thomsen, 1996; Olsen et al., 1999; Barreto, 2005). На территории России вид отмечен в водоемах Ленинградской области (Voloshko, Gavrilova, 2001; Voloshko, 2017), Республик Бурятия (Bessudova et al., 2018b) и Саха (Якутия) (Bessudova et al., 2021, 2022).

***Paraphysomonas* sp. 1** (рис. 3, 10).

Основание чешуйки округлое, 0.46–0.62 мкм в диаметре ($n = 33$), с плотным ободком по краю. Шип 0.88–1.07 мкм длиной заканчивается закругленным кончиком.

Мы не смогли идентифицировать найденные чешуйки до уровня вида. Высокая степень сходства обнаруженных нами чешуек прослеживается с *Paraphysomonas hebetispina hebetispina* J. M. Scoble et T. Cavalier-Smith. Однако от последнего они отличаются отсутствием кольцевого пространства вокруг основания шипа и более выраженным плотным ободком по краю основания чешуйки. Кроме того, *P. hebetispina hebetispina* описан как морской вид (Scoble, Cavalier-Smith, 2014), а найденные нами чешуйки выявлены в пресных водоемах. От близкого по размерам *P. lucasii* J. M. Scoble et T. Cavalier-Smith обнаруженные чешуйки отличаются наличием плотного ободка по краю основания чешуйки и слегка суживающимся к вершине шипом, тогда как шип *P. lucasii* имеет утолщенную проксимальную часть и более тонкую дистальную, а основание чешуйки лишено утолщения по периферии. *P. lucasii* также является морским видом (Scoble, Cavalier-Smith, 2014). От других мелкочешуйчатых *Paraphysomonas* с закругленными на концах шипами обнаруженные нами чешуйки отличаются большими размерами (в отличие от *P. bandaiensis*), формой основания (*P. ovalis* J. M. Scoble et T. Cavalier-Smith), длиной и формой шипа (*P. segmenta* J. M. Scoble et T. Cavalier-Smith).

***Paraphysomonas* sp. 2** (рис. 3, 11).

Основание чешуйки округлое, 1.51–2.23 мкм ($n = 14$) в диаметре, с плотным ободком по краю. Шип 1.9–3.9 мкм длиной, сужающийся к заостренной вершине.

Эти чешуйки мы также не смогли идентифицировать до уровня вида. Согласно ранним исследованиям чешуйки подобной морфологии (округлое основание 1.0–3.2 мкм в диаметре, с утолщенным ободком по периферии и с выходящим из центра основания шипом до 12.5 мкм длиной) относили к *P. vestita* (A. C. Stokes) De Saedeleer (Manton, Leedale, 1961; Takahashi, 1976; Preisig, Hibberd, 1982a). Однако позднее на основе критического анализа морфологии и молекулярно-генетических данных было установлено, что *P. vestita* является сборным видом (Scoble, Cavalier-Smith, 2014). Наибольшее сходство обнаруженных нами чешуек прослеживается

с *P. vulgaris* subsp. *brevispina* J. M. Scoble et T. Cavalier-Smith. Однако отсутствие у наших чешуек вздутия у основания шипа, характерного для *P. vulgaris* subsp. *brevispina*, не позволяет нам достоверно отнести их к указанному виду.

***Polylepidomonas vacuolata* (H. A. Thomsen) Preisig et D. J. Hibberd** ($\equiv$ *Paraphysomonas vacuolata* H. A. Thomsen) (рис. 3, 12).

Чешуйки ($n = 3$) пластинчатые, овальной формы, 1.1–1.15 мкм длиной, 0.8–0.82 мкм шириной. По краю чешуйки проходит узкий бесструктурный ободок (0.1–0.12 мкм шириной), в центральной области располагаются 21–23 закругленных прямоугольных перфорации.

Распространение: Англия (Preisig, Hibberd, 1983), Европа (Thomsen et al., 1981; Ikävalko, 1994; Hällfors, 2004; Guiry, Guiry, 2023). Вид впервые зарегистрирован на территории России.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, в результате предыдущих и настоящего исследований в водоемах степной зоны Южного Урала зарегистрировано 19 видов чешуйчатых Chrysophyceae, принадлежащих порядкам Chromulinales и Paraphysomonadales. Среди них 16 таксонов рангом ниже рода впервые отмечены для указанной территории, два вида (*Lepidochromonas cancellata*, *Polylepidomonas vacuolata*) являются новыми для флоры России. Установлены новые местонахождения четырех редких видов: *L. poteriophora*, *L. stelligera*, *L. subrotacea*, *Paraphysomonas caelifrifica*. Два таксона мы не смогли идентифицировать до видового уровня, и, вероятно, они могут быть новыми видами для науки. Среди обнаруженных таксонов были как часто встречающиеся, такие как *Paraphysomonas* sp. 2, *L. butcheri*, *Spiniferomonas trioralis* (выявлены более чем в половине или в каждом из исследуемых водоемов), так и виды, зарегистрированные только в одном локалитете: *Chrysosphaerella coronacircumspina*, *L. poteriophora*, *L. stelligera*, *Paraphysomonas caelifrifica*, *Polylepidomonas vacuolata*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность к.б.н. старшему научному сотруднику отдела ландшафтной экологии Института степи Оренбургского федерального

исследовательского центра Ольге Геннадьевне Калмыковой, сотрудникам биологического заказника областного значения “Светлинский”, а также директору ГКУ Оренбургской области “Дирекция ООПТ” Александру Андреевичу Семенову за оказанную помощь в проведении полевых сборов.

Исследование выполнено при поддержке гранта Российского научного фонда № 23-24-10056, <https://rscf.ru/project/23-24-10056/>

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Barreto S. 2005. The silica-scaled chrysophyte flora of Hungary. — *Nova Hedwig. Beih.* 128: 11–41.
- Bessudova A.Y., Bukin Y.S., Sorokovikova L.M., Firsova A.D., Tomberg V. 2018a. Silica-scaled Chrysophytes in Small Lakes of the Lower Yenisei Basin, the Arctic. — *Nova Hedwigia. Beih.* 107: 315–336. https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2018/0473
- Bessudova A.Yu., Domyshva V.M., Firsova A.D., Likhoshway Y.V. 2017. Silica-scaled chrysophytes of Lake Baikal. *Acta Biol. Sibirica.* 3(3): 47–56. <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v3i3.3615>
- Bessudova A., Gabyshev V., Bukin Yu., Gabysheva O., Likhoshway Ye.V. 2022. Species richness of scaled Chrysophytes in arctic waters in the Tiksi Region (Yakutia, Russia). *Acta Biol. Sibirica.* 8: 431–459. <https://doi.org/10.14258/abs.v8.e26>
- Bessudova A., Gabyshev V., Firsova A., Gabysheva O., Bukin Y., Likhoshway Y. 2021. Diversity Variation of Silica-Scaled Chrysophytes Related to Differences in Physicochemical Variables in Estuaries of Rivers in an Arctic Watershed. — *Sustainability.* 13: 13768. <https://doi.org/10.3390/su132413768>
- Bessudova A., Galachyants Y., Firsova A., Hilkhanova D., Nalimova M., Marchenkov A., Mikhailov I., Sakirko M., Likhoshway Y. 2023a. Changes in Diversity of Silica-Scaled Chrysophytes during Lake–River–Reservoir Transition (Baikal–Angara–Irkutsk Reservoir). — *Life.* 13(10): 2052. <https://doi.org/10.3390/life13102052>
- [Bessudova, Likhoshway] Бессудова А.Ю., Лихошвай Е.В. 2017. Чешуйчатые хризодитовые (Chrysophyceae) Богучанского водохранилища. — *Современная наука: актуальные проблемы теории и практики. Серия: естественные и технические науки.* 11: 4–11.
- Bessudova A., Likhoshway Y., Firsova A., Mitrofanova E., Koveshnikov M., Soromotin A., Khoroshavin V., Kirillov V. 2023b. Small Organisms in a Large River: What Provides the High Diversity of Scaled Chrysophytes in the Ob River? — *Water.* 15: 3054. <https://doi.org/10.3390/w15173054>
- [Bessudova et al.] Бессудова А.Ю., Фирсова А.Д., Сороковикова Л.М., Томберг И.В. 2016. Чешуйчатые золотистые водоросли бассейнов Нижнего Енисея и заливов Карского моря с элементами аутоэкологии. *Иркутск.* 110 с.
- Bessudova A.Y., Firsova A.D., Tomberg I.V., Sorokovikova L.M., Likhoshway Ye.V. 2018c. Biodiversity of silica-scaled chrysophytes in tributaries of northern limit of Lake Baikal. — *Acta Biol. Sibirica.* 4(3): 75–84. <http://dx.doi.org/10.14258/abs.v4i3.4411>
- Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Firsova A.D., Kuz'mina A. Ye., Tomberg I.V., Likhoshway Y.V. 2014. Changes in phytoplankton community composition along a salinity gradient from the lower Yenisei River to the Kara Sea, Russia. — *Botanica Marina.* 57(3): 225–239. <https://doi.org/10.1515/bot-2013-0102>
- Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V., Likhoshway Ye.V. 2018b. Silica-Scaled Chrysophytes in Large Tributaries of Lake Baikal, Cryptogam. — *Algol.* 39(2): 145–165. <https://doi.org/10.7872/crya/v39.iss2.2018.145>
- Cronberg G., Kristiansen J. 1980. Synuraceae and other Chrysophyceae from central Smaland, Sweden. — *Bot. Notiser.* 133: 595–618.
- Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. *Atlas of Chrysophyceean Cysts.* Dordrecht, Netherlands. 189 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-017-0809-8>
- Finlay B.J., Clarke K.J. 1999. Apparent global ubiquity of species in the protist genus *Paraphysomonas*. — *Protist.* 150: 419–430.
- Firsova A.D., Bessudova A.Y., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V., Likhoshway Y.V. 2015. The diversity of Chrysophyceean algae in an Arctic Zone of river and sea water mixing, Russia. — *Am. J. Plant Sci.* 6: 2439–2452. <http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2015.615246>
- [Gogorev et al.] Гогорев Р.М., Шадрин С.Н., Сафронова Т.В. 2018. Новые находки водорослей. 1. — *Новости систематики низших растений.* 52(2): 355–358. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.2.355>
- Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase. World-Wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway.* Available online: <https://www.algaebase.org> (accessed on 30 November 2023).
- [Gusev] Гусев Е.С. 2016. К флоре чешуйчатых золотистых водорослей озера Фролиха (Северное Забайкалье). — *Труды ИБВВ РАН.* 76(79): 25–30.
- Gusev E.S., Guseva E.E., Gabyshev V.A. 2018. Taxonomic composition of silica-scaled chrysophytes in rivers and lakes of Yakutia and Magadanskaya oblast (Russia). — *Nova Hedwig. Beih.* 147: 105–117.
- Hällfors G. 2004. Checklist of Baltic Sea phytoplankton species (including some heterotrophic protistan groups). — *Balt. Sea Environ. Proc.* 95: 1–208.
- Hällfors G., Hällfors S. 1988. Records of chrysophytes with siliceous scales (Mallomonadaceae and Paraphysomonadaceae) from Finnish inland waters. — *Hydrobiologia.* 161: 1–29.
- Hibberd D.J. 1979. Notes on the ultrastructure of the genus *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) with special reference to *P. bandaiensis* Takahashi. — *Arch. Protistenk.* 121: 146–154. [https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(79\)80012-3](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(79)80012-3)
- Ignatenko M., Gusev E., Yatsenko-Stepanova T. 2023. Diversity of Silica-Scaled Chrysophytes in the Steppe

- Zone of the Southern Urals with a Description of a New Species from the Genus *Mallomonas*. — *Life*. 13: 2214. <https://doi.org/10.3390/life13112214>
- Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T.N., Kapustin D. 2022. Additions to chrysophycean stomatocyst flora from South Urals shallow lake including descriptions of three new morphotypes. — *Phytotaxa*. 561(1): 014–026. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.561.1.2>
- [Ignatenko et al.] Игнатенко М.Е., Яценко-Степанова Т.Н., Уржумов А.А. 2021. Новые находки видов рода *Mallomonas* (Chrysophyceae, Synurales) для Оренбургской области (Южный Урал, Россия). — *Новости систематики низших растений*. 55(2): 315–323. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.2.315>
- Ikävalko J. 1994. Observations on silica-scaled flagellates (Chrysophyceae and Synurophyceae) in the brackish water of Pojo Bay, SW coast of Finland. — *Ann. Bot. Fennici*. 31: 1–27.
- Ikävalko J., Thomsen H. 1996. Scale-covered and loricate flagellates (Chrysophyceae and Synurophyceae) from Baltic Sea ice. — *Nova Hedwigia. Beih.* 114: 147–160.
- Kapustin D., Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T. 2023. On stomatocysts of *Paraphysomonas caelifrica* (Stramenopiles, Paraphysomonadida). — *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 70: e12979. <https://doi.org/10.1111/jeu.12979>
- Kapustin D.A., Gusev E.S., Lilitskaya G.G., Kulikovskiy M.S. 2020. Silica-scaled chrysophytes from the Ukrainian Polissia. — *Cryptogamie, Algologie*. 41(12): 121–135. <https://doi.org/10.5252/cryptogamie-algologie2020v41a12>
- Kim J.H., Kim H.S. 2011. Seasonal occurrence of silica-scaled chrysophytes in a small eutrophic swamp, South Korea. — *Nova Hedwigia. Beih.* 93: 411–436. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2011/0093-0411>
- [Kitaev] Китаев С.П. 2007. Основы лимнологии для гидробиологов и ихтиологов. Петрозаводск. 395 с.
- Kristiansen J. 2000. Cosmopolitan Chrysophytes. — *Syst. Geog. Plants*. 70: 291–300. <http://dx.doi.org/10.2307/3668648>
- Kristiansen J., Düwel L., Wegeberg S. 1997. Silica-scaled chrysophytes from the Taymyr Peninsula, Northern Siberia. — *Nova Hedwigia. Beih.* 65: 337–351. <https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/65/1997/337>
- Kristiansen J., Škaloud P. 2017. Chrysophyta. — In: *Handbook of the Protists*. Switzerland: Springer International Publishing. P. 331–366.
- [Kulizin et al.] Кулизин В.П., Гусев Е.С., Воденеева Е.Л., Охупкин А.Г. 2021. Состав и морфология чешуйчатых золотистых водорослей левобережных волжских притоков. — *Биология внутренних вод*. 4: 332–342. <https://doi.org/10.31857/S0320965221030098>
- Lengyel E., Barreto S., Padisák J., Stenger-Kovács C., Lázár D., Buczkó K. 2023. Contribution of silica-scaled chrysophytes to ecosystems services: a review. — *Hydrobiologia*. 850: 2735–2756. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05075-5>
- LeRoi J.M., Hallegraeff G.M. 2006. Scale-bearing nanoflagellates from southern Tasmanian coastal waters, Australia. II. Species of Chrysophyceae (Chrysophyta), Prymnesiophyceae (Haptophyta, excluding *Chrysochromulina*) and Prasinophyceae (Chlorophyta). — *Bot. Mar.* 49: 216–235. <https://doi.org/10.1515/BOT.2006.027>
- Lucas I.A.N. 1967. Two new marine species of *Paraphysomonas*. — *J. mar. boil. Ass. U.K.* 47: 329–334.
- Manton I., Leedale G.F. 1961. Observations on the Fine Structure of *Paraphysomonas vestita*, with special reference to the Golgi Apparatus and the Origin of Scales. — *Phycologia*. 1(1): 37–57. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-1-1-37.1>
- [Medvedeva, Nikulina] Медведева Л.А., Никулина Т.В. 2014. Каталог пресноводных водорослей юга Дальнего Востока России. Владивосток. 271 с.
- Mindolina Y.V., Selivanova E.A., Ignatenko M.E., Krasnova E.D., Voronov D.A., Plotnikov A.O. 2023. Taxonomic composition of protist communities in the coastal stratified lake Kislo-Sladkoe (Kandalaksha Bay, White Sea). Revealed by microscopy. — *Diversity*. 15: 44. <https://doi.org/10.3390/d15010044>
- Nicholls K.H. 1984. Eight Chrysophyceae new to North America. — *Phycologia*. 23(2): 213–221.
- Nicholls K.H. 1985. Five *Paraphysomonas* species (Chrysophyceae) new to North America, with notes on three other rarely reported species. — *Can. J. Bot.* 63: 1208–1212.
- Olsen N.E., Poulsen L.K., Reuss N., Steinarsdottir S.S. 1999. A new subspecies of *Paraphysomonas punctata* (Paraphysomonadaceae, Chrysophyceae). — *Nord. J. Bot.* 19: 635–640.
- [Ostroumov] Остроумов С.А. 2004. Биологический механизм самоочищения в природных водоемах и водотоках: теория и приложения. Успехи современной биологии. 124(5): 429–442.
- Preisig H.R., Hibberd D.J. 1982a. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) and related genera 1. — *Nord. J. Bot.* 2: 397–420.
- Preisig H.R., Hibberd D.J. 1982b. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) and related genera 2. — *Nord. J. Bot.* 2: 601–638.
- Preisig H.R., Hibberd D.J. 1983. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) and related genera 3. — *Nord. J. Bot.* 3: 695–723.
- Prokina K.I. 2019. Heterotrophic flagellates from sphagnum bogs and terrace-forest and floodplain water bodies of the Central Russian forest-steppe. — *Inland Water Biology*. 12(3): 276–289. <https://doi.org/10.1134/S199508291903012X>
- Prokina K.I., Mylnikov A.A., Mylnikov A.P. 2017. Heterotrophic flagellates and centrohelid heliozoa from littoral and supralittoral zones of the Black Sea (the Southern part of the Crimea). — *Protistology*. 11(3): 143–169. <https://doi.org/10.21685/1680-0826-2017-11-3-2>
- Pusztai M., Jadrná I., Škaloud P. 2023. Elucidating the phylogeny and taxonomic position of the genus *Spiniferomonas*

- Takahashi (Chrysophyceae). — Fottea, Olomouc, 23(2): 217–222.
<https://doi.org/10.5507/fot.2023.006>
- [Safronova] Сафронова Т.В. 2014. Сезонные изменения состава золотистых водорослей (Chrysophyceae, Synurophyceae) в прудах ботанического сада БИН РАН (Санкт-Петербург). — Бот. журн. 99(4): 443–458.
- [Safronova] Сафронова Т.В. 2018. Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) особо охраняемых природных территорий Ленинградской области и г. Санкт-Петербурга: Дис. ... канд. биол. наук. СПб. 204 с.
- [Safronova et al.] Сафронова Т.В., Шадрина С.Н., Волошко Л.Н. 2017. Разнообразие золотистых водорослей (Chrysophyceae, Synurophyceae) в водоемах Петергофа. Материалы ежегодной молодежной экологической Школы-конференции в усадьбе “Сергиевка”. СПб. 57–62.
- Scoble J.M., Cavalier-Smith T. 2014. Scale evolution in Paraphysomonadida (Chrysophyceae): Sequence phylogeny and revised taxonomy of *Paraphysomonas*, new genus *Clathromonas*, and 25 new species. — Eur. J. Protistol. 50(5): 551–592.
<http://dx.doi.org/10.1016/j.ejop.2014.08.001>
- Siver P.A., Voloshko L.N., Gavrilova O.V., Getsen M.V. 2005. The scaled chrysophyte flora of the Bolshezemelskaya tundra. — Nova Hedwigia. Beih. 128: 125–150.
- Škaloud P., Škaloudová M., Pichrtová M., Němcová Y., Kreidlová J., Pusztai M. 2013. www.chrysophytes.eu — a Database on Distribution and Ecology of Silica-Scaled Chrysophytes in Europe. — Nova Hedwig. Beih. 142: 141–146.
- Smol J.P. 1995. Application of chrysophytes to problems in paleoecology. — In: Chrysophyte algae: Ecology, phylogeny and development. Cambridge: Cambridge University Press. P. 303–329.
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Снитко В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) в водоемах Восточных предгорий Южного и Среднего Урала. — Бот. журн. 101(12): 1361–1378.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Снитко В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. 2019. Золотистые водоросли водоемов Южного Урала. I. Род *Chrysosphaerella* (Paraphysomonadaceae). — Бот. журн. 104(4): 587–601.
<https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Снитко В.П., Сафронова Т.В. 2020. Золотистые водоросли водоемов Южного Урала. II. Род *Mallomonas* (Synurophyceae, Mallomonadaceae). — Бот. журн. 105(4): 368–383.
<https://doi.org/10.31857/S0006813620040080>
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Сафронова Т.В., Блинов И.А., Снитко В.П. 2021. Новые виды рода *Synura* секции *Synura* (Chrysophyceae, Synurales, Synuraceae) в водоемах Южного Урала. — Бот. журн. 106(11): 1101–1112.
<https://doi.org/10.31857/S0006813621110107>
- [Snitko et al.] Снитко Л.В., Сафронова Т.В., Снитко В.П. 2022. Золотистые водоросли (Chrysophyceae) водоемов Южного Урала и Зауральского плато. Род *Synura* (Synuraceae) секция *Petersenianae*. — Бот. журн. 107(4): 333–349.
<https://doi.org/10.31857/S0006813622030061>
- Takahashi E. 1976. Studies on genera *Mallomonas* and *Synura*, and other plankton in freshwater with the electron microscope X. The genus *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) in Japan. — Eur. J. Phycol. 11(1): 39–48.
<https://doi.org/10.1080/00071617600650071>
- Thomsen H.A., Zimmermann B., Moestrup O., Kristiansen J. 1981. Some new freshwater species of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae). — Nord. J. Bot. 1: 559–581.
- Voloshko L.N. 2010. The Chrysophyte algae from Glacial Lakes of Polar Ural (Russia). — Nova Hedwig. Beih. 136: 191–212.
<https://doi.org/10.1127/1438-9134/2010/0136-0191>
- [Voloshko] Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли водоемов севера России. Род *Chrysosphaerella*. — Бот. журн. 101(7): 753–776.
- [Voloshko] Волошко Л.Н. 2017. Золотистые водоросли водоемов Севера России. СПб. 380 с.
- Voloshko L.N., Gavrilova O.V. 2001. A checklist of silica-scaled Chrysophytes in Russia with an emphasis on the flora of Lake Ladoga. — Nova Hedwig. Beih. 122: 147–167.
- [Vorobyova et al.] Воробьева С.С., Бондаренко Н.А., Карпов С.А., Помазкина Г.В., Ганичев А.И. 1992. К изучению видового состава Chrysophyta озера Байкал. — Альгология. 2(3): 68–72.
- [Voropaev, Novozhenin] Воропаев С.Б., Новоженин И.А. 2013. Природные условия и особенности факторов почвообразования Южного Урала. — Вестник ОГУ. 10(159): 241–243.

CONTRIBUTION TO THE FLORA OF CHRYSOPHYTES (CHRYSOPHYCEAE: CHROMULINALES, PARAPHYSOMONADALES) OF THE WATERBODIES OF THE STEPPE ZONE (ORENBURG REGION)

M. E. Ignatenko^{1, *}, T. N. Yatsenko-Stepanova^{1, **}, Yu. V. Mindolina^{1, ***}, M. A. Nasyrova^{1, ****}

¹*Institute for Cellular and Intracellular Symbiosis RAS*

Orenburg Federal Research Center

Pionerskaya Str., Orenburg, 460000, Russia

**e-mail: ignatenko_me@mail.ru*

***e-mail: yacenkostn@gmail.com*

****e-mail: yliamindolina@mail.ru*

*****e-mail: marina_lavrenova_95@mail.ru*

In the waterbodies of different types of the steppe zone of the Southern Urals, 19 taxa of silica-scaled Chrysophyceae belonging to the orders Chromulinales and Paraphysomonadales have been recorded. Among them, 16 taxa of the infrageneric rank were recorded for the first time for the studied territory; two species (*Lepidochromonas cancellata* and *Polylepidomonas vacuolata*) are new to the flora of Russia. New localities have been revealed of four species rare in the flora of Russia: *L. poteriphora*, *L. stelligera*, *L. subrotacea*, and *Paraphysomonas caelifrica*. For each discovered taxon, data on its morphology, locality, and distribution are provided. All findings are illustrated with microphotographs taken using scanning electron microscopy.

Keywords: diversity, scanning electron microscopy, Chromulinales, *Chrysosphaerella*, *Lepidochromonas*, *Paraphysomonas*, Paraphysomonadales, *Polylepidomonas*, *Spiniferomonas*

ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to Olga G. Kalmykova, the Senior Researcher of the Institute of Steppe of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, to employees of the biological reserve of regional significance “Svetlinsky”, as well as to A.A. Semenov, the Director of the “Directorate of Specially Protected Natural Territories of the Orenburg Region”, for their help with sampling.

This study was supported by a grant from the Russian Science Foundation (project No. 23-24-10056).

REFERENCES

- Barreto S. 2005. The silica-scaled chrysophyte flora of Hungary. — *Nova Hedwig. Beih.* 128: 11–41.
- Bessudova A.Y., Bukin Y.S., Sorokovikova L.M., Firsova A.D., Tomberg V. 2018a. Silica-scaled Chrysophytes in Small Lakes of the Lower Yenisei Basin, the Arctic. — *Nova Hedwigia. Beih.* 107: 315–336.
https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2018/0473
- Bessudova A.Yu., Domysheva V.M., Firsova A.D., Likhoshway Y.V. 2017. Silica-scaled chrysophytes of Lake Baikal. — *Acta Biol. Sibirica.* 3(3): 47–56.
<http://dx.doi.org/10.14258/abs.v3i3.3615>
- Bessudova A., Gabyshev V., Bukin Yu., Gabysheva O., Likhoshway Ye.V. 2022. Species richness of scaled Chrysophytes in arctic waters in the Tiksi Region (Yakutia, Russia). — *Acta Biol. Sibirica* 8: 431–459.
<https://doi.org/10.14258/abs.v8.e26>
- Bessudova A., Gabyshev V., Firsova A., Gabysheva O., Bukin Y., Likhoshway Y. 2021. Diversity Variation of Silica-Scaled Chrysophytes Related to Differences in Physicochemical Variables in Estuaries of Rivers in an Arctic Watershed. — *Sustainability.* 13: 13768.
<https://doi.org/10.3390/su132413768>
- Bessudova A., Galachyants Y., Firsova A., Hilkhanova D., Nalimova M., Marchenkov A., Mikhailov I., Sakirko M., Likhoshway Y. 2023a. Changes in Diversity of Silica-Scaled Chrysophytes during Lake–River–Reservoir Transition (Baikal–Angara–Irkutsk Reservoir). — *Life.* 13(10): 2052.
<https://doi.org/10.3390/life13102052>
- Bessudova A., Likhoshway Ye. 2017. Scaled Chrysophytes (Chrysophyceae) of the Boguchany reservoir. — *Modern science: current problems of theory and practice. Series: natural and technical sciences.* 11: 4–11 (In Russ.).
- Bessudova A., Likhoshway Y., Firsova A., Mitrofanova E., Koveshnikov M., Soromotin A., Khoroshavin V., Kirillov V. 2023b. Small Organisms in a Large River: What Provides the High Diversity of Scaled Chrysophytes in the Ob River? — *Water.* 15: 3054.
<https://doi.org/10.3390/w15173054>
- Bessudova A.Yu., Firsova A.D., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V. 2016. Silica-scaled chrysophytes of the Lower Yenisei basin and the Kara Sea bays with elements of autoecology. *Irkutsk.* 110 p. (In Russ.).
- Bessudova A.Y., Firsova A.D., Tomberg I.V., Sorokovikova L.M., Likhoshway Ye.V. 2018c. Biodiversity of silica-scaled chrysophytes in tributaries of northern limit of

- Lake Baikal. — *Acta Biol. Sibirica*. 4(3): 75–84.
<http://dx.doi.org/10.14258/abs.v4i3.4411>
- Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Firsova A.D., Kuz'mina A. Ye., Tomberg I.V., Likhoshway Y.V. 2014. Changes in phytoplankton community composition along a salinity gradient from the lower Yenisei River to the Kara Sea, Russia. — *Botanica Marina*. 57(3): 225–239.
<https://doi.org/10.1515/bot-2013-0102>
- Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V., Likhoshway Ye.V. 2018b. Silica-Scaled Chrysophytes in Large Tributaries of Lake Baikal. — *Cryptogam. Algal.* 39(2): 145–165.
<https://doi.org/10.7872/crya/v39.iss2.2018.145>
- Cronberg G., Kristiansen J. 1980. Synuraceae and other Chrysophyceae from central Smaland, Sweden. — *Bot. Notiser*. 133: 595–618.
- Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. *Atlas of Chrysophycean Cysts*. Dordrecht, Netherlands. 189 p.
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0809-8>
- Finlay B.J., Clarke K.J. 1999. Apparent global ubiquity of species in the protist genus *Paraphysomonas*. — *Protist*. 150: 419–430.
- Firsova A.D., Bessudova A.Y., Sorokovikova L.M., Tomberg I.V., Likhoshway Y.V. 2015. The diversity of Chrysophycean algae in an Arctic Zone of river and sea water mixing, Russia. — *Am. J. Plant Sci.* 6: 2439–2452.
<http://dx.doi.org/10.4236/ajps.2015.615246>
- Gogorev R.M., Shadrina S.N., Safronova T.V. 2018. New records of algae. 1. — *Novosti sistematiki nizshikh rastenii*. 52(2): 355–358 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2018.52.2.355>
- Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-Wide Electronic Publication, National University of Ireland, Galway. Available online:
<https://www.algaebase.org> (accessed on 30 November 2023).
- Gusev E.S. 2016. Contribution to the flora of silica-scaled Chrysophytes of Frolikha lake (North Transbaikalia area). — *Proceedings IBIW, RAS*. 76(79): 25–30 (In Russ.).
- Gusev E.S., Guseva E.E., Gabyshev V.A. 2018. Taxonomic composition of silica-scaled chrysophytes in rivers and lakes of Yakutia and Magadanskaya oblast (Russia). — *Nova Hedwigia. Beih.* 147: 105–117.
- Hällfors G. 2004. Checklist of Baltic Sea phytoplankton species (including some heterotrophic protistan groups). — *Balt. Sea Environ. Proc.* 95: 1–208.
- Hällfors G., Hällfors S. 1988. Records of chrysophytes with siliceous scales (Mallomonadaceae and Paraphysomonadaceae) from Finnish inland waters. — *Hydrobiologia*. 161: 1–29.
- Hibberd D.J. 1979. Notes on the ultrastructure of the genus *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) with special reference to *P. bandaiensis* Takahashi. — *Arch. Protistenk.* 121: 146–154.
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(79\)80012-3](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(79)80012-3)
- Ignatenko M., Gusev E., Yatsenko-Stepanova T. 2023. Diversity of Silica-Scaled Chrysophytes in the Steppe Zone of the Southern Urals with a Description of a New Species from the Genus *Mallomonas*. — *Life*. 13: 2214.
<https://doi.org/10.3390/life13112214>
- Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T.N., Kapustin D. 2022. Additions to chrysophycean stomatocyst flora from South Urals shallow lake including descriptions of three new morphotypes. — *Phytotaxa*. 561(1): 014–026.
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.561.1.2>
- Ignatenko M.E., Yatsenko-Stepanova T.N., Urzhumov A.A. 2021. New records of *Mallomonas* Species (Chrysophyceae, Synurales) for the Orenburg Region (South Urals, Russia). — *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 55(2): 315–323 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.2.315>
- Ikävalko J. 1994. Observations on silica-scaled flagellates (Chrysophyceae and Synurophyceae) in the brackish water of Pojo Bay, SW coast of Finland. — *Ann. Bot. Fennici*. 31: 1–27.
- Ikävalko J., Thomsen H. 1996. Scale-covered and loricate flagellates (Chrysophyceae and Synurophyceae) from Baltic Sea ice. — *Nova Hedwigia. Beih.* 114: 147–160.
- Kapustin D., Ignatenko M., Yatsenko-Stepanova T. 2023. On stomatocysts of *Paraphysomonas caelifica* (Stramenopiles, Paraphysomonadida). — *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 70, e12979.
<https://doi.org/10.1111/jeu.12979>
- Kapustin D.A., Gusev E.S., Lilitkaya G.G., Kulikovskiy M.S. 2020. Silica-scaled chrysophytes from the Ukrainian Polissia. — *Cryptogamie, Algologie*. 41(12): 121–135.
<https://doi.org/10.5252/cryptogamie-algologie2020v41a12>
- Kim J.H., Kim H.S. 2011. Seasonal occurrence of silica-scaled chrysophytes in a small eutrophic swamp, South Korea. — *Nova Hedwigia. Beih.* 93: 411–436.
<https://doi.org/10.1127/0029-5035/2011/0093-0411>
- Kitaev S.P. 2007. Basic general limnology for hydrobiologists and ichthyologists. Petrozavodsk. 395 p. (In Russ.).
- Kristiansen J. 2000. Cosmopolitan Chrysophytes. — *Syst. Geog. Plants*. 70: 291–300.
<http://dx.doi.org/10.2307/3668648>
- Kristiansen J., Düwel L., Wegeberg S. 1997. Silica-scaled chrysophytes from the Taymyr Peninsula, Northern Siberia. — *Nova Hedwigia. Beih.* 65: 337–351.
<https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/65/1997/337>
- Kristiansen J., Škaloud P. 2017. Chrysophyta. — In: *Handbook of the Protists*. Switzerland: Springer International Publishing. P. 331–366.
- Kulizin V.P., Gusev E.S., Vodeneva E.L., Okhapkin A.G. 2021. Composition and morphology of scaly golden algae from the left bank of the Volga tributaries. — *Inland Water Biology*. 4: 332–342 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0320965221030098>
- Lengyel E., Barreto S., Padisák J., Stenger-Kovács C., Lázár D., Buczkó K. 2023. Contribution of silica-scaled chrysophytes to ecosystems services: a review. — *Hydrobiologia*. 850: 2735–2756.
<https://doi.org/10.1007/s10750-022-05075-5>
- LeRoi J.M., Hallegraeff G.M. 2006. Scale-bearing nanoflagellates from southern Tasmanian coastal waters, Australia.

- II. Species of Chrysophyceae (Chrysophyta), Prymnesiophyceae (Haptophyta, excluding *Chrysochromulina*) and Prasinophyceae (Chlorophyta). — Bot. Mar. 49: 216–235. <https://doi.org/10.1515/BOT.2006.027>
- Lucas I.A.N. 1967. Two new marine species of *Paraphysomonas*. — J. mar. boil. Ass. U.K. 47: 329–334.
- Manton I., Leedale G.F. 1961. Observations on the Fine Structure of *Paraphysomonas vestita*, with special reference to the Golgi Apparatus and the Origin of Scales. — Phycologia. 1(1): 37–57. <https://doi.org/10.2216/i0031-8884-1-1-37.1>
- Medvedeva L.A., Nikulina T.V. 2014. Catalogue of freshwater algae of the southern part of the Russian Far East. Vladivostok. 271 p. (In Russ.).
- Mindolina Y.V., Selivanova E.A., Ignatenko M.E., Krasnova E.D., Voronov D.A., Plotnikov A.O. 2023. Taxonomic composition of protist communities in the coastal stratified lake Kislo-Sladkoe (Kandalaksha Bay, White Sea). Revealed by microscopy. — Diversity. 15: 44. <https://doi.org/10.3390/d15010044>
- Nicholls K.H. 1984. Eight Chrysophyceae new to North America. — Phycologia. 23(2): 213–221.
- Nicholls K.H. 1985. Five *Paraphysomonas* species (Chrysophyceae) new to North America, with notes on three other rarely reported species. — Can. J. Bot. 63: 1208–1212.
- Olsen N.E., Poulsen L.K., Reuss N., Steinarsdottir S.S. 1999. A new subspecies of *Paraphysomonas punctata* (Paraphysomonadaceae, Chrysophyceae). — Nord. J. Bot. 19: 635–640.
- Ostroumov S.A. 2004. A biological mechanism of self-purification in natural water bodies and streams: theory and applications. The successes of modern biology. 124(5): 429–442 (In Russ.).
- Preisig H.R., Hibberd D.J. 1982a. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) and related genera 1. — Nord. J. Bot. 2: 397–420.
- Preisig H.R., Hibberd D.J. 1982b. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) and related genera 2. — Nord. J. Bot. 2: 601–638.
- Preisig H.R., Hibberd D.J. 1983. Ultrastructure and taxonomy of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) and related genera 3. — Nord. J. Bot. 3: 695–723.
- Prokina K.I. 2019. Heterotrophic flagellates from sphagnum bogs and terrace-forest and floodplain water bodies of the Central Russian forest-steppe. — Inland Water Biology. 12(3): 276–289. <https://doi.org/10.1134/S199508291903012X>
- Prokina K.I., Mylnikov A.A., Mylnikov A.P. 2017. Heterotrophic flagellates and centrohelid heliozoa from littoral and supralittoral zones of the Black Sea (the Southern part of the Crimea). — Protistology. 11(3): 143–169. <https://doi.org/10.21685/1680-0826-2017-11-3-2>
- Pusztai M., Jadrná I., Škaloud P. 2023. Elucidating the phylogeny and taxonomic position of the genus *Spiniferomonas* Takahashi (Chrysophyceae). — Fottea, Olomouc. 23(2): 217–222. <https://doi.org/10.5507/fot.2023.006>
- Safronova T.V. 2014. Seasonal changes of taxonomic composition of Chrysophyceae algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in the ponds of the Botanical Garden of the Komarov Botanical Institute (St. Petersburg). — Bot. Zhurn. 99(4): 443–458 (In Russ.).
- Safronova T.V. 2018. Golden algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) of specially protected natural territories of the Leningrad region and St. Petersburg: Diss. ... Kand. Sci. St. Petersburg. 204 p. (In Russ.).
- Safronova T.V., Shadrina S.N., Voloshko L.N. 2017. Diversity of Golden algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in the waterbodies of Peterhof. — The proceedings of the annual youth environmental conference in the manor “Sergeevka”. St. Petersburg. P. 57–62 (In Russ.).
- Scoble J.M., Cavalier-Smith T. 2014. Scale evolution in Paraphysomonadida (Chrysophyceae): Sequence phylogeny and revised taxonomy of *Paraphysomonas*, new genus *Clathromonas*, and 25 new species. — Eur. J. Protistol. 50(5): 551–592. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ejop.2014.08.001>
- Siver P.A., Voloshko L.N., Gavrilova O.V., Getsen M.V. 2005. The scaled chrysophyte flora of the Bolshezemelskaya tundra. — Nova Hedwig. Beih. 128: 125–150.
- Škaloud P., Škaloudová M., Pichrtová M., Němcová Y., Kreidlová J., Pusztai M. 2013. www.chrysophytes.eu — a Database on Distribution and Ecology of Silica-Scaled Chrysophytes in Europe. — Nova Hedwig. Beih. 142: 141–146.
- Smol J.P. 1995. Application of chrysophytes to problems in paleoecology. — In: Chrysophyte algae: Ecology, phylogeny and development. Cambridge: Cambridge University Press. P. 303–329.
- Snitko L.V., Snitko V.P., Blinov I.A., Voloshko L.N. 2016. Chrysophyceae algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in waterbodies of the eastern foothills of the South and Middle Urals — Bot. Zhurn. 101(12): 1361–1378 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- Snitko L.V., Snitko V.P., Blinov I.A., Voloshko L.N. 2019. Chrysophyceae algae in waterbodies of the South Urals. Genus *Chrysosphaerella* (Paraphysomonadaceae). — Bot. Zhurn. 104(4): 587–601 (In Russ.). <https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- Snitko L.V., Snitko V.P., Safronova T.V. 2020. Chrysophyceae algae in waterbodies of the South Urals. II. Genus *Mallomonas* (Synurophyceae, Mallomonadaceae). — Bot. Zhurn. 105(4): 368–383 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813620040080>
- Snitko L.V., Safronova T.V., Blinov I.A., Snitko V.P. 2021. New Species of *Synura* Section *Synura* (Chrysophyceae, Synurales, Synuraceae) in waterbodies of the South Urals. — Bot. Zhurn. 106(11): 1101–1112 (In Russ.). <https://doi.org/10.31857/S0006813621110107>
- Snitko L.V., Safronova T.V., Snitko V.P. 2022. Chrysophyceae algae (Chrysophyceae) in waterbodies of the South Urals and Transural Plateau. Genus *Synura* (Synuraceae)

- section Petersenianae. — Bot. Zhurn. 107(4): 333–349 (In Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0006813622030061>
- Takahashi E. 1976. Studies on genera *Mallomonas* and *Synura*, and other plankton in freshwater with the electron microscope X. The genus *Paraphysomonas* (Chrysophyceae) in Japan. — Eur. J. Phycol. 11(1): 39–48.
<https://doi.org/10.1080/00071617600650071>
- Thomsen H.A., Zimmermann B., Moestrup O., Kristiansen J. 1981. Some new freshwater species of *Paraphysomonas* (Chrysophyceae). — Nord. J. Bot. 1: 559–581.
- Voloshko L.N. 2010. The Chrysophyceean algae from Glacial Lakes of Polar Ural (Russia). — Nova Hedwig. Beih. 136: 191–212.
<https://doi.org/10.1127/1438-9134/2010/0136-0191>
- Voloshko L.N. 2016. Golden algae of reservoirs of the north of Russia. Genus *Chrysosphaerella*. — Bot. Zhurn. 101(7): 753–776 (In Russ.).
- Voloshko L.N. 2017. Chrysophyceean Algae in Water Bodies of the Northern Russia. St. Petersburg. 380 p. (In Russ.).
- Voloshko L.N., Gavrilova O.V. 2001. A checklist of silica-scaled Chrysophytes in Russia with an emphasis on the flora of Lake Ladoga. — Nova Hedwig. Beih. 122: 147–167.
- Vorobyova S.S., Bondarenko N.A., Karpov S.A., Pomazkina G.V., Tanichev A.I. 1992. Shell ultrastructure of some species of the department Chrysophyta from the Lake Baical. — Algologia. 2(3): 68–72 (In Russ.).
- Voropaev S.B., Novozhenin I.A. 2013. Natural conditions and features of soil formation factors in the Southern Urals. — Bulletin of OSU. 10(159): 241–243 (In Russ.).