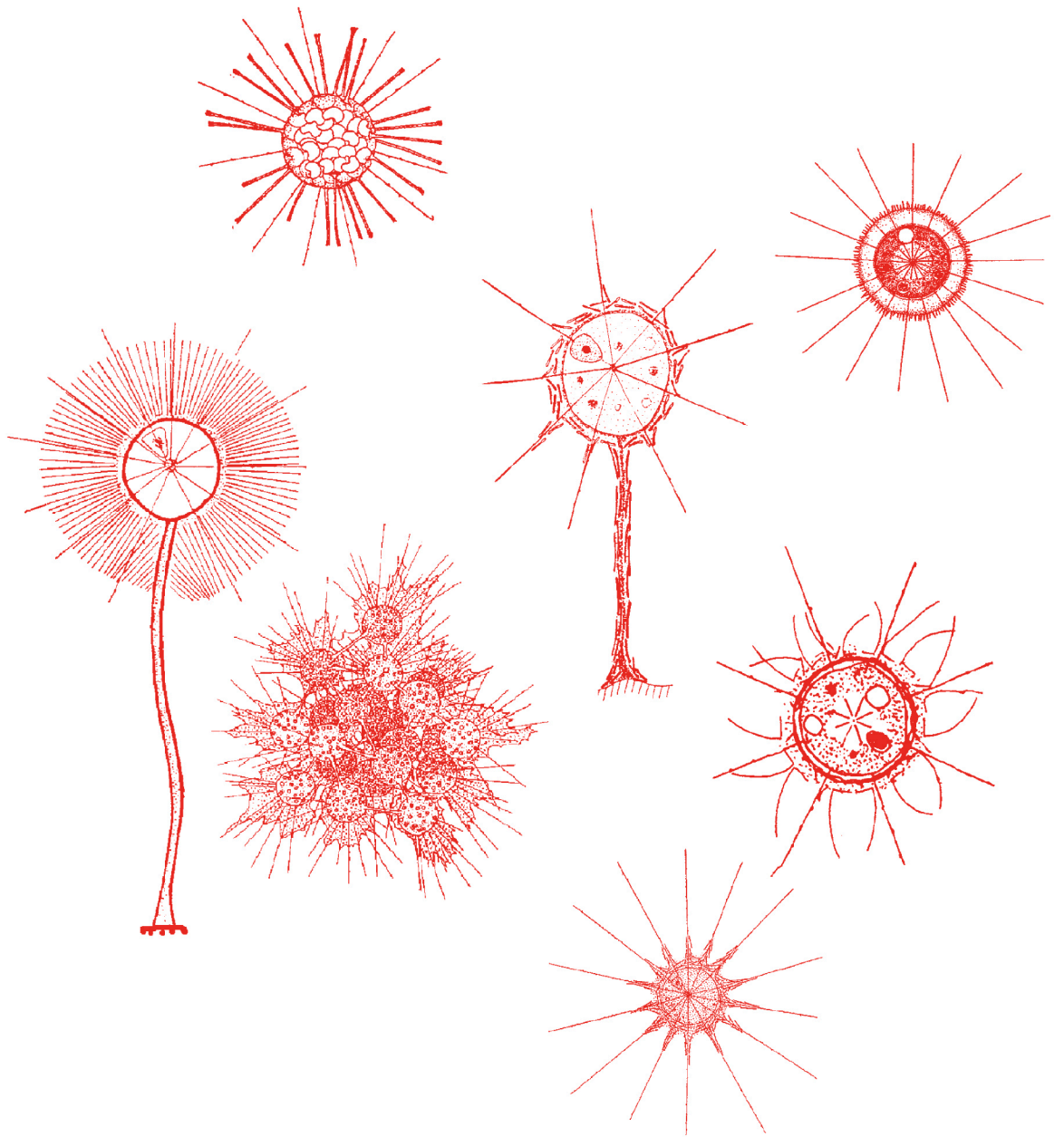


К.А. МИКРЮКОВ

CENTROHELIOZOА



ЦЕНТРОХЕЛИДНЫЕ СОЛНЕЧНИКИ

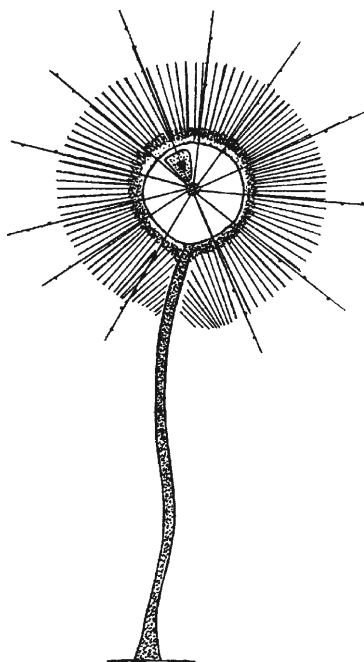
KMK LTD.
МОСКВА
2002

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ им. М.В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

К.А.МИКРЮКОВ

ЦЕНТРОХЕЛИДНЫЕ СОЛНЕЧНИКИ (CENTROHELIOZOA)



Товарищество научных изданий КМК
Москва ♦ 2002

Микрюков К.А. ЦЕНТРОХЕЛИДНЫЕ СОЛНЕЧНИКИ (CENTROHELIOZOA). Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2002. 136 стр.

Монография посвящена обширной группе хищных бентосных саркодовых – центрохелидным солнечникам (Centroheliozoa), ранее рассматривавшейся в составе полифилетического таксона Солнечники и составляющей 80 % его состава. Это первая современная отечественная сводка по данной группе протистов, содержащая сведения по всем известным видам центрохелид. В книгу включены данные по экологии, географическом распределении, поведению, размножению, ультраструктуре и систематике этой группы. Кроме литературных сведений в книге представлен материал, собранный автором (Европейская часть России, Украина, Эстония и Австралия). Содержание книги отражает оригинальные идеи автора по филогении и систематическому положению центрохелид в системе протистов. Книга иллюстрирована рисунками и электроннограммами и содержит диагнозы всех описанных на данный момент семейств, родов и видов, методики сбора и ключи для определения. Прилагается резюме и определительный ключ на английском языке.

Книга предназначена для протозоологов, гидробиологов, экологов, филогенистов, а также студентов и преподавателей биологических факультетов.

Библиограф. 268 назв. Ил. 27. Фотогр. 17.

Рецензент: д.б.н. А.П. Мыльников

*Издание этой книги состоялось благодаря помощи
член-корреспондента РАН В.В. Малахова,
доктора биологических наук А.П. Мыльникова
и кандидата биологических наук И.А. Милютиной.*

ОБ АВТОРЕ ЭТОЙ КНИГИ

Говорят, что талантливый человек — это тот, кто легко делает то, что другим кажется очень трудным, а гениальный — тот, кто делает то, что другим кажется невозможным. Автор этой книги — Кирилл Андреевич Микрюков — сделал невозможное: в 30 лет он стал основателем нового направления протозоологической науки и открыл новые пути в изучении огромной группы простейших организмов, объединяемых под общим названием солнечники. Теперь, после работ К.А.Микрюкова, эта группу перестанут стыдливо задвигать на задворки зоологических руководств, умалчивать о ней в курсах лекций. Идеи К.А.Микрюкова в построении системы простейших станут магистральными путями в изучении этой группы примитивных организмов. Трудно представить, что все это было сделано совсем молодым человеком, жизнь которого оборвалась в возрасте 30 лет.

К.А.Микрюков родился в 1969 г. в г. Южно-Сахалинске, вырос в Москве, и еще школьником стал заниматься в школьном зоологическом кружке при кафедре зоологии беспозвоночных Московского государственного университета. Именно там, в школьном зоологическом кружке, он увлекся изучением простейших под руководством замечательного преподавателя О.И.Чибисовой. Уже тогда этот мальчик в скромном школьном пиджачке поражал всех своими глубокими знаниями и энтузиазмом.

После окончания средней школы К.А.Микрюков поступил на биологический факультет МГУ и с первого курса стал заниматься научной работой на кафедре зоологии беспозвоночных под руководством В.Д.Каллиниковой. Исследования, выполненные К.А.Микрюковым в студенческие годы, были посвящены изучению свободноживущих амёб и представляли собой полноценные научные работы, принадлежащие перу зрелого исследователя. Вообще, для К.А.Микрюкова было характерно, что в очень юном возрасте, он работал над крупными проблемами систематики и филогении простейших, проявляя при этом знания и навыки выдающегося исследователя. К пятому курсу всем стало ясно, что в России появился новый крупный специалист по простейшим, которому по плечу решать самые трудные задачи в протозоологии.

После блестящей защиты дипломной работы К.А.Микрюков был принят в аспирантуру при кафедре зоологии беспозвоночных, по окончании которой работал на кафедре в должности ассистента и научного сотрудника. В качестве темы своей аспирантской работы он выбрал одну из самых таинственных групп простейших организмов — так называемых солнечников. Он много ездил по стране, собирая этих загадочных простейших, изучал их морфологию, ультраструктуру и развитие, используя новейшие методы протистологии. В 1994 г. он блестяще защитил кандидатскую диссертацию, а в 2000 г. — докторскую. Все это он делал в те самые девятые годы XX века, которые считаются кризисными для российской науки. В эти годы К.А.Микрюков опубликовал более 50 работ в самых престижных международных и отечественных журналах и быстро стал известен во всем мире. Не достигшего 30 лет исследователя приглашают на международные конгрессы, он выступает как признанный всеми эксперт по солнечникам в мировых центрах протозоологии.

К.А.Микрюков был прирожденный преподаватель. Его любили студенты, и уже в юные годы он читал лекции не как аспирант, а как профессор.

К.А.Микрюков был прекрасно воспитан. Он был вежлив, тактичен, очень добр, нежно любил своих родных. Он тонко чувствовал красоту живого, любил природу, весенний лес. Внезапная трагическая смерть застигла его 29 апреля 2000 г., через несколько недель после успешной защиты докторской диссертации. Он ушел от нас весной во время поездки на природу на заре своей юной жизни. Его вклад в науку никогда не потеряет своего значения, а все, кто знал его лично, никогда не забудут этого светлого человека.

Заведующий кафедрой зоологии беспозвоночных Биофака МГУ
член-корреспондент РАН профессор В.В. Малахов

Кирилл Микрюков являлся ярчайшим представителем московской школы протистологов и единственным отечественным специалистом по солнечникам как внешне сходной группе одноклеточных, имеющих радиальные аксоподии. Он свободно ориентировался в ультраструктуре и геносистематике протистов и знал о солнечниках буквально все: от истории описания таксона до его ультраструктуры, свободно владея методами электронной микроскопии. Кроме солнечников Кирилл Микрюков исследовал и другие группы протистов, которые имеют с ними родственные связи. В результате им показаны возможные пути происхождения центрохелидных солнечников от гимнофриидных филозных амёб, а десмоторацидных солнечников от церкомонад. Он плодотворно сотрудничал с коллегами и опубликовал с ними ряд выдающихся работ в самых престижных зарубежных журналах. Его работы по макросистеме солнечников, объединяющей около десяти крупных часто неродственных таксонов, носили фундаментальный характер. Кирилл умел делать крупные обобщения, работал столь интенсивно, что постоянно опережал в своих филогенетических идеях зарубежных коллег. Всего за несколько лет им была переработана система всех известных групп и видов солнечников и сходных с ними организмов. В результате им описаны новые типы протистов, классы, роды и виды солнечников и других саркодовых. Он был полон самых неожиданных идей, которые привлекают своей простотой и оригинальностью и отвечают быстро развивающейся филогенетики протистов. Кирилл удачно сочетал теоретические разработки и практическую работу биолога-полевика, участника нескольких экспедиций на водоемы Европейской части России (Белое и Черное моря), юга Украины и Эстонии, а также Австралии.

Каждый исследователь, который соприкасался с Кириллом, в том числе и я, заражался от него энтузиазмом и любовью к изучению одноклеточных животных. Добрый и отзывчивый человек и энергичный исследователь природы — настоящий натуралист, он производил впечатление человека, всецело посвятившего себя науке.

д.б.н. А.П. Мыльников (ИБВВ РАН)

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА	7
ВВЕДЕНИЕ	9
I. ОБЩАЯ ЧАСТЬ	14
Глава 1. CENTRONELIOZOA – МАКРОТАКСОН ПРОТИСТОВ	14
Глава 2. БИОЛОГИЯ ЦЕНТРОХЕЛИДНЫХ СОЛНЕЧНИКОВ	16
1. Экология	16
2. Питание	21
3. Цисты	21
4. Митоз	21
5. Агамные слияния	21
Глава 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК	22
1. Морфология центропластов – центров организации микротрубочек аксоподий (аксоподиальных ЦОМТов)	22
2. Строение и функции аксоподиального аппарата	23
3. Митохондрии	24
4. Стрекательные органеллы	24
5. Наружный скелет	25
5.1. Семейство Heterophryidae Poche, 1913	25
5.2. Семейство Raphidiophryidae Mikrjukov, 1996	26
5.3. Семейство Acanthocystidae Claus, 1874	28
6. Стебельки	30
7. Хлоропласты	30
Глава 4. ФАУНА И БИОГЕОГРАФИЯ ЦЕНТРОХЕЛИД	32
1. Изученность мировой фауны центрохелидных солнечников.	32
2. О единстве морской и пресноводной фауны центрохелид; явление космополитизма в их географическом распространении	34
Глава 5. ФИЛОГЕНИЯ ЦЕНТРОХЕЛИД И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ ПРОТИСТОВ	36
Глава 6. МЕТОДЫ СБОРА И ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЦЕНТРОХЕЛИД. ПОДГОТОВКА К ИССЛЕДОВАНИЮ ПЕРИПЛАСТА НА ЭЛЕКТРОННОМ МИКРОСКОПЕ	39
II. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ	41
Отряд CENTRONELIDA КЪНН, 1926	41
1. Семейство 1. Heterophryidae Poche, 1913	41
Род 1. <i>Oxnerella</i> Dobell, 1917	41
Род 2. <i>Chlamydaster</i> Rainer, 1968	42
Род 3. <i>Sphaerastrum</i> Greeff, 1873	43
Род 4. <i>Heterophrys</i> Archer, 1869	43

2. Семейство 2. Raphidiophryidae Mikrjukov, 1996	46
Род 5. <i>Parasphaerastrum</i> Mikrjukov, 1996	46
Род 6. <i>Polyplacocystis</i> Mikrjukov, 1996	47
Род 7. <i>Raphidiophrys</i> Archer, 1867	50
Род 8. <i>Raphidocystis</i> Penard, 1904	52
3. Семейство 3. Acanthocystidae Claus, 1874	53
Род 9. <i>Heteroraphidiophrys</i> Mikrjukov et Patterson, 2002	54
Род 10. <i>Pseudoraphidocystis</i> Mikrjukov, 1997	55
Род 11. <i>Pseudoraphidiophrys</i> Mikrjukov, 1997	56
Род 12. <i>Pterocystis</i> Siemensma et Roijackers, 1988	58
Род 13. <i>Raineriophrys</i> Mikrjukov, 2001	63
Род 14. <i>Choanocystis</i> Penard, 1904	66
Род 15. <i>Acanthocystis</i> Carter, 1863	71
SUMMARY	81
KEY TO CENTROHELID GENERA AND SPECIES	83
ЛИТЕРАТУРА	109
УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ	117
ПРИЛОЖЕНИЕ: Альбом фотографий	119

ПРЕДИСЛОВИЕ АВТОРА

В современных фаунистических и экологических работах, касающихся как отдельных групп одноклеточных организмов, так и протозойных сообществ планктона и бентоса (как морского, так и пресноводного) в целом, подавляющим большинством исследователей постоянно упускается из внимания одна из весьма немаловажных групп, представители которой присутствуют почти во всех основных биотопах, где, по свидетельству ряда видных экологов, играют роль консументов высшего порядка в сообществах микробентоса и протозоопланктона (Arndt, 1993). Этой группой являются Солнечники (*Heliozoa*) – огромный полифилетический кластер из 8 групп хищных амебоидных (иногда одновременно обладающих и жгутиками) одноклеточных, объединяемых наличием мощной радиальной системы из расходящихся от всего тела лучей/щупалец, снабженных стрекательными органеллами для закоривания и доставки различных видов мелкой подвижной добычи (водоросли, жгутиконосцы, мелкие инфузории, личинки *Metazoa* или даже сами мелкие многоклеточные, как-то: нематоды, коловратки или гастротрихи). Несмотря на очевидный полифилетический характер таксона, представители которого приобрели сходный внешний облик благодаря общности занимаемой экологической ниши, даже в самых последних системах эукариот Солнечники по-прежнему занимают крайне высокий ранг типа *Heliozoa*, в связи с чем без их обсуждения, с одной стороны, невозможно решение филогенетических задач, связанных с построением более совершенных систем протистов, а с другой стороны, нельзя обходить таксон столь высокого ранга при решении фаунистических и экологических проблем.

Centroheliozoa – крупнейший таксон Солнечников, составляющий 80% их состава, однако в связи с полифилетическим характером “солнечников”, представляет сейчас собой группу неясного положения в системе протистов. Центрохелиды являются непременным компонентом микробентоса морских и пресноводных экосистем, один или два раза в год на краткий период (соответствующий спаду численности нанопланктона) появляясь также в сообществах планктона, где, как и в основных биотопах, играют роль малоподвижных хищников. Будучи покрытыми наружными оболочками из кремнефицированных чешуек и спикул, центрохелиды представляют существенную проблему для идентификации видовой принадлежности в полевых условиях и требуют особых методик исследования; однако чаще всего эти организмы ускользают из поля зрения как исследователей бентоса, так и планктологов благодаря своим мелким размерам (в среднем 10–25 мкм), в связи с чем для их обнаружения необходима специальная работа. Вопрос о филогенетическом положении *Centroheliozoa* (равно как и остальных ламелликристалтных таксонов, таких как Зеленые растения, Многоклеточные животные, Высшие грибы и ряд других групп), обладающих пластинчатыми кристами в митохондриях, стоит в настоящий момент особенно остро в связи с часто обсуждающейся валидностью принципа консервативности формы крист митохондрий, используемого в филогенетических построениях среди низших эукариот.

В настоящий момент систему центрохелид, включающую 15 родов, относящихся к трем семействам, можно считать окончательно разработанной, равно как и таксономические подходы к группе, позволяющие четко различать 81 вид, входящий в ее состав. Дальнейшее изучение фауны центрохелид, в особенности ее морской составляющей, может добавить к этому списку еще некоторое число видов, которым будет найдено место в уже существующих таксонах без какой-либо кардинальной перестройки системы надвидовых группировок, а дальнейшие фаунистические исследования помогут заполнить белые пятна на биогеографической карте мира и скопить достаточный материал для ответа на поставленный в этой работе вопрос о космополитическом характере распределения центрохелид и единстве пресноводной и морской фауны этих организмов. Различные аспекты морфологии и ультраструктуры центрохелид изучены на данный момент весьма полно и равномерно у высших и низших представителей, так что у нас нет основания считать, что дальнейшее изучение их тонкого строения сможет дать более определенный ответ на вопрос о положении центрохелид в общей системе протистов. Вероятно, этот вопрос не сможет быть решен без привлечения применяемых в филогенетических исследованиях молекулярно-биологических методов сравнения последовательностей генов рибосомальной РНК или других методик. Таким образом, обобщение всего имеющегося на данный момент материала по столь обширной, эврибионтной и важной в экологическом и филогенетическом аспек-

тах группе, как центрохелидные солнечники, не является в настоящий момент преждевременным.

В настоящей работе вниманию читателя предлагается как материал собранный и полученный автором, так и обобщенный им из литературы начиная с середины прошлого века (с момента описания первой центрохелиды, *Acanthocystis turfacea* Carter, 1863) до наших дней. Читатель сможет найти в книге подкрепленную рисунками и микрофотографиями полную сводку по ультраструктуре, биологии и фауне центрохелид, диагнозы всех описанных на данный момент семейств, родов и видов, методики сбора и ключи для определения, сведения о географическом распространении всех центрохелид, а также ознакомиться с точкой зрения автора о положении центрохелид в общей системе протистов. Данные по фауне центрохелид России и СССР собраны в таблицу 1.

Автор крайне признателен своему коллеге д.б.н. А.П. Мыльникову (ИБВВ им. И.Д. Папанина РАН), к помощи и ценным советам которого неоднократно обращался в процессе исследования, коллегам по кафедре Зоологии и сравнительной анатомии беспозвоночных и Беломорской биостанции МГУ (д.б.н. А.Б. Цетлину, к.б.н. М.В. Сафонову, к.б.н. Г.А. Колбасову, Д.Г. Жадану и др.) за неоценимую помощь в сборе материала по морским солнечникам в ходе легководолазных погружений, а также руководству и сотрудникам Межфакультетской лаборатории электронной микроскопии, на базе которой обработана большая часть собранного материала.

д.б.н. К. А. Микрюков

ВВЕДЕНИЕ

Термин “солнечники” (*‘heliozoa’*) был впервые предложен Геккелем (Haeckel, 1866) в отношении сферических простейших с расходящимися лучистыми псевдоподиями. Изначально этот термин использовался в отношении всех “солнечных животных”, включая также и радиолярий. Однако изучение строения этих организмов сразу же показало необходимость разделения солнечных и радиолярий. Под солнечниками мы сейчас понимаем некий полифилетический набор групп протистов, выделяющихся наличием упругих лучей, расходящихся от сферического клеточного тела. В отличие от радиолярий, имеющих сходную форму тела, солнечники не имеют внутриклеточного минерального скелета и центральной капсулы. Их лучи (**аксоподии**) поддерживаются изнутри геометрически правильно уложенными пучками микротрубочек (**аксонемами**). Цитоплазма, покрывающая аксонемы, содержит значительное количество стрекательных органелл (**экструсом**), используемых при закоривании добычи. Микротрубочки аксонем берут начало у представителей различных групп солнечных либо от ядерной оболочки (рис. 1, А–Г), либо от какой-либо иной центральной структуры, тогда как ядро становится эксцентрическим (рис. 1, Д–Ж). Если организующая аксонемные микротрубочки структура представляет собой аморфный сгусток фибро-гранулярного электронно-плотного материала (при наблюдении с использованием трансмиссионной электронной микроскопии (ТЭМ)), то в отношении нее обычно используется термин “**аксопласт**”; если же данный центр организации микротрубочек (ЦОМТ) представляет трехчастный диск, соединяющий электронно-плотные центросферы (рис. 1, Ж), то он именуется “**центропласт**”. Лучи могут втягиваться и вытягиваться, порой достаточно быстро, путем полимеризации и деполимеризации микротрубочек.

Как мы видим по дате основания таксона Солнечники, он является ровесником таких групп, как царства *Animalia*, *Fungi*, *Plantae* и *Protista*, также основанных Геккелем (Haeckel, 1866), хотя первые сведения о находке солнечника приводятся Жобло (Joblot, 1718) на полтора века раньше. Большинство последних систем Простейших (Крылов и др., 1980; Levine et al., 1980; Lee et al., 1985; Hausmann & Nytsmann, 1996), Протистов (Карпов, 1990; Cavalier-Smith, 1993, 1996/1997, 1998; Cavalier-Smith & Chao, 1996/1997; Corliss, 1994; Кусакин, Дроздов, 1998) и Протоктистов (Margulis et al., 1990) рассматривают солнечных (или хотя бы большую их часть) в качестве некоего таксона. Однако работы последних лет говорят в пользу полифилетической природы солнечных, основываясь на больших различиях между представителями относимых к ним групп по целому ряду ультраструктурных параметров, обычно используемых в построении макросистемы Протистов (Patterson, 1994; Cavalier-Smith & Chao, 1996; Mikrjukov, 2000 a, b; Микрюков, 1998 a, 2000) (рис. 1). Мы действительно полагаем, что большинство групп солнечных объединяются лишь сходным внешним обликом (то есть сферическим телом с расходящимися лучами, несущими гранулы), сформировавшимся под воздействием занимаемой ими общей экологической ниши пассивного бентосного хищника (Микрюков, 1998 a, 2000), охватывающего большой объем воды в суббентическом слое своим обширным ловчим аппаратом, представленным системой **гранулоаксоподий**. Эти аксоподии несут гранулы – экструсомы – для иммобилизации и прикрепления добычи, в отличие от **эуаксоподий** радиолярий, которые не несут гранул и служат для парения в толще воды (Mikrjukov, 2001) (рис. 2). Мы считаем, что эти два типа псевдоподий возникли независимо в различных естественных таксономических группах аксоподиальных протистов (т.е. солнечных и радиолярий), как это полагают Шульман и Решетняк (1980, 1981), и служат в качестве радиального ловчего аппарата для сбора пищи у малоподвижных бентосных хищников (гранулоаксоподии солнечных), или как радиальный аппарат для поддержания планктонных организмов в толще воды (эуаксоподии радиолярий).

В настоящее время рассматриваются четыре хорошо очерченных типа организации солнечных (sensu Mikrjukov et al., 2002); это **актинофрииды** (*Actinophryida* Hartmann, 1913 [рис. 1, А]), **центрохелиды** (*Centroheliida* Kuhn, 1926 [рис. 1, Ж]), **десмоторациды** (*Desmothoracida* Hertwig et Lesser, 1874 [рис. 1, Г]) и **гимносферииды** (*Gymnosphaerida* Poche, 1913 [рис. 1, Д]). Однако, следуя определению солнечных как сферически симметричных саркодовых с радиально расходящимися псевдоподиями, несущими гранулы (т.е. *Heliozoa sensu lato*), нам необходимо также рассматривать несколько групп жгутиковых протистов, таких как **диморфидные** (*Dimorphida* Siemensma, 1991 [рис. 1, Е]), **цилиофриидные** (*Ciliophryida* Febvre-Chevalier, 1985 [рис. 1, Б]) и **пединеллидные хелиофлагелляты** (*Pedinellales*

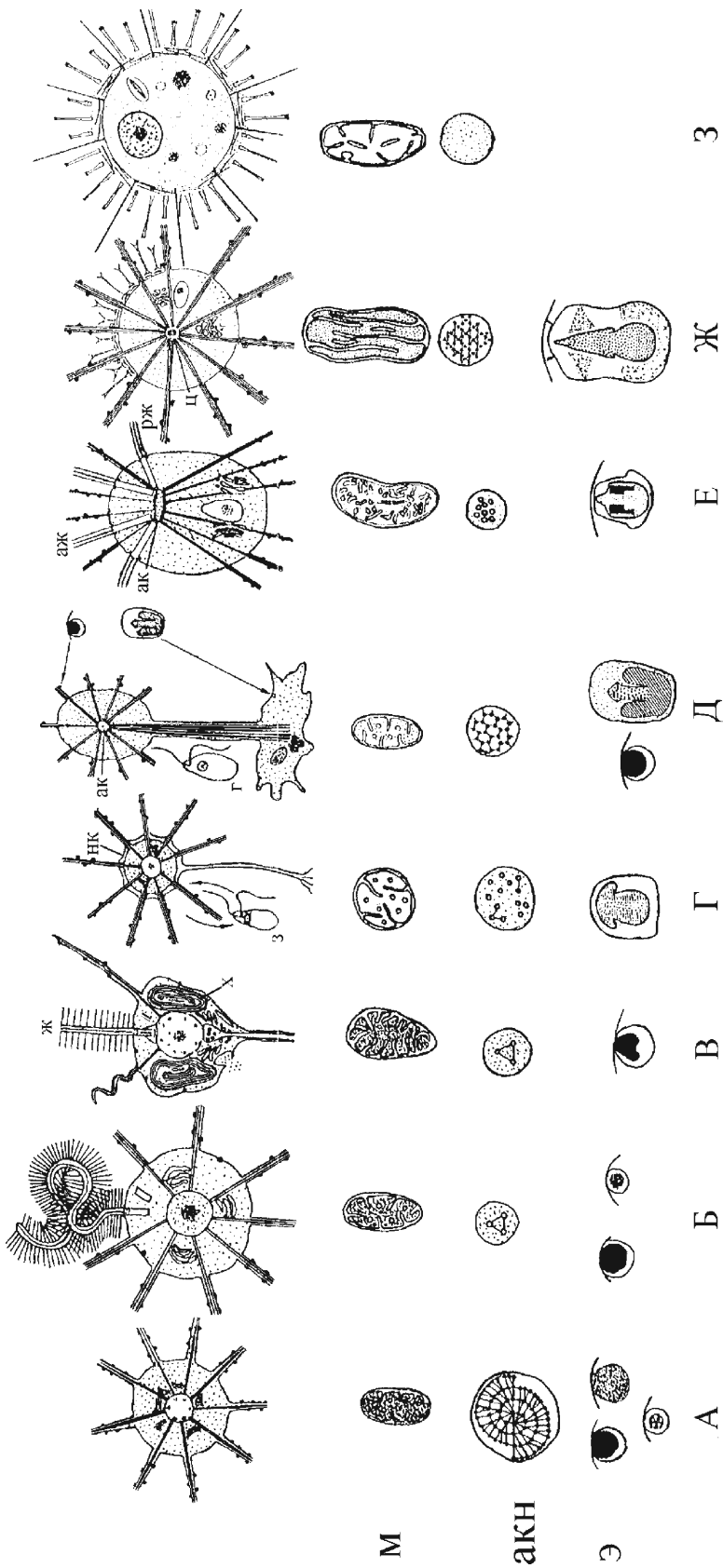


Рис. 1. Многообразие солнечников: А – *Actinophrys* (Actinophryida), Б – *Ciliophrys* (Ciliophryida), В – *Pedinella* (Pedinellales), Г – *Hedriocystis* (Desmothogacida), Д – *Actinoscyne* (Gymnosphaerida), Е – *Tetradimorpha* (Dimorphida), Ж – *Acanthocystis* (Centrochelida), З – *Rabdiaster* (Rotosphaerida)

(Б – по: Davidson, 1982; В – по: Swale, 1969; Д – по: Fevte-Chevalier, 1980; Е – по: Brugerolle and Mignot, 1983; Ж – по: Mikrjukov, 1999 а); ак – аксиальный жгутик; нк – неклеточная капсула; ж – рекуррентный жгутик; х – хлоропласт; ц – центропласт; э – экструсома

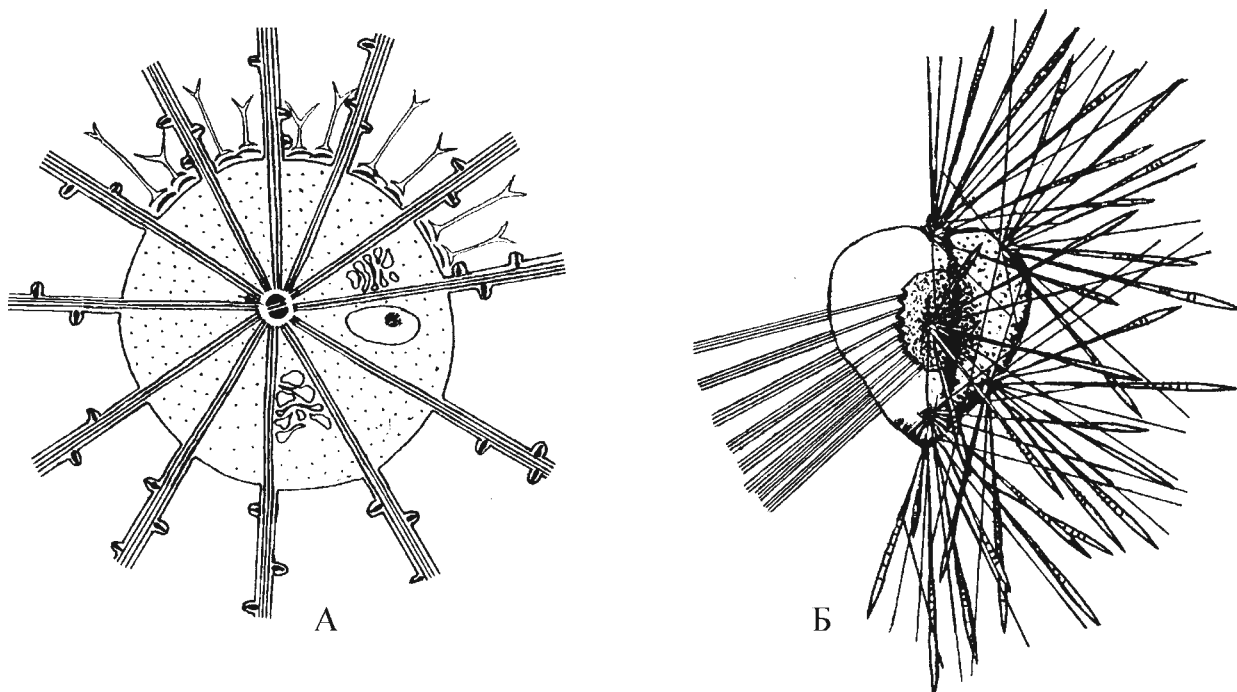


Рис. 2. Эу- и гранулоаксоподиальные протисты. А – центрохелидный солнечник *Acantocystis turfacea*; Б – таксоподиальная радиолярия *Sticholonche zanclea* (по: Hollande & Enjumet, 1954)

Zimmermann et al., 1984 [рис. 1, В]); представители этих групп также имеют стрекательные органеллы на аксоподиях и один или 2–4 жгутика, вследствие чего в современных системах протистов классифицируются вместе со жгутиковыми таксонами (Lee et al., 1999). Мы также склонны рассматривать в составе солнечныхников (в нетаксономическом смысле) еще один традиционный таксон этой группы – **ротосферид** (*Rotosphaerida* Rainer, 1968 [рис. 1, 3]). Несмотря на исключительно сходный внешний облик с центрохелидами и образ жизни с солнечниками вообще, изучение ультраструктуры представителя ротосферид показало (Patterson, 1985) отсутствие у него аксопласта, аксонем, экструсом, вследствие чего ротосфериды были перенесены в состав филозных амёб (Page, 1987, 1991). Однако мы не считаем нужным рассматривать в качестве солнечныхников **таксоподид** (*Taxopodida* Fol, 1883) с двумя видами рода *Sticholonche* Hertwig, 1899 (рис. 2). Несмотря на отсутствие у них центральной капсулы и наружный характер минерального скелета (Cachon, Cachon, 1978), эти планктонные протисты используют свой своеобразный гребущий эуаксоподиальный аппарат в целях парения и активного перемещения в толще воды (Takahashi, Ling, 1980), вследствие чего являются своеобразными радиоляриями [то есть представителями другой экологической (не таксономической) группы аксоподиальных саркодовых (Zettler et al., 1997)].

Приведем краткие характеристики перечисленных выше шести таксонов солнечныхников и ротосферид, остановившись в дальнейшем лишь на крупнейшем таксоне группы – центрохелидах (*Centrohelioczoa*):

I. *Actinophryida* Hartmann, 1913 (рис. 1, А)

Солнечники с одним центральным ядром (род *Actinophrys*) или несколькими мелкими ядрами, расположенными на периферии центральной части клетки (род *Actinosphaerium*). Аксонемы берут начало от ядерной оболочки в первом случае, или различным образом в периферической зоне цитоплазмы – во втором; на поперечном срезе выглядят в виде вложенных друг в друга двух спиралей. Кристы митохондрий пузыревидные, трубчатые, матрикс в митохондриях темный. Два типа экструсом: более крупные гранулы с гомогенным содержимым и более мелкие – с гранулярным. Кремниевые чешуйки образуются только при инцистировании. Аутогамический половой процесс в цисте; гаметы амёбодные.

II. *Ciliophryida* Febvre-Chevalier, 1985 (рис. 1, Б)

Сферически симметричные гетероконтные жгутиконосцы с одним апикальным жгутиком, обрамленным двумя рядами трехчастных трубчатых мастигонем. Безжгутиковая кинетосома составляет около половины длины аксиальной и почти параллельна последней. Аксоподии расходятся во всех направлениях; их аксонемы, представленные триадами двухвалентных микротрубочек, берут начало от ядерной оболочки. Крысты митохондрий короткие, трубчатые; матрикс в митохондриях темный. Два типа экструсом: с гомогенным осмиофильным и гетерогенным микрогранулярным содержимым. Половой процесс не отмечен.

III. *Pedinellales* Zimmermann et al., 1984 (рис. 1, В)

Гетероконтные жгутиконосцы, несущие один передний жгутик, обрамленный одним или двумя рядами трехчастных трубчатых мастигонем. Вторая кинетосома не дает жгута и ориентирована почти параллельно первой, составляя около половины ее длины. Гетеротрофные и миксотрофные представители образуют аксоподии (щупальца), в большинстве случаев для питания фильтрацией и седиментацией. От ядерной оболочки венчиками берут начало аксонемы, дающие различное количество аксоподий; аксонемы представлены триадами двухвалентных микротрубочек. Крысты митохондрий трубчатые. Представители семейств *Pedinellaceae* и *Actinomonadidae* имеют на заднем полюсе клетки сократимый прикрепительный стебелек, в который заходит одна или несколько триад микротрубочек и сократительный мембранный элемент. Экструсомы типа осмиофильных гранул близки ко второму типу экструсом актинофриид. Представители семейства *Apedinellaceae* имеют ретикулярные органические чешуйки, а *Apedinella radians* — еще шесть радиальных спикул. Известны цисты с трехслойной оболочкой, содержащей не кремний, а железо. Половой процесс не отмечен.

IV. *Desmothoracida* Hertwig et Lesser, 1874 (рис. 1, Г)

Солнечники, заключенные в массивную органическую капсулу, неплотно облегающую тело, сквозь отверстия в которой наружу выходят аксоподии. Одно центральное ядро. Аксонемы берут начало от ядерной оболочки; микротрубочки в них не образуют единой конструкции и лежат неупорядоченно. Крысты митохондрий трубчатые. Экструсомы типа кинетоцист с концентрической структурой. Капсула обычно имеет полый неклеточный стебелек. Известен сложный жизненный цикл, в ходе которого происходит чередование питающейся солнечниковой стадии, расселительной флаголлярной (одно- или двужгутиковой) и стадии цисты, в оболочке которой отсутствуют кремниевые элементы. Половой процесс не известен; размножение бинарным делением на стадии солнечника, в ходе чего один из потомков остается в материнской капсуле, а второй покидает его в виде жгутиковой зооспоры.

V. *Gymnosphaerida* Poche, 1913 (рис. 1, Д)

Солнечники, аксонемы которых берут начало от центрального или субцентрального аксопласта, представленного образованной микрофибриллярной или микрогранулярной субстанцией сферой, лишенной центральной гранулы. Одно эксцентрическое ядро или много мелких ядер. На поперечных срезах аксонемы выглядят в виде решеток из состыкованных шестиугольников, образованных трехвалентными микротрубочками. Крысты митохондрий трубчатые. *Gymnosphaera* и *Hedraiophrys rousei* представляют собой свободноплавающие организмы, тогда как тело *Actinocoryne* подразделяется на головку с аксоподиями и аксопластом, сократимый цитоплазматический стебелек и подошву, в которой находятся ядра. В стебельке проходит мощный пучок микротрубочек, также начинающийся от аксопласта. *Hedraiophrys* имеет тангентальные органические спикулы. Несколько типов экструсом: на аксоподиях располагаются мукоцисты, образующиеся в эндоплазматическом ретикулуме (ЭПР), а на основании — кинетоцисты. Известен половой процесс с образованием двужгутиковых гамет. У сидячих форм известно два типа распространения: (1) сокращение всего организма в округлую клетку, которая образует несколько десятков более толстых и коротких псевдоподий, служащих флотированию; (2) плазматомия — продуцирование основанием большого количества мелких амeboидных клеток, также способных к флотированию (такие мелкие клетки могут делиться).

VI. *Dimorphida* Siemensma, 1991 (рис. 1, E)

Хелиофлагелляты, несущие два (род *Dimorpha*) или четыре (род *Tetradimorpha*) передних жгутика, берущих начало от ортогонально ориентированных удлинённых кинетосом, связанных фибриллярным материалом с аксопластом; мастигонем нет. Аксонемы берут начало от смещённого впереди фибриллярного аксопласта; на поперечном срезе аксонемы *Dimorpha* представлены решеткой из лежащих рядами в шахматном порядке четырехвалентных микротрубочек; аксонемы *Tetradimorpha* — беспорядочно лежащими микротрубочками. Аксопласт *Dimorpha elegans* располагается в кармановидном впячивании ядра, так что аксонемы расходятся от него по каналам в ядре. Экструсомы типа кинетоцист с концентрической структурой. Половой процесс не известен.

VII. *Rotosphaerida* Rainer, 1968 (рис. 1, З)

Сферические солнечнико-подобные амебоидные организмы, лишённые центропласта, аксоном и экструсом (псевдоподии не несут гранул). Филоподии лучистые, иногда ветвящиеся (сем. Nucleariidae). Ядро одно, эксцентрическое (сем. Pompholuxophryidae) или центральное (сем. Nucleariidae). Крысты митохондрий дисковидные. Представители Pompholuxophryidae окружены перипластом, представленным эндогенными кремниевыми тангентальными чешуйками и (часто) радиальными спикулами; тангентальные компоненты перипласта перфорированы микроскопическими гексагональными порами. Половой процесс не отмечен.

Солнечники чаще всего обнаруживаются в бентосе пресноводных и (менее часто) морских или почвенных экосистем, хотя возможны и случаи обнаружения их в планктоне. Они являются пассивными хищниками, пища которых закоривается экструсомами и доставляется к клеточному телу за счёт втягивающихся лучей. Солнечники варьируют в размерах от 5 до свыше 500 мкм. В большинстве своём это голые организмы, но могут быть покрыты перипластом из органических или минеральных чешуек и/или спикул или перфорированной органической капсулой.

Солнечники всеядны (Tilney, Porter, 1965; Batko, Nassan, 1988; Mikrjukov, 2001; и др.); закоренная стрекательными органеллами жертва доставляется сокращающейся аксоподией к поверхности тела, где образуется пищеварительная вакуоль. Кроме того, стебельковые солнечники совмещают хищничество с седиментацией, а хелиофлагелляты — с фильтрацией, создавая ток воды сквозь аксоподии биением жгутика по особой траектории, не вызывающей перемещения клетки (Sleigh, 1964) [стебельковые хелиофлагелляты — пединеллиды пополняют свой рацион как фильтрацией, так и седиментацией], чему также способствует радиальная симметрия тела (Mikrjukov, 2001). Наконец, стебельковые пединеллидные хелиофлагелляты *Pedinella hexacostata* и *Pseudopedinella tricostata* (а также представители плохо описанных родов *Cyrthophorana* и *Palatinella*) имеют, наряду с венчиком гранулоаксоподий, также один, три или шесть хлоропластов, то есть являются миксотрофами (Высоцкий, 1887; Pascher, 1911; Роухияйнен, 1966). Таким образом, мы можем определить солнечников как “амебоидных протистов, лишённых внутриклеточного минерального скелета и центральной капсулы, с одним типом ядер и расходящимися (от всего тела или венчиками) гранулоаксоподиями”.

Общие вопросы многообразия и биологии Солнечников рассмотрены в монографиях Райнера (Rainer, 1968) и Сиенсмса (Siemensma, 1991), а также в обширных сводках Февре-Шевалье (Febvre-Chevalier, 1985, 1990), Микрюкова (1998 а, 2000) и Микрюкова с соавт. (Mikrjukov et al., 2002).

І. ОБЩАЯ ЧАСТЬ

Глава 1.

CENTROHELIOZOA – МАКРОТАКСОН ПРОТИСТОВ

Центрохелидные солнечники, или центрохелиды (*Centrohelida* Кьhn, 1926) – крупнейший таксон солнечников, в настоящий момент насчитывающий более 80% организмов, объединяемых этим названием. Изначально термин был предложен Кюном (Кьhn, 1926) и поддерживался авторами более поздних систем солнечников (Tregouboff, 1953; Kudo, 1954; и др.) для разделения солнечников с центральным ядром (*Actinophryida* Hartmann, 1913) и солнечников, геометрический центр клетки которых занят дискретной от ядра органеллой (аксопластом или центропластом), от которой берут начало аксиальные филаменты аксоподий (аксонемы), тогда как ядро смещается на периферию и становится эксцентрическим. В разное время в состав центрохелид входили различные таксоны солнечников, саркодовых и хелиофлагеллят, как-то: гимносферидные солнечники (*Gymnosphaerida* Roche, 1913), диморфидные хелиофлагелляты (*Dimorphida* Siemensa, 1991) и ротосферидные филозные амебы (*Rotosphaerida* Rainer, 1968); последние не имеют аксопласта, однако их крайне сходный внешний облик определяет близкая структура кремнефицированного перипласта и эксцентрическое положение ядра (рис. 1, 3). Гимносферидные солнечники, отличающиеся от центрохелид по всем основным параметрам, характеризующим положение группы в системе эукариот (трубчатая форма крист митохондрий, наличие полового процесса с двужгутиковыми гаметами, строение стрекательных органелл, интерфазных ЦОМТов, аксонем и пр.), традиционно сохраняются в составе центрохелид даже в самых последних сводках и монографиях по солнечникам (Rainer, 1968; Febvre-Chevalier, 1985; Siemensa, 1991). Для того чтобы четко разделить истинных центрохелид, отличающихся уди-

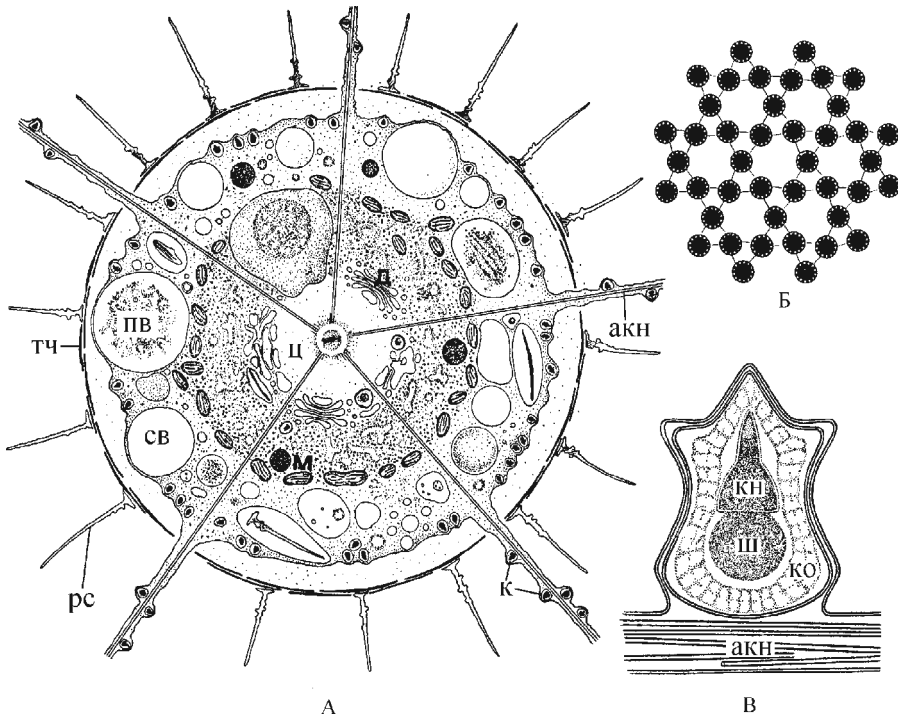


Рис. 3. *Choanocystis aculeata*: А – схема строения клетки *Ch. aculeata*; Б – поперечный срез аксонемы; В – схема строения кинетоцисты

акн – аксонема; д – диктиосомы; к – кинетоцисты; ко – кожух кинетоцисты; кн – конусовидная часть кинетоцисты; м – митохондрии; пв – пищеварительная вакуоль; рс – радиальная спикула; св – сократительная вакуоль; тч – тангентальная чешуйка; ц – центропласт; ш – шаровидная часть кинетоцисты

вительным консерватизмом черт тонкого строения в пределах группы, от поверхностно сходных с ними таксонов солнечных, таких как уже упомянутые выше гимносфериды и диморфиды, Дюршмидт и Пэттерсон (Dürschmidt & Patterson, 1987 a) предлагают термин *Centroheliozoa*, употребляющийся в более поздних работах обычно в смысле *Centrohelida sensu stricto*.

Таким образом, *Centroheliozoa* как группа представляют собой амебоидные организмы с равномерно расходящимися от всего тела прямыми, неветвящимися аксоподиями, усеянными светопреломляющими гранулами — экструсомами. Черты ультратонкой организации центрохелидного солнечника *Choanocystis aculeata* обобщены на рис. 3. Аксономы аксоподий берут начало от сложно устроенной органеллы — центропласта, в центре которого лежит трехчастный электронно-плотный диск, окруженный более электронно-плотной сферой (рис. 3, А). Ядро с крупным центральным ядрышком располагается эксцентрично. Аксономы сложены из четырехвалентных микротрубочек и на поперечных срезах выглядят как решетки из чередующихся фигур шестиугольников и равнобедренных треугольников (рис. 3, Б). Кристы митохондрий пластинчатые, лентовидные. Экструсомы типа сложных двучастных кинетоцист, состоящих из шаровидной базальной части и конусовидной дистальной и возникающих в ЭПР (рис. 3, В). Половой процесс не отмечен. Это единственный таксон солнечных с пластинчатыми кристами.

Центрохелиды не образуют зооспор или каких-либо других жгутиковых клеток. Однако Шаудинн (Schaudinn, 1896 b) описывает продуцирование двужутиковых клеток центрохелидой *Choanocystis aculeata* (рис. 6, К). Несмотря на то, что данное явление более не отмечалось авторами, когда-либо работавшими с центрохелидами и содержащими их в культуре, учитывая тщательность исследований, характерную для работ Шаудинна, мы должны относиться к этой находке с должным вниманием.

В настоящий момент описан 81 валидный вид *Centroheliozoa* (см. Систематическую часть), относящихся к трем семействам. Представители семейства *Heterophryidae* имеют голую клеточную поверхность или окружены слизистым кожухом, от которого могут брать начало радиальные или тангентальные спикулы. Представители семейств *Raphidiophryidae* и *Acanthocystidae* окружены оболочкой (перипластом), состоящей из эндогенных кремниевых чешуек. Структура скелета подробно рассмотрена в разделе “Наружный скелет”.

Положение центрохелид в общей системе протистов остается полной загадкой, несмотря на достаточно определенное место, занимаемое в ней остальными таксонами солнечных (Микрюков, 1999 б, 2000; Mikrjukov, 2000 a, b; Mikrjukov & Patterson, 2001). Пластинчатая форма крист и отсутствие жгутиковой стадии в жизненном цикле делают центрохелид группой *incertae sedis* в системе одноклеточных организмов, несмотря на доскональную изученность ультраструктуры этих организмов (см. главу 5).

Глава 2.

БИОЛОГИЯ ЦЕНТРОХЕЛИДНЫХ СОЛНЕЧНИКОВ

-. 1. Экология

Многие современные и более ранние авторы (Calkins, 1902; Tregouboff, 1953; Cachon et al., 1973; Шульман, Решетняк, 1980, 1981) были склонны рассматривать солнечников (как и радиолярий) как группу (или кластер групп) амебоидных организмов, сформировавшуюся в процессе адаптации ее представителей к планктонному образу жизни. Вследствие этого и появление радиальной системы аксоподий рассматривалось как возникновение механизма флотирования в толще воды. Будучи совершенно справедливой в отношении радиолярий, данная точка зрения лишь отражает малую изученность солнечников. Появление сферической симметрии и аксоподиальной системы у них следует связывать с возникновением и совершенствованием ловчего аппарата фаготрофного питания в условиях малоподвижного хищничества (Микрюков, 1998 а, 2000). Мы можем представить ряд доказательств в пользу данного тезиса.

Во-первых, в отличие от планктонных организмов – радиолярий, аксоподии солнечников усеяны “преломляющими гранулами” – стрекательными органеллами. Следовательно, их первая роль – добыча пищи. Во-вторых, большинство таксонов солнечников (и центрохелиды в их числе) включает стебельковые формы; однако следует отметить, что микротрубочковая решетка в аксоподиях стебельковой центрохелиды *Heterophrys minutus* устроена на много порядков сложнее, чем у других, свободноплавающих представителей рода *Heterophrys* (рис. 4). Этот факт, конечно, ярко свидетельствует о том, что аксоподиальный аппарат у неподвижных форм не ослабляется, а наоборот, чрезвычайно усиливается. Наконец, в-третьих, возникновение радиальных форм с расходящимися лучами – шупальцами хорошо известно нам в таксонах, перешедших к малоподвижному хищничеству, из примеров среди Metazoa и других протистов, таких, например, как суктории (Микрюков, 1997 а; Довгаль, 2000); таков облик кишечнополостных, мшанок, иглокожих и пр. (Беклемишев, 1964). Однако наше утверждение об основной – пищесобирающей – функции аксоподий солнечников вовсе не исключает их использование в других целях, таких как парение, движение, межклеточные контакты (см. ниже).

Ввиду значительного внешнего сходства солнечников и радиолярий первые в течение долгого времени рассматривались как планктонные компоненты пресноводных экосистем (Cachon et al., 1973; Cachon & Cachon, 1982; Шульман, Решетняк, 1980, 1981). Однако наши собственные данные о регулярных находках центрохелид либо в приповерхностном слое бентосных осадков, либо в пробах, содержащих “смывы” с водных макрофитов (Mikrjukov, 1993 a, b, 1994 a; Микрюков, 1994, 1995 б, 1999 а; Mikrjukov & Croome, 1998; Mikrjukov & Patterson, 2002) подтверждаются многочисленными результатами работ других авторов, когда-либо занимавшихся изучением фауны центрохелид (Nicholls, 1983; Nicholls & Dyrsschmidt, 1985; Dyrsschmidt, 1985, 1987 a, b; Siemensma & Roijackers, 1988 a, b; Vigna, 1988). Это заставляет нас считать центрохелидных солнечников группой пассивных (малоподвижных) бентосных хищников с пищедобывающим аппаратом, представленным мощной радиальной сетью гранулоаксоподий, парализующей и приклеивающей большой спектр мелкой подвижной добычи в достаточно большом объеме воды. И действительно, интерстициальное пространство между частичками песка или гравия, или внутри приповерхностного слоя осадков аккумулирует богатый запас адсорбированной органики, бактерий, диатомовых, мелких гетеротрофных жгутиконосцев, инфузорий и других организмов, часто используемых в пищу центрохелидами, вследствие чего последние едва ли могли бы не прижиться в условиях микробентоса. Классическое исследование протистофауны морских осадков, проведенное Пэттерсоном, Ларсеном и Корлиссом (Patterson et al., 1989) указывает, что сидячие организмы редки, но не отсутствуют в этом биоценозе (эти авторы приводят список видов, включающий кругоресничных инфузорий, сукторий, стебельковых воротничковых жгутиконосцев и один вид сидячей эвгленовой водоросли). Таким образом, мы можем справедливо добавить к этому списку также центрохелид и других солнечников, так как они являются классическими мезопоральными организмами (несмотря на малый диаметр клеточного тела, большой объем занимает радиальная система гранулоаксоподий), входящими в состав микробентоса (Mikrjukov, 1999 b, 2001).

Итак, центрохелидные солнечники являются типичным компонентом микробентоса, как пресно-

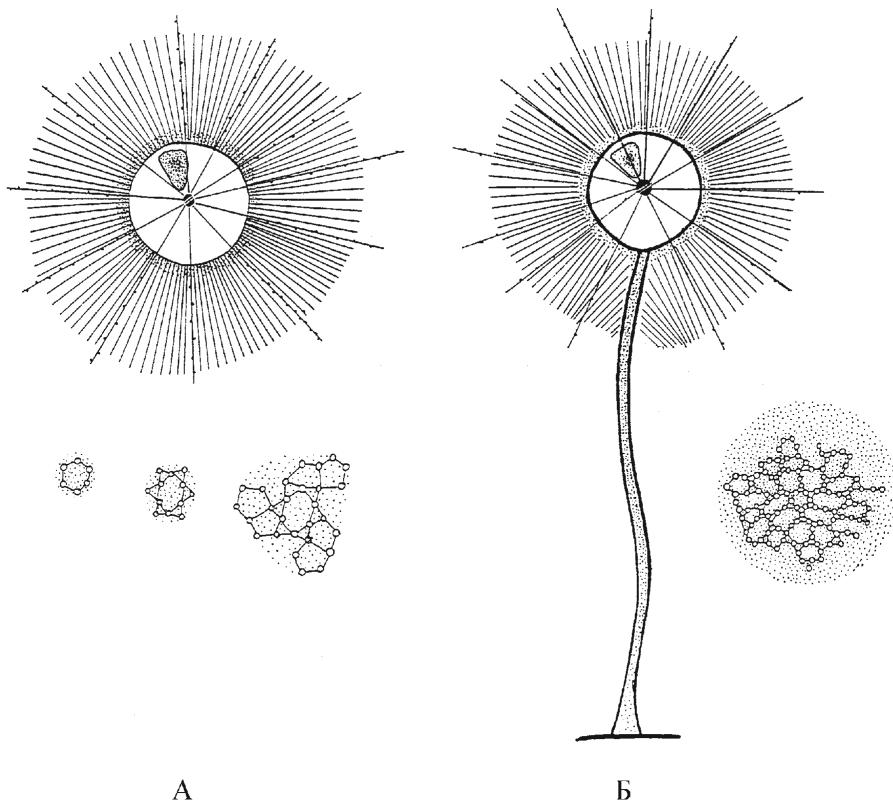


Рис. 4. Схемы строения *Heterophrys marina* (А) и *Heterophrys minutus* (Б). Внизу показана структура аксонем. (Б – по: Mikrjukov, 1996 а)

водного, так и морского. Основными биотопами их являются либо интерстициальное пространство в верхнем слое седиментов, либо сообщества обрастаний водных макрофитов. В лабораторных культурах центрохелиды обычно либо перекачиваются по дну чашки Петри, выпуская и втягивая аксоподии, либо прикрепляются ими ко дну при помощи стрекательных оргanelл.

Тем не менее, ряд исследователей с определенностью сообщают о находках центрохелид как в морском (Ostenfeld, 1904; Остроумов, 1917; Croome et al., 1987), так и в пресноводном (Takahashi, 1959; Croome, 1986, 1987 b; Arndt, 1993) планктоне. Однако классическая сводка Фенчела (Fenchel, 1988) полностью игнорирует присутствие каких-либо солнечников в морском планктоне и их значение в сложившихся в нем трофических цепях. С другой стороны Арндт (Arndt, 1993) говорит о важной роли солнечников (в его видовых списках преобладают центрохелиды) как консументов высшего порядка в трофических цепях озерного (пресноводного) протозоопланктона. Таким образом, сложившееся противоречие, равно как и вопрос о существовании планктонной фазы в жизни центрохелидных солнечников (и солнечников вообще) представляются нам крайне важными и должны быть здесь детально рассмотрены.

С нашей точки зрения центрохелиды, как и большинство солнечников и прочих сидячих или малоподвижных организмов, должны иметь подвижную стадию/фазу для расселения. Наиболее просто этот вопрос решается у сидячих центрохелид (*Heterophrys minutus* и *Polyplacocystis arborescens*), которые способны самостоятельно или под воздействием внешних факторов открепляться от своих слизистых стебельков, после чего некоторое время флотировать в прибрежном планктоне (Микрюков, 1994) и вновь оседать, образуя длинную стебелек-формирующую псевдоподию, экскретирующую слизистый материал для будущего стебелька (Febvre-Chevalier & Febvre, 1984).

В обсуждаемом аспекте особый интерес представляют бесстебельковые центрохелиды. В периоды максимальной численности в их естественных бентосных биотопах эти организмы поднимаются в планктон и флотируют в нем в целях расселения. Это явление в целом соответствует образованию

планктонных флотирующих форм у амёб, также бентосных хищников. Таким образом, на какой-то краткий период эу- и гранулоаксоподиальные саркодовые встречаются в морском планктоне, однако это сосуществование крайне непродолжительно ввиду кратковременности планктонной фазы в жизни солнечных. Аналогичные явления показаны также для актинофриидных солнечных (Совинский, 1902; Golemanski, 1976) и ротосферид; продолжительность планктонной фазы в жизни последних, видимо, более продолжительна, о чем свидетельствуют их более частые находки в планктоне (Thomsen, 1978, 1979; Croome, 1987 a, c; Croome et al., 1987).

Нашу точку зрения о превалировании бентосной фазы в жизни центрохелид может подтвердить недавно оконченное нами (Микрюков, неопубл.) исследование биологии *Acanthocystis wiasemskii*, обнаруженного и описанного Остроумовым (1917) в планктоне Карадагской бухты Черного моря в течение полутора летних месяцев (с начала июня до середины июля). Вне пределов этого времени Остроумову не удалось обнаружить данный организм, что он приписывал изменению температуры воды. Нам удалось подтвердить находки Остроумова в планктоне Карадагской бухты в указанный этим автором период. Однако данный вид обнаруживался нами в бентосных пробах (вытяжках из гравия) из той же бухты с мая по декабрь, то есть в течение всего периода, когда собирались пробы.

Сальбрехтер и Арндт (Salbrechter & Arndt, 1994) сообщают, что максимальное количество солнечных (среди которых превалируют центрохелиды) в одном из озер в Австрии наблюдается в марте (т.е. соответствует началу спада численности нанопланктона, консументами которого они являются), однако их биомасса не превышает 2% от общей биомассы протозоопланктона даже в периоды пика численности. Поэтому мы не согласны с точкой зрения Арндта с соавторами (Arndt, 1993; Mathes & Arndt, 1994; Salbrechter & Arndt, 1994) и не считаем, что планктонная фаза в жизни центрохелид (и солнечных вообще) играет какую-либо существенную роль в пищевых цепях протозоопланктона в связи с краткой продолжительностью этой фазы и малой численностью солнечных в природных биотопах в целом.

Энергия, попадающая в водную экосистему, фиксируется фотосинтезом водорослей и разложением органического детрита бактериями. Таким образом, значение гетеротрофных протистов заключается в том, что они являются непосредственными консументами как одноклеточных водорослей, так и бактерий (Patterson et al., 1989). Наши эксперименты в чашках Петри с накопительными культурами морского и пресноводного детрита, содержащими центрохелид *Heterophrys marina* в первом случае и *Chlamydomonas sterna* — во втором (с добавлением бактерии *Enterobacter aerogenes* в качестве пищевого объекта), показали, что первой наблюдается вспышка численности гетеротрофных жгутиконосцев, утилизирующих органику и бактерии; через несколько дней происходит поглощение большинства жгутиконосцев ресничными инфузориями и отмечается вспышка численности последних; и, наконец, по мере спада численности цилиат (вследствие значительного уменьшения количества органического вещества, бактерий и мелких гетеротрофных жгутиконосцев), они замещаются солнечниками и сукториями, дающими большую вспышку численности, в ходе которой многие солнечники часто парят в верхних слоях чашки Петри, иллюстрируя “выход в планктон”. Сальбрехтер и Арндт (Salbrechter & Arndt, 1994) сообщают о сходной общей последовательности событий в динамике озерного протозоопланктона, указывая, что пик численности солнечных (центрохелид и *Actinophrys sol*) соответствует спаду такового у ресничных инфузорий и происходит в марте (Австрия). Нам представляется, что цилиаты (как более активные хищники) обычно поддерживают численность центрохелид (и солнечных вообще) в естественных бентосных и планктонных биотопах, воздействуя на их количество путем контроля биомассы их общей добычи — гетеротрофных жгутиконосцев и водорослей. Поэтому вспышки численности центрохелид как в естественных, так и в экспериментальных условиях соответствуют спаду численности цилиат.

Большинство центрохелид представляют собой одиночные свободноплавающие клетки. Однако ряд видов, преимущественно относящихся к родам *Sphaerastrum* Greeff, 1873 и *Raphidiophrys* Archer, 1867, способен формировать колонии из 5–6 клеток (иногда до 20), особи в которых соединены цитоплазматическими мостиками (Greeff, 1873; Hertwig & Lesser, 1874; Siemensma & Roijackers, 1988 b), или псевдоколонии, особи в которых окружены общим слизистым кожухом. Колонии могут формироваться и стебельковыми видами при оседании флотирующей особи на колонию того же организма в качестве субстрата; такие случаи отмечены у обоих видов стебельковых центрохелид — *Heterophrys*

minutus (Mikrjukov, 1996 a) и *Polyplacocystis arborescens* (Jones, 1974).

Наши исследования (Микрюков, 1995 в; Mikrjukov, 2001) распределения солнечников по горизонтам и грунтам сублиторали пролива Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря в окрестностях Беломорской биологической станции МГУ им. Н.А.Перцова показали, что как в размещении видов центрохелид, так и представителей остальных (менее многочисленных в находках) групп солнечников присутствует определенная закономерность (рис. 5). Так, в вытяжках из песка и гравия в прибрежном биотопе на верхней сублиторали (до 3–5 м), покрытой сгустками нитчатых водорослей, неизменно присутствовали центрохелиды *Heterophrys marina* и *Choanocystis kareliensis*, а также солнечникоподобная филозная амеба неясного систематического положения, *Lithocolla globosa*, окруженная непрозрачным кожухом из песчинок. Ценковский (1881) отмечает также два стебельковых вида, прикрепленных к нитчатым водорослям – десмоторацидного солнечника *Cienkowskya mereschkowskyi* и солнечника неясной таксономической принадлежности *Servetia borealis*. Два следующих горизонта сублиторали (здесь и на более глубоких точках сбора пробы собирались исключительно при помощи техники легководолазных погружений), представленные зарослями бурых (3–10 м) и красных (8–20 м) водорослей, демонстрируют нам в смывах с таломов водорослей почти исключительно стебельковые формы солнечников, среди которых преобладали стебельковые цен-

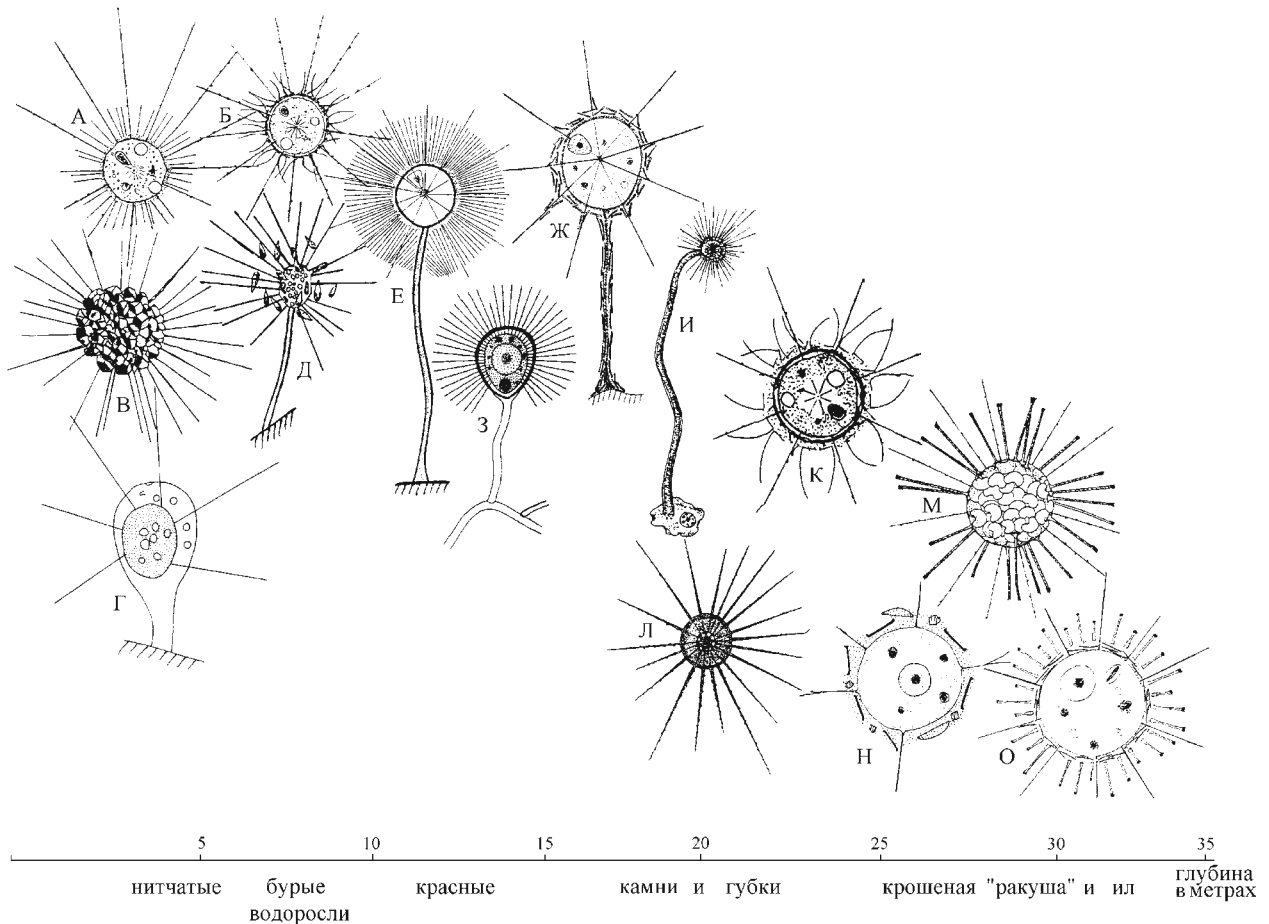


Рис. 5. Распределение солнечников по горизонтам сублиторали.

А – *Heterophrys marina* (по: Hertwig & Lesser, 1874); Б – *Choanocystis kareliensis* (по: Микрюков, 1994) ; В – *Lithocolla globosa* (по: Schulze, 1874); Г – *Cienkowskya mereschkowskyi* (по: Ценковский, 1881); Д – *Servetia borealis* (по: Mereschkowsky, 1877); Е – *Heterophrys minutus* (по: Mikrjukov, 2001); Ж – *Polyplacocystis arborescens* (по: Mikrjukov, 2001); З – *Hedriocystis zhadani* (по: Mikrjukov, 2000 а); И – *Wagnerella borealis* (по: Zuelzer, 1909); К – *Choanocystis pelagica*; Л – *Actinophrys marina* (syn. *tauryanini*) (по: Микрюков, 1996); М – *Acanthocystis saphonovi* (по: Микрюков, 1994 а); Н – *Elaeorhanis tauryanini* (по: Mikrjukov, 1999 а); О – *Rabdiaster pertzovi* (по: Mikrjukov, 1999 а)

трохелиды *Heterophrys minutus* и *Polyplacocystis arborescens*, а также присутствовали десмоторацидный солнечник *Hedriocystis zhadani* и гимносферидный солнечник *Wagnerella borealis*. В пробах со смы- вами со следующего биотопа (18–25 м), представленного зарослями губок (являющих собой богатый субстрат для оседающей органики и обитания бактерий, диатомовых, а также мелкой подвижной добычи), наряду с перечисленными выше стебельковыми формами, присутствовали также два бессте- бельковых вида – центрохелида *Acanthocystis saphonovi* и актинофриидный солнечник *Actinophrys tauryanini*. Наконец, обитатели наиболее глубоко расположенного биотопа, в котором были обнаруже- ны солнечники (ил на глубине 25–35 м, покрывающий слой битых ракушек моллюсков – т. н. “ракуша”), были исключительно бесстебельковыми формами различной таксономической принад- лежности, среди которых доминировали центрохелиды *Acanthocystis saphonovi* и *Choanocystis pelagica*, ротосфериды *Elaeorhanis tauryanini* и *Rabdiaster pertzovi*, а также актинофриидный солнечник *Actinophrys tauryanini*. Таким образом, последний биотоп представил нам наибольшее разнообразие неприкреп- ленных форм, тогда как в обрастаниях макрофитов и губок обычны стебельковые солнечники.

У центрохелид описан процесс образования цист с формированием более плотного, подстилаю- щего изнутри перипласт слоя чешуек в цистной стенке (Schaudinn, 1896 b; Dyrtschmidt & Patterson, 1987 а). Однако в обеих указанных работах цисты были описаны в условиях эксперимента в лабораторных культурах. Проведенные нами (Крум, Микрюков, 2000) исследования видového со- става центрохелид в зимний период путем вскрытия ледяного покрова на болотистых водоемах показали, что эти организмы, как и представители большинства других таксонов солнечников, существуют в вегетативной фазе и в замерзающих водоемах. Среди важных особенностей исследо- ванного материала следует отметить крайне мелкие размеры организмов, в несколько раз уступаю- щие таковым в другие периоды года.

Таким образом, мы заключаем, (1) что как стебельковые, так и бесстебельковые центрохелидные солнечники являются важными компонентами в трофических цепях микробентоса и в обрастаниях водных макрофитов; (2) что продолжительность бентосной фазы в жизни центрохелид многократ- но превалирует над протяженностью их пребывания в планктоне, как в пресноводном, так и в

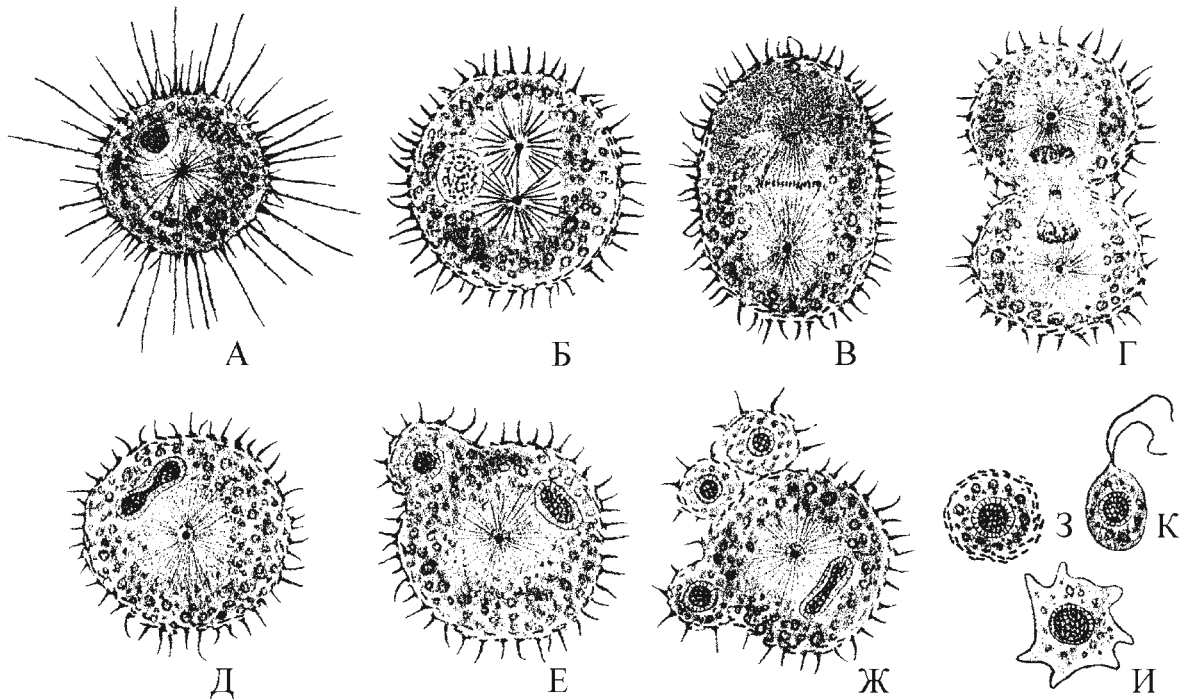


Рис. 6. Митоз у *Choanocystis aculeata*.

А — структура клетки (по: Hertwig & Lesser, 1874); Б-Г — стадии митоза; Д-Ж — почкование клетки; З — отделив- шаяся почка; И — амебoidalная отпочковавшаяся клетка, К — двужгутиковая зооспора

морском, и что кратковременное появление этих организмов в планктоне соответствует вспышкам численности в их естественных бентосных биотопах; (3) что центрохелиды (как и другие солнечники) разделяют нишу консументов высшего порядка в трофических цепях микробентоса с ресничными инфузориями и сукториями.

- 2. Питание

Итак, центрохелидные солнечники являются пассивными хищниками. Они питаются различными микроорганизмами, такими как бактерии, другие протисты, личинки беспозвоночных или сами мелкие беспозвоночные, такие как нематоды, коловратки или гастротрихи. Однако ведущую роль в их пищевом рационе играют диатомовые водоросли, инфузории и мелкие жгутиконосцы. Стрекательные органеллы, расположенные под мембраной аксоподии, играют ведущую роль в захвате добычи. Если аксоподии центрохелиды касается активная добыча, она мгновенно иммобилизуется и прилипает к слизистому кожному аксоподии, вызывая сокращение последней; формируется пучок из слипшихся аксоподий, направляющихся к клеточному телу (Bardale, 1969, 1976; Troyer, 1975). В отличие от этого, выстреливание стрекательных органелл актинофриидных солнечников лишь приклеивает добычу, которая продолжает двигаться, даже находясь в пищеварительной вакуоли (Patterson & Hausmann, 1981; Suzaki et al., 1980 a; Grebecki & Hausmann, 1993). Пищеварительная вакуоль может сформироваться еще в пучке аксоподий до достижения им плазматической мембраны. Медленно движущаяся добыча может быть заякорена одной аксоподией, которая начинает втягиваться по направлению к телу, тогда как в ее направлении начинает выдвигаться воронковидная гиалоподия (Nicholls, 1983).

- 3. Цисты

Среди центрохелид тонкое строение цист и процесс инцистирования изучены только у *Polyplacocystis ambigua* (Dürschmidt & Patterson, 1987 a). Инцистирование начинается с появления тяжелых цистных чешуек, подпирающих протопласт. Диктиосомы мигрируют на периферию клетки и включаются в синтез органических слоев цистной стенки; после этого они возвращаются и занимают место вокруг центрально лежащего ядра в зрелой цисте. Стенка зрелой цисты насчитывает шесть слоев. Самый наружный представлен сохранившимся перипластом трофической особи; за ним следует слой цистных чешуек, теперь поднятых от плазматической мембраны четырьмя органическими слоями, из которых наиболее внешний сильно гранулярный. Центропласт в зрелой цисте не наблюдается. Эксцистирование не исследовано.

- 4. Митоз

Мы располагаем по митозу центрохелид только свето-микроскопическими данными. Он изучался Шаудинном (Schaudinn, 1896 b [рис. 6]) у *Choanocystis aculeata*, Добеллем (Dobell, 1917) у *Oxnerella maritima*, и Вильневым (Villeneuve, 1937) у *Polyplacocystis arborescens*. Согласно наиболее обстоятельному описанию Добелля, клеточному делению предшествует дупликация центропласта. Затем ядро мигрирует в центр тела, становясь между двумя дочерними центропластами, которые начинают играть роль митотических ЦОМТов, генерируя формирование веретена. Ядерная оболочка перфорируется на полюсах лишь после образования метафазной пластинки и сегрегации хроматид. Центропласты набухают, затем изгибаются полумесяцем, замыкаются в окружность, и наконец, представляют собой лишь темную, хорошо прокрашиваемую центральную гранулу. Таким образом, в случае центрохелид мы видим полузакрытый ортомитоз согласно классификации Райкова (Райков, 1978, 1986; Raikov, 1994).

- 5. Агамные слияния

У центрохелидных солнечников половой процесс не описан. Агамные слияния трофических особей изредка отмечаются у центрохелид, хотя значительно чаще они происходят у актинофриид и *Ciliophrys* (Tregouboff, 1953; Rainer, 1968). Слияния чаще происходят во время совместного переваривания несколькими клетками одной крупной добычи, но могут иметь место и при других обстоятельствах. Разделение клеток, слившихся в ходе “совместного переваривания”, не сопровождается

Глава 3. МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Центрохелиды, как и солнечники вообще, являются типичными эукариотическими организмами с полным набором органелл, присущих эукариотическим клеткам, как-то: ядро, аппарат Гольджи, эндоплазматическая сеть, митохондрии и пр. Однако общий план строения клетки демонстрирует среди солнечников крайнее многообразие. Изучение ультраструктуры показало, что каждый из семи макротаксонов солнечников, общую характеристику которых мы обсудили во Введении, отличается от остальных уникальным планом строения клетки, присущим только этой группе. Так, Фебvre-Шевалье (Febvre-Chevalier, 1982) и Бружероль (Brugerolle, 1985) выделяют пять основных морфологических черт, характеризующих “лицо” каждой группы солнечников. Это:

1. Структура и локализация центра организации микротрубочек аксоподий (аксоподиального ЦОМ-Та);
2. Геометрический характер укладки микротрубочек в аксонемы аксоподий;
3. Форма крист митохондрий;
4. Тип стрекательных органелл (экструсом);
5. Присутствие и тип наружного скелета.

Кроме того, макротаксоны солнечников различаются между собой и по ряду других признаков, столь же важных для других эукариот, но присутствующих не у всех солнечников, а именно: наличие жгутиков, стебельков или пластид. Рассмотрим здесь характерные черты тонкого строения центрохелид согласно порядку, предложенному выше.

1. Морфология центропластов – центров организации микротрубочек аксоподий (аксоподиальных ЦОМТов)

ЦОМТы всегда образованы электронно-плотным материалом, который чаще всего не имеет никакой видимой субструктуры (Pickett-Heaps, 1969; Brinkley, 1985); они инициируют сборку микротрубочек и определяют их положение в клетке. В клетках солнечников может присутство-

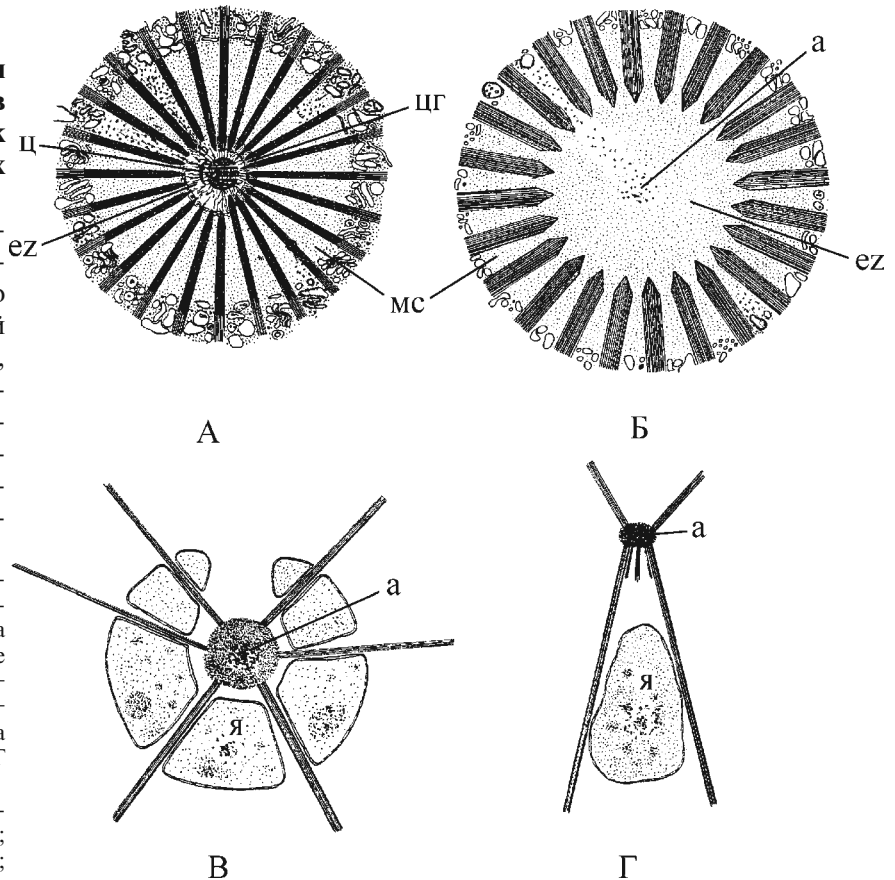


Рис. 7. Центропласт и аксопласт. А – структура центропласта центрохелид; Б – структура аксопласта гимносферид; В, Г – положение ядра относительно аксопласта: В – аксопласт, окруженный ядром; Г – эксцентрическое положение ядра относительно аксопласта (Рис. В, Г – по: Brugerolle & Mignot, 1984). а – аксопласт; мс – межаксонемная субстанция; ц – центропласт; цг – центральная гранула; я – ядро; ez – exclusion zone

вать до трех различных ЦОМТов, выполняющих разные функции (Mignot & Brugerolle, 1991): (1) ЦОМТ, контролирующий развитие интерфазных микротрубочек, т.е. микротрубочек аксоподий; (2) второй ЦОМТ – формирование митотического веретена; (3) третий ЦОМТ – ЦОМТ жгутикового аппарата (у жгутиковых клеток, т.е. хелиофлагеллят). Однако большинство солнечных лишено жгутиков, а ЦОМТ митотического веретена появляется только в метафазе или может совмещаться с интерфазным, и, следовательно, в таких клетках присутствует только один ЦОМТ, определяющий развитие микротрубочек аксоном аксоподий. Последний вариант мы видим и в случае центрохелид. Интересно, что хотя аксопласты и центропласты солнечных генерируют развитие сложных аксономных решеток микротрубочек и лишены центриолей, они демонстрируют общие иммунохимические характеристики с центросомальным матриксом других протистов и позвоночных (Klewer et al., 1997).

Центропласт центрохелид впервые был описан как особая клеточная органелла Добеллем (Dobell, 1917) у *Oxnerella maritima* как “прозрачная сфера с четко прокрашивающейся гранулой в центре, дающая начало осевым филаментам аксоподий”. Тонкому строению центропласта (рис. 3, А; 7, А) центрохелид посвящен огромный спектр работ (Kormos, 1971; Tilney, 1971; Bardele, 1969, 1973, 1975, 1977 a, b; Davidson, 1972; Rieder, 1979, 1980; Febvre-Chevalier & Febvre, 1984; Дьрршmidt & Patterson, 1987 a, b). Эта органелла включает центральный электронно-плотный трехчастный диск, зажатый между двумя отличающимися по плотности полусферами. За этой структурой теперь сохраняется название “центральной гранулы” и она окружена прозрачной “exclusion zone” и менее прозрачным наружным “кортексом”, из которого берут начало аксиальные филаменты аксоподий. “Exclusion zone” образована фибриллярной сетью, связывающей центральную гранулу с основаниями аксоном. Последние обычно тесно связаны плотным материалом кортекса центропласта.

Как это следует отметить из рис. 1, две других группы солнечных – гимносфериды и диморфидные хелиофлагелляты – имеют несравнимо более просто устроенный центральный или субцентральный ЦОМТ, обычно именуемый аксопластом (Hollande & Enjumet, 1954; Febvre-Chevalier, 1973 b). Аксопласты представителей этих групп для сравнения приведены на рис. 7, Б–Г; они представлены сферой без центральной гранулы и могут быть подразделены на два региона: (1) центральную “exclusion zone”, состоящую из микрофибриллярного и микрогранулярного материала, и (2) “межаксономную субстанцию” (морфологически сходную с exclusion zone), где берут начало основания аксоподий (Febvre-Chevalier, 1973 a, b, 1975, 1980; Jones, 1975, 1976; Brugerolle & Mignot, 1983, 1984 a, b; Mignot & Brugerolle, 1991).

- 2. Строение и функции аксоподиального аппарата

Существуют две основные функции аксоподиального аппарата у солнечных: (1) сбор пищи и доставка ее в клеточное тело, (2) флотирование в толще воды. Кроме того, аксоподии могут принимать участие в различных формах клеточной подвижности, межклеточных контактов и контактов клетки с субстратом (Bovee, 1960; Watters, 1968; Ockleford, 1974; Suzuki et al., 1980 b; Shigenaka et al., 1989; Grebecki & Hausmann, 1992; и др.). Аксоподии отличаются от других типов псевдоподий наличием центрального осевого каркаса из микротрубочек, связанных протеиновыми связками в характерные решетки – аксономы. Аксономы окружены цитоплазмой, находящейся в постоянном движении: центростремительном на периферии и центробежном в центре аксоподии; эта часть цитоплазмы называется “реоплазмой”. Под плазмалеммой аксоподий лежат многочисленные стрекательные органеллы, служащие иммобилизации и прикреплению жертвы. В аксоподиях подавляющего числа групп солнечных и радиолярий микротрубочки связаны специальными фибриллами (связками, или мостиками связей), вследствие чего формируется крайне сложная решетка, специфичная для каждого из макротаксонов. В соответствии с количеством связей каждой микротрубочки с соседними, микротрубочки различаются валентностью: бывают двух-, трех-, ... и до семивалентных включительно. Более того, связи бывают простые и двойные, короткие и длинные, и могут располагаться под разными углами друг к другу (Cachon et al., 1973; Шульман, Решетняк, 1980, 1981). Все эти признаки определяют чрезвычайное многообразие строения аксоном.

Аксоподии способны к быстрым сокращениям и медленному втягиванию. Быстрое сокращение обычно следует после прикрепления добычи к аксоподии, или если солнечник потревожен. Сократи-

мость аксоподий наиболее хорошо изучена на актинофриидных солнечниках рода *Actinosphaerium* Stein, 1857 (Roth et al., 1970; Matsuoka & Shigenaka, 1985; Matsuoka et al., 1985; Ando & Shigenaka, 1989; Shigenaka et al., 1982, 1989; Sugiyama et al., 1992). Процесс разборки микротрубочек в ходе сокращения и транспорт аксоподиального материала (микротрубочки, мембранные пузырьки, экструсомы) в клеточное тело и его запасание там описаны также у центрохелидных солнечников *Heterophrys marina* (Bardele, 1973, 1976) и *Polyplacocystis coerulea* (Kinoshita et al., 1995).

Аксонемы некоторых представителей центрохелид устроены крайне просто. Так у *Chlamydaster* spp. и некоторых штаммов *Heterophrys marina* они представлены лишь шестью микротрубочками, образующими правильный шестиугольник (Bardele, 1975, 1977 a, b; Davidson, 1976; Дьрршмидт & Паттерсон, 1987 b). Эти шесть микротрубочек представляют собой центральный элемент в аксонемах остальных Centrohelioczoa, являясь их структурной основой. Остальные центрохелиды имеют различное число микротрубочек в аксонемах (это больше зависит от размера организма, нежели от его систематической принадлежности), сгруппированных вокруг центрального шестиугольника. Микротрубочки гексагона берут начало от центропласта, тогда как остальные присоединяются к ним в кортикальном слое цитоплазмы (Bardele, 1977 a, b; Rieder, 1979; Febvre-Chevalier & Febvre, 1984; Дьрршмидт & Паттерсон, 1987 a). На поперечных срезах такие аксонемы представлены сложными решетками из чередующихся шестиугольников и равнобедренных треугольников. Такая укладка определяется четырехвалентными микротрубочками, связки между которыми лежат под углами 120° и 60°.

Другой интересный пример укладки 4-х валентных микротрубочек в аксонемную решетку являют собой аксонемы диморфидной хелиофлагелляты *Dimorpha elegans*. В отличие от центрохелид, аксонемы *D. elegans* образуют решетку из одинаковых квадратов. Такая укладка может возникать в том случае, если параллельные ряды микротрубочек связаны диагональными мостиками (т.е. лежащими под прямым углом друг к другу) с четырьмя соседними микротрубочками (Brugerolle & Mignot, 1983, 1984 a, b).

- . 3. Митохондрии

Центрохелидные солнечники имеют четкие ламеллярные (лентовидные) кристы (Дьрршмидт & Паттерсон, 1987 b) в отличие от остальных макротаксонов солнечников, имеющих различные вариации трубчатых крист, и ротосферид, имеющих дисковидные кристы с суженным в стебелек основанием (рис. 1, Ж, 3).

- . 4. Стрекательные органеллы

Стрекательные органеллы, или экструсомы представляют собой окруженные мембраной структуры, локализованные в кортикальной цитоплазме или на псевдоподиях многих протистов. Их наиболее общей особенностью является способность к выбрасыванию своего содержимого в ответ на воздействие большого спектра внешних стимулов (механических, химических, электрических). В настоящее время известно 10–12 основных типов стрекательных органелл (Novasse & Mignot, 1975; Hausmann, 1978; Мильников, 1988; Микгюков, 1995), преимущественно среди цилиат и жгутиконосцев. Несмотря на то, что четкая корреляция между типом стрекательных органелл и другими важнейшими таксономическими признаками не наблюдается, строение экструсом считается чертой важной и консервативной. У солнечников экструсомы служат в первую очередь для добычи пищи и располагаются преимущественно под плазмалеммой аксоподий (под световым микроскопом видны как преломляющие свет гранулы), а также обильны в кортикальном слое цитоплазмы.

Центрохелидным солнечникам присущ один из наиболее сложных типов стрекательных органелл – настоящие кинетоцисты. Термин “кинетоциста” был предложен Хаусманном (Hausmann, 1978) в отношении сложных поляризованных органелл, состоящих из центрального аксиального элемента, окруженного плотным кожухом (рис. 3, В). Кинетоцисты центрохелид детально изучались многими авторами (Novasse, 1965; Bardele, 1969, 1975, 1976; Davidson, 1976; Troyer, 1975; Дьрршмидт & Паттерсон, 1987 a, b; Микгюков, 1995 a). Они характеризуются плотным “шар+конус” аксиальным элементом, который является одной из важнейших таксономических черт центрохелид. Материал кожуха, вероятно, играет роль толкателя аксиального элемента при выстреливании органеллы. Кожух часто виден в разрушенном виде позади выстрелившего “шар+конус” элемента. Места закрепления кинетоцист в плазматической мемб-

ране инкрустированы сложно уложенными частицами, формирующими “прикрепительный участок” (Bardele, 1976; Davidson, 1976), который является очень стабильной, нетекучей зоной мембраны. Барделе (Bardele, 1976) полагает, что он служит для предотвращения выстреливания органеллы без должного стимула. Возникновение кинетоцист центрохелид связано с наиболее центральными везикулами ЭПР, в районе которых наблюдается большое количество прекинетоцист на самых ранних стадиях развития (Микрюков, 1995 а).

Сложные кинетоцисты с концентрической поперечной структурой отмечены также у диморфидных хелиофлагеллят и десмоторацид; эти органеллы достаточно схожи друг с другом, но несколько не похожи на кинетоцисты центрохелид и не имеют характерной “шар+конус” структуры аксиального элемента (Bardele, 1972; Brugerolle, 1985; Brugerolle & Mignot, 1983, 1984 а, b). В отличие от кинетоцист центрохелид, кинетоцисты диморфид возникают в аппарате Гольджи (Brugerolle & Mignot, 1984 b). Четвертой группой солнечников, обладающей кинетоцистами, являются гимносфериды, среди которых кинетоцисты отмечены в амeboидном основании некоторых особей *Actinocoryne contractilis*; их аксиальный элемент представляет собой стрелу с периодической исчерченностью, погруженную в чашу электронно-плотного материала. Однако кроме кинетоцист, те же самые индивидуумы гимносферид обладают и другими типами стрекательных органелл, классифицируемых как мукоцисты (Febvre-Chevalier, 1973 а, 1975, 1980; Jones, 1976). Показано, что мукоцисты гимносферид возникают в эндоплазматическом ретикулуме (Febvre-Chevalier, 1980).

- 5. Наружный скелет

Строение и состав наружного клеточного скелета центрохелид столь же вариабельны, сколь консервативны в своей морфологии различные признаки ультраструктуры этих организмов. Вследствие этого именно структура скелета определяет многообразие центрохелид и на нее в первую очередь опираются в таксономической работе с этой группой.

- 5.1. Семейство *Heterophryidae* Poche, 1913

Среди центрохелид только единственный представитель рода *Oxnerella* Dobell, 1917 (рис. 11, А) имеет голую клеточную поверхность, то есть лишен морфологически выраженного наружного скелета (Dobell, 1917). Уже для следующего рода — *Chlamydaster* Rainer, 1968 — характерен слизистый кожух, окружающий тело, который может иметь ровную (рис. 11, Б) или неровную (рис. 11, В) поверхность.

Организмы с органическими спикулами, исходящими из подобного слизистого кожуха и ранее относимые к роду *Heterophrys* Archer, 1869, оказались гетерогенными по строению скелета. Наши исследования его структуры (Микрюков, 1993 а, 1996 а) показали, что большинство представителей, относимых к этому роду (типовой вид *H. myriopoda*, *H. marina*, *H. minutus*, а также *H. simplex* (Schaudinn, 1897) Siemensma, 1991, никогда со времени первой находки Шаудинна не обнаруживавшийся) имеют радиально ориентированные органические спикулы (рис. 13; 14). Пятый же вид рода — пресноводный *H. fockii* (Archer, 1869) West, 1901 (рис. 12), как оказалось, несет тангентально-ориентированные органические спикулы (рис. 12, Г), чем в корне отличается от остальных исследованных видов; в связи с чем нами было предложено рассматривать *H. fockii* в составе некогда выделенного для него Грэфом, передиагносцированного, монотипического рода *Sphaerastrum* Greeff, 1873.

Анализ оригинальных рисунков Ценковского (1881), описавшего необычного морского стебелькового солнечника, впоследствии именуемого *Cienkowskya* Schaudinn, 1896 и традиционно рассматриваемого в составе центрохелид семейства *Heterophryidae* (Febvre-Chevalier, 1985; Dyrtschmidt & Patterson, 1987 а; Siemensma, 1991), показал, что этот организм неплотно окружен сидящей на коротком стебельке неклеточной капсулой и не имеет никаких центрохелидных черт, видимо являясь десмоторацидным солнечником (Микрюков, 1996 а, 2000 а; Микрюков et al., 2002); все последующие находки представителей *Cienkowskya* — *C. meresckowskyi* (Villeneuve, 1937; Febvre-Chevalier & Febvre, 1984; Микрюков, 1994) или *C. arborescens* (Jones, 1974) — ошибочно относятся авторами к различным стебельковым морским центрохелидам и не имеют отношения к оригинальному материалу Ценковского (1881). Поэтому род *Cienkowskya* Schaudinn, 1896 был исключен нами из состава цент-

рохелид (Mikrjukov, 1996 a).

Таким образом, представители четырех родов: *Oxnerella* Dobell, 1917, *Chlamydaster* Rainer, 1968, *Sphaerastrum* Greeff, 1873 и *Heterophrys* Archer, 1869 – не имеющие кремниевых элементов в покровах, рассматриваются нами в составе наиболее примитивного семейства центрохелид – *Heterophryidae* Poche, 1913 (Mikrjukov, 1996 a).

Остальные центрохелиды окружены оболочками (перипластами), представленными кремниевыми чешуйками и/или спикулами.

- 5.2. Семейство Raphidiophryidae Mikrjukov, 1996

Второе семейство – *Raphidiophryidae* – представлено центрохелидами с перипластами из танген-

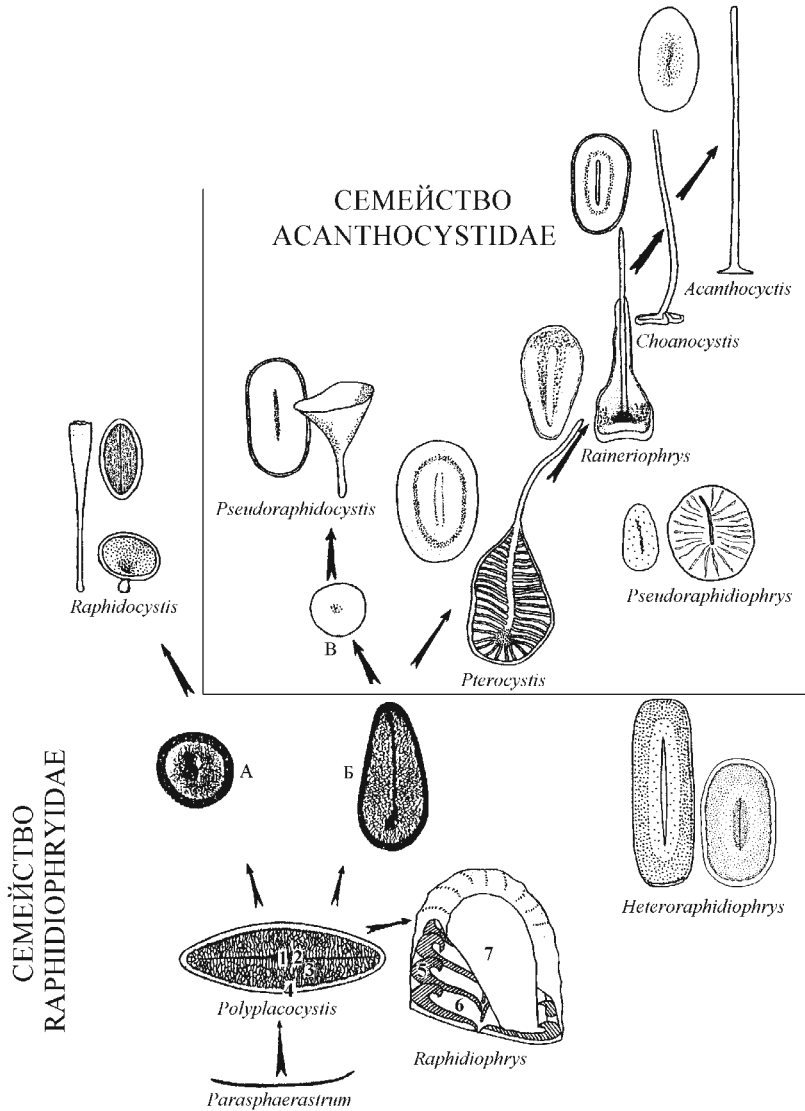


Рис. 8. Возможный вариант эволюционных преобразований наружных кремниевых скелетных элементов центрохелид:

А – чешуйка *Polyplacocystis ambigua* с редуцированными обеими стернами; Б – чешуйка *P. ambigua*, у которой редуцирована только одна стерна; В – гипотетическая чешуйка акантоцистиды с редуцированными обеими стернами. На чешуйках *Polyplacocystis* и *Raphidiophrys*: 1 – центр чешуйки, 2 – стерна, 3 – пластина чешуйки с радиальными складками, 4 – полая маргинальная кайма, 5 – внутренняя радиальная септа, 6, 7 – нижняя и верхняя пластины чешуйки (по: Patterson & Dyrsschmidt, 1986 a; Siemensma & Roijackers, 1988 b; Siemensma, 1991; Mikrjukov & Patterson, 2002)

тальных кремниевых пластинчатых чешуек различной морфологии или некоторых их модификаций (см.: Mikrjukov, 1996 b). Еще недавно (Rainer, 1968; Siemensma, 1991) все относимые в данный момент к этому семейству центрохелиды рассматривались в составе одного, крайне обширного рода *Raphidiophrys* Archer, 1867. Однако интенсивное изучение структуры их перипластов при помощи сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии показало гетерогенность рода.

Недавно описанный нами (Mikrjukov, 1994 b, 1996 b) перипласт *Raphidiophrys marina* несомненно примитивнее такового у остальных представителей *Raphidiophrys sensu lato*. Его сплошные стержневидные спикулы — “чешуйки” — тангентально ориентированы и могли возникнуть в эволюции центрохелид путем кремнефикации тангентальных органических спикул *Sphaerastrum* (см. выше). Мы рассматриваем *R. marina* как представителя монотипического рода *Parasphaerastrum* Mikrjukov, 1996 (рис. 15, А).

Перипласты еще шести представителей *Raphidiophrys* представлены простыми кремнефицированными пластинами, закручивающимися по периферии в полулю маргинальную кайму; причем два вида (*R. ambigua* и *R. symmetrica*) имеют складчатую (ретикулярную) наружную поверхность пластины (рис. 16, Е, Д) тогда как четыре остальных вида (*R. pallida*, *R. bruni*, *R. coerulea* и *R. pedunculata*) — гладкую (рис. 16, А–Г). Структура и формирование чешуек изучалось у *R. ambigua* (Patterson & Dьrрschmidt, 1986 a, b). Каждая чешуйка (рис. 8) состоит из двух симметричных аксиальных стержней — стержня (2), расходящихся от “центра организации” (1), собственно пластины (3) с радиальной системой ребер/складок, а также полой каймы (4), окружающей чешуйку. Складчатый (ретикулярный) тип фактуры наружной поверхности чешуйки определяется наличием данных складок/ребер, тогда как гладкий тип — их вероятной редукцией. Мы рассматриваем упомянутые шесть видов, чешуйки которых образованы простыми (одинарными) пластинами, окруженными полой маргинальной каймой и имеющими гладкую или ретикулярную фактуру внешней поверхности, как представителей рода *Polyplacocystis* Mikrjukov, 1996 .

Перипласты еще шести видов *Raphidiophrys* представлены сложными чешуйками, которые образованы двумя параллельными пластинами, соединенными внутренними радиальными септами, и также скручиваются на периферии в полулю маргинальную кайму (на СЭМ септы видны как радиальные ребра) (рис. 8; 17). Это типовой вид рода — *R. viridis* Archer, 1867, а также *R. capitata* Siemensma et Roijackers, 1988 , *R. elegans* Hertwig et Lesser, 1874, *R. intermedia* Penard, 1904, *R. minuta* Nicholls et Dьrрschmidt, 1985 и *R. ovalis* (Dьrрschmidt, 1985) Siemensma et Roijackers, 1988. Такие чешуйки могли возникнуть из чешуек типа *Polyplacocystis ambigua*, причем возникновение септ (5) можно связывать с радиальной системой ребер/складок у последнего, а верхнюю пластину (7) считать новообразованием (рис. 8). Эти шесть видов мы сохраняем в передиагносцированном роде *Raphidiophrys* Siemensma et Roijackers, 1988 *sensu nova*, поскольку описанную морфологию чешуек имеет и типовой вид рода *Raphidiophrys* — *R. viridis* (Siemensma & Roijackers, 1988 b; Mikrjukov & Patterson, 2002).

Обсуждая центрохелид только с тангентальными кремниевыми элементами в покровах (*Raphidiophrys sensu lato*), мы не можем не обратить внимание на практически полную идентичность чешуек видов *Polyplacocystis* с ретикулярной фактурой поверхности у таковых с третьим типом элементов перипласта — пластинчатыми чешуйками некоторых видов рода *Raphidocystis* Penard, 1904 (см.: Rees et al. 1980; Nicholls & Dьrрschmidt, 1985; Mikrjukov, 1993 b, 1996 b). Последний род имеет также два других типа перипластных элементов — радиальные спикулы пипетко- и воронковидной формы (рис. 18). Причем воронковидные чешуйки окружены такой же маргинальной полой каймой и имеют ретикулярную фактуру поверхности, как и пластинчатые чешуйки. В своей работе Пэттерсон и Дюрршмидт (Patterson & Dьrрschmidt, 1986 a) рассматривают большой спектр уродств в развитии пластинчатых чешуек *Raphidiophrys ambigua*. В этом аспекте воронковидные чешуйки представляются производными таких видоизмененных чешуек с редуцированными обеими стержнями и заглубленным “центром организации” (рис. 8, А). Пипетковидные чешуйки могли быть продуктом их дальнейшей эволюции. Собственно же пластинчатые чешуйки остаются в небольшом количестве в наиболее глубоких слоях перипласта, осуществляя механическую и, отчасти, химическую защиту протопласта (Manton, 1986; Anderson, 1994). Появление же в перипласте радиальных элементов в виде воронковидных (средние слои) и, в особенности, длинных трубко- или пипетковидных спикул

несомненно связано с радиальной аксоподиальной системой, которой необходимо иметь большую опору на своем протяжении. Несомненно, что род *Raphidocystis* является также (как и *Raphidiophrys*) близким и непосредственным потомком представителей рода *Polyplacocystis*.

Таким образом, мы полагаем, что роды *Parasphaerastrum*, *Polyplacocystis* и *Raphidiophrys*, несущие исключительно тангентальные, стержневидные или пластинчатые (скрученные по периферии в широкую полую кайму) кремниевые элементы в перипласте, представляют собой отдельную ступень в эволюции центрохелид. Мы также видим, что центрохелиды с радиальными кремниевыми элементами в перипластах не являются монофилетическими, поскольку род *Raphidocystis*, видимо, берет начало от рода *Polyplacocystis* независимо от отхождения эволюционной линии *Pterocystis* \Rightarrow *Raineriophrys* \Rightarrow *Choanocystis* \Rightarrow *Acanthocystis*, и, следовательно, не принадлежит к семейству Acanthocystidae. Поэтому мы рассматриваем четыре обсуждавшиеся рода центрохелид в составе отдельного семейства Raphidiophryidae Mikrjukov, 1996 с типовым родом *Raphidiophrys* Archer, 1867, определив его следующим диагнозом: “Центрохелидные солнечники, перипласт которых представлен эндогенными кремниевыми элементами; внутренние (тангентальные) элементы представлены либо стержневидными спикулами, либо пластинами, скручивающимися по периферии в полую маргинальную кайму; радиальные элементы (если имеются) всегда радиально-симметричны, лишены центральной стержневидности, имеют трубчатую, пипетко- или воронковидную форму и занимают наружные слои перипласта”.

-5.3. Семейство Acanthocystidae Claus, 1874

Третье, наиболее крупное семейство центрохелид – Acanthocystidae – ранее включало лишь один обширный род *Acanthocystis* Carter, 1863, представители которого имели перипласт с внутренними слоями, образованными тангентальными пластинчатыми чешуйками, и наружными – представленными радиальными спикулами (Rainer, 1968). Волна электронно-микроскопических исследований, коснувшаяся таксономии группы (Petersen & Hansen, 1960; Nicholls, 1983; Дьрршмидт, 1985, 1987 a, b; Croome, 1986, 1987 b; Croome et al., 1987; Микрюков, 1994, 1995 a, б, 1997 б, 1999 a; Mikrjukov, 1994 b; Mikrjukov & Patterson, 2002), привела к выделению новых таксономических признаков, а также удвоению или даже утроению количества известных видов семейства. Накопленные данные были проанализированы Сиенсма и Ройжакерсом (Siemensma & Roijackers, 1988 a), которые произвели ревизию рода. В ходе этой ревизии виды, спикулы которых были образованы округлой базальной пластинкой с отходящим по центру стволом, как у типового вида *A. turfacea* Carter, 1863, были оставлены в роде *Acanthocystis*; виды, спикулы которых образованы сердцевидной базальной пластинкой с эксцентрично отходящим стволом, были перенесены в род *Choanocystis* Penard, 1904; виды, спикулы которых имеют мембранное основание, тянущееся на некотором протяжении вдоль ствола в виде латеральных крыльев, были собраны в новый род *Pterocystis* Siemensma et Roijackers, 1988; и, наконец, три вида, наружные слои перипласта которых образованы воронкообразными элементами, не имеющими ствола, были позднее (Siemensma, 1991) перенесены в род *Raphidocystis*. Однако система межвидовых различий у представителей этих родов во многих случаях выглядит нечеткой, а род *Pterocystis*, насчитывающий ныне 22 вида, представляется нам гетерогенным.

Возможная филогенетическая схема центрохелид с кремниевыми элементами в перипласте, т.е. относящихся к семействам Raphidiophryidae и Acanthocystidae, представлена на рис. 8. В основе филогенетического древа, на наш взгляд, должен стоять род *Parasphaerastrum*, перипласт которого образован сплошными стержневидными тангентальными спикулами. Такие элементы могли возникнуть в ходе кремнификации органических тангентальных спикул рода *Sphaerastrum* семейства Heterophryidae. Дальнейшее направление эволюции элементов перипласта отчасти можно предположить на основании анализа процесса формирования чешуек *Polyplacocystis ambigua*, исследованного Пэттерсоном и Дюрршмидт (Patterson & Дьрршмидт, 1986 a). Из их работы следует, что формирование чешуйки начинается с образования двух осевых стержней – стержней; на их основе образуется разветвленный радиальный плексус из кремниевых волокон, который ложится в основу будущей пластины чешуйки и различим на ней в виде системы радиальных ребер и складок; в последнюю очередь формируется характерная для всех рафидиофриид (кроме *Parasphaerastrum*) полая маргинальная кайма, образованная закрученными краями чешуйки. Таким образом, чешуйка *Polyplacocystis* складывается из двух

осевых стержней – стерж (2), пластины (3), радиальных ребер и маргинальной каймы (4) (рис. 8).

В упоминавшейся работе Пэттерсона и Дюрршмидт приведен значительный спектр уродств, наблюдавшийся ими при формировании чешуек *P. ambigua*; чешуйки, с отсутствующими обеими стержнями (рис. 8, А) крайне сходны с воронковидными чешуйками *Raphidocystis tubifera*, у которых даже сохраняется полая маргинальная кайма и ретикулярная фактура поверхности, представляющая собой остаток радиальных ребер и складок. Основной отличительной чертой акантоцистид является редукция полой маргинальной каймы на внутренних элементах перипласта, именуемых пластинчатыми чешуйками. Кроме того, для всех представителей семейства характерна послойная дифференцировка перипласта, внутренние слои которого занимают пластинчатые чешуйки, тогда как наружные демонстрируют крайнее многообразие. Возникновение наружных элементов перипласта акантоцистид мы связываем с редукцией только одной из стержней, в то время как вторая играет роль ствола – центрального стержня чешуйки (рис. 8, Б). Чешуйки *P. ambigua* с одной редуцированной стержней наблюдались Пэттерсоном и Дюрршмидт: они билатерально-симметричны и, в целом, напоминают чешуйки наиболее крупного рода акантоцистид – *Pterocystis*, ствол спикул представителей которого обрамлен мембрановидными крыльями. Следует обратить особое внимание и на то, что половина видов этого рода несет на крыльях ребра, а типовой вид рода – *P. pteracantha* – еще и полую кайму по краям крыльев. Таким образом, в ходе редукции одной стержней чешуйка становится билатерально-симметричной, единственная стержней чешуйки превращается в ствол спикулы, а несущая радиальные складки пластина – в орнаментированные ребрами мембрановидные крылья.

Таким образом, согласно нашим представлениям об эволюции центрохелид с кремниевыми перипластами (см.: Mikrjukov, 1996 b; Микрюков, 1997 б), их перипласты дифференцируются на компактный внутренний слой относительно бесфактурных пластинчатых чешуек и наружный слой более-менее радиально ориентированных спикул, характеризующихся утратой одной или двух стержней. Внутренние чешуйки служат защите протопласта и образуют барьер, расположенный вплотную к плазматической мембране. Радиальные спикулы поддерживают аксоподии и могут играть вспомогательную роль во флотировании. Переход от перипластов с одним типом тангентальных чешуек, окруженных широкой полой маргинальной каймой (*Raphidiophryidae*), к системе из компактных бесфактурных пластинчатых чешуек и наружному слою радиальных спикул маркирует переход к следующему семейству – *Acanthocystidae* (см.: Микрюков, 1997 б; Mikrjukov & Patterson, 2002).

Исходя из этих соображений, наиболее примитивное положение среди других акантоцистид, несомненно, должен занимать только что описанный род *Heteroraphidiophrys* Mikrjukov et Patterson, 2002. Он комбинирует характеристики обоих семейств, поскольку компактный внутренний слой его перипласта представлен бесфактурными пластинчатыми чешуйками (признак акантоцистид), тогда как наружный слой – широкими пластинчатыми чешуйками с полой маргинальной каймой (признак рафидиофриид) (рис. 15, Б).

Три вида акантоцистид имеют воронкообразные наружные элементы перипласта, вообще лишенные стержней (ствола), видимо, редуцировавшейся (рис. 8, В), и напоминают этим воронковидные чешуйки *Raphidocystis*. Сиенсма (Siemensma, 1991) перенес эти три вида в род *Raphidocystis* на основании внешнего сходства чешуек этих видов со вторым (воронкообразным) типом спикул *Raphidocystis*. Однако в ходе ревизии этого рода (Mikrjukov, 1996 b) мы были склонны вернуть эти три вида обратно в семейство *Acanthocystidae*, так как их пластинчатые чешуйки лишены полой маргинальной каймы (характерной черты рафидиофриид) и у них отсутствует второй тип спикул. Мы создаем в составе семейства *Acanthocystidae* род *Pseudoraphidocystis* Микрюков, 1997, включающий эти три вида (рис. 19).

Следует отметить, что многообразие форм наружных чешуек, или спикул, у представителей наиболее крупного рода *Pterocystis* (рис. 21) демонстрирует различные попытки перехода спикул от тангентальной к радиальной ориентации. Для дальнейшей эволюции рода характерны редукция каймы, развитие ствола, редукция крыльев. Пластинчатые чешуйки (внутренние элементы перипласта) практически не меняются от вида к виду и сохраняют аксиальное утолщение – стержни (у некоторых видов от стержней расходятся ребра). Несомненно, что именно эти элементы перипласта играют защитную роль для протопласта (Manton, 1986; Anderson, 1994). Эволюционные изменения касаются только радиальных элементов – спикул. Из базального и рудиментов латеральных кры-

льев постепенно оформляется базальная пластинка, от одного из краев которой отходит ствол. Такая пластинка уже появляется у ряда видов *Raineriophrys* — *P. echinata* и *P. scaposa* (рис. 22, Ж, 3), которые однако имеют еще и латеральные крылья. Завершение процесса их редукции ведет к возникновению рода *Choanocystis* Penard, 1904, для которого характерно наличие у спикул ствола, отходящего эксцентрично от сердцевидной базальной пластинки (рис. 8). У большинства видов рода *Acanthocystis* Carter, 1863 спикулы приобретают радиальную симметрию; их базальная пластинка округлая (рис. 8). Однако, спикулы многих представителей *Pterocystis* различаются между собой настолько, что эти виды трудно рассматривать в составе одного рода.

Так, 4 вида *Pterocystis* имеют уплощенные или слегка вогнутые (парусообразные) наружные чешуйки, имеющие тангентальную ориентацию, тогда как стерна видна лишь как слабое впячивание с одной из сторон чешуйки (рис. 8; 20). Мы рассматриваем эти 4 вида как представителей рода *Pseudoraphidiophrys* Mikrjukov, 1997 .

Далее, 8 видов *Pterocystis* имеют спикулы с четко выраженным стволом, в основании которого лежит перпендикулярное ему и латеральным крыльям базальное крыло, являющееся основанием спикулы (рис. 8; 22). Мы рассматриваем эти 8 видов как представителей рода *Raineriophrys* Mikrjukov 2001.

Остальные 10 видов рода *Pterocystis* имеют мембранное основание, четко не дифференцированное на латеральные и базальное крылья, и базальное крыло (если выражено) не перпендикулярно стволу и латеральным крыльям и не образует основания спикулы (рис. 8; 21). Мы рассматриваем эти 10 видов как представителей собственно рода *Pterocystis* Siemensma et Roijackers, 1988, поскольку такой тип организации спикул присущ и типовому виду рода — *P. pteracantha* (Siemensma, 1981) Siemensma et Roijackers, 1988.

Два остальных, довольно обширных рода семейства: *Choanocystis* и *Acanthocystis* различаются формой базальных пластинок спикул и местом отхождения от них ствола: сердцевидные базальные пластинки с эксцентрично отходящим стволом в первом случае и округлые базальные пластинки с отходящим по центру стволу — во втором. Оба рода выглядят морфологически достаточно однородными. Однако, что примечательно, в каждом из них мы можем выделить по 4 сходных морфологических типа, которым можно придать ранг надвидов (рис. 23–27):

1. Надвиды *C. (pelagica)* и *A. (wiasemskii)* объединяют виды, спикулы которых имеют заостренные или тупые верхушки (рис. 23, 3–К; 24).

2. Надвиды *C. (lepidula)* и *A. (penardi)* объединяют виды, верхушки спикул которых усечены под прямым углом и (в большинстве случаев) несут маргинальную кайму из мелких зубчиков (рис. 23, А–Ж; 25).

3. Надвиды *C. (malyutini)* и *A. (pectinata)* объединяют виды, верхушки спикул которых распадаются на три или более мощные фурки (рис. 23, М; 26).

4. Надвиды *C. (bicornioides)* и *A. (turfacea)* объединяют виды, верхушки которых одно- или многократно дихотомически ветвятся (рис. 23, Л; 27).

Таким образом, мы рассматриваем семь обсуждавшихся выше родов центрохелид в составе семейства Acanthocystidae Claus, 1874 с типовым родом *Acanthocystis* Carter, 1863, определив его следующим диагнозом: “Центрохелидные солнечники, перипласт которых представлен эндогенными кремниевыми элементами; внутренние (тангентальные) элементы — тангентальными пластинчатыми чешуйками, лишенными полой маргинальной каймы, а наружные — тангентальными пластинами с хорошо выраженной центральной стерной, воронковидными образованиями, лишенными центральной стерны, или (чаще) радиально ориентированными радиально- или билатерально-симметричными спикулами с хорошо выраженной стерной — стволом.

Видовое многообразие, диагнозы родов и видов и ключи для их определения приводятся в систематической части книги.

- . 6. Стебельки

Два вида центрохелид — *Heterophrys minutus* и *Polyplacocystis arborescens* — имеют не клеточный стебелек, представленный склеропротеиновой трубкой, прикрепляющейся к субстрату небольшим расширенным основанием. Образование стебелька изучено у *H. minutus* (Febvre-Chevalier & Febvre,

1984). Этот процесс включает обильный экзоцитоз гранул,двигающихся вдоль микротрубочковых пучков в специальной, временной стебелек-формирующей псевдоподии, направленной к субстрату. У *P. arborescens* стебелек инкрустирован особыми удлиненными тангентальными чешуйками (Микрюков, 1994, Mikrjukov, 2001).

- 7. Хлоропласты

Среди организмов, рассматриваемых нами во Введении как солнечники, пластиды облигатно присутствуют только у представителей ряда родов пединеллидных хелиофлагеллят, а именно у *Pedinella* Высоцкий, 1887, *Pseudopedinella* Carter, 1937 и плохо изученных *Cyrthophorana* Starnd, 1929 и *Palatinella* Lauterborn, 1899. Бесцветные представители пединеллид не имеют рудиментов хлоропластов. Роды *Cyrthophorana* и *Palatinella* имеют один лопастевидный хлоропласт (Lauterborn, 1899; Pascher, 1911), хотя эти данные нуждаются в подтверждении. *Pseudopedinella tricostata* имеет три, тогда как остальные виды *Pseudopedinella* и *Pedinella* имеют шесть идентичных пристеночных хлоропластов. Хлоропласты всех изученных видов окружены четырьмя мембранами и имеют по три тилакоида на ламеллу.

Присутствие хлоропластов, сильно варьирующих по своему размеру и количеству даже между особями одного вида, часто описывается у многих пресноводных видов солнечников. Однако детальное изучение этого вопроса Пэттерсоном и Дюрршмидт (Patterson & Dürschmidt, 1987) показало, что эти хлоропласты являются функционально интактными и получены солнечниками от разных видов водорослей. “Пластидоплазма” этих хлоропластов окружена двумя или тремя мембранами; в последнем случае внешней мембраной хлоропласт окружает сам солнечник. К подобному симбиозу способны только некоторые виды водорослей, и он крайне короткоживущий. Это пример так называемого “случайного” симбиоза. Как ни странно, хлоропласты никогда не обнаруживались нами у центрохелид, отмеченных в Белом море и принадлежащих к тем же родам и группам видов, что и пресноводные, для которых характерны многочисленные “зоохлореллы” (Микрюков, 2001).

Таким образом, за исключением некоторых пединеллид, солнечники не содержат нормально функционирующих хлоропластов, как обязательный компонент клеток.

Глава 4.

ФАУНА И БИОГЕОГРАФИЯ ЦЕНТРОХЕЛИД

1. Изученность мировой фауны центрохелидных солнечников

При изучении фауны тех или иных водоемов солнечники обычно не попадают в поле зрения ни исследователей бентоса, ни планктонологов, что связано как с их крайне малыми размерами (и практически невозможным обнаружением в фиксированном материале, когда аксоподии втянуты), так и с редким присутствием их в планктоне, поскольку эти организмы ведут преимущественно бентосный (интерстициальный) образ жизни. Таким образом, поиск солнечников в природных биотопах является предметом специальных исследований, тогда как случайные находки, как правило, выпадают не на специалистов и не способны создать фаунистической картины.

Наиболее крупные пресноводные центрохелиды – *Acanthocystis turfacea* и *A. penardi* – превышают размер 50 мкм, поэтому хорошо различимы и определяются под световым микроскопом; эти солнечники отмечались в пресных водах всех континентов. Что же касается большей части остальных центрохелид, число видов которых сейчас достигло 81 (см. Систематическую часть), то их средний размер обычно не превышает 10–25 мкм, а тело покрыто слоем кремниевых элементов видоспецифичной формы. Определение точной морфологии кремниевых элементов, составляющих оболочки (перипласты) большинства видов центрохелид, является важнейшим признаком в их видовой и родовой диагностике и практически невозможно без использования методов сканирующей или трансмиссионной электронной микроскопии (Roijackers, 1988). Что же касается “старых” видов, описанных до появления электронной микроскопии (Archer, 1869; Hertwig & Lesser, 1874; Schulze, 1874; Greeff, 1869, 1873; Penard, 1890, 1904, и др.), то сопоставление их с “новыми” видами, детально описанными при помощи электронной микроскопии, крайне затруднительно, поскольку описанию каждого “старого” вида теперь соответствует несколько “новых”, так как многие морфологические признаки, хорошо идентифицируемые при помощи ЭМ, просто неразличимы на уровне световой микроскопии. За последнее 30-летие с внедрением электронной микроскопии число видов солнечников возросло более, чем втрое (аналогичная ситуация наблюдается и в других таксонах, окруженных кремниевыми перипластами, таких, как некоторые группы золотистых водорослей или гетеротрофных жгутиконосцев). Таким образом, фауна центрохелид в большинстве регионов мира, где не проводилось ее систематическое изучение, и сейчас представляет собой белое пятно на фоне изученности остальных групп организмов.

Мировая фауна центрохелид изучена крайне неравномерно. Специальное изучение пресноводной фауны солнечников проводилось в северной Европе (Siemensma & Roijackers, 1988 a, b), восточной Европе (Mikrjukov, 1993 a, b; Микрюков, 1994, 1995 б, в, 1999 а), Канаде (Nicholls, 1983; Nicholls & Dyrtschmidt, 1985), Чили, Шри-Ланка и Новой Зеландии (Dyrtschmidt, 1985, 1987 a, b), Аргентине (Vigna, 1988; Vigna & Alberio, 1993), Японии (Takahashi, 1959, 1981) и Австралии (Croome, 1986, 1987 a, b, c; Mikrjukov & Croome, 1998; Mikrjukov & Patterson, 2002). Следует отметить, что наиболее богатым центрохелидами пресноводным биотопом являются сфагnumовые болота. В целом, сопоставление имеющихся данных дает нам достаточно странную картину, а именно: некоторые виды (их немного) были отмечены практически во всех точках исследования по всему свету, тогда как множество описанных видов, отличающихся от этих (всесветно распространенных, “основных”) той или иной характерной морфологической деталью, отмечались в каком-нибудь одном озере, а порой и в одном экземпляре; при этом наиболее близкий к данной вариации “основной” вид, как правило, всегда отмечался в данном регионе, но на других точках сбора. Однако данные точки сбора были местами направленного интенсивного изучения фауны центрохелид, которое проводилось лишь в еще крайне незначительном числе районов (как, например, районы работ Dyrtschmidt (1985, 1987 a, b) в Чили, Малайзии, Шри-Ланка и Новой Зеландии). Таким образом, мы имеем дело не с неравномерностью в распределении видов (из которого проистекает эндемизм), а с неравномерностью в исследованиях.

В нашей недавней работе (Микрюков, 1997 б) мы попытались сгруппировать эти “мимолетные” виды вокруг “основных”, то есть хорошо устоявшихся и часто отмечаемых. Мы имели результатом то, что крупнейшие роды *Acanthocystis* и *Choanocystis* разбились на группы видов, которым мы придали ранг надвидов (см. выше). Однако возможно, что как раз эти надвиды и являются видами, тогда как находки,

ныне принимаемые нами за виды, представляют собой изолированные формы, несколько видоизменившиеся в условиях изоляции (центрохелиды являются агамными организмами, так что каждая клетка представляет собой чистую линию). Возможно, что эта точка зрения близка к гипотезе, в последнее время активно развиваемой Д.Ж. Пэттерсоном (Lee & Patterson, 1998; Patterson, 1999), работающим с гетеротрофными жгутиконосцами, также в подавляющем числе агамными организмами. Согласно этой гипотезе существует достаточно небольшое число “морфовидов” агамных гетеротрофных жгутиконосцев, и именно они имеют всесветное распространение. Таким образом, мы должны подчеркнуть, что на настоящий момент в отношении центрохелид этот вопрос еще крайне далек от разрешения.

Морская фауна солнечников изучена несравнимо хуже пресноводной. Нам известна обширная, хорошо выполненная свето-микроскопическая работа Джоунса (Jones, 1974) по протистофауне одного из опресненных заливов побережья Алабамы. Отрывочные работы Ворс (Virs, 1993 a, b), Тонг (Tong, 1994; Tong et al., 1997) привносят в общую копилку по одному–двум видам. Работы Ворс по Каттегату (Virs, 1992 a) и Финскому заливу (Virs, 1992 b) выполнены в условиях солоноватоводных биотопов и сообщают о находках самых традиционных пресноводных видов. Результатов наших собственных исследований, которые обнаружили 9 видов центрохелид в Белом море, 6 – в Черном, 4 – в Тасмановом и 6 – в морских аквариумах (из них 5 новых видов и 1 новый род), достаточно лишь для предварительных выводов о статусе морской фауны центрохелид и степени ее отграниченности от пресноводной. Они будут рассмотрены нами чуть ниже.

Почвенные биотопы мало заселены солнечниками, вероятно, из-за непостоянного присутствия влаги. Центрохелиды в почвенных биотопах не отмечались.

33 вида центрохелид, известных для фауны России и СССР, собраны в таблице, где также указаны места их находок и источник информации.

ЦЕНТРОХЕЛИДЫ, ОТМЕЧЕННЫЕ В РОССИИ И СССР

№	Таксономическое Название	Пресноводный или морской	Место сбора	Первая публикация о находке
1	<i>Chlamydaster</i> <i>C. sterni</i>	пресн. мор. (24%)	Борок Ярославск. обл. Белое море	Микрюков, 1995 а Mikrjukov, 2001
2	<i>Sphaerastrum</i> <i>S. fockii</i>	пресн. –	Южная Эстония Московская область	Mikrjukov, 1993 а Mikrjukov, 1993 b
3	<i>Heterophrys</i> <i>H. myriopoda</i>	пресн. –	Московская область Южная Эстония	Roskin, 1929 Mikrjukov, 1993 b
4	<i>H. marina</i>	пресн. мор. (18%) мор. (27%)	Южная Эстония Черное море Белое море	Микрюков, 1994 Микрюков, 1999 а Микрюков, 1994
5	<i>H. minutus</i>	мор. (27%)	Белое море	Mikrjukov, 1996 а
6	<i>Parasphaerastrum</i> <i>P. marina</i>	мор. (27%)	Белое море	Микрюков, 1994
7	<i>Polyplacocystis</i> <i>P. brunii</i>	пресн. мор. (27%)	Крымские горы Черное море	Микрюков, 1999 а Микрюков, 1999 а
8	<i>P. coerulea</i>	пресн.	Южная Эстония	Mikrjukov, 1993 а
9	<i>P. pallida</i>	пресн.	Саратовское водохр.	Zykov, 1902
10	<i>P. arborescens</i>	мор. (27%)	Белое море	Микрюков, 1994
11	<i>Raphidiophrys</i> <i>R. elegans</i>	пресн.	Северная Карелия	Ценковский, 1881
12	<i>R. intermedia</i>	пресн.	Северная Карелия	Mikrjukov, 2001
13	<i>Raphidocystis</i> <i>R. lemani</i>	пресн.	Саратовское водохр.	Mikrjukov, 1993 b
14	<i>R. tubifera</i>	пресн. – –	Южная Эстония Северная Карелия Центральная Россия	Mikrjukov, 1993 а Mikrjukov, 2001 Mikrjukov, 1993 b
15	<i>Raineriophrys</i> <i>R. erinaceoides</i>	пресн. – – сол. (6%)	Южная Эстония Центральная Россия Крымские горы Белое море	Mikrjukov, 1993 а Mikrjukov, 1993 b Микрюков, 1999 а Mikrjukov, 2001

16	<i>R. fortisca</i> <i>Choanocystis</i>	пресн.	Саратовское водохр.	Mikrjukov, 1993 b
17	<i>C. rossica</i>	пресн. –	Южная Эстония дельта Волги	Микрюков, 1995 б Микрюков, 1995 б
18	<i>C. aculeata</i>	пресн. – – –	Южная Эстония Северная Карелия Центральная Россия Крымские горы	Mikrjukov, 1993 a Mikrjukov, 2001 Mikrjukov, 1993 б Микрюков, 1999 а
19	<i>C. bicornioides</i>	мор. (18%)	Черное море	Микрюков, 1995 б
20	<i>C. kareliensis</i>	мор. (27%)	Белое море	Микрюков, 1994
21	<i>C. malyutini</i>	мор. (35%)	Морские аквариумы	Микрюков, 1995 б
22	<i>C. pantopoda</i>	пресн.	Северная Карелия	Микрюков, 1995 б
23	<i>C. pelagica</i>	мор. (27%) мор. (35%)	Белое море Морские аквариумы	Микрюков, 1994 Mikrjukov, 1994 б
24	<i>C. rotoairense</i>	пресн. – мор. (18%)	Южная Эстония Центральная Россия Черное море	Микрюков, 1995 б Микрюков, 1995 б Микрюков, 1995 б
	<i>Acanthocystis</i>			
25	<i>A. astrakhanensis</i>	пресн. мор. (18%)	дельта Волги Черное море	Mikrjukov, 1993 б Микрюков, 1999 а
26	<i>A. clavata</i>	мор. (18%)	Черное море	Микрюков, 1999 а
27	<i>A. myriospina</i>	пресн.	Крымские горы	Микрюков, 1999 а
28	<i>A. pectinata</i>	пресн. – –	Московская область Южная Эстония Северная Карелия	Roskin, 1929 Mikrjukov, 1993 а Mikrjukov, 2001
29	<i>A. penardi</i>	пресн. пресн. –	Южная Эстония Северная Карелия Центральная Россия	Mikrjukov, 1993 а Mikrjukov, 2001 Mikrjukov, 1993 б
30	<i>A. saphonovi</i>	мор. (27%)	Белое море	Микрюков, 1994
31	<i>A. taurica</i>	пресн.	Крымские горы	Микрюков, 1997 б
32	<i>A. turfacea</i>	пресн. –	Северная Карелия Центральная Россия	Mikrjukov, 2001 Mikrjukov, 1993 б
33	<i>A. wiasemskii</i>	мор. (18%)	Черное море	Остроумов, 1917

–. 2. О единстве морской и пресноводной фауны центрохелид; явление космополитизма в их географическом распространении

Достаточно полная сводка фаунистических работ по пресноводным центрохелидам представлена в монографии Сиенемса (Siemensma, 1991). Однако закономерности географического распространения солнечников, и в первую очередь, их крупнейшего таксона – центрохелид, составляющего 80% видового разнообразия, обсуждались в литературе крайне мало. Тем не менее, большой интерес для фаунистических и таксономических работ, посвященных солнечникам, должны представлять вопросы о всесветном распространении многих видов, а также о том, представлены ли морские и пресноводные солнечники двумя различными комплексами видов или фауна солнечников является единой. Ответ на второй вопрос может одновременно служить объяснением для первого, так как, иначе говоря, он должен дать ответ, является ли морская среда преградой для распространения пресноводной фауны солнечников, или они могут свободно расселяться сквозь морские воды. В последнем случае (если море не представляет собой границы для распространения пресноводных видов) мы имеем объяснение всесветного (космополитического) распространения видов, широко известных из пресных вод. К сожалению, крайне недостаточная степень изученности морских солнечников позволяет нам делать лишь крайне предварительные выводы.

В наших более ранних работах (Mikrjukov, 1994 б) мы, на основании анализа достаточно скудных литературных данных по морским солнечникам и собственного материала, полагали, что морская фауна представлена отдельным комплексом видов, почти не пересекающимся с пресноводной фауной. В частности, изучение фауны солнечников Белого моря (S~24–27 ‰) показало, что из девяти отмеченных нами видов лишь один – *Chlamyaster sterna* – известен из пресных вод (Микрюков, 1994; 1995 а). Однако Джоунс (Jones, 1974), изучавший протистофауну одного из опресненных заливов побережья Алабамы (S~20 ‰), наряду с некоторыми новыми и традиционными морскими видами,

отмечает и несколько пресноводных. Далее, работа Крума с соавт. (Croome et al., 1987) сообщает о находке двух истинно пресноводных видов (*Choanocystis perpusilla* и *Acanthocystis turfacea*) из океанических вод Антарктики (S~35 ‰). Работа Тонг (Tong, 1994) по Ла-Маншу (S~29 ‰) отмечает два пресноводных вида (*Pterocystis anapoda* и *Raphidocystis tubifera*), причем последний известен как один из наиболее распространенных и традиционных пресноводных видов. Наконец, работа Ворс (Virs, 1992 a) по протистофауне солоноватых вод Финского залива (S~6 ‰) приводит чисто пресноводный список видов, в котором присутствует лишь один морской вид — *Heterophrys marina*.

В обсуждаемом выше контексте особый интерес представляют данные нашей недавней работы (Микрjukов, 1999 a) по солоноватоводной черноморской фауне. Из шести отмеченных нами в море видов четыре были известны ранее либо исключительно (*Choanocystis rotoairense*, *Acanthocystis clavata*, *Acanthocystis astrakhanensis*), либо преимущественно (*Polyplacocystis brunii*) из пресных вод, причем *P. brunii* отмечен нами и в пресных водах, и в море. Что касается *H. marina*, то этот наиболее распространенный в морских и солоноватых водах солнечник периодически также отмечается в пресных водах, хотя обычно неправильно идентифицировался ранними авторами или описывался ими как новый вид (Микрjukов, 1996 a). Таким образом, мы должны сделать вывод, что солоноватоводная черноморская фауна солнечников (на данном этапе изучения) представлена видами либо исключительно пресноводными, либо хорошо известными из пресных вод.

Анализ фаунистической литературы явно показывает, что значительное число видов солнечников известно по всему земному шару, то есть их распространение не приурочено к какому-либо очерченному региону, климатической зоне или даже континенту. (Чтобы не вступать в противоречие с данными, изложенными в предыдущем разделе, необходимо пояснить, что наши рассуждения касаются именно тех “основных” видов, которые имеют всесветное распространение, а не отмечались единожды в какой-либо точке исследований; это, в первую очередь, центрохелиды *Acanthocystis turfacea*, *A. penardi*, *A. pectinata*, *Choanocystis aculeata*, *Raineriophrys erinaceoides*, *Raphidocystis tubifera*, *Raphidiophrys elegans*, *R. intermedia*, *Polyplacocystis coerulea*). При этом большинство видов центрохелид известно из пресных вод, то есть точки их обнаружения разделены между собой океанами. Те виды, которые известны и в морских водах, в большинстве случаев также имеют всесветное распространение в пресных водах. Ярким примером может служить типовой вид рода *Raphidiophrys* — *R. viridis* Archer, 1869, известный на настоящий момент по двум достоверным находкам, подтвержденным электронно-микроскопическими данными — в северной Европе (Siemensma & Roijackers, 1988 b) и в тропической Австралии (Микрjukов & Patterson, 2002); причем материал, представляющий последнюю находку, настолько идентичен европейскому, что точно совпадает даже период исчерченности чешуек радиальными ребрами/септами — признак, часто используемый в таксономии *Raphidiophrys*.

Вопрос о космополитическом распространении ряда групп (преимущественно агамных) протистов в последнее время активно обсуждается протистологами (Ekeboom et al., 1996; Patterson et al., 1993; Patterson & Simpson, 1996; Lee & Patterson, 1998). Основным объектом этих исследований являются гетеротрофные жгутиконосцы, для разных таксонов которых показано абсолютное отсутствие эндемизма. Однако эти результаты находятся в полном противоречии с работами по распространению различных групп микроводорослей, в том числе и жгутиковых, для которых, наоборот, показано наличие четкого эндемизма (Kristiansen, 1996; Tyler, 1996; Peterfi & Momeu, 1996). Тем не менее, в нашей работе (Микрjukов & Patterson, 2002), обобщающей современные данные по фауне солнечников Австралии, показано, что в пресных водах этого континента из 30 обнаруженных видов не отмечено ни одного эндемичного представителя этой группы и впервые ставится вопрос о космополитическом распространении солнечников.

Таким образом, подводя общий итог нашим рассуждениям и анализу данных настоящей работы, мы должны сделать два следующих вывода: 1) имеющиеся на настоящий момент данные по фауне центрохелид позволяют нам с уверенностью полагать, что в распространении пресноводных центрохелид отсутствует эндемизм и имеет место космополитическое (всесветное) распространение; 2) вероятно, космополитическое распространение пресноводных центрохелид обусловлено отсутствием преграды для их расселения в воде с океанической соленостью, то есть, видимо, не существует различий между морской и пресноводной фауной центрохелидных солнечников.

Глава 5.

ФИЛОГЕНИЯ ЦЕНТРОХЕЛИД И ИХ ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ ПРОТИСТОВ

Как это ни парадоксально, хотя отчасти и объясняется тем, что доскональное изучение амебоидных организмов лишь иллюстрирует их колоссальное многообразие, мало говоря нам об их месте в общей системе, о котором мы можем судить лишь по случайным, косвенным признакам, но положение центрохелид на ветвях филогенетического древа низших эукариот представляется наиболее неопределенным среди всех других таксонов, составляющих солнечников. Несмотря на тщательное и интенсивное изучение их ультраструктуры и биологии (Kormos, 1971; Bardele, 1975, 1977 a, b; Rieder, 1979; Febvre-Chevalier & Febvre, 1984; Patterson & Дьрршмидт, 1986 a, b, 1987; Дьрршмидт & Patterson, 1987 a, b; Kinoshita et al., 1995; Микрюков, 1995 a; и др.), а также клеточного деления — открытого ортомитоза с центропластами на полюсах (Schaudinn, 1896 b; Dobell, 1917; Villeneuve, 1937), мы практически ничего не можем сказать о филогении центрохелид на основании данных ультраструктуры, и едва ли следует ожидать каких-либо открытий в дальнейшем ее исследовании в тех же направлениях. Жгутиковых клеток центрохелиды, видимо, не продуцируют (Шаудинн сообщает о продуцировании двужгутиковых клеток *Choanocystis aculeata*, что не подтверждено дальнейшими исследованиями центрохелид).

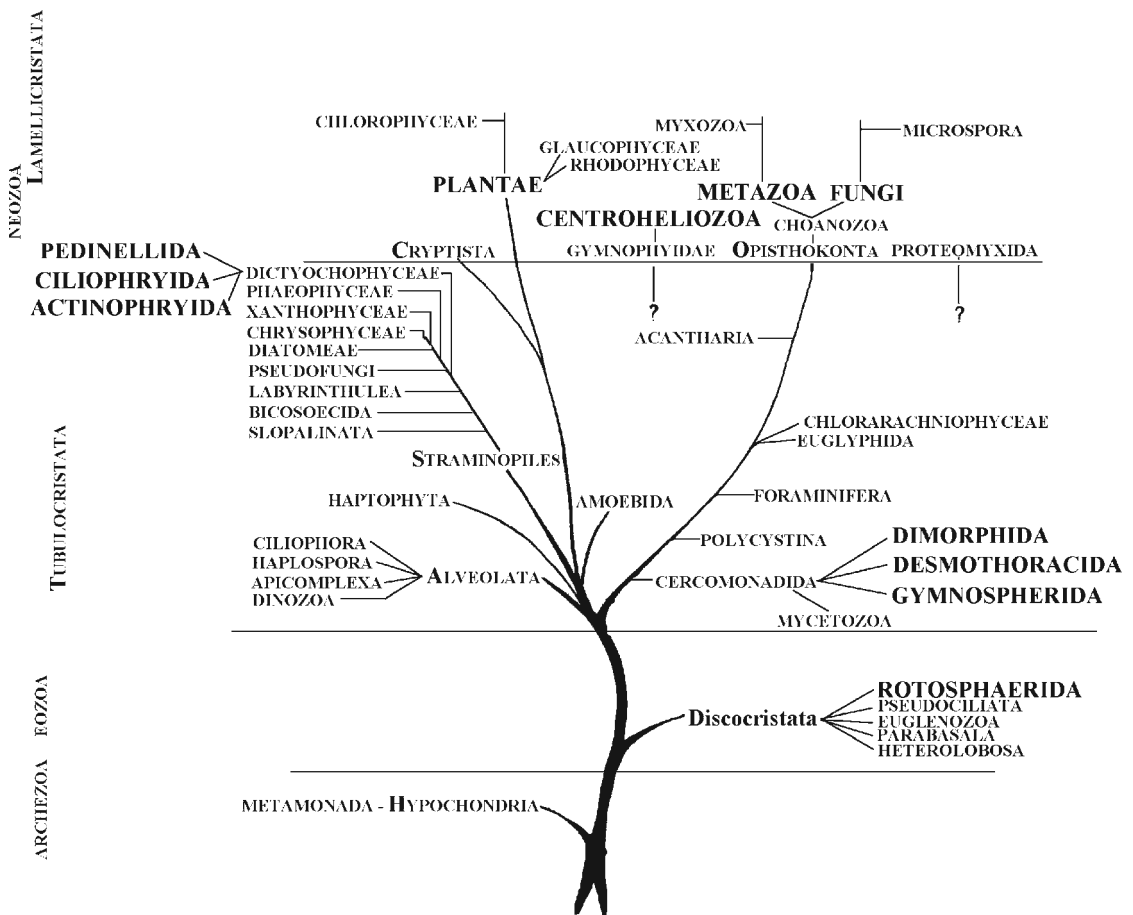


Рис. 9. Филогения эукариот с указанием положения групп солнечников (по: Микрюков, 1999 б); таксоны солнечников, собранные в четыре неродственных кластера, выделены заглавными буквами.

Центрохелиды — ламелликристалльный таксон протистов с четкими лентовидными кристами в митохондриях, что резко выделяет их из среды остальных амебоидных протистов, являющихся (за исключением протеомиксид) либо тубуло- (в том числе все остальные солнечники), либо дискокристалльными (ротосфериды) формами на основании принципа консервативности формы крист митохондрий Тэйлора (Taylor, 1976), которого с определенными поправками (см.: Серавин, 1993; Микрюков, 1999 б) придерживаются многие видные протистологи (O’Kelly, 1993; Cavalier-Smith, 1993; Patterson, 1994, и др.). Молекулярно-филогенетические исследования Кавалье-Смита с соавторами (Cavalier-Smith & Chao, 1996; Cavalier-Smith et al., 1996) существенно подкорректировали принцип Тэйлора, подтвердив раннее ответвление дискокристалльных протистов от общего ствола низших эукариот (Cavalier-Smith, 1993), указав, однако, на независимое происхождение наиболее крупных ламелликристалльных таксонов Opisthokonta (Metazoa + Fungi), Plantae и Cryptista от тубулокристалльных форм. Это открытие делает два остальных крупных ламелликристалльных таксона (то есть Centrohelida и Proteomyxida), по которым молекулярно-филогенетические исследования не проводились, группами, как бы “висящими в воздухе” в рамках общей системы: мы не видим ни одного из таксонов тубулокристалл (или даже дискокристалл), который бы демонстрировал черты несомненного сходства с центрохелидами (рис. 9).

Особо актуальным ввиду сказанного является недавнее открытие и описание нового таксона амебо-флагеллят — ламелликристалльного класса *Gymnophrea* Mikrjukov et Mylnikov, 1998, который демонстрирует ряд несомненных общих черт морфологии с центрохелидами (Mikrjukov & Mylnikov, 1995, 1997, 1998), как-то (рис. 10): (1) близкая к лентовидной форма крист митохондрий, (2) наличие сложнейших стрекательных органелл с концентрической поперечной структурой, формирующихся в контакте с везикулами эндоплазматического ретикулума (Микрюков, 1995 а), (3) псевдоподии представителей обеих групп имеют каркас из нескольких микротрубочек (у низших центрохелид их всего 6); резко выделяет гимнофриид лишь их почти уникальный тип клеточного деления — закрытый плевромитоз с внеядерным веретеном, наиболее схожий с таковым у *Parabasalia* (Микрюков, 1998 б). Тем не менее, мы считаем, что эти две группы несомненно близки (Mikrjukov & Mylnikov, 1997,

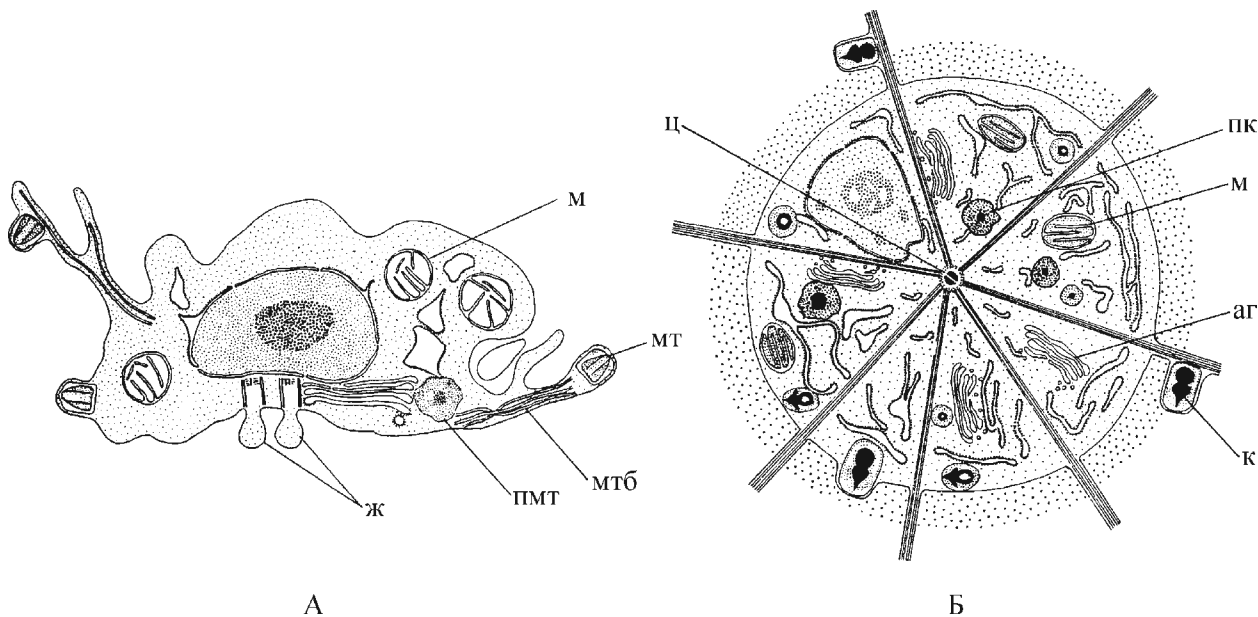


Рис. 10. Сравнение *Chlamyaster sterna* и *Gymnophrys cometa*.
 А — амебо-флагеллятная форма *Gymnophrys cometa* (по: Mikrjukov & Mylnikov, 1998); Б — *Chlamyaster sterna* (по: Микрюков, 1995 а); аг — аппарат Гольджи; ж — редуцированные жгутики амебо-флагеллятной стадии; к — кинетоциста; м — митохондрия; мт — микротоксициста; мтб — микротрубочки; пк — прекинетоциста; пмт — премикротоксициста; ц — центропласт.

1998), и гимнофрииды, дающие двужгутиковые зооспоры, вероятно, родственны гипотетическому двужгутиковому предку центрохелид (вспомним о находке Шаудинна?!). Однако это красивое предположение о родстве центрохелид и гимнофриид ничего не говорит нам о положении обеих групп в системе в целом. Видимо, незавершенный ряд попыток Кавалье-Смита (Cavalier-Smith, 1997, 1998) определить таксономическое положение *Gymnophrys* молекулярно-филогенетическими методами дал противоречивые результаты, согласно которым данный автор в первом случае рассматривает гимнофриид как группу, сестринскую по отношению к *Spongomonadida* Hibberd, 1983, во втором — включает их в состав нового подтипа ризопод *Monadofilosa* Cavalier-Smith, 1997 наряду со спонгомонадами, церкомонадами и эуглифидами; у нас нет морфологических оснований доверять ни тому, ни другому выводу.

Таким образом, вопрос о положении центрохелид в системе протистов остается открытым. Вероятно, многое могли бы нам сказать молекулярно-филогенетические исследования на основе сравнения последовательностей гена 18S рРНК, но они проведены среди солнечников лишь на *Ciliophrys* и пединеллидах (Cavalier-Smith et al., 1995; Cavalier-Smith & Chao, 1996). На данный момент мы склонны рассматривать центрохелид в рамках обособленного макротаксона высокого ранга — раздела *Centroheliozoa* Dyrsschmidt et Patterson, 1987, stat. n., включающего классы *Centrohelea* Cavalier-Smith, 1993 и *Gymnophrea* Mikrjukov et Mylnikov, 1997 как субтаксоны единственного одноименного типа *Centroheliozoa*, который мы можем очертить следующим диагнозом: “Аксо- или ретикулоподиальные амебоидные протисты с лентовидными пластинчатыми кристами митохондрий; стрекательные органеллы с поперечной концентрической структурой (кинетоцисты или микротоксицисты) возникают в ЭПР. Возможно продуцирование двужгутиковых зооспор”.

Следует также отметить, что наиболее неопределенной среди всех протистов в настоящее время представляется таксономическая принадлежность многочисленных таксонов, ранее относимых к саркодовым, в особенности тех из них, которые не имеют в своем жизненном цикле жгутиковой стадии, более богатой ультраструктурными признаками благодаря жгутиковому аппарату. Все последние системы Протистов рассматривают преимущественно многообразие жгутиковых форм, основываясь на их морфологии, либо сравнивают только последовательности гена 18S рРНК (Cavalier-Smith, 1998, 2000). Таксоны же саркодовых, несмотря на очевидную полифилетичность последних и многократное возникновение амебоидных черт на древе эукариот, продолжают в целом сохраняться во всех этих системах воедино, и их авторы не обращают внимание на разницу в планах строения и различия в тех параметрах, на которых строится система жгутиковых форм. Поэтому вопрос о положении центрохелид, как и остальных солнечников, в общей системе протистов может быть решен лишь после кардинальной ревизии системы саркодовых.

Глава 6.

МЕТОДЫ СБОРА И ОПРЕДЕЛЕНИЯ ЦЕНТРОХЕЛИД. ПОДГОТОВКА К ИССЛЕДОВАНИЮ ПЕРИПЛАСТА НА ЭЛЕКТРОННОМ МИКРОСКОПЕ

В водоемах центрохелиды населяют преимущественно приповерхностный слой донного осадка и заросли водных макрофитов, где они присутствуют в обростаниях. В связи с этим наиболее эффективными способами сбора проб, с большой долей вероятности содержащих центрохелид, является либо (1) взмучивание приповерхностного слоя осадка и сбор его ручной планктонной сетью (сачком), либо (2) получение смывов с водных макрофитов путем промывки собранных вручную растений в полости сачка, или (3) интенсивного “прокашивания” сачком зарослей движениями в прямом и обратном направлении в течение минуты – двух. Морские пробы с глубины менее 3 метров (пояс нитчатых водорослей) собирались нами сачком с лодки; пробы с глубины более 3–4 метров – в ходе легководолазных погружений ручной планктонной сетью с короткой рукояткой. Мы не рекомендуем использовать для сачка газ с ячейей диаметром менее 30 мкм, так как более плотный газ будет непременно забиваться детритом. Внезапно потревоженные токами воды и движением окружающих предметов солнечники обычно резко сокращают свои псевдоподии и оказываются прилипшими к частицам детрита, превосходящим их по размерам. В результате этого они избегают вымывания через поры большие по диаметру, чем их клетки.

Фиксировать пробы неэффективно. В этом случае возникают большие трудности в отличении солнечных, в фиксированном состоянии полностью втягивающих аксоподии и представляющих собой сферические комочки, от прочих животных и растительных объектов и округлых частиц детрита. Пробы удобно собирать в герметически закрывающиеся емкости объемом 0,8–1,0 литра с широким горлом и просматривать в течение 2–5 часов после сбора, предварительно дав им 15–20 мин. отстояться после переноски. Необходимая для просмотра часть материала пробы отсасывается из общего сосуда при помощи стеклянной трубки и переносится в чашку Петри. При необходимости более длительной транспортировки рекомендуется собирать пробы в емкости объемом не более 100 мл так, чтобы количество жидкости в посуде не превышало половины объема, а количество органики и осадка – не более 1/10. Собранные таким образом пробы могут транспортироваться сроком до недели при избежании их перегрева. Пробы удобно просматривать под световым микроскопом в чашках Петри при увеличении 10 Ч 10. Чашка Петри приводится в движение препаратоводителем микроскопа, при помощи которого объектив равномерно (без рывков, вызывающих сотрясение осадка и втягивание аксоподий солнечниками) проводится от края до края чашки, после чего последняя смещается винтом препаратоводителя на одно поле зрения в перпендикулярном направлении, и просмотр продолжается.

Удобнее провести измерения диаметра клетки на обнаруженных живых солнечных непосредственно в чашке Петри. Далее живые клетки отсасываются тонко оттянутой на огне пипеткой и пересаживаются на предметное стекло в каплю 4%-го формалина. Фиксация длится не более 5 мин. После этого происходит отмывка препарата дистиллированной водой от кристаллов формалина. Вода наносится на препарат пипеткой и отсасывается фильтровальной бумагой. Часто удобнее на 20 секунд поместить все предметное стекло в чашку Петри с дистиллированной водой, которую, по возможности, убрать после этого отрезками фильтровальной бумаги, не задевая места, где находится лопнувший перипласт солнечника. После окончательного высыхания влаги приготовленный препарат помещается под световой микроскоп, и детали строения компонентов перипласта (форма и структура пластинчатых чешуек и спикул), необходимые для идентификации организма, легко просматриваются при увеличениях 10 Ч 10 и 40 Ч 10 без оптических помех, создаваемых протопластом на живых и фиксированных клетках центрохелид.

Межвидовые различия во многих случаях могут быть надежно установлены лишь при помощи электронного микроскопа. При необходимости исследования структуры перипласта центрохелидного солнечника при помощи сканирующего электронного микроскопа рекомендуется после 5-минутной фиксации в формалине перенести клетку в небольшой объем дистиллированной воды с целью отмывки от фиксатора (для этого удобно использовать предметные стекла с лункой или просто капли воды

на чистой поверхности предметного стекла). Операция повторяется 3–5 раз. После этого клетку с минимальным количеством жидкости переносят на расположенный на другом предметном стекле небольшой осколок покровного стекла, на котором она высушивается. Необходимое досушивание удобно провести в течение 20 мин. под настольной лампой. После высыхания осколок покровного стекла с высушенным на нем объектом наклеивается при помощи специальной наклейки на предметный столик для изучения в сканирующем электронном микроскопе. На один столик может быть наклеено большое количество кусочков покровных стекол с объектами.

Для исследования структуры перипласта при помощи трансмиссионного электронного микроскопа зафиксированные и отмытые (см. выше) клетки переносятся в небольшом количестве дистиллированной воды на бленду или сеточку, покрытые формваровой пленкой и высушиваются. В таком виде препарат может использоваться для дальнейшего исследования в ТЭМ или длительное время храниться.

II. СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

КЛАСС CENTROHELEA CAVALIER-SMITH, 1993

Диагноз. Солнечники с аксонемами, берущими начало от “центропласта”, представленного трехчастным диском, зажатым между двумя полусферами плотного материала. Ядро эксцентрическое. Решетки микротрубочек в аксонемах образованы чередующимися шестиугольниками и равнобедренными треугольниками. Кристы митохондрий пластинчатые, лентовидные. Стрекательные органеллы — сложно устроенные кинетоцисты, включающие “шар–и–конус” структуру и развивающиеся в эндоплазматическом ретикулуме. Некоторые виды имеют слизистый стебелек. Известны цисты с дополнительными кремнеземными цистными чешуйками. Размножение бинарным делением.

Состав: Единственный отряд Centrohelida Kuhn, 1926

ОТРЯД CENTROHELIDA КЪНН, 1926

С диагнозом класса

Состав: Три семейства, объединяющие 15 родов и 81 вид

Типовое семейство: Acanthocystidae Claus, 1874

КЛЮЧ ДЛЯ СЕМЕЙСТВ ОТРЯДА CENTROHELIDA:

1. Организмы не имеют никаких кремниевых элементов в оболочках Heterophryidae
- 1' Организмы окружены клеточными оболочками — перипластами, представленными кремневыми чешуйками 2
2. Перипласт представлен тангентальными стержневидными спикулами или пластинами, окруженными полой маргинальной каймой Raphidiophryidae
- 2' Внутренние слои перипласта всегда заняты тангентальными пластинами без полой маргинальной каймы Acanthocystidae

Семейство 1. HETEROPHRYIDAE Poche, 1913

Диагноз. Центрохелидные солнечники с голой клеточной поверхностью или (более часто) окруженные слизистым кожухом, с которым могут быть связаны многочисленные тангентальные или радиальные органические спикулы.

Состав: 4 рода

Типовой род: *Heterophrys* Archer, 1869

КЛЮЧ ДЛЯ РОДОВ СЕМЕЙСТВА HETEROPHRYIDAE:

1. Организмы с голой клеточной поверхностью *Oxnerella*
- 1' Клеточная поверхность окружена слизистым кожухом, с которым могут быть связаны органические спикулы 2
2. Органических спикул нет *Chlamydaster*
- 2' Органические спикулы присутствуют 3
3. Спикулы тангентальные *Sphaerastrum*
- 3' Спикулы радиальные *Heterophrys*

Род 1. *Oxnerella* Dobell, 1917 (рис. 11)

Диагноз. Центрохелиды с голой клеточной поверхностью. Цитоплазма гранулирована, вакуолизована, не дифференцирована на эндо- и эктоплазму.

Состав: Монотипический

Типовой вид: *O. maritima* Dobell, 1917

1 (1). *O. maritima* Dobell, 1917 (рис. 11, А)

Диагноз. Тело клетки округлое, голое, 10–20 мкм в диаметре; ядро эксцентрическое, округлое,

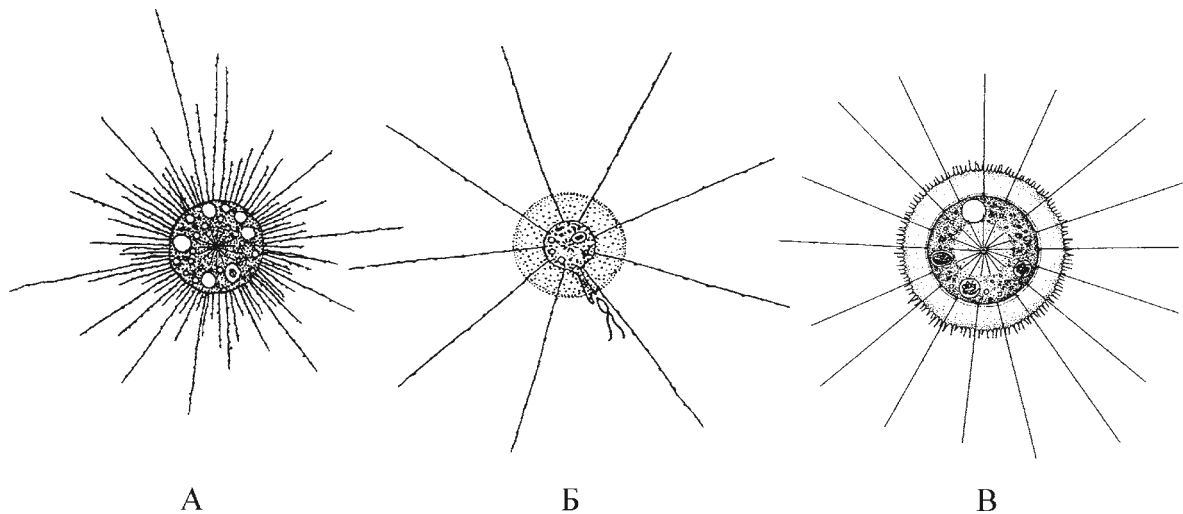


Рис. 11. Виды семейства Heterophryidae:

А – *Oxnerella maritima* (по: Dobell, 1917); Б – *Chlamyaster sterna* (по: Rainer, 1968); В – *Chlamyaster laciniatus* (по: Siemensma, 1991)

около 5 мкм, с эндосомой около 2 мкм в диаметре; множество аксоподий расходуется от центральной гранулы.

Морской

Распространение: Плимут (Dobell, 1917), побережье Алабамы, США (Jones, 1974), южное побережье Франции (Klewer et al., 1997).

Род 2. *Chlamyaster* Rainer, 1968 (рис. 11)

Диагноз. Центрохелиды, окруженные только слизистым кожухом; какие-либо дискретные элементы в их оболочке (чешуйки или спикулы) отсутствуют.

Состав: Два вида

Типовой вид: *C. sterna* Rainer, 1968

КЛЮЧ ДЛЯ ВИДОВ РОДА *CHLAMYDASTER*:

1. Окружающий клетку слизистый кожух с ровными краями *C. sterna*
 1' Слизистый кожух бахромчатый *C. laciniatus*

1 (2). *C. sterna* Rainer, 1968 (рис. 11, Б)

Бasionим: *Astrodisculus radians* Greeff, 1869 sensu Stern, 1924

Диагноз. Тело клетки 12–25 мкм в диаметре, с гладким слизистым кожухом 8 мкм толщиной; аксоподии приблизительно 40 мкм длиной, тонкие, с многочисленными кинетоцистами по всей длине; ядро овальное 4–5 мкм в диаметре, с эндосомой 3 мкм в диаметре; несколько слабо пульсирующих сократительных вакуолей 10–15 мкм в диаметре при наполнении.

Пресные, редко солоноватые воды

Распространение: Германия (Greeff, 1869; Stern, 1924; Rainer, 1968), Нидерланды (Siemensma, 1981), Россия (Микрюков, 1995 а); в солоноватых водах: Белое море (S=22‰: Микрюков, 1995 а).

2 (3). *C. laciniatus* (Penard, 1904) Rainer, 1968 (рис. 11, В)

Бasionим: *Astrodisculus laciniatus* Penard, 1904

Син.: *C. fimbriatus* Dьггс Schmidt et Patterson, 1987

Диагноз. Тело клетки с бахромчатым слизистым кожухом 14–42 мкм в диаметре; большое число ахр, пронизывающих кожух. Эктоплазма гранулирована. Ядро с большим ядрышком. Одиночная сократительная вакуоль.

Пресноводный

Распространение: Швейцария (Penard, 1904), Германия (Rainer, 1968; Dyrsschmidt & Patterson, 1987 b), Нидерланды (Siemensma, 1981), Англия (Dyrsschmidt & Patterson, 1987 b).

Род 3. *Sphaerastrum* Greeff, 1873 (рис. 12)

Диагноз. Центрохелиды, клеточное тело которых покрыто слизистым кожухом и толстым слоем тангентальных органических спикул.

Состав: Монотипический

Типовой вид: *S. fockii* (Archer, 1869) West, 1901

1 (4). *S. fockii* (Archer, 1869) West, 1901 (рис. 12)

Вasionym: *Heterophrys fockii* Archer, 1869

Syn.: *S. conglobatum* Greeff, 1873

Диагноз. Клетки 18–30 мкм в диаметре, окружены плотным слизистым кожухом, около 6 мкм толщиной. Спикулы ориентированы тангентально или субтангентально, 30–40 мкм в длину, тонкие, равномерной толщины, сужающиеся к острым верхушкам. Часто образует колониальные формы, включающие 10–12 особей, соединенных цитоплазматическими мостиками; слизистый кожух и спикулы распространяются в этом случае на всю колонию.

Пресноводный

Распространение: Германия (Greeff, 1873), Англия (Archer, 1869; West, 1901), Эстония (Jacobson, 1928; Mikrjukov, 1993 a), Россия (Mikrjukov, 1993 b).

Род 4. *Heterophrys* Archer, 1869 (рис. 13, 14)

Вasionym: *Microsol* Dons, 1918

Диагноз. Центрохелиды, окруженные слизистым кожухом, часто выглядящим гранулярным; от него расходится множество радиальных спикул. Один из видов имеет слизистый стебелек.

Состав: 4 вида

Типовой вид: *H. myriopoda* Archer, 1869

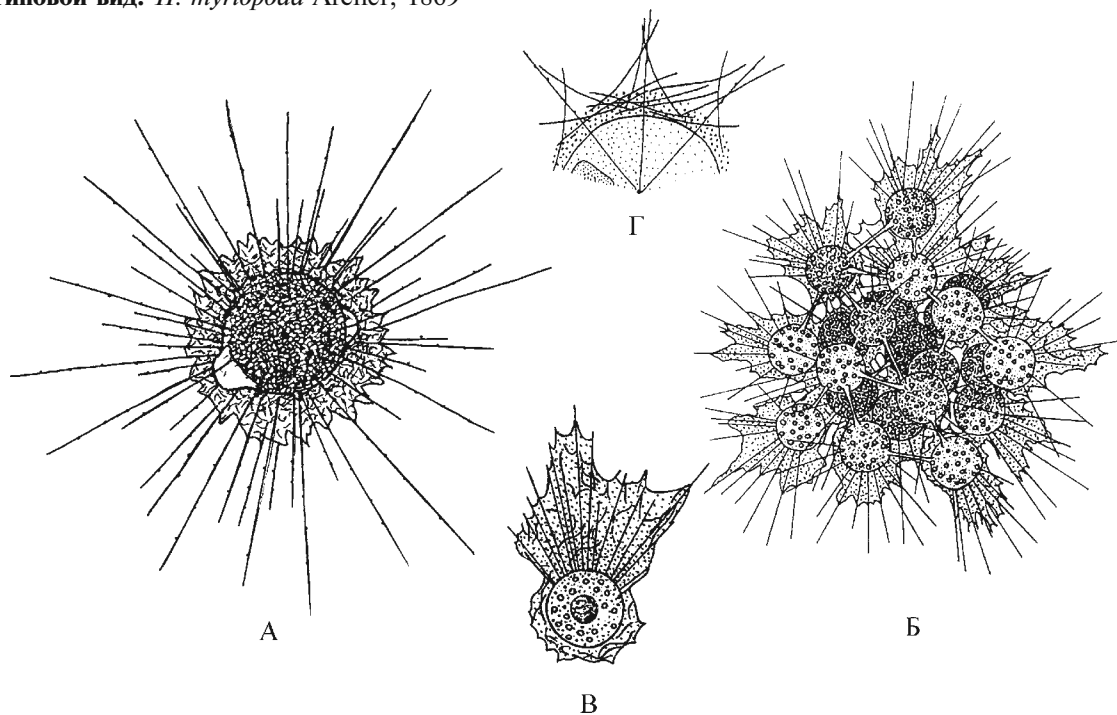


Рис. 12. *Sphaerastrum fockii*. А – общий вид (по: Archer, 1869); Б – колония, состоящая из особей, связанных цитоплазматическими мостиками; В – отдельная особь колонии; Г – фрагмент перипласта (видны тангентально ориентированные спикулы)

КЛЮЧ ДЛЯ ВИДОВ РОДА *HETEROPHRYS*:

1. Клеточное тело находится на верхушке длинного слизистого стебелька *H. minutus*
- 1' Слизистый стебелек отсутствует 2
2. Радиальные спикулы с шероховатой поверхностью *H. simplex*
- 2' Радиальные спикулы с гладкой поверхностью 3
3. Длина спикул примерно равна половине диаметра клеточного тела, они сужаются от основания к острой верхушке *H. myriopoda*
- 3' Длина спикул примерно равна диаметру клеточного тела, они равномерной толщины и с острыми верхушками *H. marina*

1 (5). *H. myriopoda* Archer, 1869 (рис. 13, А, Б)

Бasionym: *Acanthocystis tenuispina* Zacharias, 1894

Syn.: *H. viridis* Roskin, 1929

Диагноз. Клетки 35–70 мкм в диаметре, окружены слизистым кожухом. Спикулы радиально ориентированы, многочисленны, по длине примерно равны половине диаметра клетки, заметно сужаются от основания к острым верхушкам. Часто имеют водорослей-эндосимбионтов.

Пресноводный

Распространение: Англия (Archer, 1869), Германия (Greeff, 1873; [как *Acanthocystis tenuispina*] Zacharias, 1894; Rainer, 1968), Нидерланды (Siemensma, 1981), Швеция (Siemensma, 1991), Россия ([как у *H. viridis*] Roskin, 1929), Эстония (Mikrjukov, 1993 а, 1996 а).

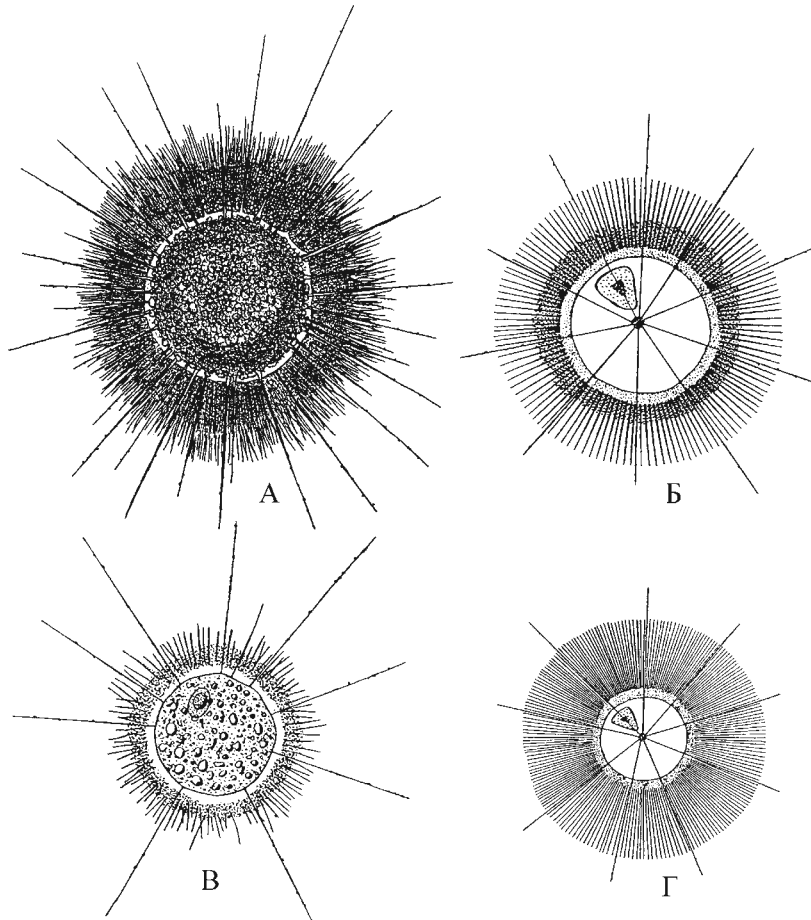


Рис. 13. Виды рода *Heterophrys*:

А, Б – *H. myriopoda*. А – общий вид (по: Archer, 1869); Б – структура перипласта. В, Г – *H. marina*. В – общий вид клетки (по: Hertwig & Lesser, 1874); Г – структура перипласта (по: Mikrjukov, 1996 а)

2 (6). *H. marina* Hertwig et Lesser, 1874 (рис. 13, В, Г)

Syn.: *H. spinifera* Hertwig et Lesser, 1874; *H. radiata* West, 1901; *H. pusilla* Zacharias, 1902; *H. glabrescens* Penard, 1904; *H. elati* Bardele, 1975; *H. multipoda* Bardele, 1975; *H. magna* Bardele, 1977

Диагноз. Клетки 9–45 мкм в диаметре, окружены слизистым кожухом различной толщины. Радиально ориентированные спикулы имеют равномерную толщину и резко заостряются к острым верхушкам; их длина примерно равна диаметру клетчатого тела. Часто имеют водорослей-симбионтов.

Морские, реже пресноводные виды

Распространение: Северное море (Hertwig & Lesser, 1874; Wohlfarth-Bottermann & Кггер, 1954), Атлантическое побережье Северной Америки (Davidson, 1972; Bardele, 1975) и Арктической Канады (Vlgs, 1993 a), Средиземноморское побережье Франции и Израиля (Bardele, 1975), Белое море (Микрюков, 1994), Черное море (Микрюков, 1999 a), Красное море (Bardele, 1975), Каттегат (22‰) и Финский залив (6‰) (Vlgs, 1992 a, b); в пресных водах: Германия (Hertwig & Lesser, 1874; Zacharias, 1902), Эстония (Jacobson, 1928; Микрюков, 1996 a), Австралия (Микрюков & Croome, 1998). Аутэкологическое исследование: Tobiesen (1991).

3 (7). *H. minutus* (Walton, 1905) comb. n. Mikrjukov, 2001 (рис. 14, А)

Basionym: *Actinolophus minutus* Walton, 1905

Syn.: *Microsol borealis* Dons, 1918; *H. febvre-chevalierae* Mikrjukov, 1996

Диагноз. Клетки 10–20 мкм в диаметре, окружены тонким слизистым кожухом и располагаются на вершине слизистого стебелька. Радиально ориентированные спикулы расходятся от слизистого кожуха и верхней части стебелька. Спикулы равномерной толщины, резко сужаются к острым верхушкам; их длина примерно равна диаметру клеточного тела.

Морские, редко пресные воды

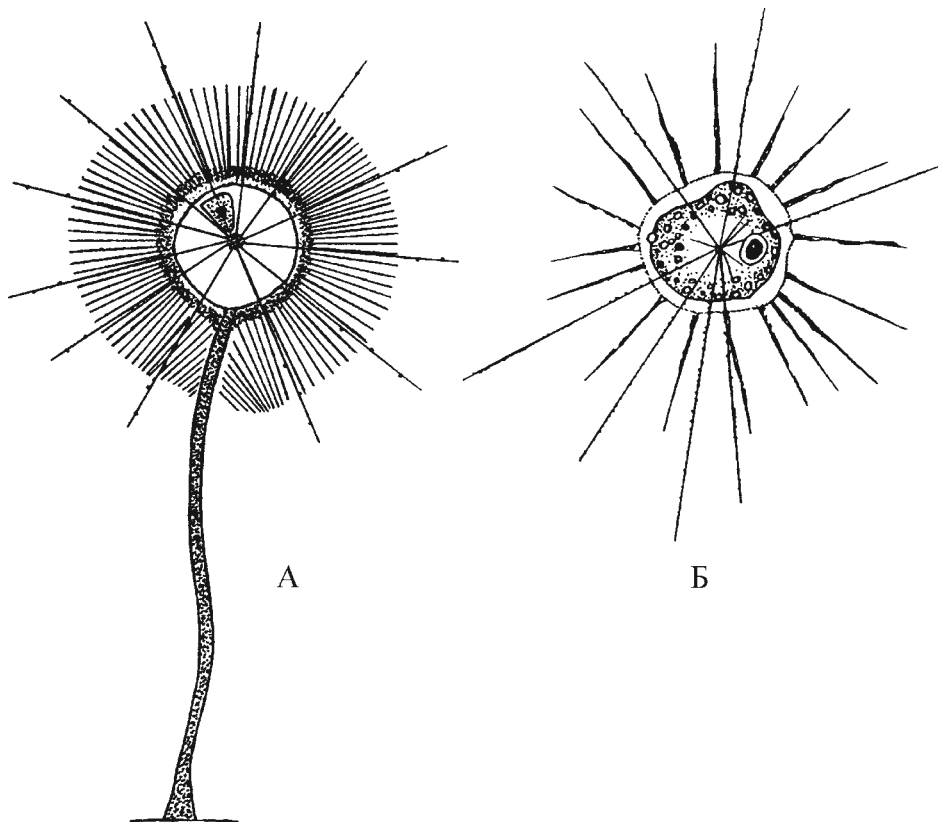


Рис. 14. Виды рода *Heterophrys*. А – *H. minutus* (по: Mikrjukov, 1996 a, 2001); Б – *H. simplex* (по: Siemensma, 1991)

Распространение: Северное море (Dons, 1918), Белое море ([как *Cienkowskya mereschkowskyi*] Микрюков, 1994), южное побережье Франции ([как *Cienkowskya mereschkowskyi*] Febvre-Chevalier & Febvre, 1984); в пресных водах: Кокосовая река, США (Walton, 1905).

4 (8). *H. simplex* (Schaudinn, 1897) Siemensma, 1991 (рис. 14, Б)

Basionym: *Acanthocystis simplex* Schaudinn, 1897

Syn.: *Acanthocystis klepica* Huitfeld-Kaas, 1906

Диагноз. Клетки 15–22 мкм в диаметре со слизистым кожухом. Окружены оболочкой с отчетливыми длинными, прямыми, заостренными спикулами с шероховатой морщинистой поверхностью.

Пресноводный и морской

Распространение: Восточная Африка (Schaudinn, 1897), планктон Норвежского моря ([как *A. klepica*] Huitfeld-Kaas, 1906).

Семейство 2. RAPHIDIOPHRYIDAE Mikrjukov, 1996

Диагноз. Центрохелидные солнечники с наружной клеточной оболочкой (перипластом), представленной эндогенными кремниевыми элементами. Последние обычно представляют собой тангентальные стержневидные спикулы или пластинчатые чешуйки, окруженные широкой полой маргинальной каймой. Радиальные элементы (если имеются) всегда радиально-симметричны, лишены центральной стержня/ствола и имеют трубчатую, пипетко- или воронковидную форму; они занимают наружные слои перипласта, тогда как тангентальные – собраны во внутренних регионах.

Состав: Четыре рода

Типовой род: *Raphidiophrys* Archer, 1867

КЛЮЧ ДЛЯ РОДОВ СЕМЕЙСТВА RAPHIDIOPHRYIDAE:

1. Перипласт представлен сплошными стержневидными тангентальными спикулами *Parasphaerastrum*
- 1' Перипласт представлен тангентальными пластинчатыми чешуйками и может содержать также радиальные элементы (если тангентальные элементы веретеновидные, то они скрученные, а не сплошные) 2
2. Перипласт представлен только тангентальными элементами 3
- 2' В перипласте присутствуют воронковидные и трубо- или пипетковидные радиальные элементы *Raphidocystis*
3. Пластинчатые чешуйки имеют ретикулярную или гладкую фактуру внешней поверхности и имеют вид веретеновидных, стержневидных или пластинчатых чешуек, окруженных полой маргинальной каймой *Polyplacocystis*
- 3' Пластинчатые чешуйки образованы двумя пластинами, соединенными внутренними радиальными септами, которые видны как радиальные складки или ребра *Raphidiophrys*

Род 5. *Parasphaerastrum* Mikrjukov, 1996 (рис. 15)

Диагноз. Центрохелиды, перипласт которых представлен одним типом кремниевых элементов: сплошными стержневидными тангентальными спикулами. Радиальные элементы отсутствуют.

Состав: Монотипический

Типовой вид: *P. marina* (Ostenfeld, 1904) Mikrjukov, 1996

1 (9). *P. marina* (Ostenfeld, 1904) Mikrjukov, 1996 (рис. 15, А)

Basionym: *Raphidiophrys marina* Ostenfeld, 1904

Диагноз. Клетки тела 25–40 мкм в диаметре. Перипласт представлен длинными (25–35 мкм) тонкими (0,5–0,65 мкм) тангентальными спикулами однородной толщины, слегка сужающимися к тупой верхушке; центрального расширения нет; развернутые чешуйки не наблюдались.

Морской

Распространение: Северное море, западная часть Ирландского моря (Ostenfeld, 1904), Белое море (Микрюков, 1994), воды Антарктики (Elbgdchter, pers. comm.).

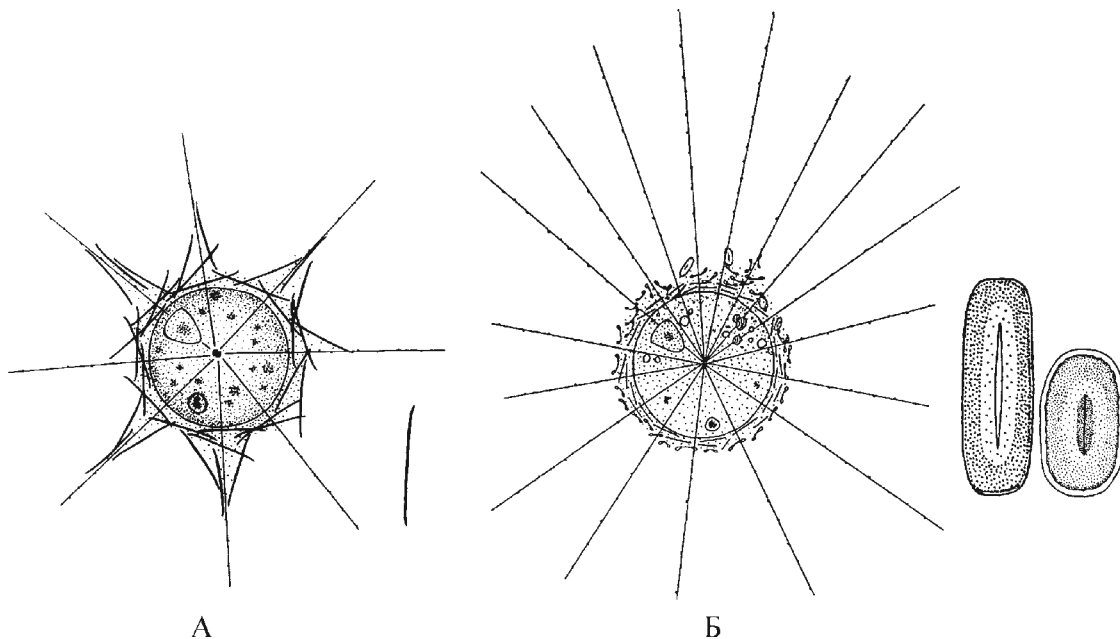


Рис. 15. А – *Parasphaerastrum marina* (общий вид и тангентальная чешуйка) (по: Mikrjukov, 1996 b); Б – *Heteroraphidiophrys australis* (общий вид, внутренняя и наружная чешуйки его перипласта) (Mikrjukov & Patterson, 2002)

Род 6. *Polyplacocystis* Mikrjukov, 1996 (рис. 16)

Бasionym: *Raphidiophrysopsis* Valkanov, 1970

Диагноз. Центрохелиды, перипласт которых представлен одним типом кремниевых элементов: веретеновидными или пластинчатыми тангентальными чешуйками. Последние имеют ретикулярную или гладкую фактуру наружной поверхности и окружены широкой полой маргинальной каймой. Радиальные элементы отсутствуют. Один вид имеет слизистый стебелек, укрепленный удлинненными чешуйками.

Состав: Шесть видов

Типовой вид: *P. symmetrica* (Penard, 1904) Mikrjukov, 1996

КЛЮЧ ДЛЯ ВИДОВ РОДА *POLYPLACOCYSTIS*:

1. Все чешуйки веретеновидной формы, расширяются в центральной части *P. pallida*
- 1' Чешуйки преимущественно пластинчатые, реже стержневидные 2
2. Дистальная сторона чешуйки имеет ретикулярную фактуру 3
- 2' Дистальная сторона чешуйки гладкая 4
3. С тремя типами чешуек: веретеновидными, навикулоидными и широко овальными *P. ambigua*
- 3' Все чешуйки одной формы: широко эллиптические *P. symmetrica*
4. Клетки неприкрепленные, с различной формой чешуек 5
- 4' Клетки имеют слизистый стебелек, укрепленный удлинненными стержневидными чешуйками *P. arborescens*
5. Чешуйки эллиптические *P. coerulea*
- 5' Чешуйки палочко- или стержневидные, с сильно выгнутой маргинальной каймой и округлыми полюсами *P. bruni*

1 (10). *P. bruni* (Penard, 1903) Mikrjukov, 1999 (рис. 16, А)

Бasionym: *Raphidiophrys bruni* Penard, 1903

Сyn.: *Raphidocystis infestans* Wetzel, 1925; *R. neapolitana* Bardele, 1981

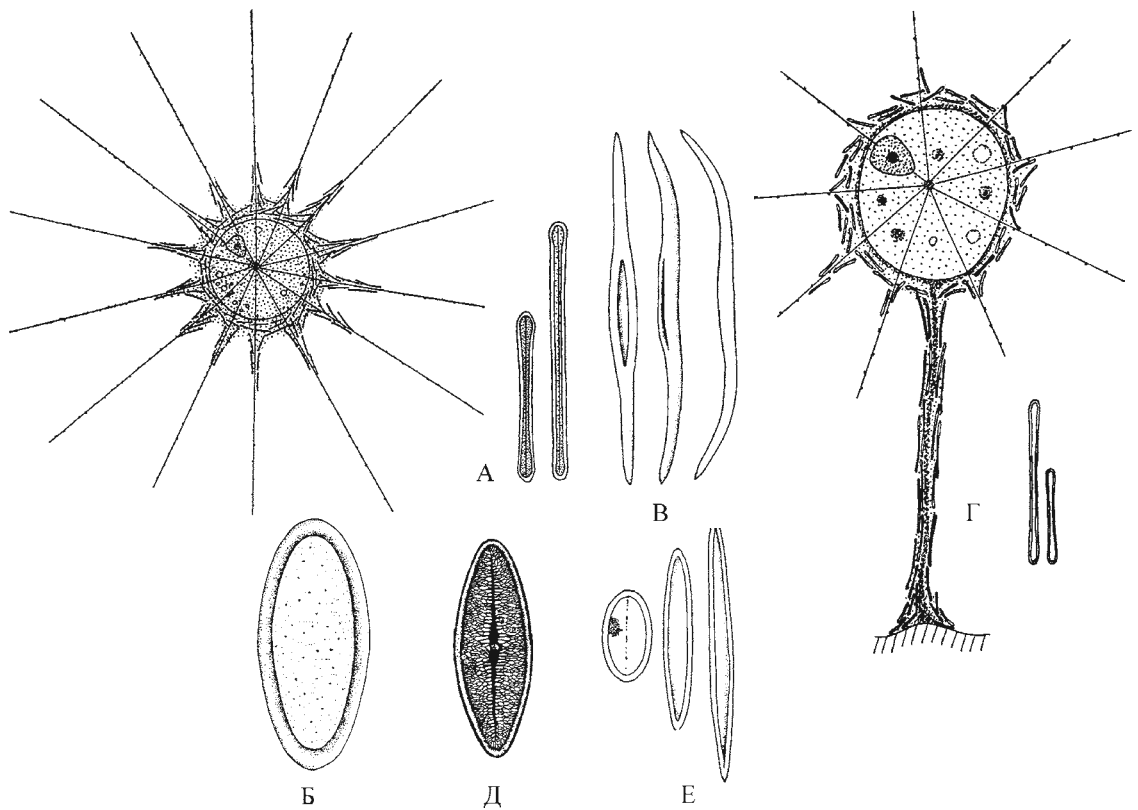


Рис. 16. Виды рода *Polyplacocystis*. А – *P. bruni* (общий вид, типы тангентальных чешуек); Б – *P. coerulea*; В – *P. pallida*; Г – *P. arborescens* (общий вид, короткая чешуйка клеточного тела и длинная чешуйка стебелька); Д – *P. symmetrica*; Е – *P. ambigua*; Б, В, Д, Е – типы чешуек (А, Б – по: Siemensma, 1991; В, Д, Е – по: Siemensma & Roijackers, 1988; Г – по: Mikrjukov, 2001)

Диагноз. Перипласт 12–30 мкм в диаметре, представлен одним типом тангентальных чешуек с гладкой дистальной поверхностью. Чешуйки различной длины, палочко- или стержневидные, с несколько расширенными округлыми верхушками и сильно вывернутой маргинальной каймой.

Эвригалинный

Распространение: в пресных водах: Шпицберген (Penard, 1903), Германия ([как *R. infestans*] Wetzel, 1925), Нидерланды (Siemensma, 1981), Италия ([как *R. neapolitana*] Bardele, cit. acc.: Margulis, 1981), Крым (Микрюков, 1999 а); в солоноватых водах: побережье Алабамы ([как *R. infestans*] Jones, 1974), Черное море (S~18‰: Микрюков, 1999 а); в морских водах: Тасманово море (Mikrjukov & Patterson, 2002).

2 (11). *P. coerulea* (Penard, 1904) Mikrjukov et Croome, 1998 (рис. 16, Б)

Basionym: *Raphidiophrys coerulea* Penard, 1904

Syn.: *Raphidiophrys marginata* Siemensma, 1981; *R. contractilis* Kinoshita, et al., 1995; *Raphidiophrysopsis sessilis* Valkanov, 1970

Диагноз. Вид рода *Polyplacocystis* с перипластом 10–50 мкм в диаметре, представленным одним типом эллиптических чешуек с гладкой дистальной поверхностью. Форма чешуек (отношение длины и ширины) и толщина перипласта сильно варьирует в зависимости от места сбора материала.

Эвригалинный

Распространение: в пресных водах: Швейцария (Penard, 1904), Германия (Rainer, 1968), Нидерланды ([частично как *R. marginata*] Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Эстония ([как *R. marginata*] Mikrjukov, 1993 а), Канада, Чили, Новая Зеландия, Шри-Ланка ([как *R. marginata*] Nicholls & Dьrrschmidt, 1985), Queensland, Австралия (Mikrjukov & Patterson, 2002), южная Австра-

лия (Mikrjukov & Croome, 1998); в солоноватых водах: побережье Алабамы (Jones, 1974), Финский залив Балтийского моря (S~6‰: [как *R. marginata*] Vnrs, 1992 b), Япония ([как *R. contractilis*] Kinoshita et al., 1995); в морских водах: Средиземное море ([как *R. marina*] Bardele, cit. acc.: Margulis, 1981), морские аквариумы в Москве: (S~35‰: [как *R. marginata*] Mikrjukov, 1994 b).

3 (12). *P. pallida* (Schulze, 1874) Mikrjukov, 1996 (рис. 16, B)

Basionym: *Raphidiophrys pallida* Schulze, 1874

Диагноз. Клетки 60–140 мкм в диаметре. Перипласт представлен длинными и тонкими веретеновидными чешуйками, 8–36 Ч 0,7–1,2 мкм, сужающимися в трубчатые окончания, 0,6 мкм в диаметре, с остро заканчивающимися полюсами. Чешуйки имеют сильно загнутые края, формирующие узкую щель, 0,4 Ч 2,6–3,2 мкм. Встречаются открытые чешуйки, имеющие сильно вдавленные края. Все чешуйки гладкие и лишены ретикулярной фактуры, центральная часть чешуек часто расширена вплоть до 1,2 мкм.

Пресноводный

Распространение: Германия (Schulze, 1874; Rainer, 1968; Dyrtschmidt & Patterson, 1987 a), Швейцария (Penard, 1904), Англия (West, 1901), Шотландия (Brown, 1911), Нидерланды (Hoogenraad & De Groot, 1940; Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Россия (Zykoff, 1902; Mikrjukov, 1993 b), Финляндия (Levander, 1894), Венгрия (Kormos, 1971), Чили, Шри-Ланка (Nicholls & Dyrtschmidt, 1985), Австралия (Schewiakoff, 1893; Croome, 1987 b).

4 (13). *P. arborescens* (Mikrjukov, 1994) Mikrjukov, 2001 (рис. 16, Г)

Basionym: *Raphidiophrys pedunculata* Mikrjukov, 1994

Syn.: *Cienkowskyia arborescens* Jones, 1974; *Polyplacocystis pedunculata* Mikrjukov, 1996

Диагноз. Тело клетки с чешуйками 40–50 мкм в диаметре, расположено на верхушке слизистого стебелька, втрое превышающего диаметр перипласта. Клеточное тело и стебелек покрыты слоем тангентальных чешуек. Чешуйки, покрывающие клеточное тело и основание стебелька, удлиненно-овальные, прямые, 7,5–9,0 Ч 0,8–1,2 мкм, окружены полой гладкой каймой монотонной толщины 0,35–0,40 мкм. Чешуйки, покрывающие среднюю часть стебелька, вдвое превышают длину чешуек, покрывающих тело (около 17 мкм), однако их ширина и толщина каймы остаются прежними.

Морской

Распространение: Средиземное море ([как *Cienkowskyia mereschkowskyi*] Villeneuve, 1937), побережье Алабамы ([как *C. mereschkowskyi* и *C. arborescens*] Jones, 1974), Белое море S~27‰: (Микрюков, 1994; Mikrjukov, 2001).

5 (14). *P. symmetrica* (Penard, 1904) Mikrjukov, 1996 (рис. 16, Д)

Basionym: *Raphidiophrys symmetrica* Penard, 1904

Диагноз. Перипласт, 14–27 мкм в диаметре, представлен одним типом чешуек с ретикулярной фактурой дистальной поверхности, 4–11 Ч 2–3 мкм. При СЭМ-наблюдениях на поверхности чешуек обнаруживаются отверстия. Ретикулярная структура обуславливается вторичным слоем на поверхности пластин, тогда как отверстия указывают на отсутствие в некоторых местах первичного слоя. Форма чешуек от овальной до удлиненной. Чешуйки очень похожи на пластинчатые чешуйки *P. ambigua* и *Raphidocystis tubifera*. Однако *P. symmetrica* лишен других типов чешуек, в отличие от этих двух видов.

Пресноводный

Распространение: Швейцария (Penard, 1904), Германия (Rainer, 1968), Нидерланды (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Канада (Nicholls & Dyrtschmidt, 1985), Аргентина (Vigna, 1988), Австралия (Croome, 1987 b), Япония ([как diatom sp. № 3] Takahashi, 1959).

6 (15). *P. ambigua* (Penard, 1904) Mikrjukov, 1996 (рис. 16, E)

Basionym: *Raphidiophrys ambigua* Penard, 1904

Диагноз. Перипласт 20–50 мкм в диаметре, представлен тремя типами чешуек. Чешуйки с ретикулярной фактурой дистальной поверхности. Хорошо заметно скопление длинных веретеновидных чешуек у оснований аксоподий. Чешуйки: 1) длинные, узкие, веретеновидные, с остро оканчивающимися верхушками, 0,4–0,7 Ч 10–15 мкм; 2) узко эллипсоидные или навикулоидные, 1,5–2,5 Ч 6–10

мкм; 3) широко эллиптические или овальные, с округлыми полями, 3–4 Ч 4,5–6 мкм. Все виды чешуек окружены четкой полой маргинальной каймой, которая может быть гладкой или слегка ребристой.

Пресноводный

Распространение: Швейцария (Penard, 1904), Германия (Bardele, 1976, 1977 b; Rieder, 1979), Нидерланды (Siemensma, 1981), Канада, Чили, Новая Зеландия, Шри-Ланка (Nicholls & Dyrshmidt, 1985), Аргентина (Vigna, 1988), Япония (Takahashi, 1959).

Род 7. *Raphidiophrys* Archer, 1867 (рис. 17)

Диагноз. Центрохелидные солнечники, окруженные перипластом, представленным неплотным слоем уплощенных тангентальных кремниевых элементов (чешуек), окруженных широкой полой маргинальной каймой. Спикул нет. Чешуйки размещены преимущественно в тангентальном порядке по всей поверхности тела и состоят из верхней и нижней пластин, соединенных внутренними радиальными септами, при СЭМ-наблюдении выглядящими как периодическая радиальная ребристость.

Состав: Шесть видов

Типовой вид: *R. viridis* Archer, 1867

КЛЮЧ ДЛЯ ВИДОВ РОДА *RAPHIDIOPHRYS*:

1. Чешуйки покрыты рядами папилл, наибольших размеров достигающих на периферии; форма чешуек от удлинённых до стержневидных, с сильно загнутыми краями, образующими узкую щель *R. viridis*
- 1' Чешуйки пластинчатые, папилл на чешуйках нет 2
2. Загнутые края чешуек формируют маргинальную кайму; радиальные ребра одного типа расходятся от медиальной оси чешуйки 3
- 2' Края чешуек не образуют маргинальной каймы; чешуйки округлые или широко яйцевидные; два типа радиальных ребер (короткие и длинные) расходятся от центра чешуйки *R. minuta*
3. Чешуйки овальные, с заостренными узкими краями, сильно утончаются вдоль септ, отношение длины к ширине чешуйки (Д/Ш-отношение) равно 1,4–2,3. *R. ovalis*
- 3' Чешуйки вдоль септ не утончаются, маргинальная кайма хорошо выражена 4
4. Чешуйки эллиптические, удлинённые, 6–14 Ч 2–4 мкм, Д/Ш-отношение = 3,0–5,4; на поперечном сечении имеют форму полумесяца *R. capitata*
- 4' Д/Ш-отношение меньше 3 5
5. Чешуйки обычно округлые или широко овальные; 6,2–8,6 Ч 4,4–6,5 мкм, Д/Ш-отношение = 1,1–1,4 (редко до 2) *R. elegans*
- 5' Чешуйки удлинённо-эллиптические, плоские, 7,2–12,7 Ч 3,1–4,8 мкм, Д/Ш-отношение = 1,7–2,3 *R. intermedia*

1 (16). *R. viridis* Archer, 1867 (рис. 17, А, Б)

Syn.: *R. glomerata* Penard, 1901

Диагноз. Одиночные, чаще колониальные организмы. Тело клетки около 50 мкм в диаметре (30–80 мкм в колонии), окружено перипластом, представленным одним типом чешуек. Чешуйки длинные, стержневидные с сильно загнутыми краями, образующими узкую щель, как у *P. pallida*, 15–37 Ч 1 мкм. Снаружи чешуйки покрыты рядами папилл; на полюсах папиллы 0,1 мкм в длину, к центру – короче. Плотность септ вдоль края 50–60 на 10 мкм каймы чешуйки.

Пресноводный

Распространение: Ирландия (Archer, 1867), Швейцария ([как *R. glomerata*] Penard, 1901), Нидерланды (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Queensland, Австралия (Mikrjukov & Patterson, 2002).

2 (17). *R. capitata* Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 17, В)

Диагноз. Одиночные, реже колониальные организмы. Перипласт 25–50 мкм в диаметре; представлен одним типом чешуек. Чешуйки эллиптические, удлинённые, с округлыми краями; пластины чешуек сходятся под острым углом и сильно закручены; края иногда покрыты тонкой ламеллой. Раз-

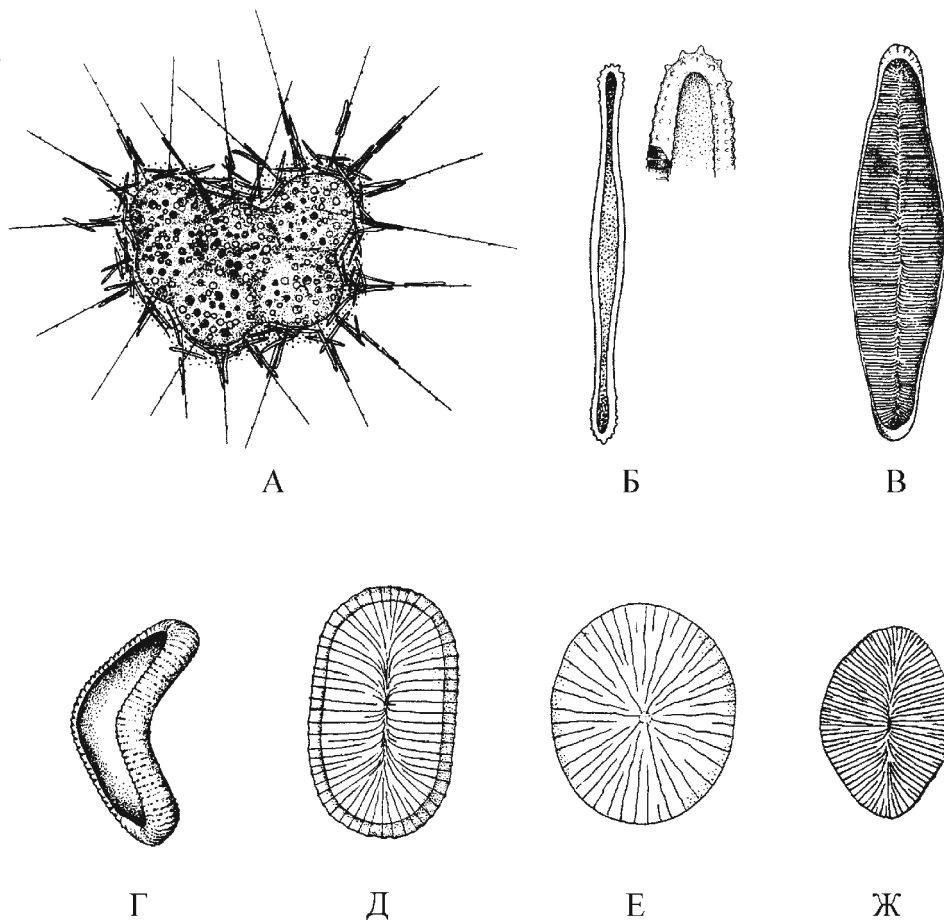


Рис. 17. Виды рода *Raphidiophrys*. А, Б – *R. viridis*, А – колониальная форма, Б – стержневидная чешуйка; В – *R. capitata*; Г – *R. elegans*; Д – *R. intermedia*; Е – *R. minuta*; Ж – *R. ovalis* (В–Ж – типы чешуек); (А–Ж – по: Siemensma, 1991)

меры: 6–14 Ч 2–4 мкм; Д/Ш-отношение = 3,0–5,4; с внутренними радиальными септами, число которых варьирует от 30 до 60–70 на 10 мкм каймы чешуйки. На поперечном сечении чешуйки имеют форму полумесяца.

Пресноводный

Распространение: Швеция, Нидерланды (Siemensma & Roijackers, 1988 b), Канада, Чили ([как *R. elegans*] Nicholls & Dьrrschmidt, 1985), Queensland, Австралия (Mikrjukov & Patterson, 2002).

3 (18). *R. elegans* Hertwig et Lesser, 1874 (рис. 17, Г)

Сyn.: *R. orbicularis* Nicholls et Dьrrschmidt, 1985

Диагноз. Одиночные или колониальные организмы. Тело клетки 17–67 мкм, окружено толстым (до 30 мкм) перипластом, представленным одним типом чешуек. Чешуйки почти округлые или широко овальные, иногда удлинённые; много аберрантных. Размеры: 6,2–8,6 Ч 4,4–6,5 мкм; Д/Ш-отношение = 1,1–1,4 (иногда до 2,0). Чешуйки орнаментированы внутренними радиальными септами, по 30–60 на 10 мкм каймы чешуйки. Края чешуек сильно загнуты книзу.

Пресноводный

Распространение: Германия (Hertwig & Lesser, 1874; Rainer, 1968), Швейцария (Penard, 1904), Франция (Novasse, 1965; Brugerolle & Mignot, 1984 a), Нидерланды (Hoogenraad & De Groot, 1940; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Англия (Wailles, 1921), север России (Ценковский, 1881; Mikrjukov, 2001), Канада ([как *R. orbicularis*] Nicholls, cit. acc.: Nicholls & Dьrrschmidt, 1985), Парагвай (von Daday, 1905), Австралия (Croome, 1987 b).

4 (19). *R. intermedia* Penard, 1904 (рис. 17, Д)

Диагноз. Тело клетки 30–60 мкм в диаметре, окружено перипластом, представленным одним типом чешуек. Чешуйки удлинненно-эллиптические, иногда яйцевидные или треугольные, с широко округлыми полями, 7,2–12,7 Ч 3,1–4,8 мкм; Д/Ш-отношение = 1,7–2,3. Чешуйки широко вогнуты, с широко расставленными радиальными ребрами (30–40 на 10 мкм каймы чешуйки). Кайма чешуек монотонной толщины.

Пресноводный

Распространение: Швейцария (Penard, 1904), Германия (Rainer, 1968), Нидерланды (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Карелия (Mikrjukov, 2001), Эстония (Jacobson, 1928), Канада, Чили, Новая Зеландия, Малайзия (Nicholls & Dьrрschmidt, 1985), Аргентина (Vigna, 1988), Австралия (Croome, 1987 b).

5 (20). *R. minuta* Nicholls et Dьrрschmidt, 1985 (рис. 17, Е)

Диагноз. Тело клетки 10–15 мкм; окружено перипластом 2–5 мкм толщиной (с заметным скоплением чешуек вдоль аксоподий до 50 мкм длиной), представленным одним типом чешуек. Чешуйки от округлых до округло-яйцевидных, 2–6 мкм в диаметре; орнаментированы длинными и короткими волнистыми радиальными ребрами: длинные ребра в 2–4 раза длиннее коротких и тянутся от края к центру; окружающая чешуйку кайма редуцирована.

Пресноводный

Распространение: Канада (Nicholls & Dьrрschmidt, 1985), Австралия (Croome, 1987 b).

6 (21). *R. ovalis* (Nicholls et Dьrрschmidt, 1985) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 17, Ж)

Basionym: *Raphidiophrys orbicularis* ssp. *ovalis* Nicholls et Dьrрschmidt, 1985

Диагноз. Перипласт 20 мкм в диаметре, представлен одним типом чешуек. Чешуйки овальные, с загнутыми, заостренными узкими краями, 6,4–12,7 Ч 3,0–6,4 мкм; Д/Ш-отношение = 1,4–2,3; число септ варьирует от 65 до 80 на 10 мкм каймы чешуйки. Чешуйки сильно утончаются вдоль септ. Верхние пластины чешуек очень хрупкие.

Пресноводный

Распространение: Нидерланды ([как *R. intermedia*] Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Чили, Новая Зеландия (Nicholls & Dьrрschmidt, 1985), возможно, Япония ([как diatom. sp. № 1] Takahashi, 1959).

Род 8. *Raphidocystis* Penard, 1904 (рис. 18)

Диагноз. Центрохелидные солнечники, окруженные перипластом, представленным тремя типами кремниевых элементов: (1) прямыми трубо- или пипетковидными радиальными элементами, (2) более мелкими воронковидными радиальными элементами и (3) эллиптическими и субпрямоугольными пластинчатыми чешуйками, окруженными полой маргинальной каймой. Их дистальная поверхность может быть ретикулированной или гладкой.

Состав: Три вида

Типовой вид: *R. lemani* (Penard, 1891) Penard, 1904

КЛЮЧ ДЛЯ ВИДОВ РОДА *RAPHIDOCYSTITIS*:

1. Длинные спикулы трубковидные, лишь слегка расширяющиеся на верхушках *R. lemani*
- 1' Длинные спикулы пипетковидные, с расширяющимся раструбом 2
2. Поверхность пластинчатых чешуек и коротких воронковидных спикул ретикулярная *R. tubifera*
- 2' Поверхность пластинчатых чешуек и коротких воронковидных радиальных элементов гладкая *R. glabra*

1 (22). *R. lemani* (Penard, 1891) Penard, 1904 (рис. 18, А, Б)

Basionym: *Acanthocystis lemani* Penard, 1891

Syn.: *Heterophrys pavessii* Garbini, 1898

Диагноз. Перипласт 22–25 мкм в диаметре. Длинные радиальные элементы трубковидные, 17–24 мкм длиной и около 0,37 мкм шириной в основании, несколько расширяющиеся к апикальному концу до 0,8–1,0 мкм. Короткие радиальные элементы чаше- или воронковидные, 2,1–2,6 мкм длиной, 2,5 мкм в диаметре, дистальная часть окружена гладкой маргинальной каймой 0,2 мкм шириной. Пластинчатые чешуйки крайне немногочисленны, около 5,0 Ч 2,2 мкм, с ретикулярной апикальной поверхностью; окружены гладкой каймой 0,3 мкм шириной.

Пресноводный

Распространение: Швейцария (Penard, 1891), Италия ([как *H. pavessii*] Garbini, 1898), Россия (Mikrjukov, 1993 b).

2 (23). *R. glabra* Nicholls et Dyrtschmidt, 1985 (рис. 18, В)

Диагноз. Перипласт 40–50 мкм в диаметре. Длинные радиальные элементы 10–15 мкм, гладкие и трубчатые, сужающиеся постепенно от проксимального конца к небольшому пластинчатому основанию (0,8 мкм в диаметре); трубчатая часть 1,4–2,1 мкм в диаметре. Короткие радиальные элементы – игольчатые, около 4,6 мкм в длину, без поверхностной фактуры; открытые концы округлые (1,5 мкм в диаметре), окружены четкой каймой; резко сужаются в длинные трубки, имеющие сходные с длинными спикулами базальные пластинки. Пластинчатые чешуйки 6–7 Ч 3–3,5 мкм, плоские, окружены широкой периферической каймой с гладкой наружной поверхностью.

Пресноводный

Распространение: Чили, Канада (Nicholls & Dyrtschmidt, 1985).

3 (24). *R. tubifera* Penard, 1904 (рис. 18, Г)

Диагноз. Перипласт 10–27 мкм в диаметре. Длинные радиальные элементы пипетковидные, 15–27 мкм длиной. Короткие радиальные элементы воронковидные, 2,5–4,5 мкм в длину и около 2,8 мкм в диаметре. Пластинчатые чешуйки овальные, 5,0–7,9 Ч 2,5–3,2 мкм, с широкой маргинальной каймой и ретикулярной внешней поверхностью.

Пресные, редко морские воды

Распространение: Швейцария (Penard, 1904), Германия (Rainer, 1968), Великобритания (Wailes, 1939), Нидерланды (Siemensma, 1981), Россия (Mikrjukov, 1993 b), Карелия (Mikrjukov, 2001), Эстония (Mikrjukov, 1993 a), Канада (Rees et al., 1980), Чили, Малайзия, Новая Зеландия, Шри-Ланка (Nicholls & Dyrtschmidt, 1985), Аргентина (Vigna & Alberio, 1993), Япония (Takahashi, 1959), Австралия (Stoome, 1986); в морских водах: Ла-Манш (Tong, 1994).

Семейство 3. ACANTHOCYSTIDAE Claus, 1874

Диагноз. Центрохелидные солнечники, перипласт которых дифференцирован на наружные и внутренние эндогенные кремниевые элементы. Внутренние элементы имеют вид тангентальных пластинчатых чешуек, лишенных полой маргинальной каймы, а наружные – тангентальных пластин с хорошо выраженной центральной стерной (иногда вогнутых у основания) или обеими стернами и воронковидных образований, лишенных центральной стерны, или (чаще) радиально ориентированных радиально- или билатерально-симметричных спикул с хорошо выраженной стерной – стволем.

Состав: 7 родов

Типовой род: *Acanthocystis* Carter, 1863

КЛЮЧ ДЛЯ РОДОВ СЕМЕЙСТВА ACANTHOCYSTIDAE:

1. Стерна (ствол) наружных элементов перипласта полностью редуцирована; их центр углублен, за счет чего чешуйка приобретает радиальную ориентацию и воронкообразную форму *Pseudoraphidocystis*
- 1' Стерна (ствол) имеется 2
2. Все элементы перипласта представлены тангентальными пластинами 3
- 2' Наружные чешуйки перипласта ориентированы радиально или субрадиально 4
3. Наружный слой перипласта представлен бесфактурными пластинами, окруженными широкой полой маргинальной каймой *Heteroraphidiophrys*

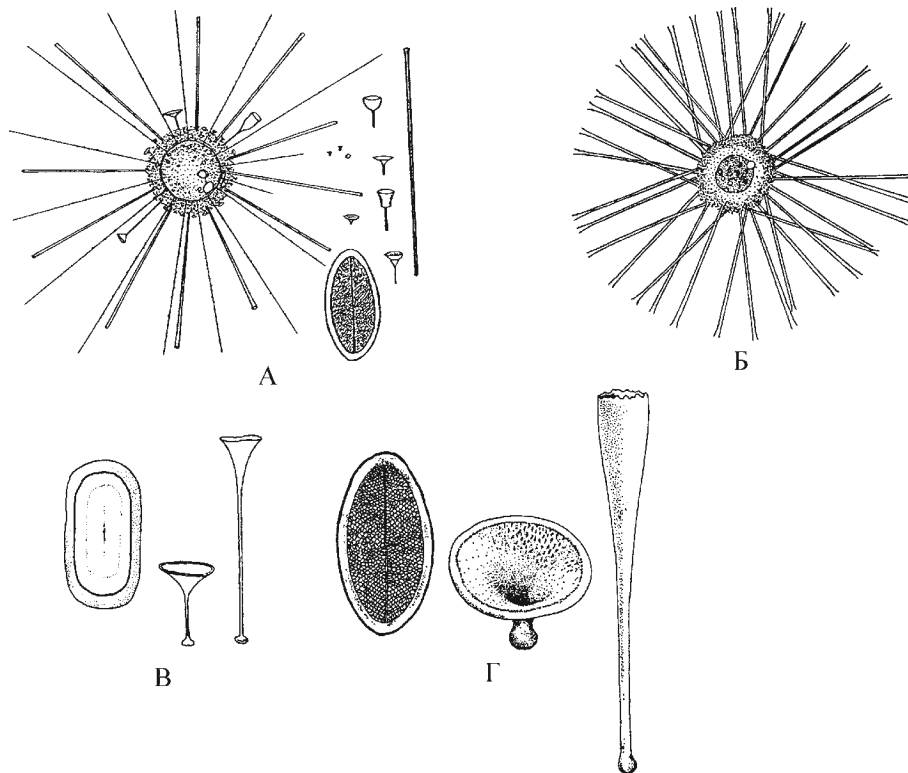


Рис. 18. Виды рода *Raphidocystis*. А, Б — *R. lemani*. А — общий вид, радиальные элементы и пластинчатая чешуйка; Б — структура перипласта; В — *R. glabra* (длинные и короткие радиальные элементы и пластинчатая чешуйка); Г — *R. tubifera* (радиальные элементы и пластинчатая чешуйка); (А, В, Г — по: Siemensma, 1991; Б — по: Gabrini, 1898 [как *Heterophrys pavessii*])

- 3' Наружные чешуйки имеют вид пластин округлой, овальной или парусовидной формы, лишены полой маргинальной каймы, со стерной и мембрановидными крыльями, орнаментированными радиальными ребрами, расходящимися от стерны *Pseudoraphidiophrys*
4. Радиальные чешуйки билатерально-симметричны, состоят из стерны (ствола) и мембранного основания, образующего два латеральных крыла, тянущихся на определенном расстоянии вдоль стерны 5
- 4' Радиальные чешуйки (спикулы) состоят из ствола, лишённого латеральных крыльев и базальной пластинки 6
5. Дифференцировка мембранного основания радиальных чешуек на базальное и латеральные крылья нечеткая, базальное крыло не образует основания спикулы, перпендикулярного к стволу и латеральным крыльям *Pterocystis*
- 5' Радиальные чешуйки имеют четко выраженное базальное крыло, перпендикулярное к стволу и латеральным крыльям и образующее основание спикулы *Raineriophrys*
6. Базальные пластинки спикул сердцевидной формы; стволы отходят от них эксцентрично *Choanocystis*
- 6' Базальные пластинки округлой или слегка неправильной формы; стволы отходят от их центров *Acanthocystis*

Род 9. *Heteroraphidiophrys* Mikrjukov et Patterson, 2002 (рис. 15)

Диагноз. Центрохелидные солнечники с двумя типами тангентальных кремниевых элементов в перипласте; внутренние — пластинчатые чешуйки с полой загнутой маргинальной каймой, но с аксиальным ребром, и наружные — пластинчатые чешуйки с гораздо более широкой полой маргинальной каймой, образованной загнутыми краями чешуйки.

Состав: Монотипический

Типовой вид: *H. australis* Mikrjukov et Patterson, 2002

1 (25). *H. australis* Mikrjukov et Patterson, 2002 (рис. 15, Б)

Диагноз. Вид рода *Heteroraphidiophrys* с диаметром тела 20–22 мкм и двухслойным перипластом, 3–4 мкм толщиной. Чешуйки внутреннего слоя сильно варьируют по форме от овальных до лентовидных (в пределах одного перипласта), 3,0–7,4 Ч 1,5–2,0 (в среднем, 5,3 Ч 1,8) мкм, Д/Ш-отношение = 2,7–5,0 (в среднем, 3,3).

Наружные чешуйки крупнее, овальные, изредка неправильной формы, 5,0–5,5 Ч 3,0–3,7 (в среднем, 5,3 Ч 3,4) мкм, Д/Ш-отношение = 1,5–1,7 (в среднем, 1,6), с гладкой дистальной поверхностью, окружены тонкой полой маргинальной каймой постоянной толщины.

Морской

Распространение: Тасманово море (Mikrjukov & Patterson, 2002).

Род 10. *Pseudoraphidocystis* Mikrjukov, 1997 (рис. 19)

Диагноз. Центрохелидные солнечники, перипласт которых образован двумя типами эндогенных кремневидных элементов: тангентальными пластинчатыми чешуйками, лишенными полой маргинальной каймы, и радиальными воронковидными элементами, лишенными осевого стержня (ствола или стерна).

Состав: 3 вида

Типовой вид: *P. glutinosa* (Penard, 1904) Mikrjukov, 1997

КЛЮЧ ДЛЯ ВИДОВ РОДА *PSEUDORAPHIDOCYSTIS*:

1. Радиальные чешуйки радиально-симметричные, не несут ребер *P. glutinosa*
- 1' Поверхность радиальных чешуек несет радиальные ребра 2
2. Радиальные чешуйки имеют стеблевидное базальное выпячивание 3
- 2' Стеблевидного выпячивания у радиальных чешуек нет *P. flabellata* ssp. *novae-zelandiae*
3. Ребра регулярно расположены, состоят из 3–4 мелких ребер, расходятся от верхнего конца стебелька к наружному краю чешуйки *P. flabellata* ssp. *flabellata*

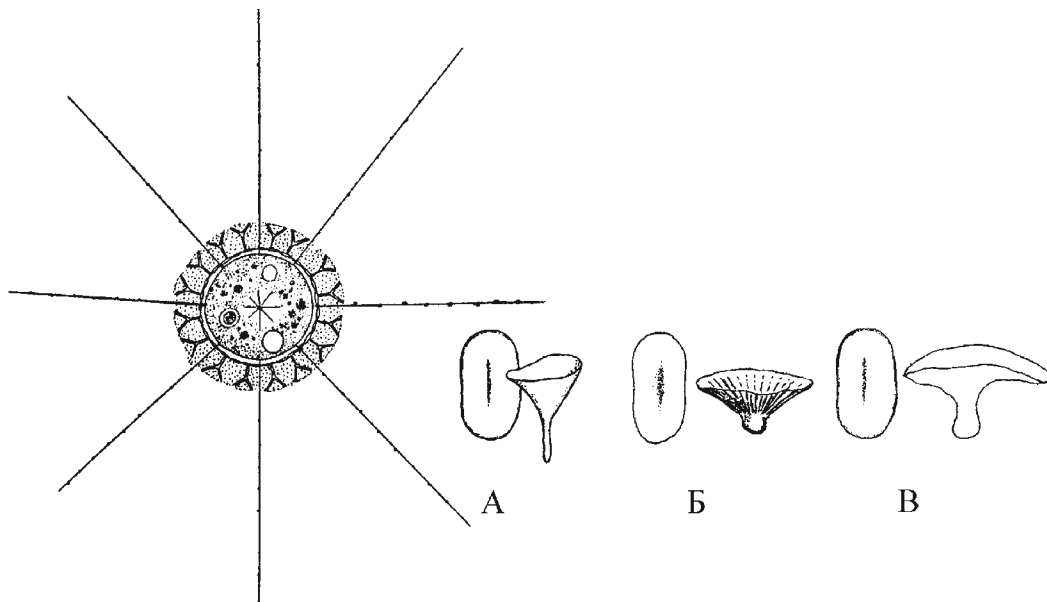


Рис. 19. Виды рода *Pseudoraphidocystis*. А – *P. glutinosa* (общий вид, радиальная и пластинчатая чешуйки); Б – *P. flabellata* (внутренняя и наружная чешуйки перипласта); В – *P. umbraculiformis* (внутренняя (пластинчатая) и наружная (радиальная) чешуйки); (все рисунки даны по: Siemensma, 1991)

3' Радиальные чешуйки зонтовидные; ребра тонкие, орнаментируют периферию зонта и затуманиваются к центру *P. umbraculiformis*

1 (26). *P. glutinosa* (Penard, 1904) Mikrjukov, 1997 (рис. 19, А)

Basionym: *Raphidocystis glutinosa* Penard, 1904

Syn.: *Acanthocystis rasilis* Дьрршмидт, 1987

Диагноз. Перипласт 10–20 мкм в диаметре, представлен двумя типами чешуек. Перипласт плохо упакован. Наружные (радиальные) чешуйки 3,0–4,0 мкм в диаметре, бесфактурные, почти воронко- или чашечковидные; открытые концы округлые, 2,6–3,0 мкм в диаметре, окружены узкой каймой; резко сужаются в базальных частях в трубку 1,5 мкм в диаметре с небольшим головчатым основанием.

Внутренние пластинчатые чешуйки 3,0–3,3 Ч 1,7–2,0 мкм, бесфактурные, с узкой периферической каймой и слабо развитым аксиальным утолщением.

Пресноводный

Распространение: Швейцария (Penard, 1904), Германия (Rainer, 1968), Нидерланды (Siemensma, 1981), Новая Зеландия ([как *A. rasilis*] Дьрршмидт, 1987 b).

2 (27). *P. flabellata* ssp. *flabellata* (Дьрршмидт, 1987) Mikrjukov, 1997 (рис. 19, Б)

Basionym: *Acanthocystis flabellata* Дьрршмидт, 1987

Диагноз. Перипласт 10–15 мкм в диаметре, представлен двумя типами чешуек. Наружные чешуйки радиально симметричны, 3,6 мкм в диаметре, 2,7 мкм длиной, с регулярно расположенными радиальными ребрами, состоящими из 3–4 мелких ребер, образуя короткое стеблевидное базальное выпячивание и расходятся к наружному краю чешуйки; стебелек короткий, 0,5 мкм длиной, гладкий, цилиндрический.

Внутренние пластинчатые чешуйки 1,2–2,0 Ч 0,7–1,1 мкм, яйцевидные или эллиптические, с несколько приподнятым аксиальным утолщением; периферия чешуек несет выгнутую кайму.

Пресноводный

Распространение: Канада (Nicholls, цит. по: Дьрршмидт, 1987 b), Германия, Чили, Новая Зеландия (Дьрршмидт, 1987 b).

***P. flabellata* ssp. *novae-zelandiae* Дьрршмидт, 1987.**

Basionym: *Acanthocystis flabellata novae-zelandiae* Дьрршмидт, 1987.

Диагноз. Перипласт 10–15 мкм в диаметре. Наружные (радиальные) чешуйки 3,8 мкм в диаметре, 3,0 мкм в длину, чашевидные, лишенные стержневидного базального выпячивания. Внутренние пластинчатые чешуйки 1,2–2,0 Ч 0,7–1,1 мкм. Отличаются от ssp. *flabellata* кубковидными спикулами, лишенными гладкого стеблевидного базального выпячивания.

Пресноводный

Распространение: Новая Зеландия (Дьрршмидт, 1987 b), Япония ([как sp. №17] Takahashi, 1959).

3 (28). *P. umbraculiformis* (Дьрршмидт, 1987) Mikrjukov, 1997 (рис. 19, В)

Basionym: *Acanthocystis umbraculiformis* Дьрршмидт, 1987

Диагноз. Перипласт 15–25 мкм в диаметре, представлен двумя типами чешуек. Наружные (радиальные) чешуйки зонтовидные, 2,4 мкм в диаметре, с коротким стебельком, 0,6 мкм длиной; тонкие радиальные ребра орнаментируют периферию зонта и затуманиваются к центру.

Внутренние пластинчатые чешуйки около 1,5 Ч 0,8 мкм, эллиптические, иногда слегка изогнутые, гладкие, с плохо выраженным аксиальным утолщением.

Пресноводный

Распространение: Германия, Чили (Дьрршмидт, 1987 b), Япония ([как sp. № 9] Takahashi, 1959).

Род 11. *Pseudoraphidiophrys* Mikrjukov, 1997 (рис. 20)

Диагноз. Центрохелидные солнечники, перипласт которых образован двумя типами тангентальных или субтангентальных эндогенных кремниевых элементов: внутренний слой – типичными для семейства пластинчатыми чешуйками, лишенными полой маргинальной каймы, а наружный – пластинами с одной четкой стерной, орнаментированными радиальными ребрами.

Состав: 4 вида

Типовой вид: *P. formosa* (Dyrrschmidt, 1985) Mikrjukov, 1997

КЛЮЧ ДЛЯ ВИДОВ РОДА *PSEUDORAPHIDIOPHRYS*:

1. Наружные чешуйки парусовидной формы; крылья образуют стеблевидное впячивание вокруг проксимального конца стерны *P. veliformis*
- 1' Наружные чешуйки округлой, яйцевидной или овальной формы 2
2. Наружные чешуйки четко разделены на бесфактурную маргинальную часть и ребристую центральную *P. discoidea*
- 2' Бесфактурная маргинальная часть не выражена 3
3. Наружные чешуйки яйцевидные, 1,2–1,7 Ч 1,07 мкм *P. ovata*
- 3' Наружные чешуйки округлые или широко овальные, 3,1–3,5 мкм в диаметре *P. formosa*

1 (29). *P. formosa* (Dyrrschmidt, 1985) Mikrjukov, 1997 (рис. 20, А, Б)

Вasionym: *Acanthocystis formosa* Dyrrschmidt, 1985

Диагноз. Перипласт 10–15 мкм в диаметре, представлен двумя типами тангентальных чешуек. Наружные чешуйки почти округлые или овальные, 3,1–3,5 мкм в диаметре, с регулярно размещенными тонкими ребрами, расходящимися от стерны радиально к краям; стерна рудиментарна, присутствует в виде утолщенной темной линии; пространство, окружающее проксимальную часть стерны, вогнуто; базальное и латеральные крылья соединяются в почти округлые чешуйки.

Внутренние пластинчатые чешуйки 1,2–1,5 Ч 0,9–1,0 мкм, эллипсоидные или слегка асимметричные, тонкие, с центральным вдавливанием; вывернутые субмаргинальные части со слегка выгнутой каймой.

Пресноводный

Распространение: Чили (Dyrrschmidt, 1985), Австралия (Croome, 1987 б).

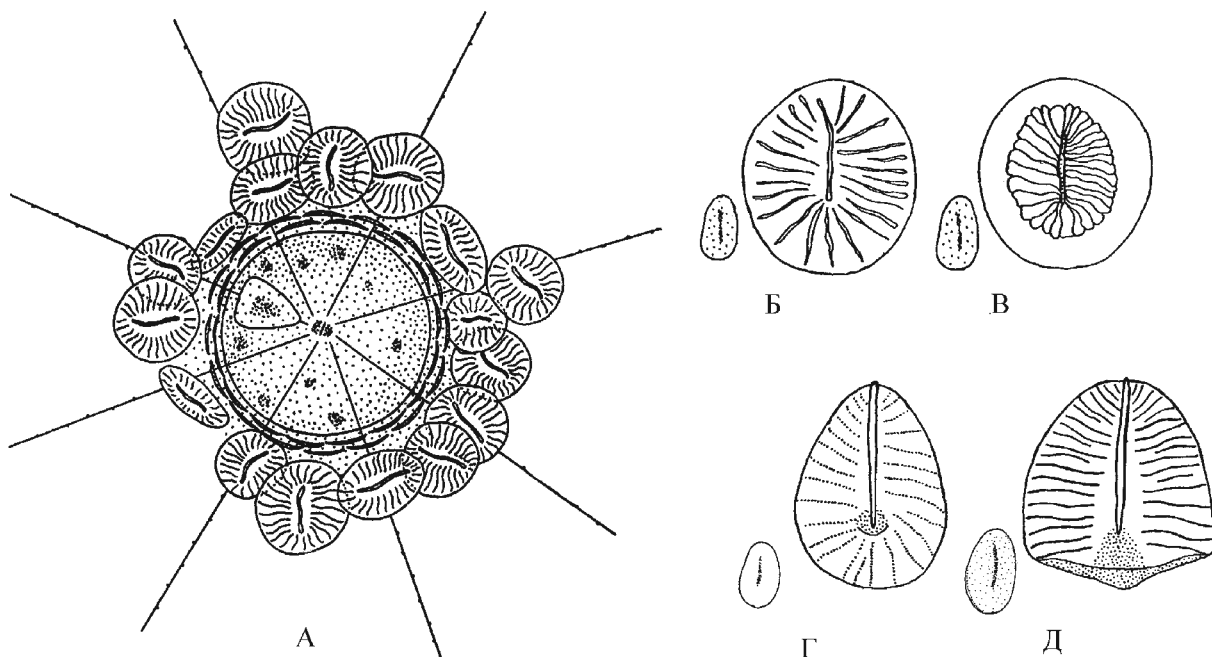


Рис. 20. Виды рода *Pseudoraphidiophrys*. А, Б – *P. formosa* (структура клетки и типы тангентальных чешуек); В – *P. discoidea*; Г – *P. ovata*; Д – *P. veliformis* (на рис. В, Г, Д представлены типы тангентальных чешуек перипласта); (рис. А, Б, В – по: Dyrrschmidt, 1985; рис. Г, Д – по: Dyrrschmidt, 1987; ревизия рода проведена в статье Микрюкова, 1997 б)

2 (30). *P. discoidea* (Дьггс Schmidt, 1985) Mikrjukov, 1997 (рис. 20, В)

Basionym: *Acanthocystis discoidea* Дьггс Schmidt, 1985

Диагноз. Перипласт 10–15 мкм в диаметре, представлен двумя типами тангентальных чешуек. Наружные чешуйки 3,4–4,1 мкм в диаметре, округлые или округло-овальные; разделены на бесфактурную маргинальную часть и ребристую центральную; стерна проявляется только как темная центральная линия, от которой к внутреннему краю темной полосы радиально расходятся ребра; слабое вдавливание на одном из концов стерны можно рассматривать как маркер базального конца.

Внутренние пластинчатые чешуйки малы, 1,1 Ч 0,6–0,75 мкм, овальные и тонкие, центральный гребень слегка приподнят над небольшими полями.

Пресноводный

Распространение: Чили (Дьггс Schmidt, 1985).

3 (31). *P. ovata* (Дьггс Schmidt, 1987) Mikrjukov, 1997 (рис. 20, Г)

Basionym: *Acanthocystis ovata* Дьггс Schmidt, 1987

Диагноз. Перипласт 5–10 мкм в диаметре, представлен двумя типами тангентальных чешуек. Наружные чешуйки 1,2–1,7 Ч 1,07 мкм, яйцевидные, с тонкими регулярно расположенными ребрами, расходящимися от стерны к наружной кайме; стерна слабо развита и заметна только как темная линия; пространство вокруг стерны слегка вогнуто; базальное и латеральные крылья формируют овальную форму чешуек.

Внутренние пластинчатые чешуйки эллиптические, 1,5 Ч 0,6 мкм, бесфактурные, за исключением узкой каймы и центрального утолщения.

Пресноводный

Распространение: Чили (Дьггс Schmidt, 1987 б).

4 (32). *P. veliformis* (Дьггс Schmidt, 1987) Mikrjukov, 1997 (рис. 20, Д)

Basionym: *Acanthocystis veliformis* Дьггс Schmidt, 1987

Диагноз. Перипласт 10–20 мкм в диаметре, представлен двумя типами тангентальных чешуек. Наружные чешуйки парусовидные; стерна редуцирована до короткого пологого ребра; латеральные крылья тянутся по всей длине стерны, достигая максимальной ширины в нижней трети чешуйки; отсюда, к проксимальному концу, они близко сходятся с базальным крылом, формируя короткий бесфактурный стебелек, иногда представленный в виде вогнутого впячивания вокруг проксимального конца стерны; латеральные крылья орнаментированы тонкими ребрами, перпендикулярно или косо расходящимися от ствола к наружному краю.

Внутренние пластинчатые чешуйки мелкие, 0,9–1,3 Ч 0,6–0,8 мкм, яйцевидные или, более редко, эллиптические; бесфактурны, за исключением аксиального утолщения, которое слегка приподнято на небольшом пространстве, с узкой периферической каймой.

Пресноводный

Распространение: Канада, Чили (Дьггс Schmidt, 1987 б).

Род 12. *Pterocystis* Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 21)

Диагноз. Центрохелидные солнечники, перипласт которых образован двумя типами эндогенных кремниевых элементов: тангентальными пластинчатыми чешуйками и радиальными (или субрадиальными) спикулами. Последние состоят из ствола и мембранного основания, на некотором расстоянии тянущегося вдоль ствола и часто у основания спикулы образующего стебелек. Мембранное основание четко не дифференцировано на базальное и латеральные крылья.

Состав: 10 видов

Типовой вид: *P. pteracantha* (Siemensma, 1981) Siemensma et Roijackers, 1988

КЛЮЧ ДЛЯ ВИДОВ РОДА *PTEROCYSTIS*:

1. Стерна (ствол) радиальных чешуек изогнута в проксимальной части и образует стеблевидное выпячивание (стебелек); сами чешуйки листо-, перо- или воронковидной формы

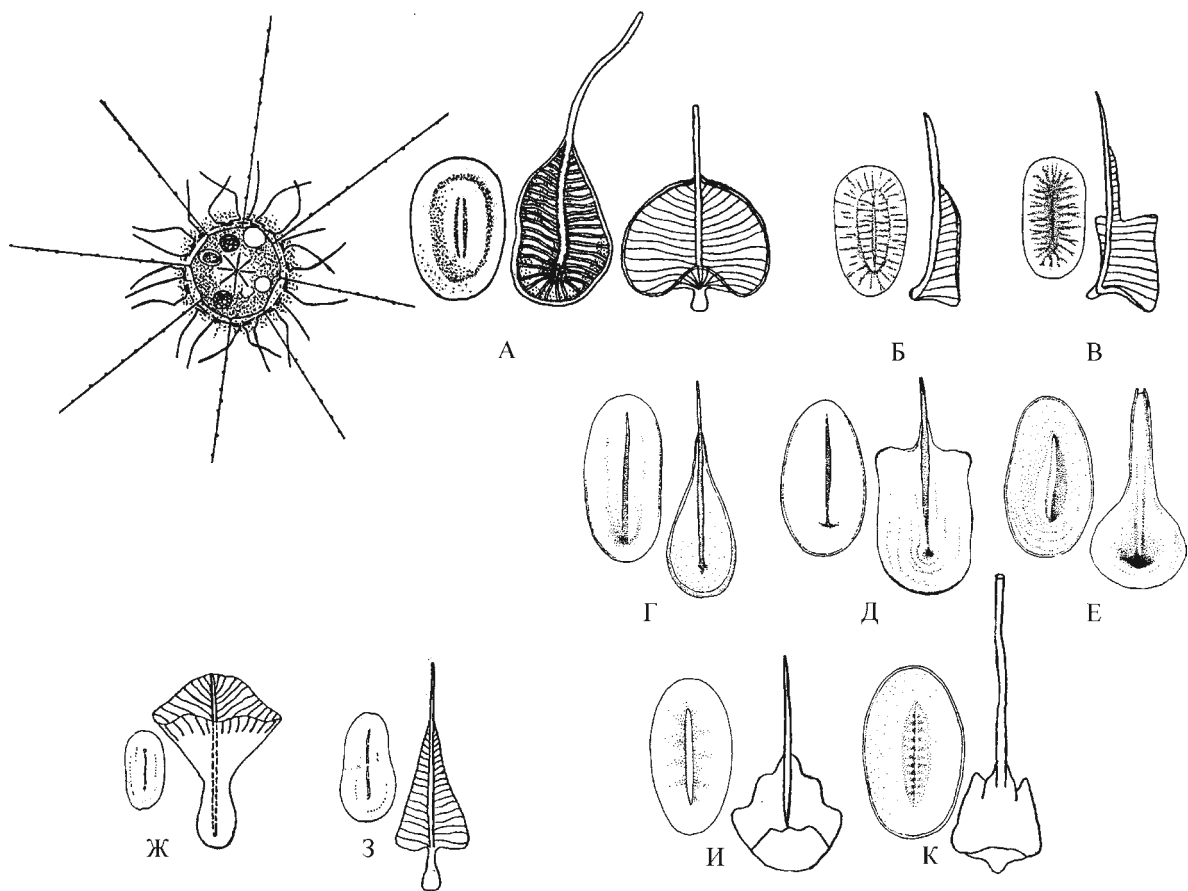


Рис. 21. Виды рода *Pterocystis*. А – *P. pteracantha* (общий вид клетки, пластинчатая чешуйка и спикула перипласта); Б – *P. striata*; В – *P. tropica*; Г – *P. pyriformis*; Д – *P. paliformis*; Е – *P. foliacea*; Ж – *P. pulchra*; З – *P. plumosa*; И – *P. pinnata*; К – *P. anapoda* (на рис. Б – К представлены пластинчатые чешуйки и радиальные спикулы перипласта); (рис. В, Г, Д, Е, Ж, З – по: Siemensma, 1991; рис. А, Б, И, К – по: Siemensma & Roijackers, 1988 а)

- 1' Стебелек не образуется..... 4
- 2. Наружные чешуйки листовидные; латеральные крылья резко сужаются у проксимального конца, формируя компактный стебелек *P. foliacea*
- 2' Наружные чешуйки воронко- или перовидные 3
- 3. Наружные чешуйки воронко- или чашевидные *P. pulchra*
- 3' Наружные чешуйки перовидные, имеют длинную крыловидную дистальную часть *P. plumosa*
- 4. Спикулы состоят из ствола, крепящегося к мембранному основанию; дифференцировка основания на базальное и латеральные крылья не выражена..... 5
- 4' Мембрановидное основание ствола вогнуто и в нем можно различить базальное и латеральные крылья 8
- 5. Пластинчатые чешуйки бесфактурны, за исключением аксиального утолщения..... 6
- 5' Пластинчатые чешуйки несут выраженную ребристую кайму 7
- 6. Ствол имеет плоское мембрановидное основание (напоминающее след “утиной лапы”), латеральные крылья не тянутся вдоль ствола спикулы; верхушки спикул усеченные *P. anapoda*
- 6' Основание ствола изогнуто и крепится к широкой мембране, формируя ковшевидную структуру; мембрана образует два латеральных крыла, тянущихся вдоль ствола и оканчивающихся субапикально; ствол заостряется к тупой верхушке *P. pinnata*

7. Ствол сужается к усеченной верхушке; базальная часть ствола вытянута в овальную мембрану, орнаментированную ребрами; основание ствола повернуто назад *P. pteracantha*
- 7' Верхушки спикул тупые; ствол сужается к основанию; проксимальная часть ствола несет яйцевидную мембрану с утолщенной маргинальной каймой и радиальными ребрами *P. striata*
8. Латеральные крылья плавно сужаются к верхушке ствола; основание ствола ковшевидно вогнуто и образует грушевидную структуру; дистальная часть ствола без латеральных крыльев *P. pyriformis*
- 8' Латеральные крылья более сложной формы 9
9. Спикулы лопатовидные; латеральные крылья резко сужаются в апикальной четверти, оканчиваясь субапикально; ствол с тупой верхушкой; крылья не несут ребер *P. paliformis*
- 9' Латеральные крылья базально прямоугольные, резко сужаются на середине ствола и оканчиваются субапикально; верхушка ствола острая; латеральные крылья орнаментированы ребрами *P. tropica*

1 (33). *P. pteracantha* (Siemensma, 1981) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 21, А)

Basionym: *Acanthocystis pteracantha* Siemensma, 1981

Диагноз. Клетки 8–15 мкм в диаметре; один тип спикул в перипласте. Спикулы 2,5–9,4 мкм в длину; ствол 0,26 мкм в диаметре, слегка сужается к верхушке; верхушка усеченная; базальная часть ствола вытягивается в овальную или практически округлую мембрану, 3,0–3,5 Ч 2,4–3,5 мкм, орнаментированную 50–80 радиальными ребрами, расходящимися от ствола; основание ствола повернуто назад, формируя вмятину.

Пластинчатые чешуйки 3,6–5,0 Ч 2,5–2,8 мкм, от удлинённых до эллиптических; окружены толстой каймой, 0,1 мкм; с обширной вдавленной центральной зоной.

Пресноводный

Распространение: Нидерланды (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 а).

2 (34). *P. striata* (Nicholls, 1983) Дьртсхmidt 1987 (рис. 21, Б)

Basionym: *Acanthocystis striata* Nicholls, 1983

Диагноз. Фиксированные клетки 7–10 мкм в диаметре; один тип спикул в перипласте. Спикулы полые, 3–7 мкм в длину, 0,12–0,20 мкм в диаметре, сужающиеся к тупым верхушкам; проксимальная часть несет яйцевидную мембрану с периферической утолщенной каймой – 0,02 мкм шириной; поверхность мембраны пересечена 20–40 радиальными ребрами (0,02 мкм шириной), соединяющими край мембраны с проксимальной половиной ствола; основание ствола изогнуто, что приводит к вмятию мембраны, формирующей ложковидную структуру.

Пластинчатые чешуйки эллиптические, около 1,4 Ч 2,2 мкм, с медиальным трубчатим утолщением на 2/3 длины чешуйки, 0,07 мкм шириной; их края обрамлены широкой утолщенной или изогнутой каймой, примерно на 1/2 ширины чешуйки и орнаментированы радиально расположенными ребрами 0,02 мкм шириной; сходные ребра соединяют медиальное утолщение и кайму.

Пресноводный

Распространение: Германия, Чили, Новая Зеландия (Дьртсхmidt, 1987 b), Канада (Nicholls, 1983), Австралия (Croome, 1986).

3 (35). *P. tropica* (Дьртсхmidt, 1987) Siemensma, 1991 (рис. 21, В)

Basionym: *Acanthocystis tropica* Дьртсхmidt, 1987

Сyn.: *A. tropica* ssp. *paucistriata* Дьртсхmidt, 1987

Диагноз. Перипласт 20–30 мкм в диаметре; один тип спикул. Спикулы 4–7 мкм в длину, согнуты в проксимальной части; ствол 0,19 мкм в диаметре, полый, резко сужающийся к верхушке; латеральные крылья проксимально прямоугольные, затем резко сужаются и оканчиваются субапикально; поперечные ребра развиты преимущественно в проксимальной части латеральных крыльев и на базальном крыле.

Пластинчатые чешуйки 2,1–2,7 Ч 1,2–1,5 мкм, эллиптические, орнаментированы четкими радиальными ребрами и незначительно выраженным медиальным утолщением.

Пресноводный

Распространение: Чили, Шри-Ланка (Dьrrschmidt, 1987 b).

4 (36). *P. pyriformis* (Dьrrschmidt, 1987) Siemensma, 1991 (рис. 21, Г)

Basionym: *Acanthocystis pyriformis* Dьrrschmidt, 1987

Диагноз. Перипласт 8–15 мкм в диаметре, с одним типом спикул. Спикулы почти грушевидные, 1,5–2,0 в длину; ствол 1,4 мкм в длину, 0,06 мкм в диаметре, полый, дистальная часть без крыльев и сужается к тупой верхушке; базальное и латеральные крылья формируют грушевидную структуру; крылья гладкие, их края немного загнуты внутрь; пространство вокруг основания ствола ковшевидно вогнуто.

Пластинчатые чешуйки эллиптические или яйцевидные, около 1,4–1,6 мкм, с узкой периферической каймой и центральным выпячиванием, иногда развитым как центральное утолщение.

Пресноводный

Распространение: Чили, Новая Зеландия (Dьrrschmidt, 1987 b).

5 (37). *P. paliformis* (Dьrrschmidt, 1987) Siemensma, 1991 (рис. 21, Д)

Basionym: *Acanthocystis paliformis* Dьrrschmidt, 1987

Диагноз. Перипласт 8–15 мкм в диаметре, с одним типом спикул. Спикулы около 4.5 мкм длиной, 2,3 мкм шириной, почти лопатовидные; ствол редуцирован до короткого пологого гребня различной ширины, оканчивается дистально тупой верхушкой; базальное и латеральные крылья узко окаймлены и, соединяясь, формируют лопатовидную форму спикулы; крылья идут почти параллельно по обе стороны ствола, а затем резко сужаются и оканчиваются субапикально; пространство у основания ствола вогнуто в полость.

Пластинчатые чешуйки 2,5 Ч 1,5 мкм, эллипсоидные или яйцевидные, тонкие и узко окаймленные; центральное утолщение рудиментарно развито и приподнято на небольшом поле.

Пресные, реже солоноватые воды

Распространение: Чили, Новая Зеландия (Dьrrschmidt, 1987 b), солоноватые воды: Финский залив Балтийского моря (6%: Vngs, 1992 b).

6 (38). *P. foliacea* (Dьrrschmidt, 1985) Siemensma, 1991 (рис. 21, Е)

Basionym: *Acanthocystis foliacea* Dьrrschmidt, 1985

Syn.: *A. foliacea* ssp. *elongata* Dьrrschmidt, 1987; *A. foliacea* ssp. *truncata* Dьrrschmidt, 1987

Диагноз. Перипласт мал (иногда редуцируется!!!), 10–20 мкм в диаметре; с одним типом спикул. Спикулы 2,2–6,9 мкм в длину, листовидные; ствол редуцирован до узкого гребня, на ТЭМ выглядит в виде темной линии между двумя широкими латеральными крыльями, развивающимися вдоль всего ствола и заостряющимися дистально в небольшие верхушки у терминальной части ствола; они расширяются к проксимальному концу, но на небольшом расстоянии от него резко сужаются, формируя компактный стебелек; более-менее горизонтальное вытягивание напротив ствола может быть рассмотрено как базальное крыло; крылья бесфактурные и гладкие, узко окаймленные; спикулы часто меньше, чем их пластинчатые чешуйки.

Пластинчатые чешуйки 2,5–3,1 Ч 1,8–2,0 мкм, эллипсоидные, иногда слегка изогнутые или с медиальной перетяжкой, тонкие и узко окаймленные; центральное утолщение видно иногда лишь в виде тонкой каймы.

Пресноводный

Распространение: Нидерланды (Siemensma, 1991), Чили, Новая Зеландия, Шри-Ланка (Dьrrschmidt, 1985, 1987 b), Япония ([как sp. №№ 15, 16] Takahashi, 1959), Австралия (Croome, 1987 b).

7 (39). *P. pulchra* (Dьrrschmidt, 1985) Siemensma, 1991 (рис. 21, Ж)

Basionym: *Acanthocystis pulchra* Dьrrschmidt, 1985

Диагноз. Перипласт 20–30 мкм в диаметре, с одним типом спикул. Спикулы довольно многочисленны, 3,0–4,0 мкм в длину и максимально 3,1–3,8 мкм в ширину, воронковидные или чашечковидные; ствол редуцирован до узкого темного гребня, возможно полого, так как не имеет плотного содержимо-

го; латеральные крылья тянутся вдоль всей длины ствола, достигая максимальной ширины на середине; отсюда к проксимальному концу они близко сходятся с базальным крылом, и, несколько сужаясь, формируют бесфактурный полый стебелек, который может быть длинным и тонким или коротким и пеньковидным; дистальная часть спикеры различной длины; обычно фронтальная часть короче и несколько изогнута наружу, тыльная часть прямее, достигая максимальной длины около дистального конца ствола; латеральные крылья орнаментированы тонкими ребрами, расходящимися от ствола.

Пластинчатые чешуйки 3,0–3,3 Ч 1,7–2,0 мкм, от яйцевидных до эллипсоидных, иногда асимметричные; тонкие и слабо вогнуты в центральной части, окаймлены слабо выгнутой каймой; бесфактурны, центральный гребень выглядит только как темная линия.

Пресноводный

Распространение: Чили (Dyrrschmidt, 1985), Новая Зеландия (Dyrrschmidt, 1987 b).

8 (40). *P. plumosa* (Dyrrschmidt, 1987) Siemensma, 1991 (рис. 21, 3)

Basionym: *Acanthocystis plumosa* Dyrrschmidt, 1987

Диагноз. Перипласт 20–30 мкм в диаметре, с одним типом спикер. Спикеры 7–12 мкм длиной, перовидные; ствол 0,01 мкм в диаметре, цилиндрический, полый, с тупой или резко усеченной верхушкой; латеральные крылья тянутся на две трети длины ствола, достигая максимальной ширины в его нижней части; отсюда, по направлению к проксимальному концу, они близко сходятся с базальным крылом и, после значительного сужения, формируют бесфактурный стебелек; базальная часть стебелька стопообразная; латеральные крылья орнаментированы тонкими ребрами, перпендикулярно или косо расходящимися от ствола к наружному концу.

Пластинчатые чешуйки 3,0–3,7 Ч 1,9–2,1 мкм, яйцевидные или эллиптические, иногда асимметричные, тонкие, с глубоко вогнутой центральной частью, с узкой каймой; аксиальное утолщение слегка приподнято по направлению к меньшему концу чешуйки.

Пресноводный

Распространение: Чили (Dyrrschmidt, 1987 b).

9 (41). *P. pinnata* (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 21, И)

Basionym: *Acanthocystis pinnata* Nicholls, 1983

Диагноз. Фиксированные клетки 5–10 мкм в диаметре; в перипласте один тип спикер. Спикеры 3,5–6,0 мкм длиной, полые, 0,13–0,20 мкм в диаметре (в середине), сужаются к тупо оканчивающейся верхушке; основание крепится к широкой мембране, образующей две латеральных лопасти, заостряющиеся дистально вдоль ствола, а затем оканчивающиеся субапикально; основание ствола изогнуто, создавая вмятость в мембране и ковшеобразную структуру в основании спикеры.

Пластинчатые чешуйки эллиптические, 1,3–1,7 Ч 2–2,5 мкм, каждая с хорошо выраженным ребром (0,1–0,2 Ч 1–1,4 мкм), сужающимся к обоим концам и занимающим медиальную половину—две трети продольной оси чешуйки.

Пресноводный

Распространение: Швеция (Siemensma & Roijackers, 1988 a), Канада (Nicholls, 1983), Чили, Новая Зеландия, Малайзия (Dyrrschmidt, 1987 b).

10 (42). *P. anapoda* Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 21, К)

Диагноз. Тело клетки 12 мкм в диаметре; один тип спикер в перипласте. Спикеры 6,5–10,6 мкм длиной; ствол 0,21–0,26 мкм в диаметре, цилиндрический, полый, с тупой верхушкой; проксимальная часть сильно изогнута; ствол имеет мембранное основание, разделенное на два крыла; основание 2,4–3,0 Ч 1,6–2,5 мкм; его трапециевидная форма напоминает след «утиной лапы»; латеральные крылья имеют слегка загнутую полосу, расширяющуюся дистально; верхняя поверхность базальной мембраны гладкая, нижняя имеет слабо выраженные радиальные ребра; мембраны некоторых спикер имеют слабо развитое базальное вдавливание.

Пластинчатые чешуйки 3,8–4,1 Ч 1,8–2,8 мкм, широко эллиптические или овальные, имеют центральное вдавливание с одним продольным гребнем или несколькими радиальными; поверхность пластинчатых чешуек гладкая, с небольшой маргинальной каймой.

Пресные и морские воды

Распространение: пресные воды: Нидерланды (Siemensma & Roijackers, 1988 a), морские воды: Ла-Манш (Tong, 1994).

Род 13. *Raineriophrys* nom. n. Mikrjukov, 2001 (рис. 22)

Диагноз. Центрохелидные солнечники, перипласт которых образован двумя типами эндогенных кремниевых элементов: тангентальными пластинчатыми чешуйками и радиальными (или субрадиальными) спикулами. Последние состоят из четко выраженного ствола с тянущимися на некотором протяжении вдоль него латеральными крыльями, а также перпендикулярного ему базального крыла, образующего основание спикулы.

Состав: 8 видов

Типовой вид: *R. erinaceoides* (Petersen et Hansen, 1960) Mikrjukov, 2001

КЛЮЧ ДЛЯ ВИДОВ РОДА *RAINERIOPHRYS*:

1. Базальное крыло образует сердцевидное основание спикулы 2
- 1' Спикулы иные 3
2. Ствол сильно изогнут в проксимальной части; вдоль всей его длины тянутся два латеральных крыла, орнаментированных небольшим количеством мелких зубчиков *R. echinata*

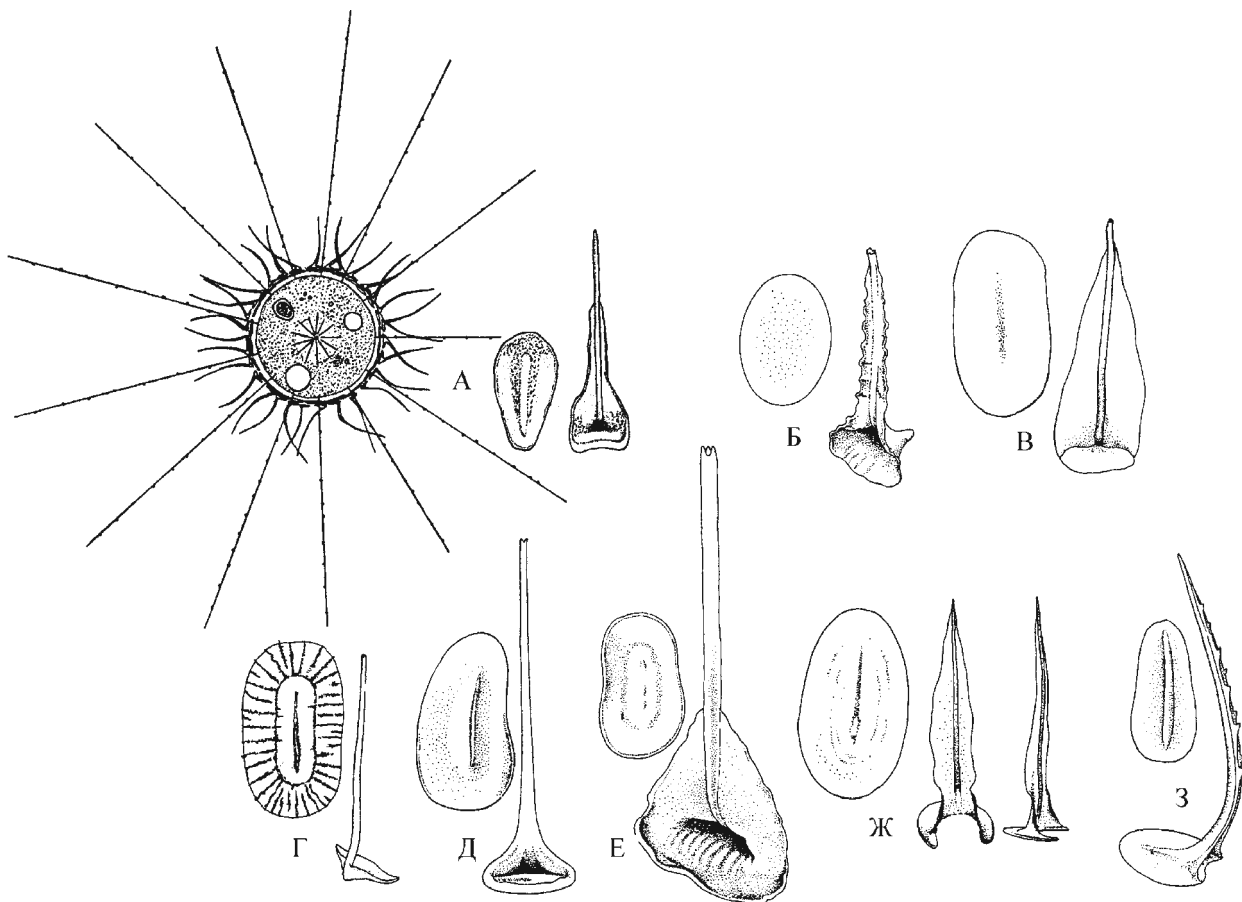


Рис. 22. Виды рода *Raineriophrys*. А – *R. erinaceoides* (структура клетки, пластинчатая чешуйка и спикула); Б – *R. kilianii*; В – *R. pteromorphos*; Г – *R. latimarginalis*; Д – *R. raineri*; Е – *R. fortisca*; Ж – *R. scaposa*; З – *R. echinata* (на рис. Б – З показаны пластинчатые чешуйки и спикулы перипласта); (рис. А – З – по: Siemensma, 1991). Новое название рода *Raineriophrys* предложено в статье Mikrjukov, 2001 вместо рода *Raineria*

- 2' Ствол прямой; латеральные крылья монотонно сужаются вдоль ствола и лишены зубчиков *R. scaposa*
3. Латеральные крылья тянутся вдоль ствола не меньше, чем на его базальную треть 4
- 3' Латеральные крылья развиты только в проксимальной части спикулы, где вместе с базальным крылом они образуют треугольную или ковшевидную полость 6
4. Латеральные крылья, монотонно сужаясь, тянутся по всей длине ствола; ствол усечен; базальное крыло прямоугольное *R. pteromorphos*
- 4' Латеральные крылья заметно не достигают верхушки спикулы 5
5. Ствол на две трети несет латеральные крылья, расположенные V-образно к стволу и базальному крылу; верхушки спикул резко усечены *R. kilianii*
- 5' Латеральные крылья тянутся на базальную треть ствола; верхушки спикул острые *R. erinaceoides*
6. Спикулы вдвое больше диаметра клетки; базальное крыло имеет заметную ребристость; ствол оканчивается тупо 3–10 маргинальными зубцами *R. fortisca*
- 6' Базальное крыло не несет ребер 7
7. Ствол оканчивается тупой верхушкой с двумя зубцами; треугольная полость в основании спикул часто редуцируется в узкую щель; пластинчатые чешуйки без ребристой каймы *R. raineri*
- 7' Спикулы ложковидной формы; ствол резко усечен; пластинчатые чешуйки имеют развитую ребристую кайму, окружающую центральное впячивание *R. latimarginalis*

1 (43). *R. erinaceoides* (Petersen et Hansen, 1960) comb. n. Mikrjukov, 2001 (рис. 22, А)

Basionym: *Acanthocystis erinaceoides* Petersen et Hansen, 1960

Диагноз. Клетки 23,5 мкм в диаметре; перипласт представлен одним типом спикул. Спикулы 6,3–9,4 мкм в длину, слегка изогнуты и сужаются к острой верхушке; основание представлено базальным крылом, 1,7 Ч 0,7–1,1 мкм, расположенным под прямым углом к стволу, и двумя V-образно тянущимися латеральными крыльями, не достигающими половины длины ствола.

Пластинчатые чешуйки яйцевидные, 4,2–5,6 Ч 2,1–2,5 мкм, с аксиальным гребнем.

Пресные и солоноватые воды

Распространение: Дания (Petersen & Hansen, 1960), Германия (Bardele, 1976, 1977 b), Нидерланды (Siemensma, 1981), Центральная Россия (Mikrjukov, 1993 b), Крым (Микрюков, 1999 a), Эстония (Mikrjukov, 1993 a), Канада (Nicholls, 1983), Чили, Шри-Ланка (Dьrrschmidt, 1985, 1987 b), Австралия (Croome, 1986); в солоноватых водах: Финский залив Балтийского моря (6‰: Vnrs, 1992 b), Мурманская область (озеро, 6‰: Mikrjukov, 2001).

2 (44). *R. kilianii* (Dьrrschmidt, 1987) comb. n. (рис. 22, Б)

Basionym: *Acanthocystis kilianii* Dьrrschmidt, 1987

Диагноз. Клетки около 14 мкм в диаметре; в перипласте один тип спикул. Спикулы 5–10 мкм в длину, заметно изогнуты в проксимальной четверти длины; ствол полый, 0,23 мкм в диаметре, резко усечен под прямым углом, в базальной части образует лопатовидную структуру благодаря крыльям; два латеральных крыла расположены V-образно по отношению к стволу и базальному крылу, находящемуся между вентральными частями латеральных крыльев; латеральные крылья имеют длину 4,8–8,0 мкм и занимают две трети длины ствола, сужаясь к дистальному концу.

Пластинчатые чешуйки яйцевидные или эллиптические, 2,6–4,3 Ч 2,1–3,2 мкм, бесфактурные, за исключением аксиального утолщения.

Пресноводный

Распространение: Нидерланды, Швеция (Siemensma & Roijackers, 1988 a), Чили (Dьrrschmidt, 1987 b), Австралия (Croome, 1987 b; Mikrjukov & Patterson, 2002).

3 (45). *R. pteromorphos* (Dьrrschmidt, 1987) comb. n. (рис. 22, В)

Basionym: *Acanthocystis pteromorphos* Dьrrschmidt, 1987

Диагноз. Перипласт 10–20 мкм в диаметре, с одним типом спикул. Спикулы 2–2,5 мкм длиной;

ствол 0,09 мкм в диаметре, слегка изогнут и полый; верхушка резко усечена под прямым углом; латеральные крылья, до 0,4 мкм шириной, расположены под углом 180°, сужаются дистально и оканчиваются субапикально; горизонтально направленные ребра нерегулярны; базальное крыло прямоугольное и гладкое.

Пластинчатые чешуйки около 2,1 Ч 1,2 мкм, эллиптические, бесфактурные, за исключением слабо выраженного аксиального утолщения.

Пресноводный

Распространение: Чили (Dьrrschmidt, 1987 b).

4 (46). *R. latimarginalis* (Dьrrschmidt, 1987) comb. n. (рис. 22, Г)

Basionym: *Acanthocystis latimarginalis* Dьrrschmidt, 1987

Диагноз. Перипласт 25 мкм в диаметре с одним типом спикул. Спикулы 3–4 мкм в длину, ложковидные; ствол 0,1 мкм в диаметре, цилиндрический, не сужающийся, апикально мелко зазубрен или резко усечен; проксимально несет два латеральных крыла почти V-образно к основной оси ствола, и базальное крыло, которое расположено между вентральными краями латеральных крыльев; проксимальная часть ствола слегка выгнута.

Пластинчатые чешуйки эллиптические или яйцевидные, 2–2,5 Ч 1,3–1,6 мкм, окружены широкой радиально исчерченной каймой, которая достигает максимальной толщины у внутреннего края чешуйки.

Пресноводный

Распространение: Шри-Ланка, Малайзия (Dьrrschmidt, 1987 b).

5 (47). *R. raineri* (Siemensma et Roijackers, 1988) comb. n. (рис. 22, Д)

Basionym: *Pterocystis raineri* Siemensma et Roijackers, 1988

Диагноз. Клетки 12 мкм в диаметре; с одним типом спикул в перипласте. Спикулы 3,5–7,1 мкм длиной; ствол цилиндрический, прямой или изогнутый, слегка заостряющийся к тупой верхушке, несущей два зубца; базальная часть ствола изогнута и крепится к более-менее округлой базальной пластинке, 0,43–0,86 мкм в диаметре; латерально базальная пластинка соединена с проксимальной частью ствола двумя крыльями, так что иногда образуется треугольная полость, часто редуцирующаяся в узкую щель.

Пластинчатые чешуйки овальные или слегка удлиненные, 2,3–2,8 Ч 1,3–1,8 мкм, тонкие и плоские; центральная часть образует продольный желобок, около 0,08 мкм шириной.

Пресноводный

Распространение: Нидерланды (Siemensma & Roijackers, 1988 a).

6 (48). *R. fortasca* (Nicholls, 1983) comb. n. (рис. 22, Е)

Basionym: *Acanthocystis fortasca* Nicholls, 1983

Syn.: *A. pantopodeoides* Nicholls, 1983; *A. cuneiformis* Dьrrschmidt, 1985

Диагноз. Клетки 9–15 мкм в диаметре; один тип спикул в перипласте. Спикулы относительно длинные, 7,5–24 мкм; ствол 0,15–0,40 мкм в диаметре, полый и цилиндрический, оканчивается тупо, с 3–10 маргинальными зубцами разного размера; проксимальные концы крепятся к широкой тонкой мембране яйцевидной формы, орнаментированной 13–22 волнообразными субпараллельными ребрами; основание ствола изогнуто в центральной части мембраны, образуя ковшевидное вдавливание.

Пластинчатые чешуйки эллиптические 2,2–4,7 Ч 1,1–3,0 мкм, бесфактурные, за исключением маргинальной каймы и слабо выраженного медиального утолщения.

Пресные, реже солоноватые воды

Распространение: Германия (Dьrrschmidt, 1985), Нидерланды (Siemensma, 1991), Россия (Mikrjukov, 1993 b), Канада (Nicholls, 1983), Чили (Dьrrschmidt, 1985), Аргентина ([как *A. pantopodeoides*] Vigna, 1988), Япония ([как sp. № 14] Takahashi, 1959), Австралия (Croome, 1986); в солоноватых водах: Финский залив Балтийского моря (6 %: Vуrs, 1992 b).

7 (49). *R. scaposa* (Dьггсhmidt, 1987) comb. n. (рис. 22, Ж)

Basionym: *Acanthocystis scaposa* Dьггсhmidt, 1987

Диагноз. Перипласт около 10 мкм в диаметре, с одним типом спикул. Спикулы 1,1–7,2 мкм длиной; ствол узкий, не трубчатый, сужающийся к тупой верхушке; два латеральных крыла около 0,08 мкм шириной тянутся от базальной пластины вдоль всей длины ствола, постепенно сужаются к дистальному концу ствола; базальная пластинка сердцевидная, окружена узкой периферической каймой.

Пластинчатые чешуйки 1,2–1,5 Ч 0,6–0,8 мкм, бесфактурные, за исключением слабо развитого осевого утолщения.

Пресноводный

Распространение: Чили, Шри-Ланка (Dьггсhmidt, 1987 а).

8 (50). *R. echinata* (Rainer, 1968) comb. n. (рис. 22, З)

Basionym: *Acanthocystis echinata* Rainer, 1968

Диагноз. Перипласт, 14–31 мкм в диаметре, представлен одним типом спикул. Спикулы 20–30 мкм в длину, их ствол сильно изогнут, субцентрично присоединен к более-менее сердцевидной мембране; к базальной части ствола крепятся два небольших треугольных латеральных крыла; оба крыла тянутся вдоль всей длины ствола в виде узких полос, орнаментированных небольшим количеством острых зубчиков.

Пластинчатые чешуйки удлинено овальные, 4,7–8,0 Ч 2,2–3,0 мкм; верхняя поверхность слегка выпуклая, нижняя – вогнутая, с продольным стержневидным выпячиванием; поверхность гладкая.

Пресноводный

Распространение: Германия (Rainer, 1968), Нидерланды (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 а).

Род 14. *Choanocystis* Penard, 1904 (рис. 23)

Диагноз. Центрохелидные солнечники, перипласт которых представлен двумя типами эндогенных кремниевых элементов: тангентальными пластинчатыми чешуйками и радиальными спикулами; спикулы цилиндрические, сидят более-менее эксцентрично в основании выемки или надреза сердцевидной базальной пластинки.

Состав: 13 видов

Типовой вид: *C. lepidula* Penard, 1904

КЛЮЧ ДЛЯ ВИДОВ РОДА *CHOANOCYSTIS*:

1. Спикулы оканчиваются острой верхушкой *C. (pelagica)* 2
- 1' Спикулы оканчиваются иначе 4
2. Стволы спикул изогнуты к базальным пластинкам *C. pelagica*
- 2' Стволы спикул прямые и изогнуты от базальных пластинок 3
3. Стволы спикул прямые, реже изогнуты от базальных пластинок; пластинчатые чешуйки гантелевидные, с сильной медиальной перетяжкой *C. kareliensis*
- 3' Стволы спикул прямые; пластинчатые чешуйки изогнуты, со стержневидным аксиальным утолщением *C. ebelii*
4. Верхушки спикул усечены под прямым углом *C. (lepidula)* 5
- 4' Верхушки спикул разветвленные 13
5. Верхушки спикул несут кайму из некоторого количества маргинальных зубцов 7
- 5' Маргинальные зубцы на верхушках спикул отсутствуют 6
6. Стволы спикул не сужаются; края базальных пластинок загнуты кверху; пластинчатые чешуйки с аксиальным ребром *C. lepidula*
- 6' Стволы спикул сужаются к верхушкам; края базальных пластинок прямые; пластинчатые чешуйки бесфактурные *C. rossica*
7. Проксимальные части стволы спикул несут многочисленные проксимальные выросты и папиллы 8

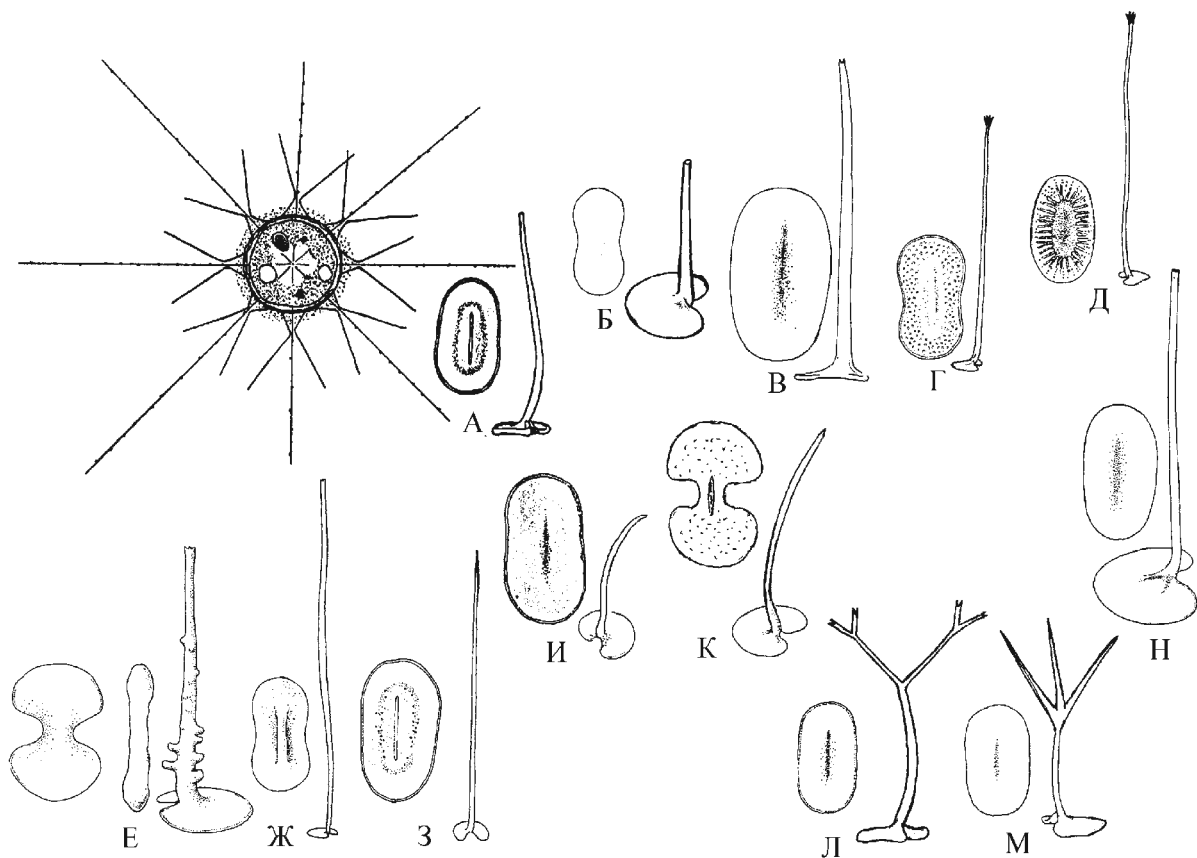


Рис. 23. Виды рода *Choanocystis*. А – *C. lepidula* (строение клетки, пластинчатая чешуйка и спикула); Б – *C. rossica*; В – *C. perpusilla*; Г – *C. rotoairense*; Д – *C. rhytidus*; Е – *C. aculeata*; Ж – *C. pantopoda*; З – *C. ebelii*; И – *C. pelagica*; К – *C. kareliensis*; Л – *C. bicornioides*; М – *C. malyutini*; Н – *C. rotundata* (на рис. Б – Н показаны варианты пластинчатых чешуек и спикул перипласта); (рис. А, В, Д, Е, Ж, Н – по: Siemensma, 1991; рис. Г – по: Дьггс Schmidt, 1987; рис. Б, Л, М – по: Микрюков, 1995 б; рис. И, К – по: Микрюков, 1994 а; рис. З – по: Микрюков, 1997 б)

- 7' Выросты и папиллы отсутствуют 9
- 8. Спикулы короче диаметра тела, заметно сужаются *C. aculeata*
- 8' Спикулы почти вдвое превышают диаметр тела, не сужаются *C. pantopoda*
- 9. Верхушки спикул несут 12–20 мелких зубчиков *C. rotundata*
- 9' Зубчиков на верхушках спикул не больше шести 10
- 10. Верхушки спикул несут 2–4 (обычно 4) маргинальных зубца, слегка сужаются; пластинчатые чешуйки орнаментированы радиальными складками *C. rhytidus*
- 10' Радиальные складки на пластинчатых чешуйках отсутствуют 11
- 11. Края базальных пластинок спикул загнуты вверх; спикулы не сужаются, их верхушка несет четыре маргинальных зубца; пластинчатые чешуйки орнаментированы заметным аксиальным ребром *C. rotoairense*
- 11' Края базальных пластинок прямые; пластинчатые чешуйки бесфактурны 12
- 12. Спикулы почти вдвое превышают диаметр тела, слегка сужаются; их верхушка несет 4–6 маргинальных зубцов *C. pantopoda*
- 12' Спикулы заметно сужаются и короче диаметра тела; их верхушки несут 1–4 (обычно 2) маргинальных зубца *C. perpusilla*
- 13. Верхушки спикул ветвятся дихотомически *C. (bicornioides)*
- 13' Спикулы распадаются на верхушке на три мощных рога (фурки) неравной длины *C. (malyutini)*

I. *C. (lepidula)* Mikrjukov, 1997

Диагноз. Виды рода *Choanocystis* с усеченными верхушками спикул, обычно несущими маргинальные зубцы.

Состав: 8 видов

1 (51). *C. lepidula* (Penard, 1904) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 23, А)

Диагноз. Клетки 10–14 мкм в диаметре; перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы 7,1–9,5 мкм длиной, цилиндрические, 0,22 мкм в диаметре, с усеченной верхушкой, лишенной каких-либо маргинальных зубцов; ствол проксимально наклонен, сидит в основании выемки базальной пластинки; последняя 1,7–1,8 мкм в диаметре и имеет загнутые вверх края, 0,1 мкм в высоту, вытянутые на некотором расстоянии вдоль ствола.

Пластинчатые чешуйки 4,2–5,2 Ч 2,3 мкм, овальные или удлинённые, с центральным вдавливанием; центральное пространство орнаментировано нерегулярно расположенными гранулами; имеется узкое продольное ребро.

Пресноводный

Распространение: Швейцария (Penard, 1904), Германия (Rainer, 1968), Голландия (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 а).

2 (52). *C. rossica* Mikrjukov, 1995 comb. n. (рис. 23, Б)

Basionym: *C. lepidula* ssp. *rossica* Mikrjukov, 1995

Диагноз. Клетки 14–26 мкм в диаметре; перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы 3–7 мкм в длину; стволы полые, цилиндрические, в среднем 0,5 мкм в диаметре у основания, сужающиеся постепенно вдоль всей длины в направлении усеченных верхушек, не несущих маргинальных зубцов; базальные пластинки сердцевидные, с прямыми краями.

Пластинчатые чешуйки от эллиптических до удлинённых, в среднем 3,0 Ч 1,7 мкм, обычно с более или менее хорошо выраженными медиальными перетяжками; чешуйки плоские, бесфактурные.

Пресноводный

Распространение: Саратовское водохранилище ([как *C. rotundata*] Mikrjukov, 1993 б), Эстония (Микрюков, 1995 б).

3 (53). *C. perpusilla* (Petersen et Hansen, 1960) Siemensma, 1991 (рис. 23, В)

Basionym: *Acanthocystis perpusilla* Petersen et Hansen, 1960

Syn.: *Acanthocystis cordiformis* ssp. *parvula* Дьрршмидт, 1987

Диагноз. Клетки 7–9 мкм в диаметре; перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы 2–4,5 мкм длиной; ствол короткий прямой, цилиндрический, около 0,9 мкм в диаметре, с двумя (иногда 3–4) зубчиками на верхушках.

Пластинчатые чешуйки овальные, 2,5 Ч 1,7 мкм, бесфактурные.

Пресные, солоноватые и морские воды

Распространение: Дания (Petersen & Hansen, 1960), Нидерланды (Siemensma, 1981), Канада ([как *A. myriospina*] Nicholls, 1983), Чили (Дьрршмидт, 1985), Шри-Ланка ([как *A. cordiformis* ssp. *parvula*] Дьрршмидт, 1987 а); в морских и солоноватых водах: морской планктон Антарктики (S= 35%: Croome et al., 1987), Финский залив Балтийского моря (S~6%: Viers, 1992 б), северная Атлантика (седименты на глубине 20 м; S~35 %: Patterson et al., 1993).

4 (54). *C. rotoairense* (Дьрршмидт, 1987) Mikrjukov, 1995 (рис. 23, Г)

Basionym: *Acanthocystis rotundata* ssp. *rotoairense* Дьрршмидт, 1987

Syn.: *Choanocystis perpusilla* ssp. *heterospina* Mikrjukov, 1993

Диагноз. Перипласт 38–50 мкм в диаметре (клетки 10–15 мкм), представлен пластинчатыми чешуйками и одним или двумя размерными типами спикул. Спикулы 14–18 мкм длиной, с несужающимся цилиндрическим стволом, оканчивающимся усеченной верхушкой, несущей четыре маргинальных зубца. Некоторые изоляты демонстрируют спикулы двух размеров, длинные вдвое превосходят по длине короткие.

Пластинчатые чешуйки 4,5–5,0 Ч 2,5–3,0 мкм, овальные, бесфактурные.

Пресные, солоноватые и морские воды

Распространение: Новая Зеландия (Dьrtschmidt, 1987 а), Карелия (Микрюков, 1995 б; Mikrjukov, 2001), Эстония ([как *Acanthocystis* sp.] Jacobson, 1928; [как *C. perpusilla* ssp. *heterospina*] Mikrjukov, 1993 а); в морских и солоноватых водах: Балтийское море (S~6%: Vуrs, 1992 б; S~10%: Мьльников, перс. сообщ.), Черное море (S~18%: Микрюков, 1995 б, 1999 а), океанические воды Антарктики (S= 35 %: Tong et al., 1997; Elbгdchter, pers. com.).

5 (55). *C. rhytidus* (Dьrtschmidt, 1987) Siemensma, 1991 (рис. 23, Д)

Basionym: *Acanthocystis rhytidus* Dьrtschmidt, 1987

Syn.: *Acanthocystis granulata* Dьrtschmidt, 1987; *A. pertusa* Dьrtschmidt, 1987

Диагноз. Перипласт 35–40 мкм в диаметре (клетки 10–15 мкм), представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы 9–12 мкм длиной; стволы 0,19 мкм в диаметре, цилиндрические, слегка сужающиеся; их дистальные концы усечены и несут 2–4 тонких зубца; базальные пластинки сердцевидные, 1,3 мкм в диаметре.

Пластинчатые чешуйки 3,8–4,0 Ч 2,2–2,6 мкм, эллиптические или грушевидные; орнаментированы радиально расположенными разветвляющимися бороздами различной длины; аксиальное утолщение и маргинальная кайма гладкие.

Пресноводный

Распространение: Чили, Шри-Ланка, Новая Зеландия (Dьrtschmidt, 1987 а), Австралия (Крум, Микрюков, 2000).

6 (56). *C. aculeata* (Hertwig et Lesser, 1874) Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 23, Е)

Basionym: *Acanthocystis aculeata* Hertwig et Lesser, 1874

Syn.: *Acanthocystis serrata* Nicholls, 1983

Диагноз. Перипласт 23–60 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы 3,5–15 мкм длиной, полые, слегка наклоненные или прямые, незначительно заостряются к верхушке, которая орнаментирована 5–11 простыми или раздвоенными зубцами; проксимальная часть ствола может нести несколько или много выростов, более-менее пальцевидных, иногда раздвоенных; спикулы сидят эксцентрично, редко центрально, в основании более-менее глубокого выреза сердцевидной базальной пластинки; последняя 2,0–3,2 мкм в диаметре; во многих случаях острия вырезов покрывают друг друга.

Пластинчатые чешуйки 3,8–12,9 мкм в длину и крайне различны по форме (от стержневидных до грушевидных, в оригинальном диагнозе они удлиненные и вытянутые).

Пресные, реже морские воды

Распространение: Германия (Hertwig & Lesser, 1874; Schaudinn, 1896 б; Schulz, 1961; Bardele, 1977 а), Швейцария (Penard, 1889, 1901, 1904), Нидерланды (Hoogenraad & De Groot, 1935; Siemensma, 1981), Швеция (Siemensma & Roijackers, 1988 а), Центральная Россия, Карелия (Mikrjukov, 1993 б, 2001), Эстония (Jacobson, 1928; Mikrjukov, 1993 а), Канада (Nicholls, 1983), Чили (Thomasson, 1963; Dьrtschmidt, 1985), Аргентина (Thomasson, 1963; Vigna, 1988), Малайзия (Schewiakoff, 1893), Австралия (Stoome, 1986); в морских и солоноватых водах: Балтийское море (S=10%: Мьльников, перс. сообщ.; Gamburger, 1913), Каттегат (S= 22%: Vуrs, 1992 а), Средиземное море ([как *Acanthocystis* sp.] Golemanski, 1976), побережье Алабамы (S= 20%: Jones, 1974).

7 (57). *C. pantopoda* (Penard, 1904) Siemensma, 1991 (рис. 23, Ж)

Basionym: *Acanthocystis pantopoda* Penard, 1904

Syn.: *Acanthocystis cordiformis* Dьrtschmidt, 1987

Диагноз. Перипласт 60–70 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы прямые или слегка изогнутые, 25–30 мкм длиной, слегка сужающиеся к зубчатому краю с 4–6 треугольными зубцами; ствол цилиндрический, полый, стороны нерегулярно утолщены (до 0,5 мкм), основание иногда с кремневыми выростами; основание эксцентрично сидит на сердцевидной базальной пластинке, 0,5 мкм в диаметре.

Пластинчатые чешуйки бесфактурные, удлиненно эллиптические, с четкой медиальной перетяжкой.

Пресноводный

Распространение: Швейцария (Penard, 1904), Германия (Rainer, 1968), Нидерланды (Siemensma, 1981), Карелия (Микрюков, 1995 б; Mikrjukov, 2001), Чили, Шри-Ланка, Новая Зеландия ([частично как *A. cordiformis*] Dьrrschmidt, 1987 а).

8 (58). *C. rotundata* (Nicholls, 1983) Dьrrschmidt, 1987 (рис. 23, Н)

Basionym: *Acanthocystis rotundata* Nicholls, 1983

Диагноз. Перипласт 16–34 мкм (клетки 10 мкм) в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы 3–12 мкм длиной, обычно слегка изогнуты в проксимальной 1/4–1/2 их длины; ствол полый, 0,12–0,2 мкм в диаметре, сидит эксцентрично в основании выемки яйцевидной или округлой базальной пластинки; последняя 1–1,3 мкм в диаметре, с маргинальной каймой; верхушка ствола усечена под прямым углом, не сужается, несет 12–20 мелких закругленных зубцов около 0,015 мкм высотой.

Пластинчатые чешуйки эллиптические, 2,5–3,5 Ч 1,5–2,5 мкм, бесфактурны, за исключением центрального гребня, занимающего две трети длины чешуйки с максимальным возвышением в центральной части до 0,15 мкм.

Пресноводный

Распространение: Канада (Nicholls, 1983), Чили, Малайзия, Шри-Ланка, Новая Зеландия (Dьrrschmidt, 1987 а).

II. *C. (pelagica)* Mikrjukov, 1997

Диагноз. Виды рода *Choanocystis* с остро или тупо оканчивающимися верхушками спикул.

Состав: 3 вида

9 (59). *C. ebelii* (Wujek et Elsner, 1992) Mikrjukov, 1997 (рис. 23, 3)

Basionym: *Pterocystis ebelii* Wujek et Elsner, 1992

Диагноз. Перипласт 20–45 мкм в диаметре; представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы 9,7–14,1 мкм длиной; стволы полые, 0,3–0,6 мкм в диаметре у основания и сужаются до 0,2–0,35 мкм под острой верхушкой; берут начало от сердцевидных базальных пластинок 2,4–5,6 мкм в диаметре; последние окружены толстой маргинальной каймой и орнаментированы 25–60 радиальными ребрами около 0,05 мкм толщиной, которые иногда могут ветвиться; на ребрах может помещаться до 8 мелких папилл.

Пластинчатые чешуйки изогнуты, 7,2–8,5 Ч 1,5–1,8 мкм, их медиальная часть сильно утолщена и орнаментирована субпараллельными ребрами.

Пресные и морские воды

Распространение: Индия (Wujek & Elsner, 1992), морской лед Антарктики: ([как *Acanthocystis* sp.] Takahashi, 1981 б).

10 (60). *C. pelagica* (Ostenfeld, 1904) Mikrjukov, 1994 (рис. 23, И)

Basionym: *Acanthocystis pelagica* Ostenfeld, 1904

Диагноз. Клетки 25–40 мкм в диаметре; перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Длина спикул около 7 мкм; ствол полый, около 0,4 мкм в диаметре, несколько изогнутый к базальной пластинке, резко сужается к острой верхушке; базальные пластинки сердцевидные, 1,5–1,8 мкм в диаметре, покрыты многочисленными мелкими гранулами.

Пластинчатые чешуйки 4,0–5,0 Ч 2,0–2,5 мкм, удлиненные, с хорошо выраженной медиальной перетяжкой до 1,7–2,0 мкм шириной, бесфактурные, окружены тонкой выгнутой маргинальной каймой.

Морской

Распространение: Северное море (Ostenfeld, 1904), Белое море (S~27%: Микрюков, 1994); дополнительный диагноз дан по экземплярам, изолированным из морского аквариума в Москве (Mikrjukov, 1994 б).

11 (61). *C. kareliensis* Mikrjukov, 1994 (рис. 23, К)

Диагноз. Клетки 20–23 мкм в диаметре. В перипласте присутствуют пластинчатые чешуйки и один тип спикул. Спикулы прямые (реже изогнуты от базальной пластинки), 6,0–7,6 мкм длиной, с сердцевидной базальной пластинкой, 1,2–1,35 мкм в диаметре; ствол цилиндрический, 0,3 мкм в диаметре, резко сужается к острой верхушке.

Пластинчатые чешуйки гантелевидной формы, 3,3–3,7 мкм длиной, с сильной центральной перетяжкой 0,6–0,7 мкм шириной; окружены тонкой маргинальной каймой и в центральной части несут многочисленные мелкие папиллы.

Морской

Распространение: Белое море (S~24–27%: Микрюков, 1994).

III. *C. (bicornioides)* Mikrjukov, 1997

Диагноз. Виды рода *Choanocystis* с дихотомически ветвящимися верхушками спикул.

Состав: Монотипический

12 (62). *C. bicornioides* Mikrjukov, 1995 (рис. 23, Л)

Диагноз. Клетки 18–20 мкм в диаметре; перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы билатерально-симметричные, с прямым стволом длиной около 2,2 мкм; широко раздвоены; ветви (фурки), в свою очередь, дихотомически разветвляются.

Пластинчатые чешуйки бесфактурные, овальные, со слабо выраженной медиальной перетяжкой. Солоноватоводный

Распространение: Черное море (S~18%: Микрюков, 1995 б).

IV. *C. (malyutini)* Mikrjukov, 1997

Диагноз. Виды рода *Choanocystis* с верхушками спикул, распадающимися на несколько (более двух) футок.

Состав: Монотипический

13 (63). *C. malyutini* Mikrjukov, 1995 (рис. 23, М)

Диагноз. Клетки около 20 мкм в диаметре; перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Ствол спикул прямой, цилиндрический, около 2,5 мкм длиной, распадается на верхушке на 3 неравных луча (фурки) 1,0–2,5 мкм длиной; ствол и фурки орнаментированы нерегулярно расположенными мелкими папиллами.

Пластинчатые чешуйки широко эллиптические, со слабо выраженным аксиальным утолщением в центре и концентрическими рядами мелких папилл.

Морской

Распространение: Морские аквариумы в Москве (S=35%: Mikrjukov, 1994 в).

Род 15. *Acanthocystis* Carter, 1863 (рис. 24–27)

Диагноз. Центрохелидные солнечники с двумя типами кремниевых эндогенных элементов в перипласте: тангентальными пластинчатыми чешуйками и радиальными игольчатыми спикулами; спикулы цилиндрические, прикреплены к центральной части радиально-симметричных базальных пластинок.

Состав: 18 видов

Типовой вид: *A. turfacea* Carter, 1863

КЛЮЧ ДЛЯ ВИДОВ РОДА *ACANTHOCYSTIS*:

1. Спикулы оканчиваются острыми верхушками *A. (wiasemskii)* 2
- 1' Спикулы оканчиваются иначе 4
2. Спикулы одинаковой длины; их стволы монотонной толщины, резко сужаются к острым верхушкам *A. wiasemskii*
- 2' Стволы спикул монотонно сужаются к тупым верхушкам 3

3. Стволы спикул прямые или слегка изогнутые; длина спикул до 10 мкм; их базальные пластинки около 0,4 мкм шириной *A. clavata*
- 3' Спикулы беспорядочно наклонены к основанию, центрально или (чаще) эксцентрично сидят на базальных пластинках; спикулы в среднем вдвое короче, чем у предыдущего вида (4,6–5,3 мкм), а базальные пластинки – вдвое шире (около 0,7 мкм) *A. spinifera*
4. Верхушки всех спикул усечены под прямым углом и несут различное количество маргинальных зубцов *A. (penardi)* 5
- 4' Все или часть спикул с разветвленными верхушками 10
5. Стволы спикул сужаются по направлению к верхушкам, несущим три заостренных, иногда слегка раздвоенных зубца *A. myriospina*
- 5' Спикулы монотонной толщины или со слегка расширенными верхушками, несущими “пламя” из мелких зубцов 6
6. Два типа не расширяющихся к верхушкам спикул, несущих на верхушках по 8–12 маргинальных зубцов; имеется полный спектр промежуточных длин и диаметров спикул *A. penardi*
- 6' Один тип спикул 7
7. Стволы спикул монотонной толщины 8
- 7' Спикулы слегка расширяются к верхушке; их верхушки несут 12–15 тупых зубчиков 9
8. Верхушки спикул несут четыре острых веточки или зубца *A. quadrifurca*
- 8' Верхушки спикул несут пять острых зубцов *A. taurica*
9. По всей длине спикулы тянется спирально закрученное ребро с многочисленными мелкими зубчиками; пластинчатые чешуйки бобовидной формы *A. saphonovi*
- 9' Спиральное ребро на спикулах отсутствует; пластинчатые чешуйки эллиптические *A. tubata*
10. Верхушки спикул распадаются на три и более лучей (фурок) *A. (pectinata)* 11
- 10' Верхушки спикул ветвятся дихотомически *A. (turfacea)* 15
11. Верхушки спикул растроены; заостренные фурки связаны в базальной части “пламенем” и несут по 1–4 мелких зубца *A. takahashii*
- 11' Спикулы оканчиваются иначе 12
12. Спикулы четко распадаются на два размерных класса; спикул промежуточной длины нет 13
- 12' Существуют два крайних размерных состояния спикул, соединенных полным спектром промежуточных форм 14
13. Короткие спикулы имеют чашевидные верхушки с 6–8 острыми зубцами, соединенными тонкой мембраной; длинные спикулы немногочисленны, с 2–3 короткими зубцами *A. pectinata*
- 13' Короткие спикулы с сильно расширенной верхушкой, несущей четыре длинных апикальных зубца; длинные спикулы со слегка расширяющимися стволами и четырьмя короткими апикальными зубцами; пластинчатые чешуйки бесфактурны *A. valdiviense*
14. Короткие спикулы имеют воронковидные верхушки с 6–8 гребнями, оканчивающимися зубцами; длинные спикулы монотонной толщины со слегка расширенным дистальным концом, несущим дистальную кайму; пластинчатые чешуйки с гладкой поверхностью *A. polymorpha*
- 14' Верхушка спикул обычно с шестью веточками, соединенными “перепонкой”; пластинчатые чешуйки с медиальным утолщением и хорошо выраженными радиальными ребрами *A. nichollsi*
15. Спикулы одного типа 16
- 15' Два типа спикул: короткие и длинные; могут присутствовать также спикулы промежуточной длины 17
16. На внутренних сторонах фурок по 2–4 острых зубца *A. cornuta*
- 16' Внутренние стороны фурок без зубцов *A. astrakhanensis*
17. Спикулы промежуточной длины отсутствуют; длинные спикулы с одним зубцом на

- внутренней поверхности фурок; короткие – с зубцами на фурах или вторичной бифуркацией *A. bicornis*
- 17' Имеются многочисленные спикулы промежуточной длины; все спикулы имеют вторичную бифуркацию или по два мелких зубца на верхушках фурок *A. turfacea*

I. *A. (wiasemskii) Mikrjukov, 1997* (рис. 24)

Диагноз. Виды рода *Acanthocystis*, спикулы которых оканчиваются заостренными или тупыми верхушками.

Состав: Три вида

1 (64). *A. wiasemskii* Ostroumoff, 1917 (рис. 24, А)

Диагноз. Клетки 25–30 мкм в диаметре; перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы гвоздевидной формы, одинаковой длины, 12–15 мкм; ствол прямой, полый, 0,6 мкм в диаметре, монотонной толщины, резко сужается на апикальном конце к острой верхушке; базальная пластинка округлая, около 2,5 мкм в диаметре.

Пластинчатые чешуйки бобовидной формы, около 4,5 Ч 3,5 мкм, с мелко гранулированной апикальной поверхностью.

Морской

Распространение: Черноморское побережье Крыма (S~18%: Остроумов, 1917), Тасманово море (S=35%: Mikrjukov & Patterson, 2002); дополнительный диагноз дан по экземплярам, изолированным из морского аквариума в Москве (S=35%: Mikrjukov, 1994 b).

2 (65). *A. clavata* Dьrrschmidt, 1987 (рис. 24, Б)

Диагноз. Перипласт 25–30 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы до 10 мкм длиной, прямые или слегка изогнутые, с округлой базальной пластинкой 0,4 мкм в диаметре; ствол преимущественно сплошной, слегка сужающийся к тонкой, но округлой верхушке.

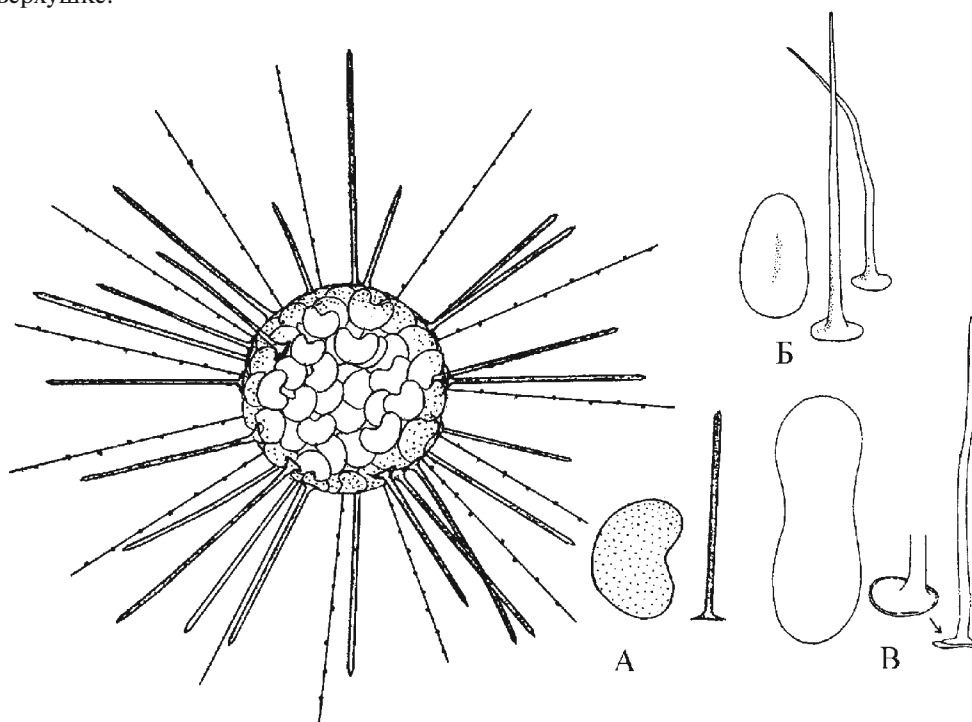


Рис. 24. Виды рода *Acanthocystis*. А – *A. wiasemskii* (общий вид клетки, пластинчатая чешуйка и спикула перипласта); Б – *A. clavata*; В – *A. spinifera* (на рис. Б и В приведены пластинчатые чешуйки и спикулы); (рис. А – по: Остроумов, 1917; рис. Б и В – по: Siemensma, 1991)

Пластинчатые чешуйки около 1,3 Ч 0,77 мкм, эллиптические и слегка изогнутые или яйцевидные, тонкие и бесфактурные, за исключением слабо выраженного центрального утолщения.

Пресные и солоноватые воды

Распространение: Чили (Dygtschmidt, 1987 а), Черноморское побережье Крыма (S-18%: Микрюков, 1999 а).

3 (66). *A. spinifera* Greeff, 1869 sensu Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 24, В)

Диагноз. Перипласт 27–30 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы 4,6–5,3 мкм длиной, немногочисленные и довольно тонкие, цилиндрические, беспорядочно наклоненные, сидят на округлых базальных пластинках центрально или, обычно, слегка эксцентрично; к верхушке слегка заостряются; верхушка около 0,07 мкм в диаметре, несет 2–3 тупых зубца; базальные пластинки 0,7 мкм в диаметре.

Пластинчатые чешуйки имеют четко вогнутые края; тонкие, плоские, слегка овальные, 3,4–4,4 Ч 1,7–2,6 мкм; поверхность гладкая.

Солоноватые воды

Распространение: Солоноватые воды южного побережья Швеции (Siemensma & Roijackers, 1988 а).

II. *A. (penardi)* Mikrjukov, 1997 (рис. 25)

Диагноз. Виды рода *Acanthocystis*, спикулы которых оканчиваются усеченной под прямым углом верхушкой, несущей некоторое количество маргинальных зубцов.

Состав: Шесть видов

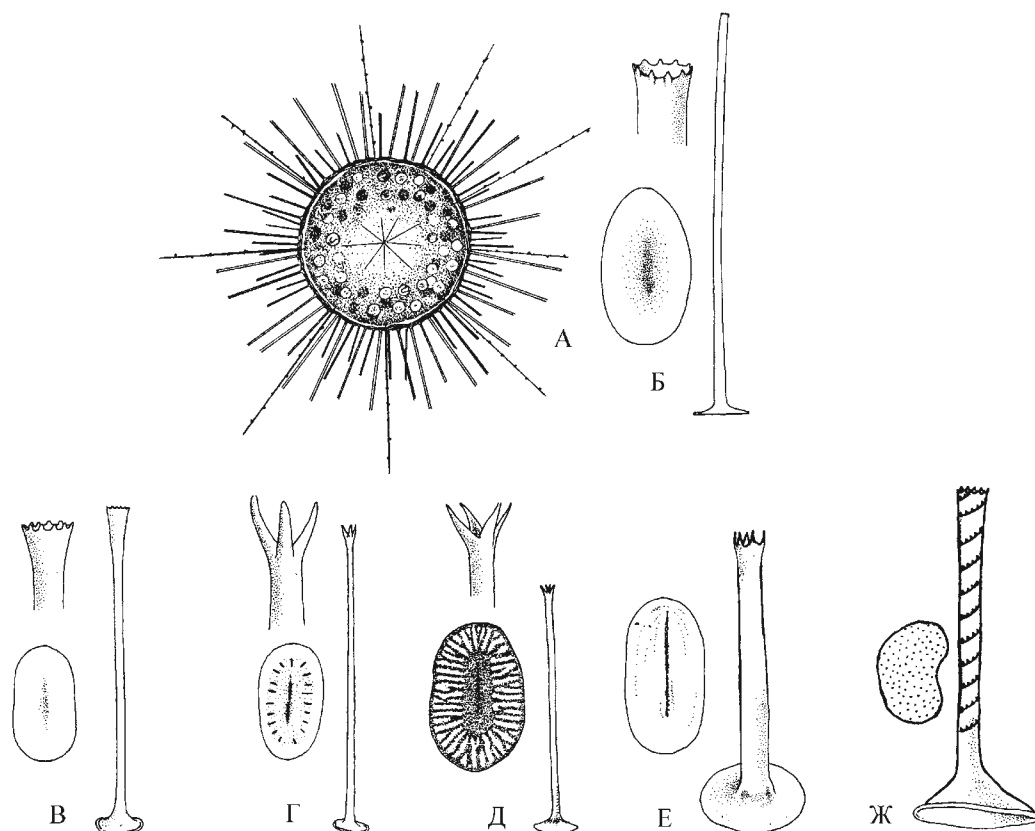


Рис. 25. Виды рода *Acanthocystis*. А, Б – *A. penardi* (структура клетки, пластинчатая чешуйка и спикула перипласта); В – *A. tubata*; Г – *A. myriospina*; Д – *A. quadrifurca*; Е – *A. taurica*; Ж – *A. saphonovi* (на рис. В – Ж приведены типы пластинчатых чешуек и спикул); (рис. А – Д – по Siemensma, 1991; рис. Е – по: Микрюкову, 1997 б; рис. Ж – по: Микрюкову, 1994 а)

4 (67). *A. penardi* Wailes, 1925 (рис. 25, А, Б)

Syn.: *A. heterospina* Nicholls, 1983; *A. dresscheri* Siemensma et Roijackers, 1988

Диагноз. Клетки 9–125 мкм в диаметре; перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и двух-, реже одноразмерным типом спикул. Спикулы 6–25 мкм длиной, различаются размером и составом полого цилиндрического ствола, сидящего на округлой базальной пластинке 1–3,5 мкм в диаметре; ствол меньших – около 0,25 мкм в диаметре и около 15 мкм длиной; больших – около 0,5 мкм в диаметре и около 25 мкм длиной; оба типа спикул несут на своей верхушке ряд из 8–12 хорошо выраженных маргинальных зубцов; имеется полный спектр спикул промежуточного размера.

Пластинчатые чешуйки эллиптические, 2,2–3,6 Ч 3,1–5,7 мкм, чаще бесфактурные, за исключением маргинальной каймы, иногда слабо выраженной или отсутствующей; аксиальное утолщение может быть сильно выражено и иметь гребневидную форму.

Пресноводный

Распространение: Германия (Rainer, 1968), Нидерланды ([частично как *A. dresscheri*] Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 а), Швейцария (Penard, 1904), Центральная Россия и Карелия (Mikrjukov, 1993 б, 2001), Эстония (Mikrjukov, 1993 а), Канада (Wailes, 1925; [как *A. heterospina*] Nicholls, 1983), Чили (Dьrrschmidt, 1987 а), Малайзия (Dьrrschmidt & Croome, 1985).

5 (68). *A. tubata* Dьrrschmidt, 1987 (рис. 25, В)

Диагноз. Перипласт около 25 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы 6–11 мкм длиной и 0,23 мкм в диаметре в наиболее узкой точке; ствол цилиндрический, постепенно утолщающийся к дистальному концу; верхушка 0,4 мкм в диаметре, покрыта тонким кремниевым слоем; круг из 12 конических зубцов окружает апикальный край; основание ствола поддерживается округлой, центрально вогнутой базальной пластинкой 1,2 мкм в диаметре, окруженной периферической каймой.

Пластинчатые чешуйки овальные или эллиптические, 2,9–3,7 Ч 2,2 мкм, бесфактурные, за исключением аксиального утолщения.

Пресноводный

Распространение: Новая Зеландия, Чили (Dьrrschmidt, 1987 а).

6 (69). *A. myriospina* Penard, 1890 sensu Dьrrschmidt, 1985 (рис. 25, Г)

Syn.: *A. trifurca* Nicholls, 1983

Диагноз. Перипласт 10–45 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы тонкие, беспорядочно расположенные, многочисленные, 2,5–16 мкм в длину; ствол длинный, трубчатый, слегка сужающийся к растроенной верхушке; базальные пластинки 0,5–0,7 мкм в основании.

Пластинчатые чешуйки 2,7–3,5 Ч 1,5–2,2 мкм, от яйцевидных до эллипсоидных, иногда с неясным центральным гребнем.

Пресноводный

Распространение: Нидерланды (Roijackers, цит. по: Siemensma, 1991), Крым (Микрюков, 1999 а), Канада ([как *A. trifurca*] Nicholls, 1983), Чили (Dьrrschmidt, 1985), Австралия (Croome, 1986).

7 (70). *A. quadrifurca* Nicholls, 1983 (рис. 25, Д)

Syn.: *A. clathrata* Dьrrschmidt, 1985; *A. penardi* ssp. *pusilla* Dьrrschmidt, 1987

Диагноз. Перипласт 20–30 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы с прямым или слегка согнутым стволом, 5–10 мкм длиной и 0,05–0,15 мкм толщиной, сидящим на округлой базальной пластинке 0,8–1,2 мкм в диаметре в форме мелкой вывернутой чаши; верхушка разветвляется на четыре острых веточки 0,1–0,2 мкм длиной.

Пластинчатые чешуйки 1,2–2,0 Ч 1,8–3,5 мкм, состоят из удлинённой центрально расположенной мембраны с утолщенным аксиальным гребнем и маргинальной каймой, 0,8 мкм шириной, связанной с центральной мембраной 20–30 ребрами, которые иногда разветвляются; центральное пространство и кайма бесфактурны.

Пресноводный

Распространение: Канада (Nicholls, 1983), Чили ([как *A. clathrata*] Dьrrschmidt, 1985; [как *A. penardi* ssp. *pusilla*] Dьrrschmidt, 1987 а).

8 (71). *A. taurica* Mikrjukov, 1997 (рис. 25, Е)

Диагноз. Клетки около 25 мкм в диаметре; перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы прямые, примерно одинаковой длины, около 4,2 мкм; ствол не сужающийся; верхушка несет пять острых отогнутых зубцов.

Пластинчатые чешуйки эллиптические, около 5,2 Ч 2,2 мкм, бесфактурные, аксиальное утолщение слабо выражено.

Пресноводный

Распространение: Крымские горы (Микрюков, 1997 б).

9 (72). *A. saphonovi* Mikrjukov, 1994 (рис. 25, Ж)

Диагноз. Перипласт около 50 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы различной длины, прямые, 6,5–10,2 мкм длиной; ствол цилиндрический, 0,4–0,6 мкм в диаметре, со спирально накрученным ребром, несущим по своей длине мелкие зубчики и тянущимся от основания к верхушке; базальная пластинка округлая, 2,0–2,7 мкм в диаметре; верхушки несколько расширены и несут 10–15 мелких зубчиков.

Пластинчатые чешуйки бесфактурные, бобовидной формы, 4,3–4,7 Ч 3,1 мкм; окружены тонкой маргинальной каймой.

Морской

Распространение: Белое море (Микрюков, 1994; Mikrjukov, 2001).

III. *A. (pectinata)* Mikrjukov, 1997 (рис. 26)

Диагноз. Виды рода *Acanthocystis*, верхушки спикул которых распадаются на три и более мощные фулки.

Состав: Пять видов

10 (73). *A. pectinata* Penard, 1889 (рис. 26, А, Б)

Суп.: *A. radiosa* Roskin, 1929; *A. pectinata* ssp. *ceylanica* Dьrrschmidt, 1987; *A. pectinata* ssp. *malayensis* Dьrrschmidt, 1987

Диагноз. Перипласт 15–20 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и двумя типами спикул. Многочисленные короткие спикулы одинаковой длины: 2,1–3,1 мкм, цилиндрические, полые и прямые, 0,25 мкм в диаметре; верхушка чашевидная, 0,8–1,4 мкм в диаметре и имеет 4–6 длинных острых зубцов, связанных тонкой мембраной; базальные пластинки 0,43–1,2 мкм в диаметре, конические, округлые. Длинные спикулы немногочисленны, 6,0–10,2 мкм длиной, с верхушкой, оканчивающейся 2–3 короткими зубцами. Спикулы, промежуточные между короткими и длинными, отсутствуют.

Пластинчатые чешуйки 1,6–2,5 Ч 1,3–1,6 мкм, удлинённые или слегка овальные, с несколько выгнутыми краями; имеют широкую полосу, орнаментированную мелкими гранулами, собранными в более или менее концентрические или радиальные ряды.

Пресноводный

Распространение: Швейцария (Penard, 1889), Германия (Rainer, 1968), Нидерланды (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 а), Швеция (Siemensma & Roijackers, 1988 а), Центральная Россия и Карелия (Roskin, 1929; Mikrjukov, 1993 б, 2001), Эстония (Mikrjukov, 1993 а), Австралия (Croome, 1986), Чили, Новая Зеландия, Малайзия, Шри-Ланка (Dьrrschmidt, 1987 а).

11 (74). *A. nichollsi* Siemensma et Roijackers, 1988 (рис. 26, В)

Диагноз. Клетки 10–23 мкм в диаметре; перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы прямые или слегка изогнутые, 2–12 мкм длиной в медиальной части; ствол полый, 0,2–0,3 мкм в диаметре; верхушка разделяется обычно на шесть веточек, соединённых “перепонкой” с дистальной частью иглы; “перепонка” лучше выражена у коротких игл (2–4 мкм);

ширина дистальной части “перепонки” — до 1,5 мкм; основание спикул — в виде мелкой вывернутой чаши, 0,6–0,9 мкм в диаметре.

Пластинчатые чешуйки эллиптические, 1,5–2,2 Ч 2,5–3,8 мкм; периферия с утолщенной каймой 0,02–0,04 мкм шириной; орнаментация пластинчатых чешуек состоит из медиального утолщения или гребня, продольно ориентированного, и хорошо выраженных радиальных ребер, 0,1–0,2 мкм длиной и 0,05 мкм шириной, расположенных посередине между гребнем и каймой.

Пресноводный

Распространение: Канада ([как *A. pectinata*] Nicholls, 1983).

12 (75). *A. polymorpha* Dyrsschmidt, 1985 (рис. 26, Г)

Диагноз. Перипласт 50–100 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и двумя типами спикул. Клетки всегда с фототрофными симбионтами. Спикулы с трубчатыми стволами и округлыми базальными пластинками; последние имеют вентральное впячивание и слегка окаймленные края. Длинные спикулы 15–30 мкм в длину, имеют не сужающийся ствол, слегка расширенные дистальные концы и дистальную кайму. Короткие спикулы — в два раза короче длинных, 5–10 мкм, дистальные концы имеют воронковидную форму, образуемую сильно расширяющимся стволами; имеются 5–8 продольных гребней, каждый оканчивается небольшим зубцом; длина этих спикул настолько варьируется, что возможно полное отсутствие ствола и прикрепление воронковидного основания непосредственно к базальной пластинке. Имеются спикулы промежуточных размеров.

Пластинчатые чешуйки собраны в один или несколько компактных слоев, 4–5,5 Ч 2,1–3,3 мкм, эллипсоидные или яйцевидные, обычно с медиальной перетяжкой; наблюдались асимметричные или треугольные; однородны по толщине, вентральная и дорсальная поверхности гладкие.

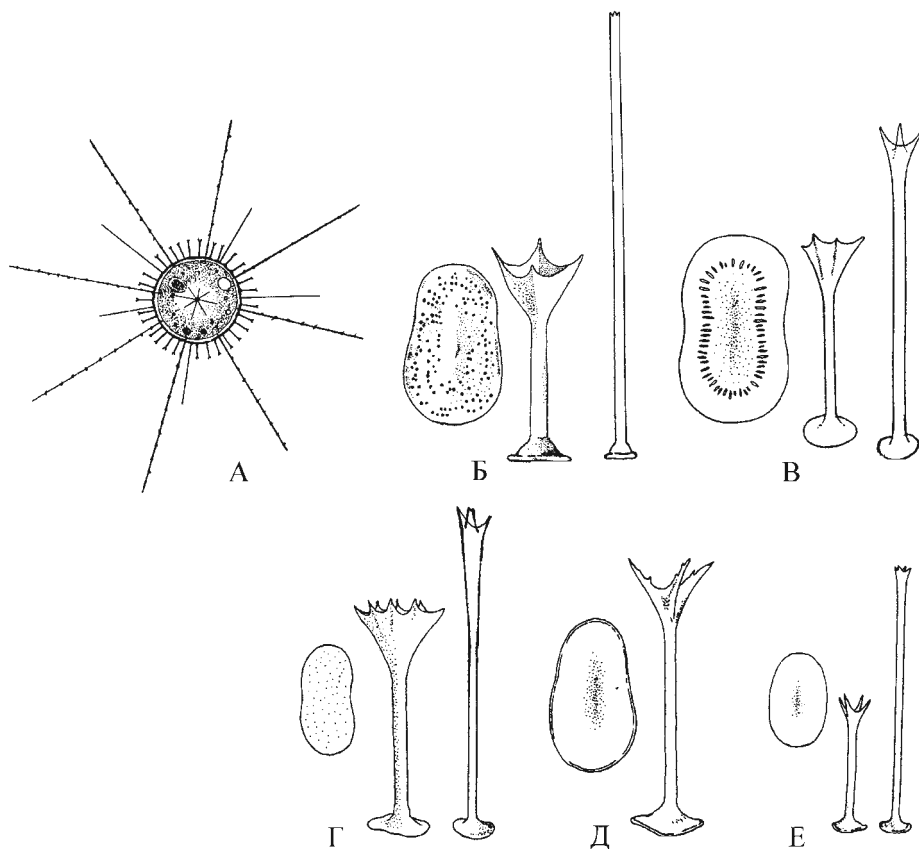


Рис. 26. Виды рода *Acanthocystis*, А, Б — *A. pectinata* (строение клетки, пластинчатая чешуйка и два типа спикул перипласта); В — *A. nichollii*; Г — *A. polymorpha*; Д — *A. takahashii*; Е — *A. valdiviense* (на рис. В–Е показаны типы спикул и пластинчатые чешуйки перипласта); (рис. А–Е — по: Siemensma, 1991)

Пресноводный

Распространение: Чили (Dьггс Schmidt, 1985).

13 (76). *A. takahashii* Dьггс Schmidt, 1987 (рис. 26, Д)

Диагноз. Перипласт 20–30 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы 2,5–10 мкм длиной, состоят из базальной пластинки, ствола и трехветвистой верхушки. Ствол 0,19 мкм в диаметре, цилиндрический, полый, прикреплен к округлой базальной пластинке, 0,5–0,8 мкм в диаметре, окруженной узкой маргинальной каймой; верхушка растраивается; ветви связаны “пламенем” в дистальной части ствола, заостренные, несут 1–4 мелких зубца; спикулы апикально сближены.

Пластинчатые чешуйки 2,5–3,2 Ч 1,5–1,8 мкм; эллиптические или грушевидные; бесфактурные, за исключением маргинальной каймы и центрального утолщения.

Пресноводный

Распространение: Нидерланды (Roijackers, цит. по: Siemensma, 1991), Шри-Ланка (Dьггс Schmidt, 1987 а), Канада (Nicholls, цит. по: Dьггс Schmidt, 1987 а), Япония ([как sp. № 7] Takahashi, 1959).

14 (77). *A. valdiviense* Dьггс Schmidt, 1987 (рис. 26, Е)

Диагноз. Перипласт 20–25 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и двумя типами спикул. Спикулы с прямым трубчатым стволом (0,17 мкм в диаметре), округлой базальной пластинкой (0,58 мкм в диаметре) и четырьмя апикальными зубцами; базальная пластинка центрально вогнута, с узкой маргинальной каймой. Длинные спикулы 5–7 мкм длиной, со слегка расширенным стволом и короткими зубцами; короткие спикулы составляют половину длины первых (2,6 мкм), с сильно расширенными дистальными концами и длинными апикальными зубцами.

Пластинчатые чешуйки 1,2–1,8 Ч 1,0–1,5 мкм; эллиптические или овальные, периферия с небольшой утолщенной каймой; центральное утолщение слабо выражено и порой асимметрично расположено в центре; тонкие и бесфактурные.

Пресноводный

Распространение: Чили (Dьггс Schmidt, 1987 а), Япония ([как sp. № 6] Takahashi, 1959).

IV. *A. (turfacea)* Mikrjukov, 1997 (рис. 27)

Диагноз. Виды рода *Acanthocystis*, верхушки спикул которых одно- или многократно дихотомически ветвятся.

Состав: Четыре вида

15 (78). *A. turfacea* Carter, 1863 (рис. 27, А, Б)

Суп.: (?) *Trichoda chaetophora* Schrank, 1803; *Actinophrys viridis* Ehrenberg, 1833; *Acanthocystis pallida* Greeff, 1865; *Acanthocystis viridis* Grenacher, 1869

Диагноз. Размер клеток 10–150 мкм в диаметре. Перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и двумя типами спикул: короткими (8–12 мкм длиной), со слабой бифуркацией второго порядка наряду с заметной бифуркацией первого порядка; и длинными (45–65 мкм), слабо разветвленными, с зубчиками на разветвленных окончаниях. Имеются многочисленные спикулы промежуточной длины (25–35 мкм) с промежуточной степенью бифуркации. Спикулы полые и сидят на округлом диске 2,3–4,5 мкм в диаметре.

Пластинчатые чешуйки 3,5–5,5 Ч 8–12 мкм, удлинненно эллипсоидные, иногда слегка изогнутые; бесфактурные, за исключением слабо выраженного аксиального утолщения; без маргинальной каймы.

Пресноводный, иногда отмечается в морских и солоноватых водах

Распространение: Германия (Ehrenberg, 1833; [как *A. viridis*] Grenacher, 1869; [как *A. pallida*] Greeff, 1869; Hertwig & Lesser, 1874; Penard, 1890; Zacharias, 1894, 1903; Schaudinn, 1896 b; Schulz, 1961), Англия (Carter, 1863; Archer, 1869; Cash & Wailes, 1921), Ирландия (Cash & Wailes, 1921), Франция (Brugerolle & Mignot, 1984 а), Швейцария (Imhoff, 1866; Penard, 1901; Heuscher, 1917), Лихтенштейн (Bardele, 1977 а), Италия ([частично как *A. viridis*] Imhoff, 1866), Нидерланды (Hoogenraad & De Groot, 1935, 1940; Siemensma, 1981), Финляндия (Levander, 1900), Швеция (Thomasson, 1951; Siemensma,

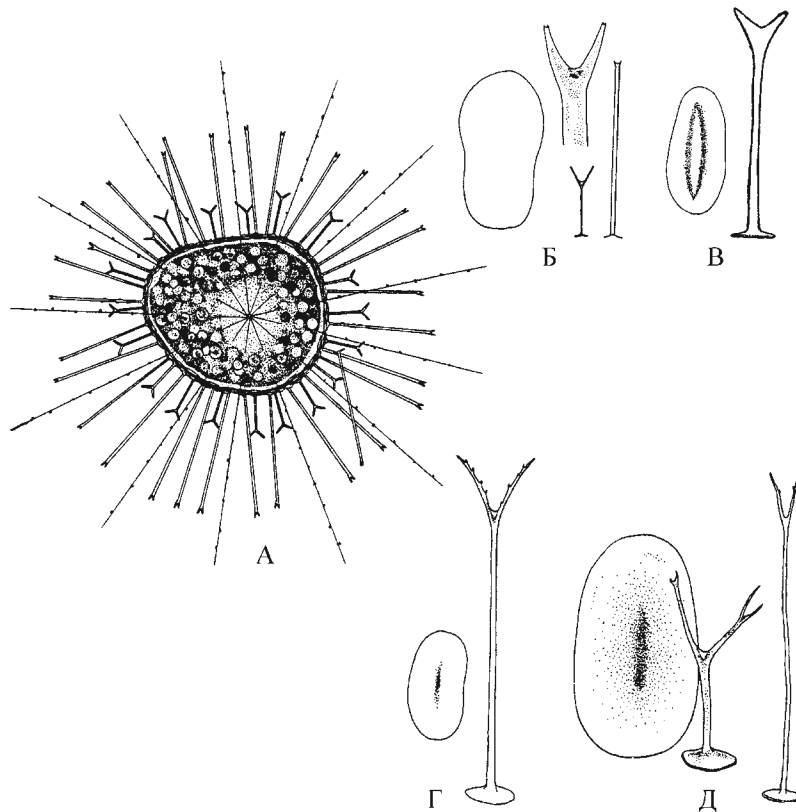


Рис. 27. Виды рода *Acanthocystis*. А, Б – *A. turfacea* (А – строение клетки, Б – типы спикул и пластинчатая чешуйка перипласта); В – *A. astrakhanensis*; Г – *A. cornuta*; Д – *A. bicornis* (на рис. В–Г приведены пластинчатые чешуйки и спикулы перипласта; (рис. А, Б, Г, Д – по: Siemensma, 1991; рис. В – по: Mikrjukov, 1993 б)

1991), Центральная Россия и Карелия (Mikrjukov, 1993 б, 2001), Крым (Микрюков, 1999 а), США (Leidy, 1879), Чили (Dьrrschmidt, 1985), Канада (Nicholls, 1983 а), Аргентина (Carbonell, 1937; Vigna, 1988), Индия (Schaudinn, 1896 а), Австралия (Croome, 1986; Mikrjukov & Patterson, 2002); в морских и солоноватых водах: Финский залив Балтийского моря (S~6%: Vurs, 1992 б), Каттегат (S~22%: Vurs, 1992 а), Антарктика (S=35%: Croome et al., 1987).

16 (79). *A. astrakhanensis* Mikrjukov, 1993 (рис. 27, В)

Диагноз. Клетки около 30 мкм в диаметре; перипласт представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы длинные, прямые, 8–10 мкм; ствол цилиндрический, одинаковой толщины, около 0,3 мкм; верхушка раздвоена на две сужающиеся к тупым окончаниям фурки, 0,5 мкм длиной.

Пластинчатые чешуйки овальной формы, 3,0–3,2 Ч 1,6 мкм, с заметным аксиальным ребром.

Пресные и солоноватые воды

Распространение: Россия, дельта Волги (Mikrjukov, 1993 б), Черноморское побережье Крыма (S~18%: Микрюков, 1999 а).

17 (80). *A. cornuta* Dьrrschmidt, 1987 (рис. 27, Г)

Диагноз. Перипласт 15–20 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и одним типом спикул. Спикулы 3,2–4,4 мкм длиной; состоят из базальной пластинки, ствола и разветвленной верхушки; ствол 0,1 мкм в диаметре, полый и цилиндрический; базальная пластинка округлая, около 0,5 мкм в диаметре; верхушки дивергентно разделяются на 2 острые ветви 1 мкм длиной; внутренний край каждой ветви с 2–4 острыми зубцами, наружный край гладкий.

Пластинчатые чешуйки эллиптические, 2,3–3,0 Ч 1,5–1,9 мкм, с небольшой периферической каймой; орнаментация состоит из аксиального утолщения и слабо развитых радиальных складок.

Пресноводный

Распространение: Чили, Новая Зеландия, Канада (Dyrtschmidt, 1987 а), Австралия (Croome, 1987 b).

18 (81). *A. bicornis* Dyrtschmidt, 1987 (рис. 27, Д)

Диагноз. Перипласт 15–25 мкм в диаметре, представлен пластинчатыми чешуйками и двумя типами спикул. Спикулы состоят из базальной пластинки, ствола и разветвленной верхушки. Ствол узкий, цилиндрический, 0,12 мкм в диаметре. Базальные пластинки 0,6–0,8 мкм в диаметре, округлые, со слегка приподнятыми краями. Длинные спикулы 4–5 мкм длиной, с зубцом на внутренней поверхности фурок (0,7 мкм длиной); дистальные концы окантованы. Короткие спикулы 2,0–3,2 мкм длиной, широко раздвоенные на верхушке, обычно с 1–2 зубцами различной длины; фурки вторично раздваиваются на ветви различной длины.

Пластинчатые чешуйки 2,7 Ч 1,6 мкм, эллиптические, иногда слегка изогнутые, без фактуры за исключением осевого утолщения.

Пресноводный

Распространение: Новая Зеландия, Чили, Шри-Ланка (Dyrtschmidt, 1987 а).

SUMMARY

Centrohelid heliozoa, or centrohelids (Centrohelida Кьhn, 1926) is the most extensive heliozoan group including now about 80% of organisms united in a polyphyletic taxon Heliozoa. The term "Centrohelidia" was firstly proposed by Кьhn (1926) and maintained by authors of later systems of heliozoa (Tregouboff, 1953; Kudo, 1954, *et al.*) for separation of heliozoa with the central nucleus (Actinophryida Hartmann, 1913) and those in which the geometrical centre of the cell is occupied by another organelle (centroplast or axoplast) giving rise to axial filaments of axopodia whilst the nucleus/nuclei is displaced towards the periphery of the cell and becomes eccentric (Fig. 1, Д—Ж). During its history, the taxon Centrohelida included various groups of heliozoa, other sarcodines and helioflagellates such as gymnosphaerid heliozoa (Gymnosphaerida Poche, 1913), dimorphid helioflagellates (Dimorphida Siemensma, 1991), some heliozoa of uncertain position (genera *Wagnerella* Mereschkowsky, 1878 and *Actinolphus* Schulze, 1874) and rotosphaerid filose amoebae (Rotosphaerida Rainer, 1968). The latter lack the centroplast in the cell, axonemes and extrusomes in pseudopodia, but have a close appearance and structure of asilicificated external skeleton (the periplast) and the eccentric position of the nucleus (Fig. 1, 3), and thus superficially strongly resemble higher centrohelids. Gymnosphaerid heliozoa (genera *Gymnosphaera* Sasaki, 1894, *Hedraiophrys* Febvre-Chevalier, 1975 and *Actinocoryne* Febvre-Chevalier, 1980) differ from centrohelids in all characters determining the position of the group in the general system of lower eukaryotes (tubular shape of mitochondrial cristae, a sexual process with isogamic biflagellated gametes, a structure of extrusive organelles, axonemes and the axoplast, etc. [Fig. 1, Д]) are traditionally remained inside the centrohelids even in the most recent reviews of heliozoa by Rainer (1968) and Febvre-Chevalier (1985, 1990). The term "Centrohelids" is proposed by Patterson & Дьггс Schmidt, 1987a for clear separation of true centrohelids (which are characterized by a surprised conservatism of the cell structure inside the group [Fig. 3]) from other taxa mentioned above; in later works this term was used to designate Centrohelida *sensu stricto*.

Thus we can define Centrohelids as a group of amoeboid organisms with straight, not branching arms radiating uniformly from the whole body surface; these arms called "axopodia" possess numerous refractive granules - extrusomes abundant also in the cortical cytoplasm. The general fine structure of a centroheliozoon, *Choanocystis aculeata*, is summarized in Fig. 3; some features of the ultrastructural organization of *Heterophrys marina* are shown in plates 1 and 2. The axopodial axonemes originate from a very complex central organelle - the centroplast composed of an electron dense trilamellar disk sandwiched between two more electron opaque hemispheres. The nucleus with the large central nucleolus is eccentric and is placed adjacent to the cortical cytoplasm. Axonemes are composed of tetravalent microtubules, which are assembled by protein bridges/links into complex lattices comprised of alternate hexagons and equilateral triangles (Fig. 3). Very complex extrusive organelles called by Hausmann (1978) as "kinetocysts" are bipartite and composed of a distal "cone"-part and proximal "ball"-part; these extrusomes are originated in vesicles of the rough endoplasmic reticulum (Микрюков, 1995 a; Mikrjukov, 1995) (plate 2). Centrohelids reproduce by binary fission only; the type of the nuclear division is an open orthomitosis with sister centroplasts at poles of the spindle (Fig. 6). Centrohelids is the only lamellicristate group of heliozoa; they have clear long, ribbon-like cristae in mitochondria (Fig. 1, Ж).

Centrohelids do not produce zoospores or any other flagellated cells [although Schaudinn (1896 b) described biflagellated cells formed by the centroheliozoon, *Choanocystis aculeata* (Fig. 6, K). Despite of this phenomenon was not ever been recorded by later scientists dealt with Centrohelids we must take into account an uncommon carelessness characteristic of the most of works performed by Schaudinn.

81 valid species of Centrohelids (see: Key to Centrohelid Genera and Species) belonging to 15 genera and three families are known now. The members of Heterophryidae Poche, 1913 may have a naked cell surface or be surrounded by a mucous coat often connected with a system of tangential or radial organic spicules. Species belonging to Raphidiophryidae Mikrjukov, 1996 and Acanthocystidae Claus, 1874 are surrounded by envelopes comprised of endogenous siliceous scales and/or spicules and called "periplasts".

Centrohelids act a role of important consumers in both freshwater and marine microbenthic communities. Heliozoa are of the same importance also in marine and lake plankton food webs during their temporary existence in plankton (usually during a month twice a year).

Freshwater and marine Centrohelids are not separated in two groups of species. Oceanic water does not represent a boundary for spreading of species which are common in freshwater habitats. This determines a

worldwide (cosmopolitan) distribution of heliozoa in fresh waters of all continents (Микрюков, 1999 а). However a tolerance of species to salinity factor varies strongly among heliozoa, and only a few of them prefer marine habitat to freshwater conditions. However marine fauna of heliozoa is studied very unsatisfactory.

The position of Centrohelids in the general system of protists remains to be absolutely unclear in spite of a rather definite places occupying in it by the other heliozoan taxa (Микрюков, 1999 б, 2000; Микрjukov, 2000 а, б; Микрjukov & Patterson, 2002; Fig. 9). Lamellate shape of cristae and the absence of flagellate cells (which have more significant ultrastructural characters) in the life cycle make the position of Centrohelids in the system of unicellular organisms to be uncertain despite of a thorough degree of our knowledge on the fine structure of these organisms. Considering any related groups for Centrohelids among organisms with flat mitochondrial cristae they may be possibly related to a recently described group Gymnophrea (Микрjukov & Mylnikov, 1998). The similarity of these groups is based on following (Fig. 10): i. lamellar (similar to ribbon-like) shape of mitochondrial cristae; ii. existence of complex extrusive organelles originating in the EPR and having a concentric transverse structure; iii. presence of a supporting bundle of several microtubules in pseudopods. So extensive, traditional and well-studied group of unicellular organisms as Centrohelids remains still in the position of “*incertae sedis*” in the system of Protista. The hypothesis about close relationshi of Gymnophryids with Centrohelids does not make more clear the position of these two groups in the system as a whole. We consider centrohelids as a separate phylum Centroheliozoa Дьrrschmidt et Patterson, 1987, comb. n. which includes classes Centrohelea Cavalier-Smith, 1993 and Gymnophrea Микрjukov et Mylnikov, 1997.

KEY TO CENTROHELID GENERA AND SPECIES

CLASS CENTROHELEA CAVALIER-SMITH, 1993

Diagnosis: Heliozoa with axonemes terminating at the “centroplast” represented by a tripartite disc, sandwiched between two hemispheres of a more electron dense material. The nucleus is eccentric. Microtubular lattices in axonemes are formed by an alternating hexagons and isosceles triangles. The mitochondrial cristae are plate-like or ribbon-like. The extrusive organelles are complex arranged kinetocysts, including a “ball-and-cone” structure, and are developed in endoplasmic reticulum. Some specimens have a mucous stalk. The cysts with additional amorphous siliceous scales are known. Reproduction is by a binary fission.

Composition: A single order Centrohelida K&hshn, 1926

ORDER CENTROHELIDA K&hshn, 1926

With the diagnosis of the class

Type-family: Three families uniting 15 genera and 81 species

Composition: Acanthocystidae Claus, 1874

KEY FOR FAMILIES OF ORDER CENTROHELIDA:

1. Cells without siliceous elements in the envelopes Heterophryidae
- 1' Cells are surrounded by cell envelopes – the periplasts, represented by siliceous scales 2
2. The periplast is formed by tangential rod-shaped spicules or plates, surrounded by the hollow marginal rim Raphidiophryidae
- 2' Internal layers of the periplast are always occupied by tangential plates without a hollow marginal rim Acanthocystidae

Family 1. HETEROPHRYIDAE Poche, 1913

Diagnosis: Centrohelid heliozoa with a naked cell surface or (more often) surrounded by a mucous coat, which can be ornamented by numerous tangential or radial organic spicules.

Composition: Four genera

Type-genus: *Heterophrys* Archer, 1869

KEY FOR GENERA OF FAMILY HETEROPHRYIDAE:

1. Cells with a naked surface *Oxnerella*
- 1' Cell surface is surrounded by a mucous coat, which can be ornamented by organic spicules 2
2. Organic spicules are absent *Chlamydaster*
- 2' Organic spicules are present 3
3. Spicules are tangential *Sphaerastrum*
- 3' Spicules are radial *Heterophrys*

Genus 1. *Oxnerella* Dobell, 1917 (Fig. 11)

Diagnosis: Centrohelids with a naked cell surface. Cytoplasm is granular, vacuolated, not differentiated into endo- and ectoplasm.

Composition: Monotypic

Type-species: *O. maritima* Dobell, 1917

1 (1). *O. maritima* Dobell, 1917 (Fig. 11, A)

Diagnosis: The cell body is rounded, naked, 10–20 mm in diameter; nucleus is eccentric, rounded, about 5 mm with a large endosome about 2 mm in diameter; numerous axopodia radiate from a centroplast.

Habitat: Marine

Occurrence: Plymouth, England (Dobell, 1917), the coast of Alabama, USA (Jones, 1974), the southern coast of France (Klewer et al., 1997).

Genus 2. *Chlamyaster* Rainer, 1968 (Fig. 11)

Diagnosis: Centroheliozoa, surrounded by only a mucous coat; any discrete elements in their envelopes (spicules or scales) are absent.

Composition: Two species

Type-species: *C. sterni* Rainer, 1968

KEY TO SPECIES OF GENUS *CHLAMYDASTER*:

1. Mucous coat, surrounding the cell, is compact *C. sterni*
1' Mucous coat is fimbriate *C. laciniatus*

1 (2). *C. sterni* Rainer, 1968 (Fig. 11, B)

Basionym: *Astrodisculus radians* Greeff, 869 sensu Stern, 1924

Diagnosis: The cell body is 12–25 μm in diameter with a smooth mucous coat about 8 μm in thickness. Axopodia are about 40 μm long, thin with numerous granules along all length. Nucleus is oval, 4–5 μm in diameter, with endosome about 3 μm in diameter. Several slightly working contractile vacuoles, each 10–15 μm in diameter at filling.

Habitat: Fresh and brackish water

Occurrence: in fresh waters: Germany (Greeff, 1869; Stern, 1924; Rainer, 1968), the Netherlands (Siemensma, 1981), Russia (Микрюков, 1995 а); in the White Sea: (S~24‰: Микрюков, 1995 а).

2 (3). *C. laciniatus* (Penard, 1904) Rainer, 1968 (Fig. 11, B)

Basionym: *Astrodisculus laciniatus* Penard, 1904

Syn.: *Chlamyaster fimbriatus* Дьрршмидт et Patterson, 1987

Diagnosis: The cell body is about 30 μm (up to 42 μm) in diameter with a fimbriate mucous coat. Ectoplasm is granular. Nucleus with large nucleolus. Single contractile vacuole.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Switzerland (Penard, 1904), England and Germany ([as *C. fimbriatus*] Дьрршмидт & Patterson, 1987 b), Germany (Rainer, 1968), the Netherlands (Siemensma, 1981).

Genus 3. *Sphaerastrum* Greeff, 1873 (Fig. 12)

Diagnosis: Centrohelids with the cell body covered by a mucous coat and a thick layer of mainly tangential organic spicules.

Composition: Monotypic

Type-species: *S. fockii* (Archer, 1869) West, 1901

1 (4). *S. fockii* (Archer, 1869) West, 1901 (Fig. 12)

Basionym: *Heterophrys fockii* Archer, 1869

Syn.: *Sphaerastrum conglobatum* Greeff, 1873

Diagnosis: Cells, 18–30 μm in diameter, are surrounded by a dense mucous coat about 6 μm thick. Spicules are tangential or subtangential, about 30–40 μm long, thin, of equal width, and are tapered towards acute apices. Cells frequently form colonies of 10–12 specimens, connected by cytoplasmic bridges; in this case a mucous coat and spicules are arranged through out the colony.

Habitat: Freshwater

Occurrence: England (Archer, 1869; West, 1901), Germany (Greeff, 1873), Switzerland (Penard, 1904), Estonia (Jacobson, 1928; Микрюков, 1993 а), middle Russia (Микрюков, 1993 b).

Genus 4. *Heterophrys* Archer, 1869 (Figs. 13; 14)

Syn.: *Microsol* Dons, 1918

Diagnosis: Centrohelids with the cell body covered by a mucous coat, frequently look granular; a lot of radial organic spicules radiate from it. One species has a mucous stalk.

Composition: Four species

Type-species: *H. myriopoda* Archer, 1869

KEY TO SPECIES OF GENUS *HETEROPHRYS*:

1. Cell body is on a top of a long mucous stalk *H. minutus*
1' Mucous stalk is absent 2
2. Radial spicules with rough surface *H. simplex*
2' Radial spicules with smooth surface 3
3. The length of spicules is approximately equal to a half of a cell body diameter; spicules
are tapered from a base towards an acute apex *H. myriopoda*
3' The length of spicules is approximately equal to a diameter of the cell body; spicules
are of equal thickness and with acute apices *H. marina*

1 (5). *H. myriopoda* Archer, 1869 (Fig. 13, A, B)

Syn.: *Acanthocystis tennuispina* Zacharias, 1894; *Heterophrys viridis* Roskin, 1929

Diagnosis: Cells are 35–70 µm in diameter with a mucous coat. Spicules radially oriented, numerous, their lengths are approximately equal to a half of the cell diameter, abruptly taper from the base towards acute apices. Cytoplasm is often with algal symbionts.

Diagnosis emended by Mikrjukov, 1996 a.

Habitat: Freshwater

Occurrence: England (Archer, 1869), Germany (Greeff, 1873; [as *Acanthocystis tennuispina*] Zacharias, 1894; Rainer, 1968), the Netherlands (Siemensma, 1981), Sweden (Siemensma, 1991), Russia ([as *H. viridis*] Roskin, 1929), Estonia (Mikrjukov, 1993 a, 1996 a).

2 (6). *H. marina* Hertwig et Lesser, 1874 (Fig. 13, B, Г)

Syn.: *H. spinifera* Hertwig et Lesser, 1874; *H. radiata* West, 1901; *H. pusilla* Zacharias, 1902; *H. glabrescens* Penard, 1904; *H. elati* Bardele, 1975; *H. multipoda* Bardele, 1975; *H. magna* Bardele, 1977

Diagnosis: Cells are 9–45 µm in diameter with a mucous coat of a various thickness. Radially oriented spicules have equal thickness and abruptly taper to acute apices; their length is approximately equal to the diameter of the cell. Some specimens often possess algal symbionts.

Habitat: Euryhaline

Occurrence: In marine and brackish waters: the Northern Sea (Hertwig & Lesser, 1874; Wohlfarth-Bottermann & Кгьгер, 1954), Atlantic coast of N. America (Davidson, 1972; Bardele, 1975; Vшrs, 1993 b), the Mediterranean coast of France and Israel ([partly as *H. multipoda* and *H. magna*] Bardele, 1975, 1977 b), the Baltic sea, Kattegat and Gulf of Finland (Vшrs, 1992 a, b), the White Sea (Микрюков, 1994 a), the Black Sea (Микрюков, 1999 a), the Red Sea ([partly as *H. elati*] Bardele, 1975). In fresh waters: Germany ([as *H. spinifera*] Hertwig & Lesser, 1874; [as *H. pusilla*] Zacharias, 1902), England ([as *H. radiata*] West, 1901), Switzerland ([as *H. glabrescens*] Penard, 1904), Estonia ([as *H. glabrescens*] Jacobson, 1928; Mikrjukov, 1996 a), Australia (Mikrjukov & Croom, 1998).

3 (7). *H. minutus* (Walton, 1905 comb. n.) Mikrjukov, 2001 (Fig. 14, A)

Basionym: *Actinolophus minutus* Walton, 1905

Syn.: *Microsol borealis* Dons, 1918; *H. febvre-chevalierae* Mikrjukov, 1996

Diagnosis: Cells, 10–25 µm in diameter with a thin mucous coat, are placed on a top of a mucous stalk. Radially oriented spicules originate from a mucous coat and the upper part of a stalk. Spicules are of equal thickness, are abruptly tapered towards acute apices, their length is approximately equal to a diameter of the cell body.

Habitat: Marine, occasionally freshwater

Occurrence: The Northern Sea ([as *Microsol borealis*] Dons, 1918), Mediterranean coast of France ([as *Cienkowskyia mereschkowskyi*] Febvre-Chevalier & Febvre, 1984), the White Sea ([as *C. mereschkowskyi*] Микрюков, 1994); in fresh waters: the Kokosing River, USA (Walton, 1905).

4 (8). *H. simplex* (Schaudinn, 1897) Siemensma, 1991 (Fig. 14, Б)

Basionym: *Acanthocystis simplex* Schaudinn, 1897

Syn.: *Acanthocystis klepica* Huitfeldt-Kaas, 1906

Diagnosis: Cells, 15–22 µm in diameter with a mucous coat, are surrounded by the envelope of distinct, long, straight, pointed spicules with the rough plicate surface.

Habitat: Freshwater and marine

Occurrence: Eastern Africa (Schaudinn, 1897), plankton of the Norwegian Sea ([as *A. klepica*] Huitfeldt-Kaas, 1906).

Family 2. RAPHIDIOPHRYIDAE Mikrjukov, 1996

Diagnosis: Centroheliids with external cell envelopes (periplasts), represented by endogenous siliceous elements. Latter are usually represented by tangential rod-like spicules or plate-scales surrounded by a broad hollow marginal rim. Radial elements (if present) are always radially symmetrical, lack a central sternum/shaft and are tubular, trumpet- or funnel-shaped; they occupy the external layers of the periplast, while tangential scales are located in more internal ones.

Composition: Four genera

Type-genus: *Raphidiophrys* Archer, 1867

KEY FOR GENERA OF FAMILY RAPHIDIOPHYIDAE:

1. Periplast is formed by compact rod-shaped tangential spicules *Parasphaerastrum*
- 1' Periplast is formed by tangential plate-scales and can have also radial elements (if tangential elements are spindle-like, they are twisted but not compact) 2
2. Periplast is formed by only tangential elements 3
- 2' Funnel- and tube- or trumpet-shaped radial elements are present in the periplast *Raphidocystis*
3. Plate-scales have a reticular or smooth texture of the external surface, look like spindle-, rod- or plate-like scales and are surrounded by a hollow marginal rim *Polyplacocystis*
- 3' Plate-scales are formed by two plates, connected by internal radial septae, which look like radial folds or ribs *Raphidiophrys*

Genus 5. *Parasphaerastrum* Mikrjukov, 1996 (Fig. 15)

Diagnosis: Centroheliids with the periplast represented by one type of siliceous elements: compact, rod-like tangential spicules. Radial elements are absent.

Composition: Monotypic

Type-species: *P. marina* (Ostenfeld, 1904) Mikrjukov, 1996

1 (9). *P. marina* (Ostenfeld, 1904) Mikrjukov, 1996 (Fig. 15, A)

Basionym: *Raphidiophrys marina* Ostenfeld, 1904

Diagnosis: Cells are 25–40 μm in diameter. Periplast is represented by long (25–35 μm) and thin (0.50–0.65 μm) tangential spicules of equal thickness with the exception of a narrowing towards rounded apices; the central broadening of spicules is absent; unfolded scales were not observed.

Habitat: Marine

Occurrence: The Northern Sea (Ostenfeld, 1904), the White Sea (S~ 23‰: Микрюков, 1994), Antarctic waters (Elbrachter, pers. comm.).

Genus 6. *Polyplacocystis* Mikrjukov, 1996 (Fig. 16)

Syn.: *Raphidiophrysopsis* Valkanov, 1970

Diagnosis: Centroheliids with the periplast represented by one type of siliceous elements: spindle-like or plate-like tangential scales. Radial elements are absent. Scales have a reticular or smooth texture of upper surface and are surrounded by a broad hollow marginal rim. One species has a mucous stalk, which is supported by elongated scales.

Composition: Six species

Type-species: *P. symmetrica* (Penard, 1904) Mikrjukov, 1996

KEY TO SPECIES OF GENUS *POLYPLACOCYSTIS*:

1. All scales are spindle-shaped, broadened in the central part *P. pallida*
- 1' Scales are mainly plate-like, rare rod-like 2
2. The external surface of scales has a reticular texture 3
- 2' The external surface of scales is smooth 4
3. With three shapes of scales: spindle-like, naviculoid and broadly oval *P. ambigua*
- 3' All scales of similar shape: broadly elliptical *P. symmetrica*

4. Cells have a mucous stalk, supported by elongated rod-shaped scales *P. arborescens*
 4' Unattached cells with various shapes of scales 5
 5. Scales are elliptical *P. coerulea*
 5' Scales are stick- or rod-like with a strongly curved marginal rim and rounded poles *P. bruni*

1 (10). *P. bruni* (Penard, 1903) Mikrjukov, 1999 (Fig. 16, A)

Basionym: *Raphidiophrys bruni* Penard, 1903

Syn.: *Raphidocystis infestans* Wetzel, 1925; *R. neapolitana* Bardele, 1981

Diagnosis: Periplast is 12–30 mm in diameter; one type of tangential scales with smooth external surface. Scales are of various length, stick- or rod-like with several widened rounded apices and a strongly unscrewed marginal rim.

Habitat: Fresh, brackish and marine waters.

Occurrence: In fresh waters: Spitsbergen (Penard, 1903), Germany ([as *R. infestans*] Wetzel, 1925), the Netherlands (Siemensma, 1981), Italy ([as *R. neapolitana*] Bardele, cit. acc.: Margulis, 1981), Crimea (Микрюков, 1999 а). In brackish waters: the coast of Alabama, USA ([as *R. infestans*] Jones, 1974), the Black Sea (S~18‰: Микрюков, 1999 а). In marine waters: the Tasmanian Sea (Mikrjukov & Patterson, 2002).

2 (11). *P. coerulea* (Penard, 1904) Mikrjukov et Croome, 1998 (Fig. 16, B)

Basionym: *Raphidiophrys coerulea* Penard, 1904

Syn.: *R. marginata* Siemensma, 1981; *R. contractilis* Kinoshita et al., 1995; *Raphidiophrysopsis sessilis* Valkanov, 1970

Diagnosis: The species of the genus *Polyplacocystis* with the periplast of 10–50 mm in diameter and one type of elliptical scales with a smooth external surface. The shape of scales (length/breadth-ratio) and thickness of the periplast greatly varies depending on the site of sampling.

Habitat: Fresh, brackish and marine waters

Occurrence: In fresh waters: Switzerland (Penard, 1904), Germany (Rainer, 1968), the Netherlands ([partly as *R. marginata*] Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Estonia ([as *R. marginata*] Mikrjukov, 1993 a), Canada, Chile, New Zealand, Sri-Lanka ([as *R. marginata*] Nicholls & Дьртс Schmidt, 1985), south Australia (Mikrjukov & Croome, 1998), Queensland, Australia (Mikrjukov & Patterson, 2002). In brackish waters: the coast of Alabama, USA (Jones, 1974), Gulf of Finland ([as *R. marginata*], S~6‰: Вишс, 1992 b), Japan ([as *R. contractilis*] Kinoshita et al, 1995). In marine waters: the Mediterranean Sea ([as *R. marina*] Bardele, cit. acc.: Margulis, 1981), marine aquaria ([as *R. marginata*], S~35‰: Mikrjukov, 1994 b).

3 (12). *P. pallida* (Schulze, 1874) Mikrjukov, 1996 (Fig. 16, B)

Basionym: *Raphidiophrys pallida* Schulze, 1874

Diagnosis: Periplast is 60–140 mm in diameter with one type of long and thin spindle-like scales, 8–36 Ч 0.7–1.2 mm, tapering to tubular ends, 0.6 mm in diameter. Scales have the greatly declinate margins, 0.4 Ч 2.6–3.2 mm, forming a narrow slit. Open scales with strongly pressed margins. All scales are smooth and without the reticular texture. Central parts of scales are often broadened up to 1.2 mm.

Habitat: Freshwater, widespread

Occurrence: Germany (Schulze, 1874; Rainer, 1968; Дьртс Schmidt & Patterson, 1987 а), Switzerland (Penard, 1904), England (West, 1901), Scotland (Brown, 1911), the Netherlands (Hoogenraad & De Groot, 1940; Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Russia (Zykoff, 1902; Mikrjukov, 1993 b), Finland (Levander, 1894), Hungary (Kormos, 1971), Chile, Sri-Lanka (Nicholls & Дьртс Schmidt, 1985), Australia (Schewiakoff, 1893; Croome, 1987 b).

4 (13). *P. arborescens* (Mikrjukov, 1994) Mikrjukov, 2001 (Fig. 16, Г)

Basionym: *Raphidiophrys pedunculata* Mikrjukov, 1994

Syn.: *Cienkowskya arborescens* Jones, 1974; *Polyplacocystis pedunculata* Mikrjukov, 1996

Diagnosis: The cell body, 40–50 mm in diameter, is placed on the top of the mucous stalk, which is three times longer than the cell diameter. Both the cell body and the stalk are covered with the layer of tangential scales. The scales, covering the cell body and the stalk base, are elongately oval, straight, 7.5–9.0 Ч 0.8–1.2 mm and surrounded by a hollow smooth rim of a equal thickness, 0.35–0.40 mm. The scales, covering the middle part of the stalk, twice longer than scales, which cover the cell (about 17 mm), however the width and thickness of their rim are constant.

Habitat: Marine

Occurrence: France coast of the Mediterranean Sea ([as *Cienkowskya mereschkowskyi*] Villeneuve, 1937), the coast of Alabama, USA ([as *C. mereschkowskyi* and *C. arborescens*] Jones, 1974), the White Sea (27%: Микрюков, 1994; Mikrjukov, 2001).

5 (14). *P. symmetrica* (Penard, 1904) Mikrjukov, 1996 (Fig. 16, Д)

Basionym: *Raphidiophrys symmetrica* Penard, 1904

Diagnosis: Periplast, 14–27 mm in diameter, is composed of one type of scales with reticular external surface, 4–11 Ч 2–3 mm. Scale surface has reticular structure. The last is caused by a secondary layer on the surface of plates, while holes show the absence in some places the primary layer. Scales vary from elongate to oval. Scales are very similar to plate-scales *P. ambigua* and *Raphidocystis tubifera*. However, other types of scales in *P. symmetrica* are absent in contrast to these two species.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Switzerland (Penard, 1904), Germany (Rainer, 1968), the Netherlands (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Canada (Nicholls & Дьрршmidt, 1985), Argentina (Vigna, 1988), Australia (Croome, 1987 b), probably Japan ([as diatom sp. N3] Takahashi, 1959).

6 (15). *P. ambigua* (Penard, 1904) Mikrjukov, 1996 (Fig. 16, E)

Basionym: *Raphidiophrys ambigua* Penard, 1904

Diagnosis: Periplast is 20–50 mm in diameter; three types of scales with a reticular external texture of the distal surface. The clump of spindle-like scales is well visible around bases of axopodia. Scales: 1) long, narrow, spindle-like with acute apexes, 0.4–0.7 Ч 10–15 mm; 2) narrow ellipsoidal or naviculoid, 1.5–2.5 Ч 6–10 mm; 3) broadly elliptical or oval with rounded poles, 3–4 Ч 4.5–6.0 mm. All shapes of scales have a broad marginal rim, which can be smooth or slightly ribbed.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Switzerland (Penard, 1904), Germany (Bardele, 1976, 1977 b; Rieder, 1979), the Netherlands (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Canada, Chile, New Zealand, Sri-Lanka (Nicholls & Дьрршmidt, 1985), Argentina (Vigna, 1988), Japan (Takahashi, 1959).

Genus 7. *Raphidiophrys* Archer, 1867 (Fig. 17)

Diagnosis: Centroheliids with the periplast which formed from incompact layer of flattened tangential siliceous elements (scales), surrounded by a broad hollow marginal rim. Radial elements are absent. Scales are located mainly tangentially on all surface of the body and consist of upper and lower plates, connected by internal radial septae, which at SEM-observation are visible as periodic radial striation or ribs.

Composition: Six species

Type-species: *R. viridis* Archer, 1867

KEY TO SPECIES OF GENUS *RAPHIDIOPHRYS*:

1. Scales are covered by rows of papillae, reaching greatest dimensions on the periphery; the shape of scales is from elongated to rod-like with strongly inflected margins forming a narrow slit *R. viridis*
- 1' Scales are plate-like, papillae are absent 2
2. Scale edges do not form a marginal rim; scales are rounded or broadly ovoid; two types of radial ribs (long and short) are radiated from the scale centre *R. minuta*
- 2' Inflected margins of the scales form a marginal rim; radial ribs of one type are radiated from the medial axis of the scale 3
3. The width of the scale not decreases along septae; a marginal rim is well developed *R. ovalis*
- 3' The width of the scale noticeably decreases along septae; scales are oval with narrow pointed edges; the relation of length to breadth of scales (L/B-ratio) varies from 1.4 to up to 2.3 4
4. Scales are elliptical, elongated, 6–14 Ч 2–4 mm with L/B-ratio of 3.0–5.4; on a cross section have a form of crescent *R. capitata*
- 4' L/B-ratio less than 3 5

5. Scales are usually from rounded to broadly oval, 6.2–8.6 Ч 4.4–6.5 mm with L/B-ratio of 1.1–1.4 (rarely up to 2.0) *R. elegans*
 5' Scales are elongately elliptical, flat, 7.2–12.7 Ч 3.1–4.8 mm with L/B-ratio of 1.7–2.3
 (on the average 2.0) *R. intermedia*

1 (16). *R. viridis* Archer, 1867 (Fig. 17, A, Б)

Syn.: *R. glomerata* Penard, 1901

Diagnosis: Solitary, more often colonial forms. Cells about 50 mm in diameter (30–80 mm in colony), are surrounded by the periplast with one type of scales. Scales are long, rod-like with greatly declinate margins, forming a narrow slit like in *P. pallida*, 15–37 Ч 1 mm. Outside scales are covered with rows of short papillae; papillae on poles about 0.1 mm high, becoming smaller towards the centre. The number of septae vary from 50 to 60 on 10 mm of the scale rim.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Ireland (Archer, 1867), Switzerland ([as *R. glomerata*] Penard, 1901), the Netherlands (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Queensland, Australia (Mikrjukov & Patterson, 2002).

2 (17). *R. capitata* Siemensma et Roijackers, 1988 (Fig. 17, B)

Diagnosis: Solitary, rare colonial forms. Periplast is 25–50 mm in diameter, with one type of elliptical or elongated scales with rounded, often capitate poles; scale plates are linked under an acute angle and are greatly twisted; poles sometimes are covered by a thin lamella; scale sizes: 6–14 Ч 2–4 mm with a L/B-ratio of 3.0–5.4 and with internal radial septae, number of which along the border vary from 30 to 60–70 per 10 mm. The scales on a cross-section have a form of crescent.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Sweden, the Netherlands (Siemensma & Roijackers, 1988 b), Canada, Chile ([as *R. elegans*] Nicholls & Dьrrschmidt, 1985), Queensland, Australia (Mikrjukov & Patterson, 2002).

3 (18). *R. elegans* Hertwig et Lesser, 1874 (Fig. 17, Г)

Syn.: *R. orbicularis* Nicholls et Dьrrschmidt, 1985

Diagnosis: Solitary or colonial forms. Cells, 17–67 mm in diameter, are surrounded by the thick periplast (up to 30 mm thick) with one type of spherical or broadly oval, sometimes oblong scales; a lot of scales are aberrated. Dimensions: 6.2–8.6 Ч 4.4–6.5 mm with L/B-ratio of 1.1–1.4 (sometimes up to 2.0). The scales are ornamented with internal radial septae till 30–60 on 10 mm of the scale rim. Scale edges are greatly declinate down.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Germany (Hertwig & Lesser, 1874; Rainer, 1968), Switzerland (Penard, 1904), France (Hovasse, 1965; Brugerolle & Mignot, 1984 a), the Netherlands (Hoogenraad & De Groot, 1940; Siemensma & Roijackers, 1988 b), England (Wailles, 1921), Northern Russia (Cienkowski, 1881; Mikrjukov, 2001), Canada ([as *R. orbicularis*] Nicholls, cit. acc.: Nicholls & Dьrrschmidt, 1985), Paraguay (von Daday, 1905), Australia (Croome, 1987 b).

4 (19). *R. intermedia* Penard, 1904 (Fig. 17, Д)

Diagnosis: Cells are 30–60 mm in diameter with one type of scales in the periplast. Scales are elongately elliptical (sometimes ovoid or triangular) with broadly rounded poles, 7.2–12.7 Ч 3.1–4.8 mm with L/B-ratio of 1.7–2.3. Scales are broadly concave with widely located radial ribs (about 30–40 on 10 mm of the scale rim). The rim is of very uniform thickness.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Switzerland (Penard, 1904), Germany (Rainer, 1968), the Netherlands (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Karelia (Mikrjukov, 2001), Estonia (Jacobson, 1928), Canada, Chile, New Zealand, Malaysia (Nicholls & Dьrrschmidt, 1985), Argentina (Vigna, 1988), Australia (Croome, 1987 b).

5 (20). *R. minuta* Nicholls et Dьrrschmidt, 1985 (Fig. 17, E)

Diagnosis: Cells, 10–15 mm in diameter, are surrounded by the periplast 2–5 mm thick (with an appreciable clump of scales along axopodia up to 50 mm long) with one type of scales. Scales are from rounded to roundly ovoid, 2–6 mm in diameter; they are ornamented with long and short wavy radial ribs; the long ribs are in 2–4 times longer than short ones and extend from the scale margin to its center. The marginal rim is reduced.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Canada (Nicholls, cit. acc.: Nicholls & Dьrrschmidt, 1985), Australia (Croome, 1987 b).

6 (21). *R. ovalis* (Nicholls et Dьrrschmidt, 1985) Siemensma et Roijackers, 1988 (Fig. 17, Ж)

Basionym: *R. orbicularis* ssp. *ovalis* Nicholls et Dьrrschmidt, 1985

Diagnosis: Periplast is about 20 mm in diameter with one type of scales. Scales are oval with declinate pointed narrow edges. The scale size: 6.4–12.7 Ч 3.0–6.4 mm with L/B-ratio of 1.4–2.3; number of septae vary from 65 to 80 on 10 mm of the scale rim. The width of scale strongly decreases towards the periphery. Upper plates of scales are very fragile.

Habitat: Freshwater

Occurrence: The Netherlands ([as *R. intermedia*] Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 b), Chile, New Zealand (Dьrrschmidt, cit. acc.: Nicholls & Dьrrschmidt, 1985), probably Japan ([as diatom sp No 1] Takahashi, 1959).

Genus 8. *Raphidocystis* Penard, 1904 (Fig. 18)

Diagnosis: Centroheliids with the periplast which has three types of siliceous elements: 1) straight, tube- or trumpet-shaped radial ones; 2) smaller funnel-shaped radial ones; and 3) elliptical or subrectangular tangential plate-scales surrounded by a broad hollow marginal rim; their external surface can be reticular or smooth.

Composition: Three species

Type-species: *R. lemani* (Penard, 1891) Penard, 1904

KEY TO SPECIES OF GENUS *RAPHIDOCYSTITIS*:

- 1. Spicules are long, tubular with slightly broadened apices *R. lemani*
- 1' Spicules are long, trumpet-shaped with broad apical ends 2
- 2. The surface of plate-scales and short funnel-shaped spicules is reticular *R. tubifera*
- 2' The surface of plate-scales and short funnel-shaped spicules is smooth *R. glabra*

1 (22). *R. lemani* (Penard, 1891) Penard, 1904 (Fig. 18, A, Б)

Basionym: *Acanthocystis lemani* Penard, 1891

Syn.: *Heterophrys pavessii* Garbini, 1898

Diagnosis: Periplast is 22–25 mm in diameter. The long radial elements are tubular, 17–24 mm long and about 0.37 mm wide at the base, slightly widened towards the apical end up to 0.8–1.0 mm. The short radial elements are cup- or funnel-shaped, 2.1–2.6 mm long, 2.5 mm in diameter; their distal parts are surrounded by the smooth marginal rim of 0.2 mm wide.

Plate-scales are rare, about 5.0 Ч 2.2 mm, with a reticular external surface and surrounded by a smooth rim of 0.3 mm wide.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Switzerland (Penard, 1891), Italy ([as *H. pavessii*] Garbini, 1898), Russia (Mikrjukov, 1993 b).

2 (23). *R. glabra* Nicholls et Dьrrschmidt, 1985 (Fig. 18, B)

Diagnosis: Cells (with scales) are 40–50 mm in diameter. The periplast has three types of scales. The long radial scales, 10–15 mm long, are smooth and tubular, tapering gradually from the proximal end to the small plate-like base (0.8 mm in diameter); the tubular part is 1.4–2.1 mm in diameter. The short radial scales are needle-shaped, about 4.6 mm long and without any external texture; apical ends are rounded (1.5 mm in diameter) and surrounded by a distinct rim. These scales are abruptly tapered in long tubes, which have base-plates similar to the long scales.

Plate-scales, 6–7 Ч 3–3.5 mm, are flat, surrounded by a broad peripheral rim, with a smooth external surface.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile, Canada (Dьrrschmidt, cit. acc.: Nicholls & Dьrrschmidt, 1985).

3 (24). *R. tubifera* Penard, 1904 (Fig. 18, Г)

Diagnosis: Periplast is 10–27 mm in diameter. The long radial elements are trumpet-shaped, 15–27 mm long. The short radial elements are funnel-shaped, 2.5–4.5 mm long and about 2.8 mm in diameter.

Plate-scales are oval, 5.0–7.9 Ч 2.5–3.2 mm, with a broad marginal rim and a reticular external surface.

Habitat: Freshwater, occasionally in marine waters

Occurrence: Switzerland (Penard, 1904), Germany (Rainer, 1968), England (Wailes, 1939), the Netherlands (Siemensma, 1981), central Russia (Mikrjukov, 1993 b), Karelia (Mikrjukov, 2001), Estonia (Mikrjukov, 1993 a), Canada (Rees et al., 1980), Chile, Malaysia, New Zealand (Nicholls & Dьrrschmidt, 1985), Australia (Croome, 1986), Argentina (Vigna & Alberio, 1993), probably, Japan (Takahashi, 1959). In marine waters: English Channel (Tong, 1994).

Family 3. ACANTHOCYSTIDAE Claus, 1874

Diagnosis: Centrohelid heliozoa, the periplast of which is differentiated on external and internal siliceous endogenous elements. Internal elements are represented by tangential plate-scales lacking a hollow marginal rim; external elements of the periplast are represented by: (i) tangential plates with well developed central sternum (sometimes concave at a base) or both sternae; (ii) funnel-shaped radial elements lacking a central sternum; or more often (iii) radially oriented radially or bilaterally symmetrical spicules with a well developed sternum as a shaft.

Composition: Seven genera

Type-genus: *Acanthocystis* Carter, 1863

KEY FOR GENERA OF FAMILY ACANTHOCYSTIDAE:

1. The sternum (shaft) of external elements of the periplast is completely reduced; its centre is deepened, therefore the scale has a radial orientation and a funnel-like form *Pseudoraphidocystis*
- 1' The sternum (shaft) is present 2
2. All elements of the periplast are represented by tangential plates 3
- 2' External scales of the periplast are oriented radially or subradially 4
3. The external layer of the periplast is represented by patternless plates surrounded by a broad hollow marginal rim *Heteroraphidiophrys*
- 3' The external scales of the periplast look like plates of a rounded or oval form or reminiscent of a sail form, lack a hollow marginal rim, with the sternum and membranous wings, ornamented with radial ribs radiating from the sternum *Pseudoraphidiophrys*
4. Radial scales are bilaterally symmetrical, consist of a sternum (shaft) and a membranous base forming two lateral wings, extending on a certain distance along the sternum 5
- 4' Radial scales (spicules) consist of the shaft lacking lateral wings, and a base-plate 6
5. The differentiation of the membranous base of radial scales on the basal and lateral wings is indistinctly; the basal wing does not form the spicule base, perpendicular to the shaft and lateral wings *Pterocystis*
- 5' Radial scales have a distinctly developed basal wing, perpendicular to the shaft and lateral wings and forming the spicule base *Raineriophrys*
6. Base-plates of spicules have heart-shaped shape; the shaft goes from them eccentrically *Choanocystis*
- 6' Base-plates are rounded or a slightly irregular form; the shaft goes from their centers *Acanthocystis*

Genus 9. *Heteroraphidiophrys* Mikrjukov et Patterson, 2002 (Fig. 15)

Diagnosis: Centroheliozoa with a periplast comprised of two types of siliceous plate scales: internal plate-scales without a hollow, inflexed marginal rim but with an axial rib; and external plate-scales with a rather broad hollow marginal rim formed by inflexed scale edges.

Composition: Monotypic

Type-species: *H. australis* Mikrjukov et Patterson, 2002

1 (25). *H. australis* Mikrjukov et Patterson, 2002 (Fig. 15, Б)

Diagnosis: The species of the genus *Heteroraphidiophrys* with the diameter of the body 20–22 μm and the two-layer periplast, 3–4 μm thick. Scales of the internal layer strongly vary in the shape from oval up to ribbon-like inside of the same periplast, 3.0–7.4 μm \times 1.5–2.0 (in the average, 5.3–1.8) μm with L/B-ratio of 2.7–5.0 (in the average, 3.3).

External scales are larger, oval, occasionally of an irregular shape, 5.0–5.5 μm \times 3.0–3.7 (on average, 5.3–3.4) μm with L/B-ratio of 1.5–1.7 (on average, 1.6) and smooth external surface, surrounded by a thin hollow marginal rim of constant thickness.

Habitat: Marine

Occurrence: The Tasmanian Sea (Mikrjukov & Patterson, 2002).

Genus 10. *Pseudoraphidocystis* Mikrjukov, 1997 (Fig. 19)

Diagnosis: Centrohelid heliozoa with two types of endogenous siliceous elements in the periplast: tangential plate-scales without a hollow marginal rim and radial funnel-shaped elements without axial rod (shaft or sternum).

Composition: Three species

Type-species: *P. glutinosa* (Penard, 1904) Mikrjukov, 1997

KEY TO SPECIES OF GENUS *PSEUDORAPHIDOCYSTIS*:

1. Radial elements are radially symmetrical, without ribs *P. glutinosa*.
- 1' The surface of radial elements with radial ribs 2
2. Radial elements with a stalk-like basal protrusion 3
- 2' Radial elements are without a stalk-like protrusion *P. flabellata* ssp. *novae-zelandiae*
3. Ribs are regularly located, consist of 3–4 fine ribs and radiate from the top end of the stalk towards the external edge of the scale *P. flabellata* ssp. *flabellata*
- 3' Radial scales have an umbrella-shaped form; radial ribs are thin, they are visible only on a periphery of an “umbrella”, but are disappeared to its centre *P. umbraculiformis*

1 (26). *P. glutinosa* (Penard, 1904) Mikrjukov, 1997 (Fig. 19, A)

Basionym: *Raphidocystis glutinosa* Penard, 1904

Syn.: *Acanthocystis rasilis* Dьrrschmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 10–20 mm in diameter with two types of elements (scales). The periplast is poorly packed. External radial scales, 3.0–4.0 mm in diameter, are patternless, funnel- or cup-shaped; their opened ends are almost rounded, 2.6–3.0 mm in diameter, surrounded by the narrow rim, they sharply narrowed, being transformed in a tube 1.5 mm in a diameter with a small capitate base.

Internal plate-scales, 3.0–3.3 Ч 1.7–2.0 mm, are patternless, have a narrow peripheral rim and a weakly developed axial thickening.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Switzerland (Penard, 1904), Germany (Rainer, 1968), the Netherlands (Siemensma, 1981), New Zealand ([as *A. rasilis*] Dьrrschmidt, 1987 b).

2 (27). *P. flabellata* ssp. *flabellata* (Dьrrschmidt, 1987) Mikrjukov, 1997 (Fig. 19, B)

Basionym: *Acanthocystis flabellata* Dьrrschmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 10–15 mm in diameter with two types of elements (scales). External scales are radially symmetrical, 3.6 mm in diameter, 2.7 mm long, with regularly located radial ribs, consisting of 3–4 smaller ribs; they radiate from the upper end of the stalk to the external edge of a scale. The stalk is short, 0.5 mm long, smooth, cylindrical.

Internal plate-scales are 1.2–2.0 Ч 0.7–1.1 mm, ovoid or elliptical, with the little bit raised axial thickening; the periphery of scales is surrounded by the narrow curved rim.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Canada (Nicholls, cit. acc.: Dьrrschmidt, 1987 b), Germany, Chile, New Zealand (Dьrrschmidt, 1987 b).

P. flabellata ssp. *novae-zelandiae* Dьrrschmidt, 1987

Basionym: *Acanthocystis flabellata novae-zelandiae* Dьrrschmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 10–15 mm in diameter. External (radial) scales, 3.8 mm in diameter, 3.0 mm long, are cup-shaped without stalk-like basal protrusion. Internal plate-scales are 1.2–2.0 Ч 0.7–1.1 mm.

Differs from ssp. *flabellata* by bowl-shaped spicules lacking the smooth stalk-like basal protrusion.

Habitat: Freshwater

Occurrence: New Zealand (Dьrrschmidt, 1987 b), Japan ([as sp. No17] Takahashi, 1959).

3 (28). *P. umbraculiformis* (Dьrrschmidt, 1987) Mikrjukov, 1997 (Fig. 19, B)

Basionym: *Acanthocystis umbraculiformis* Dьrrschmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 15–25 mm in diameter with two types of elements (scales). External (radial) scales are umbrella-shaped, 2.4 mm in diameter, with a short stalk, 0.6 mm long; the periphery of an umbrella are ornamented with delicate radial ribs, which disappear towards its centre.

Internal plate-scales, 1.5 Ч 0.8 mm, are elliptical, sometimes slightly curved and smooth with a poorly developed axial thickening.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Germany, Chile (Dьrrschmidt, 1987 b), Japan ([as sp. No 9] Takahashi, 1959).

Genus 11. *Pseudoraphidiophrys* Mikrjukov, 1997 (Fig. 20)

Diagnosis: Centrohelid heliozoa with two types of tangential or subtangential endogenous siliceous elements in the periplast, both without a broad hollow marginal rim. The internal layer is represented by plate-scales typical for the family, while the external one – by plates with one clear sternum and is ornamented with radial ribs.

Composition: Four species

Type-species: *P. formosa* (Dьrрschmidt, 1985) Mikrjukov, 1997

KEY TO SPECIES OF GENUS *PSEUDORAPHIDIOPHRYS*:

1. External scales are veliform; wings of a scale form a stalk-like protrusion around the proximal end of the sternum *P. veliformis*
- 1' External scales are rounded, ovoid or oval 2
2. External scales are sharply divided into a patternless marginal part and a ribbed central part *P. discoidea*
- 2' A patternless marginal part is not developed 3
3. External scales are ovoid, 1.2–1.7 Ч 1.07 mm *P. ovata*
3. External scales are rounded or broadly oval, 3.1–3.5 mm long *P. formosa*

1 (29). *P. formosa* (Dьrрschmidt, 1985) Mikrjukov, 1997 (Fig. 20, A, Б,)

Basionym: *Acanthocystis formosa* Dьrрschmidt, 1985

Diagnosis: Periplast is 5–15 mm in diameter with two types of tangential elements (scales). External scales are almost circular or oval, 3.1–3.5 mm in diameter, with regularly located thin ribs, which radiate radially from the sternum towards the periphery; the sternum is rudimentary and is visible as a thickened dark line; the area, surrounding the proximal part of the sternum, is concave; the lateral wings and the basal wing form the nearly circular scale form.

Internal plate-scales are 1.2–1.5 Ч 0.9–1.0 mm, ellipsoidal or slightly asymmetrical, thin with a central depression; upturned submarginal parts have a slightly inflexed rim.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile (Dьrрschmidt, 1985), Australia (Croome, 1987 b).

2 (30). *P. discoidea* (Dьrрschmidt, 1985) Mikrjukov, 1997 (Fig. 20, B)

Basionym: *Acanthocystis discoidea* Dьrрschmidt, 1985

Diagnosis: Periplast is 10–15 mm in diameter with two types of tangential elements (scales). External scales, 3.4–4.1 mm in diameter, are almost circular or roundly oval. They are divided into a patternless marginal part and a ribbed central one; the sternum is visible only as a dark central line, from which ribs radially radiate to the inner margin of the dark band. A slight depression on one end of the sternum can be considered as the marker of the basal end.

Internal plate-scales are small, 1.1 Ч 0.6–0.75 mm, oval and thin; the central ridge is slightly raised above the small poles.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile (Dьrрschmidt, 1985).

3 (31). *P. ovata* (Dьrрschmidt, 1987) Mikrjukov, 1997 (Fig. 20, Г)

Basionym: *Acanthocystis ovata* Dьrрschmidt, 1997

Diagnosis: Periplast is very small, 5–10 mm in diameter, with two types of tangential scales. External scales are ovoid, 1.2–1.7 Ч 1.07 mm with delicate, regularly located ribs. These radiate from the sternum towards the outer margin; the sternum is weakly developed and is visible only as a dark line; the area around the sternum is slightly concave; the lateral wings and the basal wing form the oval form of scales.

Plate-scales are elliptical, 1.5 Ч 0.6 mm, patternless, except for a narrow rim and an axial thickening.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile (Dьrрschmidt, 1987 b).

3 (32). *P. veliformis* (Dьrрschmidt, 1987) Mikrjukov, 1997 (Fig. 20, Д)

Basionym: *Acanthocystis veliformis* Dьrрschmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 10–20 mm in diameter with two types of tangential elements (scales). External scales resemble a sail; their sternum is reduced up to a short hollow rib; the lateral wings extend along all length of the shaft, reaching the maximum breadth in the lower third of the scale; from here, towards the proximal end, they closely are

converged with the basal wing, forming a short patternless stalk, which sometimes is visible only as a concave depression around the proximal sternum end; the lateral wings are ornamented with thin ribs, radiating perpendicularly or obliquely from the shaft towards the outer margin.

Internal plate-scales are small, ovoid or, more rarely, elliptical, 0.9–1.3 Ч 0.6–0.8 mm, patternless, except for a narrow peripheral rim and an axial thickening, which is slightly raised on a small area.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Canada, Chile (Dьrtschmidt, 1987 b).

Genus 12. *Pterocystis* Siemensma et Roijackers, 1988 (Fig. 21)

Diagnosis: Centrohelid heliozoa with two types of endogenous siliceous elements in the periplast: tangential plate-scales and radial (or subradial) spicules. Spicules form an external jacket and consist of a shaft and a membranous base, which extends along shaft on a certain distance and frequently forms the stalk near the spicule base; a membranous base lacks clear differentiation on the lateral and basal wings.

Composition: Ten species

Type-species: *P. pteracantha* (Siemensma, 1981) Siemensma et Roijackers, 1988

KEY TO SPECIES OF GENUS *PTEROCYSTIS*:

1. A sternum (shaft) of radial scales (spicules) is curved at its proximal part and forms a stalk-like protrusion (a stalk); spicules are leaf-, feather- or funnel-shape 2
- 1' A stalk not forms 4
2. External scales are leaf-shaped; their membranous lateral wings sharply taper at the proximal part, forming a compact stalk *P. foliacea*
- 2' External scales are feather- or funnel-like 3
3. External scales are funnel- or cup-like *P. pulchra*
- 3' External scales are feather-like and have a long wing-like distal part *P. plumosa*
4. Spicules consist of a shaft, attached to the membranous base; any differentiation of the base on the lateral wings and the basal wing is not developed 5
- 4' The membranous base of the shaft is concave and on it is possible to distinguish the lateral wings and the basal wing 8
5. Plate-scales are patternless, except for an axial thickening 6
- 5' Plate-scales have a well-developed ribbed rim 7
6. A shaft has a flat membranous base resembling a track of a duckfoot; lateral wings are no formed; the shaft apex is cut off *P. anapoda*
- 6' A shaft base is curved and attaches to a broad membrane forming a dipper-like structure; the membrane forms two lateral wings, which extend along the shaft and terminate subapically; a shaft tapers towards the blunt apex *P. pinnata*
7. A shaft tapers towards the cut off apex; the basal part of the shaft is extended into an oval membrane ornamented with ribs, the shaft base bends backward *P. pteracantha*
- 7' Apices of spicules are blunt; the shaft tapers towards the base; the proximal part of the shaft possesses an ovoid membrane with a thick marginal rim and radial ribs *P. striata*
8. Lateral wings taper gradually towards the top of the shaft; its membranous base is concave and forms a pear-shaped structure; the distal part of shaft without lateral wings *P. pyriformis*
- 8' Lateral wings are of more complex shapes 9
9. Spicules are spade-shaped; lateral wings taper sharply in the apical quarter of the shaft, terminating subapically; the shaft with a blunt apex; wings without ribs *P. paliformis*
- 9' Lateral wings are rectangular in the basal part, but then taper sharply at the middle of the shaft and terminate subapically; the shaft with a sharp apex; lateral wings are ornamented with ribs *P. tropica*

1 (33). *P. pteracantha* (Siemensma, 1981) Siemensma et Roijackers, 1988 (Fig. 21, A)

Basionym: *Acanthocystis pteracantha* Siemensma, 1981

Diagnosis: Cells are 8–15 mm in diameter with one type of spicules in the periplast. Spicules are 2.5–9.4 mm long;

the shaft is 0.26 mm in diameter, slightly tapers towards the cut off apex; the basal part of a shaft is extended into an oval or almost circular membrane, 3.0–3.5 Ч 2.4–2.5 mm, ornamented with 50–80 radial ribs, radiating from the shaft; the shaft base bends backward, forming a depression.

Plate-scales are 3.6–5.0 Ч 2.5–2.8 mm, from oblong to elliptical, surrounded by a thick rim, 0.1 mm, and with a large depressed central area.

Habitat: Freshwater

Occurrence: The Netherlands (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 a).

2 (34). *P. striata* (Nicholls, 1983) Дьрршmidt, 1987 (Fig. 21, Б)

Basionym: *Acanthocystis striata* Nicholls, 1983

Diagnosis: Fixed cells are 7–10 mm in diameter with one type of spicules in the periplast. Spicules are hollow, 3–7 mm long and 0.12–0.2 mm in diameter, are tapered towards a blunt apex; the proximal part of spicules bear an ovoid-shaped membrane with a peripherally thickened rim (about 0.02 mm wide); the surface of the membrane is crossed by 20–40 radial ribs (0.02 mm wide), connecting the margin of the membrane with the proximal half of the shaft; the base of a shaft is curved, that makes the depression in the membrane, forming a spoon-like structure.

Elliptical plate-scales are about 1.4 Ч 2.2 mm with a medial tubular thickening on two thirds of the length of a scale (0.07 mm wide); edges of the scale are surrounded by a broad thickened or curved rim, ca. a half of the scale width, and are ornamented with radially located ribs, 0.02 mm wide; the similar ribs connect the medial thickening and the rim.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Germany, Chile, New Zealand (Дьрршmidt, 1987 b), Canada (Nicholls, 1983), Australia (Croome, 1986).

3 (35). *P. tropica* (Дьрршmidt, 1987) Siemensma, 1991 (Fig. 21, В)

Basionym: *Acanthocystis tropica* Дьрршmidt, 1987

Syn.: *A. tropica* ssp. *paucistriata* Дьрршmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 20–30 mm in diameter with one type of spicules. Spicules are 4–7 mm long, curved in their proximal part; the shaft is hollow, 0.19 mm in diameter, is abruptly tapered towards an apex; lateral wings are proximally rectangular but then abruptly narrow and terminate subapically; cross ribs are developed mainly on the proximal part of lateral wings and on the basal wing.

Plate-scales are 2.1–2.7 Ч 1.2–1.5 mm, elliptical, ornamented with distinct radial ribs and have a poorly developed medial thickening.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile, Sri-Lanka (Дьрршmidt, 1987 b).

4 (36). *P. pyriformis* (Дьрршmidt, 1987) Siemensma, 1991 (Fig. 21, Г)

Basionym: *Acanthocystis pyriformis* Дьрршmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 8–15 mm in diameter with one type of spicules. Spicules are 1.5–2.0 mm long, almost pear-shaped; the shaft is hollow, 1.4 mm long and 0.06 mm in diameter, the distal part without wings and is tapered to the blunt apex; the lateral wings and the basal wing form the pear-like structure; wings are smooth, their edge is slightly curved inside; the area around the shaft base is concave by a dipper-like way.

Plate-scales are elliptical or ovoid, about 1.4 Ч 1.6 mm, with a narrow peripheral rim and a central protrusion, sometimes developed as a central thickening.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile, New Zealand (Дьрршmidt, 1987 b).

5 (37). *P. paliformis* (Дьрршmidt, 1987) Siemensma, 1991 (Fig. 21, Д)

Basionym: *Acanthocystis paliformis* Дьрршmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 8–15 mm in diameter with one type of spicules. Spicules are about 4.5 mm long, 2.3 mm wide, almost spade-like; the shaft is reduced up to a short and hollow ridge of varying breadth, terminating distally by a blunt apex; lateral wings and the basal wing are narrowly rimmed and, after connecting, form the spade-like spicule form; the wings extend almost in parallel on either side of the shaft, but then abruptly taper and terminate subapically; the space around the shaft base is concave in a concavity.

Plate-scales are ellipsoidal or ovoid, 2.5 Ч 1.5 mm, thin and narrowly rimmed; the central thickening is vestigially developed and is slightly raised above the small pole of the scale.

Habitat: Fresh, occasionally brackish waters

Occurrence: Chile, New Zealand (Dьrrschmidt, 1987 b), Gulf of Finland (S~ 6%: Vmrs, 1992 b).

6 (38). *P. foliacea* (Dьrrschmidt, 1985) Siemensma, 1991 (Fig. 21, E)

Basionym: *Acanthocystis foliacea* Dьrrschmidt, 1985

Syn.: *A. foliacea* ssp. *elongata* Dьrrschmidt, 1987; *A. foliacea* ssp. *truncata* Dьrrschmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 10–20 mm in diameter with one type of spicules. Spicules are 2.2–6.9 mm long, leaf-shaped; the shaft is reduced to a narrow ridge, in TEM appears as a dark line between two broad lateral wings, extending along all shaft and tapering distally into a small tip at the terminal part of the shaft; they broaden towards the proximal end, but at a short distance from there abruptly narrow, forming a compact stalk; the more or less horizontal extension opposite the shaft may be considered as a modified basal wing; wings are patternless, smooth with narrowly rimmed margins; spicules are often smaller than their plate-scales.

Plate-scales are ellipsoid, 2.5–3.1 Ч 1.8–2.0 mm, sometimes slightly curved or with a medial constriction, thin and narrowly rimmed; the central thickening is visible sometimes only as a thin rim.

Habitat: Freshwater

Occurrence: The Netherlands (Siemensma, 1991), Chile, New Zealand, Sri-Lanka (Dьrrschmidt, 1985, 1987 b), Japan ([as sp. NN 15, 16] Takahashi, 1959), Australia (Croome, 1987 b).

7 (39). *P. pulchra* (Dьrrschmidt, 1985) Siemensma, 1991 (Fig. 21, Ж)

Basionym: *Acanthocystis pulchra* Dьrrschmidt, 1985

Diagnosis: Periplast is 20–30 mm in diameter with one type of spicules. Spicules are rather numerous, 3.0–4.0 mm long and maximum 3.1–3.8 mm wide, funnel- or cup-like; the shaft is reduced to a dark narrow ridge, which probably is hollow because of its less dense contents; lateral wings extend along all the length of the shaft, reaching a maximum breadth in the middle; from here, towards the proximal end, they closely converge with the basal wing and, after considerable narrowing, form a patternless hollow stalk, which can be long and slender or short and stump-like; the distal part of the spicule of various length; commonly the front part is shorter and slightly curved outwards; the rear part is straighter, reaching a maximum length near the distal end of the shaft; the lateral wings are ornamented with thin ribs, radiating from the shaft.

Plate-scales are 3.0–3.3 Ч 1.7–2.0 mm, from ovoid to ellipsoidal, sometimes asymmetrical, thin, patternless, with concave middle parts and surrounded by a slightly inflected rim; the central ridge is observed only as more dark line.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile (Dьrrschmidt, 1985), New Zealand (Dьrrschmidt, 1987 b).

8 (40). *P. plumosa* (Dьrrschmidt, 1987) Siemensma, 1991 (Fig. 21, 3)

Basionym: *Acanthocystis plumosa* Dьrrschmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 20–30 mm in diameter with one type of spicules. Spicules 7–12 mm long, feather-like; the shaft is hollow, cylindrical, 0.01 mm in diameter with a blunt or abruptly cut off apex; lateral wings extend along two thirds of the length of the shaft, reaching maximum breadth in its lower part; from here, towards the proximal end, they closely converge with the basal wing and after narrowing, form a patternless stalk; the basal part of the stalk is foot-shaped; lateral wings are ornamented with thin ribs, which radiate from the shaft towards the outer margin transversally or obliquely.

Plate-scales are ovoid or elliptical, 3.0–3.7 Ч 1.9–2.1 mm, sometimes asymmetrical, thin with a deeply concave middle part and a narrow rim; the axial thickening is slightly raised towards the smaller end of the scale.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile (Dьrrschmidt, 1987 b).

9 (41). *P. pinnata* (Nicholls, 1983) Siemensma et Roijackers, 1988 (Fig. 21, И)

Basionym: *Acanthocystis pinnata* Nicholls, 1983

Diagnosis: Periplast is 5–10 mm in diameter with one type of spicules. Spicules 3.5–6 mm long, 0.13–0.2 mm in diameter (in the average part), hollow, are tapered to the abruptly terminated apex; the base is attached to a broad membrane, forming two lateral lobes, which taper distally along the shaft and then terminate subapically; the shaft base is curved, creating a depression in a membrane and a dipper-like structure in the spicule base.

Plate-scales are elliptical, 1.3–1.7 Ч 2–2.5 mm, each with a well-developed rib (0.1–0.2 Ч 1–1.4 mm), narrowing by both ends and occupying from one-half to two thirds of the length of the long axis of the scale.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Sweden (Siemensma & Roijackers, 1988 a), Canada (Nicholls, 1983), Chile, New Zealand, Malaysia (Дьтс Schmidt, 1987 b).

10 (42). *P. anapoda* Siemensma et Roijackers, 1988 (Fig. 21, K)

Diagnosis: Cells are about 12 μm in diameter with one type of spicules in the periplast. Spicules are 6.5–10.0 μm long; the shaft, 0.21–0.26 μm in diameter, is cylindrical, hollow with a blunt apex; the proximal part of the shaft is strongly curved; the shaft has a membranous base, divided into two wings; the base is 2.4–3.0 \times 1.6–2.5 μm ; its trapezoid shape resembles a track of a duck foot; lateral wings show a slightly convoluted marginal region, which becomes distally broader; the upper surface of the basal membrane is smooth, the lower one has the slightly developed radial ribs; membranes of some spicules have a poorly developed basal depression.

Plate-scales are broadly elliptical or oval, 3.8–4.1 \times 1.8–2.8 μm ; there is a central depression with one longitudinal rib and several radial ribs; a surface is smooth with the small marginal rim.

Habitat: Freshwater, occasionally marine

Occurrence: The Netherlands (Siemensma & Roijackers, 1988 a), English Channel (S~29‰: Tong, 1994).

Genus 13. *Raineriophrys* Mikrjukov, 2001 (Fig. 22)

Diagnosis: Centrohelid heliozoa with two types of endogenous siliceous elements in the periplast: tangential plate-scales and radial (or subradial) spicules. Spicules form an external jacket and consist of the distinctly developed shaft with lateral wings, extending along the shaft on some distance, and the basal wing, that lies perpendicularly to the shaft and forms the spicule base.

Composition: Eight species

Type-species: *R. erinaceoides* (Petersen et Hansen, 1960) Mikrjukov, 2001

KEY TO SPECIES OF GENUS *RAINERIOPHRYS*:

1. The basal wing forms the heart-shaped spicule base 2
- 1' Spicules others 3
2. The shaft is strongly curved in its proximal part; two lateral wings, ornamented with a small number of fine teeth, extending along all its length *R. echinata*
- 2' The shaft is straight; lateral wings gradually taper along the shaft and have not teeth *R. scaposa*
3. Lateral wings extend along the basal part of the shaft not less, than on its basal third 4
- 3' Lateral wings are developed only in the proximal part of the spicule, where, together with the basal wing, they form a triangular or dipper-shaped cavity 6
4. Lateral wings gradually taper and extend along all the shaft length; the shaft is truncated; the basal wing is rectangular *R. pteromorphos*
- 4' Lateral wings markedly do not reach the spicule apex 5
5. Lateral wings are located in a V-like shape relative the shaft and the basal wing, occupying two thirds of the shaft length; the spicule apex is sharply truncated *R. kilianii*
- 5' Lateral wings extend on the basal third of the shaft; spicule apices are pointed *R. erinaceoides*
6. Spicules are twice longer than the cell diameter; the basal wing is distinctly ribbed; the shaft terminates bluntly with 3–10 marginal teeth *R. fortasca*
- 6' The basal wing without ribs 7
7. The shaft terminates by the obtuse apex with two teeth; the triangular cavity at the base of the spicule is frequently reduced and forms the narrow crack; plate-scales without the ribbed rim *R. raineri*
- 7' Spicules are spoon-shaped; the shaft is sharply truncated; plate-scales with a developed ribbed rim, which surrounds the central depression *R. latimarginalis*

1 (43). *R. erinaceoides* (Petersen et Hansen, 1960) Mikrjukov, 2001 (Fig. 22, A)

Basionym: *Acanthocystis erinaceoides* Petersen et Hansen, 1960

Diagnosis: Cells are about 23.5 μm in diameter with one type of spicules in the periplast. Spicules, 6.3–9.4 μm long, are slightly curved, tapered towards a sharp apex; their base is represented by the basal wing, 1.7 \times 0.7–1.1 μm , located at direct angle to the shaft and two lateral wings, which extend by V-like shape along the shaft, not reaching the half of its length.

Plate-scales are ovoid, 4.2–5.6 \times 2.1–2.5 μm , with an axial ridge.

Habitat: Fresh, occasionally brackish waters

Occurrence: Denmark (Petersen & Hansen, 1960), Germany (Bardele, 1976, 1977 b), the Netherlands (Siemensma, 1981), middle Russia (Mikrjukov, 1993 b), Estonia (Mikrjukov, 1993 a), Crimea (Микрюков, 1999 a), Canada (Nicholls, 1983), Chile, Sri-Lanka (Dьrrschmidt, 1985, 1987 b), Australia (Croome, 1986). In brackish waters: Gulf of Finland (S~6‰: Vшrs, 1992 b), Karelian coast of the White Sea (S~6‰: Mikrjukov, 2001).

2 (44). *R. kilianii* (Dьrrschmidt, 1987) comb. n. (Fig. 22, Б)

Basionym: *Acanthocystis kilianii* Dьrrschmidt, 1987

Diagnosis: Cells are about 14 μm in diameter with one type of spicules in the periplast. Spicules are noticeably curved in the proximal quarter of their length, 5–10 μm long; the shaft is hollow, 0.23 μm thick, abruptly cut off at the direct angle, in basal part forms a spade-like structure caused by wings; two lateral wings are located in a V-like shape relative to the shaft and the basal wing, the last is located between ventral edges of lateral wings; lateral wings, 4.8–8.0 μm long, occupy two thirds of the shaft length and are tapered in the distal direction.

Plate-scales are ovoid or elliptical, 2.6–4.3 μm \times 2.1–3.2 μm , patternless, except for an axial thickening.

Habitat: Freshwater

Occurrence: The Netherlands, Sweden (Siemensma & Roijackers, 1988 a), Chile (Dьrrschmidt, 1987 b), Australia (Croome, 1987 b; Mikrjukov & Patterson, 2002).

3 (45). *R. pteromorphos* (Dьrrschmidt, 1987) comb. n. (Fig. 22, В)

Basionym: *Acanthocystis pteromorphos* Dьrrschmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 10–20 μm in diameter with one type of spicules. Spicules are 2–2.5 μm long; the shaft is hollow, slightly curved, 0.09 μm in diameter; the apex is abruptly cut off at a direct angle; lateral wings, up to 0.4 μm broad, are located at an angle of 180°, tapered distally and terminated subapically; horizontally directed ribs are present irregularly; the basal wing is rectangular and smooth.

Plate-scales, about 2.1 μm \times 1.2 μm , are elliptical, patternless, except for a poorly developed axial thickening.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile (Dьrrschmidt, 1987 b).

4 (46). *R. latimarginalis* (Dьrrschmidt, 1987) comb. n. (Fig. 22, Г)

Basionym: *Acanthocystis latimarginalis* Dьrrschmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is about 25 μm in diameter with one type of spicules. Spicules 3–4 μm long, spoon-shaped; the shaft, 0.1 μm thick, cylindrical, does not taper, apically crenulate or abruptly cut off; the shaft proximally carries two lateral wings in almost of V-like shape relative to the main axis of the shaft and the basal wing, which is located between ventral edges of lateral wings; the proximal shaft end is slightly curved outwards.

Plate-scales are elliptical or ovoid, 2–2.5 μm \times 1.3–1.6 μm , surrounded by a broad radially striated rim, which reaches a maximum thickness near the inner edge of scales.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Sri-Lanka, Malaysia (Dьrrschmidt, 1987 b).

5 (47). *R. raineri* (Siemensma et Roijackers, 1988) comb. n. (Fig. 22, Д)

Basionym: *Pterocystis raineri* Siemensma et Roijackers, 1988

Diagnosis: Cells are about 12 μm in diameter with one type of spicules in the periplast. Spicules are 3.5–7.1 μm long; the shaft is cylindrical, straight or curved, slightly tapers towards the blunt apex, which bears two teeth; the basal part of the shaft is curved and is attached to more or less circular base-plate, 0.43–0.86 μm in diameter; laterally this plate is connected to the proximal part of the shaft by means of two wings, forming a triangular hollow which frequently reduced up to a small slit.

Plate-scales are oval or slightly oblong, 2.3–2.8 μm \times 1.3–1.8 μm , thin and flat; the central part forms a longitudinal groove about 0.08 μm broad.

Habitat: Freshwater

Occurrence: The Netherlands (Siemensma & Roijackers, 1988 a).

6 (48). *R. fortasca* (Nicholls, 1983) comb. n. (Fig. 22, Е)

Basionym: *Acanthocystis fortasca* Nicholls, 1983

Syn.: *Acanthocystis pantopodeoides* Nicholls, 1983; *A. cuneiformis* Dьrrschmidt, 1985

Diagnosis: Cells are 9–15 mm in diameter with one type of spicules in the periplast. Spicules are relatively long, 7.5–24 mm; the shaft is hollow, cylindrical, 0.15–0.40 mm in diameter, terminates bluntly, with 3–10 marginal teeth of unequal size; the proximal ends are attached to a broad thin ovoid membrane, ornamented with 13–22 wavy subparallel ribs; the base of the shaft is bent in the middle of the membrane, forming a dipper-like depression.

Plate-scales are elliptical, 2.2–4.7 Ч 1.1–3.0 mm, patternless, except for a marginal rim and a poorly developed medial thickening.

Habitat: Fresh, occasionally brackish waters.

Occurrence: Germany (Dьrrschmidt, 1985), the Netherlands (Siemensma, 1991), middle Russia (Mikrjukov, 1993 b), Canada (Nicholls, 1983), Chile ([as *A. cuneiformis*] Dьrrschmidt, 1985), Argentina ([as *A. pantopodeoides*] Vigna, 1988), Japan ([as sp. N14 Takahashi, 1959), Australia (Croome, 1986). In brackish waters: Gulf of Finland (S–6‰: Vуrs, 1992 b).

7 (49). *R. scaposa* (Dьrrschmidt, 1987) comb n. (Fig. 22, Ж)

Basionym: *Acanthocystis scaposa* Dьrrschmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is about 10 mm in diameter with one type of spicules. Spicules are 1.9 (1.1)–2.3 (7.2) mm long; the shaft is narrow, non tubular and tapers towards a blunt apex; lateral wings (about 0.08 μm wide) are located on the one side of the shaft; they have the largest width above the base-plate and then are tapered gradually to the distal end of the shaft; the base-plate is heart-shaped, about 0.5 mm in diameter, is surrounded by a narrow peripheral rim.

Plate-scale are 1.2–1.5 Ч 0.6–0.8 mm, patternless, except for a poorly developed axial thickening.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile, Sri-Lanka (Dьrrschmidt, 1987 a).

8 (50). *R. echinata* (Rainer, 1968) comb. n. (Fig. 22, 3)

Basionym: *Acanthocystis echinata* Rainer, 1968

Diagnosis: Periplast is 14–31 mm in diameter with one type of spicules. Spicules are 20–30 μm long. The shaft of spicules is strongly curved, subcentrally attached to the more or less heart-shaped membrane; two small triangular wings are attached laterally to the basal part of the shaft; they extend along all the length of the shaft as narrow bands, ornamented with a small number of sharply pointed teeth.

Plate-scales are elongate oval, 4.7–8.0 Ч 2.2–3.0 mm; the upper surface is slightly convex, the lower one is concave and with a longitudinal rod-like protrusion; the surface is smooth.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Germany (Rainer, 1968), the Netherlands (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 a).

Genus 14. *Choanocystis* Penard, 1904 (Fig. 23)

Diagnosis: Centroheliid heliozoa with two types of endogenous siliceous elements in the periplast: tangential plate-scales and radial spicules. Spicules with the cylindrical shaft are attached more or less eccentrically in the base of the groove or the incision of the heart-shaped base-plate.

Composition: 13 species

Type-species: *C. lepidula* Penard, 1904

KEY TO SPECIES OF GENUS *CHOANOCYSTIS*:

1. Spicules terminate by a pointed apex *C. (pelagica)* 2
- 1' Spicules terminate differently 4
2. Spicule shafts are curved towards base-plates *C. pelagica*
- 2' Spicule shafts are straight and curved from base-plates 3
3. Spicule shafts are straight, less often curved from base-plates; plate-scales are dumb-bell-shaped with a strongly medial constriction *C. kareliensis*
- 3' Spicule shafts are straight; plate-scales are curved, with a rod-like axial thickening *C. ebelii*
4. Spicule apices are cut off at a direct angle *C. (lepidula)* 5
- 4' Spicule apices branch 13
5. Spicule apices bear rims with some number of marginal teeth 7
- 5' Spicule apices without marginal teeth 6

6. Spicule shafts not taper towards an apex; edges of base-plates are curved upwards; plate-scales with an axial rib *C. lepidula*
- 6' Spicule shafts taper towards an apex; edges of base-plates are straight; plate-scales are patternless *C. rossica*
7. Proximal parts of spicule shafts bear numerous proximal protrusions and papillae 8
- 7' Protrusions and papillae are absent 9
8. Spicules are shorter than a body diameter and markedly taper *C. aculeata*
- 8' Spicules almost twice exceed a body diameter, not taper *C. pantopoda*
9. Spicule apices bear 12–20 small teeth *C. rotundata*
- 9' Number of teeth on the apex are equal or less than six 10
10. Spicule apices slightly taper and bear 2–4 (usually 4) marginal teeth; plate-scales are ornamented with radial folds *C. rhytidus*
- 10' Plate-scales without radial folds 11
11. Edges of base-plates of spicules are curved upwards; spicules not taper; their apices bear four marginal teeth; plate-scales are ornamented with distinct axial ribs *C. rotoairense*
- 11' Edges of base-plates are straight; plate-scales are patternless 12
12. Spicules slightly taper and almost twice exceed a body diameter; an apex bears 4–6 marginal teeth *C. pantopoda*
- 12' Spicules slightly taper and shorter than a body diameter; their apex bears 1–4 (usually 2) marginal teeth *C. perpusilla*
13. Spicule apices dichotomously branch *C. (bicornioides)*
- 13' The shaft of spicules branch at the apex into three powerful horns (furcae) of unequal length *C. (malyutini)*

I. *C. (lepidula)* Mikrjukov, 1997

Diagnosis: Includes those species of *Choanocystis*, whose spicule apices are truncated at the direct angle and (in the majority of cases) possess the marginal rim of small teeth.

Composition: Eight species

1 (51). *C. lepidula* (Penard, 1904), Siemensma et Roijackers, 1988 (Fig. 23, A)

Diagnosis: Cells are 10–14 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules in the periplast. Spicules are 7.1–9.5 mm long, cylindrical, 0.22 mm in diameter, have a cut off apex; the shaft is proximally curved and seats in the base of the invagination of the base-plate; the last is 1.7–1.8 mm in diameter and is surrounded by the rim with the upwards bent edges about 0.1 mm thick and extends on the short distance along the shaft.

Plate-scales are 4.2–5.2 Ч 2.3 mm, from oval to oblong, with a central depression; the central area is ornamented with irregularly located granules; there is a narrow longitudinal rib.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Switzerland (Penard, 1904), Germany (Rainer, 1968), the Netherlands (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 a).

2 (52). *C. rossica* (Mikrjukov, 1995) comb. n. (Fig. 23, Б)

Basionym: *C. lepidula* ssp. *rossica* Mikrjukov, 1995

Diagnosis: Cells are 14–26 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules in the periplast. Spicules are 3–7 mm long; the shaft is hollow, cylindrical, in the average, 0.5 mm thick in the base, is tapered in the direction of a cut off apex, which lacks marginal teeth; the base-plates is heart-shaped with straight edges.

Plate-scales are from elliptical to elongated, in the average, 3.0 Ч 1.7 mm, flat, patternless, sometimes with more or less well-developed medial constriction.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Middle Russia ([as *C. rotundata*] Mikrjukov, 1993 b), Estonia (Микржукoв, 1995 б).

3 (53). *C. perpusilla* (Petersen et Hansen, 1960) Siemensma, 1991 (Fig. 23, B)

Basionym: *Acanthocystis perpusilla* Petersen et Hansen, 1960

Syn.: *Acanthocystis cordiformis* ssp. *parvula* Дьрршmidt, 1987

Diagnosis: Cells are 7–9 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules in the periplast. Spicules are 2–4.5 mm long; the shaft is straight, cylindrical, about 0.9 mm in diameter, with two (occasionally 3–4) marginal teeth on the apex. Plate-scales are oval, 2.5 Ч 1.7 mm, patternless.

Habitat: Fresh, occasionally brackish or marine waters

Occurrence: Denmark (Petersen & Hansen, 1960), the Netherlands (Siemensma, 1981), Canada ([as *A. myriospina*] Nicholls, 1983), Chile (Дьрршmidt, 1985), Sri-Lanka ([as *A. cordiformis* ssp. *parvula*] Дьрршmidt, 1987 a). In brackish and marine waters: Gulf of Finland (S~6‰: Vшrs, 1992 b), plankton of Antarctic waters (S~36‰: Croome et al., 1987), Mid North Atlantic (sediments at 20 m depth; S~35‰: Patterson et al., 1993).

4 (54). *C. rotoairense* (Дьрршmidt, 1987) Mikrjukov, 1995 (Fig. 23, Г)

Basionym: *Acanthocystis rotundata* ssp. *rotoairense* Дьрршmidt, 1987

Syn.: *Choanocystis perpusilla* ssp. *heterospina* Mikrjukov, 1993

Diagnosis: Periplast is 38–50 mm (cells 10–15 mm) in diameter with plate-scales and one or two types of spicules. Spicules are 14–18 mm long, with the not tapering cylindrical shaft, terminating in a cut off apex bearing four marginal teeth. Some isolates demonstrate the spicules of two sizes; the long spicules are twice longer the short ones.

Plate-scales are oval, 4.5–5.0 Ч 2.5–3.0 mm, patternless.

Habitat: Freshwater, occasionally brackish and marine waters

Occurrence: Karelia (Микрюков, 1995 б; Mikrjukov, 2001), Estonia ([as *Acanthocystis* sp.] Jacobson, 1928; [as *C. perpusilla* ssp. *heterospina*] Mikrjukov, 1993 a), New Zealand (Дьрршmidt, 1987 a). In brackish and marine waters: the Black Sea (S~18‰: Микрюков, 1995 б, 1999 a), the Baltic Sea (S~6‰: Vшrs, 1992 b; S~10‰: Mylnikov, pers. comm.), Antarctic waters ([as *C. perpusilla*], S~35‰: Tong et al., 1997; Elбгдchter, pers. comm.).

5 (55). *C. rhytidus* (Дьрршmidt, 1987) Siemensma, 1991 (Fig. 23, Д)

Basionym: *Acanthocystis rhytidus* Дьрршmidt, 1987

Syn.: *Acanthocystis granulata* Дьрршmidt, 1987; *A. pertusa* Дьрршmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 35–40 mm (cells 10–15 mm) in diameter with plate-scales and one type of spicules. Spicules are straight, cylindrical, 9–12 mm long and 0.19 mm in diameter, with the slightly tapering shaft, terminating by the cut off apex, which bears usually four (occasionally 2–3) thin teeth; the base-plate is heart-shaped, 1.3 mm in diameter.

Plate-scales are elliptical or pear-shaped, 3.8–4.0 Ч 2.2–2.6 mm, ornamented with radially arranged branched furrows of various length; the area of the axial thickening and a marginal rim are smooth.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile, Sri-Lanka, New Zealand (Дьрршmidt, 1987 a), Australia (Крум, Микрюков, 2000).

6 (56). *C. aculeata* (Hertwig et Lesser, 1874) Siemensma et Roijackers, 1988 (Fig. 23, Е)

Basionym: *Acanthocystis aculeata* Hertwig et Lesser, 1874

Syn.: *Acanthocystis serrata* Nicholls, 1983

Diagnosis: Periplast is 23–60 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules. Spicules are hollow, 3.5–15 mm long, straight or slightly bent, slightly taper to the apex, ornamented with 5–11 ordinary or furcated teeth; the proximal part of the shaft can bear a few or much more nodules, which are more or less digitate, sometimes forked; the spicules are set eccentrically, less commonly centrally, in the base of more or less deep incision of the heart-shaped base-plate, 2.0–3.2 mm in diameter; in many cases the edges of the incision overlap each other.

Plate-scales are 3.8–12.9 mm long and very variable in the shape; they are elongated in the original description.

Habitat: Freshwater, occasionally brackish water, rarely marine

Occurrence: Germany (Hertwig & Lesser, 1874; Schaudinn, 1896 b; Schulz, 1961; Bardele, 1977 a), Switzerland (Penard, 1889, 1901, 1904), the Netherlands (Hoogenraad & De Groot, 1935; Siemensma, 1981), Sweden (Siemensma & Roijackers, 1988 a), middle Russia (Mikrjukov, 1993 b), Karelia (Mikrjukov, 2001), Estonia (Jacobson, 1928; Mikrjukov, 1993 a), Canada ([as *A. serrata*] Nicholls, 1983), Chile (Thomasson, 1963; Дьрршmidt, 1985), Argentina (Thomasson, 1963; Vigna, 1988), Malaysia (Schewiakoff, 1893), Australia (Croome, 1986). In brackish waters: the Baltic Sea (Gamburger, 1913; S~10‰: Mylnikov, pers. comm.), the coast of Alabama, USA (S= 20‰: Jones, 1974), plankton of the Kattegat (S~22‰: Vшrs, 1992 a), plankton of the Mediterranean Sea ([as *Acanthocystis* sp.] Golemanski, 1976).

7 (57). *C. pantopoda* (Penard, 1904) Siemensma, 1991 (Fig. 23, Ж)

Basionym: *Acanthocystis pantopoda* Penard, 1904

Syn.: *Acanthocystis cordiformis* Дьрршмидт, 1987

Diagnosis: Periplast is 60–70 μm in diameter with plate-scales and one type of spicules. Spicules are straight or slightly curved, 25–35 μm long, slightly tapered towards the distal cut off end with four or six triangular teeth; the shaft is hollow, cylindrical; its sides are irregularly broadened (up to 0.5 μm); the base sometimes possesses siliceous nodules and is seated eccentrically on the heart-shaped base-plate of 0.5 μm in diameter.

Plate-scales are elongately elliptical, patternless, except for the clear medial thickening.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Switzerland (Penard, 1904), Germany (Rainer, 1968), the Netherlands (Siemensma, 1981), Karelia (Микрюков, 1995 б; Mikrjukov, 2001), Chile, Sri-Lanka, New Zealand ([partly as *A. cordiformis*] Дьрршмидт, 1987 а).

8 (58). *C. rotundata* (Nicholls, 1983) Дьрршмидт, 1987 (Fig. 23, H)

Basionym: *Acanthocystis rotundata* Nicholls, 1983

Diagnosis: Periplast is 16–34 μm (cells about 10 μm) in diameter with plate-scales and one type of spicules. Spicules are 3–12 μm long, usually slightly curved in their proximal one quarter to one-half of their length; the shaft is hollow, 0.12–0.2 μm in diameter, is seated eccentrically at the base of the cleft in the ovoid or rounded base-plate, 1–1.3 μm in diameter and with a marginal rim; the apex of the shaft is cut off at direct angle, is not tapered and carries 12–20 fine marginal rounded teeth about 0.015 μm high.

Plate-scales are elliptical, 2.5–3.5 Ч 1.5–2.5 μm , patternless, except for an axial ridge, occupy about two thirds of the length of the scale; with a maximum rise of about 0.15 μm in the middle.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Canada (Nicholls, 1983), Chile, Malaysia, Sri-Lanka, New Zealand (Дьрршмидт, 1987 а).

II. *C. (pelagica)* Mikrjukov, 1997

Diagnosis: Includes those species of *Choanocystis*, whose spicules have pointed or obtuse apices.

Composition: Three species

9 (59). *C. ebelii* (Wujek et Elsner, 1992) Mikrjukov, 1997 (Fig. 23, 3)

Basionym: *Pterocystis ebelii* Wujek et Elsner, 1992

Diagnosis: Periplast is 20–45 μm in diameter with plate-scales and one type of spicules. Spicules are 9.7–14.1 μm long; the shaft is hollow, 0.3–0.6 μm thick at the base and tapers up to 0.2–0.35 μm below an acute apex; the shaft originates from the heart-like base-plate, 2.4–5.6 μm in diameter; the base-plate is surrounded by a marginal rim and is ornamented with 25–60 radial ribs about 0.05 μm wide, which can sometimes branch; small papillae, up to eight, are irregularly located on ribs.

Plate-scales are curved, 7.2–8.5 Ч 1.5–1.8 μm , their medial part is strongly thickened and is ornamented with subparallel ribs.

Habitat: Freshwater, occasionally marine

Occurrence: India (Wujek & Elsner, 1992), marine ice in Antarctica ([as *Acanthocystis* sp.] Takahashi, 1981 b).

10 (60). *C. pelagica* (Ostenfeld, 1904) Mikrjukov, 1994 (Fig. 23, И)

Basionym: *Acanthocystis pelagica* Ostenfeld, 1904

Diagnosis: Cells are 25–40 μm in diameter with plate-scales and one type of spicules in the periplast. Spicules are about 7 μm long; the shaft is hollow, cylindrical, about 0.4 μm in diameter, slightly is curved towards the heart-shaped base-plate, 1.5–1.8 μm in diameter, and abruptly tapered towards the pointed apex; the base-plate is covered by numerous fine granules.

Plate-scales are 4.0–5.0 Ч 2.0–2.5 μm , with a well-developed medial constriction, up to 1.7–2.0 μm wide, patternless, surrounded by a thin curved marginal rim.

Habitat: Marine

Occurrence: The Northern Sea (Ostenfeld, 1904), the White Sea (S~27%: Микрюков, 1994).

11 (61). *C. kareliensis* Mikrjukov, 1994 (Fig. 23, К)

Diagnosis: Cells are 20–23 μm in diameter with plate-scales and one type of spicules in the periplast. Spicules are straight, 6.0–7.6 μm long (rare are curved from the heart-like base-plate, which is 1.2–1.35 μm in diameter), the shaft is cylindrical, 0.3 μm in diameter, with a pointed apex.

Plate-scales are dumb-bell-shape, 3.3–3.7 mm long, with a strongly developed medial constriction, 0.6–0.7 mm wide, surrounded by a thin marginal rim, carry numerous fine papillae in the central area.

Habitat: Marine

Occurrence: The White Sea (S~ 24–27‰: Микрюков, 1994).

III. *C. (bicornioides) Mikrjukov, 1997*

Diagnosis: Includes those species of *Choanocystis*, whose apices dichotomously branch one or more times.

Composition: Monotypic

12 (62). *C. bicornioides Mikrjukov, 1995* (Fig. 23, JI)

Diagnosis: Cells are 18–20 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules in the periplast. Spicules are bilaterally symmetrical with a straight shaft about 2.2 mm long and a broadly bifurcated apex; furcae branch dichotomously.

Plate-scales are oval, patternless, with a faintly developed medial constriction.

Habitat: Brackishwater

Occurrence: The Black Sea (S~ 18‰: Микрюков, 1995 б).

IV. *C. (malyutini) Mikrjukov, 1997*

Diagnosis: Includes those species of *Choanocystis*, whose spicule apices split into three or more stout furcae.

Composition: Monotypic

13 (63). *C. malyutini Mikrjukov, 1995* (Fig. 23, M)

Diagnosis: Cells are about 20 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules in the periplast. The shaft of spicules is straight, cylindrical, about 2.5 mm long, split at the apex into three unequal furcae, 1.0–2.5 mm long; the shaft and the furcae are ornamented with irregularly located small papillae.

Plate-scales are broadly elliptical with a faintly developed axial thickening in the centre and with concentric rows of small papillae.

Habitat: Marine

Occurrence: Described from marine aquaria in Moscow [S~35‰: Mikrjukov, 1994 б).

Genus 15. *Acanthocystis* Carter, 1863 (Fig. 24–27)

Diagnosis: Centrohelid heliozoa with two types of endogenous siliceous elements in the periplast: tangential plate-scales and radial nail-shaped spicules. Spicules with the cylindrical shaft, attached to the central part of a radially symmetrical base-plate.

Composition: 18 species

Type-species: *A. turfacea* Carter, 1863

KEY TO SPECIES OF GENUS *ACANTHOCYSTIS*:

1. Spicules terminate by pointed apices *A. (wiasemskii)* 2
- 1' Spicules terminate differently 4
2. Spicules of identical length; their shafts of uniform thickness, are abruptly tapered towards pointed apices *A. wiasemskii*
- 2' Spicule shafts are gradually tapered towards obtuse apices 3
3. Spicule shafts are straight or slightly curved; spicules up to 10 mm long; base-plates approximately 0.4 mm in diameter *A. clavata*
- 3' Spicules are irregularly curved and set on base-plates centrally or (more frequently) eccentrically; spicules on average twice shorter than in previous species (4.6–5.3 mm), and the base-plate is twice wider (approximately 0.7 mm) *A. spinifera*
4. Apices of all spicules are truncated at direct angle and bear different number of marginal teeth *A. (penardi)* 5
- 4' All or some spicules with the branched apices 10
5. Spicule shafts are tapered towards apices that bear three pointed, sometimes slightly bifurcated teeth *A. myriospina*
- 5' Spicules of uniform thickness or with slightly extended apices which bear a “flame” of small teeth 6

6. Spicules (usually of two types) do not broaden to apices that bear 8–12 marginal teeth; there are the whole spectrum of intermediate lengths and diameters of spicules	<i>A. penardi</i>
6' Spicules of one type	7
7. Spicule shafts of uniform thickness	8
7' Spicules are slightly expanded towards apices which bear 12–15 obtuse teeth	9
8. Spicule apices bear four pointed branch or teeth	<i>A. quadrifurca</i>
8' Spicule apices bear five pointed teeth	<i>A. taurica</i>
9. Spirally twisted rib with numerous small teeth extends along almost all spicule length; plate-scales are bean-shaped	<i>A. saphonovi</i>
9' Spicules without the spiral rib; plate-scales are elliptical	<i>A. tubata</i>
10. Spicule apices are split into three or more rays (furcae)	<i>A. (pectinata)</i> 11
10' Spicule apices dichotomously branch	<i>A. (turfacea)</i> 15
11. Spicule apices are split into three furcae; pointed furcae are connected in basal part by a “flame” and each bear 1–4 small teeth	<i>A. takahashii</i>
11' Spicules terminate differently	12
12. Spicules are distinctly divided into two classes on the size; spicules of intermediate lengths are absent	13
12' Two extreme sizes of spicules exist, interconnected by a complete spectrum of intermediate forms	14
13. The short spicules have cup-shaped apices with 6–8 pointed teeth, connected by the thin membrane; the long spicules are sparse with 2–3 short teeth	<i>A. pectinata</i>
13' The short spicules with strongly expanded apex bear four long apical teeth; the long spicules are with slightly expanding shafts and four short apical teeth; plate-scales are patternless	<i>A. valdiviense</i>
14. The short spicules have funnel-shaped apices with 6–8 ridges, terminating by teeth; the long spicules are of uniform thickness with slightly expanded distal ends bearing a distal rim; plate-scales with a smooth surface	<i>A. polymorpha</i>
14' Spicule apices are usually with six branches connected by a “web”; plate-scales are with a medial thickening and well-developed radial ribs	<i>A. nichollsi</i>
15. Spicules of two types: short and long; spicules of intermediate lengths can also be present	17
15' Spicules of one type	16
16. Internal sides of furcae bear 2–4 pointed teeth	<i>A. cornuta</i>
16' Internal sides of furcae without teeth	<i>A. astrakhanensis</i>
17. Spicules of intermediate lengths are absent; the long spicules with one tooth on an internal surface of furcae; the short spicules with teeth on furcae or secondary bifurcation	<i>A. bicornis</i>
17' Numerous spicules of intermediate lengths are present; all spicules have secondary bifurcation or two small teeth on each the apex of furcae	<i>A. turfacea</i>

I. *A. (wiasemskii)* Mikrjukov, 1997 (Fig. 24)

Diagnosis: Includes those species of *Acanthocystis*, whose spicules have pointed or obtuse apices.

Composition: Three species

1 (64). *A. wiasemskii* Ostroumoff, 1917 (Fig. 24, A)

Diagnosis: Cells are 25–30 μm in diameter with plate-scales and one type of spicules in the periplast. Spicules are of the equal length, 12–15 μm, nail-shaped; the shaft is hollow, straight, 0.6 μm in diameter, of monotonous thickness, abruptly tapers on the apical end towards the pointed apex; the base-plate is rounded, about 2.5 μm in diameter.

Plate-scales are about 4.0–5.0 × 2.0–2.5 μm, bean-shaped, with a fine granular apical surface.

Habitat: Marine waters

Occurrence: The Crimea coast of the Black sea (S~18%: Ostroumoff, 1917), the Tasmanian Sea (S~ 35%: Mikrjukov & Patterson, 2002), marine aquaria in Moscow (S~35%: Mikrjukov, 1994 b).

2 (65). *A. clavata* Dьrrschmidt, 1987 (Fig. 24, Б)

Diagnosis: Periplast is 25–30 μm in diameter with plate-scales and one type of spicules. Spicules are up to 10 μm

long, straight or slightly curved, with the rounded base-plate 0.4 mm in diameter; the shaft is mainly solid, slightly tapers towards a thin, but rounded apex.

Plate-scales are elliptical and slightly curved or ovoid, 1.3 Ч 0.77 mm, thin and patternless, except for a faintly developed central thickening.

Habitat: Fresh and brackish waters

Occurrence: Chile (Дьрршмидт, 1987 а), the Black Sea (S~18%: Микрюков, 1999 а).

3 (66). *A. spinifera* Greeff, 1869 sensu Siemensma et Roijackers, 1988 (Fig. 24, B)

Diagnosis: Cells are 27–30 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules in the periplast. Spicules are 4.6–5.3 mm long, not numerous and rather fine, cylindrical, irregularly curved and set on round base-plates centrally or, more often, slightly eccentrically; spicules are slightly tapered towards apices; the last about 0.07 mm in diameter, bear 2–3 small obtuse teeth; base-plates 0.7 mm in diameter.

Plate-scales are 3.4–4.4 Ч 1.7–2.6 mm, have distinctly concave edges, thin, flat, slightly oval; their surface is smooth.

Habitat: Brackishwater

Occurrence: The coast of Sweden (Siemensma & Roijackers, 1988 а).

II. *A. (penardi)* Mikrjukov, 1997 (Fig. 25)

Diagnosis: Includes those species of *Acanthocystis*, whose spicule apices are truncated at a direct angle and bear some amount of small marginal teeth.

Composition: Six species

4 (67). *A. penardi* Wailes, 1925 (Fig. 25, A, Б)

Syn.: *A. heterospina* Nicholls, 1983; *A. dresscheri* Siemensma et Roijackers, 1988

Diagnosis: The diameter of the periplast is variable, 9–125 (usually about 30) mm, with plate-scales and two or (less often) one size of spicules. Two types of spicules differ by their length and the diameter of hollow cylindrical shafts, which are seated on circular base-plates, 1–3.5 mm in diameter; the shaft of the short spicules is about 0.25 mm thick and about 15 mm long; the shaft of the long spicules is about 0.5 mm thick and up to 25 mm long. Both types of spicules carry at their apices a row from 8 to 12 well-developed marginal teeth; there are the whole spectrum of intermediate lengths and diameters of the spicules.

Plate-scales are elliptical, 2.2–3.6 Ч 3.1–5.7 mm, more often patternless, except for the marginal rim, which sometimes is faintly developed or is absent at all; the axial thickening may be strongly developed and have the form of the ridge.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Germany (Rainer, 1968), the Netherlands ([partly as *A. dresscheri*] Siemensma & Roijackers, 1988 а), middle and northern Russia (Mikrjukov, 1993 б, 2001), Estonia (Mikrjukov, 1993 а), Canada ([as *A. heterospina*] Nicholls, 1983), Chile (Дьрршмидт, 1987 а), Malaysia (Дьрршмидт & Croome, 1985).

5 (68). *A. tubata* Дьрршмидт, 1987 (Fig. 25, B)

Diagnosis: Periplast is about 25 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules. Spicules are 6–11 mm long and 0.23 mm wide in the narrowest point; the shaft is cylindrical, gradually broadens towards the distal end; the apex, 0.4 mm in diameter, is covered by a thin siliceous layer; a circle from 12 conical teeth surrounds the apical margin; the base of the shaft is supported by the rounded centrally-concave base-plate of 1.2 mm in diameter, surrounded by the peripheral rim.

Plate-scales are oval or elliptical, 2.9–3.7 Ч 2.2 mm, patternless, except for an axial thickening.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile, New Zealand (Дьрршмидт, 1987 а).

6 (69). *A. myriospina* Penard, 1890 sensu Дьрршмидт, 1985 (Fig. 25, Г)

Syn.: *A. trifurca* Nicholls, 1983

Diagnosis: Periplast is 10–45 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules. Spicules are thin, irregularly located, numerous, 2.5–16 mm long; the shaft is long, tubular, slightly tapering towards a trifurcate apex; the base-plate 0.5–0.7 mm in diameter near the base.

Plate-scales are from ovoid to ellipsoidal, 2.7–3.5 Ч 1.5–2.2 mm, sometimes with an unclear central ridge.

Habitat: Freshwater

Occurrence: The Netherlands (Roijackers, cit. acc.: Siemensma, 1991), Crimea (Микрюков, 1999 а), Canada ([as *A. trifurca*] Nicholls, 1983), Chile (Дьрршmidt, 1985), Australia (Croome, 1986).

7 (70). *A. quadrifurca* Nicholls, 1983 (Fig. 25, Д)

Syn.: *A. clathrata* Дьрршmidt, 1985; *A. penardi* ssp. *pusilla* Дьрршmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 20–30 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules. Spicules are with a straight or slightly curved shaft, 5–10 mm long and 0.05–0.15 mm in diameter; the shaft is seated on the rounded base-plate in the form of a shallow inverted cup 0.8–1.2 mm in diameter; the apex is split into four short (0.1–0.2 mm long) sharp furcae.

Plate-scales are from elliptical to oblong, 1.2–2.0 Ч 1.8–3.5 mm, consist of an oblong centrally-located membrane with the thickened axial ridge and the marginal rim, 0.8 mm wide, connected to the central membrane by 20–30 radial ribs, the last sometimes branch; the central area and the rim are patternless.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Canada (Nicholls, 1983), Chile ([as *A. clathrata* and *A. penardi* ssp. *pusilla*] Дьрршmidt, 1985, 1987 а).

8 (71). *A. taurica* Mikrjukov, 1997 (Fig. 25, Е)

Diagnosis: Cells are about 25 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules in the periplast. Spicules are straight, of nearly equal length, 4.2 mm; the shaft is not tapered; the apex bears five pointed curved teeth.

Plate-scales are elliptical, about 5.2 Ч 2.2 mm, patternless, with a faintly developed axial thickening.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Crimea mountains (Микрюков, 1997 б).

9 (72). *A. saphonovi* Mikrjukov, 1994 (Fig. 25, Ж)

Diagnosis: Periplast is about 50 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules. Spicules are of various length; straight, 6.5–10.2 mm long; the shaft is cylindrical, 0.4–0.6 mm in diameter; about all the shaft extends the spirally twisted rib, carrying numerous small teeth and extending from the base-plate to the apex; a shaft terminates by a slightly broadened cut off apex bearing 10–15 sharp marginal teeth; the base-plate is rounded, 2.0–2.7 mm in diameter. Plate-scales are bean-shaped, 4.3–4.7 Ч 3.1 mm, patternless, surrounded by a thin marginal rim.

Habitat: Marine

Occurrence: The White Sea (Микрюков, 1994).

III. *A. (pectinata)* Mikrjukov, 1997 (Fig. 26)

Diagnosis: Includes those species of *Acanthocystis*, whose spicule apices split into three or more stout furcae.

Composition: Five species

10 (73). *A. pectinata* Penard, 1889 (Fig. 26, А, Б)

Syn.: *A. radiosa* Roskin, 1929; *A. pectinata* ssp. *ceylanica* Дьрршmidt, 1987; *A. pectinata* ssp. *malayensis* Дьрршmidt, 1987

Diagnosis: Periplast is 15–20 mm in diameter with plate-scales and two types of spicules (long and short). The all short spicules are of identical length, 2.1–3.1 mm, hollow, cylindrical and straight, 0.25 mm thick; the apex is cup-shaped, 0.8–1.4 mm in diameter and has 4–6 long sharp teeth, connected by a thin membrane; the base-plate, 0.43–1.2 mm in diameter, is conical, circular. The long spicules are not numerous, 6.0–10.2 mm long, with the apex, terminating by 2–3 short teeth. The spicules of intermediate length between short and long spicules are absent.

Plate-scales are 1.6–2.5 Ч 1.3–1.6 mm, elongated or slightly oval, with weakly concave margins, have a broad band ornamented with a small granules, arranged in more or less concentric or radial rows.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Switzerland (Penard, 1889), Germany (Rainer, 1968), the Netherlands (Siemensma, 1981; Siemensma & Roijackers, 1988 а), Sweden (Siemensma & Roijackers, 1988 а), middle Russia ([as *A. radiosa*] Roskin, 1929; Mikrjukov, 1993 б), Karelia (Микрюков, 2001), Estonia (Микрюков, 1993 а), Australia (Croome, 1986), Chile, New Zealand, Malaysia, Sri-Lanka (Дьрршmidt, 1987 а).

11 (74). *A. nichollsi* Siemensma et Roijackers, 1988 (Fig. 26, B)

Diagnosis: Cells are 10–23 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules in the periplast. Spicules are straight or slightly curved, 2–12 mm long; the shaft is hollow, 0.2–0.3 mm in diameter; the apex is split into six furcae connected by the membrane with the distal part of the shaft; the membrane is more developed at the short spicules (2–4 mm long); the width of the distal part of the membrane up to 1.5 mm; the base of the spicule are in the form of a shallow inverted cup, 0.6–0.9 mm in diameter.

Plate-scales are 1.5–2.2 Ч 2.5–3.8 mm; the periphery are usually with a thickened rim, 0.02–0.04 mm wide; the plate-scale ornamentation consist of a medial thickening or ridge, oriented longitudinally, and a well-developed radial ribs, 0.1–0.2 mm long and up to 0.05 mm wide, the last are located on middle between the ridge and the rim of the scale.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Canada ([as *A. pectinata*] Nicholls, 1983).

12 (75). *A. polymorpha* Дьрршmidt, 1985 (Fig. 26, Г)

Diagnosis: Periplast is 50–100 mm in diameter with plate-scales and two types of spicules (long and short). All cells are always with photosynthetic symbionts. Spicules are with a tubular shaft and the rounded base-plate; the base-plate possess a ventral protrusion and slightly rimmed margins. The long spicules, 15–30 mm long, have the non-tapering shaft, slightly broadened distal ends and a distal rim. The short spicules usually are twice shorter the long ones, 5–10 mm, their distal ends have a funnel-like form, caused by the considerably broadening shaft; there are 5–8 longitudinal ridges, each of which terminates by a small tooth; the length of these spicules so varies, that sometimes shaft is absent at all and funnel-like distal ends are directly attached to base-plates. There are spicules of intermediate sizes.

Plate-scales are assembled in one or several compact layers, 4–5.5 Ч 2.1–3.3 mm, ellipsoidal or ovoid, commonly with the medial constriction, of uniform thickness; dorsal and ventral surfaces are smooth; asymmetric and triangular plate-scales also were observed.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile (Дьрршmidt, 1985).

13 (76). *A. takahashii* Дьрршmidt, 1987 (Fig. 26, Д)

Diagnosis: Periplast is 20–30 mm in diameter with plate-scales and one type of spicules. Spicules, 2.5–10 mm long, consist of the base-plate, the shaft and the trifurcate apex; the shaft, 0.19 mm thick, is hollow, cylindrical, attached to the circular base-plate, 0.5–0.8 mm in diameter, surrounded by a narrow marginal rim; the apex is split into three diverging arms, which are interconnected by a flaring in the distal part of the shaft; arms are pointed, with 1–4 small teeth. Spicules are apically closed.

Plate-scales are elliptical or pear-shaped, 2.5–3.2 Ч 1.5–1.8 mm, patternless, except for a marginal rim and an axial thickening.

Habitat: Freshwater

Occurrence: The Netherlands (Roijackers, cit. acc.: Siemensma, 1991), Sri-Lanka (Дьрршmidt, 1987 a), Canada (Nicholls, cit. acc.: Дьрршmidt, 1987 a), Japan ([as sp. No 7] Takahashi, 1959).

14 (77). *A. valdiviense* Дьрршmidt, 1987 (Fig. 26, E)

Diagnosis: Periplast is 20–25 mm in diameter with plate-scales and two types of spicules. Spicules are all with the tubular straight shaft (0.17 mm in diameter), the round base-plate (0.58 mm in diameter) and apically always with four teeth; the base-plate is centrally concave with a narrow marginal rim. The long spicules are 5–7 mm long, with the slightly expanded shaft and short teeth; length of the short spicules is half of length of long ones (about 2.6 mm), with the strongly expanded distal ends and long apical teeth.

Plate-scales are elliptical or oval, 1.2–1.8 Ч 1.0–1.5 mm, thin and patternless; the periphery is with a small thickened rim; the axial thickening is weakly developed and sometimes asymmetrically located in the centre.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile (Дьрршmidt, 1987 a), Japan ([as sp. No 6] Takahashi, 1959).

IV. *A. (turfacea)* Mikrjukov, 1997 (Fig. 27)

Diagnosis: Includes those species of *Acanthocystis*, whose spicule apices dichotomously branch one or more times.

Composition: Four species

15 (78). *A. turfacea* Carter, 1863 (Fig. 27, A, Б)

Syn.: *Trichoda chaetophora* Schrank, 1803; *Actinophrys viridis* Ehrenberg, 1833; *Acanthocystis pallida* Greeff, 1865; *Acanthocystis viridis* Grenacher, 1869

Diagnosis: Cells are 10–150 µm in diameter with plate-scales and two types of spicules (long and short) in the periplast. The short spicules (8–12 µm long) are with a faint bifurcation of the second order and an appreciable bifurcation of the first order; the long spicules (45–65 µm long) are with a weak bifurcation and with two (occasionally 3–4) denticles at apices of furcae. There are numerous spicules of intermediate length (25–35 µm) and of degree of bifurcation. Spicules are hollow and seated on a rounded disk 2.3–4.5 µm in diameter.

Plate-scales are elongately ellipsoidal, 3.5–5.5 × 8–12 µm, sometimes slightly curved, patternless, except for a faintly developed axial thickening; a marginal rim is absent.

Habitat: Freshwater, but occasionally in brackish and marine waters

Occurrence: Germany ([as *A. viridis*] Grenacher, 1869; [as *A. pallida*] Greeff, 1869; Hertwig & Lesser, 1874; Penard, 1890; Zacharias, 1894, 1903; Schaudinn, 1896 b; Schulz, 1961), England (Carter, 1863; Archer, 1869; Cash & Wailes, 1921), Ireland (Cash & Wailes, 1921), France (Brugerolle & Mignot, 1984 a), Switzerland (Imhoff, 1866; Penard, 1901; Heuscher, 1917), Italy ([partly as *A. viridis*] Imhoff, 1866), the Netherlands (Hoogenraad & De Groot, 1935, 1940; Siemensa, 1981), Finland (Levander, 1900), Sweden (Thomasson, 1951; Siemensa, 1991), Russia (Mikrjukov, 1993 b), Crimea (Микрюков, 1999 a), Karelia (Mikrjukov, 2001), USA (Leidy, 1879), Canada (Nicholls, 1983), Chile (Дьрршмидт, 1985), Argentina (Carbonell, 1937; Vigna, 1988), India (Schaudinn, 1896 a), Australia (Croome, 1986; Mikrjukov & Patterson, 2002). In brackish and marine waters: Gulf of Finland (S~6‰: Vшrs, 1992 b), plankton of Kattegat (S~22‰: Vшrs, 1992 a), antarctic plankton (S~35‰: Croome et al., 1987).

16 (79). *A. astrakhanensis* Mikrjukov, 1993 (Fig. 27, B)

Diagnosis: Cells are about 30 µm in diameter with plate-scales and one type of spicules in the periplast. Spicules are straight, 8–10 µm long; the shaft is cylindrical, about 0.3 µm in diameter, of uniform thickness; the apex is divided into two furcae, about 0.5 µm long, tapering towards obtuse ends without secondary bifurcation.

Plate-scales are oval, 3.0–3.2 × 1.6 µm with a clear axial rib.

Habitat: Fresh and brackish waters

Occurrence: Volga outfall (Mikrjukov, 1993 b), the Black Sea, Crimea coast (S~ 18‰: Микрюков, 1999 a).

17 (80). *A. cornuta* Дьрршмидт, 1987 (Fig. 27, Г)

Diagnosis: Periplast is 15–20 µm in diameter with plate-scales and one type of spicules. Spicules, 3.2–4.4 µm long, consist of the base-plate, the shaft and the forked apex; the shaft is hollow, cylindrical, 0.1 µm thick; the base-plate is circular, about 0.5 µm in diameter; the apex furcated with two sharp branches, 1 µm long; an inner edge of each branch with 2–4 sharp teeth; an outer edge is smooth.

Plate-scales are elliptical, 2.3–3.0 × 1.5–1.9 µm, with a small peripheral rim; the ornamentation consist of an axial thickening and weakly-developed radial folds.

Habitat: Freshwater

Occurrence: Chile, New Zealand, Canada (Дьрршмидт, 1987 a), Australia (Croome, 1987 b).

18 (81). *A. bicornis* Дьрршмидт, 1987 (Fig. 27, Д)

Diagnosis: Periplast is 15–25 µm in diameter with plate-scales and two types of spicules (long and short). Spicules consist of the shaft, the base-plate and the furcate apex; the shaft is narrow, cylindrical, 0.12 µm in diameter; the base-plate, 0.6–0.8 µm in diameter, is circular, with a slightly upturned edges. The long spicules, 4–5 µm long, with a tooth on the inner surface of furcae (0.7 µm long); distal ends are rimmed; the short spicules, 2.0–3.2 µm long, with a broadened fork on the apex, usually with one or two teeth of various length on the inner edge of each branch; furcae are secondarily bifurcated on the branches of various length.

Plate-scales are elliptical, 2.7 × 1.6 µm, sometimes slightly curved, patternless, except for an axial thickening.

Habitat: Freshwater

Occurrence: New Zealand, Chile, Sri-Lanka (Дьрршмидт, 1987 a).

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных животных. М., Наука. Т.1. Проморфология, 432 с.
- Высоцкий А.В. 1887. Mastigophora и Rhizopoda, найденные в Вейсовом и Репном озерах. Отчет об экскурсии для исследования Славянских озер Харьковской губернии в ботаническом отношении // Тр. о-ва испытателей природы Харьков. ун-та. Харьков. Вып.21. С.119–140.
- Довгаль И.В. 2000. Морфологические и онтогенетические изменения у простейших при переходе к прикрепленному образу жизни. Журн. общ. биол. Т.61. № 3. С.290–303.
- Карпов С.А. 1990. Система Протистов. Омск, изд. Омск. пед. ин-та. 383 с.
- Крум Р.Л., Микрюков К.А. 2000. Изучение видового состава солнечников (Protista, Heliozoa) в покрытых льдом водоемах Вестн. МГУ. сер.16. Биол. № 1. С. 31–36.
- Крылов М.В., Добровольский А.А., Исси И.В., Михалевич В.И., Поддипаев С.А., Решетняк В.В., Серавин Л.Н., Старобогатов Я.И., Шульман С.С., Янковский А.В. 1980. Новая концепция системы одноклеточных организмов // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л., Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.94. С.122–132
- Кусакин О.Г., Дроздов А.Л. 1998. Филема органического мира. СПб., Наука, Ч.2. Прокариоты и низшие эукариоты. 357 с.
- Микрюков К.А. 1994. Морские и солоноватоводные центрохелидные солнечники (Centroheliozoa, Sarcodina) Кандалакшского залива Белого моря // Зоол. ж. Т.73. Вып.6. С.5–17.
- Микрюков К.А. 1995 а. Формирование стрекательных органелл – кинетоцист – у солнечника *Chlamydsterni* // Цитология, Т.37. № 1/2. С.154–158.
- Микрюков К.А. 1995 б. Пересмотр видового состава рода *Choanocystis* (Centroheliozoa; Sarcodina) и многообразие его представителей в Восточной Европе // Зоол. ж. Т.74. Вып.4. С.3–17.
- Микрюков К.А. 1995 в. Фауна солнечников Кандалакшского залива Белого моря и их качественное распределение по горизонтам, грунтам и в градиенте солености // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. СПб., С.80–81.
- Микрюков К.А. 1996. Тонкое строение нового вида морского актинофриидного солнечника *Actinophrys marina* (Actinophryida, Sarcodina) из Белого моря // Зоол. ж. Т.75. Вып.10. С.1443–1451.
- Микрюков К.А. 1997 а. Ультратонкое строение ловчих шупалец-аксеподий у суктории *Ephelota gemmipara* (Suctorio: Ephelotidae) из Белого моря // Зоол. ж. Т.76. Вып.3. С.269–274.
- Микрюков К.А. 1997 б. Ревизия родового и видового состава семейства Acanthocystidae (Centroheliozoa, Sarcodina) // Зоол. ж. Т. 76. Вып.4. С.389–401.
- Микрюков К.А. 1998 а. К биологии солнечников: феномен образования лучистых форм у бентосных саркодовых // Зоол. ж. Т.77. Вып.2. С.147–157.
- Микрюков К.А. 1998 б. Необычный тип митоза у амебы *Borkovia desaedeleeri* // Зоол. ж. Т.77. Вып.11. С.1221–1228.
- Микрюков К.А. 1999 а. Интересные находки солнечников (Protista) в Черном море и Крыму: к вопросу о единстве морской и пресноводной фауны этих организмов // Зоол. ж. Т.78. Вып.5. С.517–527.
- Микрюков К.А. 1999 б. Изучение ультраструктуры и сравнение генов рибосомальной РНК как методы построения системы Протистов // Зоол. ж. Т. 78. Вып.8. С.901–915.
- Микрюков К.А. 2000. Система и филогения солнечников (Heliozoa): должен ли существовать этот таксон в современных системах Protista? // Зоол. ж. Т.79. Вып.8. С.883–897.
- Мыльникова А.П. 1988. Строение экстремум некоторых жгутиконосцев // Цитология. Т.30. №12. С.1402–1408.
- Остроумов А.А. 1917. Об одном новом виде солнечников из морского планктона (*Acanthocystis wiasemskii*) // Тр. Карадаг. биол. ст. им. Т. И. Вяземского. Вып.1 С.62–65.
- Райков И.Б. 1978. Ядро простейших. Морфология и эволюция. Л., Наука. 1978. 258 с.
- Райков И.Б. 1986. Пути эволюции митотического аппарата у низших эукариот // Система простейших и их филогенетические связи с низшими эукариотами. Л., Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.144. С.26–53.
- Роухияйнен М.И. 1966. Два новых вида подвижных золотистых водорослей из Черного моря // Новости систематики низших растений. Л., С.10–15.
- Серавин Л.Н. 1993. Основные типы и формы тонкого строения крист митохондрий; степень их эволюционного консерватизма (способность к морфологическим трансформациям) // Цитология. Т.35. №4. С.3–34.
- Совинский В.К. 1902. Введение в изучение фауны Понто-Каспийско-Аральского бассейна. Киев. 1902. 216 с.
- Ценковский Л. 1881. Отчет о Беломорской экскурсии 1880 года // Тр. СПб. о-ва естествоиспытателей. СПб., Т.12. ч.1. С.130–171.
- Шульман С.С., Решетняк В.В. 1980. Реально ли существование в системе простейших надкласса Actinopoda? // Принципы построения макросистемы одноклеточных животных. Л., Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.94. С.23–41.
- Шульман С.С., Решетняк В.В. 1981. Явление конвергенции у флолирующих саркодовых // Эволюция и филогения одноклеточных животных. Л., Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т.107. С.5–18.
- Anderson O.R. 1994. Cytoplasmic origin and surface deposition of siliceous structures in Sarcodina // Protoplasma. Vol.181. P.61–77.
- Ando M., Shigenaka Y. 1989. Mechanism of rapid axopodial contraction of *Echinospaerium* // 8-th. Int. Congr. Protozool., July 10–17. Tsukuba, Japan. Tsukuba. P.96.
- Archer W. 1867. *Raphidiophrys viridis* // Quart. J. Microscop. Sci. Vol.7. P.178–179.
- Archer W. 1869. On some freshwater Rhizopoda, new or little-known // Quart. J. Microscop. Sci. Vol.9. P.250–271.
- Arndt H. 1993. A critical review of the importance of rhizopods (naked and testate amoebae) and actinopods (heliozoa) in lake

- plankton // Mar. Microb. Food Webs. Vol. 7. No.1. P.3–29.
- Bardele C.F. 1969. Ultrastruktur der “Kornchen” auf den Axopodien von *Raphidiophrys* (Centrohelida, Heliozoa) // Z. Naturforsch. Bd.24b. S.362–363.
- Bardele C.F. 1971. On the morphogenetic role of microtubules during stalk formation in *Clathrulina elegans* (Desmothoracida) // J. Protozool. Vol.18. Suppl. P.18.
- Bardele C.F. 1972. Cell cycle, morphogenesis and ultrastructure in pseudoheliozoan *Clathrulina elegans* // Z. Zellforsch. Bd.130. S.219–242.
- Bardele C.F. 1973. The dynamics of the heliozoan axopods // Progress in Protozool.: Proc. of 4-th Int. Congr. Protozool., Clermont-Ferrand. 2–10 Sept. Clermont-Ferrand. P.1973 A.
- Bardele C.F. 1975. The fine structure of the centrohelidian heliozoan *Heterophrys marina* // Cell Tissue Res. Vol.161. P.85–102.
- Bardele C.F. 1976. Particle movement in heliozoan axopods associated with lateral displacement of highly ordered membrane domains // Z. Naturforsch. Bd.31. S.190–194.
- Bardele C.F. 1977 a. Organization and control of microtubule pattern in centrohelidian Heliozoa // J. Protozool. Vol.24. No.1. P.9–14.
- Bardele C.F. 1977 b. Comparative study of axopodial microtubule patterns and possible mechanisms of pattern control in the Centrohelidian Heliozoa *Acanthocystis*, *Raphidiophrys* and *Heterophrys* // J. Cell Sci. Vol.25. P.205–232.
- Bardele C.F. 1981. // Symbiosis in cell evolution: life and its environment on the early earth. Eds. L. Margulis, W.H. Freeman. San Francisco. 419 p.
- Batko A., Hassan S.K.M. 1988. A heliozoan devouring motile chytrid zoospores // Acta mycol. Vol.23. No.1. P.105–106.
- Bove E.C. 1960. Studies on Heliolagellates. I. The Morphology and Fission of *Dimorpha floridanis* n. sp. // Arch. Protistenkd. Vol.104. No.4. P.503–514.
- Brinkley B.R. 1985. Microtubule organizing centres // Annual Rev. Cell. Biol. Vol.1. P.145–172.
- Brown J.M. 1911. A contribution to our knowledge of the freshwater Rhizopoda and Heliozoa of Scotland // Ann. Scot. Nat. Hist. P.226–232.
- Brugerolle G. 1985. Ultrastructure d'*Hedriocystis pellucida* (Heliozoa Desmothoracida) et de sa forme migratrice flagellée // Protistologica. Vol.21. No.2. P.259–265.
- Brugerolle G., Mignot J.-P. 1983. Caractéristiques ultrastructurales de l'Heliolagelle *Tetradimorpha* (Hsiung) et leur intérêt pour l'étude phylétique des Heliozoaires // J. Protozool. Vol.30. No.3. P.473–480.
- Brugerolle G., Mignot J.-P. 1984 a. The cell characters of two heliolagellates related to the centrohelidian lineage: *Dimorpha* and *Tetradimorpha* // Origins of Life. Vol.13. P.305–314.
- Brugerolle G., Mignot J.-P. 1984 b. Les caractéristiques ultrastructurales de l'heliolagelle *Dimorpha mutans* Gruber (Sarcodina – Actinopoda) et leur intérêt phylétique // Protistologica. Vol.20. No.1. P.97–112.
- Cachon J., Cachon M. 1978. *Sticholonche zanclea* Hertwig: A reinterpretation of its phylogenetic position based upon new observations on its ultrastructure // Arch. Protistenkd. Vol. 120. P.148–168.
- Cachon J., Cachon M. 1982. Actinopoda // Synopsis and Classification of Living Organisms. Ed. S.P. Parker. McGraw-Hill, N.-Y., Vol.1. P.553–568.
- Cachon J., Cachon M., Febvre-Chevalier C., Febvre J. 1973. Déterminisme de l'édification des systèmes microtubulaires stéroplassmiques d'Actinopodes // Arch. Protistenkd. Vol.115. P.137–153.
- Calkins G.N. 1902. Marine Protozoa from Woods Hole. Gov. Print. Office, Washington. P.413–462.
- Carbonell J.J. 1937. Heliozoarios observados en aguas de los alrededores de la ciudad de Buenos Aires // Rev. Centro Estud. Doctorado Cienk. nat. Buenos Aires. Buenos Aires, Vol.3. P.117–119.
- Carter H.J. 1863. On a Freshwater species of Echinocystidia, *Acanthocystis turfacea*, n. sp. et gen. // Ann. and Mag. Nat. Hist. Vol.12. Ser.3. P.263–264.
- Carter N. 1937. New or interesting algae from brackish water // Arch. Protistenkd. Vol.90. P.1–68.
- Cash J., Wailes G.H., Hopkinson J. 1921. The British freshwater Rhizopoda and Heliozoa. L., Teil V. S.72.
- Cavalier-Smith T. 1993. Kingdom Protozoa and its 18 phyla // Microbiol. Rev. Vol.57. No.4. P.953–994.
- Cavalier-Smith T. 1996/1997. Amoeboflagellates and mitochondrial cristae in eukaryote evolution: megasystematics of the new protozoan subkingdoms Eozoa and Neozoa // Arch. Protistenkd. Vol.147. P.237–258.
- Cavalier-Smith T. 1997. Zooflagellate phylogeny and the evolution and classification of Protozoa // Proc. of 10-th. Int. Congr. Protozool. 21–25 July. Sydney. Australia. P.65(A).
- Cavalier-Smith T. 1998. A revised 6-kingdom system of life // Biol. Rev. Vol.73. P.203–266.
- Cavalier-Smith T. 2000. Flagellate megaevolution: the basis for eukaryote diversification // The flagellates / Ed. B.S.C. Leadbeater, J.C. Green. L.; N.-Y., P.361–390.
- Cavalier-Smith T., Chao E.E. 1996. 18S rRNA sequence of *Heterosigma carterae* (Raphidophyceae), and the phylogeny of heterokont algae (Ochrophyta) // Phycologia. Vol.35. No.6. P.500–510.
- Cavalier-Smith T., Chao E.E. 1996/1997. Sarcomonad ribosomal RNA sequences, Rhizopod phylogeny, and the origin of euglyphid amoebae // Arch. Protistenkd. Vol.147. P.227–236.
- Cavalier-Smith T., Chao E.E., Allsopp M.T.E.P. 1995. Ribosomal RNA evidence for chloroplast loss within Heterokonta: pedinellid relationships and a revised classification of Ochrostran Algae // Arch. Protistenkd. Vol.145. P.209–220.
- Cavalier-Smith T., Couch J.A., Thorsteinsen K.E., Gilson P., Deane J.A., Hill D.R.A., McFadden G.I. 1996. Cryptomonad nuclear and nucleomorph 18S rRNA phylogeny // Europ. J. Phycol. Vol.31. P.315–328.
- Claus C. 1874. Grundzüge der Zoologie. 3 Aufl., 1 Lief. S.137–160.
- Corliss J.O. 1994. An interim utilitarian (“User-friendly”) hierarchical classification and characterization of the Protists // Acta Protozool. Vol.33. P.1–35.

- Croome R.L. 1986. Observations of heliozoan genera *Acanthocystis* and *Raphidocystis* from Australia // Arch. Protistenkd. Vol.131. No.2. P.189–199.
- Croome R.L. 1987 a. *Pinaciophora columna* n. sp., *P. tasmanica* n. sp. and *P. apora* n. sp., new heliozoans from Australia, and a report of *P. fluviatilis* Greeff from Antarctica // Arch. Protistenkd. Vol.133. No.1. P.15–20.
- Croome R.L. 1987 b. Observations of heliozoan genera *Acanthocystis*, *Pompholyxophrys*, *Raphidiophrys* and *Clathrulina* from Australian freshwaters // Arch. Protistenkd. Vol.133. No.3/4. P.237–243.
- Croome R.L. 1987 c. *Pinaciophora ovalis* (Rotosphaerida, Heliozoa), a new species from Australia freshwaters // Arch. Protistenkd. Vol.134. No.3. P.343–345.
- Croome R.L., van der Hoff J., Burton H.R. 1987. Observations of the heliozoan genera *Pinaciophora* and *Acanthocystis* (Heliozoa, Sarcodina, Protozoa) from Ellis Fjord, Antarctica // Polar. Biol. Vol.8. P.23–28.
- Dayad E. von. 1905. Untersuchungen über die Süßwasser-Mikrofauna Paraguays. Zoologica. 18. H.44. Stuttgart, 374 S.
- Davidson L.A. 1972. Ultrastructure of the heliozoan *Heterophrys marina* and of the helioflagellate *Ciliophrys marina* // J. Ultrastr. Res. Vol.38. P.219.
- Davidson L.A. 1976. Ultrastructure of membrane attachment sites of the extrusomes of *Ciliophrys marina* and *Heterophrys marina* (Actinopoda) // Cell Tiss. Res. Vol.170. P.353–365.
- Davidson L.A. 1982. Ultrastructure, behaviour, and algal flagellate affinities of the helioflagellate *Ciliophrys marina*, and the classification of the Helioflagellates (Protista, Actinopoda, Heliozoa) // J. Protozool. Vol.29. No.1. P.19–29.
- Dobell C. 1917. On *Oxnerella maritima*, nov. gen., nov. spec., a new Heliozoan, and its method of division; with some remarks on the centroplast of Heliozoa // Quart. J. Micr. Sci. Vol.62. P.515–538.
- Dons C. 1918. Heliozoen *Microsol borealis* // Tromsø Museum Aarshefter. Tromsø. T.41. S.3–25.
- Dürschmidt M. 1985. Electron microscopic observations on scales of species of the genus *Acanthocystis* (Centrohelidia, Heliozoa) from Chile. I // Arch. Protistenkd. Vol.129. No.1. P.55–87.
- Dürschmidt M. 1987 a. An electron microscopical study of freshwater Heliozoa (genus *Acanthocystis*, Centrohelidia) from Chile, New Zealand, Malaysia and Sri-Lanka. II // Arch. Protistenkd. Vol.133. No.1. P.21–48.
- Dürschmidt M. 1987 b. An electron microscopical study of freshwater Heliozoa (genus *Acanthocystis*, Centrohelidia) from Chile, New Zealand, Malaysia and Sri-Lanka. III // Vol.133. No.1. P.49–80.
- Dürschmidt M., Croome R.L. 1985. Contribution to the knowledge of Mallomonadacea and Paraphysomonadacea (Chrysophyceae) from Malaysia and Australia // Nord. J. Bot. Vol.5. P.285–298.
- Dürschmidt M., Patterson D.J. 1987 a. On the organization of the Heliozoa *Raphidiophrys ambigua* Penard and *R. pallida* Schulze // Ann. Sci. Natur., Zool. (Paris). Ser.13. Vol.8. P.135–155.
- Dürschmidt M., Patterson D.J. 1987 b. A light and electron microscopic study of a new species of centroheliozoon, *Chlamyaster fimbriatus* // Tissue and Cell. Vol.19. No 3. P.365–376.
- Ehrenberg. 1833. *Actinophrys viridis* nova species // Abhandlung der Königl. Acad. d. Wiss. zu Berlin: Jahrg, 228 S.
- Ekeboom J., Patterson D.J., Vürs N. 1996. Heterotrophic flagellates from coral reef sediments (Great Barrier Reef, Australia) // Arch. Protistenkd. Vol.146. P.251–272.
- Febvre-Chevalier C. 1973 a. *Hedraiophrys hovassei*, morphologie, biologie et cytologie // Protistologica. Vol.9. P.503–520.
- Febvre-Chevalier C. 1973 b. Un nouveau type d'association des microtubules axopodiaux chez les Heliozoaires // Protistologica. Vol.9. P.35–43.
- Febvre-Chevalier C. 1975. Etude biologique et cytologique de *Gymnosphaera albida* Sasaki, 1894, et comparaison avec un autre Heliozoaire Centrohelidie *Hedraiophrys hovassei* // Protistologica. Vol.11. P.331–344.
- Febvre-Chevalier C. 1980. Behaviour and cytology of *Actinocoryne contractilis* nov. gen., nov. sp., a new stalked Heliozoan (Centrohelidia) // J. Mar. Biol. Assoc. UK. Vol. 60. P.909–928.
- Febvre-Chevalier C. 1982. Revision of the taxonomy of the Heliozoa with attention to electron microscopical criteria // Ann. Inst. Oceanogr., Paris. Suppl.58. P.173–180.
- Febvre-Chevalier C. 1985. Class Heliozoa Haeckel 1866 // An Illustrated Guide to the Protozoa. Eds. J.J. Lee, S.H. Hunter and E.C. Bovee. Kansas, P.302–317.
- Febvre-Chevalier C. 1990. Phylum Actinopoda: Class Heliozoa // Handbook of Protoctista. Eds. L. Margulis, J.O. Corliss, M. Melkonian, D.J. Chapman. Boston, P.347–362.
- Febvre-Chevalier C., Febvre J. 1984. Axonemal microtubule pattern of *Cienkowskya mereschkowskyi* and a revision of heliozoan taxonomy // Origins of Life. Vol.13. P.315–338.
- Fenchel T. 1988. Marine plankton food chains // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol.19. P.19–38.
- Fol H. 1883. Sur le *Sticholonche zanclea* et un nouvel ordre de Rhizopodes // Memoires Institut Nat. Gene've. Geneva, Vol.15. P.1–35.
- Garbini A. 1898. Due nuovi Rhizopodi limnetici (*Diffflugia ciclotelina*, *Heterophrys pavessii*) // Zool. Anz. Vol.21. P.667–670.
- Gamburger K. 1913. Nordisches plankton. 16. Lief.
- Golemanski V. 1976. Contribution to the study of the Rhizopoda and Heliozoa of the supralittoral psammon of the Mediterranean // Acta Protozool. Vol. 15. No.5. P.35–45.
- Grebecki A., Hausmann K. 1992. Surface coat shedding and axopodial movements in *Actinophrys sol* // Euop. J. Protistol. Vol.28. P.390–397.
- Grebecki A., Hausmann K. 1993. Motor behaviour of prey during first step of food capture by *Actinophrys sol* // Acta Protozool. Vol.32. No.3. P.157–164.
- Greeff R. 1869. Über Radiolarien und Radiolarien-artige Rhizopoden des süßen Wassers // Arch. für mikr. Anat. Bd.5. S.404–505.
- Greeff R. 1873. Über Radiolarien und radiolarien-artige Rhizopoden des süßen Wassers // Sitzungsber. Ges. Befoord. Naturw. Marburg, S.47–64.

- Grenacher H. 1869. Bemerkungen über *Acanthocystis viridis* Ehrbg. sp. // Zschr. für Wiss. Zool. Bd.19. S. 289–296.
- Grospietsch Th. 1972. Testacea and Heliozoa. Stuttgart. 1972. // Das Zooplankton der Binnengewässer. Eds. H.-J. Elster, W. Ohle. 24(1) Teil.
- Haeckel E. 1866. Generelle Morphologie der Organismen. – B., Reimer, Bd.2. 462 S.
- Hartmann M. 1913. Rhizopoda // Handwörterbuch der Naturwissenschaften. Jena, Bd. 8. S. 422–446.
- Hausmann K. 1978. Extrusive organelles in protists // Int. Rev. Cytol. Vol.52. P. 197–276.
- Hausmann K., Hylsmann N. 1996. Protozoology. 2nd Ed. Stuttgart; N.-Y.: Georg Thiem Verlag, 338 S.
- Hertwig R. 1899. Über Kerntheilung Richtungs Körperbildung und Befruchtung von *Actinosphaerium eichhorni*: Abhandl. D-math.-phys. Classe d. Konigl. // Bayer. Akad. d. Wiss. München, Bd.19. S.631–734.
- Hertwig R., Lesser E. 1874. Über Rhizopoden und denselben nahestehende Organismen. 3 Teil. Heliozoa // Arch. für Mikr. Anat. Bd.10. S.147–236.
- Heuscher H. 1917. Das Zooplankton des Zürichsees mit besonderer Berücksichtigung der Variabilität einiger Planctoncladoceren Arch. Hydrobiol. Bd.11. S.1–81.
- Hibberd D. I. 1983. Ultrastructure of the edonia colourles zooflagellates *Phalansterium digitatum* Stein (Phalanterida ord. nov.) and *Spongomonas uvella* Stein (Spongomonadida ord. nov.) // Protistologica. Vol.19. P.523–535.
- Hollande A., Enjume M. 1954. Morphologie et affinités Radiolaire *Sticholonche zanclea* Hertwig // Ann. Sci. Nat. Zool. Ser. 11e. Vol.16. P.337–343.
- Hoogenraad H.R., de Groot A.A. 1935. Rhizopoden und Heliozoen aus dem Süßwasser der Niederlande // Arch. Neerl. Zool. T.1. S.432–448.
- Hoogenraad H. R., de Groot A. A. 1940. Zoetwaterrhizopoden en Heliozoen. Fauna van Nederland. Leiden, 9. S.1–302.
- Hovasse R. 1965. Ultrastructure comparee des axopodes chez les Heliozoaires des genres *Actinosphaerium*, *Actinophrys* et *Raphidiophrys* // Protistologica. Vol.1. P.81–88.
- Hovasse R., Mignot J.-P. 1975. Trichocystes et organites analogues chez les protistes // Ann. Biol. Vol.14. P.397–422.
- Huitfeldt-Kaas H. 1906. *Acanthocystis klepica*, *Lithocolla apsteini* // Planktonuntersuchungen in Norwegischen Seen. Kristiania. S.163–164.
- Imhoff O.E. 1886. Neue Resultate über die pelagische und Tiefsee-Fauna einiger im Flußgebiet des Po gelegene Süßwasserbecken // Zool. Anz. Bd.9. No.213. S.41–47.
- Jacobson I. 1928. Beiträge zur Protozoenkunde von Estland // Sitzungsberichte der Naturforscher-Gessellschaft bei der Universität Tartu. Bd.35, No.1–2. S.80–112.
- Joblot L. 1718. Descriptions et usages de plusieurs nouveaux microscopes tant simples que composez, avec de nouvelles observations faites sur une multitude innombrable d'insectes, et d'autres animaux de diverses especes, qui naissent dans des liqueurs preparees and dans celles qui ne le sont point. Paris: Collombat.
- Jones E.E. 1974. The Protozoa of Mobile Bay, Alabama // Univ. of South Alabama, Monogr. Vol. 1, No.1. S.1–113.
- Jones W.C. 1975. The pattern of microtubules in axonemes of *Gymnosphaera albida* Sasaki: evidence for 13 protofilaments // J. Cell Sci. Vol.18. P.33–155.
- Jones W.C. 1976. The ultrastructure of *Gymnosphaera albida* Sasaki, a marine axopodiate protozoan // Phil. Trans. Roy. Soc. London (B). Vol.275. P.349–384.
- Kinoshita E., Suzaki T., Shigenaka Y., Sugiyama M. 1995. Ultrastructure and rapid axopodial contraction of a Heliozoa, *Raphidiophrys contractilis* sp.nov. // J. Euk. Microbiol. Vol.42, No.3. P.283–288.
- Klewer K., Febvre J., Melkonian M., Bornens M., Febvre-Chevalier C. 1997. Centrosomes of heliozoans share common epitopes with centrosomes of other protists and vertebrates // J. Euk. Microbiol. Vol.44, No.1. P.49 A
- Kormos J. 1971. On the structure of the centroplast // Acta Biol. Acad. Sci. Hung. T. 22. No.1. S.81–83.
- Kristiansen J. 1996. Biogeography of freshwater algae – conclusions and perspectives // Biogeography of freshwater algae. Ed. J. Kristiansen. P.19–32. (Hydrobiologia; Vol. 336).
- Kudo R.R. 1954. Order Heliozoa Haeckel. // Protozoology. 4-th. edition. Springfield (Illinois, USA): Charles C. Thomas. P.505–515.
- Кьһн А. 1926. Morphologie der Tiere in Bildern. B., 2 H. Protozoen. 2 Teil. Rhizopoden. S.107–272.
- Lauterborn R. 1899. Protozoenstudien. IV. Theil. Flagellaten aus dem Gebiete des Oberrheins // Zeitsch. wiss. Zool. Bd.65. S.369–391.
- Lee J.J., Hunter S.H., Bovee E.C. (eds.). 1985. Illustrated Guide to the Protozoa. – Lawrence (Kansas): Soc. of Protozoologists: Allen Press. 629 S.
- Lee J.J., Leedale G.F., Patterson D.J., Bradbury P.C. (eds). Illustrated Guide to the Protozoa. – 2-nd. edition. Lawrence (Kansas): Soc. of Protozoologists. (In press).
- Lee W.J., Patterson D.J. 1998. Diversity and geographic distribution of free-living heterotrophic flagellates – analysis by PRIMER // Protist. Vol.149. P.229–243.
- Leidy J. 1879. Freshwater Rhizopods of North America: Rep. of the US. Geol. Surv. of the Terr. Washington. Vol.12. 324 P.
- Levander K. M. 1894. Materialien zur Kenntnis der Wasserfauna in der Umgebung von Helsingfors // Acta Soc. Fauna et Flora Fenn. T.12, No.2. P.115.
- Levander K. M. 1900. Zur Kenntnis der Fauna und Flora Finnischer Binnenseen // Acta Soc. Fauna et Flora Fenn. T.19, No.2. P.1–55.
- Levander K.M. 1920. // See Wirzjerw in Livland / M. von zur Muhlem, G. der Schneider. S.1–158. (Arch. für Naturkunde des Ostbaltikums. Ser.2; Bd.14, No.1. S.1–158).
- Levine N.D., Corliss J.O., Cox F.E.G., Deroux G., Grain J., Honigberg B., Leedale G., Loeblich A.R., Lom J., Lynn D., Merinfeld E.J., Page F.C., Poljansky G., Sprague V., Vavra J., Wallace F.G., Weisser J.A. 1980. A newly revised classification of Protozoa // J. Protozool. Vol.27, No.1. P.37–58.

- Manton I. 1986. Functional parallels between calcified and uncalcified periplasts // *Biom mineralization in Lower Plants and Animals*. Systematic Assoc. Ed. B.S.C. Leadbeater, R. Riding. Oxford, Spec. vol.30. P.157–172.
- Margulis L., Corliss J.O., Melkonian M., Chapman D.J. (eds.). 1990. *Handbook of Protoctista*. Boston: Jones and Barlett Publishers, 1990.
- Mathes J., Arndt H. 1994. Biomass and composition of protozooplankton in relation to lake trophy in north German lakes // *Mar. Microbiol. Food Webs*. Vol.8, No.1–2. P.357–375.
- Matsuoka T., Shigenaka Y. 1985. Calcium localization during microtubular disassembly in heliozoan cells // *J. Electron Microsc.* Vol.34, No.1. P.33–37.
- Matsuoka T., Shigenaka Y., Naitoh Y. 1985. A model of contractile tubules showing how they contract in the heliozoan *Echinospaerium* // *Cell Struct. and Funct.* Vol.10. P.63–70.
- Mereschkowsky C.S. 1877. A study of protozoans of Northern Russia // *Proc. St.-Petersb. Imp. Soc. Nat.* T.8. S.203–385. (in Rus.).
- Mignot J.-P., Brugerolle G. 1991. Cell division in the heliozoan *Dimorpha mutans* and evolution of the centrosomal organization during the cell cycle // *Biol. Cell*. Vol.72. P.51–60.
- Mikrjukov K.A. 1993a. On centrohelid and rotosphaerid Heliozoa from the environs of the Võrtsjärv limnological station in Estonia // *Proc. Est. Acad. Sci. Biol.* T.42. No.2. S.154–160.
- Mikrjukov K.A. 1993b. Observations on Centrohelioczoa (Sarcodina, Protozoa) of the Volga basin // *Zoosystematica Rossica* (S.-Peterbourg). Vol.2. No.2. P.201–209.
- Mikrjukov K.A. 1994a. *Rabdiophrys pertzovi* sp.nov. – a new marine rotosphaerid heliozoan from the White Sea // *Arch. Protistenkd.* Vol.144. No.3. P.325–327.
- Mikrjukov K.A. 1994b. Observations on Centrohelioczoa from Moscow marine aquaria // *Arch. Protistenkd.* Vol.144. No.3. P.450–455.
- Mikrjukov K.A. 1995. Structure, function and formation of extrusive organelles – microtoxicysts in a rhizopod, *Penardia cometa* / *Protoplasma*. Vol.188. P.186–191.
- Mikrjukov K.A. 1996a. Revision of the genera and species composition of lower Centrohelioczoa. I. Family Heterophryidae Poche // *Arch. Protistenkd.* Vol.147. No.1. P.107–113.
- Mikrjukov K.A. 1996b. Revision of genera and species composition of lower Centrohelioczoa. II. Family Raphidiophryidae n. fam. // *Arch. Protistenkd.* Vol.147. No.2. P.205–212.
- Mikrjukov K.A. 1999a. Taxonomic revision of scale-bearing heliozoan-like amoebae (Pompholyxophryidae, Rotosphaerida) // *Acta Protozool.* Vol.38. No.1. P.119–131.
- Mikrjukov K.A. 1999b. Heliozoa as a component of marine microbenthos // 3-th. Europ. Congr. Protistol., 25–30 July 1999, Helsingør, Denmark. Helsingør. P.49.
- Mikrjukov K.A. 2000a. Taxonomy and Phylogeny of Heliozoa. I. Order Desmothoracida Hertwig et Lesser, 1874 // *Acta Protozool.* Vol.39. P.81–97.
- Mikrjukov K.A. 2000b. Taxonomy and phylogeny of Heliozoa. II. Order Dimorphida Siemensma, 1991 (Cercomonadea classis n.): Diversity and Relatedness with Cercomonads // *Acta Protozool.* Vol.39. P.99–115.
- Mikrjukov K.A. 2001. Heliozoa as a component of marine microbenthos: a study of heliozoa of the White sea // *Ophelia*. Vol.54. No.1. P.51–73
- Mikrjukov K.A., Croome R.L. 1998. Observations of heliozoans in Ice-covered Ponds on Mount Buffalo // *The Victorian Naturalist*. Vol.115. No.5. P.239–241.
- Mikrjukov K.A., Mylnikov A.P. 1995. Fine structure of an unusual rhizopod, *Penardia cometa*, containing extrusomes and kinetosomes // *Europ. J. Protistol.* Vol.41, No.1. P.91–96.
- Mikrjukov K.A., Mylnikov A.P. 1997. *Gymnophrea* – a new rhizopod group of uncertain position // 10-th. Int. Congr. Protozool., 21–25 July 1997, Sydney, Australia. Sydney. P.147.
- Mikrjukov K.A., Mylnikov A.P. 1998. A study of the structure and the life cycle of *Gymnophrys cometa* Cienkowski, 1876 (*Gymnophrea* classis n.) with remarks on the taxonomy of the amoeboid-flagellated genera *Gymnophrys* and *Borkovia* // *Acta Protozool.* Vol.37. P.179–189.
- Mikrjukov K.A., Patterson D.J. 2001. Taxonomy and phylogeny of heliozoa. III. Actinophryids // *Acta Protozool.* Vol.40. P.3 – 25.
- Mikrjukov K.A., Patterson D.J. 2002. On freshwater and marine heliozoa in Australia // *Europ. J. Protistol.* (in press.).
- Mikrjukov K.A., Siemensma F.J., Patterson D.J. The heliozoa // *Illustrated Guide to the Protozoa*. Eds. J.J. Lee, G.F. Leedale, D.J. Patterson, P.C. Bradbury. 2-nd edition. Lawrence (Kansas). (in press.).
- Nicholls K.H. 1983. Little-known and new heliozoans: the centrohelid genus *Acanthocystis*, including descriptions of nine new species // *Can. J. Zool.* Vol.61. No.6. P.1369–1386.
- Nicholls K.H., Dörrschmidt M. 1985. Scale structure and taxonomy of some species of *Raphidocystis*, *Raphidiophrys* and *Pompholyxophrys* (Heliozoa) including descriptions of six new taxa // *Can. J. Zool.* Vol.63. No.8. P.1944–1961.
- Ockleford C.D. 1974. Cytokinesis in the heliozoan *Actinophrys sol* // *J. Cell Sci.* Vol.16. P.499–517.
- O’Kelly C.J. 1993. The jacobid flagellates: structural features of *Jacoba*, *Reclinomonas* and *Histiona* and implications for the early diversification of eukaryotes // *J. Eukaryotic Microbiol.* Vol.40. P.627–636.
- Ostenfeld C.H. 1904. On two new marine species of Heliozoa occurring in the plankton of the Nord Sea and Scager Rak // *Medd. Komm. Havunders. ogelzer. Ser. Plankton.* Bd.1. S.3–5.
- Page F.C. 1987. The classification of “naked” Amoebae (Phylum Rhizopoda) – *Arch. Protistenkd.* Vol.133. No.3/4. P.199–217.
- Page F.C. 1991. *Nackte Rhizopoda* // F.C. Page, F.J. Siemensma. *Nackte Rhizopoda und Heliozoa*. Protozoenfauna. Stuttgart; N.-Y., Bd.2. S.1–170.
- Pascher A. 1911. *Cyrthophora*, eine neue tentakeltragende Chrysomonade // *Ber. der Deutch. Bot. Ges.* Bd.29. S.112–125.
- Patterson D.J. 1985. On the organization and the affinities of the amoeba, *Pompholyxophrys punicea* Archer, based on ultrastructural

- examination of individual cells from wild material // J. Protozool. Vol.32, No.2. P.241–246.
- Patterson D.J. 1994. Protozoa: evolution and systematics // Progress in Protozool. Eds. K. Hausmann, N. Hylmann: Proc. 9-th Int. Congr. Protozool., Berlin, 1993. Stuttgart; Jena; N.-Y., P.1–14.
- Patterson D.J. 1999. The biogeography and diversity of free-living heterotrophic flagellates // 3rd Europ. Congr. Protistol., 25–30 July, 1999, Helsingør, Denmark. Helsingør, P.57.
- Patterson D.J., Dьrrschmidt M. 1986a. The formation of siliceous scales by *Raphidiophrys ambigua* (Protista, Centroheliozoa) // J. Cell Sci. Vol.91. P.33–39.
- Patterson D.J., Dьrrschmidt M. 1986b. Siliceous structures formed by heliozoa and heliozoon-like amoebae // Biomineralization in Lower Plants and Animals. Systematic Assoc. Eds. B.S.C. Leadbeater, R. Riding. Oxford, Spec. vol.30. P.361–374.
- Patterson D.J., Dьrrschmidt M. 1987. Selective retention of chloroplasts by algivorous heliozoa: Fortuitous chloroplast symbiosis? // Europ. J. Protistol. Vol.23. P.51–55.
- Patterson D.J., Hausmann K. Feeding by *Actinophrys sol* (Protista, Heliozoa) // J. Light microscopy, Microbios. Vol.31. P.39–55.
- Patterson D.J., Larsen J., Corliss J.O. 1989. The ecology of heterotrophic flagellates and ciliates living in marine sediments // Progr. in Protistol. Vol.3. P.185–277.
- Patterson D.J., Nygaard K., Steinberg G., Turley C.M. 1993. Heterotrophic flagellates and other protists associated with oceanic detritus throughout the water column in the mid North Pacific // J. mar. biol. Assoc. UK. Vol.73. P.67–95.
- Patterson D.J., Simpson A.G.B. 1996. Heterotrophic flagellates from coastal marine and hypersaline sediments in Western Australia // Europ. J. Protistol. Vol.32. P.423–448.
- Penard E. 1889. Notes sur quelques Heliozoaires // Arch. Sci. Phys. et Nat. Vol.22. P.524–539.
- Penard E. 1890. Die Heliozoen der Umgebung von Wiesbaden // Jahrbuch Nassau Ver. für Naturk. Bd.43. S.39–66.
- Penard E. 1891. Contributions a l'étude des Rhizopodes du Lemman // Arch. Sci. Phys. et Nat. Vol.26. P.134–156.
- Penard E. 1901. Sur quelques Heliozoaires des environs de Geneve // Rev. Suisse de Zool. Vol.9. P.279–305.
- Penard E. 1903. Notice sur les Rhizopodes du Spitzbergen // Arch. Protistenkd. Vol.2. P.238–282.
- Penard E. 1904. Les Heliozoaires d'eau douce. Geneve: Kьndig, 341 p.
- Peterfi L.S., Momeu L. 1996. Three Rumanian *Mallomonas* species (Synurophyceae), with special distribution patterns // Biogeography of freshwater algae. Ed. J. Kristiansen. P.19–32. (Hydrobiologia; Vol.336).
- Petersen J.B., Hansen J.B. 1960. Elektronenmikroskopische Untersuchungen von zwei Arten der Heliozoon-Gattung *Acanthocystis* // Arch. Protistenkd. Vol.104. P.547–552.
- Pickett-Heaps J.D. 1969. The evolution of the mitotic apparatus: An attempt at comparative ultrastructural cytology in dividing plant cells // Cytobios. Vol.1. P.257–280.
- Poche F. 1913. Das System der Protozoen // Arch. Protistenkd. Vol.30. P.125–321.
- Raikov I.B. The diversity of forms of mitosis in Protozoa: a comparative review // Europ. J. Protistol. Vol.30. P.253–269.
- Rainer H. 1968. Urtiere, Protozoa; Wurzelfьler, Rhizopoda; Sonnentierchen, Heliozoa // Die Tierwelt Deutschlands. Eds. Fr. Dahl, M. Dahl, Fr. Peus. Jena: Bd.56. 176 S..
- Rees J.J., Donaldson D.A., Leedale G.F. 1980. Morphology of the scales of the freshwater heliozoan *Raphidocystis tubifera* (Heliozoa, Centrohelidia) and organization of the intact scale layer // Protistologica. Vol.16, No.4. P.565–570.
- Rieder C.L. 1979. High-voltage electron microscopy reveals new components in the axonemes and Centroplast of the Centrohelidian *Raphidiophrys ambigua* // J. Cell Sci. Vol.40. P.215–234.
- Rieder C.L. 1980. Structure of the mammalian kinetochore and the centrohelidean centroplast as revealed by Bernhard's staining of thick sections // Microtubules and microtubule inhibitors. Eds. M. de Brabander, J. de Mey. Elsevier (North Holland), P.311–324.
- Roijackers R.M.M. 1988. External morphology as taxonomic characteristic in planktonic scale-bearing Chrysophyceae and scaled Heliozoa // Hydrobiol. Bull. Vol.22. No.1. P.69–73.
- Roskin Gr. 1929. Neue Heliozoon-Arten. I // Arch. Protistenkd. Vol.66. P.201–206.
- Roth L.E., Pihlaja D.J., Shigenaka Y. 1970. Microtubules in the heliozoan axopodium. I. The gradion hypothesis of allosterism in structural proteins // J. Ultrastruct. Res. Vol.30. P.7–37.
- Salbrechter M., Arndt H. 1994. The annual cycle of protozooplankton in the alpine, mesotrophic Lake Mondsee (Austria) // Mar. Microbiol. Food Webs. Vol.8, No.1–2. P.217–234.
- Schaudinn F. 1896 a. Heliozoa // Das Tierreich. B., S.1–24.
- Schaudinn F. 1896 b. Ueber das Centrankorn der Heliozoen. Ein Beitrag zur Centrosomenfrage // Verhände Deutsch. Zool. Ges. Bonn, Bd.6. S.113–130.
- Schaudinn F. 1897. Rhizopoda Ost-Afrikas // Deutsch-Ost-Africa. B. Bd.4. Die Tierwelt Deutsch-Ost-Afrikas und der Nachbargebiete. Wirbellose Thiere. S.1–13.
- Schewiakoff W. 1893. Ueber die Geographische Verbreitung der Sььwasser-Protozoen. Heliozoa // Mem. Acad. Imp. St.-Petersb., 7-th Ser. Bd.41. No.8. S.1–154.
- Schrank F. von P. 1803. Fauna Boica, 3. Bd. Landshut // *Trichoda chaetophora*. S. 92–93.
- Schulz H. 1961. Qualitative und quantitative Planktonuntersuchungen im Elbe-Aestuar // Arch. Hydrobiol. Suppl.24. S.5–505.
- Schulze F.E. 1874. Rhizopodenstudien. II. // Arch. für mikr. Anat. Bd.10. S.377–400.
- Shigenaka Y., Maesako-Tabata J., Imada M. 1989. Electron microscopy of the continuous membrane system in a ladge heliozoon *Echinospaerium* // Europ. J. Protistol. Vol.24. P.174–180.
- Shigenaka Y., Yano K., Yogosa R., Suzuki T. 1982. Rapid contraction of the microtubular-containing axopodia in a large heliozoon *Echinospaerium* // Biol. functions of microtubules and related structures. Eds. H. Sakai, H. Mohri, G.G. Borisy. Tokyo, P.105–114.
- Siemens F.J. 1981. De Nederlandse Zonnediertjes (Actinopoda, Heliozoa) // Wetenschappelijke Mededelingen van de KNNV. Hoogwoud, Vol.149. P.1–118.

- Siemensma F.J. 1991. Klasse Heliozoa Haeckel, 1866 // Nackte Rhizopoda und Heliozoa. Protozoenfauna Eds. F.C. Page, F.J. Siemensma. Stuttgart, Bd.2. S.171–297.
- Siemensma F.J., Roijackers R.M.M. 1988a. A study of new and little-known Acanthocystid heliozoans, and a proposed division of the genus *Acanthocystis* (Actinopoda, Heliozoa) // Arch. Protistenkd. Vol.135. P.197–212.
- Siemensma F.J., Roijackers R.M.M. 1988b. The genus *Raphidiophrys* (Actinopoda, Heliozoa): scale morphology and species distinctions // Arch. Protistenkd. Vol.136. P.237–248.
- Sleigh M.A. 1964. Flagellar movement of sessile flagellates *Actinomonas*, *Codonosiga*, *Monas*, and *Poteriodendron* // Quart. J. Microsc. Sci. Vol.105. P.405–414.
- Stein F. 1857. *Actinosphaerium eichhornii* // Sitzungsber. Böhmsch. Ges., Ser.5. Bd.10. S.41–43.
- Stern C. 1924. Untersuchungen über Acanthocystideen // Arch. Protistenkd. Vol.48. P.436–491.
- Sugiyama M., Ikegawa S., Masuyama E., Suzaki T., Shigenaka Y. 1992. Isolation and properties of the axopodial cytoskeleton of a heliozoan *Echinospaerium akamae* // Europ. J. Protistol. Vol.28. P.214–219.
- Suzaki T., Shigenaka Y., Watanabe S., Toyohara A. 1980a. Food capture and ingestion in the large heliozoan, *Echinospaerium nucleofilum* // J. Cell Sci. Vol.42. P.61–79.
- Suzaki T., Toyohara A., Watanabe S., Shigenaka Y., Sakai H. 1980b. Microtubules in protozoan cells. Continuous transition between microtubules and macrotubules revealed by a newly devised isolation technique // Biomed. Res. Vol.1. P.207–215.
- Swale E.M.F. 1969. A study of the nanoplankton flagellate *Pedinella hexacostata* Visotskii by light and electron microscopy // Br. Phycol. J. Vol.4. P.65–86.
- Swale E.M.F. 1969 a. The fine structure of a species of amoeba-flagellate *Pseudospora* Cienk. Arch. Microbio. Bd.67. S.71–90.
- Takahashi E. 1959. Studies on genera *Mallomonas*, *Synura* and other plankton in Freshwater by electron microscope // I. Bull. Yamagata Univ. Agr. Sci. Vol.3. P.117–151.
- Takahashi E. 1981 a. Floristic study of ice algae in the sea ice of a lagoon, Lake Saroma, Hokkaido, Japan // Mem. Nat. Inst. Polar Res., Ser E. Vol.34. P.49–56.
- Takahashi E. 1981 b. Loricata and scale-bearing protists from Lützow-Hoim Bay, Antarctica. I. Species of Acanthocystidae and Centrohelida found at a site selected on the fast ice // Antarctic Rec. Vol.73. P.1–22.
- Takahashi K, Ling H.Y. 1980. Distribution of *Sticholonche* (Radiolaria) in the upper 800 m of the waters in the equatorial Pacific // Mar. Micropaleontol. Vol.5, No.3. P.311–319.
- Taylor F.J.R. 1976. Flagellate phylogeny: a study in conflicts // J. Protozool. Vol.23, No.1. P.28–40.
- Thomasson K. 1951. Beiträge zur Kenntnis des Planktons einiger Seen im nordschwedischen Hochgebirge // Schweiz. Z. Hydrol. T.13. S.336–351.
- Thomasson K. 1963. Araucarian Lakes // Acta Phytogeograph. Suec. T.47. S.1–139.
- Thomsen H.A. 1978. On the identity between the heliozoan *Pinaciophora fluviatilis* and *Potamodiscus kalbei*: with the description of eight new *Pinaciophora* species // Protistologica. Vol.14. P.359–373.
- Thomsen H.A. 1979. Electron microscopical observations on the brackish-water nanoplankton from the Tvarminne area, SW coast of Finland // Acta Bot. Fenn. T.110. S.11–37.
- Tilney L.G. 1971. How microtubular patterns are generated? The relative importance of nucleation and bridging of microtubules in the formation of axoneme of *Raphidiophrys* // J. Cell Biol. Vol.51. P.837–854.
- Tilney L.G., Porter K.R. 1965. Studies on microtubules in Heliozoa. I. The fine structure of *Actinosphaerium nucleofilum* (Barret), with particular reference to the axial rod structure // Protoplasma. Vol.60. P.317–344.
- Tobiesen A. 1991. Growth rates of *Heterophrys marina* (Heliozoa) on *Chrysochromulina polylepsis* (Prymnesiophyceae) // Ophelia. Vol.33, No.3. P.205–212.
- Tong S.M. 1994. The taxonomy and seasonal dynamics of heterotrophic flagellates in Southampton water: Ph. D. diss. University of Southampton (UK.).
- Tong S.M. 1997. Heterotrophic flagellates and other protists from Southampton water, UK. // Ophelia. Vol.47, No.2. P.71–131.
- Tong S., Vørs N., Patterson D.J. 1997. Heterotrophic flagellates, centrohelid heliozoa and filose amoebae from marine and freshwater sites in the Antarctic // Polar Biol. Vol.18. P.91–106.
- Tregouboff G. 1953. Classe des Heliozoaires // Traité de Zool. Ed. P.-P. Grasse. Paris, Vol.1. P.437–489.
- Troyer D. 1975. Possible involvement of the plasma membrane in the saltatory particle movement in heliozoan axopods // Nature. No.254 (5502). P.696–698.
- Tyler P. 1996. Endemism in freshwater algae // Biogeography of freshwater algae. Ed. J. Kristiansen. P.127–135. (Hydrobiologia; Vol.336).
- Valkanov A. 1970. Beiträge zur Kenntnis der Protozoen des Schwarzen Meeres // Zool. Anz. Bd.184. No.3/4. S.241–290.
- Vigna M.S. 1988. Ultrastructure and taxonomy of some interesting or little known freshwater Heliozoa from Argentina // Physis Seccion B, las Aguas Continentales y sus Organismos. Vol.46 (110). P.11–16. (in Spanish).
- Vigna M.S., Alberio A.S. 1993. *Raphidocystis tubifera* Penard (Actinopoda, Heliozoa): new genus for Argentina // Physis Seccion B, las Aguas Continentales y sus Organismos. Vol.51 (120–121). P.17–20. (in Spanish).
- Villeneuve F. 1937. Sur la structure de *Cienkowskyia mereschkowskyi* Cienk. et d'*Actinolphus pedunculatus* Schulze, Heliozoaires des eaux saumâtres de Sète // Arch. Zool. Exper. et Gene. Vol.78, Notes. et Rovne, P.243–250.
- Vørs N. 1992a. Heterotrophic protists (excl. dinoflagellates, loricata choanoflagellates and ciliates) // Plankton from inner Danish Waters: An analysis of the autotrophic and heterotrophic plankton in Kattegat. Ed. H.A Thomsen: HAV 90 Report, Danish Nat. Agency for Environmental Protection. T.11. S.195–249. (in Danish).
- Vørs N. 1992b. Heterotrophic amoebae, flagellates and heliozoa from the Tvarminne area, Gulf of Finland, in 1988–1990 // Ophelia. Vol.36. P.1–109.

- Vuirs N. 1993a. Heterotrophic amoebae, flagellates and heliozoa from Arctic marine waters (North West Territories, Canada and West Greenland) // *Polar Biol.* Vol.13. P.113–126.
- Vuirs N. 1993b. Marine heterotrophic amoebae, flagellates and heliozoa from Belize (Central America) and Tenerife (Canary Islands), with descriptions of new species, *Luffisphaera bulbochaeta* n. sp., *L. longihastis* n. sp., *L. turriformis* n. sp. and *Paulinella intermedia* n. sp. // *J. Euk. Microbiol.* Vol.40, No.3. P.272–287.
- Wailes G.H. 1921. Heliozoa // *The British Freshwater Rhizopoda and Heliozoa*. Eds. J. Cash, G.H. Wailes. London, Vol.5. P.1–72.
- Wailes G.H. 1925. Some new or rare Protozoa from British Columbia // *Ann. Mag. Nat. Hist.* Vol.16. P. 40–48.
- Wailes G.H. 1939. The plankton of the Lake Windermere, England // *Ann. Mag. Nat. Hist.* Vol.11. No.3. P.401–414.
- Walton L.B. 1905. *Actinolophus minutus*, a new heliozoan, with a review of the species enumerated in the genus // *Ohio Natur.* Vol.5. P.261–263.
- Watters C. 1968. Studies on the motility of the Heliozoa. I. The locomotion of the *Actinosphaerium eichorni* and *Actinophrys* sp. // *J. Cell Sci.* Vol.3. P.231–244.
- West G.S. 1901. On some British freshwater rhizopoda and heliozoa // *J. Linn. Soc. London (Zool.)*, Vol.28. P.302–342.
- Wetzel A. 1925. Зър Morphologie und Biologie von *Raphidocystis infestans* n. sp., einem tempordre auf Ciliaten parasitierenden Heliozoon // *Arch. Protistenkd.* Vol.53. P.135–182.
- Wohlfarth-Bottermann K.E., Кръгер F. 1954. Die Feinstruktur der Axopodien und der Skelettnadeln von Heliozoen // *Protoplasma.* Vol.44, No.3. P.177–191.
- Wujek D.E., Elsner P.R. 1992. *Pterocystis ebelii*, a new species of Heliozoa from India // *Trans. Amer. Microsc. Soc.* Vol.111, No.2. P.143–148.
- Zacharias O. 1894. Faunistische Mitteilungen // *Plüner Forschungsber.* T.2. S.57–90.
- Zacharias O. 1902. Ein neues Heliozoon (*Heterophrys pusilla*) // *Zool. Anz.* Bd.25. S.665–667.
- Zacharias O. 1903. Зър Kenntnis der niederen Flora and Fauna holsteinischer Moorsympfe // *Plüner Forschungsber.* T.10. S.237–289.
- Zettler L.A., Sogin M.L., Caron D.A. 1997. Phylogenetic relationships between the Acantharea and the Polycystinea: A molecular perspective on Haeckel's Radiolaria // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* Vol.94. P.11411–11416.
- Zimmermann B., Moestrup O., Hallfors G. 1984. Chrysophyte or Heliozoon: ultrastructural studies on a cultured species of *Pseudopedinella* (Pedinellales ord. nov.), with comments on species taxonomy // *Protistologica.* Vol.20. No.4. P.591–612.
- Zuelzer M. 1909. Bau und Entwicklung von *Wagnerella borealis* Mereschk. // *Arch. Protistenkd.* Vol.17. P.135–202.
- Zykoff W. 1902. Die Protozoa des Potamoplanktons der Wolga bei Saratow // *Zool. Anz.* Bd.25. S.177–180.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ

- Acanthocystidae* 5, 6, 15, 26, 27, 28, 29, 30, 41, 53, 81, 83, 91, 126
Acanthocystis 6, 8, 26, 27, 28, 29, 30, 32, 34, 53, 54, 71, 73, 74, 77, 79, 91, 103, 129
 — *aculeata* 69, 101
 — *astrakhanensis* 34, 35, 72, 79, 104, 108, 132
 — *bicornis* 73, 79, 80, 104, 108
 — *clathrata* 75, 106
 — *clavata* 34, 35, 72, 73, 103, 104, 129
 — *cordiformis* 69, 102
 — *cordiformis* ssp. *parvula* 68, 101
 — *cornuta* 72, 79, 108
 — *cuneiformis* 65, 99
 — *discoidea* 58, 93
 — *dresscheri* 75, 105
 — *echinata* 66, 99
 — *erinaceoides* 64, 97
 — *flabellata* 56, 92
 — *flabellata novae-zelandiae* 56, 92
 — *foliacea* 61, 96
 — *foliacea* ssp. *elongata* 61, 96
 — *foliacea* ssp. *truncata* 61, 96
 — *formosa* 57, 93
 — *fortesca* 65, 98
 — *granulata* 69, 101
 — *heterospina* 75, 105
 — *kilianii* 64, 98
 — *klepica* 46, 85
 — *latimarginalis* 65, 98
 — *lemanii* 52, 90
 — *myriospina* 34, 68, 72, 74, 75, 103, 105, 131
 — *nichollsi* 72, 76, 77, 104, 107
 — *ovata* 58, 93
 — *paliformis* 61, 95
 — *pallida* 78, 108
 — *pantopoda* 69, 102
 — *pantopodeoides* 65, 99
 — *pectinata* 30, 34, 35, 72, 76, 77, 104, 106
 — *pectinata* ssp. *ceylanica* 77, 106
 — *pectinata* ssp. *malayensis* 77, 106
 — *pelagica* 70, 102
 — *penardi* 30, 32, 34, 35, 72, 74, 75, 103, 104, 105, 130
 — *penardi* ssp. *pusilla* 75, 106
 — *perpusilla* 68, 100
 — *pertusa* 69, 101
 — *pinnata* 62, 96
 — *plumosa* 62, 96
 — *polymorpha* 72, 77, 104
 — *ptercantha* 60, 94
 — *pterosomphos* 64, 98
 — *pulchra* 61, 96
 — *pyriformis* 61, 95
 — *quadrifurca* 72, 74, 75, 104, 106
 — *radiosa* 76, 106
 — *rasilis* 56, 92
 — *rhytidus* 69, 101
 — *rotundata* 70, 102
 — *rotundata* ssp. *rotoairense* 68, 101
 — *saphonovi* 19, 20, 34, 72, 74, 76, 104, 106, 130
 — *scaposa* 66, 99
 — *serrata* 69, 101
 — *simplex* 46, 85
 — *spinifera* 72, 73, 74, 105
 — *striata* 60, 95
 — *takahashii* 72, 77, 78, 107
 — *taurica* 34, 72, 74, 76, 106, 131
 — *tenuispina* 44, 85
 — *trifurca* 75, 105
 — *tropica* 60, 95
 — *tropica* ssp. *paucistriata* 60, 95
 — *tubata* 72, 74, 75, 105
 — *turfacea* 8, 11, 28, 30, 32, 34, 35, 71, 72, 73, 78, 79, 103, 104, 108
 — *umbraculiformis* 56, 92
 — *valdiviense* 72, 77, 78, 104, 107
 — *veliformis* 58, 93
 — *viridis* 78, 108
 — *wiasemskii* 18, 30, 34, 71, 73, 103, 104, 129
Actinocoryne 10, 12, 81
 — *contractilis* 25
Actinolophus 81
 — *minutus* 45, 85
Actinomonadidae 12
Actinophryida 9, 10, 11, 14, 81
Actinophrys 10, 11
 — *sol* 18
 — *tauryanini* 19, 20
 — *viridis* 78, 108
Actinosphaerium 11, 23
Animalia 9
Apedinellaceae 12
Apedinella *radians* 12
Astrodisculus
 — *laciniatus* 42, 84
 — *radians* 42, 84
Centrohelea 8, 41, 82, 83
Centrohelida 9, 10, 14, 15, 37, 41, 81, 83
Centroheliozoa 5, 7, 11, 14, 15, 24, 38, 82
Chlamyaster 5, 24, 25, 33, 41, 42, 83, 84
 — *fimbriatus* 42, 84
 — *laciniatus* 42, 84
 — *sterni* 18, 33, 34, 37, 42, 84
Choanocystis 6, 26, 27, 28, 29, 30, 32, 34, 54, 66, 67, 68, 70, 71, 91, 99, 100, 102, 103, 126
 — *aculeata* 14, 15, 20, 21, 34, 35, 36, 67, 69, 81, 100, 101
 — *bicornioides* 30, 34, 67, 71, 100, 103, 128
 — *ebelii* 66, 67, 70, 99, 102
 — *kareliensis* 19, 34, 66, 67, 71, 99, 102, 127
 — *lepidula* 30, 66, 67, 68, 99, 100
 — *lepidula* ssp. *rossica* 68, 100
 — *malyutini* 30, 34, 67, 71, 100, 103, 128
 — *pantopoda* 34, 67, 69, 100, 102
 — *pelagica* 19, 20, 34, 66, 67, 70, 99, 102, 127
 — *perpusilla* 35, 67, 68, 100
 — *perpusilla* ssp. *heterospina* 68, 101
 — *rhytidus* 67, 69, 100, 101
 — *rossica* 34, 66, 67, 68, 100, 127
 — *rotoairense* 34, 35, 67, 68, 100, 101, 126
 — *rotundata* 67, 70, 100, 102
Cienkowskya 25
 — *arborescens* 25, 49, 87, 88
 — *mereschkowskyi* 19, 25, 46, 49, 87, 88
Ciliophryida 9, 10, 12
Ciliophrys 10, 21, 38
Cryptista 37
Cyrtophorana 13, 30
Desmothoracida 9, 10, 12
Dimorpha 13
 — *elegans* 13, 24
Dimorphida 9, 10, 13, 14, 81
Elaeorhanis *tauryanini* 19, 20
Enterobacter *aerogenes* 18
Fungi 9, 37
Gymnophrea 37, 38, 82
Gymnophrys 38
 — *cometa* 37
Gymnosphaera 12, 81
Gymnosphaerida 9, 10, 12, 14, 81
Hedraioophrys 10, 12, 81
 — *rousei* 12
Hedriocystis *zhadani* 19
Heliozoa 7, 9, 81, 83
Heterophryidae 5, 15, 25, 28, 41, 42, 81, 83, 119
Heterophrys 5, 16, 25, 33, 41, 43, 44, 83, 83, 84, 85, 119, 120
 — *elati* 45, 85
 — *febvrechevalierae* 45, 85
 — *fockii* 25, 43, 84
 — *glabrescens* 45, 85
 — *magna* 45, 85
 — *marina* 17, 18, 19, 24, 25, 33, 35, 44, 45, 81, 85, 120
 — *minutus* 16, 17, 19, 25, 30, 33, 44, 45, 85, 119
 — *multipoda* 45, 85
 — *myriopoda* 25, 33, 43, 44, 84, 85, 120
 — *pavessii* 52, 54, 90
 — *pusilla* 45, 85
 — *radiata* 45, 85
 — *simplex* 25, 44, 45, 46, 85
 — *spinifera* 45, 85
 — *viridis* 44, 85
Heteroraphidiophrys 6, 26, 29, 53, 54, 55, 91, 126
 — *australis* 47, 55, 91, 126
Lithocolla *globosa* 19
Metazoa 7, 16, 37

- Microsol* 43, 84
 — *borealis* 45, 85
Monadofilosa 38
Nucleariidae 13
Opisthokonta 37
Oxnerella 5, 25, 41, 83
 — *maritima* 21, 23, 41, 42, 83
Palatinella 13, 30
Parabasalia 37
Parasphaerastrum 6, 26, 27, 28, 33, 46, 86, 120
 — *marina* 33, 46, 47, 86, 120
Pedinella 10, 30
 — *hexacostata* 13
Pedinellaceae 12
Pedinellales 9, 10, 12
Plantae 9, 37
Polyplacocystis 6, 26, 27, 28, 33, 46, 47, 48, 86, 87, 121
 — *ambigua* 21, 26, 27, 28, 29, 47, 48, 49, 86, 88
 — *arborescens* 17, 18, 19, 21, 30, 33, 47, 48, 49, 87
 — *bruni* 33, 35, 47, 48, 87, 122
 — *coerulea* 24, 33, 35, 47, 48, 87, 121
 — *pallida* 33, 47, 48, 49, 50, 86, 87, 89, 121
 — *pedunculata* 49, 87, 122
 — *symmetrica* 47, 48, 49, 86, 88
Pompholyxophryidae 13
Proteomyxida 37
Protista 9, 82
Pseudopedinella 30
 — *tricostata* 13, 30
Pseudoraphidocystis 6, 26, 29, 53, 55, 91, 92
 — *flabellata* 55
 — *flabellata* ssp. *flabellata* 55, 56, 92
 — *flabellata* ssp. *novae-zelandiae* 55, 56, 92
 — *glutinosa* 55, 56, 91, 92
 — *umbraculiformis* 55, 56, 92
Pseudoraphidiophrys 6, 26, 29, 54, 57, 58, 91, 93
 — *discoidea* 57, 58, 93
 — *formosa* 57, 93
 — *ovata* 57, 58, 93
 — *veliformis* 57, 58, 93
Pterocystis 6, 26, 27, 28, 29, 30, 54, 58, 59, 91, 94
 — *anapoda* 35, 59, 62, 94, 97
 — *ebelii* 70, 102
 — *foliacea* 59, 61, 94, 96
 — *paliformis* 59, 60, 61, 94, 95
 — *pinnata* 59, 62, 94, 96
 — *plumosa* 59, 62, 94, 96
 — *pteracantha* 29, 30, 58, 59, 60, 94
 — *pulchra* 59, 61, 94, 96
 — *pyriformis* 59, 60, 61, 94, 95
 — *raineri* 65, 98
 — *striata* 59, 60, 94, 95
 — *tropica* 59, 60, 94, 95
Rabdiaster 10
 — *pertzovi* 19, 20
Raineria 63
Raineriophrys 6, 26, 27, 29, 30, 34, 54, 63, 91, 97
 — *echinata* 29, 63, 64, 66, 97, 99
 — *erinaceoides* 34, 35, 63, 64, 97
 — *fortesca* 34, 63, 64, 65, 97, 98
 — *kilianii* 63, 64, 97, 98
 — *latimarginalis* 63, 64, 65, 97, 98
 — *pteromorphos* 63, 64, 97, 98
 — *raineri* 63, 64, 65, 97, 98
 — *scaposa* 29, 63, 64, 66, 97, 99
Raphidiophryidae 5, 6, 15, 26, 28, 29, 41, 46, 81, 83, 86, 120
Raphidiophrys 6, 18, 26, 27, 28, 33, 35, 46, 50, 51, 86, 88, 123
 — *ambigua* 27, 49, 88
 — *brunii* 27, 47, 87
 — *capitata* 27, 50, 51, 88, 89, 123
 — *coerulea* 27, 48, 87
 — *contractilis* 48, 87
 — *elegans* 27, 33, 35, 50, 51, 88, 89, 124
 — *glomerata* 50, 89
 — *intermedia* 27, 33, 35, 50, 51, 52, 89, 124
 — *marginata* 48, 87
 — *marina* 27, 46, 86
 — *minuta* 27, 50, 51, 52, 88, 89
 — *neapolitana* 47, 87
 — *orbicularis* 51, 89
 — *orbicularis* ssp. *ovalis* 52, 89
 — *ovalis* 27, 50, 51, 52, 88, 89
 — *pallida* 27, 49, 87
 — *pedunculata* 27, 49, 87
 — *symmetrica* 27, 49, 88
 — *viridis* 27, 35, 50, 51, 88, 89, 123
Raphidiophrysopsis 47, 86
 — *sessilis* 48, 87
Raphidocystis 6, 26, 27, 28, 29, 33, 46, 52, 54, 90, 125
 — *glabra* 52, 53, 54, 90
 — *glutinosa* 56, 92
 — *infestans* 47, 87
 — *lemanii* 33, 52, 54, 90, 125
 — *tubifera* 28, 33, 35, 49, 52, 53, 54, 88, 90, 125
Rotosphaerida 10, 11, 13, 14, 81
Servetia borealis 18
Sphaerastrum 5, 18, 25, 28, 33, 41, 43, 83, 84, 119
 — *conglobatum* 43, 84
 — *fockii* 33, 43, 84, 119
Spongomonadida 38
Sticholonche 11
 — *zanclea* 11
Taxopodida 11
Tetradimorpha 10, 13
Trichoda chaetophora 78, 108
Wagnerella borealis 19, 20

ПРИЛОЖЕНИЕ

АТЛАС ФОТОГРАФИЙ РЯДА ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ЦЕНТРОХЕЛИДНЫХ СОЛНЕЧНИКОВ (высушенные препараты, СЭМ)

Наружные оболочки представителей семейства *Heterophryidae* Poche, 1913

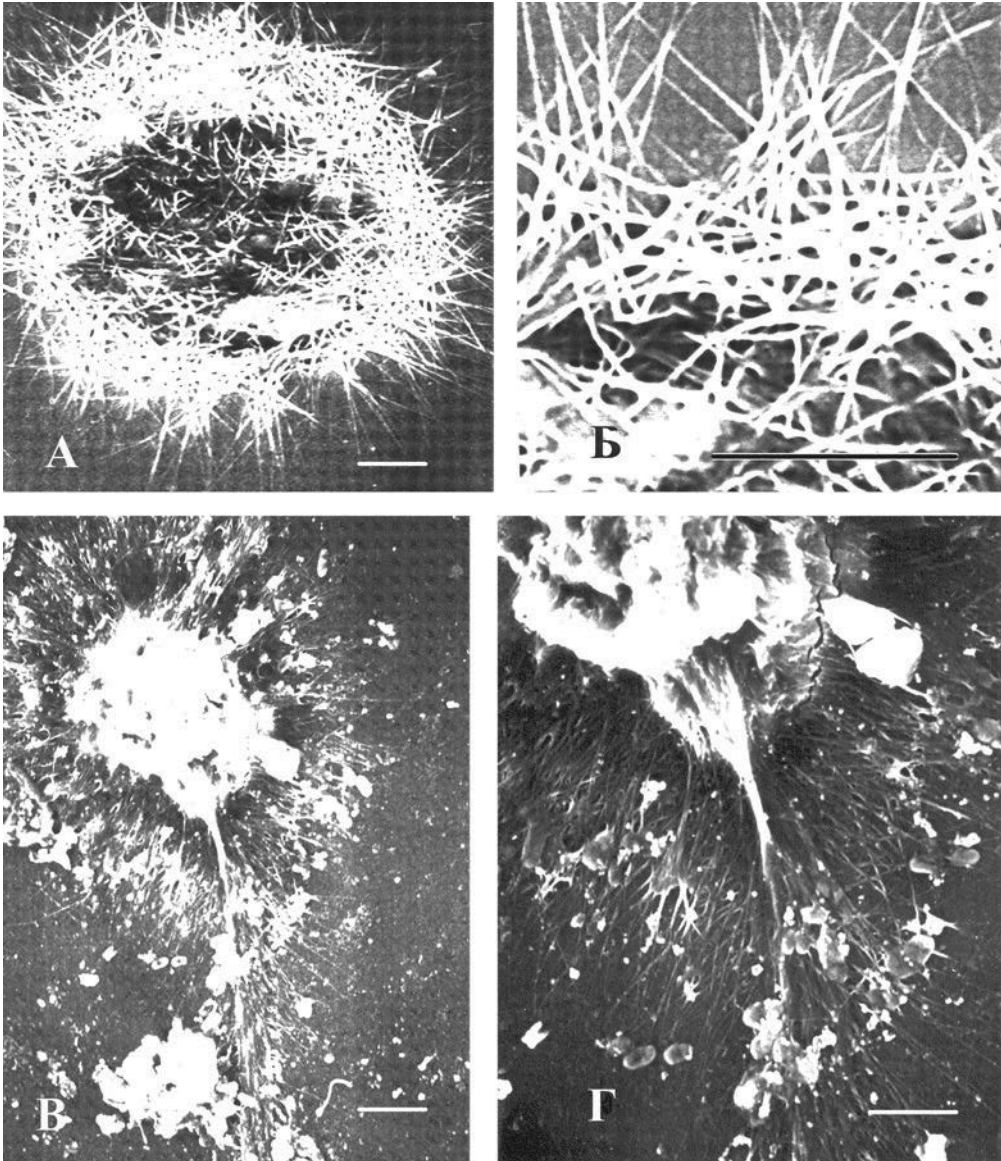


Фото 1. А, Б – род *Sphaerastrum* Greeff, 1873. *Sphaerastrum fockii* (Archer, 1869) West, 1901. А – наружная оболочка из тангентальных спикул, Б – ее фрагмент. В, Г – род *Heterophrys* Archer, 1869. *Heterophrys minutus* (Walton, 1905) Mikrijukov, 2000. В – наружная оболочка, Г – фрагмент оболочки и базальной части стебелька. Масштаб (мкм): А, В – 10; Б, Г – 1.

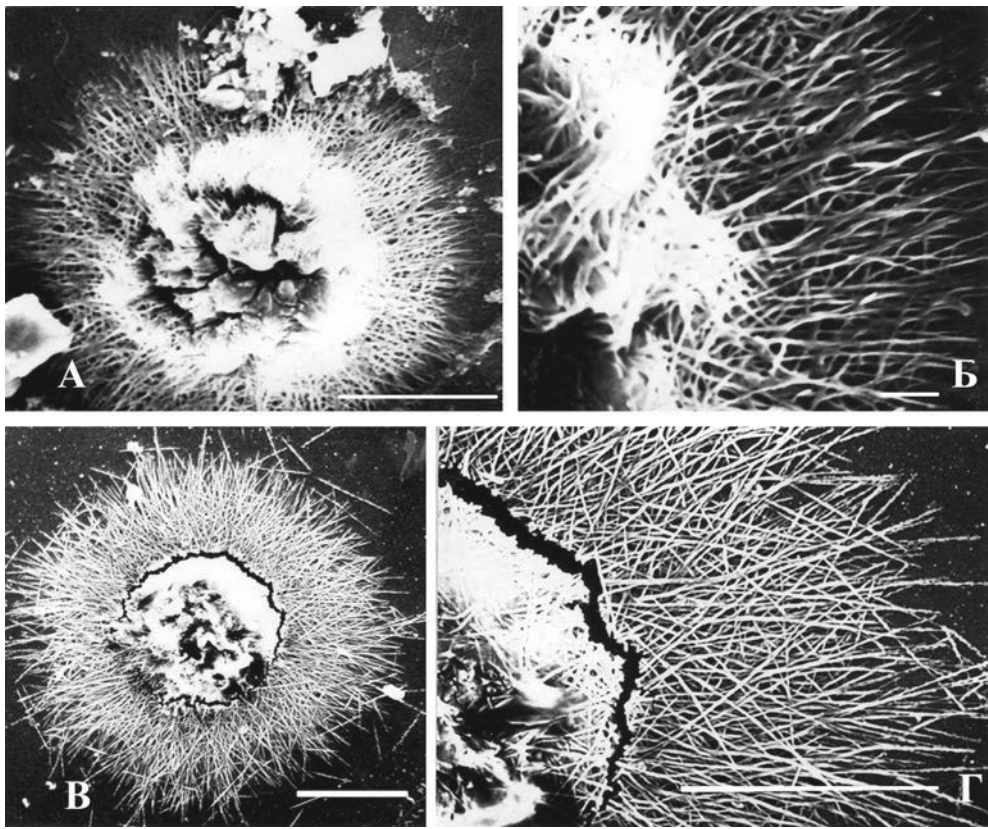


Фото 2. Род *Heterophrys* Archer, 1869. А, Б – *Heterophrys myriopoda* Archer, 1869.

А – наружная оболочка из коротких радиальных спикул. Б – ее фрагмент. В, Г – *Heterophrys marina* Hertwig et Lesser, 1874. В – наружная оболочка экземпляра из Белого моря ($S=24\%$), Г – ее фрагмент. Масштаб (мкм): А, В – 10; Б, Г – 1.

Перипласты представителей семейства Raphidiophryidae Mikrjukov, 1996

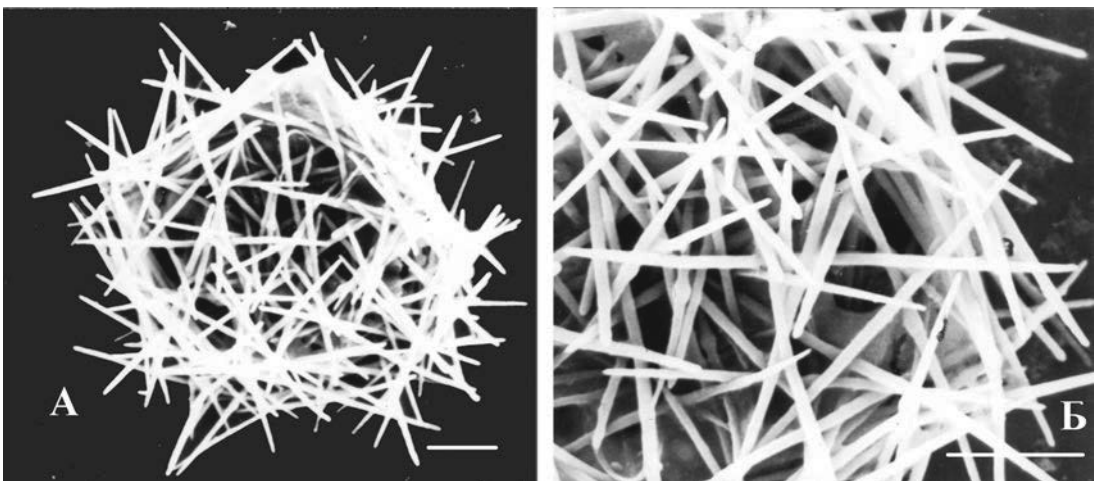


Фото 3. Род *Parasphaerastrum* Mikrjukov, 1996. *Parasphaerastrum marina* (Ockleford, 1904) Mikrjukov, 1996. А – целый перипласт из морского аквариума ($S=35\%$), Б – фрагмент. Масштаб (мкм): А – 10; Б – 1.

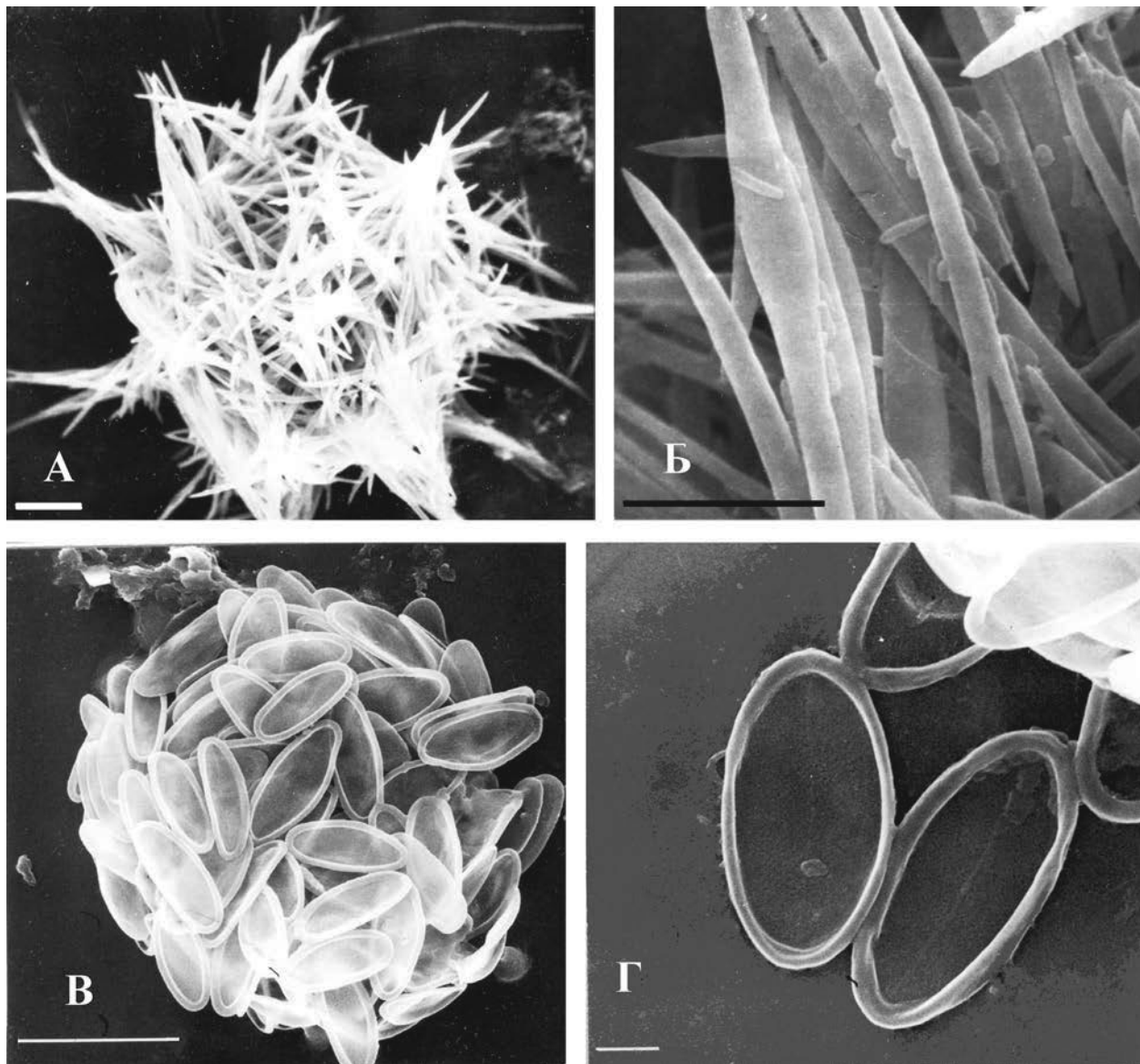


Фото 4. А, Б – *Polyplacocystis pallida* (Schulze, 1874) Mikrjukov, 1996. А – целый перипласт, Б – фрагмент. В, Г – *Polyplacocystis coerulea* (Penard, 1904) Mikrjukov et Croome, 1998. В – целый перипласт, Г – отдельные чешуйки. Масштаб (мкм): А, В – 10; Б, Г – 1.

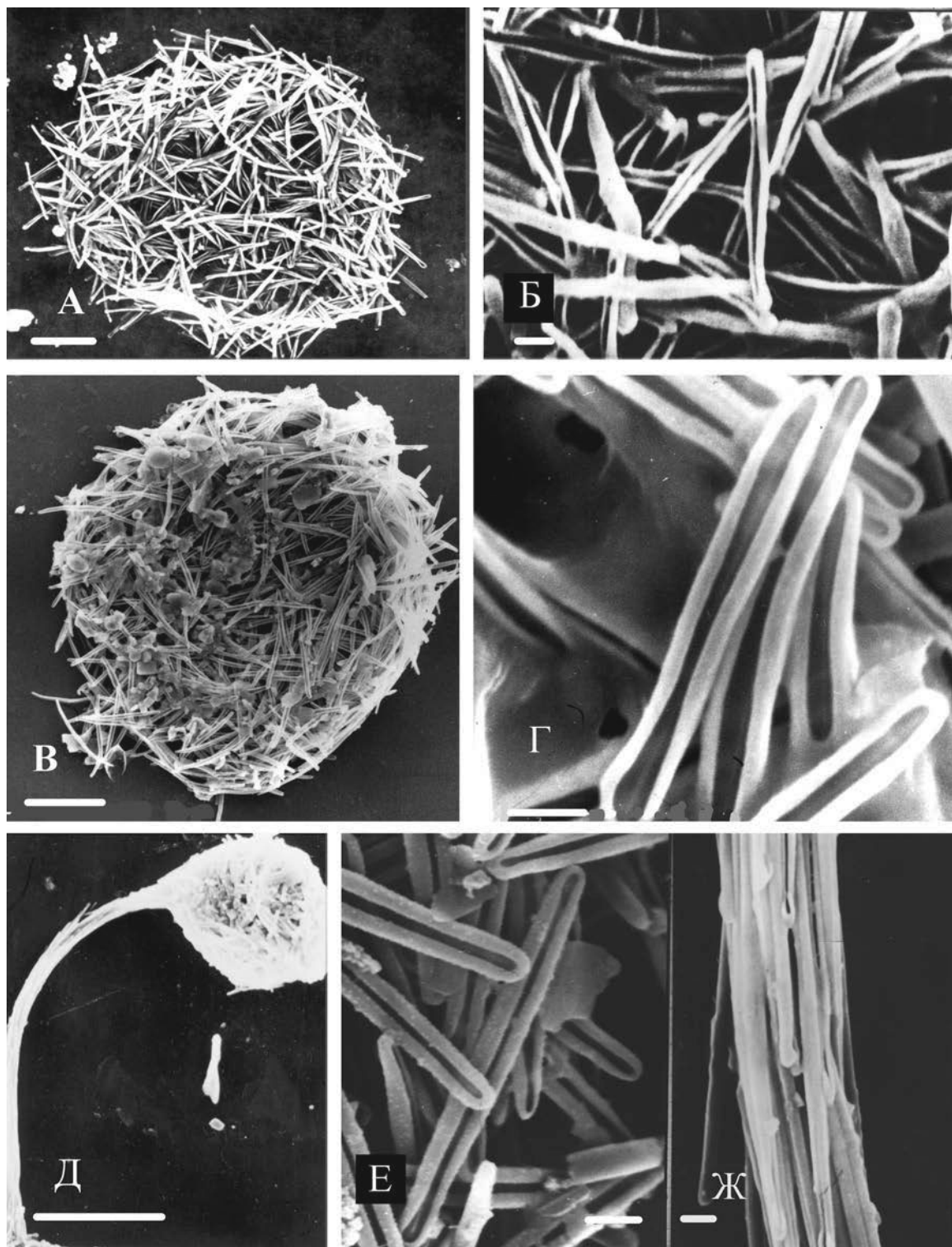


Фото 5. А–Г – *Polyplacocystis bruni* (Penard, 1903) Mikrjukov, 1999, пресноводный (А, Б) и морской (В, Г). А, В – целые перипласты. Б, Г – отдельные чешуйки. Д–Ж – *Polyplacocystis pedunculata* (Mikrjukov, 1994, 1996). Д – целый перипласт, Е – чешуйки клеточного тела, Ж – чешуйки стебелька. Масштаб (мкм): А, В, Д – 10; Б, Г, Е, Ж – 1.

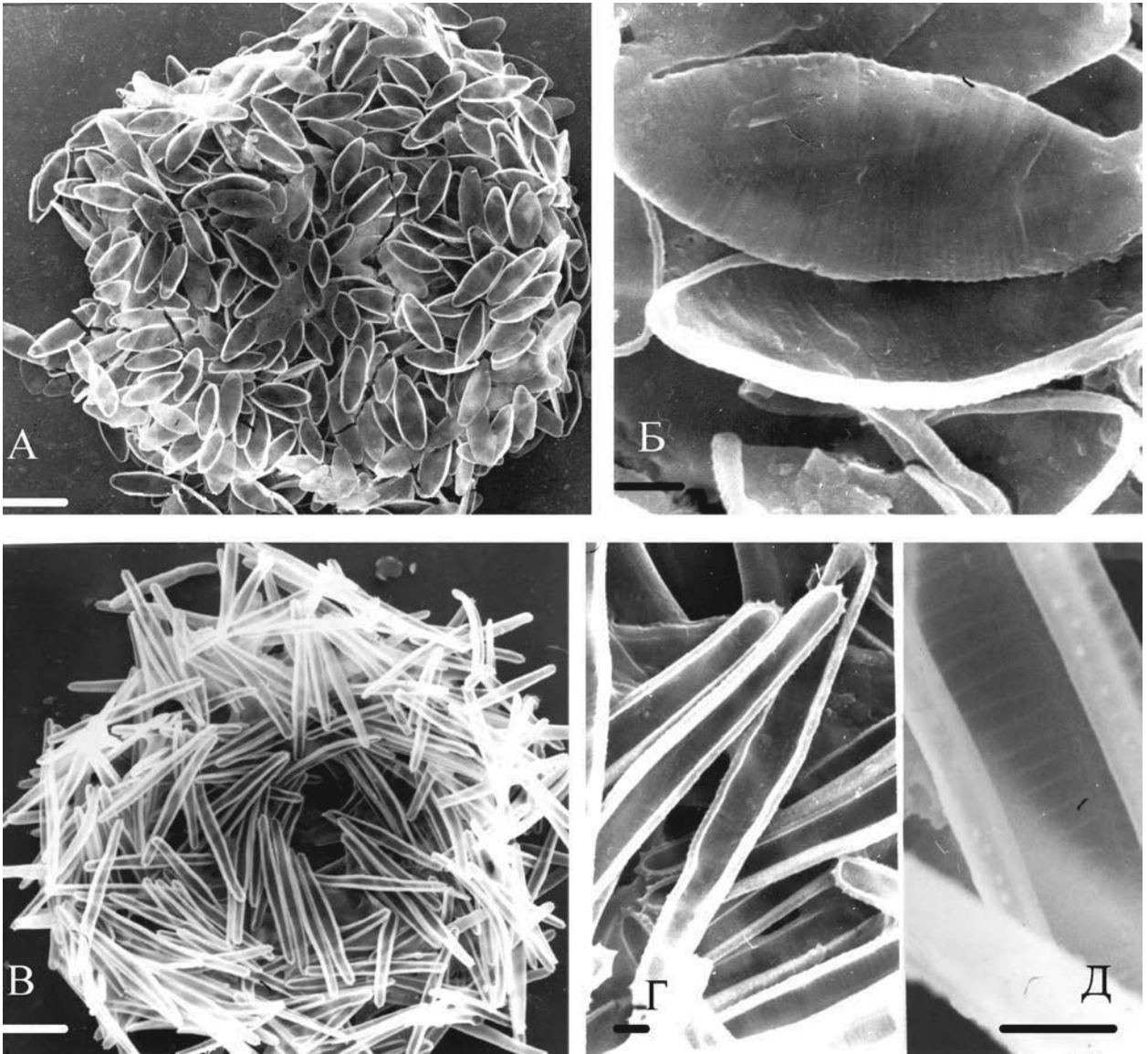


Фото 6. А, Б – *Raphidiophrys capitata* Siemensma et Roijackers, 1988. А – целый перипласт, Б – отдельные чешуйки. В–Д – *Raphidiophrys viridis* Archer, 1867 (типовой вид рода). В – целый перипласт, Г – отдельные чешуйки, Д – фрагмент чешуйки, иллюстрирующий поперечную ребристость. Масштаб (мкм): А, В – 10; Б, Г, Д – 1.

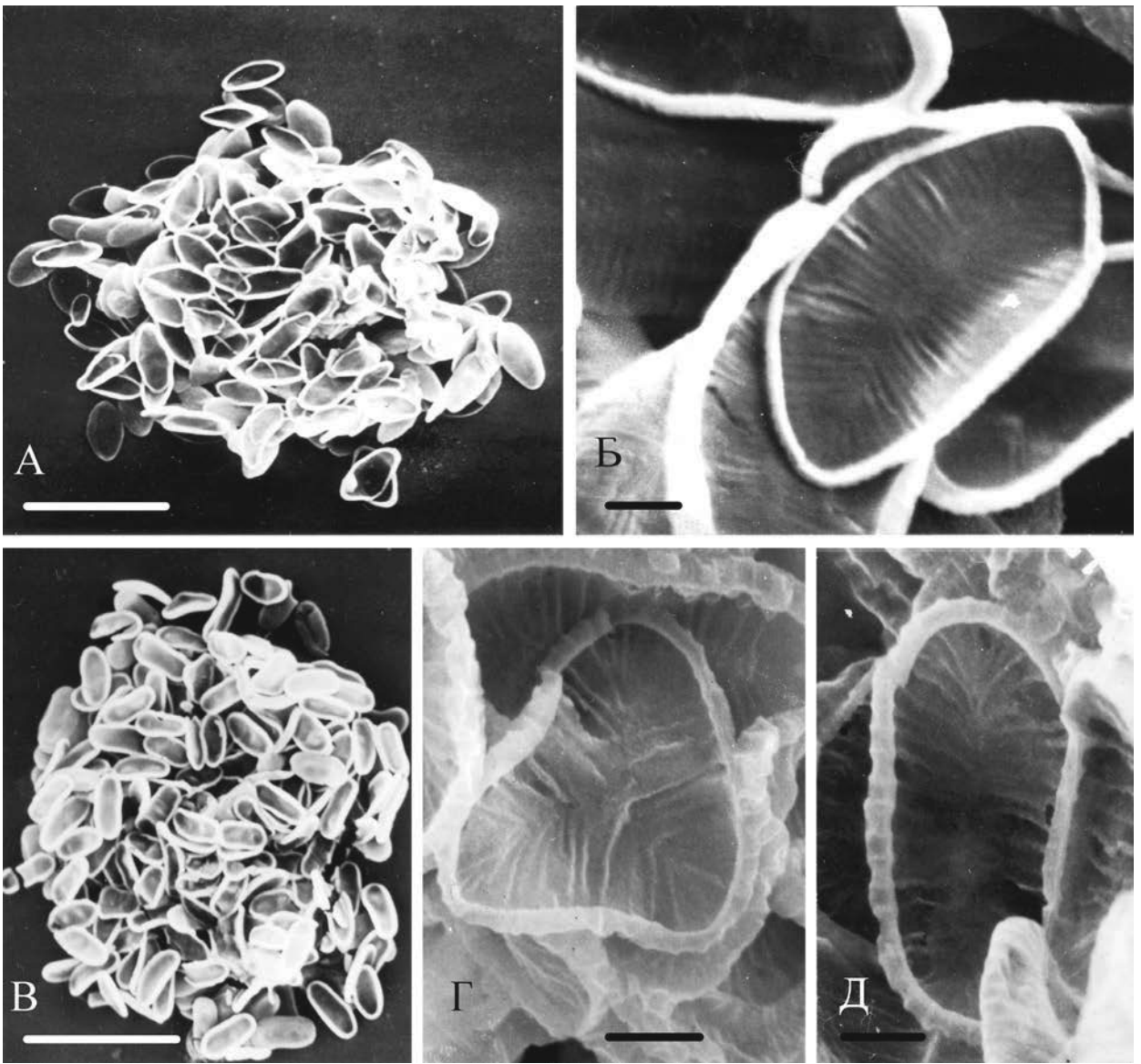


Фото 7. А, Б — *Raphidiophrys elegans* Hertwig et Lesser, 1874. А — целый перипласт, Б — отдельные чешуйки. В–Д — *Raphidiophrys intermedia* Penard, 1904. В — целый перипласт, нормальная (Г) и aberrантная (Д) чешуйки. Масштаб (мкм): А, В — 10; Б, Г, Д — 1.

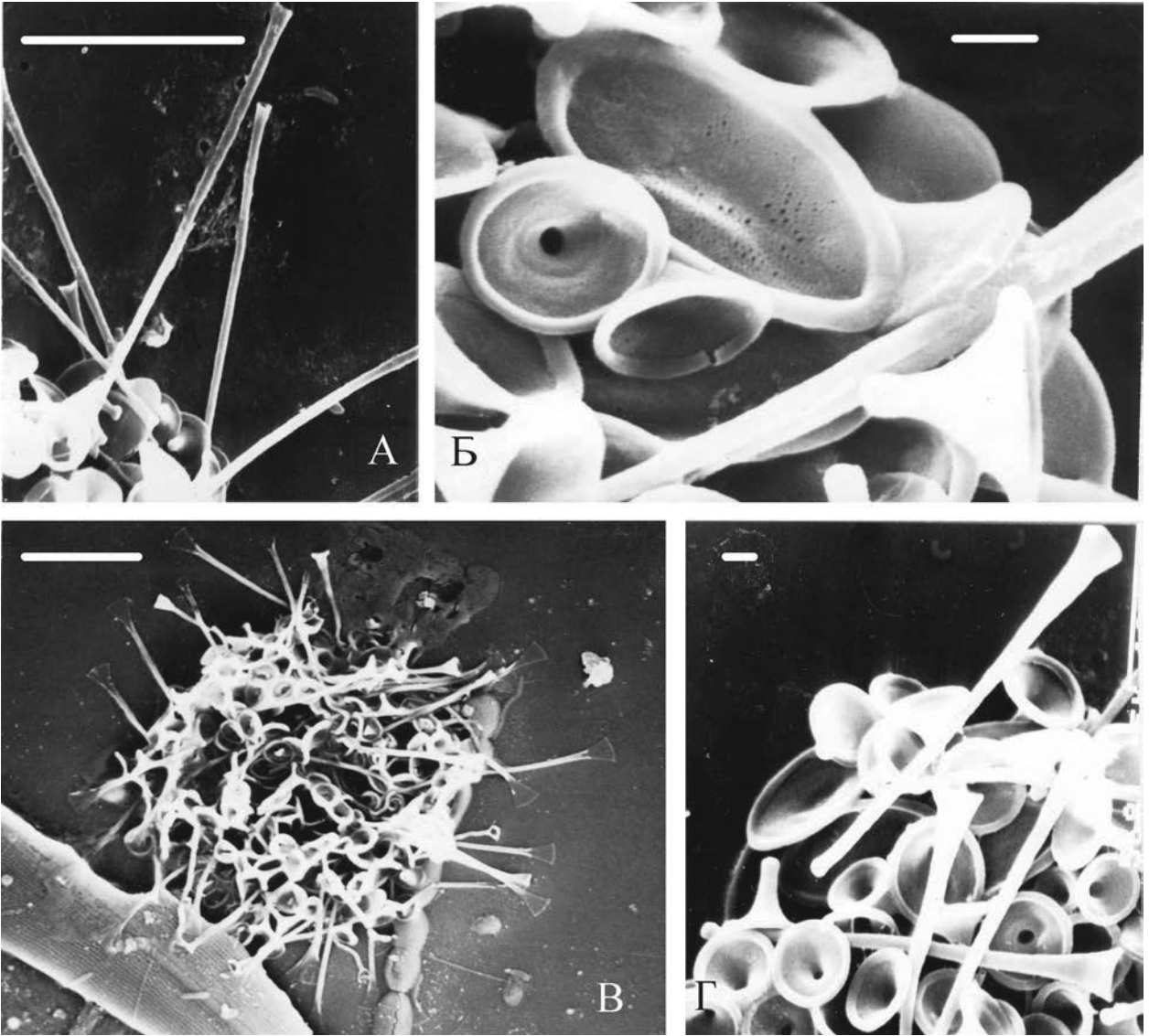


Фото 8. А, Б – *Raphidocystis lemani* (Penard, 1901) Penard, 1904 (типовой вид рода). А – длинные (трубковидные) спикулы, Б – воронковидные и пластинчатые чешуйки. В, Г – *Raphidocystis tubifera* Penard, 1904. В – целый перипласт, Г – фрагмент. Масштаб (мкм): В – 10; остальные – 1.

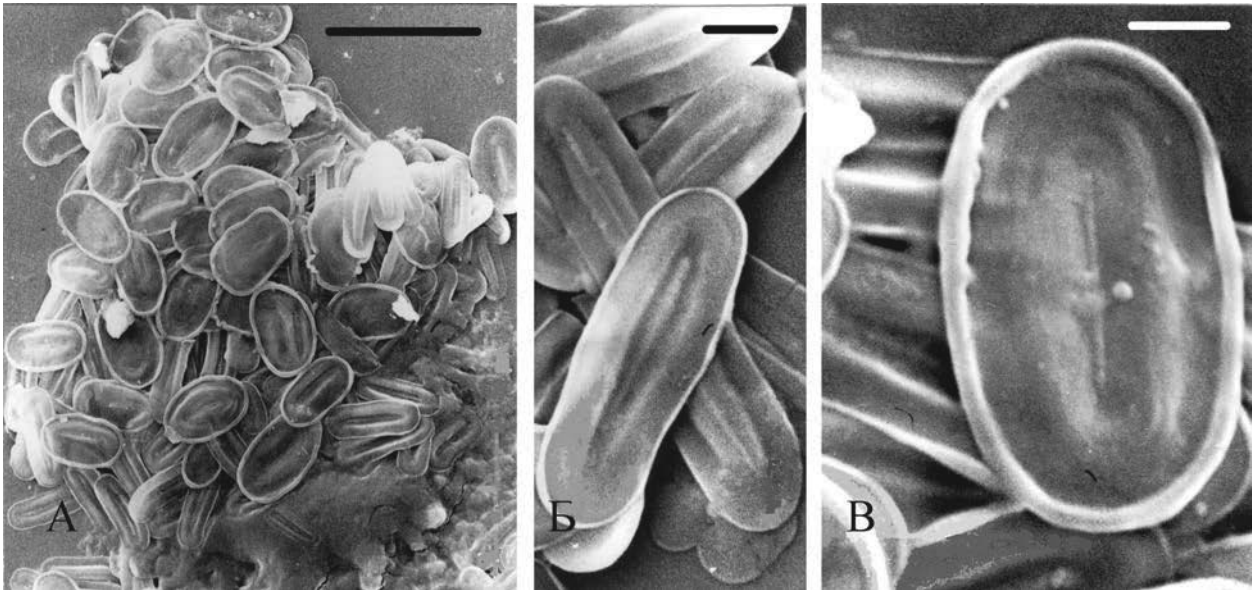


Фото 9. Род *Heteroraphidiophrys* Mikujukov et Patterson, 2002. *Heteroraphidiophrys australis* Mikujukov et Patterson, 2002: А – целый перипласт, Б, В – два типа чешуек. Масштаб (мкм): А – 10; Б, В – 1.

Род *Choanocystis* Penard, 1904

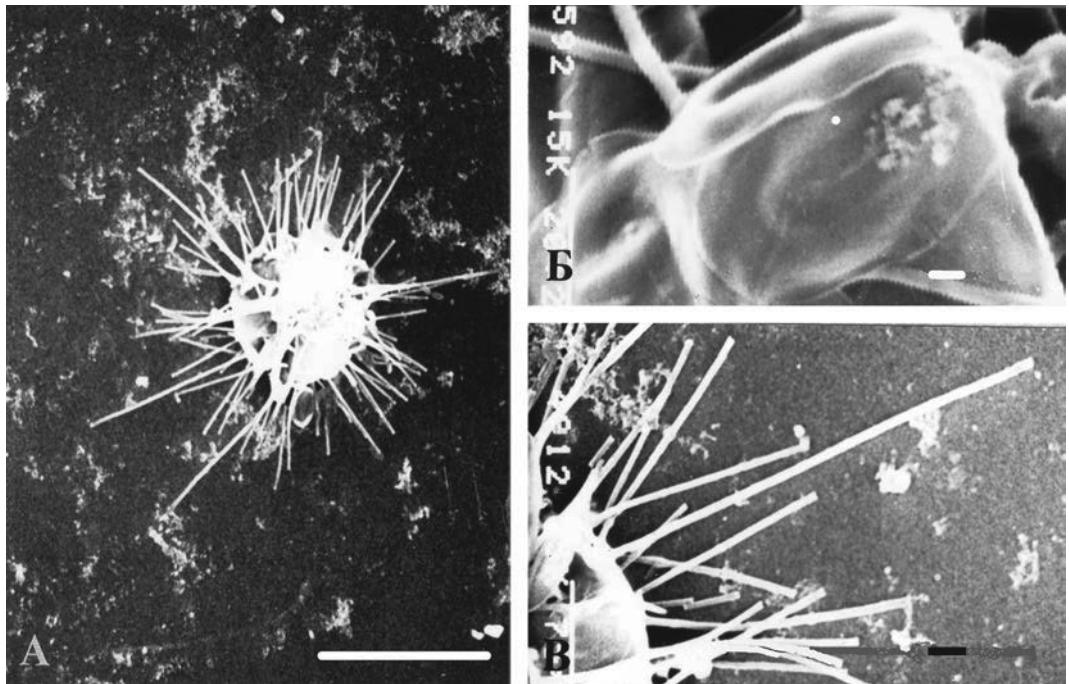


Фото 10. *Choanocystis rotoairense* (Дьггсшмидт, 1987) Mikujukov, 1995. А – целый перипласт, Б – пластинчатая чешуйка, В – спикулы. Масштаб (мкм): А – 10; Б, В – 1.

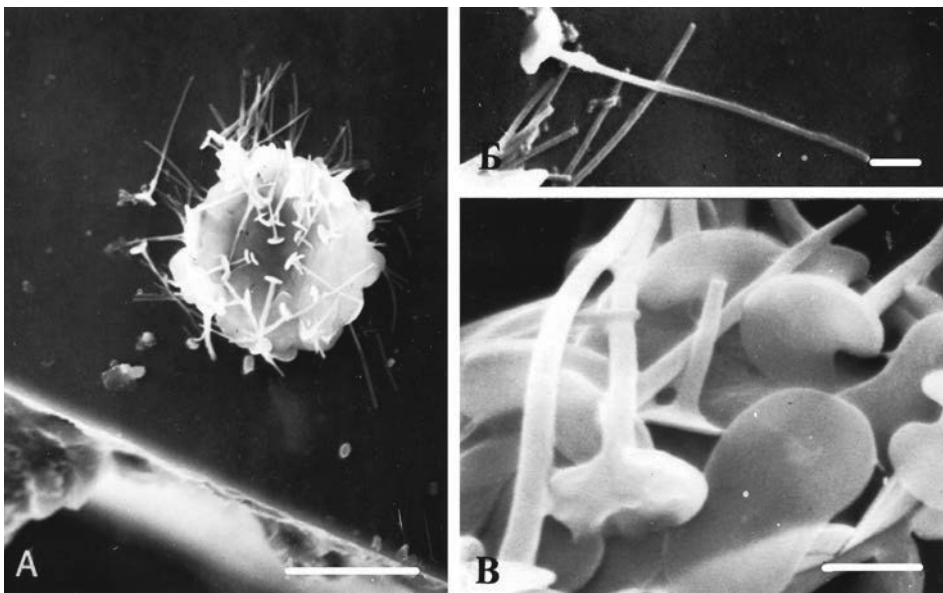


Фото 11. *Choanocystis rossica* Mikrjukov, 1995, comb. n. А – целый перипласт, Б – спикулы, В – основание спикул и чешуйки. Масштаб (мкм): А – 10; Б, В – 1.

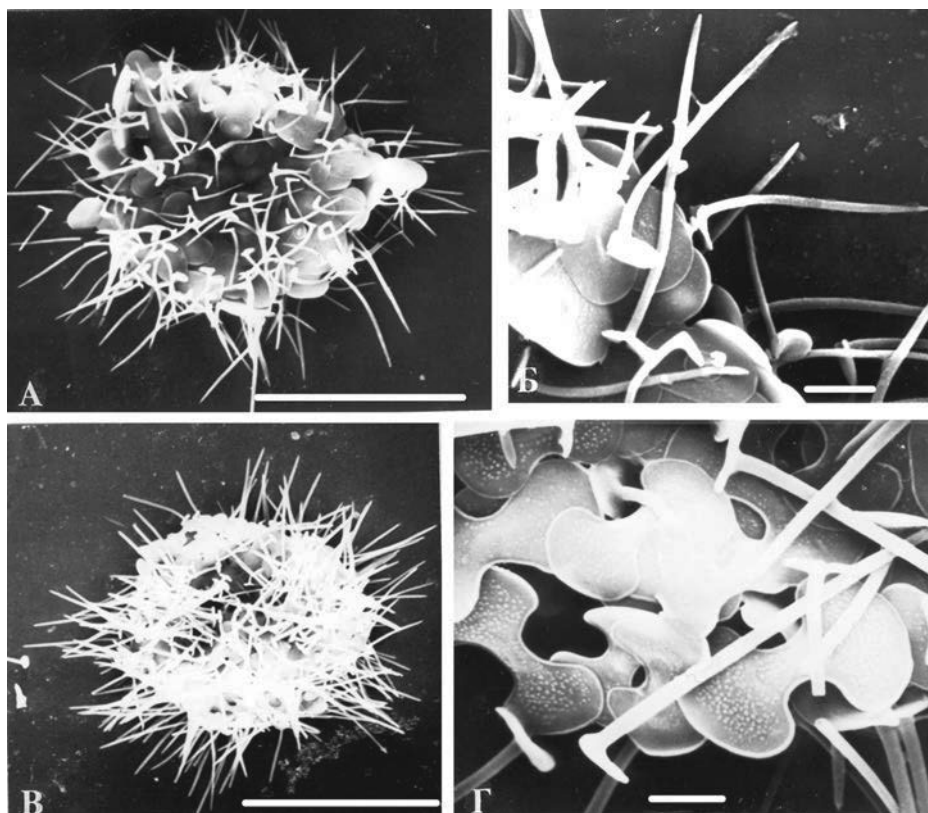


Фото 12. А, Б – *Choanocystis pelagica* (Ostenfeld, 1904) Mikrjukov, 1994. А – целый перипласт, Б – фрагмент. В, Г – *Choanocystis kareliensis* Mikrjukov, 1994. В – целый перипласт, Г – пластинчатые чешуйки. Масштаб (мкм): А, В – 10; Б, Г – 1.

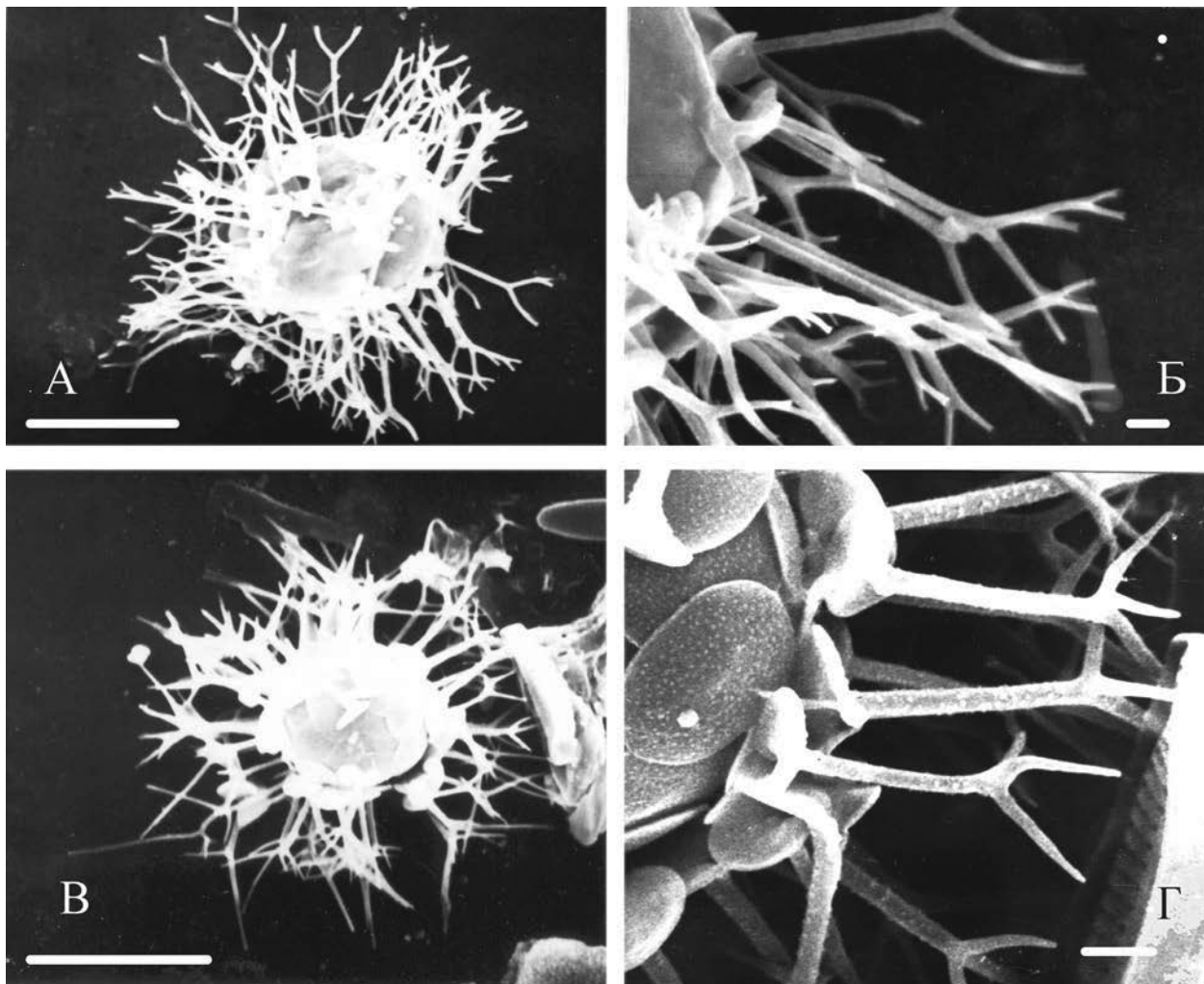


Фото 13. А, Б – *Choanocystis bicornioides* Mikrjukov, 1995. А – целый перипласт, Б – спикулы и пластинчатые чешуйки. В, Г – *Choanocystis malyutini* Mikrjukov et Sharova, 1995. В – целый перипласт, Г – спикулы и пластинчатые чешуйки. Масштаб (мкм): А, В – 10; Б, Г – 1.

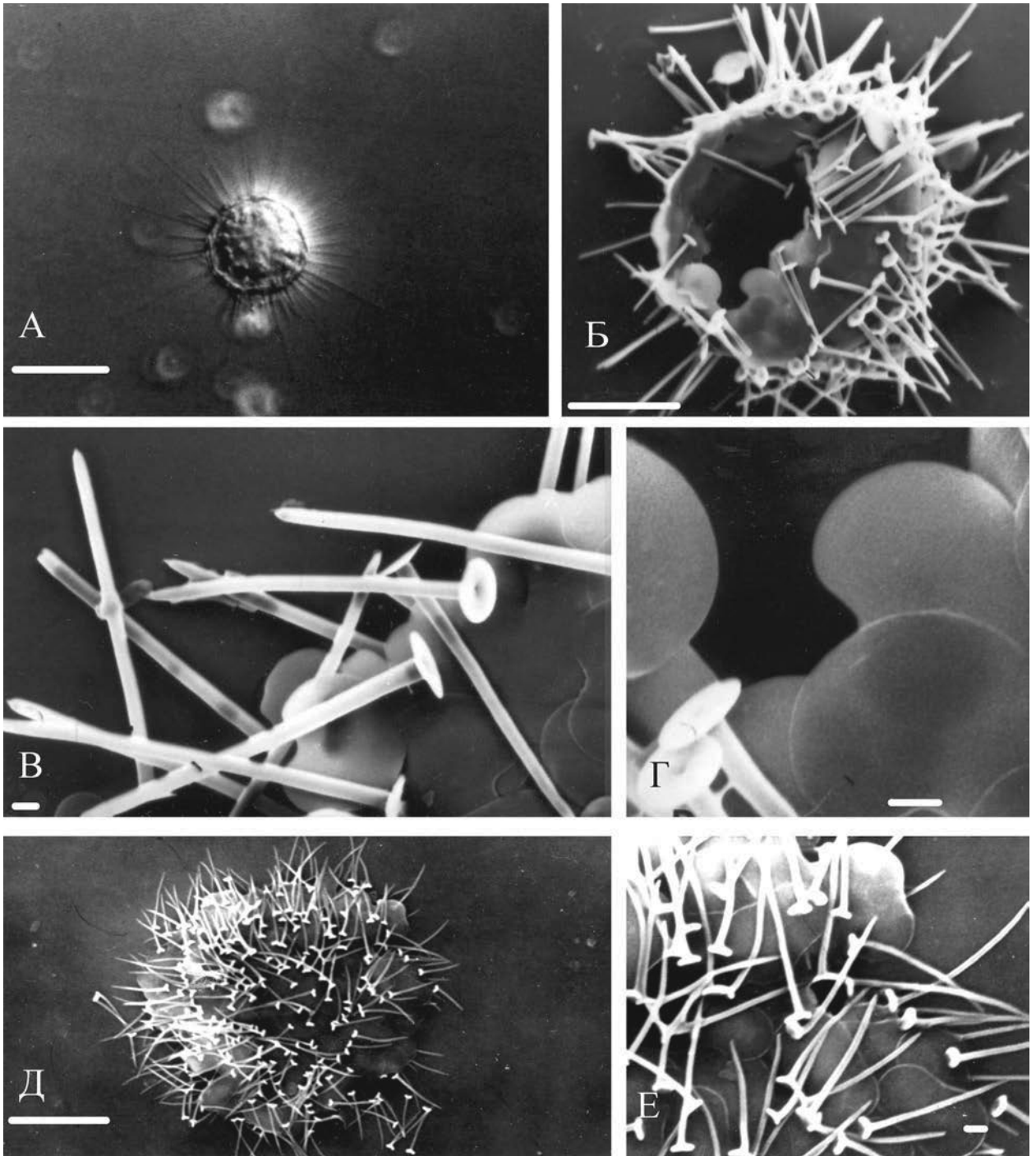


Фото 14. А–Г – *Acanthocystis wiasemskii* Ostroumoff, 1917. А – фотография живого организма (СМ), Б – целый перипласт, В – спикулы, Г – пластинчатые чешуйки. Д, Е – *Acanthocystis clavata* Дьггсшмидт, 1987. Д – целый перипласт, Е – фрагмент. Масштаб (мкм): А – 15, Б – 20, В – 5, Г – 2, Д – 10, Е – 1.

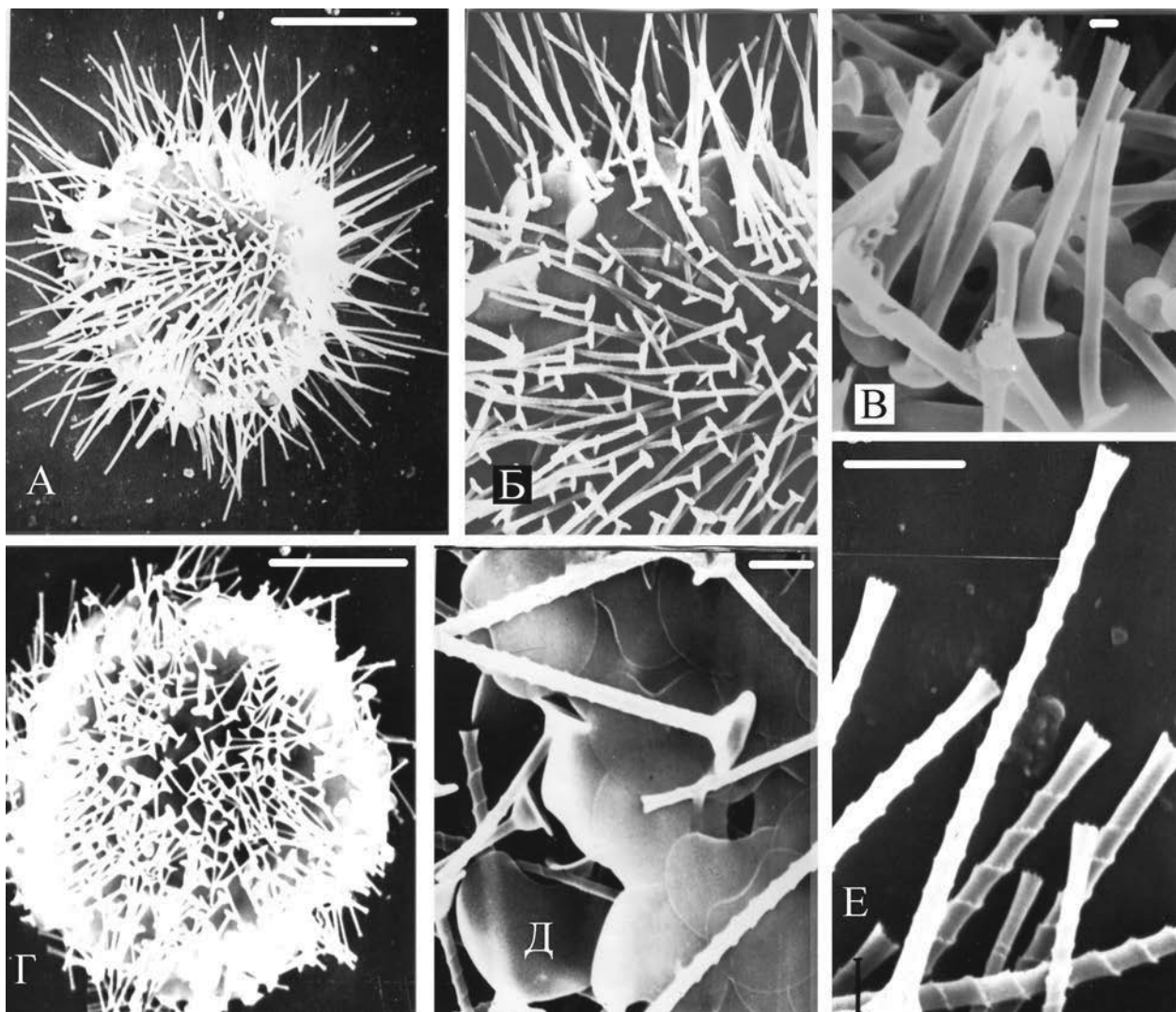


Фото 15. А–В – *Acanthocystis penardi* Wailes, 1925. А – целый перипласт, фрагмент с длинными (Б) и короткими (В) спикулами. Г–Е – *Acanthocystis saphonovi* Микрjukов, 1994. Г – целый перипласт, Д – сердцевидные пластинчатые чешуйки, Е – спикулы. Масштаб (мкм): А, Г – 10; Б, В, Д, Е – 1.

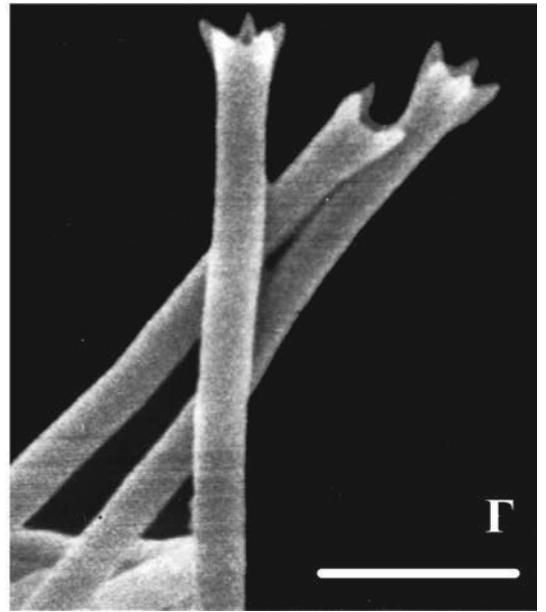
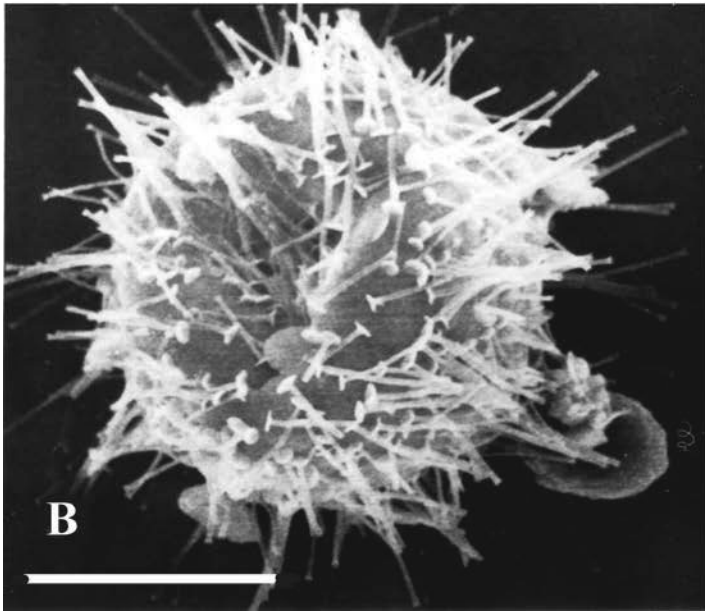
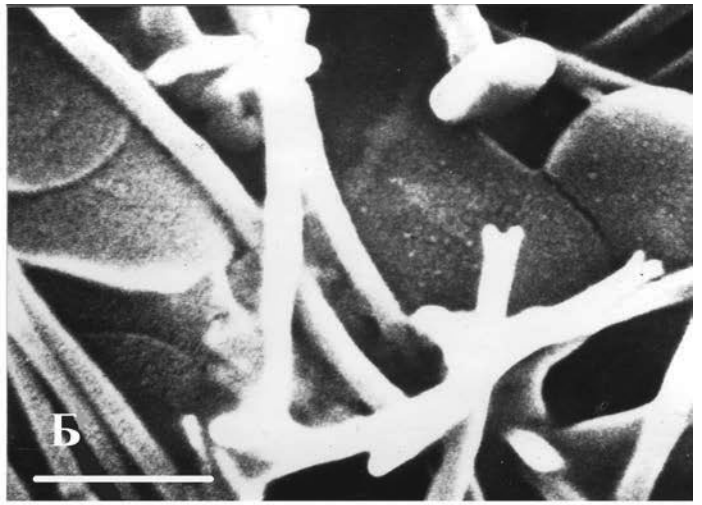
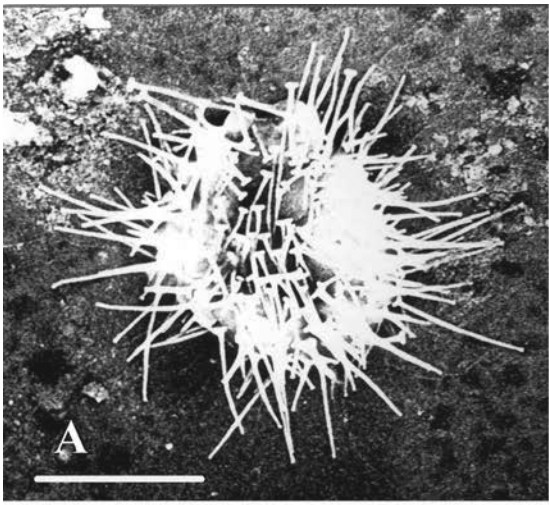


Фото 16. А, Б – *Acanthocystis myriospina* Penard, 1890 sensu Дьрршmidt, 1985. А – целый перипласт, Б – фрагмент. В, Г – *Acanthocystis taurica* Микрjukов, 1997. В – целый перипласт, Г – спикулы. Масштаб (мкм): А, В – 10; Б, Г – 1.

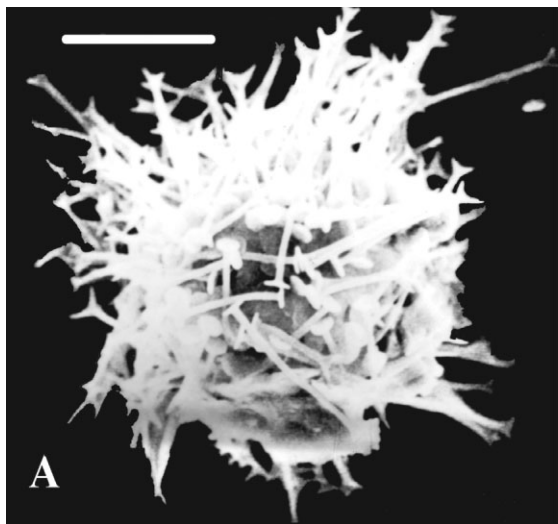


Фото 17. А, Б — *Acanthocystis astrakhanensis* Mikrjukov, 1993. А — целый перипласт, Б — раздвоенные верхушки спикул. Масштаб (мкм): А — 10; Б — 1.



Говорят, что талантливый человек — это тот, кто легко делает то, что другим кажется очень трудным, а гениальный — тот, кто делает то, что другим кажется невозможным. Автор этой книги — Кирилл Андреевич Микрюков — сделал невозможное: в 30 лет он стал основателем нового направления протозоологической науки.

К.А.Микрюков родился в 1969 г. в г. Южно-Сахалинске, вырос в Москве, и еще школьником стал заниматься в школьном зоологическом кружке при кафедре зоологии беспозвоночных Московского государственного университета. После окончания средней школы К.А.Микрюков поступил на биологический факультет МГУ и с первого курса стал заниматься научной работой на кафедре зоологии беспозвоночных. В 1994 г. он блестяще защитил кандидатскую диссертацию, а в 2000 году — докторскую. Все это он делал в те самые девяно-

стые годы XX века, которые считаются кризисными для российской науки. В эти годы К.А.Микрюков опубликовал более 50 работ в самых престижных международных и отечественных журналах и быстро стал известен во всем мире. Не достигшего 30 лет исследователя приглашают на международные конгрессы, он выступает как признанный всеми эксперт по солнечникам в мировых центрах протозоологии.

К.А.Микрюков был прирожденный преподаватель. Его любили студенты, и уже в юные годы он читал лекции не как аспирант, а как профессор.

Внезапная трагическая смерть застигла его 29 апреля 2000 г. Он ушел от нас весной во время поездки на природу на заре своей юной жизни. Его вклад в науку никогда не потеряет своего значения, а все, кто знал его лично, никогда не забудут этого светлого человека.