

СООБЩЕНИЯ

## РАЗНООБРАЗИЕ СТОМАТОЦИСТ ХРИЗОФИТОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ (*CHRYSORHYCEAE*) СТЕПНОЙ ЗОНЫ ЮЖНОГО УРАЛА

© 2022 г. М. Е. Игнатенко<sup>1,\*</sup>, Т. Н. Яценко-Степанова<sup>1,\*\*</sup>

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

\*e-mail: ignatenko\_me@mail.ru

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

Поступила в редакцию 18.08.2021 г.

После доработки 28.10.2021 г.

Принята к публикации 16.11.2021 г.

Представлены сведения о разнообразии стоматоцист золотистых водорослей степной зоны Южного Урала. Выявлены 14 морфотипов стоматоцист, 4 из которых впервые зарегистрированы на территории России. Два морфотипа описаны как новые для науки. Для всех обнаруженных стоматоцист приведены морфологические описания, микрофотографии (СЭМ) и данные о географической локализации. Высокое разнообразие стоматоцист золотистых водорослей свидетельствует о значительном их развитии в водоемах степной зоны Южного Урала, что определяет актуальность и перспективность дальнейших исследований.

**Ключевые слова:** стоматоцисты, морфотип, *Chrysophyceae*, распространение, Южный Урал

**DOI:** 10.31857/S0006813622020053

Способность к формированию эндогенных стоматоцист, представляющих собой покоящуюся стадию жизненного цикла и обеспечивающих выживание в неблагоприятных условиях, – характерная особенность хризофитовых водорослей (*Chrysophyceae*). Исследование стоматоцист *Chrysophyceae* является важным направлением в изучении биоразнообразия данной группы автотрофных протистов, их экологии и ареала (Voloshko, 2016). Кроме того, благодаря своему кремневому составу и способности длительно сохраняться в донных отложениях, стоматоцисты также являются качественными палеоэкологическими индикаторами, на основе которых осуществляется реконструкция трофических, климатических и гидрохимических условий окружающей среды (Pang, Wang, 2013; Bai et al., 2018). На сегодняшний день изучение стоматоцист проводится по всему миру (Facher, Schmidt, 1996; Brown et al., 1997; Pla, 2001; Betts-Piper et al., 2004; Cabała, Piątek, 2004; Soróczki-Pintér et al., 2014; Pang, Wang, 2014, 2016). На территории России подобные исследования охватывают северо-западную часть страны (Ленинградская и Вологодская области) (Voloshko, 2016, Kapustin et al., 2016; Shadrina, 2019; Shadrina, Safronova, 2020), Приполярный, Средний и Южный Урал (Snitko et al., 2016, 2018, 2019; Kapustin et al., 2019), Восточную

Сибирь (Gilbert et al., 1997; Firsova et al., 2017, 2018), юг и юго-восток Западной Сибири (Mitrofanova, 2018; Bazhenova, Igoshkina, 2020; Bazhenova, 2021). В этой работе мы приводим новые данные о морфологическом разнообразии стоматоцист степной зоны Южного Урала.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили пробы воды, обрастаия камней и смывы пери-фитона с поверхности высших водных растений озера Журманколь ( $50^{\circ}58'45.3''N$   $61^{\circ}09'08.1''E$ ), собранные в мае 2020 г. Озерная котловина Журманколь расположена на территории заповедного участка “Ащисайская степь” Государственного природного заповедника “Оренбургский” (восточная часть Оренбургской области, Южный Урал). Участок “Ащисайская степь” без крупных изменений сохранился с неогена (Chibilyov, 2014). Климат Ащисайской степи отличается резкой континентальностью и сухостью. Максимальные температуры в летний период достигают ...+38°C, минимальные в зимний ...-35°C. Озеро Журманколь является самым крупным водоемом (550 м × 700 м) участка “Ащисайская степь”, занимающим котловину суффозионно-тектонического происхождения. Вода озера относится к гидро-

карбонатному классу, кальциево-натриевой группы, пресная, жесткость воды около 2.1 мг ЭКВ/л. Наполнение озера происходит талыми водами, подпитки грунтовыми водами нет. Чистоводье в летнюю межень занимает менее 1/4 площади. Преобладающие глубины 0.7–1.0 м (Chibilyov, 2014). Озеро почти полностью зарастает *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Водоем является местом гнездования водоплавающих птиц, а также используется для водопоя кабанами.

Изучение морфологии стоматоцист проводили с использованием сканирующей электронной микроскопии (СЭМ) на микроскопе Tescan Mira3 в Центре выявления и поддержки одаренных детей “Гагарин” (Оренбург). Для этого аликвоту исследуемого образца, предварительно сконцентрированного седиментационным методом, отмывали от фиксатора (40%-ный раствор формальдегида) дистиллированной водой путем трехкратного центрифугирования (при 3000 об/мин, 5 мин) с помощью центрифуги Microspin 12, носили на обезжиренные покровные стекла и высушивали при комнатной температуре. Далее покровные стекла с высушенными образцами крепили двусторонним углеродным скотчем к столикам СЭМ и напыляли золотом с использованием ионно-плазменной напылительной установки Quorum Q150R S plus.

Стоматоцисты идентифицировали на основе атласов (Duff et al., 1995; Wilkinson et al., 2001; Firsova, Likhoshway, 2006; Bazhenova, 2021) и статей (Zeeb, Smol, 1993; Facher, Schmidt, 1996; Brown et al., 1997; Cabała, Piątek, 2004; Piątek, Piątek, 2008; Wołowski et al., 2011; Pang, Wang, 2013, 2014, 2016). Новые морфотипы описаны в соответствии с правилами международной рабочей группы ISWG (International Statospore Working Group) (Cronberg, Sandgren, 1986).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В результате проведенных исследований в оз. Журманколь (Государственный природный заповедник “Оренбургский”, Оренбургская область) выявлено 14 морфотипов стоматоцист, их описания приведены ниже:

### I. Неорнаментированные стоматоцисты

**Стоматоциста 120, Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend. Zeeb et Smol, 1993. Рис. 1, 1**

Видовая принадлежность: может бытьпродуцирована несколькими видами Chrysophyceae, в том числе *Chrysosphaerella longispina* Lauterborn (Duff et al., 1995).

Описание: стоматоциста гладкая, сферическая, диам. 7.1 мкм. Пора вдавленная, внутренний диам. поры 0.4 мкм, внешний 1.2 мкм.

Данный морфотип имеет сходство со стоматоцистой 29 Duff et Smol, 1989 emend. Zeeb et Smol, 1993 и стоматоцистой 42 Duff et Smol, 1989, отличаясь от последних размерами: ≤5.9 мкм и ≥9.0 мкм, соответственно (Duff et al., 1995).

Распространение: широко распространенный морфотип, обнаружен в образцах мха о. Южная Георгия (Van de Vijver, Beyens, 1997), в водоемах Канады, США, Гренландии (Duff et al., 1995), западного побережья архипелага Шпицберген (Betts-Piper et al., 2004), испанской части Пиренеев (Pla, 2001), Польши (Cabała, Piątek, 2004), Китая (Bai et al., 2018). На территории России стоматоциста 120 отмечена на северо-востоке Сибири в торфяниках бассейна р. Лены (Gilbert et al., 1997), р. Омь и водоеме природного парка “Птичья гавань”, Омская область (Bazhenova, 2021; Bazhenova, Kapustin, 2021).

**Стоматоциста 181, Brown et Smol, 1994 emend. Taylor et Smol, 1997. Рис. 1, 2**

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 6.1 мкм, с гладкой поверхностью. Воротничок выс. 0.7 мкм, конический, широкий (базальный диам. 2.8 мкм), с неровным внешним краем и закругленным апексом. Пора (диам. 0.5 мкм) окружена плоским аннулусом.

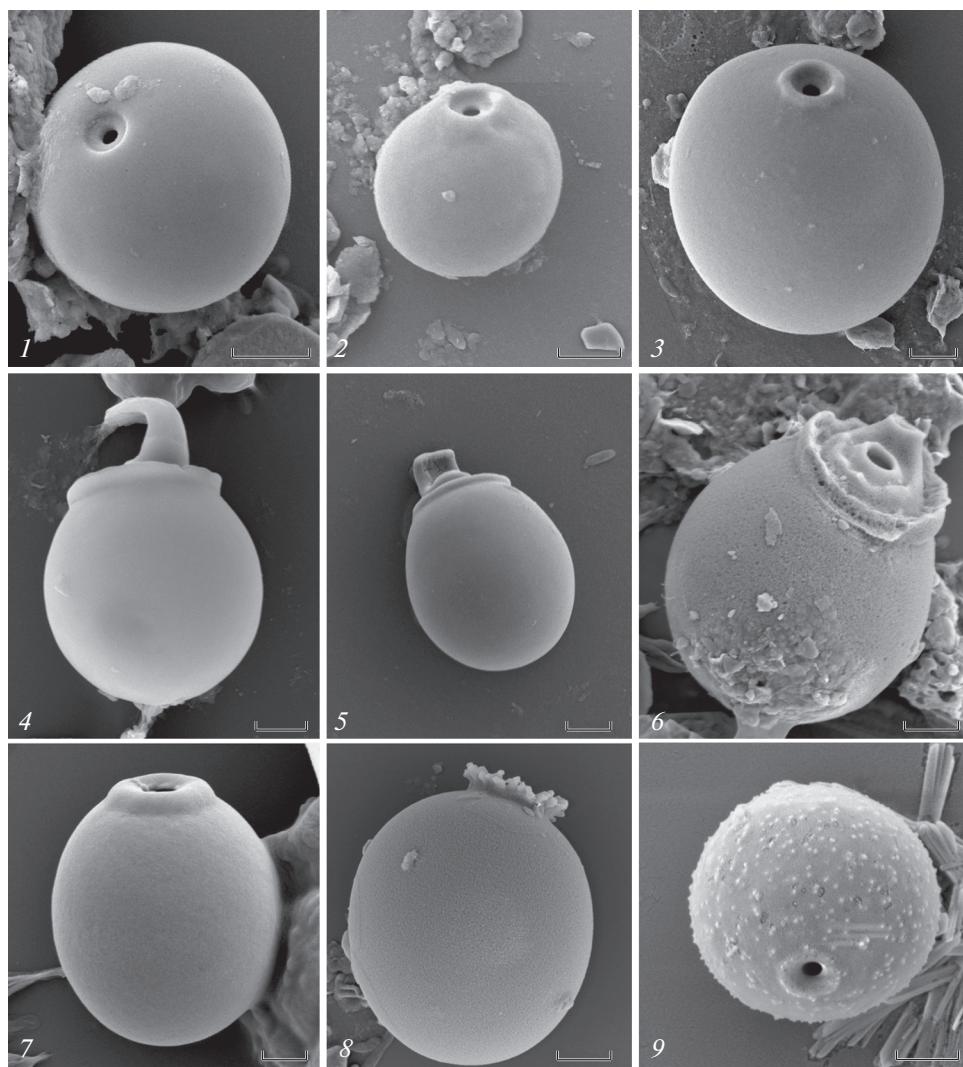
Распространение: стоматоциста 181 имеет широкое распространение, она отмечена в Канаде, США, Гренландии, Аляске (Zeeb et al., 1996; Wilkinson et al., 2001), архипелаге Шпицберген (Betts-Piper et al., 2004), Польше (Piątek, 2007), Китае (Pang, Wang, 2016; Bai et al., 2018). На территории России выявлена на северо-востоке Сибири в торфяниках бассейна р. Лены (Gilbert et al., 1997), в устье р. Кичера, Бурятия (Firsova et al., 2018), грунте на северо-западе Финского залива Балтийского моря, г. Сестрорецк, парк “Дубки” (Shadrina, 2019), в водоеме природного парка “Птичья гавань”, Омская область (Bazhenova, 2021).

**Стоматоциста 127, Duff et Smol in Duff et al., 1992. Рис. 1, 3**

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 12.0 мкм, поверхность гладкая. Воротничок цилиндрический, диам. 2.8 мкм, выс. 0.56 мкм, с утолщенным, округлым, неровным апексом. Пора (диам. 0.5–0.7 мкм) окружена плоским аннулусом диам. 0.4–0.7 мкм. Соотношение диам. воротничка к диам. цисты составляет 0.23.

Примечание: данный морфотип имеет сходство со стоматоцистой 52, Duff et Smol, 1991 emend. Duff et al., 1995, стоматоцистой 234 Duff et al., 1995 и стоматоцистой 197, Duff et Smol, 1994, отличаясь от них размерами: <5.0 мкм, 5.0–9.9 мкм и >15.0 мкм, соответственно. Выявлен-



**Рис. 1.** Стоматоцисты (СЭМ). 1 – стоматоциста 120, Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend. Zeeb et Smol, 1993; 2 – стоматоциста 181, Brown et Smol, 1994 emend. Taylor et Smol, 1997; 3 – стоматоциста 127, Duff et Smol in Duff et al., 1992; 4–6 – стоматоциста 135, Duff et Smol in Duff et al., 1992; 7 – стоматоциста 47, Pang et Wang, 2014; 8 – стоматоциста 17, Pang et Wang, 2013; 9 – стоматоциста 42, Facher et Schmidt, 1996. Масштабная линейка: 2 мкм.

**Fig. 1.** Stomatocysts (SEM). 1 – stomatocyst 120, Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend. Zeeb et Smol, 1993; 2 – stomatocyst 181, Brown et Smol, 1994 emend. Taylor et Smol, 1997; 3 – stomatocyst 127, Duff et Smol in Duff et al., 1992; 4–6 – stomatocyst 135, Duff et Smol in Duff et al., 1992; 7 – stomatocyst 47, Pang et Wang, 2014; 8 – stomatocyst 17, Pang et Wang, 2013; 9 – stomatocyst 42, Facher et Schmidt, 1996. Scale bar: 2  $\mu\text{m}$ .

ный нами морфотип по форме апекса отличается от первоописания (Duff et al., 1995), но аналогичен стоматоцисте 127, Duff et Smol in Duff et al., 1992, приведенной в работе J. Piątek (Piątek, 2017).

Распространение: стоматоциста 127 отмечена в Канаде и США (Duff et al., 1995), Центральной Европе (Facher, Schmidt, 1996), испанской части Пиренеев (Pla, 2001), Китае (Pang, Wang, 2014), Африке (Piątek, 2017), на архипелаге Шпицберген (Betts-Piper et al., 2004). На территории России зарегистрирована в торфяниках бассейна р. Лены (Gilbert et al., 1997), Богучанском водохранилище (Firsova et al., 2019), р. Омь, водоеме природного

парка “Птичья гавань” Омской области (Bazhenova, 2021).

#### Стоматоциста 135, Duff et Smol in Duff et al., 1992. Рис. 1, 4–6

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста от овальной, слегка яйцевидной до почти сферической формы, размером 7.7–9.9  $\mu\text{m} \times$  8.7–10.1  $\mu\text{m}$ , поверхность гладкая или микротекстурированная. Отличается сложным строением воротничка. Пору окружает первичный конический воротничок (диам. 1.45  $\mu\text{m}$ , выс. 0.78  $\mu\text{m}$ ). Вторичный воротничок (выс. 0.8–1.1  $\mu\text{m}$ ) имеет выступ, загнутый внутрь и нависа-

ющий над порой. Третичный воротничок широкий (диам. 5.7–6.1 мкм, выс. 0.93–0.96 мкм), с ровным или волнистым краем, отделен от вторичного воротничка плоским интераннулусом.

Распространение: один из самых распространенных морфотипов, обнаруженный практически повсеместно: США, Канада, Аргентина, Дания, Испания, Италия, Румыния, Польша, Украина, Китай, архипелаг Кергелен (Zeeb, Smol, 1993; Duff et al., 1995; Brown et al., 1997; Piątek, Piątek, 2008; Wołowski et al., 2011; Kapustin, 2013; Pang, Wang, 2014; Soróczki-Pintér et al., 2014; Bai et al., 2018). В России зарегистрирован на северо-востоке Сибири в торфяниках бассейна р. Лены (Gilbert et al., 1997), в устье Ангаро-Кичерской дельты оз. Байкал (Firsova et al., 2018) и водоемах Омского Прииртышья (Bazhenova, 2021).

#### **Стоматоциста 47, Pang et Wang, 2014. Рис. 1, 7**

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста овальная 10.5 мкм × 11.6 мкм, поверхность гладкая. Воротничок цилиндрический, широкий (диам. 4.2 мкм, выс. 1.1 мкм).

Примечание: от первоописания (Pang, Wang, 2014) отличается незначительно меньшими размерами.

Распространение: стоматоциста 47 найдена в Китае (Jinjianggou, осоковое болото) при температуре 17°C, pH = 6.3 (Pang, Wang, 2014). В России отмечена впервые.

#### **Стоматоциста 17, Pang et Wang, 2013. Рис. 1, 8**

Видовая принадлежность: *Mallomonas eoa* E. Takahashi

Описание: стоматоциста овальная 9.4 мкм × 11.3 мкм, поверхность шероховатая. Воротничок обратноконический, базальный диам. 3.4 мкм, выс. 0.7 мкм. Край воротничка состоит из ряда выростов неправильной формы, похожих на щупальца.

Распространение: данный морфотип отмечен в озере Труммен, Южно-шведское нагорье (Lake Trummen, South Swedish Highlands) (Cronberg, 1973), а также в Китае (Pang, Wang, 2013, 2014). В России указывается впервые.

## **II. Орнаментированные стоматоцисты**

#### **Стоматоциста 42, Facher et Schmidt, 1996. Рис. 1, 9**

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 7.7 мкм, поверхность орнаментирована многочисленными хаотично расположенными бородавчатыми выростами, расстояние между ними варьирует от 0.2 мкм до 0.6 мкм. Пора вдавленная, диам. 0.7 мкм, окружена низким воротничком (диам. 1.9 мкм), по краю которого также имеются бородавчатые выросты.

Примечание: данный морфотип имеет сходство со стоматоцистами 330 Wilkinson et Smol, 1998 и 19 Pang et Wang, 2014, отличаясь от первой отсутствием интераннулуса, окружающего пору, а от второй – меньшими размерами.

Распространение: стоматоциста 42 отмечена в озерах Центральной Европы (Facher, Schmidt, 1996), Китае (Pang, Wang, 2014), на территории России зарегистрирована впервые.

#### **Стоматоциста 178, Duff et Smol, 1993. Рис. 2, 1**

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 5.6 мкм; воротничок низкий (выс. 0.3 мкм), цилиндрический (апикальный диам. 1.6 мкм), поверхность цисты орнаментирована регулярными гексагональными лакунами диам. 0.2–0.3 мкм.

Распространение: широко распространенный морфотип, обнаружен в США, Канаде, Швеции (Duff et al., 1995), испанской части Пиренеев (Pla, 2001), Польше (Cabała, Piątek, 2004), Китае (Pang, Wang, 2014), образцах мха о. Южная Георгия (Van de Vijver, Beyens, 1997). В России отмечен в Ладожском озере (Voloshko, 2016), Дагарском устье Ангаро-Кичерской дельты, оз. Байкал (Firsova et al., 2018), на северо-западе Финского залива Балтийского моря, г. Сестрорецк (Shadrina, 2019).

#### **Стоматоциста 464, Firsova et Bessudova, 2018. Рис. 2, 2**

Видовая принадлежность: неизвестна.

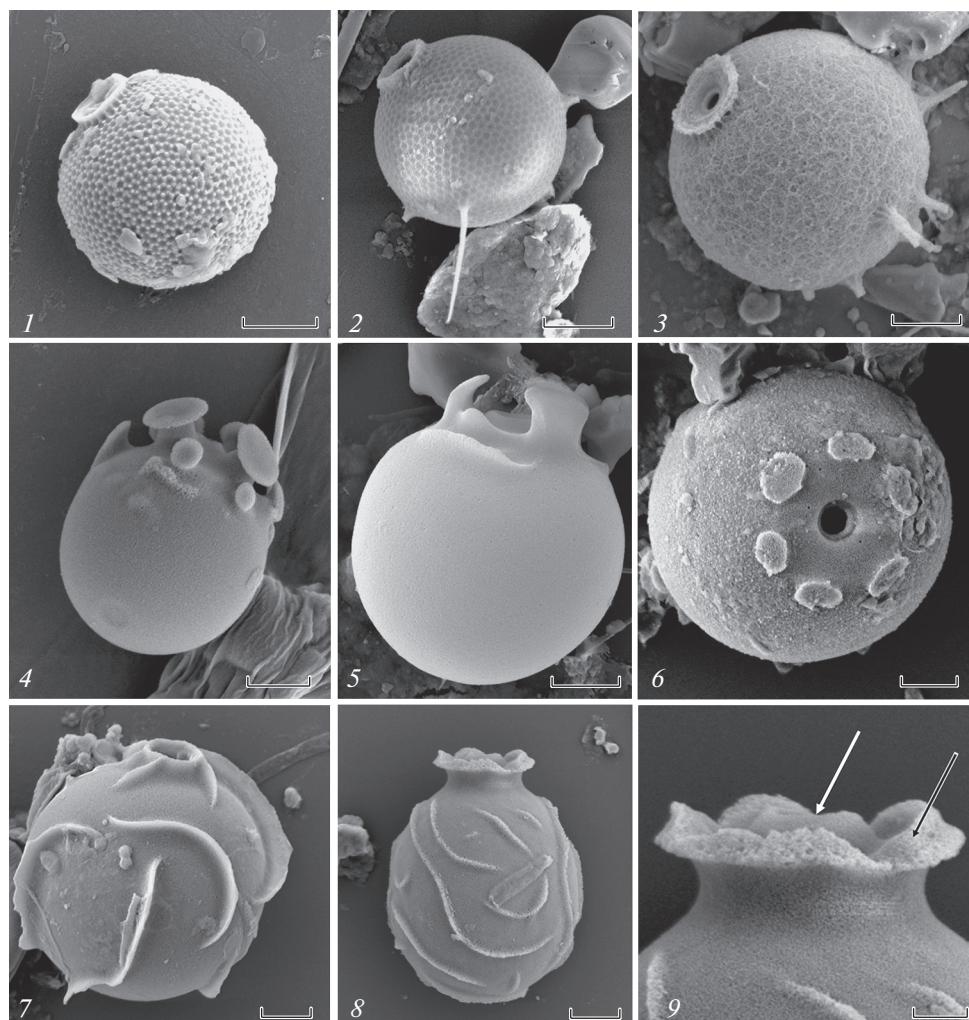
Описание: стоматоциста сферическая, диам. 5.7 мкм; воротничок цилиндрический диам. 1.6 мкм, выс. 0.2 мкм. Отсутствие четкой визуализации воротничка не позволяет провести полное и корректное описание его внешней поверхности, формы апекса, а также поры. Поверхность стоматоцисты покрыта равномерным рисунком, сформированным из лакун (диам. 0.2 мкм), края которых образованы тонкими гребнями со слегка закругленными вершинами. В срединной части цисты имеются шипы длиной до 3.4 мкм, количество которых, в соответствии с первоописанием, может варьировать от 3 до 5 (Firsova et al., 2018).

Примечание: согласно А.Д. Фирсовой и др. (Firsova et al., 2018), данный морфотип сходен с *cysta equatorialis* (Gritten, 1977), основное различие между ними определяется строением воротничка; также стоматоциста 464 по типу орнаментации поверхности близка к стоматоцистам 11 Vorobyova et al., 1996 (Vorobyova et al., 1996) и 17 Cabała, 2004 (Cabała, Piątek, 2004), отличаясь от последних наличием шипов.

Распространение: на сегодняшний день выявлена только в Дагарском устье Ангаро-Кичерской дельты, оз. Байкал, Россия (Firsova et al., 2018).

#### **Стоматоциста 1, Игнатенко, Яценко-Степанова, описана впервые. Рис. 2, 3**

Видовая принадлежность: неизвестна.



**Рис. 2.** Стоматоцисты (СЭМ). 1 – стоматоциста 178, Duff et Smol, 1993; 2 – стоматоциста 464, Firsova et Bessudova, 2018; 3 – стоматоциста 1, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova; 4 – стоматоциста 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992 (*forma A*); 5 – стоматоциста 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992 (*forma B*); 6 – стоматоциста 205, Duff et Smol, 1994; 7 – стоматоциста cf. 405, Pla, 2001; 8 – стоматоциста 2, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova; 9 – стоматоциста 2, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova, увеличенный фрагмент воротничка (белая линия – первичный воротничок, черная линия – вторичный воротничок). Масштабная линейка: 2 мкм.

**Fig. 2.** Stomatocysts (SEM). 1 – stomatocyst 178, Duff et Smol, 1993; 2 – stomatocyst 464, Firsova et Bessudova, 2018; 3 – stomatocyst 1, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova; 4 – stomatocyst 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992 (*forma A*); 5 – stomatocyst 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992 (*forma B*); 6 – stomatocyst 205, Duff et Smol, 1994; 7 – stomatocyst cf. 405, Pla, 2001; 8 – stomatocyst 2, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova; 9 – stomatocyst 2, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova, enlarged fragment of the collar (white line – primary collar, black line – secondary collar). Scale bar: 2  $\mu\text{m}$ .

Номер изображения: 20\_2

Описание: стоматоциста сферическая, 7.92 мкм в диам., с рельефной, шероховатой поверхностью. Воротничок выс. 0.3 мкм, цилиндрический (апикальный диам. 2.47 мкм) с широким апексом, орнаментированный по внешней стороне близкорасположенными своеобразными распорками (вмятинами). Пора диам. 0.6 мкм, окружена вздутым аннулусом. В нижней части стоматоцисты неравномерно располагаются 7 (возможно больше) шипов.

Примечание: стоматоциста имеет сходство со стоматоцистой 464, Firsova et Bessudova, 2018, но

отличается типом орнаментации поверхности, количеством шипов и их расположением.

Местонахождение: озеро Журманколь, Государственный природный заповедник “Оренбургский”, Оренбургская область, при температуре воды +19°C и pH = 6.82.

**Stomatocyst 1, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova, nov. Fig. 2, 3**

Biological affinity: unknown.

Image number: 20\_2

Description: this stomatocyst is spherical, diam. 7.92  $\mu\text{m}$ , with a raised, rough surface. The collar is cylindrical (apical diam. 2.47  $\mu\text{m}$ , height 0.3  $\mu\text{m}$ ) with a wide apex, ornamented on the outside by closely spaced peculiar struts (dents). The pore, 0.6  $\mu\text{m}$  in diam., is surrounded by a swollen annulus. There are 7 (possibly more) spines are unevenly located in the lower part of the stomatocyst.

Comments: this stomatocyst is distinguished from stomatocyst 464, Firsova et Bessudova, 2018 on the basis of the type of surface ornamentation, the number of spines and their location.

Locality: Zhurmankol Lake, State Nature Reserve "Orenburgsky", Orenburg region, temperature 19°C, pH = 6.82.

**Стоматоциста 136, Duff et Smol in Duff et al., 1992. Рис. 2, 4 (*форма А*), 2, 5 (*форма В*).**

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 6.5–7.9 мкм, поверхность гладкая. Пора окружена коническим воротничком выс. 0.26–0.46 мкм, вокруг которого расположены 4–6 выступов: *форма А* имеет ряд из 4 длинных, изогнутых, уплощенных, с круглыми вершинами выступов, а также ряд выступов аналогичной формы, но меньшего размера; *форма В* характеризуется наличием длинных, загнутых внутрь выступов, не имеющих уплощенных, круглых вершин.

Распространение: стоматоциста 136 имеет широкое распространение, отмечена в США и Канаде (Duff et al., 1995), Китае (Pang, Wang, 2016; Bai et al., 2018), Польше (Piątek, Piątek, 2008), Румынии (Soróczki-Pintér et al., 2014). В России зарегистрирована в торфяниках в бассейне р. Лены и водоемах Омского Прииртышья (Gilbert et al., 1997; Bazhenova, 2021).

**Стоматоциста 205, Duff et Smol, 1994. Рис. 2, 6**

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 11.8 мкм. Внутренний диам. поры 0.9–1.0 мкм, внешний 1.8 мкм. На расстоянии 1.5–1.7 мкм от поры в виде кольца расположены 6 выростов неправильной формы.

Распространение: стоматоциста 205 отмечена в водоемах США, Аргентины, Канады, Польши (Duff et al., 1995); в России зарегистрирована в водоемах Омского Прииртышья (Bazhenova, 2021).

**Стоматоциста cf. 405, Pla, 2001. Рис. 2, 7**

Видовая принадлежность: неизвестна.

Описание: стоматоциста сферическая, диам. 9.5 мкм, поверхность орнаментирована высокими гребнями (выс. 0.7–0.9 мкм) разной длины. От воротничка отходят пять (возможно больше) гребней. Часть гребней расположены в задней полусфере стоматоцисты. Гребни не соединяются друг с другом. Воротничок цилиндрический, диам. 2.0 мкм и выс. 0.7 мкм.

Примечание: данный морфотип отличается от первоописания (Pla, 2001) большими размерами, но соответствует описанию стоматоцисты cf. 405, Pla, 2001, приведенному в работе K. Wołowski et al. (Wołowski et al., 2011). Стоматоциста cf. 405 имеет сходство со стоматоцистой 295, Gilbert, Zeeb et Smol, однако у последней гребни соединяются друг с другом, формируя нерегулярный ретикулум, и непосредственно от вершины воротника отходят до трех гребней (Gilbert et al., 1997).

Распространение: отмечена в испанской части Пиренеев (Pla, 2001) и США (Wołowski et al., 2011). На территории России зарегистрирована впервые.

**Стоматоциста 2, Игнатенко, Яценко-Степанова, описана впервые. Рис. 2, 8, 9**

Видовая принадлежность: неизвестна.

Номер изображения: 19

Описание: стоматоциста овальная, 7.3 мкм × 8.0 мкм. Воротничок двойной. Первичный воротничок конический с апикальным диам. 1.1 мкм, выс. 0.5 мкм. Вторичный цилиндрический, выс. 1.3–1.6 мкм с лопастнорассеченным и несколько вывернутым апексом. Базальный диам. вторичного воротничка составляет 2.9 мкм. Пора не наблюдалась. Поверхность стоматоцисты орнаментирована гребнями, высота которых варьирует от 0.2 мкм до 0.5 мкм.

Примечание: данная стоматоциста не имеет сходства с ранее опубликованными морфотипами.

Местонахождение: озеро Журманколь, Государственный природный заповедник "Оренбургский", Оренбургская область, при температуре воды +19° С и pH = 6.82.

**Stomatocyst 2, Ignatenko, Yatsenko-Stepanova, nov. Fig. 2, 8, 9**

Biological affinity: unknown.

Image number: 19

Description: this stomatocyst is oval, 7.3  $\mu\text{m} \times 8.0 \mu\text{m}$ . The collar is double. The primary collar is conical with apical diam. 1.1  $\mu\text{m}$ . The secondary collar is cylindrical, with a height of 1.3–1.6  $\mu\text{m}$  with a lobed-dissected and slightly inverted apex. The basal diam. of the secondary collar is 2.9  $\mu\text{m}$ . The pore was not observed. The surface of the stomatocyst is ornamented with ridges, the height of which varies from 0.2  $\mu\text{m}$  to 0.5  $\mu\text{m}$ .

Comments: this stomatocyst has no similarity with previously published morphotypes.

Locality: Zhurmankol Lake, State Nature Reserve "Orenburgsky", Orenburg region, temperature 19°C, pH = 6.82.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, нами обнаружено 14 морфотипов стоматоцист Chrysophyceae (6 – из группы неорнаментированных и 8 – обладающие орнаментированной поверхностью). Для 12 стоматоцист определен номер морфотипа, из них две соответствовали стоматоцистам конкретных таксонов: стоматоциста 120, Duff et Smol in Duff et al., 1992 emend. Zeeb et Smol, 1993 – *Chrysosphaerella longispina*; стоматоциста 17, Pang et Wang, 2013 – *Mallomonas eoa*. Два морфотипа стоматоцист описаны впервые для науки; четыре – впервые зарегистрированы на территории России. В целом, выявленное нами высокое разнообразие стоматоцист хризофитовых водорослей свидетельствует о значительном развитии данной группы автотрофных протистов в водоемах степной зоны Южного Урала и определяет актуальность и перспективность дальнейших исследований.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность к.б.н., старшему научному сотруднику отдела ландшафтной экологии Института степи Оренбургского федерального исследовательского центра Ольге Геннадьевне Калмыковой за оказанную помощь в проведении полевых сборов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Bai X., Bu Z.J., Chen X. 2018. Morphology of Chrysophycean stomatocysts in three peatlands in central China. – Mires and Peat. 21: 1–16.  
<https://doi.org/10.19189/MaP.2018.OMB.350>
- [Bazhenova] Баженова О.П. 2021. Атлас стоматоцист золотистых водорослей из планктона водных объектов Омского Прииртышья. Омск. 122 с.
- [Bazhenova, Igoshkina] Баженова О.П., Игошкина И.Ю. 2020. Разнообразие и особенности формирования стоматоцист хризофит в мелководном эвтрофном водоеме на юге Западной Сибири. – Биология внутренних вод. 5: 458–468.  
<https://doi.org/10.31857/S0320965220040051>
- Bazhenova O.P., Kapustin D.A. 2021. New chrysophycean stomatocysts (Chrysophyceae) for Russia from the Omsk Priirtyshye waterbodies. – Новости сист. низш. раст. 55 (1): 7–18.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.7>
- Betts-Piper A.M., Zeeb B.A., Smol J.P. 2004. Distribution and autecology of chrysophyte cysts from high Arctic Svalbard lakes: preliminary evidence of recent environmental change. – J. Paleolimnol. 31: 467–481.  
<https://doi.org/10.1023/B:JOPL.0000022546.21996.41>
- Brown K.M., Zeeb B.A., Smol J.P., Pienitz, R. 1997. Taxonomic and ecological characterization of chrysophyte stomatocysts from northwestern Canada. – Can. J. Bot. 75: 842–863.  
<https://doi.org/10.1139/b97-094>
- Cabała J., Piątek M. 2004. Chrysophycean stomatocysts from the Staw Toporowy Nizni lake (Tatra National Park, Poland). – Ann. Limnol. Int. J. Limnol. 40 (2): 149–165.  
<https://doi.org/10.1051/limn/2004013>
- [Chibilyov] Чибильев А.А. 2014. Заповедник “Оренбургский”. История создания и природное разнообразие. Екатеринбург. 139 с.
- Cronberg G. 1973. Development of cysts in *Mallomonas eoa* examined by scanning electron microscopy. – Hydrobiologia. 43: 29–38.
- Cronberg G., Sandgren C.D. 1986. A proposal for the development of standardized nomenclature and terminology for chrysophycean statospores. Chrysophytes: aspects and problems. Cambridge. 352 p.
- Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. Altas of Chrysophycean Cysts. Dordrecht, Netherlands. 189 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0809-8>
- Facher E., Schmidt R. 1996. A siliceous chrysophycean cyst-based pH transfer function for Central European lakes. – J. Paleolimnol. 16: 275–321.  
<https://doi.org/10.1007/BF00207575>
- [Firsova et al.] Фирсова А.Д., Бессудова А.Ю., Лихошвай Е.В. 2017. Новые данные о стоматоцистах хризофитовых из озера Байкал. – Acta Biologica Sibirica. 3 (4): 113–122.  
<https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- [Firsova et al.] Фирсова А.Д., Бессудова А.Ю., Лихошвай Е.В. 2018. Стоматоцисты хризофитовых в притоках северной оконечности озера Байкал. – Acta Biologica Sibirica. 4 (4): 25–44.  
<https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Zhychenko N.A., Istomina N.A., Sezko N.P., Likhoshway Ye.V. 2019. Stomatocyst diversity in the first years of the plankton species structure formation in Reservoir of Hydropower Plants (Boguchany Reservoir, Russia). – Phytotaxa. 424 (1): 18–32.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.424.1.2>
- [Firsova, Likhoshway] Фирсова А.Д., Лихошвай Е.В. 2006. Атлас цист хризофитовых водорослей озера Байкал. Новосибирск. 148 с.
- Gilbert S., Zeeb B.A., Smol J.P. 1997. Chrysophyte stomatocyst flora from a forest peat core in the Lena River Region, northeastern Siberia. – Nova Hedwigia. 64: 311–352.
- Gritten M.M. 1977. On the fine structure of some Chrysophycean cysts. – Hydrobiologia. 53 (3): 239–252.
- [Kapustin] Капустин Д.А. 2013. Водоросли водоемов Полесского природного заповедника (Украина). – Альгология. 23 (1): 82–95.  
<https://doi.org/10.15407/alg23.01.082>
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Gusev E.S. 2016. Four new chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichengskoe raised bog in Central Russia. – Phytotaxa. 288 (3): 285–290.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.288.3.10>
- Kapustin D., Sterlyagova I., Patova E. 2019. Morphology of Chrysastrella paradoxa stomatocysts from the Subpolar Urals (Russia) with comments on related morphotypes. – Phytotaxa. 402 (6): 295–300.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.402.6.4>
- Mitrofanova E.Y. 2018. Phytoplankton of Lake Teletskoye (Altai, Russia): Features of Development and Long-

- Term Dynamics. — Russian J. Ecol. 49 (2): 180–185.  
<https://doi.org/10.1134/S1067413618010101>
- Pang W., Wang Q. 2013. Chrysophycean stomatocysts from the Stone Ponds in the Aershan National Geological Park, China. — Nova Hedwigia. Beiheft. 142: 1–17.
- Pang W., Wang Q. 2014. Chrysophycean stomatocysts from the Aershan Geological Park (Inner Mongolia), China. — Phytotaxa. 187 (1): 1–92.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.187.1.1>
- Pang W., Wang Q. 2016. Chrysophycean stomatocysts from Xinjiang Province, China. — Phytotaxa. 288 (1): 41–50.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.288.1.4>
- Piątek J. 2007. Chrysophyte stomatocysts from sediments in a man-made water reservoir in central Poland. — Ann. Bot. Fennici. 44: 186–193.
- Piątek J. 2017. A morphotype-rich assemblage of chrysophycean stomatocysts in mountain lakes in the Cameroon Highlands, Africa. — Cryptogamie, Algologie. 38 (2): 159–180.  
<https://doi.org/10.7872/crya/v38.iss2.2017.159>
- Piątek J., Piątek M. 2008. Chrysophyte stomatocysts from gypsum damp vegetation in Southern Poland. — Polish Botanical Journal. 53 (1): 57–67.
- Pla S. 2001. Chrysophycean cysts from Pyrenees. Berlin. 237 p.
- [Shadrina] Шадрина С.Н. 2019. Разнообразие стоматоцист золотистых водорослей (Chrysophyta) Финского залива Балтийского моря. — Бот. журн. 104 (5): 684–698.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050120>
- [Shadrina, Safronova] Шадрина С.Н., Сафронова Т.В. 2020. Стоматоцисты золотистых водорослей (Chrysophyta) альгофлоры парков Петергофа. — Бот. журн. 105 (3): 253–262.  
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030084>
- [Snitko et al.] Снитько Л.В., Снитько В.П., Блинов И.А. 2018. Формирование и морфология стоматоцист золотистых водорослей (Chrysophyceae, Synurophyceae) в планктоне водоемов Южного Урала. — Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. 11: 114–118.  
<https://doi.org/10.17513/mjpf.12460>
- [Snitko et al.] Снитько Л.В., Снитько В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (Chrysophyceae, Synurophyceae) в водоемах Восточных предгорий Южного и Среднего Урала. — Бот. журн. 101 (12): 1361–1378.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- [Snitko et al.] Снитько Л.В., Снитько В.П., Блинов И.А., Волошко Л.Н. 2019. Золотистые водоросли водоемов Южного Урала. I. Род Chrysosphaerella (Paraphysomonadaceae). — Бот. журн. 104 (4): 587–601.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- Soróczki-Pintér E., Sergipla-Rabes, Magyari E.K., Stenger-Kovács C., Buczkó K. 2014. Late quaternary chrysophycean stomatocysts in a Southern Carpathian mountain lake, including the description of new forms (Romania). — Phytotaxa. 170 (3): 169–186.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.170.3.3>
- Van de Vijver B., Beyens L. 1997. The Chrysophyte stomatocyst flora of the moss vegetation from Strewness Bay Area, South Georgia. — Archiv Fur Protistenkunde Protistenkunde: Protozoen, Algen, Pilze. 148: 505–520.  
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(97\)80026-7](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(97)80026-7)
- [Voloshko] Волошко Л.Н. 2016. Золотистые водоросли (Chrysophyta) водоемов Северо-Запада России. Разнообразие стоматоцист. — Бот. журн. 101 (11): 1257–1281.  
<https://doi.org/10.1134/S0006813616110016>
- Vorobyova S.S., Pomazkina G.V., Baranova E.Y., Likhoshway Ye.V., Sandgren C.D. 1996. Chrysophycean cyst (stomatocysts) from Lake Baikal and Irkutsk Reservoir, Siberia. — J. Paleolimnol. 15: 271–277.  
<https://doi.org/10.1007/BF00213046>
- Wilkinson A.N., Zeeb B.A., Smol J.P. 2001. Atlas of chrysophycean cysts. II. Dordrecht, Netherlands. 169 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0811-1>
- Wołowski K., Piątek J., Płachno B.J. 2011. Algae and stomatocysts associated with carnivorous plants. First report of chrysophyte stomatocysts from Virginia, USA. — Phycologia. 50 (5): 511–519.  
<https://doi.org/10.2216/10-94.1>
- Zeeb B.A., Smol J.P. 1993. Chrysophycean stomatocyst flora from Elk Lake, Clearwater County, Minnesota. — Can. J. Bot. 71: 737–756.  
<https://doi.org/10.1139/b93-086>
- Zeeb B.A., Smol J.P., Vanlandingham S.L. 1996. Pliocene chrysophycean stomatocysts from the Sonoma volcanics, Napa County, California. — Micropaleontol. 42: 79–91.  
<https://doi.org/10.2307/1485985>

## DIVERSITY OF CHRYSOPHYCEAN STOMATOCYSTS OF THE STEPPE ZONE OF THE SOUTH URALS

M. E. Ignatenko<sup>a,##</sup> and T. N. Yatsenko-Stepanova<sup>a,##</sup>

<sup>a</sup> Institute for Cellular and Intracellular Symbiosis RAS, Orenburg Federal Research Center  
Pionerskaya Str., 11, Orenburg, 460000, Russia

#e-mail: ignatenko\_me@mail.ru

##e-mail: yacenkon@gmail.com

The data on the diversity of chrysophycean stomatocysts of the steppe zone of the South Urals are presented. 14 morphotypes of the stomatocysts were identified, four of which were registered for the first time in Russia. Two morphotypes are described as novel. The morphological descriptions of the cysts based on the electron

microscopical observations, micrographs and the data on geographical localities are provided for all detected stomatocysts. A high diversity of chrysophycean stomatocysts indicates a significant development of chrysophyte flora in the waterbodies of the steppe zone of the South Urals, and for this reason their further research is relevant and promising.

**Keywords:** stomatocysts, morphotype, Chrysophyceae, distribution, South Urals

## ACKNOWLEDGEMENTS

The authors are grateful to O.G. Kalmykova, PhD in Biological Sciences, senior researcher of Department of Landscape Ecology of the Institute of Steppe of Ural Branch RAS of Orenburg Federal Research Center for her assistance in conducting field collection.

## REFERENCES

- Bai X., Bu Z.J., Chen X. 2018. Morphology of Chrysophycean stomatocysts in three peatlands in central China. — Mires and Peat. 21: 1–16.  
<http://dx.doi.org/10.19189/MaP.2018.OMB.350>
- Bazhenova O.P. 2021. Atlas stomatotsyst zolotistykh vodorosley iz planktona vodnykh obektov Omskogo Priirtyshch'ya [Atlas of stomatocysts of golden algae from the plankton of the Omsk Priirtyshye waterbodies]. Omsk. 122 p. (In Russ.).
- Bazhenova O.P., Igoshkina B.Yu. 2020. Diversity and Peculiarities of the Formation of Stomatocysts of the Chrysophyceae in the Waterbody in the South of Western Siberia. — Inland Water Biol. 5: 458–468 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0320965220040051>
- Bazhenova O.P., Kapustin D.A. 2021. New chrysophycean stomatocysts (Chrysophyceae) for Russia from the Omsk Priirtyshye waterbodies. — Novosti sist. nizsh. rast. 55 (1): 7–18.  
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2021.55.1.7>
- Betts-Piper A.M., Zeeb B.A., Smol J.P. 2004. Distribution and autecology of chrysophyte cysts from high Arctic Svalbard lakes: preliminary evidence of recent environmental change. — J. Paleolimnol. 31: 467–481.  
<https://doi.org/10.1023/B:JOPL.0000022546.21996.41>
- Brown K.M., Zeeb B.A., Smol J.P., Pienitz, R. 1997. Taxonomic and ecological characterization of chrysophyte stomatocysts from northwestern Canada. — Can. J. Bot. 75: 842–863.  
<http://dx.doi.org/10.1139/b97-094>
- Cabała J., Piątek M. 2004. Chrysophycean stomatocysts from the Staw Toporowy Nizni lake (Tatra National Park, Poland). — Ann. Limnol. Int. J. Limnol. 40 (2): 149–165.  
<https://doi.org/10.1051/limn/2004013>
- Chibilyov A.A. 2014. Zapovednik “Orenbyrgskiy”. Istoria cozdanija I prirodnoe nasledie [The “Orenburgsky” reservation: history of organization and nature diversity]. Ekaterinburg. 139 p. (In Russ.).
- Cronberg G. 1973. Development of cysts in *Mallomonas eoa* examined by scanning electron microscopy. — Hydrobiologia. 43: 29–38.
- Cronberg G., Sandgren C.D. 1986. A proposal for the development of standardized nomenclature and terminology for chrysophycean statospores. Chrysophytes: aspects and problems. Cambridge. 352 p.
- Duff K.E., Zeeb B.A., Smol J.P. 1995. Altas of Chrysophycean Cysts. Dordrecht, Netherlands. 189 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0809-8>
- Facher E., Schmidt R. 1996. A siliceous chrysophycean cyst-based pH transfer function for Central European lakes. — J. Paleolimnol. 16: 275–321.  
<http://dx.doi.org/10.1007/BF00207575>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Likhoshway E.V. 2017. New data of chrysophycean stomatocysts from Lake Baikal. — Acta Biologica Sibirica. 3 (4): 113–122 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Likhoshway E.V. 2018. Chrysophycean stomatosysts in tributaries of northern limit of Lake Baikal. — Acta Biologica Sibirica. 4 (4): 25–44 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.14258/abs.v3i4.3637>
- Firsova A.D., Bessudova A.Yu., Sorokovikova L.M., Zhychenko N.A., Istominina N.A., Sezko N.P., Likhoshway Ye.V. 2019. Stomatocyst diversity in the first years of the plankton species structure formation in Reservoir of Hydropower Plants (Boguchany Reservoir, Russia). — Phytotaxa. 424 (1): 18–32.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.424.1.2>
- Firsova A.D., Likhoshway E.V. 2006. Atlas of Chrysophycean cysts of Lake Baikal. Novosibirsk. 148 p. (In Russ.).
- Gilbert S., Zeeb B.A., Smol J.P. 1997. Chrysophyte stomatocyst flora from a forest peat core in the Lena River Region, northeastern Siberia. — Nova Hedwigia. 64: 311–352.
- Gritten M.M. 1977. On the fine structure of some Chrysophycean cysts. — Hydrobiologia. 53 (3): 239–252.
- Kapustin A.D. 2013. Freshwater algae of the Polessian Nature Reserve (Ukraine). — Algologia. 23 (1): 82–95 (In Russ.).  
<http://dx.doi.org/10.15407/alg23.01.082>
- Kapustin D.A., Philippov D.A., Gusev E.S. 2016. Four new chrysophycean stomatocysts with true complex collar from the Shichengskoe raised bog in Central Russia. — Phytotaxa. 288 (3): 285–290.  
<http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.288.3.10>
- Kapustin D., Sterlyagova I., Patova E. 2019. Morphology of Chrysastrella paradoxa stomatocysts from the Subpolar Urals (Russia) with comments on related morphotypes. — Phytotaxa. 402 (6): 295–300.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.402.6.4>
- Mitrofanova E.Y. 2018. Phytoplankton of Lake Teletskoye (Altai, Russia): Features of Development and Long-Term Dynamics. — Russian J. Ecol. 49 (2): 180–185.  
<http://dx.doi.org/10.1134/S1067413618010101>

- Pang W., Wang Q. 2013. Chrysophycean stomatocysts from the Stone Ponds in the Aershan National Geological Park, China. — *Nova Hedwigia*. Beiheft. 142: 1–17.
- Pang W., Wang Q. 2014. Chrysophycean stomatocysts from the Aershan Geological Park (Inner Mongolia), China. — *Phytotaxa*. 187 (1): 1–92.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.187.1.1>
- Pang W., Wang Q. 2016. Chrysophycean stomatocysts from Xinjiang Province, China. — *Phytotaxa*. 288(1): 41–50.  
<https://doi.org/10.11646/phytotaxa.288.1.4>
- Piątek J. 2007. Chrysophyte stomatocysts from sediments in a man-made water reservoir in central Poland. — *Ann. Bot. Fennici*. 44: 186–193.
- Piątek J. 2017. A morphotype-rich assemblage of chrysophycean stomatocysts in mountain lakes in the Cameroon Highlands, Africa. — *Cryptogamie, Algologie*. 38 (2): 159–180.  
<https://doi.org/10.7872/crya/v38.iss2.2017.159>
- Piątek J., Piątek M. 2008. Chrysophyte stomatocysts from gypsum damp vegetation in Southern Poland. — *Polish Botanical Journal*. 53 (1): 57–67.
- Pla S. 2001. Chrysophycean cysts from Pirenees. Berlin. 237 p.
- Shadrina S.N. 2019. Diversity of chrysophycean (Chrysophyta)stomatocysts in the Gulf of Finland, Baltic sea. — *Botanicheskii zhurnal*. 104 (5): 684–698 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619050120>
- Shadrina S.N., Safranova T.V. 2020. Chrysophycean stomatocysts (Chrysophyta) in the algal flora of the Peterhof Parks. — *Botanicheskii zhurnal*. 105 (3): 253–262 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.31857/S0006813620030084>
- Snitko L.V., Snitko V.P., Blinov I.A. 2018. The formation and morphology of stomatocysts golden algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in the plankton of water bodies of the South Urals. — International journal of applied and fundamental research. 11: 114–118 (In Russ.).  
<http://dx.doi.org/10.17513/mjpf.12460>
- Snitko L.V., Snitko V.P., Blinov I.A., Voloshko L.N. 2016. Chrysophycean algae (Chrysophyceae, Synurophyceae) in waterbodies of the eastern foothills of the South and Middle Urals — *Botanicheskii zhurnal*. 101 (12): 1361–1378 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- Snitko L.V., Snitko V.P., Blinov I.A., Voloshko L.N. 2019. Chrysophycean algae in waterbodies of the South Urals. Genus *Chrysosphaerella* (Paraphysomonadaceae). — *Botanicheskii zhurnal*. 104 (4): 587–601 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813619040094>
- Soróczki-Pintér E., Sergipla-Rabes, Magyari E.K., Stenger-Kovács C., Buczkó K. 2014. Late quaternary chrysophycean stomatocysts in a Southern Carpathian mountain lake, including the description of new forms (Romania). — *Phytotaxa*. 170 (3): 169–186.  
<http://dx.doi.org/10.11646/phytotaxa.170.3.3>
- Van de Vijver B., Beyens L. 1997. The Chrysophyte stomatocyst flora of the moss vegetation from Strernness Bay Area, South Georgia. — *Archiv Fur Protistenkunder Protistenkunde: Protozoen, Algen, Pilze*. 148: 505–520.  
[https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(97\)80026-7](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(97)80026-7)
- Voloshko L.N. 2016. Chrysophycean algae (Chrysophyta) in waterbodies of the Northwestern Russia. Diversity of stomatocysts. — *Botanicheskii zhurnal*. 101 (11): 1257–1281 (In Russ.).  
<https://doi.org/10.1134/S0006813616110016>
- Vorobyova S.S., Pomazkina G.V., Baranova E.Y., Likhoshway Ye.V., Sandgren C.D. 1996. Chrysophycean cyst (stomatocysts) from Lake Baikal and Irkutsk Reservoir, Siberia. — *J. Paleolimnol*. 15: 271–277.  
<http://dx.doi.org/10.1007/BF00213046>
- Wilkinson A.N., Zeeb B.A., Smol J.P. 2001. Atlas of chrysophycean cysts. II. Dordrecht, Netherlands. 169 p.  
<https://doi.org/10.1007/978-94-017-0811-1>
- Wołowski K., Piątek J., Płachno B.J. 2011. Algae and stomatocysts associated with carnivorous plants. First report of chrysophyte stomatocysts from Virginia, USA. — *Phycologia*. 50(5): 511–519.  
<https://doi.org/10.2216/10-94.1>
- Zeeb B.A., Smol J.P. 1993. Chrysophycean stomatocyst flora from Elk Lake, Clearwater County, Minnesota. — *Can. J. Bot.* 71: 737–756.  
<https://doi.org/10.1139/b93-086>
- Zeeb B.A., Smol J.P., Vanlandingham S.L. 1996. Pliocene chrysophycean stomatocysts from the Sonoma volcanics, Napa County, California. — *Micropaleontol*. 42: 79–91.  
<https://doi.org/10.2307/1485985>