

ISSN 0134-3475

Том 50, Номер 2

Март–Апрель 2024



БИОЛОГИЯ МОРЯ



НАУКА

— 1727 —

СОДЕРЖАНИЕ

Том 50, номер 2, 2024

Обзор

История систематики трибы Laurencieae (Ceramiales, Rhodophyta) и проблемы исследования ее представителей в дальневосточных морях России

О. С. Белоус, А. В. Скрипцова

91

Оригинальные статьи

Первые исследования бентосных мягкораковинных фораминифер и громиид (Protozoa) в северо-западной части Японского моря

Н. Г. Сергеева, О. В. Аникеева

103

Флуктуирующая асимметрия некоторых признаков у сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis* (Nikolskii, 1889) (Cypriniformes, Leuciscidae)

Н. С. Романов

123

Морфология сейсмочувствительной системы изменчивого щекорога *Bovichtus variegatus* Richardson, 1846 (Pisces: Bovichtidae)

С. В. Жданов

135

Синтаксономия класса *Zosteretea* Pignatti 1953 восточной части Черного и Азовского морей

Д. Ф. Афанасьев, Ш. Р. Абдуллин

142

Первое описание синантропной колонии обыкновенной моевки *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758) в городе Мурманск

А. А. Горяева, Ю. И. Горяев

155

Новый вид тихоокеанских лососей – горбушка Крашенинникова

Oncorhynchus gorbushka sp. nova: описание и генезис таксона

М. К. Глубоковский, Л. А. Животовский

164

Contents

Volume 50, No 2, 2024

Review

The Systematic History of the Tribe Laurenciae (Ceramiales, Rhodophyta) and the problems in studying representatives of this Taxon in the Far Eastern Seas of Russia

O. S. Belous, A. V. Skriptsova

91

Original papers

First Investigations of Benthic Soft-walled Foraminifera and Gromiids (Protozoa) in the northwestern Sea of Japan

N. G. Sergeeva, O. V. Anikeeva

103

Fluctuating Asymmetry of Some Characters in the Sakhalin Redfin *Pseudaspius sachalinensis* (Nikolskii, 1889) (Cypriniformes, Leuciscidae)

N. S. Romanov

123

Morphology of the Seismosensory System of thornfish *Bovichtus variegatus* Richardson, 1846 (Perciformes: Bovichtidae)

S. V. Zhdanov

135

Syntaxonomy of the Class *Zosteretea* Pignatti 1953 of the Eastern Part of the Black and Azov Seas

D. F. Afanasyev, Sh. R. Abdullin

142

The First Description of a Synanthropic Colony of Common Kittiwake *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758) in the City of Murmansk

A. A. Goryaeva, Yu. I. Goryaev

155

A New Species of Pacific Salmon – Rosy Salmon *Oncorhynchus gorbuschka* sp. nova: Description and Genesis of the Taxon

M. K. Glubokovsky, L. A. Zhivotovsky

164

УДК 582.275.5

ИСТОРИЯ СИСТЕМАТИКИ ТРИБЫ LAURENCIEAE (CERAMIALES, RHODOPHYTA) И ПРОБЛЕМЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ЕЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ В ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЯХ РОССИИ

© 2024 г. О. С. Белоус¹, * (ORCID 0000-0001-5540-8044),
А. В. Скрипцова¹ (ORCID 0000-0001-5943-4522)

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия
*e-mail: ksu_bio@mail.ru

Поступила в редакцию 26.06.2023 г.

После доработки 08.11.2023 г.

Принята к публикации 29.11.2023 г.

Дан краткий обзор истории систематики трибы Laurencieae. Проведен анализ таксономических преобразований, произошедших за последние 200 лет, показан современный взгляд на объем трибы и ее родов. Выявлены проблемы идентификации представителей трибы в дальневосточных морях России, для решения которых необходимо использование молекулярно-генетических методов.

Ключевые слова: триба Laurencieae, *Laurencia*, красные водоросли, таксономия, дальневосточные моря России

DOI: 10.31857/S0134347524020016

Данные о таксономическом положении водорослей являются основополагающими при анализе региональных флор и путей их формирования, они необходимы для решения вопросов рационального использования и охраны морских растительных ресурсов. Несмотря на богатую историю фикологических исследований, сведения о таксономическом составе флоры водорослей-макрофитов дальневосточных морей нуждаются в постоянном уточнении. Прежде всего, это связано с появлением новых методов и подходов для выявления филогенетических связей внутри таксонов разного уровня. Проводимая в последние десятилетия ревизия морских макроводорослей с использованием методов молекулярно-генетической систематики привела к кардинальным изменениям как на уровне классов, порядков и семейств, так и на уровне родов и видов; описаны новые таксоны, сведены в синонимы уже существующие названия. Флора водорослей дальневосточных морей России долгое время оставалась за рамками таких исследований, в результате чего возникло много вопросов по видовому разнообразию и таксономии макроводорослей в этом регионе.

Rhodophyta — это наиболее богатая видами группа морских макроводорослей. В дальневосточных морях они составляют более 50% от всех видов флоры. Поэтому в дальневосточном регионе ревизия этой группы с использованием современных методов и приведение их таксономического состава в соответствие с современными воззрениями являются актуальными.

Преобразования произошли практически во всех надвидовых и надродовых таксонах красных водорослей. В последние годы была пересмотрена систематика семейства Rhodomelaceae порядка Ceramiales (Garbary, Harper, 1998; Martin-Lescanne et al., 2010; Cassano et al., 2012 и др.). В этом семействе по числу видов триба Laurencieae занимает второе место (222 вида), немного уступая трибе Polysiphonieae (225 видов) (Guiry, Guiry, 2023). Ревизия трибы Laurencieae позволила в значительной степени пересмотреть таксономическую принадлежность многих видов и описать новые роды (Garbary, Harper, 1998; Nam, 2007; Cassano et al., 2012; Rousseau et al., 2017). Однако анализ водорослей из российского побережья до сих пор не

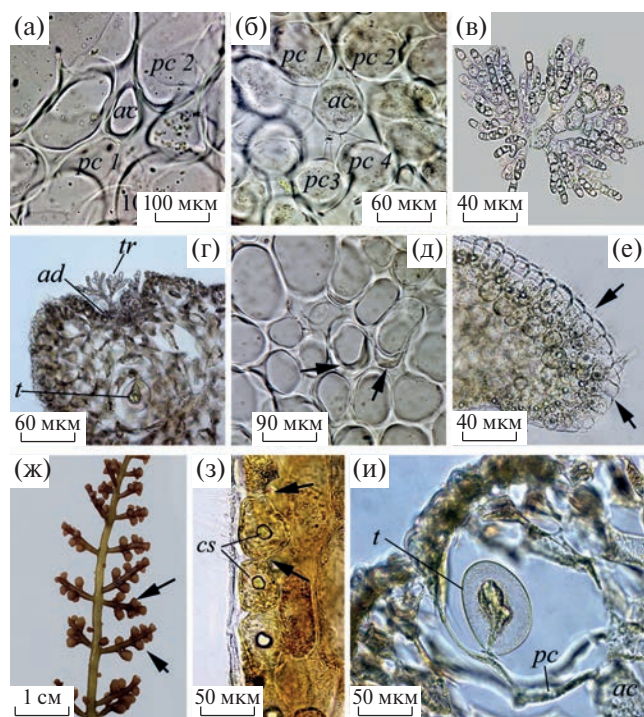


Рис. 1. Морфологические и анатомические признаки некоторых представителей трибы Laurencieae: две перичентральные клетки в осевом сегменте у *Chondrophycus* sp. (а); четыре перичентральные клетки в осевом сегменте у *L. saito* (б); стерильный трихобласт (в); апикальное углубление с трихобластом (г); линзовидные утолщения в клеточных стенках медуллярных клеток у *L. nipponica* (д); выступающие клетки коры на терминальных веточках у *L. nipponica* (е); мужское растение *L. nipponica* со сперматангиальными стихидиями (ж); вторичные поровые связи между клетками коры у *L. saito* (з); молодой тетраспорангий *L. saito* (и). Условные обозначения: *ac* – осевая клетка, *ad* – апикальная ямка, *cs* – “corps en serise”, *pc* – перичентральная клетка, *t* – тетраспорангий, *tr* – трихобласт.

проводился, в связи с чем возникла необходимость ревизии представителей лауренциевых водорослей в дальневосточных морях России для уточнения видового и таксономического состава этой группы. Представленный в настоящей работе анализ современного состояния исследований трибы и таксономических воззрений на ее объем и филогенетические отношения внутри нее предваряет проведение ревизии. Рассматривая преобразования, проведенные в таксономии трибы Laurencieae на протяжении полутора столетий, мы выявили основные таксономические проблемы, для решения которых требуется молекулярно-генетический анализ образцов из российского побережья Тихого океана.

Объяснение встречающихся в тексте научных терминов приведено в разделе “Словарь”.

Триба Laurencieae

Триба Laurencieae F. Schmitz, 1889 объединяет группу красных водорослей семейства Rhodomelaceae порядка Ceramiales с бородавчатыми или прямостоячими радиально или двусторонне разветвленными слоевищами, с двумя или четырьмя перичентральными клетками в осевом сегменте (рис. 1а, 1б), хорошо различимыми только у верхушек ветвей, и с апикальными углублениями на концах ветвей, в которых формируются трихобласты (Womersley, 2003) (рис. 1в, 1г). Представители трибы растут от верхней литорали до сублиторали, поселяясь преимущественно на скалистых и каменистых грунтах, на створках моллюсков, а также на других водорослях как эпифиты или паразиты (*Janczewskia* spp.). Большинство видов распространено в тропиках и субтропиках, к умеренным широтам их число значительно сокращается (Перестенко, 1994; Guiry, Guiry, 2023).

Представители трибы Laurencieae имеют большое экологическое значение. Они служат убежищем и пищей для различных морских животных, а также являются хозяевами паразитических водорослей. Виды *Laurencia* часто занимают доминирующее положение в сообществах (Перестенко, 1980) и могут быть одним из главных компонентов, образующих водорослевой торф в тропических широтах (Tseng, 1943; Hay, 1981).

В Юго-Восточной Азии многие представители лауренциевых водорослей традиционно используются в пищу (Zanaveld, 1959; Saito, 1967; Hoppe, 1969; Ericson, 1983; Lajili et al., 2016), из них готовят салаты, супы, добавляют в качестве приправы, которая придает перечный вкус блюдам из сырой рыбы и печени (Титлянов, Титлянова, 2012; Saito, 1967; Abbott, 1984). В народной медицине эти водоросли применяют для лечения желудочно-кишечных заболеваний (Hoppe, 1982; Ericson, 1983; Vairappan, 2003). Биологические свойства представителей трибы связывают с их химическим составом, в первую очередь с наличием значительного количества октадиеновой кислоты (до 50% от суммы жирных кислот) и галогенированных терпеноидов (Fenical, 1975; Young et al., 1980; Manilal et al., 2011). Из водорослей рода *Laurencia* выделено более 250 химических соединений; 4 основных класса образуют секвитерпеноиды, дитерпеноиды, тритерпеноиды и ацетиленовые нетерпеноиды, многие из которых содержат бром и хлор (Howard, Fenical,

1978; Young et al., 1980; Shaaban et al., 2021). Эти соединения проявляют антиоксидантную, антигельминтную, противомикробную, противовирусную, противовоспалительную и противоопухолевую активность (Hoppe, 1982; Ericson, 1983; Kurihara, 2007; Lajili et al., 2016; Al-Enazi et al., 2018; Shaaban et al., 2021). Уникальный набор терпеноидов часто является ключом к таксономии трибы. Считается, что среди химических соединений, образуемых каждым видом *Laurencia*, по крайней мере, одно является видоспецифичным (Fenical, Norris, 1975). Из представителей рода *Laurencia* также выделены фикоколлоиды, которые представляют собой агар и каррагинанподобные полисахариды (Bowker, Turvey, 1968; Mshigeni, Nzalalila, 1977; Hoppe, 1982; Zablackis, McDermid, 1988; Ghannam et al., 2018).

Триба Laurencieae — сложная в таксономическом, химическом и экологическом отношении группа, которая нуждается в ревизии (McDermid, 1998). Более 200 лет эти водоросли были предметом многочисленных исследований, которые привели к значительным изменениям в их систематике: выделены и описаны новые таксоны, разделены существующие роды, некоторые названия сведены в синонимы. Наиболее значимые преобразования, начавшиеся в конце XX — начале XXI века, связаны с применением в фикологических исследованиях методов молекулярно-генетической систематики. В настоящее время в трибе Laurencieae насчитывается 10 родов и 222 признанных вида (Guiry, Guiry, 2023): *Chondrophycus* (J. Tokida & Y. Saito) Garbary & J.T. Harper 1998 (14 видов), *Corynecladia* J. Agardh 1876 (3 вида), *Janczewskia* Solms-Laubach 1877 (8 видов), *Laurencia* J.V. Lamouroux 1813 (135 видов), *Laurenciella* V. Cassano, Gil-Rodríguez, Senties, Díaz-Larrea, M.C. Oliveira & M.T. Fujii 2012 (3 вида), *Ohelopapa* F. Rousseau, Martin-Lescanne, Payri & L. Le Gall 2017 (1 вид), *Osmundea* Stackhouse 1809 (24 вида), *Palisada* K.W. Nam 2007 (26 видов), *Rodriguezella* F. Schmitz 1895 (7 видов) и *Yuzurua* (K.W. Nam) Martin-Lescanne 2010 (2 вида).

История систематики трибы Laurencieae

Самый крупный род трибы — *Laurencia* описан Ламуру в 1813 г. (Lamouroux, 1813), в его состав вошли всего 8 видов. Родовое название исследователь дал в честь своего друга Луи Жана де ла Лоренси (Louis Jean de la Laurenciae), морского офицера и

любителя естественных наук. Первоначальное описание рода очень скудное, единственный важный признак — присутствие цистокарпов на концах ветвей и веточек. Незадолго до этого был описан род *Osmundea* с типовым видом *O. expansa* (Stackhouse, 1809), а немного позже — род *Pinnatifida* Stackhouse с типовым видом *P. vulgaris* (Stackhouse, 1816). Впоследствии оба названия были упразднены как поздний (*Pinnatifida*) и ранний, но отвергнутый (*Osmundea*) синонимы *Laurencia*. К концу XVIII века описаны еще два рода: *Janczewskia*, который объединил водоросли с маленькими бо-родавчатыми талломами, паразитирующими на близкородственных видах *Laurencia*, *Chondria* и *Osmundea*, и род *Rodriguezella* с прямостоячими слоевищами и многолетней цилиндрической базальной частью, ежегодно дающей хорошо развитые листовидные образования, в коровом слое которых развиваются тетраспорангии (Solms-Laubach, 1877; Rodríguez y Femenías, 1895).

С момента описания род *Laurencia* претерпел значительные преобразования. Таксономия рода в течение многих лет основывалась на внешней морфологии (Furnari, Serio, 1993), но уже в 1876 г. анатомические и морфологические исследования показали, что в его состав входят виды, обладающие значительными отличиями (Agardh, 1876). По характеру ветвления и типу таллома (плоский или цилиндрический) род было предложено разделить на четыре секции Filiformis, Papillosae, Obtusae и Pinnatifidae (Agardh, 1876). Типовым видом рода Шмитц (Schmitz, 1889) назначил *L. obtusa* (Hudson) J.V. Lamouroux 1813.

Ямада (Yamada, 1931) разделил род *Laurencia* на секции, отличные от секций Агарда (Agardh, 1876). В основу диагностических характеристик этих секций легли различия в форме клеток коры на поперечном срезе и присутствие или отсутствие линзовидных утолщений (рис. 1д) в клеточных стенках медуллярных клеток. В выделенную секцию Palisadae были помещены виды, почти всегда имеющие цилиндрические талломы и радиально вытянутые, палисадно расположенные на поперечных срезах коровые клетки. В секцию Pinnatifidae вошли виды с уплощенными талломами, не имеющие палисадно расположенных клеток и линзовидных утолщений в клеточных стенках медуллярных клеток. К секции Forsterianae отнесены виды с цилиндрическими или со слегка сжатыми

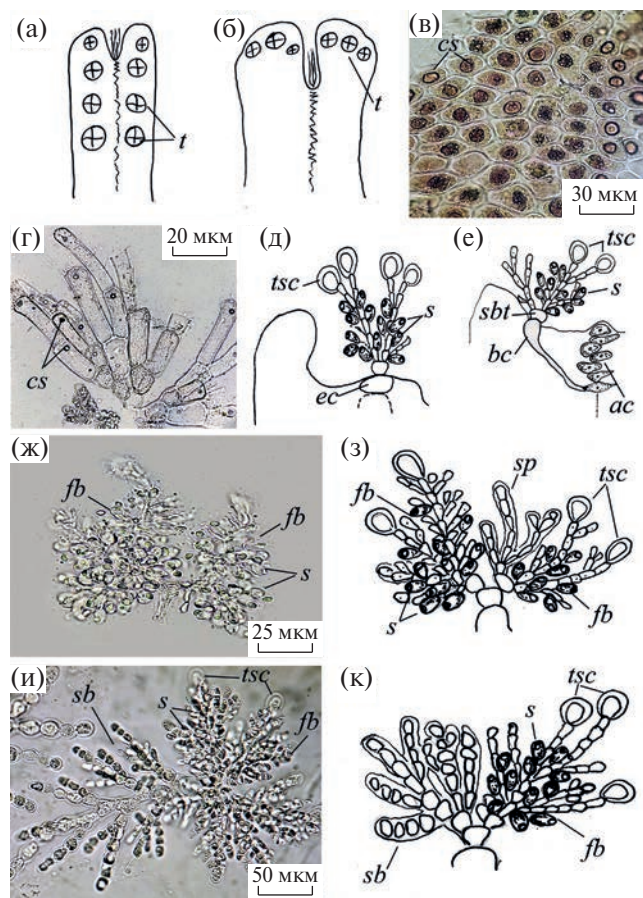


Рис. 2. Морфологические различия некоторых представителей трибы Laurenciae: схематический рисунок, показывающий параллельное (а) и перпендикулярное (б) расположение тетраспорангиев; “corps en serise” в клетках коры (в) и в трихобластах (г) у *L. nipponica*; схематический рисунок филламентного (д) и трихобластного (е) типов развития сперматангиев; сперматангиальные трихобласты *Chondrophycus* sp. (ж) и их схематический рисунок (з); сперматангиальные трихобласты *L. saito* (и) и их схематический рисунок (к). Условные обозначения: *ac* — осевые клетки, *bc* — базальная клетка трихобласта, *cs* — “corps en serise”, *ec* — эпидермальная клетка, *fb* — фертильная ветвь, *s* — сперматангии, *sb* — стерильная ветвь, *sp* — стерильная часть трихобласта, *sbc* — супрабазальная клетка трихобласта, *t* — тетраспорангий, *tsc* — терминальная стерильная клетка.

талломами без палисадных клеток, но имеющие в большом количестве линзовидные утолщения; и к секции Cartilagineae — виды с обоими типами талломов, без палисадно расположенных клеток, с очень редкими линзовидными утолщениями или без них. Для различия видов дополнительно использовали такие признаки, как выступающие клетки коры на терминальных концах веточек (рис. 1е), простые или сложные стихидиальные веточки (рис. 1ж), а также

наличие или отсутствие отчетливой главной оси, ветвление, текстура, цвет и др. (Yamada, 1931).

Ревизия секций Ямады, проведенная позднее, показала, что предложенная система не является совершенной, т.к. несмотря на общность основных признаков, положенных в основу объединения видов в секции, некоторые виды можно было разместить в других секциях (Saito, 1967). Например, у *L. pinnatifida* (Hudson) J.V. Lamouroux 1813, обладающего уплощенным талломом, характерным для секции Pinnatifidae, присутствуют линзовидные утолщения, типичные для представителей секции Forsterianae. Сайто также разделил виды из побережья Японии на 2 группы, отметив, что вторичные поровые связи между клетками коры (рис. 1з) могут иметь систематическое значение, и группа, не имеющая их, является более примитивной. Кроме того, тщательно изучив развитие тетраспорангиев *Laurencia*, он заключил, что тетраспорангии образуются абаксиально из молодой перицентральной клетки (рис. 1и) в апикальном углублении (Saito, 1967), а не из клеток коры, как считалось ранее (Kylin, 1923). Было установлено, что фертильная перицентральная клетка сначала отсекает инициальную клетку спорангия и покровную клетку, а затем, по мере роста тканей, перицентральной клеткой становится удлиненной и нитевидной (Saito, 1967). Сайто также выделил два типа расположения тетраспорангиев (рис. 2а, 2б): параллельно центральной оси (“parallel-type”) и перпендикулярно центральной оси (“right-type”) (Saito, 1967). На основании этих данных он предложил разделить род *Laurencia* на 2 подрода: *Laurencia*, для которого характерны наличие вторичных поровых связей в коровых клетках и параллельное расположение тетраспорангиев, и *Chondrophycus*, у которого отсутствуют вторичные поровые связи, а тетраспорангии расположены под прямым углом (перпендикулярно). Для разделения подродов на секции Сайто использовал систему Ямады (Yamada, 1931). В подрод *Laurencia* были включены секции Laurencia, Forsterianae и Pinnatifidae, в подрод *Chondrophycus* — секции Chondrophycus и Palisadae (Saito, 1967).

Дальнейшие исследования показали, что не все известные виды рода *Laurencia* подходят под эту систему (Saito, 1969). Шесть видов из побережья Калифорнии отличались уникальным

набором признаков — параллельным расположением тетраспорангиев, характерным для подрода *Laurencia*, и отсутствием вторичных поровых связей в коре, как у представителей подрода *Chondrophycus*. Кроме того, у этих видов обнаружены глубокие карманообразные боковые, а не верхушечные (как у *Laurencia* и *Chondrophycus*) зачатки сперматангиальных концептакулов, а инициальные клетки тетраспорангиев образуются адаксиально от периферической клетки, а не абаксиально. Было предложено объединить эти виды в отдельную группу *Spectabilis*, которая, по мнению Сайто, должна иметь статус подрода (Saito, 1969).

Спустя несколько лет из секции *Pinnatifidae* в подрode *Laurencia* для водорослей с уплощенными, ветвящимися в одной плоскости талломами была выделена новая секция *Planae*; у ее представителей тетраспорангии располагались адаксиально, а у водорослей секции *Pinnatifidae* — абаксиально (Saito, Womersley, 1974). В подрode *Chondrophycus* была установлена еще одна секция — *Articulatae*, которая объединила виды с членистыми цилиндрическими хрящеватыми талломами и линзовидными утолщениями в медуллярных клетках (Zhang, Xia, 1985).

Неоднократно подчеркивалось, что для видов подрода *Laurencia* характерна морфологическая и анатомическая изменчивость в зависимости от возраста и условий обитания, что делает их определение весьма затруднительным. Криб (Cribb, 1958) указывал на значительную внутривидовую изменчивость выступающих клеток коры, ветвления, наличия линзовидных утолщений в клетках сердцевин и вторичных поровых связей в коре. Он отверг большинство признаков, имеющих ограниченную таксономическую ценность, за исключением характера прикрепления таллома, размера и формы клеток коры. Другие исследователи (Saito, Womersley, 1974) также признали изменчивость линзовидных утолщений и заявили, что целесообразно выделять секцию *Forsterianae* по этой особенности. В результате для рода осталось очень мало синапоморфных диагностических признаков, которые можно было бы применить ко всем видам. МакДермид (McDermid, 1988) предположила, что наличие глобулярных включений (“*corps en serise*”) внутри клеток коры и в трихобластах (рис. 2в, 2г) может

быть таксономически ценным признаком. Эти включения наблюдаются, главным образом, у представителей подрода *Laurencia* (Bodard, 1968; Young et al., 1980; Saito, 1982; McDermid, 1988). Недостатком данного признака являлось то, что “*corps en serise*” не сохранялись в высушенных образцах (McDermid, 1988), а у некоторых экземпляров исчезали через несколько часов после сбора (собственное наблюдение).

В начале 1990-х гг. установлено, что происхождение и развитие сперматангиев и тетраспорангиев у *L. pinnatifida*, *L. osmundea* (S.G. Gmelin) Maggs & Hammersand 1993 и ряда других видов значительно отличается от такового у типового вида подрода *Laurencia* (*L. obtusa*) и у типового вида подрода *Chondrophycus* (*L. cartilaginea* Yamada 1931) (Nam et al., 1994). На основании этого предложено восстановить род *Osmundea* для водорослей, у которых сперматангиальные ветви развиваются непосредственно из апикальных и эпидермальных клеток по филаментному (рис. 2д), а не по трихобластному (рис. 2е) типу, как у *Laurencia* и *Chondrophycus*, и тетраспорангии образуются от случайных клеток коры (Nam et al., 1994). Название *Pinnatifida* не использовали в качестве родового, так как оно является поздним синонимом названия *Laurencia*.

Филогенетические связи комплекса *Laurencia* до 90-х годов XX века изучались в основном с точки зрения анатомии и развития. Применение морфологической кладистики для внутривидовой систематики *Laurencia* позволило пересмотреть структуру рода (Garbary, Harper, 1998). Подроды *Laurencia* и *Chondrophycus* были подняты до ранга рода, для них и рода *Osmundea* приведены расширенные описания, включавшие в качестве диагностических признаков наличие вторичных поровых связей и “*corps en serise*”. Род *Osmundea* характеризовался наличием двух периферических клеток в вегетативных осях, развитием сперматангиев по филаментному типу, образованием тетраспорангиев из случайных клеток наружного корового слоя и их параллельным расположением, а также отсутствием “*corps en serise*” в эпидермальных клетках. Род *Chondrophycus* объединил виды с двумя периферическими клетками, развитием сперматангиев по трихобластному типу, происхождением тетраспорангиев от периферических клеток и их расположением перпендикулярно

оси, отсутствием вторичных поровых связей между наружными кортикальными клетками у большинства видов, а также отсутствием “*corps en serise*”. Диагностическими признаками рода *Laurencia* стали 4 перицентральные клетки, наличие вторичных поровых связей в коре, развитие сперматангиев по трихобластному типу, происхождение тетраспорангиев от перицентральных клеток и их параллельное расположение, а также наличие “*corps en serise*” в эпидермальных клетках (Garbary, Harper, 1998).

Однако и эти диагностические признаки нуждались в дальнейшем пересмотре, так как внутри родов одновременно встречались пересекающиеся комбинации признаков, а именно, наличие или отсутствие вторичных поровых связей между эпидермальными клетками, оба типа расположения тетраспорангиев, наличие или отсутствие в коровых клетках “*corps en serise*” и, возможно, характер ветвления (Nam, Sohl, 1994; Nam, 1999).

На основании присутствия или отсутствия вторичных поровых связей, происхождения тетраспорангиев и количества стерильных перицентральных клеток в тетраспорангиальной оси было предложено разделить род *Chondrophycus* на 4 подрода (Nam, 1999): 1) *Chondrophycus* — его представители обладают основными признаками рода, тетраспорангии расположены перпендикулярно центральной оси (“right-type”); 2) *Kangjaewonia* — обладают основными признаками рода, тетраспорангии расположены параллельно центральной оси (“parallel-type”); 3) *Palisada* — обладают основными признаками рода, имеют одну стерильную перицентральною клетку в тетраспорангиальной оси (в отличие от представителей подродов *Chondrophycus* и *Kangjaewonia*, имеющих две клетки), тетраспорангии расположены перпендикулярно к центральной оси. Этот подрод предложено разделить на две секции: *Palisadae* (с палисадным рядом эпидермальных клеток в поперечном сечении) и *Papillosae* (нет палисадного ряда); 4) *Yuzurua* — имеют вторичные поровые связи между наружными клетками коры (в отличие от других представителей рода *Chondrophycus*) и одну стерильную перицентральною клетку в тетраспорангиальном осевом сегменте, тетраспорангии расположены перпендикулярно к центральной оси. Этот подрод также разделен на секции: *Yuzurua* (выступающие клетки коры около верхушек веточек отсутствуют) и *Parvipapillatae* (выступающие клетки коры присутствуют).

В 2006 г. на основании морфологического кладистического анализа показано, что роды *Chondrophycus* и *Laurencia* в понимании Нама (Nam, 1999) не являются монофилетичными. Один из видов рода *Laurencia* — *L. clavata* Sonder 1953 (эндемик Австралии) — был дистантен от всех других представителей рода и занимал базальное положение на филогенетическом дереве (Nam, Choi, 2001; Nam, 2006). Высказано предположение, что *L. clavata* может быть связующим видом между *Laurencia* и *Chondria*, поскольку имеет общие черты с представителями обоих родов (Nam, 2006). Предложено для этого вида восстановить род *Corynecladia*, для которого *C. clavata* (Sonder) J. Agardh является типовым видом (Agardh, 1876). В проведенном Намом (Nam, 1999) анализе представители рода *Chondrophycus* разделялись на две отчетливые морфологические группы: группа “*C. cartilaginea*” объединяла представителей подродов *Kangjaewonia* и *Chondrophycus*; группа “*C. palisada*” включала подроды *Yuzurua* и *Palisada*. Эти группы отличались друг от друга положением первой перицентральной клетки относительно трихобласта, наличием или отсутствием фертильности у вторых перицентральных клеток и количеством стерильных перицентральных клеток в тетраспорангиальной оси. Было предложено разделить род *Chondrophycus* на два рода: *Chondrophycus* и *Palisada* (Nam, 2006). К последнему были отнесены виды, у которых первая перицентральною клетка расположена под трихобластом, а не сбоку, и тетраспорангиальные оси с одной стерильной перицентральной клеткой, а не с двумя. К сожалению, название *Palisada* не было оформлено в соответствии с Кодексом номенклатуры и не сопровождалось латинским диагнозом (Nam, 2006). Это было сделано в следующем году (Nam, 2007).

Более поздние филогенетические исследования, проведенные на основании молекулярно-генетических данных, подтвердили самостоятельность рода *Osmundea* (Abe et al., 2006; Fujii et al., 2006; Martin-Lescanne et al., 2010). Роды *Laurencia* и *Palisada* (как *Chondrophycus*) были признаны неоднородными (Abe et al., 2006; Martin-Lescanne et al., 2010), а подрод *Yuzurua* (см. Nam, 1999) возведен в ранг рода (Martin-Lescanne et al., 2010). Из рода *Laurencia* был выделен род *Laurenciella* (см.: Cassano et al., 2012), по морфологическим признакам не отличимый от рода *Laurencia*; определить его родовую принадлежность можно только с помощью молекулярно-генетического

анализа. В 2017 г. *L. flexilis* Setchell 1926 выделен в самостоятельный монотипичный род — *Ohelopapa* (см. Rousseau et al., 2017). Этот род характеризуется четырьмя периферическими клетками в каждом вегетативном осевом сегменте, но в отличие от рода *Laurencia* у него отсутствуют “corps en serise” и вторичные поровые связи в коре.

В настоящее время все роды, образованные от рода *Laurencia* — *Chondrophycus*, *Osmundea*, *Yuzurua*, *Palisada*, *Corynecladia*, *Laurenciella* и *Ohelopapa*, объединяют в комплекс *Laurencia*, включающий около 200 видов. Диагностические признаки родов комплекса *Laurencia* в современной трактовке обобщены в табл. 1.

Род *Janczewskia* трибы Laurencieae в своей истории также подвергался таксономическим преобразованиям. До недавнего времени на основании развития выростов таллома его делили на секции *Eujanczewskia* (бородавчатый таллом без свободных выростов), *Heterojanczewskia* (бородавчатый таллом с простыми свободными выростами) и *Stipitijanczewskia* (с хорошо развитыми ветвящимися выростами без базального узелка “бородавки”) (Setchell, 1914; Chang, Xia, 1978). Недавно предложено секцию *Heterojanczewskia* повысить до родового уровня на основании того, что анатомическое строение и репродуктивные структуры представителей этой секции совпадают с признаками водоросли-хозяина из рода *Osmundea*. У тех и у других центральная вегетативная ось с двумя периферическими клетками, развитие сперматангиев по филаментному типу (обычно в апикальном урноподобном углублении), тетраспорангии образуются от случайных эпидермальных клеток, что отличает их от представителей *Eujanczewskia*, которые анатомически близки *Laurencia* (Nam, 2022a, 2022b).

*Современные проблемы
исследования лауренциевых водорослей
дальневосточных морей*

В морях Дальнего Востока России представители трибы Laurencieae немногочисленны. Здесь встречаются виды родов *Janczewskia* и *Laurencia* (Перестенко, 1994; Евсеева, 2007; Клочкова, Клочкова, 2018; Скрипцова, 2019; Kozhenkova, 2020). Из рода *Janczewskia* в дальневосточных морях зарегистрирован только вид *J. morimotoi* Solms-Laubach 1877, который

часто можно встретить на слоевищах *Laurencia nipponica* Yamada 1931. Из представителей рода *Laurencia* в разное время здесь отмечены *L. nipponica*, *L. pinnata* Yamada 1931, *L. saitoi* Perestenko 1980 (Перестенко, 1994), *L. okamurai* Yamada 1931 (Перестенко, 1968; Суховеева, 1969) и *L. glandulifera* (Kützinger) Kützinger 1849 (см. Nagai, 1941). Однако встречаемость двух последних видов в российских водах признана ошибочной (Перестенко, 1980; Saito, 1985).

Вид *L. nipponica*, описанный из побережья Японии (Yamada, 1931), проявляет все признаки, характерные для *Laurencia*, и его принадлежность к этому роду не вызывает сомнения. Однако для подтверждения сведений о распространении этого вида необходимо получить генетические данные для его российских популяций.

Вид *L. nipponica* массовый, образует плотные пояса на вертикальных стенках скал, небольшие самостоятельные поселения или смешанные заросли (Перестенко, 1980, 1994; Дзизюров и др., 2008; Белоус и др., 2013). На российском Дальнем Востоке *L. nipponica* в Японском море встречается в зал. Петра Великого (Перестенко, 1980, 1994; Коженкова, 2008; Белоус и др., 2013); в Охотском море — на южном и восточном побережье о-ва Сахалин (Tokida, 1954) и на Курильских островах (о-ва Кунашир и Итуруп) (Nagai, 1941). У берегов Приморья *L. nipponica* формирует две экологические формы: литоральную и сублиторальную. Сублиторальная форма входит в состав ассоциаций с доминированием *Sargassum*, *Phyllospadix* и *Zostera* и имеет типичную для вида морфологию (Перестенко, 1980). Литоральная форма образует характерную для открытых прибойных участков ассоциацию и отличается от сублиторальной формы дернинным ростом, меньшими размерами, хорошо выраженным осевым побегом, а также сильно укороченными и тесно сближенными ветвями; линзовидные утолщения отсутствуют или очень редки (Перестенко, 1980). Вопрос, является ли литоральная форма экоморфой, или ее специфическая морфология генетически детерминирована, нуждается в прояснении.

Остальные виды рода *Laurencia* достаточно редки и массовых поселений не образуют. Вид *L. saitoi* описан из побережья России (о-в Фурельма, зал. Петра Великого, Японское море) и от *L. nipponica* отличается отсутствием столонообразных выростов (ризомов) и линзовидных

Таблица 1. Диагностические признаки, используемые для идентификации родов комплекса *Laurencia*

Признаки	Род / типовой вид рода							
	<i>Chondrophycus</i> / <i>C. cartilagineus</i>	<i>Corynecledia</i> / <i>C. clavata</i>	<i>Laurencia</i> / <i>L. obtusa</i>	<i>Laurenciella</i> / <i>L. marilzae</i>	<i>Ohelopara</i> / <i>O. flexilis</i>	<i>Osmundea</i> / <i>O. osmundae</i>	<i>Palisada</i> / <i>P. robusta</i>	<i>Yuzurina</i> / <i>Y. poiteaui</i>
Количество ПК в осевом сегменте	2	4	4	4	4	2	2	2
Положение первой ПК относительно трихобласта	боковое	под БК трихобласта	под БК трихобласта	под БК трихобласта	нет данных	ПК по обе стороны от БК трихобласта	под БК трихобласта	нет данных
Вторичные поровые связи	- / + (только у <i>C. planiparvus</i>)	+	+	+	-	-	-/+ (только у <i>P. parvipapillata</i>)	+
“Corps en serise”	-	нет данных	+	+	-	-	-	-
Линзовидные утолщения	-/+	+	+/+	+/+	-	+/+	-	-
Выступающие клетки коры	+/+	нет данных	+/+	нет данных	-	нет данных	-/(только у <i>P. parvipapillata</i>)	нет данных
Палисадный ряд клеток	-	-	-	-	-	-	+	-
Тип развития сперматангиев	трихобластный	трихобластный	трихобластный	трихобластный	трихобластный	филаментный	трихобластный	трихобластный
Образование сперматангиальных ветвей	с 2-х сторон на СБК (остаются частично стерильными)	от одной из 2-х латералей на СБК	от одной из 2-х латералей на СБК	от одной из 2-х латералей на СБК	нет данных	от апикальных и эпидермальных клеток	от одной из 2-х латералей на СБК	нет данных
Происхождение тетраспорангиев	из дополнительных ПК	из определенных ПК	из определенных ПК	из определенных ПК	из определенных ПК	из случайных клеток коры	из 1 или 2-х ПК на тетраспорангиальной оси	нет данных
Расположение тетраспорангиев	ПР (ПАР только у <i>C. kanglaewonii</i>)	ПАР	ПАР	ПАР	нет данных	ПАР	ПР	ПР
Количество стерильных ПК в тетраспорангиальной оси	2	нет данных	2-3	нет данных	нет данных	нет данных	1	1
Наличие фертильности у вторых ПК	-	нет данных	-	нет данных	нет данных	нет данных	+	+
Количество ПК у прокарип-несущего сегмента	5	5	5	5	нет данных	5-6	4-5	5
Образование АК	задерживается	нет данных	нормальное	нет данных	нет данных	нормальное	нормальное	нет данных
Литература	Nam, 2011	Cassano et al., 2012	Nam, 2011	Cassano et al., 2012	Masuda et al., 1999, 2006	Nam, 1994; Nam et al., 2000	Nam, 2007, 2011	Martin-Lescanne et al., 2010; Senties et al., 2015

Примечание. “+” – признак присутствует, “-” – признак отсутствует, ПК – перичентральная клетка, АК – ауксиллярная клетка, СБК – супрабазальная клетка трихобласта, БК – базальная клетка, ПР – перпендикулярное расположение тетраспорангиев относительно оси, ПАР – параллельное расположение тетраспорангиев.

утолщений клеточных стенок в сердцевине (Перестенко, 1980). Набор диагностических признаков позволяет с уверенностью поместить этот вид в род *Laurencia* в современной трактовке. На российском Дальнем Востоке *L. saitoi* помимо зал. Петра Великого встречается у берегов среднего Приморья (Kozhenkova, 2020). Этот вид также распространен в Японии (Masuda, Abe, 1993) и Китае (Xia, 2011). Недавно в базах BOLDSystem (<http://www.boldsystems.org>) и GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov) размещены данные о нуклеотидных последовательностях *L. saitoi* из побережья Калифорнии (HQ544207; HQ544222, KM254876), которые расширили ареал вида. Поскольку типовым местообитанием вида является зал. Петра Великого, необходимо получение генетических данных топотипов для ответа на вопрос о распространении *L. saitoi* у берегов Северной Америки.

Наши недавние исследования живого и гербарного материала *L. pinnata* из разных бухт зал. Петра Великого позволили усомниться, что этот вид обитает в наших водах. На обследованных многочисленных живых образцах мы не обнаружили характерных для рода *Laurencia* “corps en serise” и вторичных поровых связей в коре. Особенности развития сперматангиев позволяют отнести наши образцы к роду *Chondrophycus* (рис. 2ж–к). До получения генетических данных и данных о развитии и расположении тетраспорангиев мы воздерживаемся от публикации этой находки. В настоящее время встречаемость *L. pinnata* в дальневосточных морях остается под вопросом.

Таким образом, встречаемость и видовая принадлежность представителей трибы Laurenciæae в дальневосточных морях России нуждаются в уточнении с использованием морфологических и молекулярно-генетических методов.

СЛОВАРЬ

Вторичные поровые связи (“secondary pit connection”) — клеточные соединения, которые образуются между не родственными клетками. У рода *Laurencia* клеточные соединения хорошо заметны в веточках на продольном срезе и даже с поверхности таллома, но очень трудно различимы в главных ветвях (рис. 1з).

Выступающие клетки коры (“projecting cells”) — прозрачные выступающие над поверхностью клетки на верхушках конечных веточек (рис. 1е).

“Corps en serise” (или “cherry bodies” по: Feldmann, Feldmann, 1950) — внутриклеточные светопреломляющие глобулярные включения в клетках коры и в трихобластах (рис. 2в, 2г). Встречаются только у родов *Laurencia* и *Laurenciella*.

Линзовидные утолщения — двояковыпуклые светопреломляющие утолщения в клеточных стенках медуллярных клеток; обычно обильны в разветвлениях таллома и у основания цистокарпа (рис. 1д).

Параллельный тип расположения тетраспорангиев (“parallel-type”) — тетраспорангии формируются параллельно центральной оси (рис. 2а).

Перпендикулярный тип расположения тетраспорангиев (“right angle-type”) — тетраспорангии формируются под прямым углом к центральной оси (рис. 2б).

Стихии — вздутые специализированные ветви, в которых развиваются органы бесполого (тетраспорангиальные стихии) или полового (сперматангиальные стихии) размножения (рис. 1ж).

Трихобластный тип развития сперматангиальных ветвей (“trichoblast type”) — сперматангиальные ветви развиваются от периферических клеток (у всех представителей комплекса *Laurencia*, кроме *Osmundea* spp.) (рис. 2е).

Трихобласты — однорядные, неразветвленные или разветвленные, бесцветные или слабоокрашенные нити ограниченного роста. Различают стерильные (рис. 1в, 1г) и фертильные трихобласты; на последних образуются сперматангии (рис. 2г–к).

Филаментный тип развития сперматангиальных ветвей (“filament type”) — сперматангиальные ветви развиваются от апикальных и эпидермальных клеток (только у *Osmundea* spp.) (рис. 2д).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоус О.С., Титлянова Т.В., Титлянов Э.А. Морские растения бухты Троицы и смежных акваторий (залив Петра Великого, Японское море). Владивосток: Дальнаука. 2013.
- Дзизюров В.Д., Кулепанов В.Н., Шапошникова Т.В. и др. Атлас массовых видов водорослей и морских трав российского Дальнего Востока. Владивосток: ТИНРО-Центр. 2008.
- Евсеева Н.В. Макрофитобентос прибрежной зоны южных Курильских островов // Тр. СахНИРО. 2007. Т. 9. С. 125–145.
- Клочкова Н.Г., Клочкова Т.А. Ревизия видового состава морской альгофлоры восточного Сахалина и дополнения к ней // Вестн. КамчатГТУ. 2018. Т. 45. С. 80–97.
- Коженкова С.И. Ретроспективный анализ морской флоры залива Восток Японского моря // Биол. моря. 2008. Т. 34. С. 159–174.
- Перестенко Л.П. Водоросли залива Посыета (Японское море). 1 // Новости сист. низш. раст. 1968. С. 48–53.
- Перестенко Л.П. Водоросли залива Петра Великого. Л.: Наука. 1980.
- Перестенко Л.П. Красные водоросли дальневосточных морей России. СПб.: Ольга. 1994.
- Скрипцова А.В. Водоросли-макрофиты залива Петра Великого Японского моря // Биота и среда заповед. территорий. 2019. Т. 3. С. 14–57.
- Суховеева М.В. Состояние запасов, распределение ламинарии и некоторых других водорослей у берегов Приморья. Владивосток. 1969.
- Титлянов Э.А., Титлянова Т.В. Морские растения стран Азиатско-Тихоокеанского региона, их использование и культивирование. Владивосток: Дальнаука. 2012.
- Abbott I.A. Limu: An ethnobotanical study of some Hawaiian seaweeds. Kauai, Hawaii: Pac. Trop. Bot. Garden. 1984. 3rd ed.
- Abe T., Kurihara A., Kawaguchi S. et al. Preliminary report on the molecular phylogeny of the *Laurencia* complex (Rhodomelaceae) // Coast. Mar. Sci. 2006. V. 30. P. 209–213.
- Agardh J.G. Species genera et ordines algarum, seu descriptiones succinctae specierum, generum et ordinum, quibus algarum regnum constituitur, Volumen tertium: De Florideis curae posteriors. Epicrisis systematis Floridearum. 1876.
- Al-Enazzi N.M., Awaad A.S., Zain M.E., Alqasoumi S.I. Antimicrobial, antioxidant and anticancer activities of *Laurencia catarinensis*, *Laurencia majuscula* and *Padina pavonica* extracts // Saudi Pharm. J. 2018. V. 26. P. 44–52.
- Bodard M. L'infrastructure des "corps en serise" des *Laurencia* (Rhodomelacées, Ceramiales) // C. R. Acad. Sci. Paris, Ser. 1968. V. 266. P. 2393–2396. doi.org/10.1016/j.jpsps.2017.11.001
- Bowker D.M., Turvey J.R. Water-soluble polysaccharides of the red alga *Laurencia pinnatifida*. Part II. Methylation analysis of the galactan sulphate // J. Chem. Soc. 1968. P. 989–992. doi.org/10.1039/J39680000989
- Cassano V., Oliveira M.C., Gil-Rodríguez M.C. et al. Molecular support for the establishment of the new genus *Laurenciella* within the *Laurencia* complex (Ceramiales, Rhodophyta) // Bot. Mar. 2012. V. 55. P. 349–357. doi.org/10.1515/bot-2012-0133
- Chang C.F., Xia B.M. Studies on the parasitic red algae of China // Stud. Mar. Sin. 1978. V. 14. P. 119–127.
- Cribb A.B. Records of marine algae from southeastern Queensland, III. *Laurencia* Lamx. // Univ. Queensland Pap., Dept. Bot. 1958. V. 3. P. 159–191.
- Ericson K.L. Constituents of *Laurencia* / Marine natural products. New York: Acad. Press. 1983. V. 5. P. 131–257.
- Feldmann J., Feldmann G. Les "corps en serise" du *Laurencia obtusa* (Huds.) // Lamour. 1950. P. 1335–1337.
- Fenical W. Halogenation in the Rhodophyta // J. Phycol. 1975. V. 11. P. 245–259. doi.org/10.1111/j.1529-8817.1975.tb02775.x
- Fenical W., Norris J.N. Chemotaxonomy in marine algae: Chemical separation of some *Laurencia* species (Rhodophyta) from the Gulf of California // J. Phycol. 1975. V. 11. P. 104–108. doi.org/10.1111/j.1529-8817.1975.tb02755.x
- Fujii M.T., Guimaraes S.M.P.B., Gurgel C.F.D., Fredericq S. Characterisation and phylogenetic affinities of the alga *Chondrophycus flagelliferus* (Rhodomelaceae, Ceramiales) from Brazil on the basis of morphological and molecular evidence // Phycologia. 2006. V. 45. P. 432–441. doi.org/10.2216/04-33.1
- Furnari G., Serio D. The reproductive structures of the Mediterranean alga *Laurencia pelagosae* (Ceramiales, Rhodophyta) // Eur. J. Phycol. 1993. V. 28. P. 141–143. doi.org/10.1080/09670269300650221
- Garbary D.J., Harper J.T. A phylogenetic analysis of the *Laurencia* complex (Rhodomelaceae) of the red algae // Cryptogamie, Algologie. 1998. V. 19. P. 185–200.
- Ghannam A., Murad H., Jazgara M. et al. Isolation, structural characterization, and antiproliferative activity of phycocolloids from the red seaweed *Laurencia papillosa* on MCF-7 human breast cancer cells // Int. J. Biol. Macromolecules. 2018. V. 108. P. 916–926. doi.org/10.1016/j.ijbiomac.2017.11.001

- Guiry M.D., Guiry G.M. AlgaeBase, World-wide electronic publication. National University of Ireland, Galway. 2023. <http://www.algaebase.org>. Cited June, 2023.
- Hay M.E. The functional morphology of turf-forming seaweeds: Persistence in stressful marine habitats // Ecology. 1981. V. 62. P. 739–750. doi.org/10.2307/1937742
- Hoppe H.A. Marine algae as raw material, Marine algae: A survey of research and utilization. Hamburg: Cram, de Gruyter. 1969. P. 126–287.
- Hoppe H.A. Marine algae: Their products and constituents, Marine algae in pharmaceutical science. New York: Walter de Gruyter. 1982. P. 3–48.
- Howard B.M., Fenical W. Obtusadiol, a unique bromoditerpenoid from the marine red alga *Laurencia obtusa* // Tetrahedron Lett. 1978. V. 19. P. 2453–2456.
- Kozhenkova S.I. Checklist of marine benthic algae from the Russian continental coast of the Sea of Japan // Phytotaxa. V. 437. P. 177–205. doi.org/10.11646/phytotaxa.437.4.1
- Kurihara H. Biologically active compounds obtained from macroalgae collected in Hokkaido, Japan // Abstr. 19th Int. Seaweed Symp. Kobe. 2007. P. 56.
- Kylin H. Studien über die Entwicklungsgeschichte der Florideen. Kongliga Svenska Vetenskaps – Akademiens Handlingar // Ny Följd. 1923. V. 63. P. 1–39.
- Lajili S., Azouaou S.A., Turki M. et al. Anti-inflammatory, analgesic activities and gastro-protective effects of the phenolic contents of the red alga, *Laurencia obtusa* // Eur. J. Integr. Med. 2016. V. 8. P. 298–306. doi.org/10.1016/j.eujim.2015.12.006
- Lamoureux J.V. Essai sur le genres de la famille des thalassiphytes non articulés. Paris, Belin. 1813.
- Manilal A., Sujith S., Sabarathnam B. et al. Biological activity of the red alga *Laurencia brandenii* // Acta Bot. Croat. 2011. V. 70. P. 81–90. doi.org/10.2478/v10184-010-0001-x
- Martin-Lescanne J., Rousseau F., De Reviers B. et al. Phylogenetic analyses of the *Laurencia* complex (Rhodomelaceae, Ceramiales) support recognition of five genera: *Chondrophycus*, *Laurencia*, *Osmundea*, *Palisada* and *Yuzurua* stat. nov. // Europ. J. Phycol. 2010. V. 45. P. 51–61. doi.org/10.1080/09670260903314292
- Masuda M., Abe T. The occurrence of *Laurencia saitoi* Perestenko (*L. obtusa* auct. japon.) (Ceramiales, Rhodophyta) in Japan // Jpn. J. Phycol. 1993. V. 41. P. 7–18.
- Masuda M., Abe T., Kawaguchi S., Phang S.M. Taxonomic Notes on Marine Algae from Malaysia I. Six Species of Rhodophyceae // Bot. Mar. 1999. V. 42. P. 449–458. doi.org/10.1515/BOT.1999.052
- Masuda M., Tani M., Kurihara A. New records of three marine red algae from Japan // Phycol. Res. 2006. V. 54. P. 244–254. doi.org/10.1111/j.1440-1835.2006.00433.x
- McDermid K.J. Laurencia from the Hawaiian Islands: key, annotated list and distribution of the species / Taxonomy of Economic Seaweeds. II, Abbott, I.A., Ed., La Jolla: California Sea Grant College, University of California. 1988. P. 231–247.
- Mshigeni K.E., Nzalalila E.V. Contributions on the content and nature of the phycocolloid from *Laurencia papillosa* (Forssk.) Greville (Rhodophyta, Ceramiales) // Bot. Mar. 1977. V. 20. P. 443–447. doi.org/10.1515/botm.1977.20.7.443
- Nagai M. Marine algae of the Kurile Islands. II // J. Fac. Agric. 1941. V. 46. P. 139–310.
- Nam K.W. Morphology of *Chondrophycus undulata* and *C. parvipapillata* and its implications form the taxonomy of the *Laurencia* (Ceramiales, Rhodophyta) complex // Eur. J. Phycol. 1999. V. 34. P. 455–468. doi.org/10.1080/09541449910001718811
- Nam K.W. Phylogenetic re-evaluation of the *Laurencia* complex (Rhodophyta) with a description of *L. succulenta* sp. nov. from Korea // J. Appl. Phycol. 2006. V. 18. P. 679–697. doi.org/10.1007/s10811-006-9073-3
- Nam K.W. Validation of the generic name *Palisada* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) // Algae. 2007. V. 22. P. 53–55. doi.org/10.4490/algae.2007.22.2.053
- Nam K.W. Rhodophyta: Florideophyceae: Ceramiales: Rhodomelaceae: Laurencia, Chondrophycus, Palisada, Chondria, vol. 4 of Algal flora of Korea. Incheon: National Institute of Biological Resources. 2011.
- Nam K.W. *Heterojanczewskia* stat. nov. with an emendation of generic delineation of *Janczewskia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) // Korean J. Environ. Biol. 2022a. V. 40. P. 301–306. doi.org/10.11626/KJEB.2022.40.3.301
- Nam K.W. Validation of the generic name *Heterojanczewskia* (Rhodomelaceae, Rhodophyta) // Noulae Algarum. 2022b. V. 262.
- Nam K.W., Sohn C.H. *Laurencia kangjaewonii* sp. nov. (Ceramiales, Rhodophyta) from Korea // Phycologia. 1994. V. 33. P. 397–403. doi.org/10.2216/i0031-8884-33-6-397.1
- Nam K.W., Maggs C.A., Garbary D.J. Resurrection of the genus *Osmundea* with an emendation of the generic delineation of *Laurencia* (Ceramiales, Rhodophyta) // Phycologia. 1994. V. 33. P. 384395. doi.org/10.2216/i0031-8884-33-5-384.1
- Nam K.W., Choi H.G. Morphology of *Laurencia clavata* and *L. elata* (Ceramiales, Rhodophyta) in relation to generic circumscription in the *Laurencia* complex // Eur. J. Phycol. 2001. V. 36. P. 285–294. doi.org/10.1080/09670260110001735448
- Nam K.W., Choi H.G., Lee S. et al. Vegetative and reproductive development of *Laurencia venusta* (Ceramiales, Rhodophyta) // Cryptogamie, Algologie. 2000. V. 21. P. 97–110. doi.org/10.1016/S0181-1568(00)00109-4
- Rodríguez y Femenías J.J. Datos algológicas IV. Nuevas Florideas, Anales de la Sociedad Española de Historia Natural. 1895. V. 24. P. 155–162.
- Rousseau F., Gey D., Kurihara A. et al. Molecular phylogenies support taxonomic revision of three species of *Laurencia*

- (Rhodomelaceae, Rhodophyta), with the description of a new genus // Eur. J. Taxon. 2017. V. 269. P. 1–19. doi.org/10.5852/ejt.2017.269
- Saito Y. Studies on Japanese species of *Laurencia*, with special reference to their comparative morphology / Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University. 1967. V. 15. P. 1–81.
- Saito Y. On morphological distinction of some species of Pacific North American *Laurencia* // Phycologia. 1969. V. 8. P. 85–90. doi.org/10.2216/i0031-8884-8-2-85.1
- Saito Y. Morphology and infrageneric position of three British species of *Laurencia* (Ceramiales, Rhodophyta) // Phycologia. 1982. V. 21. P. 299–306.
- Saito Y. So-called *Laurencia glandulifera* in Japan and *L. nipponica* (Rhodophyceae-Rhodomelaceae) // Jap. J. Phycol. 1985. V. 33. P. 167–171.
- Saito Y., Womersley H.B.S. The Southern Australian Species of *Laurencia* (Ceramiales: Rhodophyta) // Aust. J. Bot. 1974. V. 22. P. 815–874. doi.org/10.1071/BT9740815
- Sentíes A., Wynne M.J., Cassano V. et al. *Yuzurua iridescens* (M.J. Wynne & D.L. Ballantine) comb. nov. (Ceramiales, Rhodophyta) from the Caribbean Sea: morphological and molecular evidence // Braz. J. Bot. 2015. V. 38. P. 605–613. doi.org/10.1007/s40415-015-0154-x
- Schmitz F. Systematische Übersicht der bisher bekannten Gattungen der Florideen / Flora oder Allgemeine botanischer Zeitung. 1889. V. 72. P. 435–456.
- Setchell W.A. Parasitic Florideae, I. University of California Publications in Botany. 1914. V. 6.
- Shaaban M., Abou-El-Wafa G.S.E., Golz C., Laatsch H. New Haloterpenes from the Marine Red Alga *Laurencia papillosa*: Structure Elucidation and Biological Activity // Mar. Drugs. 2021. V. 19. doi.org/10.3390/md19010035
- Solms-Laubach H. Note sur *Janczewskia*, nouvelle Floridée parasite du *Chondria obtusa*, Mémoires de la Société Nationale des Sciences Naturelles et Mathématiques de Cherbourg. 1877. V. 21. P. 209–224.
- Stackhouse J. Tentamen marino-cryptogamicum, ordinem novum; in genera et species distributum / Classe XXIVta Linnaei sistens. Mémoires de la Société Imperiale des Naturalistes de Moscou. 1809. V. 2. P. 50–97.
- Stackhouse J. Nereis Britannica Editio altera, Nova addita classification cryptogamiarum [sic] respect generis Fuci. Oxford: S. Collingwood. 1816.
- Tokida J. The marine algae of Southern Saghalien / Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University. 1954. V. 2. P. 1–264.
- Tseng C.K. Marine algae of Hong Kong, IV. The genus *Laurencia* // Pap. Michigan Acad. Sci., Arts and Letters. 1943. V. 28. P. 185–208.
- Vairappan C.S. Potent antibacterial activity of galogenated metabolites from Malaysian red algae, *Laurencia majuscula* (Rhodomelaceae, Ceramiales) // Biomol. Eng. 2003. V. 20. № 4–6. P. 255–259. doi.org/10.1016/S1389-0344(03)00067-4
- Womersley H.B.S. The marine benthic flora of southern Australia – Part IIID Ceramiales – Delesseriaceae, Sarcoceniaceae, Rhodomelaceae, Canberra & Adelaide: Australian Biological Resources Study & State Herbarium of South Australia. 2003.
- Xia B. Flora algarum marinarum sinicarum, Tomus II. Rhodophyta. № VII Ceramiales Rhodomelaceae. Science Press. Beijing. 2011.
- Yamada Y. Notes on *Laurencia*, with special reference to the Japanese species // Univ. Calif. Publ. Bot. 1931. V. 16. P. 185–310.
- Young D.N., Howard B.M., Fenical W. Subcellular localization of brominated secondary metabolites in the red algae *Laurencia snyderae* // J. Phycol. 1980. V. 16. P. 182–185. doi.org/10.1111/j.1529-8817.1980.tb03016.x
- Zabackis E.K., McDermid K.J. Agar from a species of *Laurencia*, a red seaweed from the Hawaiian islands, in Taxonomy of Economic Seaweeds. II. La Jolla: California Sea Grant College, Univ. of California. 1988. P. 253–256.
- Zanaveld J.S. The utilization of marine algae in tropical South and East Asia // Econ. Bot. 1959. V. 13. P. 89–131. doi.org/10.1007/BF02859244
- Zhang J., Xia B. Studies on the genus *Laurencia* of the Xisha Islands, Guangdong Province, China // Stud. Mar. Sin. 1985. V. 24. P. 51–68.

The Systematic History of the Tribe Laurencieae (Ceramiales, Rhodophyta) and the problems in studying representatives of this Taxon in the Far Eastern Seas of Russia

O. S. Belous^a, A. V. Skriptsova^a

^aZhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia

A history of the taxonomy of the tribe Laurencieae is given in this brief review. The taxonomic revisions that have occurred over the past 200 years are analyzed, and a current view on the species diversity of the tribe and its genera is presented. The problems in identification of the tribe's representatives in the Far Eastern seas of Russia are revealed, and molecular genetic methods are required to solve them.

Keywords: tribe Laurencieae, *Laurencia*, red algae, taxonomy, Far Eastern seas of Russia

УДК [593.12:574.587] (265.54)

ПЕРВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ БЕНТОСНЫХ МЯГКОРАКОВИННЫХ ФОРАМИНИФЕР И ГРОМИИД (PROTOZOA) В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ЯПОНСКОГО МОРЯ

© 2024 г. Н. Г. Сергеева¹, * (ORCID: 0000-0002-3984-0918),
О. В. Аникеева¹ (ORCID: 0000-0003-4497-1901)

¹Институт биологии южных морей им. А.О. Ковалевского (ИнБЮМ) РАН,
Севастополь 299011, Россия
*e-mail: nserg05@mail.ru

Поступила в редакцию 23.07.2022 г.

После доработки 11.05.2023 г.

Принята к публикации 08.06.2023 г.

У берегов Приморского края (северо-западная часть Японского моря, глубина 0.3–86.0 м) были исследованы таксономический и количественный составы мейобентоса с акцентом на фораминифер и громиид. Для этого района Protozoa впервые оценены как компонент сообществ мейобентоса. Простейшие представлены четырьмя морфо-экологическими группами: Ciliophora (свободноподвижные и эпибионтные), Foraminifera в твердых и Foraminifera в мягких раковинах и Cercozoa (класс Gromiidea). Общая численность мейобентоса варьировала от 32.5 тыс. до 2107.5 тыс. экз./м², Protozoa — от полного отсутствия (ст. 62) до 155 тыс. экз./м². Среди простейших доминировали фораминиферы в мягких раковинах (МРФ) и громииды (ГР). В зал. Петра Великого на отдельных станциях ГР составляли до 51–85% обилия всех простейших, на других преобладали МРФ, доля которых достигала 93–100%. Наиболее многочисленны фораминиферы с твердой раковиной (ТРФ) и инфузории (ИНФ) были в зал. Владимира и на отдельных станциях у восточных берегов Приморского края. Приведены краткие диагнозы с иллюстрациями 45 представителей МРФ, относящихся к семействам Allogromiidae и Saccamminidae, 22 из них определены до вида или рода, а 23 морфотипа — до уровня семейства. Фауна громиид представлена шестью морфотипами.

Ключевые слова: мейобентос, фораминиферы с мягкими раковинами, громии, таксономический состав, Японское море

DOI: 10.31857/S0134347524020029

Одноклеточные гетеротрофные организмы Protozoa — это постоянный компонент морских донных сообществ (Sergeeva et al., 2015, 2023; Sergeeva, 2019, 2022; Ürkmez et al., 2017). Их экологическая роль как передаточного звена бактериальной и водорослевой продукции на следующие трофические уровни в донных экосистемах водоемов огромна.

Известно, что бентосные простейшие всеядны, они питаются мелкими бактериями, водорослями, пылью наземных растений, гифами и конидиями морских мицелиальных грибов, простейшими и многоклеточными беспозвоночными. В свою очередь, сами простейшие служат

важным источником пищи для многих донных беспозвоночных в разных средах обитания.

При исследовании бентосных сообществ Protozoa уделялось мало внимания — их роль в донных экосистемах недооценена. Однако, учитывая большое разнообразие и высокие количественные показатели бентосных простейших в составе мейобентоса, а также широкий спектр их питания, закономерно предположить, что их значимость в круговороте органических веществ в донных морских экосистемах велика.

Мейобентос дальневосточных морей России хорошо изучен в разных аспектах: таксономический

состав, обилие, сезонная динамика и распределение, а также развитие в условиях марикультуры и антропогенного загрязнения. Результаты исследований представлены в многочисленных публикациях (Гальцова, Павлюк, 1987, 2000; Павлюк и др., 2001, 2003, 2005; Павлюк, Требухова, 2004; Фадеева, 2005). Однако эти работы акцентированы на многоклеточных донных эукариотах и доминирующей группе сообществ — свободноживущих нематодах. Из простейших в качестве компонента мейобентоса учитывались только фораминиферы, обладавшие жесткой однокамерной или многокамерной раковиной (Преображенская, Тарасова, 1990; Тарасова, Преображенская, 2000, 2007; Тарасова и др., 2016; Tarasova et al., 2012).

В составе типа Foraminifera выделяют группу фораминифер с твердыми (кальцинированными или песчанистыми) раковинами (ТРФ) и фораминифер с мягкой гибкой раковиной (МРФ) из органического материала (Gooday, Pawlowski, 2004; Sabbatini et al., 2013; Henderson, 2023). Мягкие органические стенки раковин могут быть агглютинированы мельчайшими минеральными и детритными частицами (отряд *Astrorhizida*, семейства *Saccamminidae* и *Psammosphaeridae*). В основном это однокамерные раковины, за небольшим исключением среди представителей отряда *Allogromiida*.

Громииды — простейшие размером от нескольких десятков микрометров до нескольких сантиметров, имеют мягкую прозрачную оболочку, хорошо развитую ротовую капсулу и внутреннюю полость, заполненную гранулами отходов жизнедеятельности — стеркоматами. Представлены единственным родом *Gromia* в составе класса *Gromiidea* (громииды) типа *Cergozoa*.

Результаты детальных исследований видового разнообразия ТРФ описаны Т.Г. Лукиной и Т.С. Тарасовой (2013) в “Списке свободноживущих беспозвоночных дальневосточных морей России”, в который включены 217 видов фораминифер. В списке указан и представитель МРФ *Allogromia* sp. из семейства *Allogromiidae*, как впервые найденный в Беринговом море, а также в районе Южных Курильских о-вов и у северо-восточных берегов о-ва Сахалин.

Значительным дополнением к знаниям о фауне МРФ морей Дальнего Востока России стали

результаты исследования бентосных фораминифер района впадины Дерюгина (Охотское море). Список фораминифер Охотского моря включает 15 видов МРФ и 78 видов ТРФ (Tarasova et al., 2016). В числе первых указаны неописанные виды родов *Nodellum* и *Micrometula*, присутствовавшие также в наших сборах на северо-западе Японского моря.

Трудности разработки систематики МРФ объясняются недостаточной изученностью видового разнообразия этой группы простейших в морях и океанах. Исследователи широко используют классификацию, построенную на основе морфо-анатомических особенностей (Loeblich, Tappan, 1987). Применение молекулярных методов (Pawlowski et al., 1994; Pawlowski, 2000; Gooday, Pawlowski, 2004; Gooday et al., 2011) для уточнения видовой принадлежности ряда форм послужило основанием для ревизии некоторых видов и изменения их систематического статуса (Pawlowski et al., 1999). Однако такие исследования не всегда возможны, и изучение видового разнообразия МРФ разных водоемов, описание новых видов и установление положения таксонов в системе данной группы простейших по-прежнему основывается на морфо-анатомических признаках. В данной работе мы следуем общепринятой международной систематике морских организмов WoRMS (Hayward et al., 2023).

Цели данного исследования — предоставить предварительную информацию о пространственном распределении и многообразии громиид и однокамерных фораминифер с мягкой раковиной в исследованном районе северо-западной части Японского моря, оценить обилие и долю (по численности) этих простейших в структуре мейобентосных сообществ, а также привести краткое описание каждого из встречаемых морфотипов, по возможности идентифицировав их до рода и проиллюстрировав.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили сборы донных осадков, выполненные в ходе рейса 64 НИС “Академик Опарин” (17.06–08.07.2021 г.). Донные осадки были отобраны на 17 станциях (34 пробы) от зал. Петра Великого, вдоль побережья Приморского края до зал. Владимира и

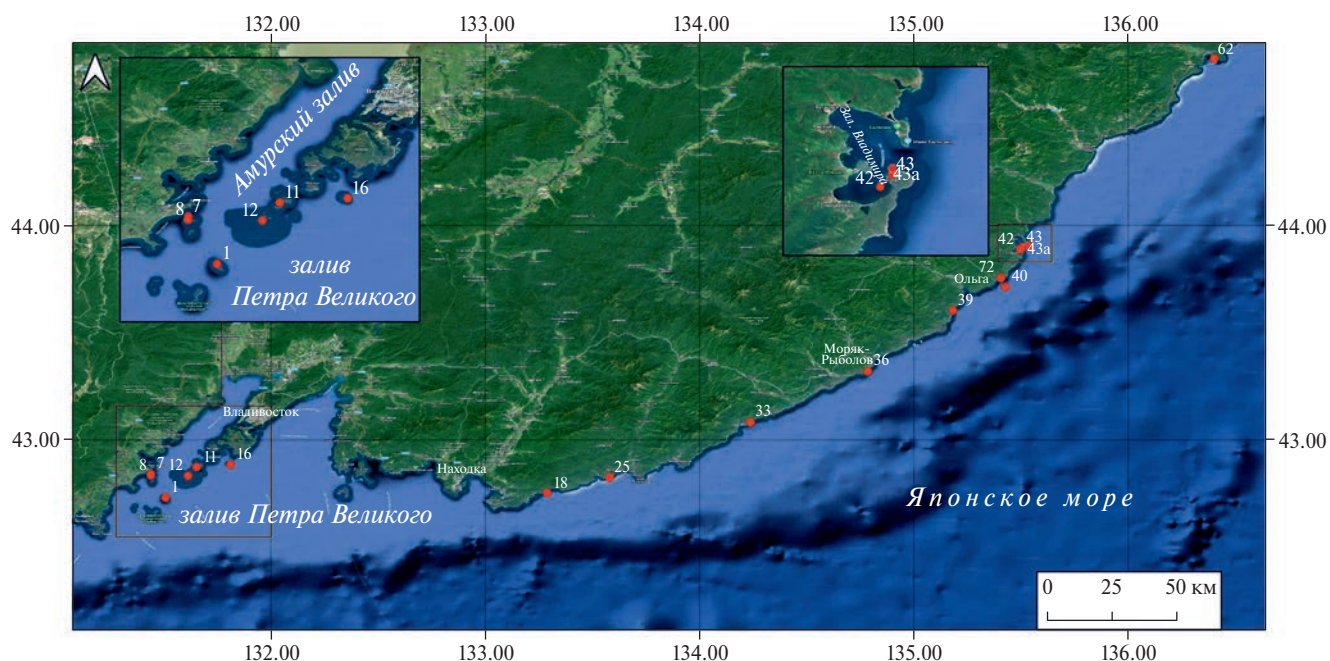


Рис. 1. Расположение станций отбора донных осадков в районе исследований в северо-западной части Японского моря.

далее в диапазоне глубин от 0.3 до 86.0 м (рис. 1, табл. 1). На мелководных станциях водолазы в двух повторностях трубками площадью 10 см² вырезали колонки донных осадков высотой 5 см. На значительной глубине такие же колонки грунта получали с поверхности монолитов донных отложений, принесенных на борт НИС дночерпателем Ван Вина.

Донные осадки на борту фиксировали 75% этанолом, обрабатывали и анализировали образцы грунта в лаборатории Института биологии южных морей РАН (г. Севастополь). Пробы первой серии промывали через геологические сита, верхнее из которых имело диаметр ячеей 1 мм, нижнее — 63 мкм, для промывания второй серии проб использовали нижнее сито с диаметром ячеей 32 мкм. Достоверных различий в результатах анализа фауны первой и второй серии проб не обнаружено. Промытые и сконцентрированные на ситах с разным диаметром ячеей осадки отдельно окрашивали раствором бенгальской розы (1 г/л) в диапазоне времени от 4 ч до 1 сут. Детальный микроскопический анализ и количественный учет мейофауны был выполнен с помощью бинокля МСП-2, микроскопов Olympus CX41, Nikon и Микмед-6, оснащенных фотокамерами, сопряженными с ПК.

Для идентификации вида или морфовида/морфотипа, а также дальнейшего хранения материала препараты МРФ и ГР заключали в глицерин с небольшим количеством воды и специальными сферическими гранулами "slide-beads", позволяющими сохранить форму органической стенки раковины. При описании видов и морфотипов использовали коэффициент С — соотношение средних значений длины и ширины раковины.

Полученные образцы видов и морфотипов МРФ и ГР из северо-западной части Японского моря переданы в коллекцию ИнБЮМ РАН. Каждому коллекционному образцу присвоен номер с символом "J", указывающим, что данный представитель найден в Японском море (Sea of Japan).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Бентосные простейшие как компонент мейобентоса Японского моря

В сообществах мейобентоса исследованного района шельфа Японского моря были определены представители 20 крупных таксонов Metazoa: Polychaeta, Echiura (*incertae sedis*), Xenacoelomorpha, Oligochaeta, Nemertea, Kinorhyncha, Gastrotricha, Tardigrada, Arthropoda (Harpacticoida, Amphipoda, Isopoda, Cumacea, Decapoda, Ostracoda, Cirripedia

Таблица 1. Характеристика станций отбора проб в Японском море (НИС “Академик Опарин”, 17.06–08.07.2021 г.)

№ станции	Координаты	Глубина, м	Донные осадки
1	42°43.865 N, 131°30.445 E	13	Заиленный мелкозернистый песок
7	42°50.5 N, 131°26.4 E	22.1	Пелитовый плотный ил со слюдяными пластинками, на поверхности пушистый детрит
8	42°50.077 N, 131°26.355 E	8	Среднезернистый песок, раковины мертвых фораминифер
11	42°52.471 N, 131°39.202 E	6	Плотный ил, песок мелкозернистый
12	42°49.981 N, 131°36.779 E	22	Плотный ил, песок, мелкозернистый, раковины мертвых фораминифер, желтые кристаллы минералов
16	42° 53.065 N, 131°48.688 E	10	Мелкая галька, песок среднезернистый
18	42°45.193 N, 33°17.302 E	16	Мелкая галька, песок мелкозернистый
25	42°49.50 N, 133°34.835 E	9	Плотный пелитовый ил, песок мелкозернистый
33	43°04.971 N, 134°14.283 E	10	Крупная галька, песок мелкозернистый
36	43°19.259 N, 134°47.081 E	10	Плотный мелкозернистый песок, мертвые раковины моллюсков и фораминифер
39	43°36.191 N, 135°10.897 E	10	Крупная галька, мелкий песок, терригенный детрит
40	43° 42.7 N, 135°25.6 E	86	Пелитовый ил, песок мелкозернистый с прозрачными кристаллами
42	43°42.7 N, 135°25.6 E	24	Черный пелитовый ил, детрит растительный, диатомовые
43	43°53.904 N, 135°30.401 E	10	Среднезернистый песок, ракуша, прозрачный песок
43A	43°53.904 N, 135°30.401 E	0.3	Среднезернистый песок, ракуша, прозрачный песок
62	44°46.77 N, 136°24.05 E	23	Плотный пелитовый ил, мелкозернистый песок, слюдяные пластинки
72	43°45.28 N, 135°24.38 E	18	Мелкозернистый песок, прозрачный песок

и Arachnida), Mollusca (Bivalvia и Gastropoda, включая Patellogastropoda), а также Cnidaria (Hydrozoa). Наряду с многоклеточными были учтены Protozoa, в составе которых выделены Ciliophora, Foraminifera с твердыми раковинами и Foraminifera с мягкими однокамерными раковинами, а также Cercozoa (класс Gromiidea).

Плотность поселения мейобентоса варьировала в широких пределах от 32.5 – 103.5 тыс. экз./м² (ст. 33 и ст. 18) до 1431.5 – 2107.5 тыс. экз./м² (ст. 7 и ст. 42). Численность многоклеточной и одноклеточной фауны в исследованном районе также распределялась неравномерно (рис. 2а). У представителей Metazoa она варьировала от 17.5 – 91.5 тыс. экз./м² (ст. 33 и ст. 18)

до 1414.5 – 1952.5 тыс. экз./м² (ст. 7 и ст. 42). Максимальное обилие простейших (155 тыс. экз./м²) выявлено на ст. 42 в зал. Владимира, минимальное (4500–5000 экз./м²) – на ст. 39 и 25. В пробах со ст. 62 при сравнительно высокой (297.5 тыс. экз./м²) общей численности многоклеточных организмов Protozoa отсутствовали.

Анализ соотношения численности разных групп в таксоценозах Protozoa (рис. 2б) показал, что наибольшая доля численности одноклеточного мейобентоса приходилась на МРФ и ГР. При этом доминирующая группа на разных станциях менялась. Так, в зал. Петра Великого на ст. 1, 8, 11 и 12 в таксоценозе Protozoa доминировали ГР (51–85%); доля МРФ на ст. 7 и 16 достигала 93 и 100%

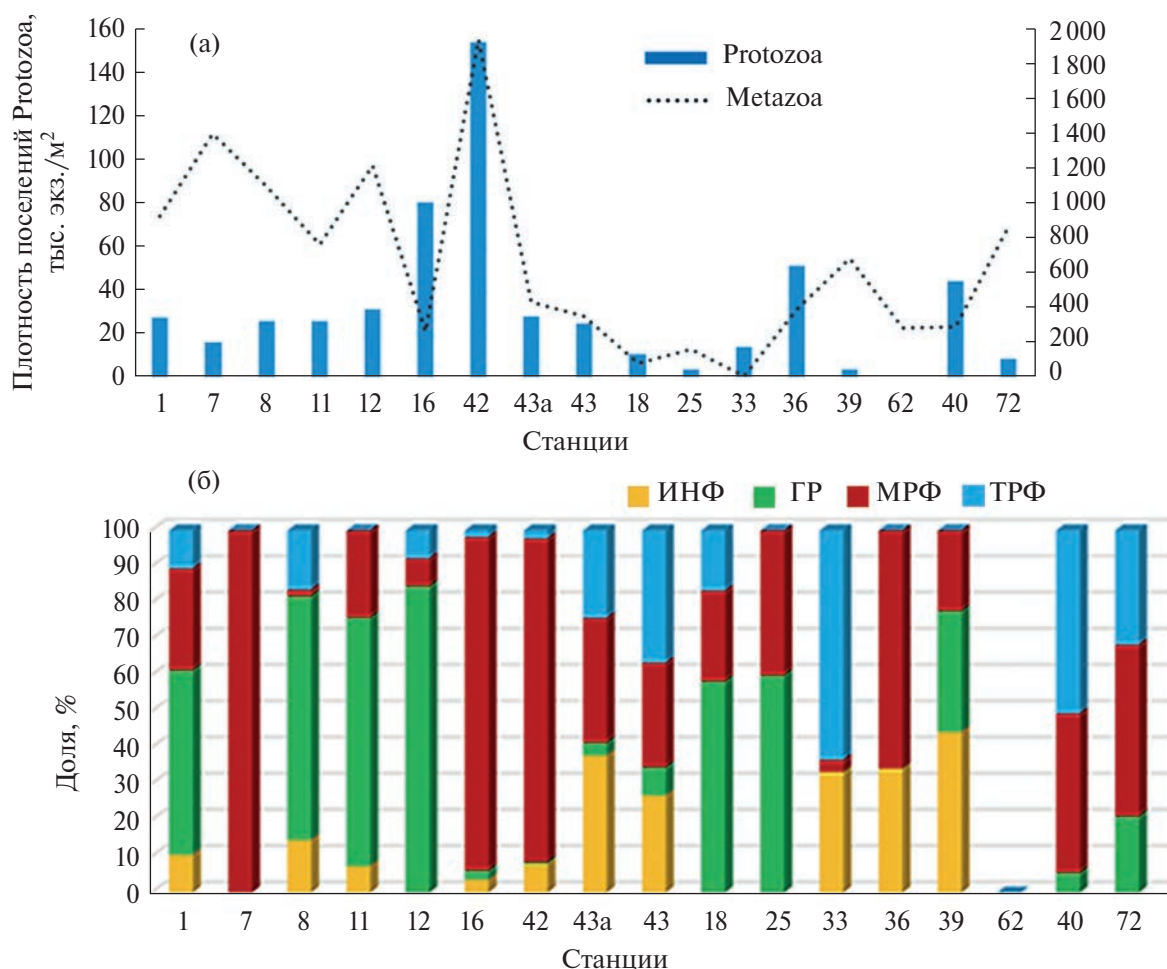


Рис. 2. Количественное распределение двух компонентов мейобентоса – Protozoa и Metazoa в Японском море у берегов Приморского края. а – плотность поселения Protozoa и Metazoa; б – соотношение четырех морфоэкологических групп: Ciliophora (ИНФ), Foraminifera с мягкими (МРФ) и с твердыми (ТРФ) раковинами, а также Gromiida (ГР) в таксоценозах простейших на разных станциях.

соответственно. Фораминиферы с твердыми раковинами (ТРФ) в пробах из залива отсутствовали или их доля не превышала 14.5%.

В зал. Владимира доля ГР составляла 0.2–7.7%, на долю МРФ на ст. 42 приходилось 90% всех простейших, тогда как на двух других станциях численность этой группы была сопоставима с ТРФ и ИНФ.

Инфузории не были отмечены на семи из 17 станций, максимальной их доля была на ст. 39 (рис. 26).

Таксономический состав изученных групп бентосных простейших

Среди выделенных инфузорий до вида определены только вагильные и эпилбионтные. Таксономический состав МРФ и ГР определен до

вида или только до морфотипа с принадлежностью к определенному роду или семейству.

Видовой состав Ciliophora был представлен четырьмя классами. До вида определены 11 представителей, до рода – 4 (Сергеева и др., 2022). Восемь видов инфузорий найдены в качестве эпилбионтов гарпактикоидов (на поверхности базибионта присутствовали от 1 до 9 экз. инфузорий одного вида): *Cothurnia inclinans* Felinska, 1965; *C. compressa* Claparede et Lachmann, 1859; *C. curvula* Entz (1876), 1884; *Cothurnia* sp. (Ciliophora, Peritrichia); *Rhabdophrya* sp., *Lecanophrya truncata* (Collin, 1909); *Thecacinetia cothurnioides* Collin, 1909 и *Corynophrya elongata* Chatterjee et al., 2020 (Ciliophora, Suctorea). Как эпилбионт Acari отмечен *Praethecacineta halacari* (Schulz, 1933); на нематоде обнаружили *Acinetides gruberi* Curds, 1985

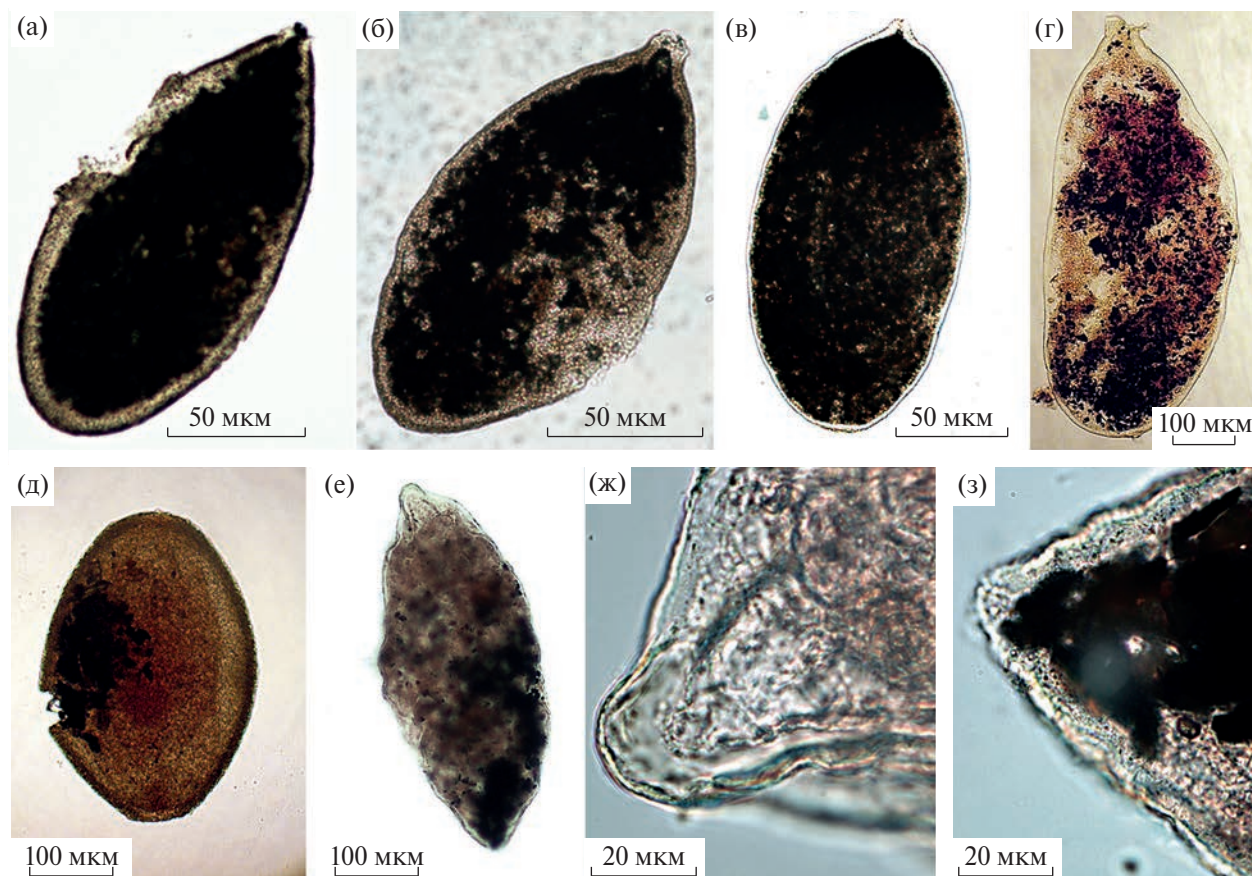


Рис. 3. Представители рода *Psammophaga*: а–в – *Psammophaga* cf. *simplora*; г – *Psammophaga* sp. 2J; д – *Psammophaga* sp. 4J; е–з – *Psammophaga* sp. 3J. е – общий вид, ж – передняя часть особи, содержащая диатомовые водоросли, з – задняя часть особи, заполненная минеральными частицами.

(Ciliophora, Suctorea); на водорослях в большом количестве присутствовал *Vorticella* sp.

Из вагильных инфузорий были обнаружены *Loxophyllum* sp. и *L. jini* Lin et al., 2005 (Ciliophora, Pleurostomatida); *Leptoamphisiella vermis* (Gruber, 1888) Li et al., 2007 (Ciliophora, Hypotrichida) и *Pseudotrachelocerca trepida* (Kahl, 1928) Song, 1990 (Ciliophora, Haptorida).

Ниже приведены первые данные о встреченных у берегов Приморского края (северо-запад Японского моря) бентосных фораминиферах, имеющих мягкие гибкие органические оболочки (МРФ). Поверхность оболочки отдельных видов в разной степени агглютинирована мельчайшими детритными или минеральными частицами; некоторые МРФ в процессе жизненного цикла аккумулируют в клетке минеральные частицы и многочисленные створки диатомовых водорослей (зачастую одного вида).

Тип Foraminifera, d'Orbigny 1826

Класс Monothalamea Haeckel, 1862

Отряд Astrorhizida Brady, 1881

Семейство Saccamminidae Brady, 1884

Подсемейство Saccammininae Brady, 1884

Род *Psammophaga* Arnold, 1982

Psammophaga cf. *simplora* Arnold, 1982 (рис. 3а–в)

По форме раковины (наподобие пшеничного зерна), терминальному расположению апертуры и наличию минеральных частиц в цитоплазме данный представитель фауны МРФ (рис. 3а–в) относится к роду *Psammophaga* и типовому виду – *P. simplora*. Однако в связи с отсутствием генетической экспертизы, а также учитывая морфологическое сходство некоторых видов данного рода, мы определили его как *Psammophaga* cf. *simplora*. Обнаружен в зал. Владимира (ст. 43).

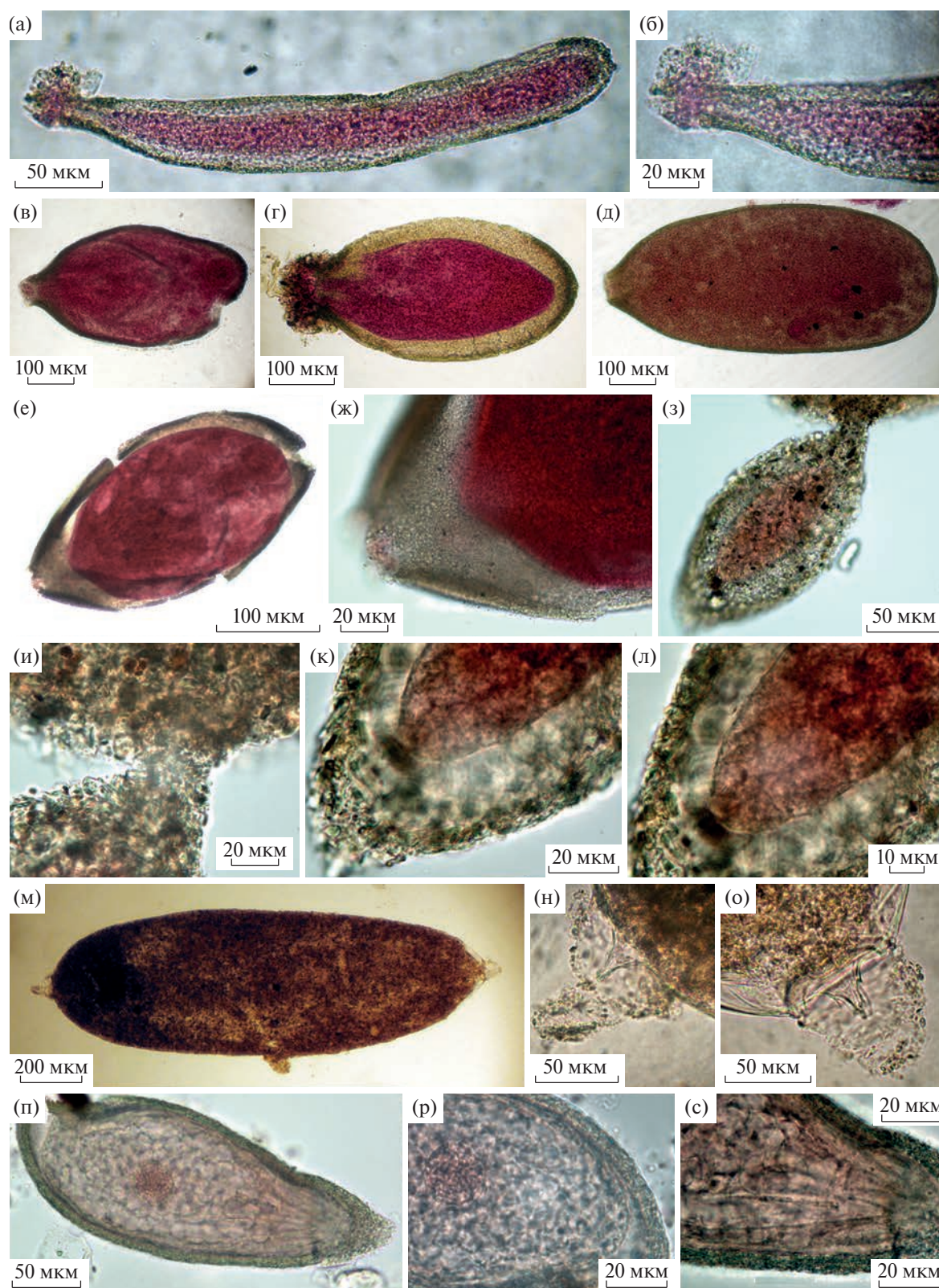


Рис. 4. Представители семейства Saccamminidae: а, б – Saccamminid sp. 1J (а – общий вид, б – апертюра); в – Saccamminid sp. 2J; г – Saccamminid sp. 3J; д – Saccamminid sp. 4J; е, ж – Saccamminid sp. 5J (е – общий вид, ж – апертюра); з–л – Saccamminid sp. 6J (з – общий вид, и – апертюра, внедренная в детрит, к – задний край, л – ядро в задней части); м–о – Saccamminid sp. 7 (м – общий вид, н, о – апертюры); п–с – Saccamminid sp. 8J (п – общий вид, р – ядро, с – часть цитоплазмы в районе апертюры).

Psammophaga sp. 2J (рис. 3г)

Основные признаки (форма раковины, структура и расположение апертур, содержимое цитоплазмы) указывают на принадлежность вида к роду *Psammophaga*. Размер раковины 670×300 мкм, ширина апертур 50 мкм; коэффициент С около 2.2. Встречен в заливах Петра Великого (ст. 7) и Владимира (ст. 43).

Psammophaga sp. 3J (рис. 3е–з)

Раковина удлинненно-овальная (рис. 3е), с одной апертурой (рис. 3ж). Внутри особи находится большое количество створок диатомовых *Coscinodiscus* и минеральных частиц. Стеркоматы и минеральные частицы локализованы ближе к заднему концу раковины (рис. 3з). Размер раковины 400×195 мкм, диаметр ядра 24 мкм. Ядро отстоит от края на 90 мкм; коэффициент С около 2. Обнаружен на станциях 7, 40 и 43.

Psammophaga sp. 4J (рис. 3д)

Морфологически напоминает *Psammophaga fuegia* Gschwend et al., 2016, но стенка раковины более толстая, апертюра слабо выраженная. Цитоплазма гомогенная, на четверть заполнена минеральными частицами и стеркоматами. Размер раковины 370×260 мкм, в центре клетки ядро диаметром около 60 мкм; С равен 1.4. Встречен в зал. Владимира (ст. 42).

Saccamminid sp. 1J (рис. 4а, 4б)

Из известных родов морфологически наиболее близок к роду *Conqueria* (Gooday, Pawlowski, 2004). Раковина удлиненная (рис. 4а), толщина стенки клетки около 8 мкм. Размер раковины 350×45 мкм, единственная апертюра диаметром 18 мкм находится на суженном конце раковины (рис. 4б); С около 7.8. Обнаружен в районе зал. Петра Великого (ст. 8).

Saccamminid sp. 2J (рис. 4в)

Раковина средних размеров, с одной простой округлой апертурой. На противоположном апертуре конце раковины расположено крупное ядро. Клеточная стенка толстая, плотная, с небольшой агглютинацией. Цитоплазма мелкозернистая, гетерогенная, с множеством вакуолеобразных включений. Размер раковины 500×270 мкм, диаметр апертур около 53 мкм, диаметр ядра 72 мкм; С приблизительно 1.8. Обнаружен в районе зал. Петра Великого (ст. 16).

Saccamminid sp. 3J (рис. 4г)

Раковина средних размеров, яйцевидной формы, с единственной характерной апертурой. Стенка раковины толстая, агглютинированная. Цитоплазма мелкозернистая, гомогенная, заполняет не все клеточное пространство и отстоит от стенки клетки на 25–50 мкм. Размер раковины 475×230 мкм; С около 2. Встречен в зал. Петра Великого (ст. 16).

Saccamminid sp. 4J (рис. 4д)

Довольно крупная раковина с одной простой апертурой в виде округлого отверстия. Стенка раковины толстая, плотная, с небольшой агглютинацией. Цитоплазма гомогенная, мелкозернистая, с большим количеством мелких сферических включений и вакуолеподобных структур. Размер раковины 710×320 мкм, диаметр апертур около 50 мкм; С около 2.2. Обнаружен на ст. 25.

Saccamminid sp. 5J (рис. 4е, 4ж)

Раковина среднего размера, яйцевидной формы, с одной апертурой в виде округлого отверстия (рис. 4ж). Стенка раковины толстая, агглютинированная, довольно хрупкая (рис. 4е). Цитоплазма гомогенная, мелкозернистая, содержит множество включений, похожих на вакуоли. Размер раковины 300×75 мкм, диаметр апертур 30 мкм; С равен 4. Встречен в зал. Петра Великого (ст. 16).

Saccamminid sp. 6J (рис. 4з–л)

Раковина агглютинированная, предположительно кварцевыми частицами (рис. 4з). Ядро диаметром 13 мкм находится в нижней части клетки (рис. 4к, 4л). Размер раковины 195×86 мкм, диаметр апертур 20 мкм (рис. 4и); С около 2.2. Встречен в зал. Владимира (ст. 42).

Saccamminid sp. 7J (рис. 4м–о)

Раковина продолговатой формы, довольно крупная (рис. 4м). Две идентичных выпуклых апертур (рис. 4н, 4о) расположены на противоположных концах клетки. По форме раковины и расположению апертур напоминает черноморский *Tinogullmia lukyanovae* Gooday, Anikeeva, Sergeeva 2006, однако раковина намного крупнее, а содержимое цитоплазмы и структура апертур не позволяют отнести его к вышеупомянутому виду. Цитоплазма гомогенная, темно-коричневого цвета. Размер раковины $1525 \times$

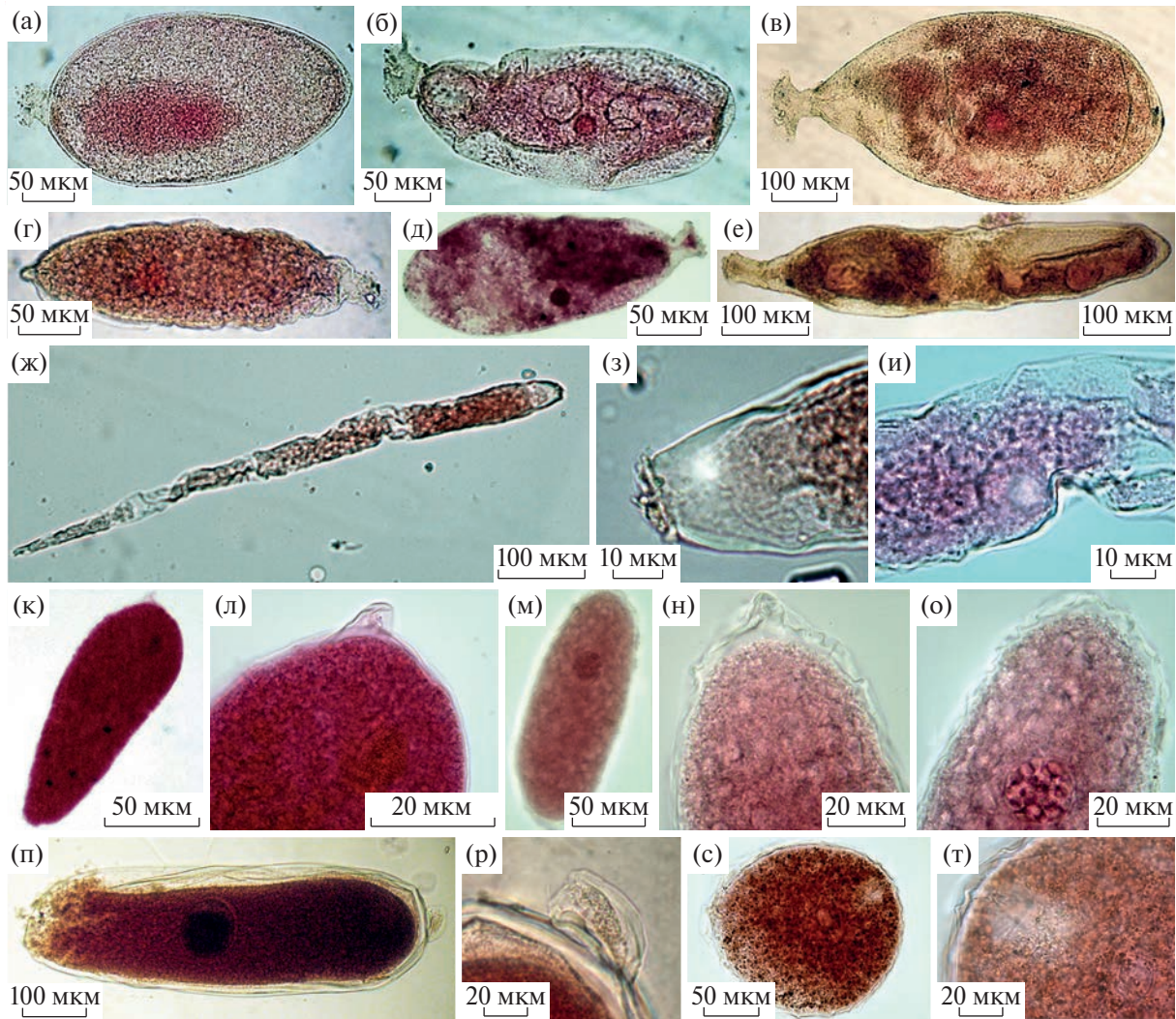


Рис. 5. Представители четырех родов фораминифер с мягкой раковиной: а – *Vellaria*-like sp. 3J; б – *Vellaria* cf. *pellucida*; в – *Vellaria* cf. *sacculus*; г – *Vellaria* с ячеистой цитоплазмой в виде сот (with honeycombed cytoplasm); д – *Vellaria pellucida*; е – *Vellaria*-like sp. 2J; ж–и – *Micrometula* sp. 1J (ж – общий вид, з – апертюра, и – ядро); к, л – *Goodayia* cf. *rostellata* (к – общий вид, л – апертюра); м–о – *Goodayia* sp. 1J (м – общий вид, н – апертюра, о – задняя часть с ядром); п, р – *Goodayia* sp. 2J (п – общий вид; р – апертюра); с, т – *Psammospaeridae* g. spp. 1J (с – общий вид, т – ядро).

475 мкм, диаметры апертур 70 и 80 мкм; С около 3.2. Обнаружен в зал. Петра Великого (ст. 11).

Saccamminid sp. 8J (рис. 4п–с)

Раковина чечевицеvidной формы (рис. 4п). Апертюра диаметром 18 мкм расположена на более узком конце клетки. Структура цитоплазмы ячеистая, гомогенная (рис. 4с). Округлое ядро диаметром 20 мкм (рис. 4р) отстоит от апертюры на 115 мкм. Оболочка с мелкооточечной инкрустацией имеет наибольшую толщину (до 16 мкм) у апертюры, на некотором удалении от апертюры – 10 мкм и у заднего

края – 6. Размер раковины 283 × 83 мкм; С приблизительно 3.4. Встречен в зал. Петра Великого (ст. 8).

Семейство Allogromiidae Rhumbler, 1904

Род *Vellaria* Gooday et Fernando, 1992

Vellaria-like sp. 3J (рис. 5а)

От типового вида *V. pellucida* отличается яйцевидной формой раковины. Апертюра имеет характерную для рода структуру. Стенка клетки протеиновая, тонкая, прозрачная. Цитоплазма гомогенная, мелкозернистая. Размер раковины

330 × 165 мкм, диаметр апертуры 36 мкм; С равен 2. Встречен в зал. Владимира (ст. 42).

Vellaria cf. pellucida (рис. 5б)

Имеет характерную для рода форму раковины и структуру апертурного образования. Размер раковины 310 × 130 мкм, диаметр апертуры 30 мкм; С около 2.4. Обнаружен в заливах Петра Великого (ст. 16) и Владимира (ст. 42).

Vellaria cf. sacculus (рис. 5в)

Раковина довольно крупная, с ярко выраженной характерной для рода апертурой диаметром 40 мкм. Хорошо визуализируется ядро (диаметр 38 мкм). Цитоплазма мелкозернистая, содержит различные включения. Размер раковины 600 × 290 мкм; С около 2. Обнаружен в заливах Петра Великого (ст. 16) и Владимира (ст. 42).

Vellaria с ячеистой цитоплазмой, напоминающей соты (with honeycombed cytoplasm) (рис. 5г)

Характеризуется крупно гранулированной, ячеистой (напоминающей соты) цитоплазмой. У некоторых особей на противоположном апертуре конце раковины наблюдается небольшая выпуклость. Средние параметры раковины составляют 290 × 90 мкм, С около 3.2. Встречен в зал. Владимира (ст. 42 и 43).

Vellaria pellucida (рис. 5д)

Морфологически наиболее близкий к типовому виду представитель из Японского моря. Обнаружен на ст. 1, 16, 36, 42 и 43.

Vellaria-like sp. 2J (рис. 5е)

Отличается от типового вида *V. pellucida* большей длиной раковины, а также менее выраженной фестончатой формой апертурной шейки. Размер раковины 512 × 110 мкм, С около 4.6. Встречен в зал. Владимира (ст. 43).

Род *Micrometula* Nyholm, 1952

Micrometula sp. 1J (рис. 5ж–и)

Раковина длинная, постепенно сужающаяся от апертуры к противоположному концу (рис. 5ж). Апертура округлой формы (рис. 5з). В апертурной части диаметр тела 35 мкм, на дистальном конце — 15 мкм. Размер клетки 640 мкм, диаметр апертуры около 14 мкм. Ядро округлое, диаметр около 15 мкм при соответствующем диаметре тела 35 мкм (рис. 5и); усредненное значение С около 18. Обнаружен на ст. 36 и 40.

Подсемейство Argillotubinae Avnimelech, 1952

Род *Goodayia* Sergeeva et Anikeeva, 2008

Goodayia cf. rostellata Sergeeva et Anikeeva, 2008 (рис. 5к, 5л)

Обладает нежной однокамерной органической раковиной длиной 125 мкм (рис. 5к). По основным морфологическим признакам (рис. 5л) сходен с типовым черноморским *G. rostellata*. Встречен на ст. 16, 25 и 42.

Goodayia sp. 1J (рис. 5м–о)

Форма клетки сигаровидная, диаметр почти одинаковый по всей длине (рис. 5м). Размер раковины 167 × 65 мкм, апертурной шейки — 88 × 11 мкм (рис. 5н). Ядро диаметром 19 мкм расположено в задней части тела (рис. 5о), С около 2.5. Обнаружен в зал. Владимира (ст. 42).

Goodayia sp. 2J (рис. 5п, 5р)

Вид по морфологическим признакам идентичен черноморскому *Goodayia rostellata* Sergeeva, Anikeeva 2008, но в среднем в 2–3 раза крупнее типового образца: размер раковины 650 × 200 мкм (рис. 5п), диаметр ядра 90 мкм, размер апертурного образования 30 × 55 мкм (рис. 5р); С равен 3.25. Обнаружен в зал. Петра Великого и в зал. Владимира (ст. 16 и 42).

Надсемейство Psammosphaeroidea Haeckel, 1894

Семейство Psammosphaeridae Haeckel, 1894

Psammosphaeridae g. spp. 1J (рис. 5с, 5т)

Раковина небольшого размера, сферической формы (рис. 5с). Как и у всех псаммосферид, явная хорошо видимая апертура отсутствует. Стенка раковины органическая, тонкая, прозрачная. Цитоплазма гомогенная. Диаметр клетки 160 мкм, диаметр ядра 40 мкм (рис. 5т); С равен 1. Встречен в зал. Владимира (ст. 42).

Отряд Allogromiida Loeblich et Tappan, 1961

Семейство Allogromiidae Rhumbler, 1904

Подсемейство Shepherdellinae Loeblich et Tappan, 1984

Nemogullmia sp. 1J (рис. 6а)

На первый взгляд, представители рода напоминают нематод, что долгое время затрудняло их идентификацию. Описываемый экземпляр определен только до рода, поскольку апертуры на концах клетки плохо визуализируются.

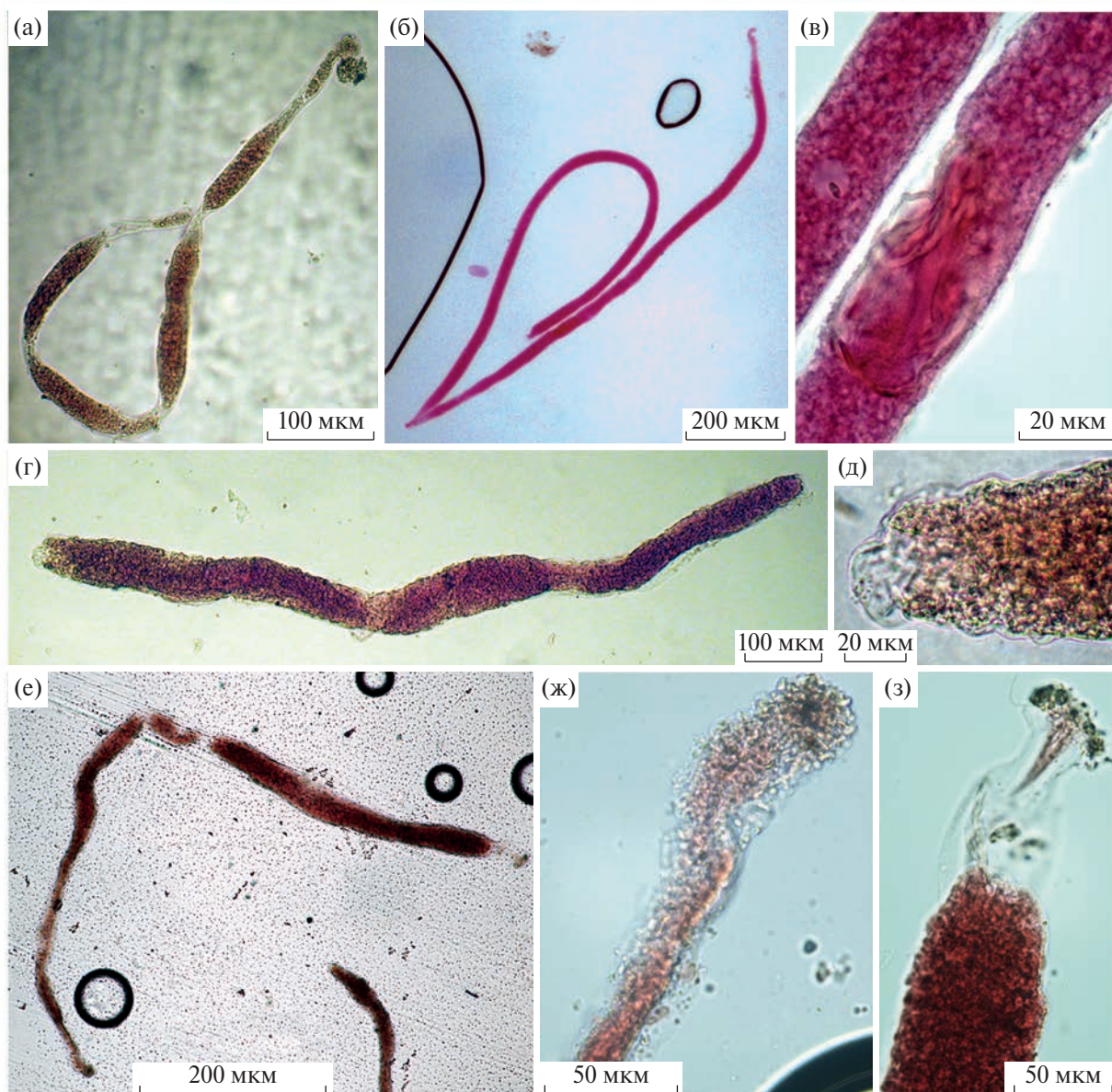


Рис. 6. Представители рода *Nemogullmia*: а – *Nemogullmia* sp. 1J; б, в – *Nemogullmia* sp. 3J (б – общий вид, в – средняя часть с продольным ядром); г, д – *Nemogullmia* sp. 2J (г – общий вид, д – апертюра); е–з – *Nemogullmia* sp. 4J (е – общий вид, ж, з – апертюры).

Длина тела около 1200 мкм, наибольшая ширина – 29 мкм; крупное, вытянутой формы ядро размером 37×18 мкм; С около 41. Обнаружен в зал. Петра Великого (ст. 8).

Nemogullmia sp. 3J (рис. 6б, 6в)

Морфологически наиболее близок к черноморскому виду *Nemogullmia longissima* Sergeeva et Anikееva 2020. Размер раковины 2400×25 мкм (рис. 6б), ядра – около 55×23 мкм (рис. 6в); С равен 96. Обнаружен в зал. Петра Великого (ст. 16).

Nemogullmia sp. 2J (рис. 6г, 6д)

Клетка характерной для рода *Nemogullmia* червеобразной формы (рис. 6г). Стенка раковины протеиновая, тонкая, прозрачная, без агглютинаций. Цитоплазма крупнозернистая, гомогенная. Расположенное ближе к середине клетки ядро визуализируется не полностью. Две апертюры расположены на противоположных концах раковины, диаметр одной 30 мкм (рис. 6д), вторая видна нечетко. Размер

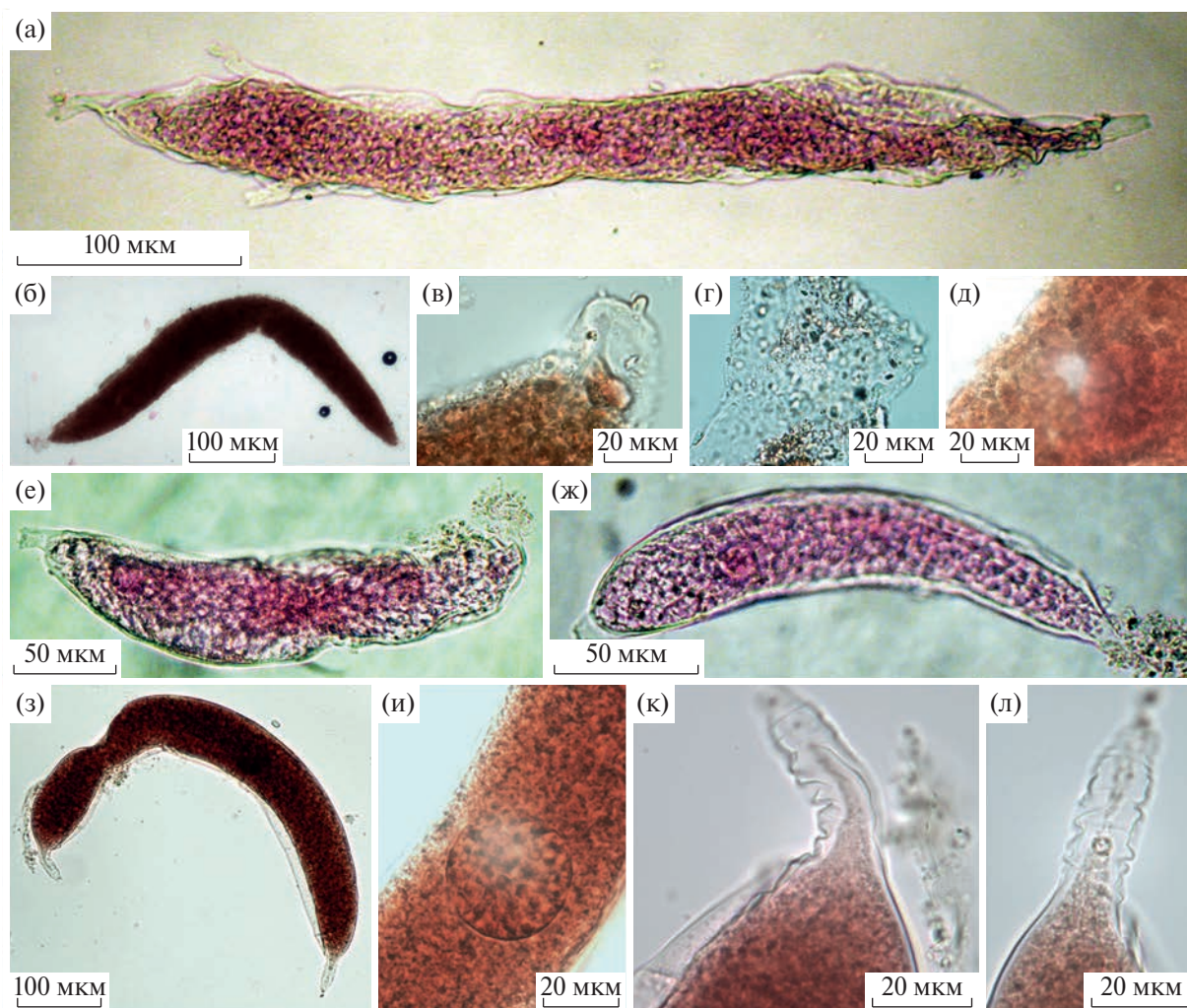


Рис. 7. Представители рода *Tinogullmia*: а — *Tinogullmia* sp. 1J; б–д — *Tinogullmia* sp. 2J (б — общий вид; в, г — апертур; д — ядро); е–ж — *Tinogullmia* sp. 3J, общий вид двух разных экземпляров; з–л — *Tinogullmia* sp. 4J (з — общий вид; и — ядро; к, л — апертур).

раковины 1000×70 мкм, С около 14.2. Встречен в зал. Петра Великого (ст. 11).

Nemogullmia sp. 4J (рис. 6е–з)

Тело длинное, сужающееся к заднему концу (рис. 6е). Цитоплазма зернистая, с плотно упакованными включениями (3–10 мкм) неизвестной природы. Диаметр тела в районе ядра 75 мкм, в средней части — 70 мкм, в районе первой апертур 20 мкм (рис. 6ж), общая длина 2310 мкм, длина первой апертурной шейки 108 мкм, второй — 80 мкм (рис. 6з). Небольшое округлое ядро диаметром 28 мкм расположено под первой апертурой на расстоянии 23 мкм от переднего края тела. В результате большой вариабельности диаметра клетки С составляет от 30 до 115. Обнаружен на ст. 40.

Tinogullmia sp. 1J (рис. 7а)

Вид идентичен *Tinogullmia* sp., описанному для Черного моря (Sergeeva et al., 2005). Размер раковины 500×50 мкм, ширина апертурного отверстия около 10 мкм, С равен 10. Встречен на ст. 16, 18 и 40.

Tinogullmia sp. 2J (рис. 7б–д)

Клетка удлиненная, приблизительно равной ширины (рис. 7б), сужается непосредственно к апертурам. Цитоплазма мелкозернистая, вплотную прилегает к оболочке. На противоположных концах раковины расположены две разные по структуре апертур; размер первой 63×50 мкм (рис. 7г), второй — 25×25 мкм (рис. 7в). Округлое ядро (рис. 7д) диаметром 42 мкм (соответствующий диаметр тела

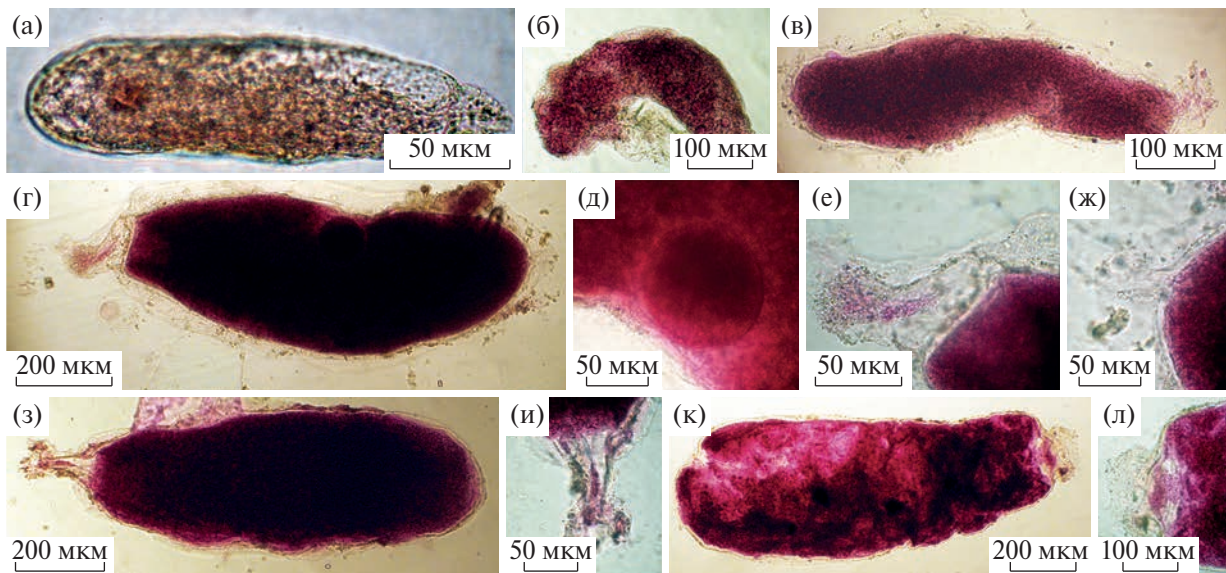


Рис. 8. Представители семейства Allogromiidae: а – Allogromiid sp. 1J; б – Allogromiid sp. 2J; в – Allogromiid sp. 5J; г–ж – Allogromiid sp. 3J (г – общий вид, д – ядро, е, ж – апертур); з, и – Allogromiid sp. 4J (з – общий вид, и – апертюра); к, л – Allogromiid sp. 6J (к – общий вид, л – апертюра).

137 мкм) отстоит от переднего края на расстоянии 237 мкм. Общая длина тела 1360 мкм, С около 9. Обнаружен на ст. 40.

Tinogullmia sp. 3J (рис. 7е, 7ж)

Подобный вид описан ранее для Черного моря как *Tinogullmia* sp. 2 (см. Сергеева, Аникеева, 2018). Морфология раковины и размеры экземпляров, обнаруженных в Японском море (рис. 7е, 7ж), особых отличий не имеют. Средний размер раковины 190–250 × 30–50 мкм, диаметр апертур от 10 до 13 мкм, С варьирует от 5 до 6.3. Встречен в зал. Петра Великого (ст. 12 и 16).

Tinogullmia sp. 4J (рис. 7з–л)

Типичный представитель рода *Tinogullmia*. Оболочка тонкая, прозрачная, цитоплазма гомогенная, заполнена содержимым (рис. 7з). Размер раковины 700 × 60 мкм. Округлое ядро диаметром 34 мкм расположено ближе к центру клетки (рис. 7и). Обе апертур имеют основание 15 мкм, длина одной 40 мкм (рис. 7к), второй – 45 (рис. 7л), С около 11.6. Обнаружен на ст. 40.

Семейство Allogromiidae *incertae sedis*

Allogromiid sp. 1J (рис. 8а)

От представленного ниже *Vellaria* с цитоплазмой, напоминающей соты (with honeycombed

protoplasm) (см. рис. 5г) отличается строением апертурной шейки. Размер раковины 203 × 52 мкм, апертур – 23 × 21 мкм. Ядро диаметром 18 мкм расположено в дистальном конце, С около 4. Встречен в зал. Владимира (ст. 42).

Allogromiid sp. 2J (рис. 8б)

Раковина овально-вытянутой формы с одной выпуклой апертурой диаметром 23 мкм. Стенка органическая, тонкая, прозрачная, без агглютинации. Цитоплазма гомогенная, целиком заполняет пространство клетки, содержит много вакуолеподобных образований диаметром около 15 мкм. Размер раковины 380 × 110 мкм. С около 3.4. Обнаружен на ст. 39.

Allogromiid sp. 5J (рис. 8в)

Раковина слегка удлиненной формы. Цитоплазма гомогенная, мелкозернистая, ядро просматривается нечетко. Стенка клетки протеиновая, тонкая, прозрачная. Единственная апертюра расположена на более узком конце клетки и представляет собой округлое отверстие с отходящим от него бесформенным тонкостенным органическим апертурным образованием. Размер раковины 550 × 150 мкм, С около 3.6. Встречен в зал. Петра Великого (ст. 7).

Allogromiid sp. 3J (рис. 8г–ж)

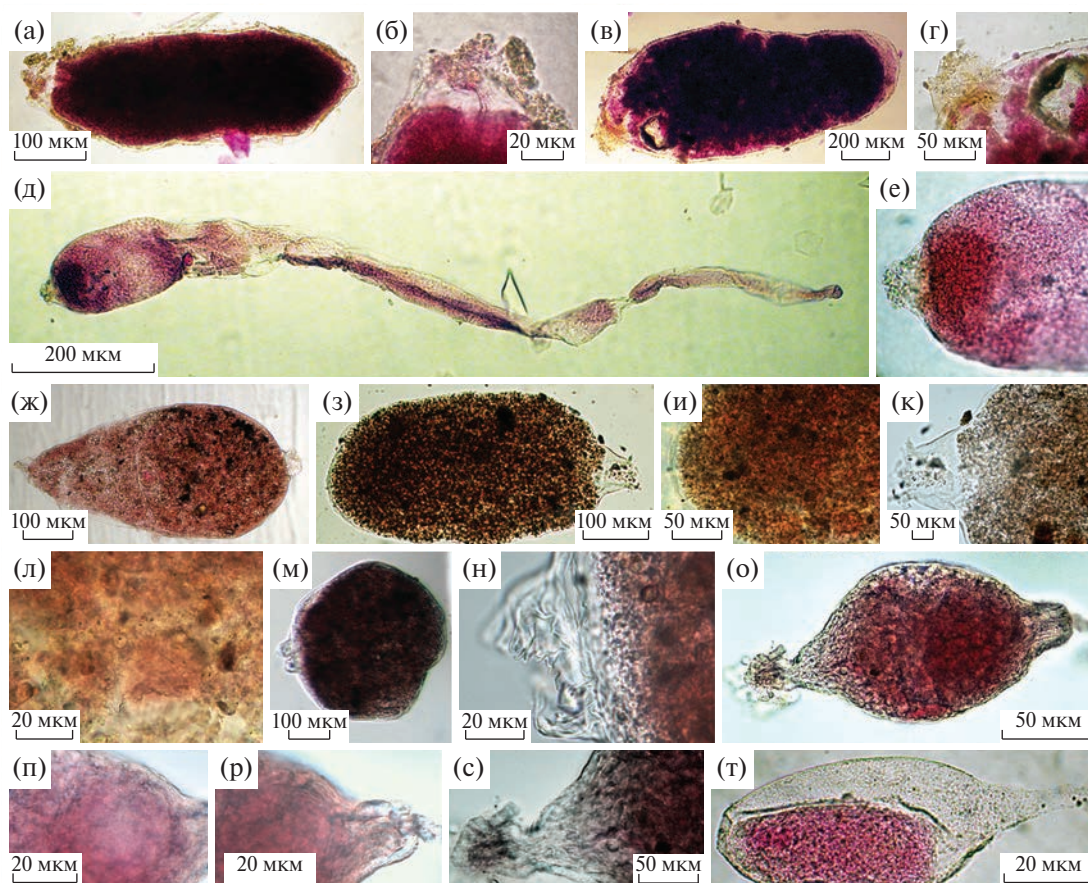


Рис. 9. Представители семейства Allogromiidae: а, б – Allogromiid sp. 7J (а – общий вид, б – апертюра); в, г – Allogromiid sp. 8J (в – общий вид, г – апертюра); д, е – Allogromiid sp. 9J (д – общий вид, е – апертюра); ж – Allogromiid sp. 11J; з–л – Allogromiid sp. 12J (з – общий вид, и – задняя часть клетки, к – апертюра, л – ядро); м, н – Allogromiid sp. 13J (м – общий вид, н – апертюра); о–с – Allogromiid sp. 14J (о – общий вид, п – ядро, р, с – апертюры); т – Allogromiid sp. 10J.

Стенка раковины тонкая, протеиновая, прозрачная (рис. 8г). Цитоплазма мелкозернистая, гомогенная, крупное ядро диаметром 100 мкм расположено ближе к центру клетки (рис. 8д). Две разные по структуре апертюры (рис. 8е и 8ж) диаметром 70 и 25 мкм соответственно, находятся на противоположных концах раковины. Размер раковины 1010 × 330 мкм, С около 3. Встречен в зал. Петра Великого (ст. 7).

Allogromiid sp. 4J (рис. 8з, 8и)

Морфологически напоминает описанный выше Allogromiid sp. 3J, но имеет только одну апертюру. У МРФ в пределах вида иногда встречается подобная морфологическая вариабельность, поэтому для уточнения видовой принадлежности двух фораминифер необходима генетическая экспертиза. Раковина крупная, с тонкой

органической стенкой (рис. 8з). Цитоплазма мелкозернистая, гомогенная, целиком заполняет клеточное пространство. Апертюра вытянутая, 60 × 100 мкм, по форме похожа на апертюру представителей рода *Vellaria* (рис. 8и). Размер раковины 1040 × 340 мкм, С около 3. Встречен в зал. Петра Великого (ст. 7) и на ст. 25 и 36.

Allogromiid sp. 6J (рис. 8к, 8л)

Раковина довольно крупного размера, с одной выпуклой апертурой диаметром 180 мкм (рис. 8л). Стенка раковины протеиновая, прозрачная, тонкая. Цитоплазма мелкодисперсная, содержит единичные темные включения, похожие на стеркоматы (рис. 8к). Ядро не визуализируется. Размер раковины 1275 × 490 мкм, С около 2.6. Обнаружен в зал Петра Великого (ст. 7).

Allogromiid sp. 7J (рис. 9а, 9б)

Раковина средних размеров, с одной апертурой диаметром 67 мкм, структура которой визуализируется нечетко (рис. 9б). Стенка раковины органическая, прозрачная, тонкая, местами слегка агглютинированная. Цитоплазма темная, ее содержимое почти не просматривается (рис. 9а). Размер раковины 450×160 мкм, С около 2.8. Встречен в зал. Петра Великого (ст. 7).

Allogromiid sp. 8J (рис. 9в, 9г)

Фораминифера с крупной раковиной и единственной выпуклой апертурой диаметром 70 мкм (рис. 9г). Цитоплазма плотная, гетерогенная, наполнена стеркоматами (рис. 9в), остальное содержимое не визуализируется. Размер раковины 1250×550 мкм, С около 2.3. Встречен в зал. Петра Великого (ст. 7).

Allogromiid sp. 9J (рис. 9д, 9е)

Аллогромаида необычной формы (рис. 9д), крупных размеров. Цитоплазма гомогенная, светлая, мелкозернистая. В апертурной части клетка расширена (110 мкм), затем резко сужается до 20 мкм в червеобразный отросток, напоминая представителей рода *Nemogullmia*. Длина раковины около 1150 мкм, диаметр апертуры 28 мкм (рис. 9е). Коэффициент С варьирует от 10.4 до 57.5 в разных концах клетки. Обнаружен на ст. 1 и 40.

Allogromiid sp. 11J (рис. 9ж)

Асимметричная овально-удлиненная раковина от центра клетки резко сужается к концу, противоположному апертуре. Апертурный конец раковины плавно закруглен. Стенка раковины протеиновая, тонкая, прозрачная. Цитоплазма мелкодисперсная, гетерогенная, содержит небольшое количество стеркомат. Ядро диаметром 33 мкм расположено ближе к центру. Размер раковины 570×270 мкм, С около 2.1. Обнаружен в зал. Петра Великого (ст. 11).

Allogromiid sp. 12J (рис. 9з—л)

Аллогромаида средней величины (рис. 9з), с одной выпуклой апертурой (рис. 9к). Цитоплазма гранулированная (рис. 9и), содержит большое количество фрагментов пищевых объектов (грибов, микроводорослей). Размер раковины 540×270 мкм, апертуры — 62×95 мкм. Диаметр ядра 29 мкм при соответствующем

диаметре клетки 253 мкм, С равен 2 (рис. 9л). Обнаружен в зал. Петра Великого (ст. 7).

Allogromiid sp. 13J (рис. 9м, 9н)

Клетка округлая, с прозрачной оболочкой. Цитоплазма заполнена органогенным и минеральным детритом (рис. 9м). Апертура выпуклая, с зазубренным краем, ее размер 27×60 мкм (рис. 9н). Ядро диаметром 30 мкм расположено вблизи апертуры. Диаметр раковины 320 мкм, С равен 1. Встречен на ст. 72.

Allogromiid sp. 14J (рис. 9о—с)

Клетка небольших размеров (рис. 9о) с двумя апертурами разного строения. Стенка раковины органическая, тонкая, прозрачная. Цитоплазма гомогенная, крупнозернистая с крупным ядром диаметром 40 мкм (рис. 9п) при соответствующей ширине раковины 72 мкм. Размер раковины 200×88 мкм. У одной из апертур шейка вытянутая, длиной 40 мкм и диаметром 30 мкм (рис. 9р), у второй шейка выпуклая, длиной 25 мкм и диаметром 16 мкм (рис. 9с). С около 2.3. Встречен на ст. 72.

Allogromiid sp. 10J (рис. 9т)

Форма раковины напоминает бутылку или флагу с удлинением, тонким на конце горлышком, на котором расположена апертура. Стенка раковины протеиновая, полупрозрачная, слегка агглютинированная. Размер раковины 210×80 мкм, С около 2.6. Обнаружен на ст. 72 и 43а.

Царство Rhizaria Cavalier-Smith, 2002.

Тип Cercozoa Cavalier-Smith, 1998

Класс Gromiidea Cavalier-Smith, 2003.

Отряд Gromiida Claparède et Lachmann, 1856

Семейство Gromiidae Reuss, 1862.

Род *Gromia* Dujardin 1835

Gromia sp. 1J (рис. 10а)

Раковина овальная, без агглютинации, средних размеров. Цитоплазма темного цвета, равномерно распределена внутри раковины. Апертура выпуклая, широкая, с характерными для громий анастомозирующими псевдоподиями. Размер раковины 360×240 мкм, С равен 1.5. Встречен на ст. 72.

Gromia sp. 2J (рис. 10б)

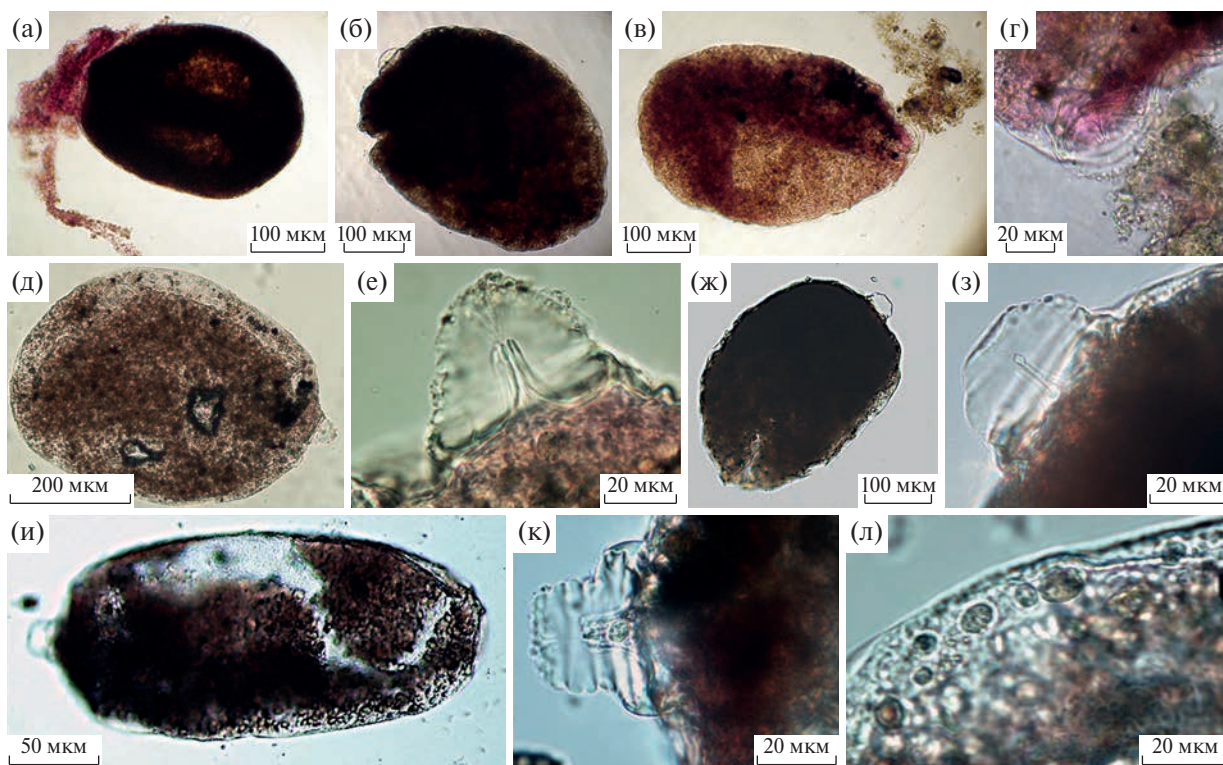


Рис. 10. Представители рода *Gromia*: а – *Gromia* sp. 1J; б – *Gromia* sp. 2J; в, г – *Gromia* sp. 3J (в – общий вид, г – апертюра); д, е – *Gromia* sp. 4J (д – общий вид, е – апертюра); ж, з – *Gromia* sp. 5J (ж – общий вид, з – апертюра); и–л – *Gromia* sp. 6J (и – общий вид, к – апертюра, л – часть оболочки с цитоплазмой).

Ранее подобные экземпляры упоминались как неописанные “овальные громииды” из трех фьордов западного района Шпицбергена (Gooday et al., 2005). По форме раковины, структуре апертюры и содержимому цитоплазмы *Gromia* sp. 2J напоминает также *G. brevis*, однако для подтверждения их идентичности необходим молекулярный анализ. Средний размер раковины 450×320 мкм, диаметр апертюры 40 мкм, *S* около 1.4. Встречен на ст. 39.

Gromia sp. 3J (рис. 10в, 10г)

Клетка яйцевидной формы, стенка раковины прозрачная, тонкая, без агглютинирующих частиц (рис. 10в). Цитоплазма гетерогенная, в основном мелкозернистой структуры. Округлая апертюра диаметром 30 мкм выпуклая, с четко выраженными контурами (рис. 10г). Размер раковины $460-520 \times 290-300$ мкм, *S* изменяется от 1.5 до 1.7. Обнаружен на ст. 11 и 72.

Gromia sp. 4J (рис. 10д, 10е)

Раковина яйцевидной формы (рис. 10д). Ядро плохо различимо из-за большого количества включений в цитоплазме. Размер раковины

550×300 мкм, апертюры – 50×57 мкм (рис. 10е), *S* около 1.8. Встречен в зал. Петра Великого (ст. 11).

Gromia sp. 5J (рис. 10ж, 10з)

От *Gromia* sp. 2J отличается структурой апертюры, которая у *Gromia* sp. 5J более выпуклая и ярко выраженная (рис. 10з). Тело клетки заполнено микроводорослевыми симбионтами, илистыми и песчанистыми частицами. Размер раковины 360×250 мкм (рис. 10ж), апертюры 30×50 мкм, диаметр ядра 25 мкм (соответствующий диаметр клетки 245 мкм), *S* около 1.4. Обнаружен на ст. 18.

Gromia sp. 6J (рис. 10и–л)

Форма раковины удлинненно-овальная (рис. 10и), стенка раковины прозрачная, тонкая, без агглютинации (рис. 10л). Цитоплазма гомогенная, в основном мелкозернистой структуры. Шейка апертюры округлая, выпуклая, двухступенчатая по ширине, с четко выраженными контурами (рис. 10к). Размер раковины

Таблица 2. Встречаемость громий и фораминифер с мягкими раковинами в исследованном районе (северо-западная часть Японского моря, 17.06–08.07.2021 г.)

Таксоны	Номера станций															
	1	7	8	11	12	16	18	25	33	36	39	40	72	42	43A	43
<i>Vellaria pellucida</i>	+	+	–	–	–	+	–	–	–	+	–	–	–	+	–	+
<i>V. cf. pellucida</i>	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+	+	–
<i>V. cf. sacculus</i>	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Vellaria</i> -like species 2J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>Vellaria</i> -like species 3J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Vellaria</i> с ячеистой цитоплазмой	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+
<i>Goodayia rostellata</i>	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>G. cf. rostellata</i>	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Goodayia</i> sp.1J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Goodayia</i> sp.2J	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Krymia fusiformis</i>	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Micrometula</i> sp.1J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–
<i>Tinogullmia</i> sp.1J	–	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Tinogullmia</i> sp.2J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Tinogullmia</i> sp.3J	–	–	–	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Tinogullmia</i> sp. 4J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Nemogullmia cf. pontica</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+
<i>N. cf. longissima</i>	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Nemogullmia</i> sp.1J	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nemogullmia</i> sp.2J	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
<i>Nemogullmia</i> sp.3J	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
<i>Nemogullmia</i> sp.4J	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Unidentified <i>nemogullmiids</i>	+	+		+	+	+	+	+	–	+	+	+		+		+
<i>Psammophaga cf.</i> <i>simplora</i>	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	+	+
<i>Psammophaga</i> sp. 2J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+
<i>Psammophaga</i> sp. 3J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
<i>Psammophaga</i> sp. 4J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–
Allogromiid sp.1J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	+	+
Allogromiid sp. 2J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–
Allogromiid sp. 3J	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Allogromiid sp. 4J	+	+	–	–	–	–	–	+	–	+	–	–	–	–	–	–
Allogromiid sp. 5J	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Allogromiid sp. 6J	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Allogromiid sp. 7J	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Allogromiid sp. 8J	–	+	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Allogromiid sp. 9J	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–
Allogromiid sp. 10J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–
Allogromiid sp. 11J	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Allogromiid sp. 12J	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Allogromiid sp. 13J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Allogromiid sp. 14J	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	+	–	–	–
Saccamminid sp. 1J	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–
Saccamminid sp. 2J	–	–	–	–	–	+	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Saccamminid sp. 3J	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Saccamminid sp. 4J	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Saccamminid sp. 5J	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Saccamminid sp. 6J	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—
Saccamminid sp. 7J	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Saccamminid sp. 8J	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Psammospaeridae g. spp. 1J	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—	+	—	—	—
Gromia sp.1J	+	—	—	+	+	—	+	+	—	—	—	+	+	—	+	+	+
Gromia sp.2J	+	—	—	+	+	+	—	+	—	—	+	—	—	+	—	—	+
Gromia sp.3J	+	—	—	+	+	—	—	—	—	—	—	+	+	—	—	—	—
Gromia sp.4J	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	+	—	—	—	—
Gromia sp.5J	—	—	—	+	+	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gromia sp.6J	—	—	—	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—

500 × 223 мкм, апертур — 47 × 30 мкм, С около 2.2. Встречен в зал. Петра Великого (ст. 12).

ОБСУЖДЕНИЕ

В работе представлено описание первого набора данных о таксономическом разнообразии и распределении в северо-западной части Японского моря бентосных простейших — фораминифер с мягкими раковинами и громиид. Бентосные простейшие впервые были рассмотрены как компоненты донных сообществ. В составе Protozoa выявлены четыре морфоэкологические группы организмов: Ciliophora (свободноподвижные и эпибионтные инфузории), Foraminifera с твердыми раковинами и однокаммерные Foraminifera с мягкими раковинами, а также Cercozoa (класс Gromiidea).

Количественное распределение одноклеточной и многоклеточной фауны на исследованном шельфе Японского моря весьма неравномерно. Максимальная плотность поселений Protozoa и Metazoa отмечена в зал. Петра Великого и зал. Владимира. В прибрежных водах Приморского края (с юга на север) каких-либо закономерностей в количественном распределении простейших не выявлено.

В таксоценозах Protozoa в основном доминировали фораминиферы в мягких раковинах и громииды.

Представленный выше список видов и морфотипов мягкораковинных фораминифер и громиид следует рассматривать как предварительный, который при дальнейших исследованиях будет значительно пополнен. К сожалению, авторам

не представилась возможность проиллюстрировать все встреченные особи, так как нежная структура их раковин не всегда сохраняла форму.

Для района исследования выявлено 4 вида, относящихся к роду *Psammophaga*. Морфологически *Psammophaga* sp. 2J наиболее близок к типовому виду *P. simplora* Arnold, 1982, однако особи из Японского моря в 2–3 раза крупнее. Отмечено, что большинство обнаруженных нами представителей МРФ Японского моря также отличаются более крупными размерами по сравнению с аналогичными формами из Азово-Черноморского бассейна. Эти разнообразные и многочисленные бентосные простейшие вовлекаются в круговорот органических веществ донных экосистем водоема и требуют дальнейшего детального изучения, охватывающего разную глубину и биотопы не только Японского моря, но и всех дальневосточных морей России. Использование генетических методов в будущих исследованиях позволит определить реальное сходство или различие таксономического состава громиид и фораминифер с мягкими раковинами в морях Дальнего Востока по градиенту глубины и географическому распространению.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН, гос. задания №№ 121040500247–0 и 121030100028–0. Никаких дополнительных грантов на

проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаем глубокую признательность руководству Тихоокеанского института биоорганической химии ДВО РАН за возможность отбора проб донных осадков, капитану НИС “Академик Опарин”, коллегам из отдела экологии бентоса ИнБЮМ РАН С.А. Трофимову и Ю.И. Литвину, оказавшим неоценимую помощь в получении научных материалов, а также коллегам Т.Н. Ревковой, О.А. Миронюк и В.А. Тимофееву за помощь в подготовке иллюстраций. Выражаем благодарность проф., д.б.н. И.В. Довгаль и м.н.с. А.Ш. Абибулаевой за определение инфузорий Японского моря.

Благодарим анонимных рецензентов, высказавших ряд полезных советов и рекомендаций по улучшению нашей рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гальцова В.В., Павлюк О.Н. Мейобентос бухты Алексева (залив Петра Великого, Японское море) в условиях марикультуры гребешка. Владивосток. ИБМ ДВНЦ. 1987. Препринт № 20.
- Гальцова В.В., Павлюк О.Н. Сезонная динамика плотности поселения мейобентоса в Амурском заливе Японского моря // Биол. моря. 2000. Т. 20. С. 160–165.
- Лукина Т.Г., Тарасова Т.С. Phylum Sarcomastigophora, Class Granuloreticulosa. Список видов свободноживущих беспозвоночных дальневосточных морей России. В серии: Исследования фауны морей. Вып. 75. СПб. 2013.
- Павлюк О.Н., Требухова Ю.А. Мейобентос Дальневосточного государственного морского заповедника (залив Петра Великого Японского моря). Научные исследования в заповедниках Дальнего Востока Ч. П., Матер. VI Дальневост. конф. по заповедному делу, Хабаровск, 15–17 октября 2003, Хабаровск: ИВЭП ДВО РАН. 2004. С. 51–56.
- Павлюк О.Н., Требухова Ю.А., Шулькин В.М. Структура сообщества свободноживущих нематод в бухте Врангеля Японского моря // Биол. моря. 2003. Т. 29. С. 388–394.
- Павлюк О.Н., Требухова Ю.А., Чернова Е.Н. Мейобентос в условиях марикультуры приморского гребешка в бухте Миносок (залив Петра Великого Японского моря) // Биол. моря. 2005. Т. 31. С. 329–337.
- Павлюк О.Н., Преображенская Т.В., Тарасова Т.С. Межгодовые изменения в структуре сообществ мейобентоса бухты Алексева Японского моря // Биол. моря. 2001. Т. 27. С. 127–132.
- Преображенская Т.В., Тарасова Т.С. Донные фораминиферы некоторых районов залива Петра Великого. Распространение и экология современных и ископаемых морских организмов. Владивосток: ДВО АН СССР. 1990.
- Сергеева Н.Г., Аникеева О.В. Мягкораквинные фораминиферы Черного и Азовского морей. ИМБИ им. А.О. Ковалевского РАН, Симферополь: ИТ Ариал. 2018.
- Сергеева Н.Г., Аникеева О.В., Абибулаева А.Ш., Довгаль И.В. Новые находки мейобентосных простейших в районе Приморского шельфа Японского моря. Тез. докладов II Международной научнопрактической конференции Изучение водных и наземных экосистем: история и современность, Севастополь. РФ. Севастополь. 2022. С. 54–55.
- Тарасова Т.С., Преображенская Т.В. Влияние марикультуры приморского гребешка на комплексы фораминифер бухты Алексева Японского моря // Биол. моря. 2000. Т. 26. С. 166–174.
- Тарасова Т.С., Преображенская Т.В. Бентосные фораминиферы бухты Миносок залива Петра Великого (Японское море) в условиях марикультуры приморского гребешка // Биол. моря. 2007. Т. 33. С. 25–36.
- Тарасова Т.С., Романова А.В., Плетнев С.П., Аннин В.К. Современные комплексы бентосных фораминифер в бухте Житкова (о. Русский) залива Петра Великого Японского моря // Изв. ТИНРО. 2016. Т. 184. С. 158–167.
- Фадеева Н.П. Свободноживущие нематоды как компонент мейобентоса экосистем шельфа Японского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 2005. 40 с.
- Gooday A.J., Pawlowski J. *Conqueria laevis* gen. et sp. nov., a new soft-walled, monothalamous foraminiferan from the deep Weddell Sea // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2004. V. 84. P. 919–924. <https://doi.org/10.1017/S0025315404010197h>
- Gooday A.J., Bowser S.S., Cedhagen T. et al. Monothalamous foraminiferans and gromiids (Protista) from western Svalbard: a preliminary survey // Mar. Biol. Res. 2005. V. 1. P. 290–312.

- Gooday A.J., Anikeeva O.V., Pawlowski J. New genera and species of monothalamous Foraminifera from Balaclava and Kazach'ya Bays (Crimean Peninsula, Black Sea) // Mar. Biodiversity. 2011. V. 41. P. 481–494. <https://doi.org/10.1007/s12526-010-0075-7>
- Hayward B.W., Le Coze F., Vachard D., Gross O. World Foraminifera Database. Monothalamia. Accessed through World Register of Marine Species. <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=744106> on 2023-06-09
- Henderson, Z. Soft-walled monothalamid foraminifera from the intertidal zones of the Lorn area, north-west Scotland // Mar. Biol. Assoc. U.K. 2023. V. 103. e18. doi: 10.1017/S0025315423000061
- Loeblich A., Tappan H. Foraminiferal genera and their classification. New York: Van Nostrand Reinhold Co. 1987. V. 1, 2.
- Pawlowski J. Introduction to the molecular systematics of foraminifera // Micropaleontology. 2000. V. 46. P. 1–12.
- Pawlowski J., Bolivar I., Guiard-Maffia J., Gouy M. Phylogenetic position of foraminifera inferred from LSU rRNA gene sequences // Mol. Biol. Evol. 1994. V. 11. P. 929–938.
- Pawlowski J., Bolivar I., Fahrni J.F. et al. Molecular evidence that *Reticulomixa filose* is a freshwater naked foraminifer // J. Eukaryotic Microbiol. 1999. V. 46. P. 612–617.
- Sabbatini A., Nardelli M.P., Morigi C., Negri A. Contribution of soft-shelled monothalamous taxa to foraminiferal assemblages in the Adriatic Sea // Acta Protozool. 2013. V. 52. P. 181–192.
- Sergeeva N.G. Benthic Protozoa (Foraminifera, Allogromiida) as potential indicator species for the sedimentation record of the Azov–Black Sea basin bottom deposits // Paleontol. J. 2019. V. 53. P. 879–884.
- Sergeeva N.G., Anikeeva O.V., Gooday A.J. The monothalamous foraminiferan *Tinogullmia* in the Black Sea // J. Micropalaeontol. 2005. V. 24. P. 191–192.
- Sergeeva N.G., Revkova T.N., Ürkmez D. Meiobenthic assemblages of the Laspi Bay (Crimea, Black Sea): taxonomic diversity and quantitative development // Acta Aquat. Turc. 2023. V. 19. P. 58–70.
- Sergeeva N.G., Zaika V.E., Anikeeva O.V. An overview on distribution and abundance of meiobenthic foraminifera in the Black Sea // Ecol. Montenegrina. 2015. V. 2. P. 124–141.
- Tarasova T.S., Kamenskaya O.E., Romanova A.V. Benthic foraminifera under conditions of gas-hydrothermal activity in the Deryugin Basin, Sea of Okhotsk. Abstr. Pap. Int. Conf. “Unique Marine Ecosystems. Modern Technologies of Exploration and Conservation for Future Generations”. Vladivostok. 2016. P. 105–106.
- Tarasova T.S., Zykova M.V., Pitruk D.L. Modern benthic foraminifera in the water area around the Peninsula Zhitkova (Amur Bay, Sea of Japan). Proc. Russ.–China Bilateral Symp. Mar. Ecosyst. Global Change Northwest. Pac. Vladivostok. 2012. P. 105–110.
- Ürkmez D., Sezgin M., Sergeeva N.G. Meiobenthic research on the Black Sea shelf of Turkey: a review, Black Sea marine environment: The Turkish shelf. TUDAV Publication. № 46. Istanbul, Turkey: Turkish Marine research foundation. 2017. P. 196–226.

First Investigations of Benthic Soft-walled Foraminifera and Gromiids (Protozoa) in the northwestern Sea of Japan

N. G. Sergeeva^a, O. V. Anikeeva^a

^aKovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol 299011, Russia

The taxonomic and quantitative composition of the meiobenthos, with an emphasis on foraminifera and gromiids were studied on the coast of Primorsky Region, northwestern part of the Sea of Japan, at water depths of 0.3–86.0 m. The Protozoa were evaluated for the first time in this region as a component of the meiobenthic communities. The protozoa are represented by four morpho-ecological groups: Ciliophora (free-moving and epibionts), both hard-shelled and soft-walled Foraminifera, and Cercozoa (class Gromiidea). The total abundance of the meiobenthos varied from 32 500 to 2 107 500 ind./m². The presence of Protozoa was extremely variable. They were completely absent (station 62) and reached a maximum 155 000 ind./m² (station 42). Among the protozoans, soft-walled foraminifers (SWF) and gromiids (GR) dominated. GRs accounted for up to 51–85% of the abundance of the total protozoa at some stations in Peter the Great Bay. At other stations, SWFs prevailed and reached 93–100% of the total protozoa. The most numerous hard-shelled (HSF) foraminifers and ciliates (CL) were obtained in the Vladimir Bay and at individual stations off the eastern coast of Primorsky Region. Brief descriptions with illustrations are given for 45 representatives of the SWF belonging to the families Allogromiidae and Saccamminidae, of which 22 of them are identified to the species or genus level, and 23 morphotypes are identified to the family level. The gromiid fauna is represented by six morphotypes.

Keywords: meiobenthos, soft-walled foraminifera, gromiids fauna, taxonomic composition, Sea of Japan

УДК 597.553.2.591.4.575.21

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ НЕКОТОРЫХ ПРИЗНАКОВ У САХАЛИНСКОЙ КРАСНОПЕРКИ *PSEUDASPIUS SACHALINENSIS* (NIKOLSKII, 1889) (CYPRINIFORMES, LEUCISCIDAE)

© 2024 г. Н. С. Романов¹, * (ORCID: 0000-0002-8214-0642)

¹Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН,
Владивосток 690041, Россия

*e-mail: n_romanov@inbox.ru

Поступила в редакцию 11.05.2023 г.

После доработки 28.06.2023 г.

Принята к публикации 20.09.2023 г.

В пяти выборках сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis* (Nikolskii, 1889) исследована флуктуирующая асимметрия семи признаков. Для большинства выборок при их сравнении между собой соотношение дисперсий флуктуирующей асимметрии между признаками во всех выборках соответствует дисперсии по средним значениям. На уникальность выборки из оз. Большой Чибисан указывают наименьшее число согласований с другими выборками и наибольшая сумма дисперсий по всем признакам. Кластеризация выборок сахалинской красноперки по дисперсиям флуктуирующей асимметрии всех признаков показывает разбиение на два кластера: в один входят выборки из рек Тымь, Тумнин, Сусуя и Проточная, во второй — выборка из оз. Большой Чибисан. По большинству показателей флуктуирующей асимметрии сахалинская красноперка значительно отличается от двух других видов красноперок, обитающих в тех же водоемах, что может свидетельствовать как о видовой специфичности, так и о влиянии факторов среды на начальных этапах индивидуального развития рыб.

Ключевые слова: сахалинская красноперка, *Pseudaspius sachalinensis*, морфологическая изменчивость, флуктуирующая асимметрия, стабильность развития

DOI: 10.31857/S0134347524020031

Сахалинская красноперка *Pseudaspius sachalinensis* (Nikolskii, 1889) из р. Большая Александровка (о-в Сахалин) описана А.М. Никольским (1889) как *Leuciscus sachalinensis*. Эндемик Дальнего Востока, она ведет проходной образ жизни, нагуливается в море, а зимует и нерестится в реках. В озерах может образовывать пресноводную форму, что особенно характерно для водоемов Японии. Ареал *P. sachalinensis* охватывает материковое побережье Японского моря от р. Венюковка на юге до р. Тумнин на севере, Шантарские и южные Курильские о-ва, о-в Сахалин и о-ва Японского архипелага (Гриценко, 2002; Атлас ..., 2003; Колпаков, Колпаков, 2003; Шедько, 2005; Okada and Ikeda, 1937; Nakamura, 1963; Kurawaka, 1977; Sakai, 1995; Pietsch et al., 2001; Sakai et al., 2002). Генетические исследования показали ограниченность

генетического обмена между популяциями сахалинской красноперки и высокий уровень популяционно-генетической структурированности (Семина, 2008; Брыков и др., 2013; Sakai et al., 2002).

Флуктуирующая асимметрия — это одна из наиболее обычных и широко распространенных форм проявления внутрииндивидуальной изменчивости, величину которой можно использовать для оценки стабильности развития. Однако в многочисленных работах по морфологии сахалинской красноперки вопросы флуктуирующей асимметрии не поднимались (Чуриков, Сабитов, 1982; Богуцкая, 1988, 1990; Свиридов, 1999, 2002; Свиридов, Дюбанов, 2001; Гриценко, 2002; Свиридов, Иванков, 2002; Шедько, 2005; Золотова, 2019; Nakamura,

1963; Onodera and Honma, 1976; Kurawaka, 1977; Kahata, 1981). В ряде работ показано, что уровень флуктуирующей асимметрии, как отражение определенной стабильности развития, соответствует условиям среды, в которых проходил эмбриогенез и ранний постэмбриогенез (Захаров, 1987; Романов, 2001; Tebb and Thoday, 1954; Beardmore, 1960; Valentine and Soule, 1973; Romanov, 1995, 1997). При необычных условиях развития, например, при значительной антропогенной нагрузке на нерестовый водоем или при искусственном разведении или гибридизации, дисперсия флуктуирующей асимметрии повышается (Захаров, 1987; Романов, Ковалев, 2005; Романов, 2019; Parsons, 1992; Romanov, 1995, 1997). Адаптация каждой популяции к определенным условиям среды находит отражение в уровне флуктуирующей асимметрии. Это позволяет использовать этот показатель в популяционных исследованиях, а также для контроля за состоянием природных популяций разных видов (Захаров, 1987; Биотест..., 1993; Захаров и др., 2000; Романов, Михеев, 2020; Zakharov, 2003; Turmukhametova and Shadrina, 2020; Zakharov et al., 2020; Graham, 2021). Важность такого мониторинга трудно переоценить, так как от состояния конкретных природных популяций зависит сохранение отдельных видов и нормальное функционирование экосистем в целом.

Цели данного исследования — изучение флуктуирующей асимметрии для семи признаков сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis* из нескольких водоемов Дальнего Востока России как популяционного показателя; выделение схожих и уникальных выборок, а также сравнение сахалинской красноперки с крупночешуйной *P. hakonensis* (Günther, 1877) и мелкочешуйной *P. brandtii* (Dybowski, 1872) красноперками из тех же водоемов для определения сходства и различий между этими видами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Особи сахалинской красноперки были отловлены в водоемах Сахалинской области и Хабаровского края (рис. 1), объем материала приведен в табл. 1.

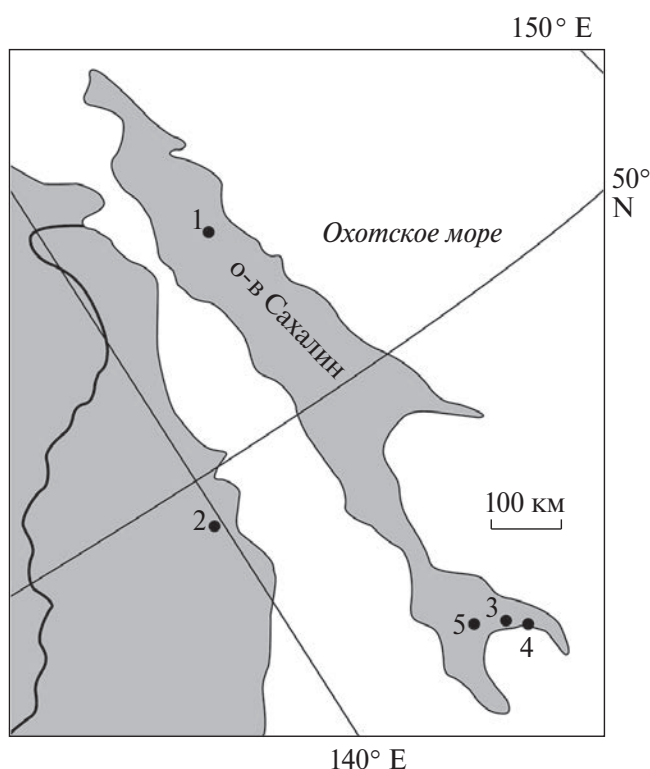


Рис. 1. Карта-схема района исследований и места сбора особей сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis*: 1 — р. Тымь, 2 — р. Тумнин, 3 — оз. Большой Чибисан, 4 — р. Проточная, 5 — р. Сусуя.

Для анализа выбрали 7 билатеральных признаков, которые хорошо просчитывались с малой вероятностью ошибки: число ветвистых лучей в грудных (P) и брюшных (V) плавниках, число заглазничных ($porb$) и подглазничных ($iorb$) костей, число каналов второго порядка на первой заглазничной ($porb-I$), слезной ($lacr$) и предкрышечной (pop) костях.

Флуктуирующую асимметрию оценивали по нескольким показателям: 1 — доля асимметричных рыб в выборке, %; 2 — доля асимметричных особей по разному числу признаков от числа асимметричных рыб в выборке, % (число рыб, асимметричных по одному признаку, делится на число асимметричных рыб; число асимметричных по двум признакам рыб делится на число асимметричных рыб и т. д.); 3 — доля асимметричных особей по каждому из признаков от общего числа случаев асимметрии в выборке, % (число случаев асимметрии в выборке представляет собой сумму случаев асимметрии по всем признакам); 4 — дисперсия флуктуирующей асимметрии (ДФА) на разных признаках, которую рассчитывали по формуле,

Таблица 1. Объем собранного материала, доля асимметричных и асимметричных по числу признаков особей дальневосточных красноперок

Водоем	N, экз.	Доля асиммет- ричных особей, %	Доля асимметричных особей по числу (от 1 до 6) признаков, %					
			1	2	3	4	5	6
Сахалинская красноперка <i>Pseudaspius sachalinensis</i>								
р. Тымь	52	96.2	26.0	20.0	36.0	14.0	4.0	0.0
р. Тумнин	65	98.5	23.4	46.9	21.9	7.8	0.0	0.0
оз. Большой Чибисан	24	87.5	19.0	23.8	33.3	23.8	0.0	0.0
р. Проточная	58	94.8	29.1	21.8	30.9	14.5	3.6	0.0
р. Сусуя	62	95.2	25.4	23.7	27.1	20.3	1.7	1.7
В среднем		95.4	25.3	28.5	28.9	14.9	2.0	0.4
Крупночешуйная красноперка <i>Pseudaspius hakonensis</i> (по: Романов, 2019)								
р. Тымь	53	96.2	43.1	29.4	23.5	7.8	7.8	0.0
р. Тумнин	75	92.0	43.5	31.9	21.7	2.9	0.0	0.0
Мелкочешуйная красноперка <i>Pseudaspius brandtii</i> (по: Романов, Ковалев, 2005)								
р. Тумнин	97	80.4	46.2	37.2	10.3	5.1	1.3	0.0

предложенной Палмером и Штробеком (Palmer and Strobeck, 1986):

$$\sigma_d^2 = \text{var} \left[\frac{A_i}{(R_i + L_i)/2} \right],$$

где $A_i = (R_i - L_i)$, A_i – асимметрия i -той особи, R_i – значение признака справа, L_i – значение признака слева. Данная формула ДФА учитывает мерность признаков. Это позволило сравнить уровень флуктуирующей асимметрии между признаками внутри выборки и, просуммировав дисперсии по всем признакам внутри каждой выборки, получить интегральную оценку флуктуирующей асимметрии (по сумме ДФА признаков) для сравнения разных выборок между собой. Достоверность отличий по ДФА определяли по значению F -критерия (Плохинский, 1970). В ряде случаев в исследованных выборках выявлена ненормальность распределения сравниваемых выборок по дисперсии, а объем некоторых из них был менее 40 экз., поэтому был применен метод Шеффе–Бокса с нормализующим преобразованием Бокса–Кокса (Sokal and Rohlf, 1981; Palmer and Strobeck, 1986; Graham et al., 1993). Для преобразования использовали формулу:

$$d' = (|d| + 0.00005)^{0.33}, \text{ где } d = R - L$$

и в основной формуле для вычисления ДФА A_i заменяли на d' . При оценке доли асимметричных особей по разному числу признаков от числа асимметричных рыб в выборке использовали показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам (Животовский, 1982).

Среднее число морф в популяции вычисляли по формуле:

$$\mu = (\sqrt{p_1} + \sqrt{p_2} + \dots + \sqrt{p_m})^2,$$

где $p_1, p_2 \dots p_m$ – выборочные значения частот, m – число морф в популяции.

Долю редких морф вычисляли по формуле:

$$h = 1 - \mu/m.$$

Показатель r , который является мерой попарного сходства и может быть интерпретирован как частота общих морф в сравниваемых популяциях, вычисляли по формуле:

$$r = \sqrt{p_1 q_1} + \sqrt{p_2 q_2} + \dots + \sqrt{p_m q_m},$$

где $p_1, p_2 \dots p_m$ — выборочные значения частот в первой, а $q_1, q_2 \dots q_m$ — во второй популяциях.

Критерий идентичности популяций I , основанный на показателе r , вычисляли по формуле:

$$I = \frac{8N_1N_2}{N_1 + N_2} \left(1 - r - \frac{p^0 + q^0}{4} \right),$$

где N_1 и N_2 — численность 1-й и 2-й выборок, p^0 — сумма частот морф 1-й выборки, не представленных во 2-й выборке; аналогично q^0 — сумма частот тех морф, которые отсутствовали в 1-й выборке. Величина I распределена как “хи-квадрат χ^2 ” с $m-1$ степенями свободы при нуль-гипотезе о том, что обе выборки принадлежат одной генеральной совокупности. Достоверность отличий значений показателей μ и h оценивали по величине t -критерия Стьюдента (Плохинский, 1970).

Размах изменчивости того или иного показателя рассчитывали как разницу между минимумом и максимумом. При сравнении долей их ошибки вычисляли по формуле:

$$p = \sqrt{\frac{P(100 - P)}{n - 1}},$$

где p — ошибка доли, P — доля (%), n — количество экземпляров.

Связь между параметрами оценивали посредством непараметрического коэффициента корреляции Спирмена (r_s) (Поллард, 1982); там же были взяты критические значения этого показателя. Под согласованностью понимали наличие положительной связи между выборками или между последними и средними значениями показателей.

Дендрограмму сходства строили методом полного сцепления. В качестве характеристики различий использовали евклидово расстояние. Была применена статистическая программа Systat 5.0 (Wilkinson et al., 1992a, 1992b).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наименьшая доля асимметричных особей сахалинской красноперки отмечена в выборке из оз. Большой Чибисан, наибольшая — из р. Тумнин. Согласно полученным данным, большая часть сахалинской красноперки асимметрична по одному (25.3%), двум (28.5%) и трем

Таблица 2. Оценка связи (коэффициент корреляции Спирмена, r_s) по доле асимметричных по числу признаков особей у сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis*

	1	2	3	4	5
1		0.600	0.675	1.000**	0.986**
(М) 2	0.943**		—	0.600	0.771
(М) 3		0.814		0.675	0.814
(М) 4			0.886*		0.986**
(М) 5				0.943**	
(М)					0.929*

Примечание. Здесь и в табл. 4, 6 и 8 выборки обозначены в соответствии с рис. 1; r_s крит. для $n = 5$ — 0.900 и 1.000; для $n = 6$ — 0.828 и 0.942; * — различия достоверны при $p < 0.05$, ** — при $p < 0.01$; при $n = 4$ не вычисляется; слева — сравнение выборок со средними (видовыми) значениями (М), справа — сравнение выборок между собой.

признакам (28.9%). Достоверно намного меньше особей асимметричны по четырем (14.9%) и редко — по пяти (2.0%) признакам. При сравнении популяций отмечены отклонения от средних показателей. Так, в выборке из р. Тымь велика доля рыб асимметричных по трем признакам. В р. Тумнин доля асимметричных по двум признакам красноперок в два раза больше ($p < 0.05$), чем по одному и трем признакам. От других эта выборка отличается значительно большей долей рыб асимметричных по двум признакам ($p < 0.05$ — с выборкой из оз. Большой Чибисан, $p < 0.01$ — с выборками из остальных водоемов). В оз. Большой Чибисан и р. Сусуя значительна доля рыб асимметричных по четырем признакам. В выборке р. Сусуя присутствовали рыбы асимметричные по шести признакам. Красноперки асимметричные по пяти признакам не встречались в р. Тумнин и оз. Большой Чибисан (табл. 1).

Сравнение средней доли всех рыб асимметричных по числу признаков с этим показателем в каждой выборке показало наличие положительной корреляции со всеми выборками, кроме выборки из р. Тумнин. Между отдельными выборками положительная связь по этому показателю отмечена для рыб из рек Тымь, Проточная и Сусуя. Выборки из р. Тумнин и оз. Большой Чибисан демонстрируют отсутствие статистически значимой связи

Таблица 3. Среднее число морф (μ) и доля редких морф (h) в выборках сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis*

Водоем	μ	h
р. Тымь	4.54 ± 0.20	0.092 ± 0.04
р. Тумнин	3.67 ± 0.14	0.083 ± 0.03
оз. Большой Чибисан	3.95 ± 0.09	0.012 ± 0.02
р. Проточная	4.55 ± 0.19	0.090 ± 0.04
р. Сусуя	4.94 ± 0.29	0.177 ± 0.05

с выборками из рек Тымь, Проточная и Сусуя, а также между собой. В трех случаях отмечается согласованность, в семи — ее отсутствие (табл. 2).

Выборки из рек Тымь, Проточная и Сусуя выделяются наибольшим значением среднего числа морф в популяции, достоверно отличаясь от остальных выборок (табл. 3, 4). Максимальная доля редких морф характерна для выборки р. Сусуя, а минимальная — для выборки оз. Большой Чибисан, которая по этому показателю достоверно отличается от выборок рек Сусуя и Тумнин (табл. 3, 4). По критерию идентичности I выборка из р. Тумнин значимо отличается от выборок из рек Тымь, Проточная и Сусуя, а выборка из р. Тымь — от выборки из р. Сусуя (табл. 4).

Анализ доли асимметричных по отдельным признакам рыб от общего числа случаев асимметрии показал, что чаще всего встречаются особи с асимметрией числа каналов сейсмочувствительной системы на предкрышечных и первых заглазничных костях, а также числа ветвистых лучей в грудных плавниках. Реже всего встречались особи с асимметрией подглазничных костей. В реках Тумнин и Проточная асимметричные по этому признаку рыбы отсутствовали (табл. 5). Сравнение доли асимметричных по отдельным признакам рыб от общего числа случаев асимметрии по выборкам сахалинской красноперки со средними значениями этого показателя обнаружило положительную связь для выборок из рек Тумнин, Проточная и Сусуя. Положительная связь между этими выборками отмечена и на популяционном уровне (табл. 6). Доля рыб асимметричных по отдельным признакам от общего числа случаев в выборках из р. Тымь и оз. Большой Чибисан отличается от средних значений. На популяционном уровне эти две выборки продемонстрировали наличие статистически значимой связи между собой, выборка из р. Тымь показала связь с выборкой из р. Проточная, а из оз. Большой Чибисан — с выборкой из р. Сусуя. В шести случаях отмечена согласованность, в четырех — ее отсутствие (табл. 6).

Таблица 4. Попарное сравнение выборок сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis* по среднему числу морф (μ), доле редких морф (h), показателю сходства (r) и критерию идентичности (I)

	μ						r					
h		1	2	3	4	5	I	1	2	3	4	5
	1		3.6***	2.7**	0.01	1.10			0.938±0.030	0.969	0.998	0.768±0.060
	2	0.18		1.7	3.7***	3.9***		12.0**		0.951	0.947±0.028	0.947±0.026
	3	1.8	2.0*		2.9**	3.3**		2.8	6.9		0.969	0.977
	4	0.04	0.04	1.7		1.1		0.4	10.8*	3.0		0.985
	5	1.3	1.6	3.1**	1.4			51.6***	11.3**	2.6	2.6	

Примечание. Различия достоверны при $p < 0.05$, **при $p < 0.01$, ***при $p < 0.001$; выборочная ошибка вычисляется, если r значимо отличается от 1 (по критерию I).

Таблица 5. Доля асимметричных рыб по каждому признаку у дальневосточных красноперок

Водоем	Доля (%) от общего числа случаев асимметрии признаков						
	<i>P</i>	<i>V</i>	<i>porb</i>	<i>iorb</i>	<i>porb-l</i>	<i>lacr</i>	<i>pop</i>
Сахалинская красноперка <i>Pseudaspius sachalinensis</i>							
р. Тымь	17.6	6.4	18.4	2.4	20.8	16.8	17.6
р. Тумнин	16.8	7.3	15.3	0.0	21.9	16.1	22.6
оз. Большой Чибисан	18.2	7.3	20.0	3.6	16.4	14.5	20.0
р. Проточная	20.3	5.3	15.0	0.0	22.6	16.5	20.3
р. Сусуя	20.7	9.3	12.0	0.7	18.0	15.3	24.0
Среднее с ошибкой	18.8±2.4	7.2±1.6	15.5±2.2	1.0±0.4	20.3±2.5	16.0±2.3	21.2±2.5
Крупночешуйная красноперка <i>Pseudaspius hakonensis</i> (по: Романов, 2019)							
р. Тымь	22.7	12.4	2.1	5.2	16.5	20.6	20.6
р. Тумнин	19.7	7.9	2.4	0.8	17.3	26.0	26.0
Мелкочешуйная красноперка <i>Pseudaspius brandtii</i> (по: Романов, Ковалев, 2005)							
р. Тумнин	17.3	6.5	10.1	2.2	18.0	20.1	225.9

Примечание. Расшифровка сокращений приведена в разделе “Материал и методика”.

Таблица 6. Оценка связи (коэффициент корреляции Спирмена, r_s) по доле асимметричных особей по признакам от числа случаев асимметрии у сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis*

	1	2	3	4	5
1		0.688	0.759*	0.786*	0.598
(М) 2	0.688		0.688	0.938**	0.964**
(М) 3		1.000**		0.580	0.723*
(М) 4			0.688		0.884*
(М) 5				0.938**	
(М)					0.964**

Примечание. r_s крит. для $n = 7 - 0.714$ и 0.892 ; *различия достоверны при $p < 0.05$, **при $p < 0.01$; слева – сравнение выборок со средними (видовыми) значениями (М), справа – сравнение выборок между собой.

Минимальные средние значения ДФА характерны для числа лучей в грудных и брюшных плавниках, а максимальные – для числа каналов на первых заглазничных костях (табл. 7). Сравнение ДФА признаков отдельных выборок сахалинской красноперки со средними значениями обнаружило статистически значимую положительную связь, что справедливо для всех выборок и говорит об их согласованности. Сравнение же выборок между собой показало наличие положительной связи между большинством из них, например, выборки из рек Тымь и Сусуя согласуются со всеми. Отмечено отсутствие положительной связи выборки

из оз. Большой Чибисан с выборками из рек Тумнин и Проточная. В восьми случаях отмечена согласованность и в двух – ее отсутствие (табл. 8). Сравнение выборок по ДФА отдельных признаков показало неравноценность признаков для оценки сходства или различия между выборками. Достоверные отличия отсутствовали по числу заглазничных костей и каналов на слезных и предкрышечных костях, а также по числу ветвистых лучей в грудных плавниках. По другим признакам различия были единичны: выборка из р. Проточная отличалась от выборки из р. Сусуя меньшей дисперсией по числу лучей в брюшных плавниках ($p < 0.05$), выборка

Таблица 7. Дисперсия флуктуирующей асимметрии ($\times 10^{-3}$) некоторых признаков у дальневосточных красноперок

Водоем	P	V	$porb$	$iorb$	$porb-l$	$lacr$	pop	Сумма
Сахалинская красноперка <i>Pseudaspius sachalinensis</i>								
р. Тымь	0.873	2.128	18.245	8.046	20.161	13.132	4.561	67.145
р. Тумнин	0.834	2.136	16.743	0.000	24.981	13.084	4.657	62.345
оз. Большой Чибисан	0.909	2.124	18.299	11.569	33.165	10.242	5.201	81.509
р. Проточная	0.934	1.553	17.100	0.000	34.165	10.328	4.069	68.149
р. Сусуя	0.929	2.556	16.916	2.341	26.745	8.922	4.664	63.073
В среднем	0.891	2.090	17.241	3.272	27.117	11.123	4.547	66.281
Крупночешуйная красноперка <i>Pseudaspius hakonensis</i> (по: Романов, 2019)								
р. Тымь	0.816	2.783	5.552	12.639	99.681	15.425	4.817	141.713
р. Тумнин	0.814	1.651	3.891	1.935	33.274	14.812	5.416	61.793
Мелкочешуйная красноперка <i>Pseudaspius brandtii</i> (по: Романов, Ковалев, 2005)								
р. Тумнин	0.658	1.082	10.660	9.848	10.551	9.998	2.601	45.398

Примечание. r_s крит. для $n = 7$ — 0.714 и 0.892; *различия достоверны при $p < 0.05$, **при $p < 0.01$; слева — сравнение выборок со средними (видовыми) значениями (М), справа — сравнение выборок между собой.

Таблица 8. Оценка связи (коэффициент корреляции Спирмена, r_s) по дисперсии флуктуирующей асимметрии у сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis*

	1	2	3	4	5
1		0.786*	0.964**	0.786*	0.893**
(М) 2	0.964**		0.643	1.000**	0.964**
(М) 3		0.893**		0.643	0.786*
(М) 4			0.893**		0.964**
(М) 5				0.893**	
(М)					0.964**

Примечание. r_s крит.= 0.714 и 0.892; *различия достоверны при $p < 0.05$, **при $p < 0.01$; слева — сравнение выборок со средними (видовыми) значениями (М), справа — сравнение выборок между собой.

из р. Тымь от выборки из р. Проточная — меньшей дисперсией по числу каналов на первых заглазничных костях ($p < 0.05$). Максимальное число достоверных различий между выборками (восемь из десяти возможных) отмечено только для дисперсии по числу подглазничных костей. Наибольшим значением суммы дисперсий по всем признакам выделялась выборка из оз. Большой Чибисан (табл. 7).

Кластеризация выборок сахалинской красноперки по ДФА всех признаков показала разбиение на два кластера: один объединяет выборки из рек Тымь, Тумнин, Сусуя и Проточная, второй представляет собой выборку из оз. Большой Чибисан. В первом кластере

наиболее близки между собой выборки рек Тумнин и Сусуя (рис. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

При анализе согласованности между соотношениями средних значений анализируемых показателей с таковыми отдельных выборок и последних между собой кажется вполне логичным, что выборки, согласованные со средними значениями, согласуются и между собой. Это справедливо, например, для выборок рек Тымь, Проточная и Сусуя по доле асимметричных особей по числу признаков. Однако такое согласование наблюдается не всегда: выборка

оз. Большой Чибисан не согласуется ни с одной из выборок, а у выборки р. Тумнин отсутствует связь со средними значениями этого показателя.

По доле асимметричных особей по признакам от числа случаев асимметрии картина другая. Выборки, согласованные со средними значениями, согласуются как между собой, так и с выборками из р. Тымь и оз. Большой Чибисан, у которых нет связи со средними значениями. Для последних характерна положительная корреляция по этому показателю.

Для дисперсии флуктуирующей асимметрии соотношение дисперсий между признаками во всех выборках соответствует таковому по средним значениям. Положительная связь между выборками характерна для восьми случаев из десяти. Только выборка оз. Большой Чибисан не согласуется с выборками из рек Тумнин и Проточная. По всем трем показателям наименьшим числом согласований выделяется выборка из оз. Большой Чибисан, а по двум показателям — из р. Тумнин. Наибольшее число согласований по всем показателям отмечено для выборок из рек Сусуя (9), а также Тымь и Проточная (по 8); наименьшее — для выборок из оз. Большой Чибисан и р. Тумнин (4 и 5 соответственно). При суммировании числа несогласований по всем показателям выборки располагаются в следующем порядке: оз. Большой Чибисан — 8, р. Тумнин — 7, реки Тымь и Проточная — по 4 и р. Сусуя — 3. Таким образом, наименее специализированной можно считать выборку сахалинской красноперки из р. Сусуя, а уникальной — выборку из оз. Большой Чибисан. Это подтверждается суммой дисперсий по всем признакам, которая у выборки из р. Сусуя незначительно больше минимальной, а у выборки из оз. Большой Чибисан имеет максимальное значение. Большое число достоверных различий между выборками по ДФА по числу подглазничных костей связано, очевидно, не только с большим размахом изменчивости этого показателя между популяциями, но и с нулевым значением дисперсии в двух выборках из пяти.

По ДФА использованных признаков в один кластер входят наиболее отдаленные друг от друга выборки из рек Тымь, Тумнин, Проточная и Сусуя. Выборки из оз. Большой

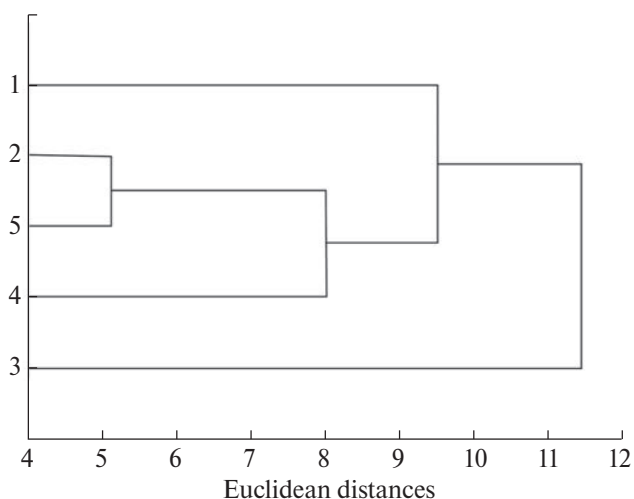


Рис. 2. Дендрограмма сходства выборок сахалинской красноперки *Pseudaspius sachalinensis* по дисперсии флуктуирующей асимметрии исследованных признаков. Выборки обозначены цифрами в соответствии с рис. 1.

Чибисан образуют самостоятельный кластер. Ранее на основе генетических данных было показано, что для сахалинской красноперки характерен высокий уровень популяционно-генетической структурированности (Семина, 2008; Брыков и др., 2013). В этом несоответствии наших результатов и генетических данных нет противоречия. Флуктуирующая асимметрия является проявлением стабильности развития и говорит о сходстве или различиях условий эмбрионального и раннего постэмбрионального развития, когда происходит закладка и становление используемых морфологических структур. Выборка из оз. Большой Чибисан отличается наибольшей суммой ДФА по всем признакам, что может указывать на пониженную стабильность развития красноперки в этом водоеме. Это может быть результатом возможного антропогенного загрязнения из-за плотной застройки коттеджами его берегов.

Несомненный интерес представляет сравнение сахалинской красноперки с крупночешуйной *Pseudaspius hakonensis* (см.: Романов, 2019) и мелкочешуйной *P. brandtii* (см.: Романов, Ковалев, 2005) красноперками из тех же водоемов (табл. 1, 5, 7).

У крупночешуйной красноперки из рек Тымь и Тумнин в отличие от обитающей здесь же сахалинской красноперки доля рыб

асимметричных по одному признаку больше ($p < 0.05$), а доля рыб асимметричных по числу заглазничных костей меньше ($p < 0.01$); ДФА по числу заглазничных костей меньше ($p < 0.001$), а по числу подглазничных костей ($p < 0.05$) — больше. Для красноперок из р. Тымь характерно отсутствие положительной связи по соотношению долей рыб асимметричных по отдельным признакам от общего числа случаев асимметрии; у крупночешуйной красноперки из этой выборки больше значение ДФА по числу каналов на первой заглазничной кости ($p < 0.001$), а также больше сумма дисперсий всех признаков ($p < 0.001$). В отличие от крупночешуйной красноперки среди особей сахалинской красноперки из р. Тумнин нет рыб, асимметричных по числу подглазничных костей, кроме того у сахалинской красноперки из этой выборки отсутствует положительная связь соотношения ДФА признаков.

У мелкочешуйной красноперки из р. Тумнин доля асимметричных рыб меньше, чем у сахалинской красноперки ($p < 0.001$), а доля рыб асимметричных по одному признаку — больше ($p < 0.01$). Среди особей мелкочешуйной красноперки есть рыбы, асимметричные по числу подглазничных костей; меньше ДФА по числу лучей в брюшных плавниках ($p < 0.001$), по числу заглазничных костей ($p < 0.05$) и каналов на первой заглазничной ($p < 0.001$) и предкрышечной ($p < 0.01$) костях, также меньше сумма дисперсий по всем признакам ($p < 0.05$). Однако ДФА по числу подглазничных костей ($p < 0.001$) у представителей этого вида больше, чем у сахалинской красноперки.

Сравнение крупночешуйной и мелкочешуйной красноперок из р. Тумнин показало, что у первой больше доля асимметричных рыб ($p < 0.05$), но меньше доля рыб, асимметричных по числу заглазничных костей ($p < 0.05$); больше ДФА по числу лучей в брюшных плавниках ($p < 0.05$), по числу каналов на первой заглазничной ($p < 0.001$), предкрышечной ($p < 0.001$) и слезной ($p < 0.05$) костях, а также сумма дисперсий по всем признакам ($p < 0.05$), но меньше ДФА по числу заглазничных ($p < 0.001$) и подглазничных ($p < 0.001$) костей.

Таким образом, у обитающих в р. Тымь сахалинской и крупночешуйной красноперок отмечены 7 различий, а у этих же видов из

р. Тумнин — 6. В р. Тымь у представителей разных видов красноперок в два раза больше различий по ДФА, чем у тех же видов, обитающих в р. Тумнин. При сравнении сахалинской и мелкочешуйной красноперок, как и при сравнении мелкочешуйной и крупночешуйной красноперок из р. Тумнин обнаруживается 9 различий. Из них соответственно 6 и 7 различий касаются ДФА, которая является показателем стабильности развития. Это позволяет с уверенностью сказать, что мелкочешуйная красноперка в большей степени отличается от сахалинской и крупночешуйной, чем две последних различаются между собой. Такое заключение не совпадает с данными по митохондриальной ДНК. Генетические различия внутри рода *Tribolodon*, который после ревизии стал называться *Pseudaspius* (см.: Dyldin et al., 2020; Sakai et al., 2020; Dyldin and Orlov, 2021), оцениваются следующими величинами: 10.9% между *P. hakonensis* и *P. sachalinensis*, 8.5% между *P. brandtii* и *P. sachalinensis* (Брыков и др., 2013). Значительные различия между сахалинской и другими видами красноперок из тех же водоемов по большинству показателей флуктуирующей асимметрии могут свидетельствовать как о видовой специфичности, так и о различии мест нереста (в русле реки или в ее притоках), а также о лучшей или худшей адаптации вида к местам размножения. Стабильность развития красноперок можно оценить по сумме ДФА по всем использованным признакам. Самая высокая стабильность развития в данном случае характерна для мелкочешуйной красноперки (сумма дисперсий 45.398), средняя — для крупночешуйной красноперки из р. Тумнин и сахалинской из рек Тымь и Тумнин (сумма дисперсий от 61.793 до 67.145), низкая — для крупночешуйной красноперки из р. Тымь (сумма дисперсий 141.713).

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает благодарность сотрудникам ННЦМБ РАН А.А. Баланову и А.Д. Кухлевскому, а также сотруднику Сахалинского государственного университета С.Н. Сафронову за помощь в сборе материала.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Комиссия по биомедицинской этике Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН считает, что проведенные экспериментальные процедуры с рыбами (отлов сетными орудиями и умерщвление с целью изучения морфологических особенностей их строения) соответствуют действующим российским и международным нормам права и нормативным актам по проведению исследований с лабораторными животными (протокол № 4-201123 от 20 ноября 2023 г.)

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Атлас пресноводных рыб России. М.: Наука. 2003.
- Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Моск. отд. междунар. фонда "Биотест". 1993.
- Богущая Н.Г. Топография каналов сейсмодатированной системы карповых рыб подсемейств Leuciscinae, Xenocyprinidae и Cultrinae // *Вопр. ихтиологии*. 1988. Т. 28. С. 367–382.
- Богущая Н.Г. Морфологические основы системы карповых рыб подсемейства ельцовых (Leuciscinae, Cyprinidae) // *Вопр. ихтиологии*. 1990. Т. 30. С. 920–933.
- Брыков Вл.А., Полякова Н.Е., Семина А.В. Сравнительный анализ изменчивости митохондриальной ДНК у четырех видов дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Pisces, Cyprinidae) // *Генетика*. 2013. Т. 49. С. 355–365.
- Гриценко О.Ф. Проходные рыбы острова Сахалин (систематика, экология, промысел). М.: Изд-во ВНИРО. 2002.
- Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // *Фенетика популяций*. М.: Наука. 1982. С. 38–44.
- Захаров В.М. Асимметрия животных. Популяционно-феногенетический подход. М.: Наука. 1987.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И. и др. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России, Центр здоровья среды, 2000.
- Золотова А.О. Морфологическая и молекулярная изменчивость дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Osteichthyes: Cyprinidae) с анализом последовательностей ДНК в систематике семейства Leuciscinae: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 2019.
- Колпаков В.Е., Колпаков Н.В. Ихтиофауна внутренних вод северного Приморья // *Вопр. ихтиологии*. 2003. Т. 43. С. 739–743.
- Никольский А.М. Остров Сахалин и его фауна позвоночных животных. Приложение № 5. Т. 60. СПб. 1889.
- Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ. 1970.
- Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. М.: Финансы и статистика. 1982.
- Романов Н.С. Флуктуирующая асимметрия лососей заводского и естественного воспроизводства. Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2001. Т. 1. С. 328–335.
- Романов Н.С. Морфологическая изменчивость крупноресничной красноперки *Tribolodon hakonensis* (Cyprinidae) // *Вопр. ихтиологии*. 2019. Т. 59. С. 258–267. doi: 10.1134/S004287521902022X
- Романов Н.С., Михеев П.Б. Изменчивость сибирского тайменя *Hucho taimen* (Salmonidae) реки Амур // *Вопр. ихтиологии*. 2020. Т. 60. С. 655–664. doi: 10.31857/S0042875220060089
- Романов Н.С., Ковалев М.Ю. Морфологическая изменчивость мелкоресничной красноперки *Tribolodon brandtii* (Cyprinidae) из некоторых водоемов Дальнего Востока. Чтения памяти В.Я. Леванидова. Владивосток: Дальнаука. 2005. Т. 3. С. 483–491.
- Свиридов В.В. Морфология и структура чешуи популяций дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* Приморья и южного Сахалина. Матер. II регион. конф. "Актуальные проблемы морской биологии, экологии и биотехнологии". Владивосток: Изд-во ДВГУ. 1999. С. 135–136.
- Свиридов В.В. Морфологическая и генетическая дивергенция и географическая изменчивость дальневосточных красноперок рода *Tribolodon*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 2002.
- Свиридов В.В., Дюбанов А.М. Особенности подвесочного аппарата дальневосточных красноперок (*Tribolodon*, Cyprinidae). IV регион. конф. "Актуальные проблемы морской биологии, экологии и биотехнологии". Владивосток: Изд-во ДВГУ. 2001. С. 108–110.
- Свиридов В.В., Иванков В.Н. Топография сейсмодатированных каналов головы молоди дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* (Cyprinidae) и ее значение для видовой диагностики // *Вопр. ихтиологии*. 2002. Т. 42. С. 418–420.

- Семина А.В. Молекулярная эволюция и филогенетические отношения в двух группах рыб семейств Mugilidae и Cyprinidae: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток. 2008.
- Чуриков А.А., Сабитов Е.Х. Дополнение к диагнозу дальневосточных красноперок рода *Tribolodon* // Вопр. ихтиологии. 1982. Т. 22. С. 881–883.
- Шедько С.В. О таксономическом статусе *Leuciscus sachalinensis* Nikolsky, 1889 (Cypriniformes, Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. 2005. Т. 45. С. 475–481.
- Beardmore J.A. Developmental stability in constant and fluctuating temperatures // Am. J. Phys. Anthropol. 1960. V. 14. P. 411–422.
- Dyldin Y.V., Hanel L., Fricke R. et al. Fish diversity in freshwater and brackish water ecosystems of Russia and adjacent waters // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 2020. V. 45. P. 47–116. doi: 10.5134/251251
- Dyldin Y.V., Orlov A.M. Annotated list of ichthyofauna of inland and coastal waters of Sakhalin Island. 1. Families Petromyzontidae–Salmonidae // J. Ichthyol. 2021. V. 61. P. 48–79. doi: 10.1134/S0032945221010057
- Graham J.H. Fluctuating asymmetry and developmental instability, a guide to best practice // Symmetry. 2021. V. 13. P. 9. doi.org/10.3390/sym13010009
- Graham J., Freeman D.C., Emlen J. Antisymmetry, directional asymmetry, and dynamic morphogenesis // Genetica. 1993. V. 89. P. 121–137. doi:10.1007/bf02424509
- Kahata M. Differences in the swim bladder of three species of the genus *Tribolodon* from Hokkaido // Jpn. J. Ichthyol. 1981. P. 349–350.
- Kurawaka K. Cephalic lateral-line systems and geographical distribution of the genus *Tribolodon* (Cyprinidae) // Jpn. J. Ichthyol. 1977. V. 24. P. 167–175.
- Nakamura M. Keys to the Freshwater Fishes of Japan Fully Illustrated in Colors. Tokyo: Hokuryukan. 1963.
- Okada Y., Ikeda H. Statistical observations on the species of the genus *Tribolodon* in Hokkaido, Japan and notes on their distribution // Zool. Mag. Tokyo. 1937. V. 49. P. 161–172.
- Onodera T., Honma Y. Racial differentiation of the Japanese dace (genus *Leuciscus*) in the Northern Japan // Proc. Japan. Soc. Syst. Zool. 1976. V. 12. P. 65–77.
- Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1986. V. 17. P. 391–421.
- Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity. 1992. V. 68. P. 361–364.
- Pietsch T.W., Amaoka K., Stevenson D. et al. Freshwater fishes of the Kuril Islands and adjacent regions // Species Diversity. 2001. V. 6. P. 133–164.
- Romanov N.S. Fluctuating asymmetry in chum salmon, *Oncorhynchus keta*, from the Maritime Province // J. Ichthyol. 1995. V. 35. P. 171–182.
- Romanov N.S. Fluctuating asymmetry and salmon rearing // J. Morphol. 1997. V. 232. P. 317.
- Sakai H. Life-histories and genetic divergence in three species of *Tribolodon* (Cyprinidae) // Mem. Fac. Fish. Sci., Hokkaido Univ. 1995. V. 42. № 1–2. P. 1–98. <http://hdl.handle.net/2115/21893>
- Sakai H., Goto A., Jeon S.R. Speciation and dispersal of *Tribolodon* species (Pisces, Cyprinidae) around the Sea of Japan // Zool. Sci. 2002. V. 19. P. 1291–1303. <https://doi.org/10.2108/zsj.19.1291>
- Sakai H., Watanabe K., Goto A. A revised generic taxonomy for Far East Asian minnow *Rhynchocypris* and dace *Pseudaspius* // Ichthyol. Res. 2020. V. 67. P. 330–334. doi: 10.1007/s10228-019-00726-5
- Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. New York: Freeman & Co. 1981.
- Tebb G., Thoday J.M. Stability in development and relational balance of X-chromosomes in *Drosophila melanogaster* // Nature. 1954. V. 174. P. 1109–1110. <https://doi.org/10.1038/1741109a0>
- Turmukhametova N., Shadrina E. Changes in the fluctuating asymmetry of the leaf and reproductive capacity of *Betula pendula* roth reflect pessimization of anthropogenically transformed environment // Symmetry. 2020. V. 12. 1970. doi.org/10.3390/sym12121970
- Valentine D.V., Soule M. Effect of p,p'-DDT on developmental stability of pectoral fin rays in the grunion // Fish. Bull. Nat. Mar. Fish. Serv. 1973. V. 71. P. 921–925.
- Wilkinson L., Hill M.-A., Welna J.P., Birkenbeuel. SYSTAT for Windows: Statistics, Version 5. Evanston: Systat Inc. 1992a.
- Wilkinson L., Hill M.-A., Miceli S. et al. SYSTAT for Windows: Graphics, Version 5. Evanston: Systat Inc. 1992b.
- Zakharov V.M. Linking developmental stability and environmental stress: a whole organism approach. Developmental instability: Causes and Consequences. New York: Oxford University Press. 2003. P. 402–414.
- Zakharov V.M., Shadrina E.G., Trofimov I.E. Fluctuating asymmetry, developmental noise and developmental stability: future prospects for the population developmental biology approach // Symmetry. 2020. V. 12. Art. ID 1376. doi.org/10.3390/sym12081376

Fluctuating Asymmetry of Some Characters in the Sakhalin Redfin *Pseudaspius sachalinensis* (Nikolskii, 1889) (Cypriniformes, Leuciscidae)

N. S. Romanov^a

^a*Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch,
Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690041, Russia*

Fluctuating asymmetry of seven characters was studied in five samples of the Sakhalin redfin *Pseudaspius sachalinensis* (Nikolskii, 1889). A comparison of these samples with each other showed that the ratio of variances of fluctuating asymmetry between characters corresponds in a majority of samples to the variance of the average values for these samples. The uniqueness of the sample from Bolshoi Chibisan Lake is indicated by the smallest number of agreements with other samples and the largest sum of variances for all characters. Clusterization of samples of the Sakhalin redfins in terms of variances of fluctuating asymmetry of all characters shows a division into two clusters: one includes samples from the Tym, Tumnin, Susuya, and Protochnaya rivers; and the other cluster includes a sample from the Bolshoi Chibisan Lake. For most indicators of fluctuating asymmetry, the Sakhalin redfin differs significantly from two other redfin species living in the same water bodies, this may indicate either species specificity or the influence of environmental factors at the initial stages of individual development of fish in the spawning sites.

Keywords: Sakhalin redfin, *Pseudaspius sachalinensis*, morphological variability, fluctuating asymmetry, stability of development

УДК 597.5

МОРФОЛОГИЯ СЕЙСМОСЕНСОРНОЙ СИСТЕМЫ ИЗМЕНЧИВОГО ЩЕКОВОГА *BOVICTUS VARIEGATUS* RICHARDSON, 1846 (PISCES: BOVICTIDAE)

© 2024 г. С. В. Жданов¹, * (ORCID: 0000-0002-5423-9506)

¹Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург 199034, Россия

*e-mail: Sergey.Zhdanov@zin.ru

Поступила в редакцию 19.06.2023 г.

После доработки 17.11.2023 г.

Принята к публикации 29.11.2023 г.

Впервые изучено строение сейсмосенсорной системы и установлена топография сейсмосенсорных каналов *Bovichtus variegatus* Richardson, 1846. Показана изменчивость отдельных структур, приведено сравнение с ранее описанной сейсмосенсорной системой *B. psychrolutes* Günther, 1861. Выявлен ряд общих и отличительных признаков строения сейсмосенсорных систем *B. variegatus* и *B. psychrolutes*.

Ключевые слова: Bovichtidae, *Bovichtus variegatus*, изменчивость, морфология, сейсмосенсорная система

DOI: 10.31857/S0134347524020045

Бовихтовые или щекороговые (Bovichtidae) — базальное семейство морских придонных рыб подотряда Notothenioidei. Представители семейства распространены в нотальных водах южного полушария у берегов Южной Америки, Тасмании, южной Австралии, Новой Зеландии, о-вов Тристан-да-Кунья, Сен-Поль и Амстердам, а также у Антарктического п-ова. Многие виды рода имеют локальный ареал и ведут скрытный образ жизни. В настоящее время валидными признаны 11 видов из трех родов; 8 видов относятся к роду *Bovichtus* Cuvier (FishBase..., 2023). В конце прошлого столетия проведены региональные ревизии рода (Hardy 1988; Bravo et al., 1999), сутью которых было изучение внешней морфологии и осевого скелета. Установлено, что семейство занимает базальное положение внутри подотряда (Воскобойникова, 1986; Lecoindre et al., 1997), его таксономический ранг поднят до уровня надсемейства Bovichtoidea (Воскобойникова, 2010). Благодаря предыдущим исследованиям сейсмосенсорной системы (далее ССС) семейств Nototheniidae (Якубовски, 1970, 1971; Балускин, 1984), Bathydraconidae (Балускин, Воскобойникова, 2011)

и Channichthyidae (Iwami et al., 1999) была составлена общая, на тот момент, характеристика подотряда Notothenioidei (Балускин, 1997; Воскобойникова, 2010). Подробное изучение внешней морфологии и скелета позволило выявить диагностические признаки валидных видов рода *Bovichtus* и установить особое положение семейства Bovichtidae внутри подотряда Notothenioidei. ССС представителей семейства характеризовалась как сложная структура с развитыми каналцами 2-го и 3-го порядков (далее каналцев-2 и -3) (Воскобойникова, 2010). Единственным представителем рода *Bovichtus*, для которого приведена схема сенсорных каналов (далее СК), стал *Bovichtus psychrolutes* (Балускин, 2016), прочие виды этого таксона в данном аспекте оставались неизученными. Это и определило перспективу дальнейших исследований других представителей рода *Bovichtus* для получения более полной таксономической характеристики семейства Bovichtidae. В настоящей работе впервые приведено подробное описание морфологии ССС *Bovichtus variegatus* и показаны особенности

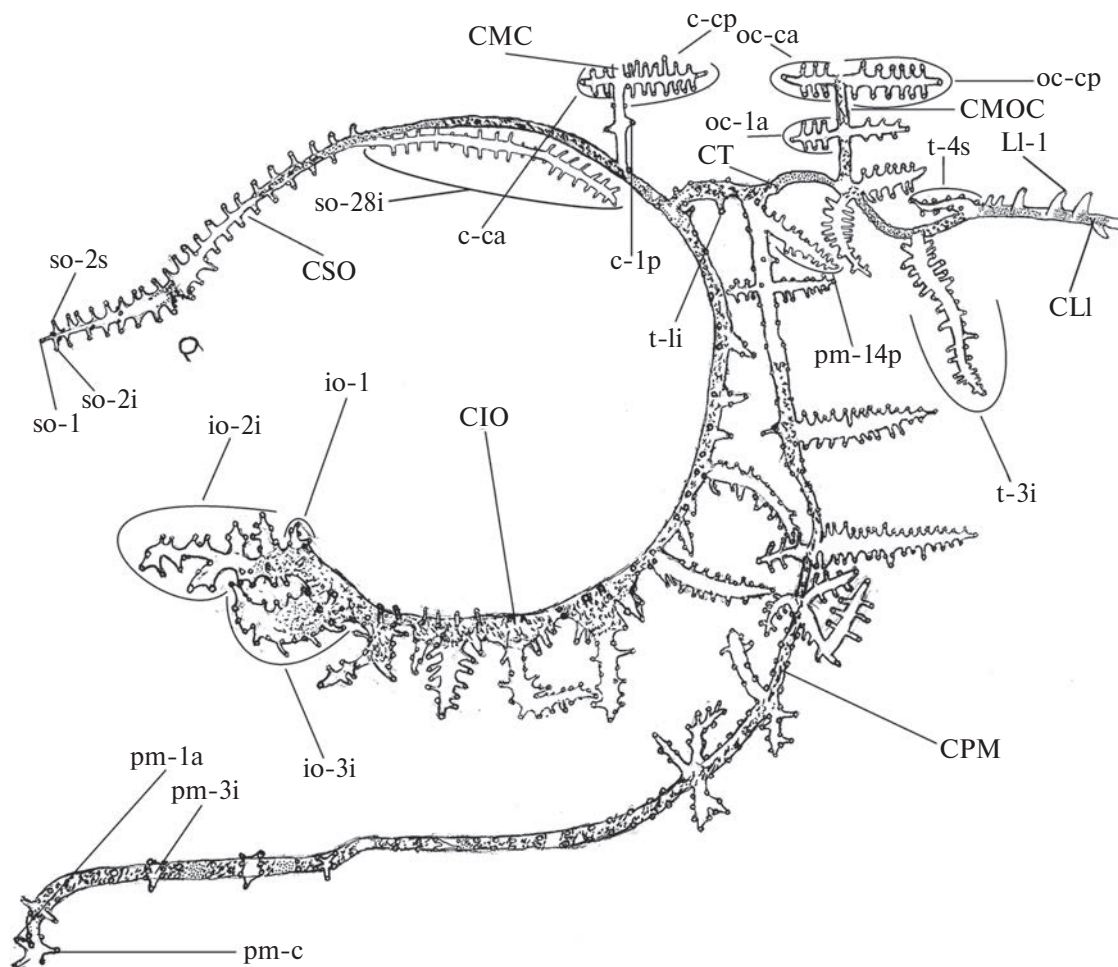


Рис. 1. Топография сейсмочувствительной системы *Bovichtus variegatus* (ЗИН № 36197 TL 121 мм), вид сбоку. Каналы: CSO – надглазничный, CIO – подглазничный, CT – височный, CPM – предкрышечно-нижнечелюстной и CLI – туловищный. Комиссуры: CMC – корональная и СМОС – затылочная. Канальцы: so-1–30 – надглазничные; io-1–18 – подглазничные; pm-c и pm-1–14 – предкрышечно-нижнечелюстные; t-1–7 – височные, c-lp и c-c – корональные, oc-la и oc-c – затылочные, LI-1 – 1-ый туловищный.

этой системы в сравнении с описанной ранее у *B. psychrolutes*.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве изучаемого материала использовали экземпляры из фондовой коллекции Зоологического института (ЗИН) РАН: *Bovichtus variegatus*: ЗИН 36197 – прол. Кука, Новая Зеландия 1.01.1950, 2 экз., TL 121.3 мм и TL 116.0 мм; ЗИН 36198 – зал. Лайалл, Новая Зеландия, 11.06.1949, колл. R. K. Dell, 1 экз., TL 146.3 мм; ЗИН 49281 – о-ва Снэрс, Новая Зеландия, глуб. 2 м, 23.12.1984, колл. G. Hardy, 4 экз., TL 65.2 – 81.6 мм. Для сравнения использовали фотографии коллекционных материалов Британского музея естественной истории (BMNH): *Bovichtus*

variegatus: BMNH 1855.9.19.82 – порт Джексон, Новый Южный Уэльс, Австралия, 2 экз., TL 107.8 мм (лектотип) и 167.0 мм (паралектотип); *Bovichthys decipiens*: BMNH 1876.2.12.8 – прол. Кука, Новая Зеландия, 1 экз., TL 34.2 мм (голотип).

Для точного выявления строения ССС использовали методику окрашивания каналов (Якубовски, 1970), красители вводили экземплярам, фиксированным в 70% этаноле, которые затем изучали под биноклем МС-2. Остеологические признаки сенсорных каналов (СК) головы исследовали по препаратам, окрашенным ализариновым синим и ализариновым красным (Potthoff, 1984), и по томограммам, полученным при помощи микротомографа Neoscan N80. Согласно общепринятой терминологии

(Якубовски, 1971; Неелов, 1979; Сиделева, 1982; Балускин, 1984; Мандрица, 2001; Page, 1977), каналы сейсмодатчика системы *B. variegatus* обозначены заглавными латинскими буквами. Названия пор и канальцев приведены в соответствии с каналом, к которому они относятся; далее после дефиса указан порядковый номер поры или канальца и строчная латинская буква, обозначающая положение относительно канала: верхняя — s (от “superior”); нижняя — i (от “inferior”); передняя — a (от “anterior”); задняя — p (от “posterior”). Поры или канальцы, расположенные по центру оси симметрии в медиальной проекции, названы центральными (с — от “centralis”). Канальцы могут быть парными или непарными в зависимости от наличия на обеих сторонах головы. Также канальцы или поры могут быть двойными, если, находясь на одном канале, они располагаются друг напротив друга, или одинарными, когда имеется лишь один каналец или пара (Неелов, 1979; Мандрица, 2001).

РЕЗУЛЬТАТЫ

План строения СК головы *Bovichtus variegatus* (рис. 1) соответствует перкоидному типу, для которого свойственно наличие корональной комиссуры и связи надглазничного и подглазничного каналов. Всего в состав ССС входят 5 каналов: подглазничный (CIO), надглазничный (CSO), височный (СТ), предкрышечно-нижнечелюстной (СРМ) и туловищный (СЛ), а также 3 комиссуры: корональная (СМС), затылочная (СМОС) и подбородочная. Каналы не прерываются. Число канальцев-1 и пор на одном канале может превышать 30. Все канальцы оканчиваются терминальными порами. Большинство длинных кожных канальцев располагается на подглазничном, височном и предкрышечно-нижнечелюстном каналах. Поры СК головы практически не различаются по размерам. Исключение составляют дополнительные поры, расположенные у основания и по бокам кожных канальцев.

Надглазничный канал проходит через nasale и frontale. Участок канала в nasale короткий, примерно равный диаметру ноздри. Во frontale проходит более половины всей длины канала, сам канал заканчивается слиянием с CIO и СТ. Перед nasale и в промежутке между nasale

и frontale канал расширен и не имеет костной крыши. Терминальная пора so-1 располагается непосредственно над верхней челюстью. Всего перед nasale 10 двойных канальцев-1 и 8 дополнительных пор. Между so-10 и so-11 канал проходит через nasale. Начиная с so-11, следует участок канала без костной крыши, на котором имеется 12 двойных канальцев-1 и одинарные so-17 и so-18. На участке во frontale 11 канальцев-1 расположены до СМС и две основные поры после нее. Каналец so-28i является наиболее развитым как в надглазничном канале, так и во всей ССС. Начинается на вертикали переднего края зрачка, проходит в углублении во frontale, открывается терминальной порой позади корональной комиссуры и несет 36 канальцев-2 и пор.

Корональная комиссура представлена парными двойными канальцами с-1a и с-1p. Каналец с-са — короткий, с четырьмя канальцами-2. Задний с-ср более длинный, имеет 16 канальцев-2.

Подглазничный канал проходит в lacrimale и postlacrimale-1—5 и костях окологлазничного кольца, сливаясь в dermosphenoticum с CSO и СТ. Всего от канала отходят 18 (8 длинных и 10 коротких) нижних канальцев-1. Длинные канальцы расположены над фонтанелями канала и распределены следующим образом: 4 в lacrimale (io-3i, io-4i, io-5i и io-7i) и по одной в postlacrimale-1—4 (io-8i, io-9i, io-11p и io-14p). Канальцы-1 несут до 13 пор и канальцев-2, которые, в свою очередь, обладают канальцами-3 (lacrimale). Короткие канальцы менее развиты, имеют до шести дополнительных пор и канальцев-2 (io-1 и io-2). Орбитальная сторона канала представлена слабо развитыми канальцами-1 (lacrimale) и основными порами (postlacrimale-1—5).

Височный канал проходит через frontale, pteroticum, supratemporale, posttemporale и supracleithrum. Наиболее развитые кожные канальцы берут начало в участках канала, образованных промежутками между костями. Всего на канале 8 канальцев-1 и 5 мелких пор. На участке во frontale, канал открывается мелкими порами, здесь же отходит каналец t-li. Далее канал проходит в верхней части pteroticum, образующей затылочную ямку, и в supratemporale. Между этими костями от канала отходят развитые

двойные каналцы t-2s и t-2i дугообразной формы, незначительно отличающиеся друг от друга шириной просвета и числом каналцев-2. Каналец t-3i — один из наиболее развитых в СК головы, располагается между supratemporale и posttemporale и имеет более 30 каналцев-2 и пор. Просвет каналца доходит до заднего края suboperculum. Между posttemporale и supracleithrum находится одинарный t-4s, он направлен вперед, имеет 9 пор и открывается терминальной порой на одной вертикали с основанием t-3i. На supracleithrum расположены 3 коротких каналца t-5s, t-6s и t-7s.

Затылочная комиссура проходит в parietale и supraoccipitale, представлена боковыми каналцами oc-1a и oc-1p, а также центральными oc-ca и oc-cr, содержащими по 6 каналцев-2 (кроме oc-cr, у которого их 12).

Предкрышечно-нижнечелюстной канал проходит через dentale, anguloarticulare и праеоперкулум. Всего в канале 9 закрытых кожей фонтанелей и 19 каналцев-1, из которых 14 двойных и 5 одинарных. Между фонтанелями расположены ряды мелких пор. Наиболее развитые каналцы расположены над фонтанелями в праеоперкулум и на участке, свободном от костной крыши. Канал соединен подбородочной комиссурой, от которой 2 каналца отходят вперед и 1 — назад. В dentale канал открывается четырьмя фонтанелями, здесь отходят 5 каналцев. Над первой фонтанелью расположены двойные каналцы pm-2a и pm-2p с мелкими порами у оснований. Над другими тремя фонтанелями расположены скопления из 5–7 мелких кожных пор с каналцами pm-3i, pm-4i и pm-5i. Канал в anguloarticulare представлен одной фонтанелью, над которой расположен каналец pm-6i. Далее канал заходит в праеоперкулум, где присутствуют 5 фонтанелей; над каждой из них от канала отходят двойные каналцы-1. Двойные pm-7s и pm-7i имеют по крупному каналцу-2 с двумя — четырьмя порами. Каналцы pm-8s, pm-8i и pm-9a имеют по 8 пор и каналцев-2. Среди них pm-8s выделяется широким просветом, а pm-9a — дугообразной формой. На верхней стороне каналца pm-9p находятся два каналца-2, от которых отходит по 3 пары каналцев-3. Каналец pm-10a сопоставим по размерам с pm-9a, имеет 5 каналцев-2, находится между io-11p и io-14p.

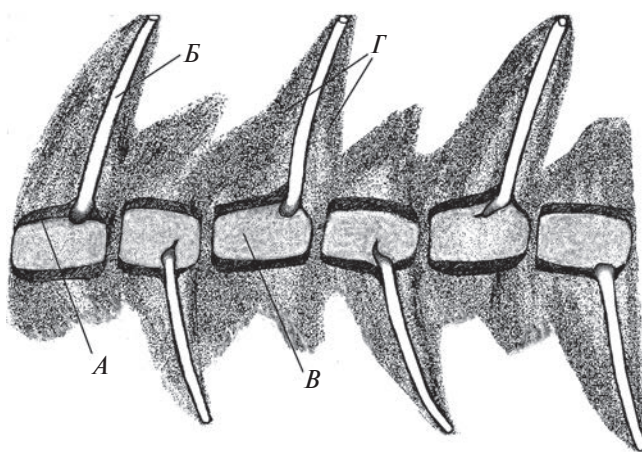


Рис. 2. Строение туловищного канала и члеников *Bovichtus variegatus*. А — костный членик, Б — каналец-1, В — полость костного членика, через которую проходит туловищный канал, Г — кожные образования, через которые проходит каналец.

У pm-10p, одного из самых крупных и развитых каналцев ССС, доходящего до заднего края suboperculum, широкий просвет и большое число каналцев-2. Напротив короткого pm-11a располагается развитый pm-11p, который чуть короче pm-10p, выходит из праеоперкулум на уровне каналца io-16p и соединяется с височным каналом. Костная крыша отсутствует. От канала отходят двойные каналцы pm-12a и pm-12p и одинарные pm-13p и pm-14p.

Туловищный канал представляет собой ряд непрободенных чешуй боковой линии, которые модифицировались в костные членики суперэллиптической формы, расположенные в коже и снабженные каналцами, отходящими попеременно вверх и вниз (рис. 2). Каналцы открываются единственной порой. В передней части туловищного канала каналцы направлены под углом около 70° относительно самого канала. По мере приближения к хвостовому плавнику каналцы уменьшаются в размерах и располагаются перпендикулярно относительно канала. Всего насчитывается 76–82 членика. Канал начинается непосредственно за supracleithrum в верхней половине туловища и постепенно смещается на середину. Далее канал сужается, заходит на хвостовой плавник, проходит по седьмому ветвистому лучу и открывается терминальной порой на разветвленной части луча. Всего 18 мелких каудальных пор, терминальная пора значительно увеличена, диаметр

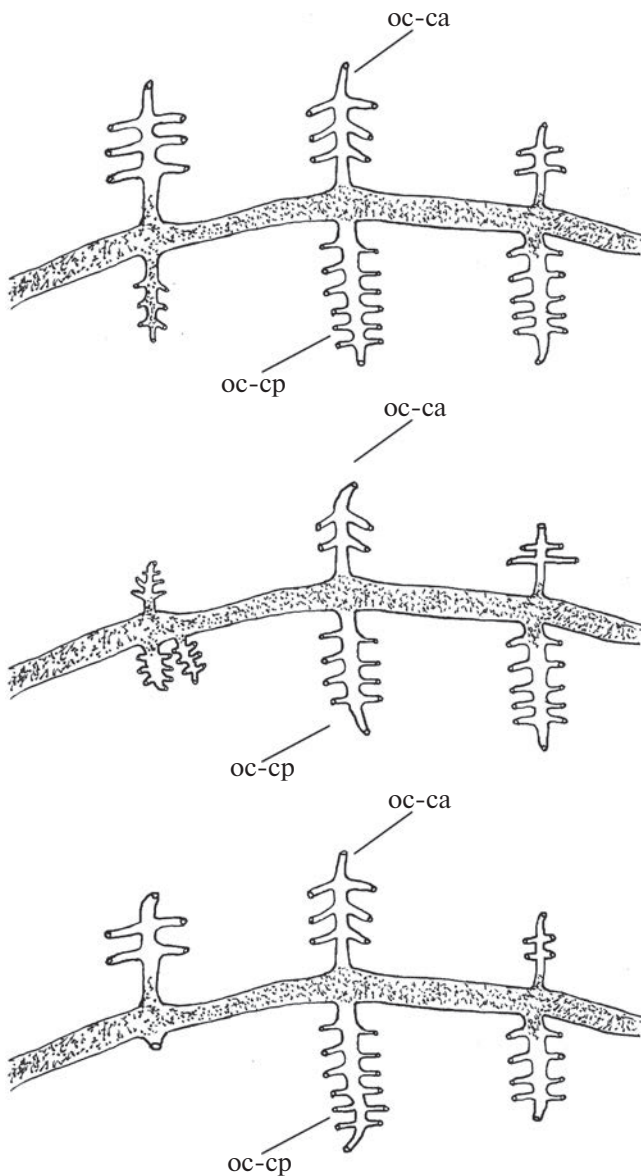


Рис. 3. Изменчивость строения затылочной комиссуры *Bovichtus variegatus*. Центральные каналы: ос-са — передний, ос-сп — задний.

приблизительно равен толщине канала, костные членики на этом участке отсутствуют.

При изучении экземпляров этого вида обнаружены признаки, проявившие вариабельность. Число канальцев-1 подглазничного канала на постлакримальном участке может варьировать от 13 до 16. При этом число развитых канальцев подглазничного канала остается постоянным. Развитые канальцы имеют незначительную изменчивость по направлению и по числу дополнительных пор и канальцев-2. На других СК головы канальцы-1 менее вариативны, однако

на участке СРМ-IV их число варьирует от 1 до 5. Вероятно, это связано с тем, что канал не проходит внутри какой-либо кости. Канальцы-1 затылочной комиссуры, как и на каналах, образованы над фонтанелями, однако у некоторых экземпляров на месте одного крупного канальца может быть два канальца меньших размеров. Кроме того, передний центральный каналец затылочной комиссуры всегда короче заднего (рис. 3). Наличие костной крыши на определенных участках каналов, а также число и расположение фонтанелей оказались характерными для всех экземпляров. В туловищном канале изменениям подвержены общее число члеников и чередование направления канальцев.

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнение CCC *Bovichtus variegatus* с *B. psychrolutes* (Балушкин, 2016) позволило установить ряд схожих признаков: соединение СРМ с СТ, развитые канальцы-1 с канальцами-2, наличие подбородочной комиссуры и общее число члеников (76–82 у *B. variegatus* и 79–87 у *B. psychrolutes*). Также выявлены отличительные признаки *B. variegatus* от *B. psychrolutes*: наличие большего числа сильно развитых кожных канальцев-1 с канальцами-2 и -3, отсутствие основных пор на СРМ и меньшее число канальцев-1 на СМОС. В ходе остеологических исследований перед *posttemporale* и после затылочной комиссуры обнаружена *supratemporale*, через которую проходит височный канал. Прикрепляясь к *parietale* веретенообразным концом, она протекает вдоль *posttemporale* и в задней части принимает веслообразную форму. Положение канала и комиссуры относительно *supratemporale* близко к вариантам А и В, приведенным Ябэ для *Cottoidea*, и характерно для *Hemitripterae*, *Cottidae*, *Rhamphocottidae* и *Agonidae* (Yabe, 1985), однако у других нотениевидных эта кость отсутствует. Наличие *supratemporale*, вероятно, представляет собой результат конвергентной эволюции с выше-названными таксонами *Cottoidei*. Гомоплазия также наблюдается при сравнении схем CCC *Bovichtus* и некоторых представителей *Cottidae* (Неелов, 1979), хорошо заметно сходство в сложностроенных канальцах-1 и -2 (*Myoxocephalus*, *Porocottus*), а также в строении туловищного канала (*Artediellus*). Необходимо отметить, что

затылочная комиссура *Nototheniidae* проходит через табличные кости *extrascapulare* (*tab. parietale* и *tab. supraoccipitale* — по: Балужкин, 1984), которые не обнаружены у *B. variegatus*. Слияние СРМ с СТ ранее отмечалось только для некоторых представителей рода *Notothenia* (Якубовски, 1971; Балужкин, 1984). Такие признаки, как развитые каналы-1, наличие каналов-2 и -3 и присутствие подбородочной комиссуры, не обнаружены у других представителей подотряда *Notothenioidei*, также как и подобное строение туловищного канала (Якубовски, 1970, 1971; Балужкин, 1984, 1997; Балужкин, Воскобойникова, 2011; Iwami et al., 1999). В связи с этим можно предположить, что дальнейшее исследование ССС *Bovichtus* и *Bovichtidae* не только укрепит особое положение семейства внутри подотряда, но и позволит составить характеристику ССС для каждого вида, что, несомненно, дополнит диагнозы и устранил сомнения в валидности тех или иных видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает свою искреннюю благодарность О.С. Воскобойниковой за критическое прочтение рукописи, В.Г. Сиделевой за помощь в освоении методики изучения сейсмочувствительной системы, З.В. Жидкову за помощь в освоении методов компьютерной томографии, анонимным рецензентам за конструктивные замечания, способствовавшие улучшению качества статьи, старшим хранителям Р.Ш. Каримовой и В.П. Пальм за помощь в работе с фондовой коллекцией ЗИН и всем выше названным за поддержку в ходе исследования. Автор очень признателен старшему ответственному куратору Руперту Коллинзу за предоставленную возможность изучить рыб из коллекции Британского музея естественной истории.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Зоологического института Российской академии наук, в рамках государственного задания № 122031100285–3. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Сбор материала автором не осуществлялся: в работе использованы экземпляры из фондовых коллекций, собранных в прошлом и позапрошлом столетиях.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балужкин А.В. Морфологические основы систематики и филогении нототениевых рыб. Л.: Изд. ЗИН АН СССР. 1984.
- Балужкин А.В. Морфология, классификация и эволюция нототениевидных рыб Южного океана: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 1997. 52 с.
- Балужкин А.В. Систематика антарктических щекорогов рода *Bovichtus* (*Bovichtidae*) подводных возвышенностей Новозеландской котловины // Вопр. ихтиологии. 2016. Т. 3. С. 499–507.
- Балужкин А.В., Воскобойникова О.С. Антарктические плосконосовые рыбы (*Bathodraconidae*). СПб.: Наука. 2011.
- Воскобойникова О.С. Эволюционные преобразования висцерального скелета и вопросы филогении нототениевидных рыб (*Nototheniidae*) // Тр. ЗИН АН СССР. 1986. Т. 153. С. 46–66.
- Воскобойникова О.С. Онтогенетические основы происхождения, эволюции и родственных отношений нототениевидных рыб. СПб.: Наука. 2010.
- Мандрица С.А. Сейсмочувствительная система и классификация скорпеновидных рыб (*Scorpaeniformes: Scorpaenoidei*). Пермь: Изд-во ПермГУ. 2001.
- Неелов А.В. Сейсмочувствительная система и классификация керчаковых рыб. Л.: Наука. 1979.
- Сиделева В.Г. Сейсмочувствительная система и экология байкальских подкаменщиковых рыб (*Cottoidei*). Новосибирск: Наука. 1982.
- Якубовски М. Особенности морфологии системы органов боковой линии у представителей антарктического рода *Trematomus* Boul. (*Nototheniidae, Pisces*) // Вопр. ихтиологии. 1970. Т. 10. С. 385–390.
- Якубовски М. Морфологические особенности системы органов боковой линии у представителей рода *Notothenia* Rich. и других родов семейства *Nototheniidae* (*Pisces*) // Вопр. ихтиологии. 1971. Т. 11. С. 595–601.
- Bravo R., Lloris D., Pequeño G., Rucabado J. Revisión de las distintas especies del género *Bovichtus* (*Perciformes, Bovichtidae*) citadas para el cono sur Americano y península Antártica // Rev. Biol. Mar. Ocean. 1999. V. 34. P. 123–137.
- FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org. Cited November, 2023.
- Hardy G.S. A revision of *Bovichtus* Cuvier, 1831 (*Pisces: Bovichthyidae*) from Australasia, with description of a new deepwater species from the New Zealand Subantarctic // J. Nat. Hist. 1988. V. 22. P. 1639–1655.

- Iwami T., Matsuo A.S., Numanami H. Topography of cephalic sensory canal system of the family Channichthyidae (Perciformes, Notothenioidei) // Polar Biosci. 1999. V. 12. P. 26–35.
- Lecointre G., Bonilo G., Ozouf-Costaz C., Hureau J.-C. Molecular phylogeny of the Antarctic fishes: paraphyly of the Bovichtidae and no indication for the monophyly of the Notothenioidei (Teleostei) // Polar Biol. 1997. V. 18. P. 193–208.
- Page L.M. The lateralis system of darters (Etheostomatini) // Copeia. 1977. V. 3. P. 472–475.
- Potthoff T. Clearing and Staining Techniques / Ontogeny and systematics of fishes, Eds., H.G. Moser et al., ASIH Special Publication 1, Lawrence: Allen Press Inc. 1984. P. 35–37.
- Yabe M. Comparative osteology and myology of the superfamily Cottoidea (Pisces: Scorpaeniformes), and its phylogenetic classification // Mem. Fac. Fish. Hokkaido Univ. 1985. V. 32. P. 1–130.

Morphology of the Seismosensory System of thornfish *Bovichtus variegatus* Richardson, 1846 (Perciformes: Bovichtidae)

S. V. Zhdanov^a

^aZoological Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia

This article describes the results of the first investigation of structure of seismosensory system of *Bovichtus variegatus* Richardson, 1846 and topography of its seismosensory canals. The variability of individual structures is described and compared to previously studies of the seismosensory system of *B. psychrolutes* Günther, 1861. A number of similarities and differences in the features of the structure of the seismosensory systems of *B. variegatus* and *B. psychrolutes* are noted.

Keywords: Bovichtidae, *Bovichtus variegatus*, variability, morphology, seismosensory system

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 581.55(262.5)

СИНТАКСОНОМИЯ КЛАССА *ZOSTERETEA* PIGNATTI 1953 ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЧЕРНОГО И АЗОВСКОГО МОРЕЙ

© 2024 г. Д. Ф. Афанасьев^{1, 2, *} (ORCID: 0000-0001-7397-2511),
Ш. Р. Абдуллин^{3, **} (ORCID: 0000-0002-6946-2321)

¹Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства
и океанографии (“АзНИИРХ”), Ростов-на-Дону 344002, Россия

²Донской государственный технический университет, Ростов-на-Дону 344000, Россия

³Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,
Владивосток 690022, Россия

*e-mail: dafanas@mail.ru

**e-mail: crplant@mail.ru

Поступила в редакцию 15.09.2023 г.

После доработки 01.12.2023 г.

Принята к публикации 04.12.2023 г.

В пределах восточной части российского шельфа Черного и Азовского морей выполнены геоботанические описания сообществ zostер и проведен анализ синтаксономии класса *Zosteretea* Pignatti 1953 с учетом разнообразия водорослей-макрофитов. Всего в исследованном районе выявлено 6 сообществ с доминированием zostер, все описываются впервые. Полученные результаты свидетельствуют, что учет встречаемости водорослей-макрофитов во флористической классификации сообществ с доминированием видов родов *Zostera* и *Nanozostera* позволяет надежно выделить несколько сообществ, имеющих характерные особенности состава, экологии и расположения. Показано, что олигосапробионтная морская сублиторальная растительность песчаных и илисто-песчаных грунтов северо-восточной части Черного и Азовского морей представлена широко распространенными цветковыми растениями бореального происхождения и сопутствующими короткоциклическими видами водорослей-макрофитов космополитного и субкосмополитного комплекса.

Ключевые слова: *Zostera marina*, *Nanozostera noltei*, синтаксономия, водоросли-макрофиты, Черное море, Азовское море

DOI: 10.31857/S0134347524020056

В современном понимании класс *Zosteretea* Pignatti 1953 — один из самых небольших классов растительности. Он включает сублиторальные и, реже, литоральные сообщества погруженных в морскую воду цветковых растений родов *Zostera* L., *Nanozostera* Tomlinson & Posluszny и *Posidonia* K.D. König на илистом и песчаном грунте. Первоначально в этот класс была включена вся фанерогамная подводная растительность Средиземноморья и Атлантики (Голуб, Соколов, 1998), однако в настоящее время ее разделили на два класса: *Zosteretea* Pignatti 1953 (растительность песчано-илистой сублиторали умеренных и субарктических

морей Европы) и *Halodulo wrightii-Thalassietea testudinum* Rivas-Mart. et al. 1999 (растительность песчано-илистой сублиторали тропических и субтропических морей Атлантического океана) (Mucina et al., 2016). Выделение еще одного класса — *Posidonetia* Den Hartog 1976 (растительность песчано-каменистой сублиторали умеренно-теплых вод Средиземного моря) — в последнем продромусе Европы не поддерживается, он сведен до порядка *Posidonetalia oceanicae* Den Hartog ex Mucina 2016 класса *Zosteretea* Pignatti 1953 (Mucina et al., 2016). Сейчас во всем классе *Zosteretea* Pignatti 1953 насчитывается всего 3 (!) признанные большинством

Таблица 1. Синтаксономия класса *Zosteretea* Pignatti 1953 (по: Mucina et al., 2016)

Класс	Порядок	Союз	Ассоциация
<i>Zosteretea</i> Pignatti 1953	<i>Zosteretalia</i> Beguinot ex Pignatti 1953	<i>Zosterion marinae</i> Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953	<i>Zosteretum marinae</i> (Van Goor 1921) Harmsen 1936
		<i>Nanozosterion noltii</i> Den Hartog ex Mucina 2016	<i>Zosteretum nanae</i> Pignatti 1953
	<i>Posidonietalia oceanicae</i> Den Hartog ex Mucina 2016	<i>Posidonium oceanicae</i> Br.-Bl. ex Molinier 1960	<i>Posidonietum oceanicae</i> (Funk 1927) Molinier 1958

синтаксономистов ассоциации, разделенные по 3 союзам и 2 порядкам (табл. 1).

Сообщества зостер включают достаточно большое количество видов водорослей, в том числе эпибионтов, однако их разнообразие обычно не рассматривается в контексте выделения новых синтаксонов. Существуют две противоположные точки зрения на использование водорослей-макрофитов в качестве диагностических видов синтаксонов сообществ зостер. По мнению одних исследователей, диагноз сообществ класса *Zosteretea* Pignatti 1953 недостаточно осуществлять только по цветковым растениям. Так, например, монодоминантные сообщества с *Zostera marina* L. в Черном и Белом морях нельзя признать биоценотически идентичными, для выявления различий между ними необходимо включать в описания и водоросли (Голуб, Соколов, 1998). Противоположная точка зрения сводится к тому, что в зависимости от солености и температуры воды число водорослей-эпифитов может значительно варьировать, поэтому они не могут быть использованы для классификации группы (Seagrass meadows..., 2008). Следует отметить также, что сообщества зостер, как правило, не попадают в фокус внимания ни специалистов по цветковой растительности (в силу непростой доступности), ни альгологов (в силу высокой степени доминирования цветковых растений и гораздо меньшего, по сравнению с альгоценозами, разнообразия водорослей-макрофитов). В описаниях, сделанных специалистами по наземной растительности на литорали, факт присутствия водорослей в сообществах зостер лишь констатируется, иногда отмечается особое обилие видов зеленых водорослей родов *Ulva* L. и *Chaetomorpha* Kütz. (Голуб и др., 2003а, 2003б; British plant..., 2001).

На сегодняшний день в восточной части Черного и Азовского морей сообщества цветковых растений *Zostera marina* и *Nanozostera noltei* (Hornemann) Tomlinson & Posluszny имеют довольно ограниченное распространение. Они встречаются в Керченском проливе, а также в бухтах и заливах Керченского и Таманского п-вов преимущественно на мелководных участках бухт и заливов с песчано-илистым грунтом и соленостью не ниже 13-15‰ (Мокиевский и др., 2019).

В настоящей статье авторы попытались на основе флористического подхода выстроить синтаксономическую схему порядка *Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953 класса *Zosteretea* Pignatti 1953 северо-кавказского побережья Черного и Азовского морей с учетом разнообразия водорослей-макрофитов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

На сублиторали Керченского пролива, а также в бухтах и заливах Таманского п-ва (рис. 1) в полевые сезоны 2012-2021 гг. выполнены 273 геоботанических описания сообществ, положенные в основу данной работы. В характеризующие таблицы вошли 44 описания. Автор описаний – Д.Ф. Афанасьев. Сообщества описывали на площадках от 0.25 до 9 м². Выбор места описания осуществляли типическим отбором. Водоросли определяли преимущественно при проведении описания, проверку определений и уточнение таксономической принадлежности проводили в лабораторных условиях. Для идентификации водорослей использовали определители (Зинова, 1967; Green seaweeds..., 2007). Номенклатура водорослей и высших водных растений приведена по AlgaeBase (Guiry, Guiry, 2023).



Рис. 1. Карта-схема района исследований (квадратом выделен район работ).

Для оценки обилия видов использовали модифицированную шкалу Хульта-Сернандера: г — встречается редко; “+” — незначительное участие ценопопуляции вида в фитоценозе; 1 — проективное покрытие до 5%; 2 — от 6 до 15%; 3 — от 16 до 25%; 4 — от 26 до 50%; 5 — более 51% (Нешатаев, 2001). При составлении синоптических таблиц использовали шкалу постоянства: г — 0.1–5%; “+” — 6–10%; I — 11–20%; II — 21–40%; III — 41–60%; IV — 61–80%; V — 81–100%.

Анализ собранного материала проводили по методу Браун-Бланке (Миркин и др., 2001; Braun-Blanquet, 1964). Выделение и наименование новых ассоциаций проводили в соответствии с “Международным кодексом фитоценологической номенклатуры” (Theurillat et al., 2020).

Сапробность видов указана согласно неопубликованным данным А.А. Калугиной-Гутник, фитогеографическая приуроченность — по литературным источникам (Зинова, 1962; Калугина-Гутник, 1975; Cormaci et al., 1982).

Непрямой ординационный анализ проводили с использованием программного обеспечения Canoco 4.5/CanoDraw 4.0 (ter Braak and Šmilauer, 2002). Для выявления основных факторов окружающей среды, влияющих на видовой состав рассматриваемых участков, и для визуализации любых различий между ними

выполнен анализ главных компонент (РСА) с учетом осей 1 и 2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В целом на всех описанных станциях с доминированием видов родов *Zostera* и *Nanozostera* выявлено 4 вида высших водных растений (Magnoliophyta, Liliopsida) и 36 видов и внутривидовых таксонов макроводорослей, принадлежащих 4: Chlorophyta (17 видов), Rhodophyta (16 видов и внутривидовых таксонов), 2 вида Charophyta и 1 вид Ochrophyta (Xanthophyceae).

По результатам обработки собранного материала выделены 6 синтаксонов, объединяющих олигосапробионтную растительность песчано-илистой сублиторали восточной части Черного и Азовского морей.

Продромус высшей водной растительности песчано-илистой сублиторали Черного и Азовского морей

Класс: *Zosteretea* Pignatti 1953

Порядок: *Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953

Союз: *Zosterion marinae* Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953

Ассоциация: *Zosterio marinae–Pneophylletum fragile* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco

Таблица 2. Ассоциация *Zostero marinae–Pneophylletum fragile* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco

Номер описания	1	2	3	4	5*	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	Константность
Глубина, м	2.0	2.0	3.2	1.8	2.4	3.0	2.0	2.5	2.7	3.6	3.1	2.0	4.5	3.3	2.5	
Проективное покрытие, %	80	100	80	80	80	75	30	35	20	15	35	10	10	15	5	
Число видов	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	
Диагностические виды ассоциации <i>Zostero marinae–Pneophylletum fragile</i>																
<i>Pneophyllum fragile</i> Kütz.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V ⁺
Диагностические виды ассоциации <i>Zostero marinae–Pneophylletum fragile</i> , союза <i>Zosterion marinae</i> Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953, порядка <i>Zosteretalia</i> Beguinot ex Pignatti 1953 и класса <i>Zosteretea</i> Pignatti 1953																
<i>Zostera marina</i> L.	5	5	5	5	5	5	4	4	4	4	4	3	3	3	2	V ²⁻⁵

Примечание. *Голотип. **Спорадические виды:** *Cladophora albida* (Nees) Kütz. 1 (1).

Дата, местообитание и координаты описаний: 1 – 18.07.2017, Таманский залив, 36.736430° Е, 45.258580° N; 2 – 23.07.2017, Таманский залив, 36.786527° Е, 45.262920° N; 3 – 03.05.2016, Керченский пролив, 36.564941° Е, 45.285158° N; 4 – 08.05.2016, Таманский залив, 36.825449° Е, 45.292749° N; 5 – 11.05.2016, Таманский залив, 36.855893° Е, 45.276481° N; 6 – 17.10.2016, Керченский пролив, 36.608488° Е, 45.315788° N; 7 – 12.04.2018, Керченский пролив, 36.623902° Е, 45.320937° N; 8 – 15.04.2018, Таманский залив, 36.901367° Е, 45.291936° N; 9 – 12.07.2016, Таманский залив, 36.890576° Е, 45.291665° N; 10 – 18.10.2016, Керченский пролив, 36.605405° Е, 45.321208° N; 11 – 22.10.2016, Таманский залив, 36.753386° Е, 45.289767° N; 12 – 13.04.2018, Таманский залив, 36.957245° Е, 45.296816° N; 13 – 14.04.2018, Таманский залив, 36.713308° Е, 45.296273° N; 14 – 01.05.2016, Керченский пролив, 36.650878° Е, 45.348568° N; 15 – 11.04.2018, Керченский пролив, 36.695195° Е, 45.363462° N.

Площадь описания, м²: 1, 3–5, 11, 14 – 1.0; 2, 6–9, 12, 13, 15 – 0.25; 10 – 2.0.

Субстрат: 1–2, 10 – ил, песок; 3 – песок; 4–6, 9 – ил, ракуша; 7–8, 12–13, 15 – ил; 11, 14 – песок, ракуша.

Союз: *Nanozosterion noltii* Den Hartog ex Mucina 2016

Ассоциация: *Nanozosterio noltii–Pneophylletum fragile* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco

Субассоциация: *Nanozosterio noltii–Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* Afanasyev & Abdullin subass. nov. hoc loco

Вариант: *Nanozosterio noltii–Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *Ruppia maritima* Afanasyev & Abdullin var. nov. hoc loco

Вариант: *Nanozosterio noltii–Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *Chondria capillaris* Afanasyev & Abdullin var. nov. hoc loco

Ассоциация: *Nanozosterio noltii–Ceramietum deslongchampsii* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco

Описания синтаксонов

Класс: *Zosteretea* Pignatti 1953

Порядок: *Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953

Союз: *Zosterion marinae* Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953

Ассоциация: *Zostero marinae–Pneophylletum fragile* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco (табл. 2, номенклатурный тип (holotypus) – описание 5).

Диагностические виды (ДВ): *Z. marina*, *Pneophyllum fragile* Kütz.

Описание: Сообщества монодоминантные, одноярусные, представленные зарослями *Z. marina* разной степени плотности, площадь покрытия (ПП) меняется от 5 до 100%, старые листья покрыты эпифитом – красной корковой водорослью *Pneophyllum fragile*. На молодых растениях эпифиты могут отсутствовать. Другие виды в сообществах встречаются с низкими показателями обилия и встречаемости. Ассоциация развивается на илистом, илисто-песчаном и илисто-песчано-ракушечном грунте Таманского залива и Керченского пролива на глубине

Таблица 3. Ассоциация *Nanozostero noltii*–*Pneophylletum fragile* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco

Номер описания	1*	2	3	4	5	6	7	8*	9	10	11	12	13*	14	15	16	17	18*	19	20	21	22	Константность				
																								a	b	c	d
Глубина, м	2.0	2.0	4.0	1.5	2.0	2.0	4.2	2.0	3.0	2.0	4.5	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	2.0	0.5	2.0	0.5	2.0	2.0					
Проективное покрытие, %	85	50- 60	30- 40	15	5	80	80	90	50	40- 50	30	20- 30	90- 100	90	90	80- 90	70- 80	80	50	40- 50	30- 40	40					
Число видов	2	2	2	2	2	3	4	4	3	3	4	3	4	4	4	4	4	6	6	6	8	7					
Диагностические виды вариетета <i>Chondria capillaris</i>																											
<i>Chondria capillaris</i> (Hudson) M.J. Wynne	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	.	.	.	.	IV ⁺
Диагностические виды вариетета <i>Ruppia maritima</i> , ассоциации <i>Ruppium maritima</i> Iversen 1934, союза <i>Ruppion maritima</i> Br.-Bl. ex Westhoff in Benne- ma et al. 1943, порядка <i>Ruppitalia</i> J. Tx. ex Den Hartog et Segal 1964, класса <i>Ruppia maritima</i> J. Tx. ex Den Hartog et Segal 1964																											
<i>Ruppia maritima</i> L.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	+	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V ⁺⁺²
Диагностические виды субассоциации <i>Nanozostero noltii</i> — <i>Pneophylletum fragile</i> subass. <i>zosteretosum marinae</i> var. <i>typicum</i> , союза <i>Zosterion marinae</i> Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953, порядка <i>Zosteretalia</i> Beguinot ex Pignatti 1953 и класса <i>Zosteretea</i> Pignatti 1953																											
<i>Zostera marina</i> L.	.	.	.	.	.	5	4	4	3	3	2	1	5	4	4	4	4	4	3	1	3	2	.	V ¹⁻⁵	V ³⁻⁵	V ¹⁻⁴	
Диагностические виды ассоциации <i>Nanozostero noltii</i> — <i>Pneophylletum fragile</i> subass. <i>typicum</i>																											
<i>Pneophyllum fragile</i> Kütz.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V ⁺	V ⁺	V ⁺	V ⁺	V ⁺
Диагностические виды ассоциации <i>Nanozostero noltii</i> — <i>Pneophylletum fragile</i> subass. <i>typicum</i> , союза <i>Nanozosterion noltii</i> Den Hartog ex Mucina 2016, порядка <i>Zosteretalia</i> Beguinot ex Pignatti 1953 и класса <i>Zosteretea</i> Pignatti 1953																											
<i>Nanozostera noltii</i> (Hornemann) Tomlinson & Posluszny	5	5	4	3	2	5	5	5	4	4	3	2	5	5	5	4	4	5	3	3	2	2	V ²⁻⁵	V ²⁻⁵	V ⁴⁻⁵	V ²⁻⁵	V ²⁻⁵

Субстрат: 1-3, 5-6, 10, 12-21 — ил, песок; 4, 7 — песок; 8-9, 11 — ил; 22 — мелкодисперстный ил, песок.

1.8–4.5 м. Соленость морской воды в районах произрастания сообществ составляет 14–18‰.

Комментарии: Ранее в Черном море были описаны сообщества с доминированием *Z. marina* (Калугина-Гутник, 1975; Громов, 1998; Дубына, 2006). С позиции доминантного подхода сообщества наиболее подробно охарактеризованы А.А. Калугиной-Гутник, которая выделила ассоциацию *Z. marina*, встречающуюся в заливах и бухтах кавказского, крымского и северо-западного берегов Черного моря на илисто-песчаных грунтах на глубинах от 0.5 до 15 м. А.А. Калугина-Гутник указывает, что ассоциация включает 59 видов макроводорослей и 5 видов цветковых растений, а в число наиболее характерных видов включает цветковые растения *Stuckenia pectinata* (L.) Börner, *Zannichellia major* Boenn., *Ruppia spiralis* Dumort., харовые водоросли *Lamprothamnium papulosum* (K. Wallroth) J. Groves, *Chara papillosa* Kütz. (указана ею, как *C. aculeolata* Kütz. sensu Hollerb. et Krass.). В качестве характерных она также указывает бурую водоросль *Gongolaria barbata* f. *repens* (A.D. Zinova & Kalugina) Sadogurska. Кроме того, по ее мнению, 100% встречаемость имеют *Ulva clathrata* (Roth) C. Agardh, *Chaetomorpha aerea* (Dillwyn) Kütz. *Rhizoclonium riparium* (Roth) Harvey, *Dictyota fasciola* (Roth) J.V. Lamouroux, *Gracilaria dura* (C. Agardh) J. Ag., *Ectocarpus siliculosus* (Dillwyn) Lyngbye и другие виды водорослей. Из перечня приведенных видов видно, что ассоциация, описанная А.А. Калугиной-Гутник, является группой достаточно разнородных экотонных ценозов между сообществами с доминированием *Zostera marina* и сообществ, относящихся к другим классам растительности. Как замечает сама А.А. Калугина-Гутник, “по флористическому составу участки ассоциации в различных районах моря сильно различаются”, а рассчитанный ею средний коэффициент общности видов для исследованных участков ассоциации составляет всего 22% (Калугина-Гутник, 1975). Примечательно, что в ее работе не упоминается *P. fragile* — эпифит с наиболее высокой встречаемостью. Таким образом, чистые сообщества с доминированием *Z. marina* как ассоциация в Черном море с позиции флористической классификации ранее не описывались.

Союз: *Nanozosterion noltii* Den Hartog ex Mucina 2016

Ассоциация: *Nanozosterion noltii*—*Pneophylletum fragile* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco (табл. 3, номенклатурный тип (holotypus) — описание 1).

ДВ: *N. noltei*, *P. fragile*

Описание: Сообщества монодоминантные, одно-, двух- или трехъярусные, представленные зарослями *N. noltei* разной степени плотности, на листьях которых развивается эпифит *P. fragile*. Ассоциация обычно развивается на илисто-песчаном грунте на глубине от 0.5 до 2–3 (4.5) м.

В составе ассоциации выделена одна субассоциация.

Субассоциация *Nanozosterion noltii*—*Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* Afanasyev & Abdullin subass. nov. hoc loco (табл. 3, номенклатурный тип (holotypus) — описание 8).

ДВ: *Z. marina*

Сообщества субассоциации располагаются преимущественно на глубине 2–3 м в переходной зоне между мелководными сообществами с доминированием *N. noltei* и более глубоководными ценозами *Z. marina*; характеризуются появлением куртин *Z. marina* в зарослях *N. noltei*.

В субассоциации выделены два варианта.

Вариант *Nanozosterion noltii*—*Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *Ruppia maritima* Afanasyev & Abdullin var. nov. hoc loco (табл. 3, номенклатурный тип (holotypus) — описание 13).

ДВ: *R. maritima* L.

Сообщество развивается на глубине около 2 м на илисто-песчаном грунте в полузамкнутых акваториях с пониженной соленостью, слабой гидродинамикой и достаточно чистой водой. Сообщества двух-, трехъярусные, представлены смешанными зарослями трех видов высших водных растений, листья которых покрыты эпифитом *P. fragile*. В первом ярусе с ПП до 20–25% преобладает *R. maritima*, во втором и третьем с ПП до 90% — *Z. marina* и *N. noltei* соответственно.

Вариант *Nanozosterion noltii*—*Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *Chondria capillaris*

Таблица 4. Ассоциация *Nanozostero noltii*-*Ceramietum deslongchampsii* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco

Номер описания	1	2*	3	4	5	6	7	Кон- стант- ность
Глубина, м	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	
Проективное покрытие, %	30–40	30–40	30–40	30–40	30–40	30–40	20–30	
Число видов	5	4	5	4	3	3	3	
Диагностические виды ассоциации <i>Nanozostero noltii</i> - <i>Ceramietum deslongchampsii</i>								
<i>Cladophora liniformis</i> Kütz.	1	+	+	+	+	+	+	V ⁺⁻¹
<i>Ceramium deslongchampsii</i> Chauvin ex Duby	+	1	+	+	+	+	1	V ⁺⁻¹
Диагностические виды ассоциации <i>Nanozostero noltii</i> - <i>Ceramietum deslongchampsii</i> , союза <i>Nanozosterion noltii</i> Den Hartog ex Mucina 2016, порядка <i>Zosteretalia</i> Beguinot ex Pignatti 1953 и класса <i>Zosteretea</i> Pignatti 1953								
<i>Nanozostera noltei</i> (Hornemann) Tomlinson & Posluszny	3	3	3	3	3	3	2	V ²⁻³
Прочие виды								
<i>Chaetomorpha ligustica</i> (Kütz.) Kütz.	+	.	+	.	.	.	.	II

Примечание. *Голотип. **Спорадические виды:** *Chondria capillaris* (Hudson) M.J. Wynne 4 (+); *Ulva maeotica* (Proshkina-Lavrenko) P.M. Tsarenko 2 (+); *Vaucheria dichotoma* (L.) Martius 3 (+); *Vertebrata reptabunda* (Suhr) Díaz-Tapia & Maggs in Díaz-Tapia et al. 1 (+).

Дата, местообитание и координаты описаний: 1 – 24.07.2020, п. Тамань, 36.736781° E, 45.220015° N; 2 – 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.814091° E, 45.307005° N; 3 – 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.814178° E, 45.306854° N; 4 – 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.815679° E, 45.306975° N; 5 – 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.813018° E, 45.306673° N; 6 – 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.812589° E, 45.306582° N; 7 – 26.07.2020, п. Гаркуша, 36.810873° E, 45.305828° N.

Площадь описания, м²: 1, 3 – 0.5; 2, 4, 5 – 1.0; 6, 7 – 0.25.

Субстрат: 1–7 – ил, песок.

Afanasyev & Abdullin var. nov. hoc loco (табл. 3, номенклатурный тип (holotypus) – описание 18).

ДВ: *Z. marina*, *C. capillaris* (Hudson) M.J. Wynne, *Vertebrata reptabunda* (Suhr) Díaz-Tapia & Maggs in Díaz-Tapia et al., *Cladophora liniformis* Kütz.

Сообщества варианта располагаются на глубине 0.5–2 м и характеризуются небольшой эвтрофикацией и наличием в грунте большего количества створок моллюсков, что влечет за собой увеличение количества красных (*V. reptabunda*, *C. capillaris* и *Ceramium* spp.) и зеленых (*Cladophora* spp., *Chaetomorpha* spp. и *Ulva* spp.) водорослей. Соответственно, по сравнению с типичными сообществами флористический состав варианта богаче. При этом обилие эпифитных и литофитных макроводорослей остается невысоким.

Ассоциация *Nanozostero noltii*-*Ceramietum deslongchampsii* Afanasyev & Abdullin ass. nova hoc loco (табл. 4, номенклатурный тип (holotypus) – описание 2).

ДВ: *N. noltei*, *Ceramium deslongchampsii* Chauvin ex Duby, *Cladophora liniformis* Kütz.

Описание: Сообщества ассоциации развиваются на илисто-песчаном грунте на глубине около 0.5 м в полузамкнутых акваториях, монодоминантные, одно-, двухъярусные, представленные зарослями *N. noltei*, покрытых эпифитами, из которых значительно преобладают *C. deslongchampsii* и *C. liniformis*. Первый ярус образован *N. noltei* с ПП от 10 до 25%, второй ярус может быть представлен мелкими водорослями, свободнолежащими на грунте либо покрывающими створки ракушек и частички песка. ПП второго яруса – до 5%. Число видов на пробной площади варьирует от 3 до 5. Всего в составе сообществ насчитывается до 8 видов макрофитов. Среди прочих в составе сообществ этой ассоциации выявлена редко встречаемая желто-зеленая водоросль *Vaucheria dichotoma*. Диагностические и константные виды водорослей ассоциации относятся к группе

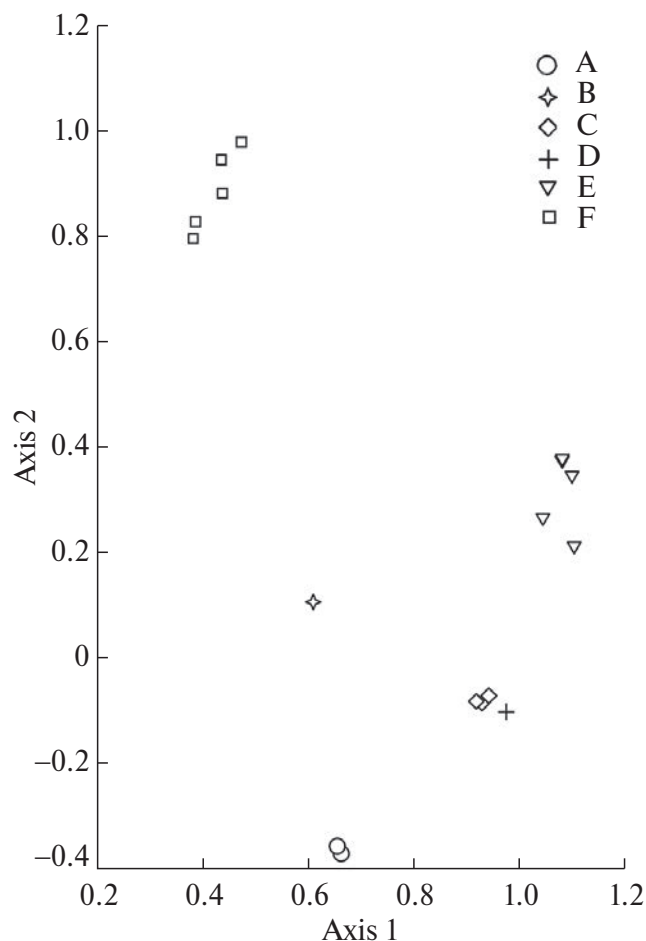


Рис. 2. Ординационный анализ высшей водной растительности песчано-илистой сублиторали Черного и Азовского морей: А – *Zostera marinae*–*Pneophylletum fragile*, В – *Nanozostera noltii*–*Pneophylletum fragile* subass. *typicum*, С – *Nanozostera noltii*–*Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *typicum*, D – *Nanozostera noltii*–*Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *Ruppia maritima*, E – *Nanozostera noltii*–*Pneophylletum fragile* subass. *zosteretosum marinae* var. *Chondria capillaris*, F – *Nanozostera noltii*–*Ceramietum deslongchampsii*.

мезосапробионтов и олигосапробионтов, что отражает наличие в воде некоторого количества биогенных элементов.

Комментарии: В Черном море описаны сообщества с доминированием *N. noltei* (Калугина-Гутник, 1975; Громов, 1998; Дубына, 2006). Наиболее подробно с позиции доминантного подхода они охарактеризованы А.А. Калугиной-Гутник. Ею выделена ассоциация *N. noltei* (оригинальное название – *Zostera nana*), встречающаяся в заливах и бухтах кавказского, крымского и северо-западного берегов Черного моря на песчаных и илисто-песчаных грунтах

на глубинах от 0.2 до 10 м. А.А. Калугина-Гутник указывает в составе ассоциации 40 видов макроводорослей и 2 вида цветковых растений. Характерные и константные виды она не приводит, лишь отмечает, что в отдельных случаях в состав ассоциации в качестве видов со значительным ПП входят *Z. marina* или *Ectocarpus siliculosus*. Как и в случае с сообществами *Z. marina*, А.А. Калугиной-Гутник описаны совокупности как чистых, так и экотонных сообществ *N. noltei*. Эпифит *Pneophyllum fragile* в качестве вида с высокой встречаемостью А.А. Калугина-Гутник не приводит. Таким образом, чистые сообщества с доминированием *N. noltei* в Черном море с позиции флористической классификации также описаны не были.

Непрямой ординационный анализ выделенных сообществ показал их экологическую обособленность и выявил комплексный характер фактора, влияющего на флористический состав ценозов (рис. 2; $\lambda_1 = 0.592$, $\lambda_2 = 0.177$). Первую ось на данный момент точно интерпретировать не удалось, возможно, она отражает интенсивность гидродинамики. Вторая ось интерпретируется очень хорошо как глубина и связанная с ней освещенность. Нижнее положение на ней занимает группа А, сообщества этой группы выявлены на глубинах 2–5 м. Сообщества группы F (верхнее положение на оси) встречаются исключительно на мелководье, до глубины 0.5 м. Сообщества других групп (В, С, D, Е) встречаются преимущественно в среднем диапазоне глубин.

ОБСУЖДЕНИЕ

В исследованных районах Черного и Азовского морей олигосапробионтная растительность песчаных и илисто-песчаных грунтов с доминированием цветковых растений относится к одному классу *Zosteretea* Pignatti 1953, одному порядку *Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953, двум союзам *Zosterion marinae* Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953 и *Nanozosterion noltii* Den Hartog ex Mucina 2016 и представлена тремя ассоциациями.

В целом, мелководье занято фитоценозами, относимыми к союзу *Nanozosterion noltii* Den Hartog ex Mucina 2016, большие глубины (от 2 до 5 м) – сообществами, относимыми к союзу

Zosterion marinae Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953. На глубинах 1–3 м преимущественно преобладают экотонные сообщества между этими союзами, в которых представлены как *Nanozostera noltei*, так и *Zostera marina*.

Выделенные нами фитоценозы с доминированием видов родов *Zostera* и *Nanozostera* выстраиваются по градиенту увеличения трофности воды: *Zosterion marinae*–*Pneophylletum fragile* – *Nanozostera noltei*–*Pneophylletum fragile* – *Nanozostera noltei*–*Ceramietum deslongchampsii*.

Примечательно, что подавляющее большинство видов макроводорослей, произрастающих в исследованных сообществах с доминированием видов рода *Zostera* и *Nanozostera*, относятся к однолетним космополитам и субкосмополитам. При этом в сообществах *Z. marina* встречаются только такие виды. Фитогеографический состав макроводорослей, входящих в сообщества с доминированием *N. noltei*, неамного богаче, кроме космополитов и субкосмополитов, здесь встречаются несколько видов индо-атлантического и бореально-атлантического происхождения и даже один эндемик – *Ulva maeotica*.

Довольно большое число выделенных нами сообществ с доминированием *N. noltei* являются экотонными между разными классами растительности. Фитоценозы ассоциации *Nanozostera noltei*–*Pneophylletum fragile* *zosteretosum marinae* var. *Ruppia maritima* примыкают с одной стороны к описываемому нами союзу, порядку и классу, с другой – к союзу *Ruppion maritimae* Br.-Bl. ex Westhoff in Bennema et al. 1943 порядка *Ruppietalia* J. Tx. ex Den Hartog et Segal 1964 nom. conserv. propos. класса *Ruppietea maritimae* J. Tx. ex Den Hartog et Segal 1964 (погруженная укорененная травянистая растительность умеренных солоноватых вод Европы). Сообщества с доминированием харовых водорослей *Chara baltica* и *Lamprothamnium papulosum* (K. Wallroth) J. Groves 1916, в которых встречается *N. noltei* (см.: Afanasyev et al., 2023), занимают промежуточное положение между порядком *Charetalia intermediae* Sauer 1937 класса *Charetea intermediae* F. Fukarek 1961 (погруженная донная растительность пресных и солоноватых вод с доминированием харовых водорослей) и союзом *Nanozosterion noltii*. Примечательно, что сообщества с доминированием *Z. marina* не образуют большого количества экотонных сообществ с вышеуказанными

синтаксонами. Возможно потому, что *Z. marina*, в отличие от *N. noltei*, в бесприливных Черном и Азовском морях избегает мелководий и значительного опреснения.

В Средиземном море цветковая растительность представлена четырьмя ассоциациями, относимыми к двум классам (*Zosteretea* Pignatti 1953 и *Halodulo wrightii*-*Thalassietea testudinum* Rivas-Mart. et al. 1999), трем порядкам (*Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953, *Posidonietalia oceanicae* Den Hartog ex Mucina 2016 и *Thalassio-Syringodetalia filiformis* Knapp ex Borhidi et al. 1979) и четырем союзам (*Zosterion marinae* Br.-Bl. et Tx. ex Pignatti 1953, *Nanozosterion noltii* Den Hartog ex Mucina 2016, *Posidonion oceanicae* Br.-Bl. ex Molinier 1960 и *Cymodoceion nodosae* Den Hartog ex Mucina 2016) (см.: Mucina et al., 2016). В указанных синтаксонах высших порядков в Средиземном море насчитывается всего 4 ассоциации, из них две относятся к порядку *Zosteretalia* Beguinot ex Pignatti 1953 (см.: Mucina et al., 2016).

Для атлантического побережья Европы и европейских морей Атлантического океана известна ассоциация *Zosteretum marinae* (Van Goor 1921) Harmsen 1936, впервые описанная у побережья Нидерландов. Средиземноморский неотип описан в зал. Панцано в устье р. Тимаво (Северная Адриатика) (Seagrass meadows..., 2008). Фитоценозы ассоциации образуют небольшие луга на илистом и песчано-илистом грунте, на литорали и в верхней сублиторали морей северного полушария (Relini and Giaccone, 2009), встречаются в Северном (Sýkora, 2008) и Балтийском (Nygaard, Lawesson, 1998; Lawesson, 2004) морях, вокруг побережья Британских о-вов (Rodwell et al., 2000), в лагунах на юге Франции, северном и южном побережьях Испании (Lorient, 1974), в Адриатическом и Эгейском морях (Dring et al., 2002). Ассоциация считается достаточно широко распространенной в бореальных условиях. Сообщества эвритермные (оптимальная температура 10–18°C), развивающиеся при солености от 7 до 37‰, оптимальная соленость 20–30‰ (Seagrass meadows..., 2008; Relini, Giaccone, 2009), глубина произрастания у берегов Британии не глубже 4 м (Rodwell et al., 2000), в Средиземном море – 5–10 м (Biondi et al., 2014), в Дании – 15 м (Nygaard, Lawesson, 1998).

Моновидовая ассоциация *Nanozostera noltei* впервые описана у германского побережья Северного моря. Валидное описание этой ассоциации под названием *Zosteretum nanae* Pignatti 1953 сделано в венецианской лагуне Средиземного моря (Relini, Giaccone, 2009). В синоптической таблице сообщества приведен лишь один вид — *N. noltei* (см.: Pignatti, 1953). Ассоциация эвритермная, эвригалинная, развивается на литорали, в сублиторали, на морских отмелях, в приморских соленоватых водоемах, на песчано-илистом и илисто-песчаном грунте в спокойных гидродинамических условиях на глубине до 1 м (Seagrass meadows..., 2008; Relin, Giaccone, 2009). Встречается вдоль берегов Атлантического океана (Lorient, 1974), вокруг побережья Британских о-вов (Rodwell et al., 2000), в Северном (Sýkora, 2008), Балтийском (Nygaard, Lawesson, 1998), Белом, Средиземном (Dring et al., 2002) и Адриатическом (Shehu et al., 2010) морях. В Испании описана субассоциация *Zosteretum noltii* subass. *zosteretosum marinae* Lorient 1974, для которой характерно присутствие в зарослях *N. noltei* отдельных кустиков *Z. marina* (см.: Lorient, 1974). Сходные сообщества приводились и для Черного, Азовского, Каспийского (Морозова-Водяницкая, 1959; Громов, 1998; Дубына, 2006) и Аральского (Seagrass meadows..., 2008) морей. В Средиземном море в качестве сопутствующих видов ассоциации указываются *Giraudia sphacelarioides* и *Myrionema orbiculare* (Relini, Giaccone, 2009).

Таким образом, в отличие от Средиземного моря, в Черном и Азовском морях полностью отсутствуют сообщества порядка *Posidonietalia oceanicae* Den Hartog ex Mucina 2016 с единственной описанной в Средиземном море ассоциацией *Posidonietum oceanicae* (Funk 1927) Molinier 1958 — тепловодными сообществами *Posidonia oceanica* на глубине до 35 м, и класса *Halodulo wrightii-Thalassietea testudinum* Rivas-Mart. et al. 1999 с единственной описанной в Средиземном море ассоциацией *Cymodoceetum nodosae* Giaccone et Pignatti 1967 — тепловодными сообществами *Cymodocea nodosa* на глубине до 20 м (Biondi et al., 2014). Средиземноморский стеногалинный тепловодный эндемик *P. oceanica* (L.) Delile 1813 (диагностический вид ассоциации *Posidonietum oceanicae* (Funk 1927) Molinier 1958) не распространяется в водоемы с соленостью ниже 21.5‰, северо-восточная граница его ареала проходит

в Мраморном море (Duman et al., 2019). *C. nodosa* (Ucria) Ascherson 1870 (диагностический вид ассоциации *Cymodoceetum nodosae* Giaccone et Pignatti 1967) — эвригалинный, тепловодный вид, встречающийся у восточных берегов Атлантического океана и в Средиземном море (den Hartog, 1970; Rodríguez-Prieto et al., 2013). Сейчас этот вид известен и в Черном море, однако приводится здесь как относительно редкий вселенец только для тепловодных берегов Турции (Aktan and Sezgin, 2008). Оба вида считаются реликтами, возникшими в тропических условиях океана Тетис (Aires et al., 2011; Mucina et al., 2016). Таким образом, экологические ниши для простирающейся до глубины 35 м поли- и эугалинной тепловодной морской растительности с доминированием высших растений — реликтов Тетиса, в северной части Черного моря в настоящее время отсутствуют. Песчано-илистые грунты на глубинах до 10–15 м здесь, как и в Средиземном море, заняты только сообществами zostер, тогда как аналогичные грунты на глубинах от 15 до 35 м свободны от сообществ цветковых растений и водорослей. Однако дальнейшее потепление потенциально может привести к тому, что уже известная у берегов Турции ассоциация *Cymodoceetum nodosae* Giaccone et Pignatti 1967 класса *Halodulo wrightii-Thalassietea testudinum* Rivas-Mart. et al. 1999 появится и у северных берегов Черного моря, заняв свободные ниши на глубинах более 10–15 м.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты свидетельствуют, что учет встречаемости водорослей-макрофитов во флористической классификации сообществ с доминированием видов родов *Zostera* и *Nanozostera* позволяет надежно выделить несколько сообществ, имеющих характерные особенности состава, экологии и расположения. В целом, олигосапробионтная морская сублиторальная растительность песчаных и илисто-песчаных грунтов восточной части Черного и Азовского морей представлена широко распространенными цветковыми растениями бореального происхождения и сопутствующими короткоциклическими видами водорослей-макрофитов космополитного и субкосмополитного комплекса.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 124012400285-7).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голуб В.Б., Соколов Д.Д. Приморская растительность Восточной Европы // Усп. совр. биологии. 1998. Т. 118. С. 728-742.
- Голуб В.Б., Соколов Д.Д., Бондарева В.В. Растительные сообщества супралиторали и эпилиторали Канда-лакшского залива (Белое море) // Изв. Самарского НЦ РАН. 2003а. Спец. вып. 1. С. 126-136.
- Голуб В.Б., Соколов Д.Д., Сорокин А.Н. Приморские рас- тительные сообщества Кандалакшского заповедни- ка и прилегающих территорий // Заповедное дело. 2003б. Т. 11. С. 68-86.
- Громов В.В. Донная растительность верхних отделов шельфа южных морей России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 1998. 50 с.
- Дубына Д.В. Вища водна рослинність. Київ: Фітосоціо- центр. 2006.
- Зинова А.Д. К вопросу о фитогеографическом (зональ- ном) районировании прибрежной полосы Мирового океана. Комиссия по рыбохозяйственному исследо- ванию западной части Тихого океана. Конф. по со- вмест. исслед. флоры и фауны. Тез. докл. Л.: ЗИН АН СССР. 1962. С. 1-11.
- Зинова А.Д. Определитель зеленых, бурых и красных водорослей южных морей СССР. М.-Л.: Наука. 1967.
- Калугина-Гутник А.А. Фитобентос Черного моря. Киев: Наукова думка. 1975.
- Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Соломещ А.И. Современная наука о растительности. М.: Логос. 2001.
- Мокиевский В.О., Цетлин А.Б., Игнатов Е.И. и др. Эко- логический атлас. Черное и Азовское моря. М.: Фонд "НИР". 2019.
- Морозова-Водяницкая Н.В. Растительные ассоциации в Черном море // Тр. Севастопольской биол. стан- ции. 1959. Т. 11. С. 3-28.
- Нешатаев Ю.Н. О некоторых задачах и методах класси- фикации растительности // Растительность России. 2001 Т. 1. С. 57-61. doi.org/10.31111/vegrus/2001.01.57
- Afanasyev D.F., Berezenko N.S., Barinova S., Abdullin Sh.R. Syntaxonomy of charophyte algal communities in the northeastern part of the Black Sea (Russia) // Environments. 2023. V. 10. Art. ID 154. doi: 10.3390/ environments10090154
- Aires T., Marbà N., Cunha R.L. et al. Evolutionary history of the seagrass genus *Posidonia* // Mar. Ecol. Prog. Ser. 2011. V. 421. doi: 10.3354/Meps08879
- Aktan Y., Sezgin M. The state of microphytobenthos: Turkish shelf area / State of the Environment of the Black Sea (2001-2006/7), Istanbul: Publications of the Commission on the Protection of the Black Sea Against Pollution. 2008. P. 14-48.
- Biondi E., Blasi C., Allegranza M. et al. Plant communities of Italy: The Vegetation Prodrôme // Plant Biosyst. 2014. V. 148. P. 728-814. doi: 10.1080/11263504.2014.948527
- Braun-Blanquet J. Pflanzensoziologie. Wien. 1964.
- British Plant Communities, vol. 5: Maritime communities and vegetation of open habitats, Cambridge Univ. Press. 2001. P. 30-34.
- Cormaci M., Duro A., Furnari G. Considerazioni sugli elementi fitogeografici della flora algale della Sicilia // Nat. Sicil. 1982. V. 6. P. 7-14.
- den Hartog C. The Sea-Grasses of the World, Verh. K. Ned. Akad. Wet., Afd. Natuurkd., Tweede Reeks. 1970. V. 59.
- Dring J., Hoda P., Mersinllari M. et al. Plant communities of Albania — a preliminary overview // Ann. Bot. 2002. V. 2. P. 7-30.
- Duman M., Eronat A.H., Ilhan T. et al. Mapping *Posidonia oceanica* (Linnaeus) meadows in the Eastern Aegean Sea coastal areas of Turkey: evaluation of habitat maps produced using the acoustic ground-discrimination systems // Int. J. Environ. Geoinf. 2019. V. 6. P. 67-75. doi: 10.30897/ijgeo.544695
- Green Seaweeds of Britain and Ireland. London: British Phycol. Soc. 2007.
- Guiry M.D., Guiry G.M. Algaebase, World-wide Electronic Publication. National University of Ireland, Galway. 2023. https://www.algaebase.org
- Lawesson J.E. A tentative annotated checklist of Danish syntax // Folia Geobot. 2004. V. 39. P. 73-95.
- Loriente E. Sobre la vegetación de las clases *Zosteretea* y *Spartinetea maritimae* de Santander // An. Inst. Bot. Cavanilles. 1974. V. 31. P. 179-189.
- Mucina L., Bültmann H., Dierßen K. et al. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // Appl. Veg. Sci. 2016. V. 19. P. 3-264. doi: 10.1111/avsc.12257

- Nygaard B., Lawesson J.E. Systematics and ecology of Danish salt marsh communities // Ann. Bot. V. 56. 1998. P. 53-72.
- Pignatti S. Introduzione allo studio fitosociologico della pianura veneta orientale con particolare riguardo alla vegetazione litoranea // Arch. Bot. 1953. V. 29. P. 1-174.
- Relini G., Giaccone G. Priority habitats according to the SPA/BIO protocol (Barcelona Convention) present in Italy. Identification sheets // Biol. Mar. Mediterr. 2009. V. 16. P. 1-365.
- Rodríguez-Prieto C., Ballesteros E., Boisset F., Afonso-Carrillo J. Guía de las macroalgas y fanerógamas marinas del Mediterráneo occidental. Barcelona: Ediciones Omega. 2013.
- Rodwell J.S., Dring J.C., Averis A.B.G. et al. Review of Coverage of the National Vegetation Classification, JNCC Rep. № 302. Peterborough. 2000.
- Seagrass Meadows. Flowering plants in the Mediterranean Sea, Udine. Italy: Museo Friulano di Storia Naturale. 2008. P. 46-49.
- Shehu J., Mullaj A., Ibraliu A. Salt marshes plant diversity of coastal zone in Albania // Proc. Int. Conf. BALWOIS 2010 (Ohrid, Macedonia, May 25-29, 2010), P. 138-157.
- Sýkora K.V. Field Guide: Dutch Plant Communities Species Composition and Ecology. Amsterdam. 2008.
- ter Braak C.J.F., Šmilauer P. CANOCO: Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (Version 4.5). Ithaca, N.Y.: Microcomputer Power. 2002.
- Theurillat J.-P., Willner W., Fernández González F. et al. International Code of Phytosociological Nomenclature: 4th ed. // Appl. Veg. Sci. 2020. V. 24. P. 1-62. doi:10.1111/avsc.12491

Syntaxonomy of the Class *Zosteretea* Pignatti 1953 of the Eastern Part of the Black and Azov Seas

D. F. Afanasyev^{a, b}, Sh. R. Abdullin^c

^a*Azov-Black Sea Branch of Russian Research Institute of Fisheries and Oceanography (AzNIIRKH), Rostov-on-Don 344002, Russia*

^b*Don State Technical University, Rostov-on-Don 344000, Russia*

^c*Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Vladivostok 690022, Russia*

Geobotanical descriptions of *Zostera* communities were carried out in the eastern part of the Russian shelf of the Black and Azov seas. Based on the descriptions, the syntaxonomy of the class *Zosteretea* Pignatti 1953 is considered, taking into account the diversity of macrophytic algae. In total, 6 communities dominated by *Zostera* and *Nanozostera* were identified in the study area; all of them are described for the first time. The results obtained indicate that taking the occurrence of macrophytic algae into account in the floristic classification of communities dominated by *Zostera* and *Nanozostera* makes it possible to reliably identify several communities with specific composition, ecology, and location. It has been shown that the oligosaprobic marine sublittoral vegetation of sandy and silty-sandy sediments of the northeastern part of the Black and Azov seas is represented by widespread flowering plants of boreal origin and associated short-cycle species of cosmopolitan and subcosmopolitan macrophytic algae.

Keywords: *Zostera marina*, *Nanozostera noltei*, syntaxonomy, macrophytic algae, Azov Sea, Black Sea

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 591.524:598.243.8. (268.45)

ПЕРВОЕ ОПИСАНИЕ СИНАНТРОПНОЙ КОЛОНИИ ОБЫКНОВЕННОЙ МОЕВКИ *RISSA TRIDACTYLA* (LINNAEUS, 1758) В ГОРОДЕ МУРМАНСК

© 2024 г. А. А. Горяева¹, * (ORCID: 0000-0001-9931-3418),
Ю. И. Горяев¹ (ORCID: 0000-0002-1681-889X)

¹Мурманский морской биологический институт РАН, Мурманск 183038, Россия

*e-mail: ygoryaev@yandex.ru

Поступила в редакцию 20.04.2023 г.

После доработки 07.08.2023 г.

Принята к публикации 20.09.2023 г.

Впервые описана единственная на российском побережье Баренцева моря крупная синантропная колония обыкновенной моевки *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758), расположенная в черте г. Мурманск. Приводятся данные по географическому положению поселения, численности и пространственному распределению птиц, продуктивности. Обсуждаются некоторые аспекты условий среды в период гнездования (доступность корма, хищничество, антропогенное беспокойство) и их возможное влияние на размножение.

Ключевые слова: обыкновенная моевка *Rissa tridactyla*, синантропность, гнездование, продуктивность, Баренцево море, Кольский залив

DOI: 10.31857/S0134347524020064

Обыкновенная моевка *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758) (Charadriiformes, Laridae) — морской колониальный вид, впервые начавший гнездиться на различных постройках человека в начале 30-х годов XX века. Такие колонии существуют в обширном регионе от Франции до Шпицбергена (Головкин, 1991; Гаврило, 2003; Матишов, Ишкулов, 2011; Coulson, MacDonald, 1962; Camphuysen, Leopold, 2007; Turner, 2010; Coulson, 2011; Christensen-Dalsgaard et al., 2019). Многолетний мониторинг синантропных колоний моевки в Норвегии показал, что случаи подобного гнездования в последние 15–20 лет участились; при этом отмечается тенденция к их росту и распространению на восток (от Олесунна до Вардø) (Norwegians are building ..., 2023). Синантропное поведение моевок представляет интерес как малоизученное проявление адаптивных возможностей вида, а также, предположительно, как индикатор состояния морских экосистем. В настоящем сообщении представлено первое описание единственной в российской части Баренцева моря и наиболее

крупной в Северо-Европейском Бассейне синантропной колонии моевки, расположенной в г. Мурманск.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Наблюдения проводили в течение двух лет: 25 июля 2013 г. проведена фотосъемка нескольких пробных площадок; с 7 июля по 15 августа 2022 г. выполняли описание различных характеристик колонии. Осмотр гнезд проводили при помощи 12-кратного бинокля. При описании пространственной и количественной динамики колонии, гнёзда, учтенные на пробных площадках в оба года, группировали по отдельным зданиям, их фасадам, а также по трем ярусам от поверхности земли — 2.5–6, 7–11 и 12–20 м. Освоенность птицами указанных ярусов в разные годы определяли по так называемой заселенности (%), для чего в отдельных оконных проемах количество учтенных гнезд соотносили с доступным для их наибольшего количества пространством. Заселенность

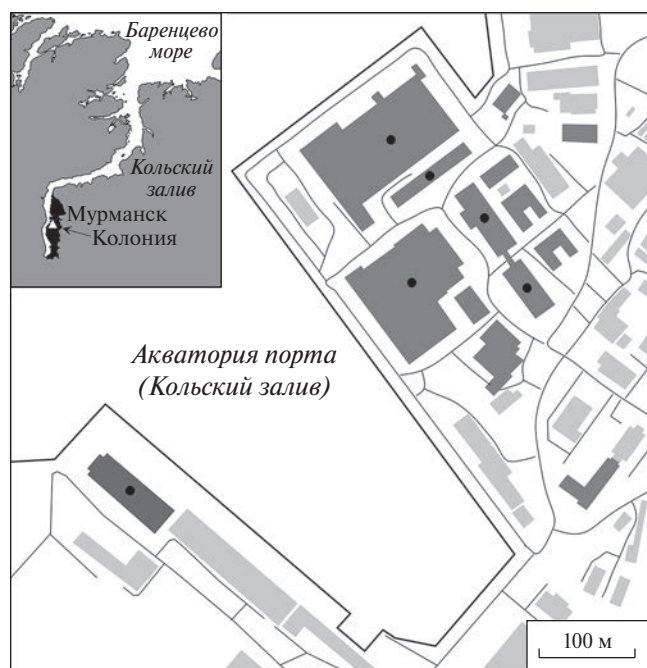


Рис. 1. Карта-схема расположения синантропной колонии моевки в Мурманском порту в 2022 г. (заселенные на 2022 г. здания выделены темным). Черным кружком отмечены здания, осмотренные в 2013 г.

сравнивали для двух лет наблюдений. Уровни высоты гнездования сопоставляли с общим количеством гнезд, присутствием (или отсутствием) взрослых особей, наличием и размером выводка, и его приблизительным возрастом, который определяли визуально по состоянию перьевого покрова птенцов (Моделстов, 1967). Основные периодические явления первой половины гнездового сезона (сроки кладки яиц и вылупления птенцов) в 2022 г. оценивали ретроспективно, по возрасту, определяемому по состоянию перьевого покрова и (в случае осмотра погибших особей) по морфометрии (Белопольский, 1957; Моделстов, 1967). Из-за того, что начальные стадии гнездового периода 2022 г. не наблюдали, и не были определены успешность кладки и вылупления, в качестве основного показателя размножения приведены данные по продуктивности, определенной 20 июля 2022 г. Продуктивность рассчитывали по отношению количества птенцов к количеству занятых гнезд — с взрослыми парами и птенцами, и парами, присутствовавшими в пустых гнездах, т.е. не приступившими к кладке или потерявшими ее.

Данные об использовании моевками акватории Кольского залива были получены при

неоднократных пересечениях водоема на судне с севера на юг в период с 2013 по 2022 г. и в ходе стационарных наблюдений за кормовыми полями птиц с судна, стоящего на якорь в центре залива (2022 г.). Время, затрачиваемое птицами на перелет в границах залива (в случае предположения о безостановочном перелете к местам поиска корма за его пределами), определяли по скорости перемещения птиц на выборочном отрезке их пути протяженностью 2.5 км в средней части залива. Смертность птенцов от хищничества серебристых *Larus argentatus* и морских *L. marinus* чаек приблизительно оценивали по встречаемости (экз./сут) останков птенцов. Возраст погибших птенцов определяли промерам частей тела. Антропогенное беспокойство на различных участках колонии, ввиду очень незначительной видимой реакции моевок на его источники, оценивали как отсутствующее, слабое, умеренное и сильное, в соответствии с частотой появления людей, собак и различных технических устройств в поле зрения птиц. Участки выборочно сопоставляли по показателям распределения птиц (заселенность в зависимости от высоты расположения гнезд), обитаемости гнезд и продуктивности в районах с умеренным и отсутствующим, а также слабым и сильным беспокойством.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Особенности пространственного распределения птиц в колонии и динамика ее численности

Гнездовая колония моевок существует на территории Мурманского порта в южной части Кольского залива, в 50 км от открытого моря (68°96'N, 33°05'E) более 10 лет (рис. 1). В 2022 г. гнезда располагались на 14 зданиях от двух до 5 этажей высотой, как рабочих, так и заброшенных, на площади около 9 га. Основным субстратом, как и в других поселениях такого типа, являлись подоконники или карнизы (Turner, 2010), реже — выбоины в разрушенной кирпичной кладке, а также смонтированные на стенах конструкции, имеющие горизонтальные плоскости — вентиляционные трубы, металлические уголки, спутниковые антенны, плафоны фонарей освещения. Нижняя граница успешного гнездования зарегистрирована на высоте около 2.5 м от уровня земли. Наибольшая высота гнездования была ограничена верхними

Таблица 1. Характеристики синантропной колонии обыкновенной моевки *Rissa tridactyla* 20 июля 2022 г.

Характеристика колонии	Высота расположения гнезд над уровнем земли, м			Вся выборка
	12–20	7–11	2.5–6	
Заселенность оконных проемов на различной высоте, %	90	85	77	84
Всего гнезд в выборке	517 (100)	464 (100)	484 (100)	1465 (100)
Гнезд с птенцами	306 (59.18)	278 (59.9)	252 (52.06)	836 (57.06)
Гнезд с взрослыми птицами, без птенцов	171 (33.07)	156 (33.62)	186 (38.42)	513 (35.01)
Пустых гнезд	40 (7.73)	30 (6.46)	46 (9.5)	116 (7.9)
Всего выводков	306 (100)	278 (100)	252 (100)	836 (100)
Выводков в возрасте 18–33 сут	280 (91.5)	249 (89.56)	174 (69)	703 (84)
В том числе выводков с одним птенцом	239 (78.1)	210 (75.53)	164 (65)	613 (73.3)
В том числе выводков с двумя птенцами	41 (13.39)	39 (14)	10 (3.96)	90 (10.7)
Выводков в возрасте до 18 сут	26 (8.49)	29 (10.43)	78 (31)	133 (16)
В том числе выводков с одним птенцом	20 (6.53)	24 (8.63)	64 (25.39)	108 (13)
В том числе выводков с двумя птенцами	6 (1.96)	5 (1.79)	14 (5.55)	25 (3)
Всего птенцов	353	322	276	951
Продуктивность (среднее количество птенцов на пару)	0.74	0.74	0.63	0.7

Примечание. В скобках приведены доли (%) от общего количества гнезд и выводков.

этажами, на высоте до 20 м. По-видимому, моевки изначально осваивали фасады безотносительно близости к воде, на всей площади колонии (например, уже в 2013 г. наиболее активно птицы гнездились на фасадах, расположенных в 200 м от воды и отгороженных от нее прочими строениями) (рис. 1). При этом в ранние годы существования колонии просматривалась вертикальная неравномерность распределения гнезд. В 2013 г. средняя заселенность оконных проемов, расположенных на высоте 12–20, 7–11 и 2.5–6 м составляла соответственно 55, 28 и 23%. Между 2013 и 2022 г., по мере увеличения численности колонии и возрастающего дефицита места, моевки чаще заселяли и нижние ярусы. Для трех указанных ярусов заселенность проемов в значительной мере сравнялась, увеличившись соответственно в 1.7, 3 и 3.3 раза, и составляла к 2022 г. 90, 85 и 77%. Анализ распределения гнезд с находящимися (или отсутствующими) в них птицами по трем выделенным ярусам в 2022 г. показал некоторые

качественные и количественные различия. Так, нижний ярус (2.5–6 м) значительно отличался от расположенных выше большей долей гнезд с птенцами в возрасте до 18 сут (31, 10.43 и 8.49% соответственно), а также меньшей долей гнезд с двумя птенцами в возрасте 18–33 сут (3.96, 14 и 13.39% соответственно) Здесь было меньше гнезд с птенцами, больше пустых гнезд и гнезд с взрослыми моевками без птенцов (табл. 1). Судя по повторному осмотру пробных площадок обоих лет, с 2013 по 2022 г. относительный прирост количества гнезд составил 54% (увеличение в 1.5 раза). Всего в 2022 г. было учтено 3173 гнезда.

Сроки кладки яиц и вылупления птенцов, продуктивность

Максимум вылупления птенцов в 2022 г. пришелся приблизительно на вторую декаду июня, соответствующие сроки кладки - на вторую декаду мая. Продуктивность определяли



Рис. 2. Пример заселенности моевками оконных проемов, расположенных на разной высоте, в зоне сильного беспокойства (вблизи грузового причала).

по выборке из 1465 гнезд, она составляла 0.7 птенца на пару (табл. 1). Вероятно, с учетом гибели части птенцов за оставшееся время (особенно птенцов в возрасте до 18 сут, которым предстояло провести в гнезде еще две или более недели), итоговая продуктивность должна быть ниже. С учетом сравнительно небольшой доли таких птенцов в выборке, продуктивность можно оценить в 0.65 птенца на пару.

Активность моевок на акватории Кольского залива

Осмотры залива с судна показали, что в его южной и даже средней части моевки охотились редко и почти всегда пролетали расстояние до его выхода (около 50 км) без остановок. В таких полетах участвовало, по-видимому, все население колонии (около 6000–7000 птиц). Средняя скорость полета моевок составляла 50 км/ч, что близко к средней скорости полета птиц семейства Laridae при перемещении к местам добычи корма — около 55 км/ч (Pearson, 1968). Таким образом, в случае отсутствия кормовой активности в самом заливе, пролет моевок к устью залива и обратно должен занимать около двух часов.

Хищничество крупных чаек

Между 10 июля и 10 августа 2022 г. ежедневно обнаруживали в среднем трех птенцов, убитых крупными чайками, а общее количество погибших в этот период составляло примерно 100 особей. Возраст погибших птенцов находился в интервале 21–36 сут.



Рис. 3. Пример заселенности моевками оконных проемов, расположенных на разной высоте, в зоне слабого беспокойства.

Антропогенное беспокойство

Присутствие на территории гнездования людей и любые проявления их деятельности рассматривали как беспокоящий фактор, который может влиять на размножение моевок. Среди источников беспокойства могли быть люди, автомобили, работающие портовые краны, швартующиеся суда, различные манипуляции с крупными объектами (например, погрузка-разгрузка, резка автогеном крупногабаритного металлолома). Визуальные наблюдения за активностью людей и интенсивностью работы техники показали, что приблизительно 15% гнезд находились в зоне отсутствия беспокойства, 17% — в зоне слабого беспокойства, 56% — умеренного и 12% — сильного. Наиболее определенно можно говорить о двух явно различающихся крайних ситуациях — сильного и отсутствующего беспокойства. Для прочих случаев оценка является предварительной и

Таблица 2. Характеристики синантропной колонии обыкновенной моевки на участках с разной интенсивностью беспокойства

Характеристика колонии	Высота расположения гнезд над уровнем земли, м					
	12–20		7–11		2.5–6	
	А	Б	А	Б	А	Б
Заселенность оконных проемов на различной высоте, %	85	85	85	81	79	73
Всего гнезд в выборке	127 (100)	121 (100)	133 (100)	124 (100)	118 (100)	54 (100)
Гнезд с птенцами	58 (45.6)	93 (76.8)	55 (41.3)	96 (77.4)	43 (36.4)	36 (66.6)
Гнезд с взрослыми птицами, без птенцов	57 (44.8)	23 (19)	72 (54.1)	14 (11.29)	75 (63.5)	11 (20)
Пустых гнезд	12 (9.44)	5 (4.13)	6 (4.5)	14 (11.29)	0 (0)	7 (12.9)
Всего птенцов	62	109	58	112	44	42
Продуктивность (среднее количество птенцов на пару)	0.53	0.93	0.45	1	0.37	0.89

Примечание. В скобках показаны доли (%) от общего количества гнезд. Условные обозначения: А – присутствует умеренное беспокойство, Б – беспокойство полностью отсутствует.

нуждается в уточнении и коррекции в соответствии с расстоянием от источника беспокойства до гнездовья, высотой расположения гнезда и других факторов. В зоне сильного беспокойства (например, вблизи грузового причала, где фасад с гнездами находился в 3–7 м от проезжей и пешеходной дороги и в 20 м от зоны работы портовых кранов) заселенность оконных проемов на высоте 5.5 м отличалась от заселенности на высоте 10 м (рис. 2). По мере снижения антропогенной деятельности вблизи гнезд до уровня слабой интенсивности (редкое появление людей или транспорта на дороге, удаленной от гнезд на 40–60 м), описанная разница в заселенности фасадов на различной высоте уменьшалась (рис. 3). Продуктивность на этих двух участках составляла около 0.34 и 0.51 птенца на пару соответственно. Более существенные различия в распределении гнезд и продуктивности обнаружались при сравнении выборок гнезд на двух фасадах одного здания, один из которых (А) обращен в сторону зоны умеренного беспокойства – дорогу с редко появляющимися людьми или транспортом (372 гнезда), а другой (Б) – на закрытый двор, ограниченный по периметру стенами заброшенных зданий, на котором никогда не появляются люди и техника

(299 гнезд). Несмотря на сравнимую заселенность оконных проемов, продуктивность на этих участках различалась в 2 раза (табл. 2). При этом в зоне, где беспокойство присутствовало, для снижения продуктивности имела значение также и высота гнезд над уровнем земли. В пределах трех выделенных ярусов, для фасада (А) продуктивность снижалась от верхнего яруса к нижнему с 0.53 до 0.37 ($p < 0.01$), для фасада (Б) – не менялась (соответственно 0.93 и 0.89 для верхнего и нижнего яруса, разница не достоверна) (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящее время нет ясного представления о том, является ли перемещение моевок в города следствием какого-то триггера (учащение гибели гнезд из-за частой повторяемости жестоких штормов, пресса хищников, эпизоотий) или этих птиц, по выражению Дж. Коулсона, просто “привлекает вертикальная поверхность с некоторыми узкими уступами, предпочтительно (но не обязательно) над водой” (Coulson, 2011). Например, более высокая продуктивность в синантропных колониях Норвегии по сравнению с колониями на скалах (0.69 ± 0.01

и 0.32 ± 0.01 птенца на пару) связывается с отсутствием в синантропных поселениях чаек и орланов. Еще выше продуктивность моевок, гнездящихся на буровых платформах в Северном и Норвежском морях (0.88 ± 0.2 птенца на пару), что также хорошо согласуется с низким прессом хищников и непосредственной близостью к богатым кормом районам шельфа (Christensen-Dalsgaard et al., 2019). Колония в г. Ньюкасл (Англия), где многолетнее поселение существует вблизи р. Тайн в 17–20 км от моря, показывает продуктивность (0.95 ± 0.07 птенца на пару), на 12–35% более высокую, чем в большинстве одновременно контролировавшихся природных колоний восточного побережья Великобритании в Северном море (Turner, 2010). К возможным преимуществам гнездования в городе автор относит защиту от суровых погодных условий, отсутствие зараженности иксодовым клещом *Ixodes uriae*, снижение риска потери яиц или птенцов от хищников. Из трех приведенных примеров, однако, не ясно, являются ли перечисленные преимущества такого гнездования “случайно приобретенными” при поселении в антропогенной среде или между указанными факторами (хищники, паразиты, погода, доступность корма) и синантропизацией существует причинно-следственная (а не только коррелятивная) связь. Причины образования мурманской колонии моевок, при существующем уровне изученности этого явления, пока не ясны.

Колония в Мурманском порту образовалась в условиях уменьшения количества и доступности запасов мойвы в прибрежных водах, что привело к общей деградации колоний морских птиц Западного Мурмана за последние 20 лет. Зарегистрировано примерно пятикратное снижение численности в крупнейшей колонии “Городецкие птичьи базары”, расположенной в 70 км к северу, хотя конкретные данные по продуктивности отсутствуют (Краснов, Ежов, 2020). Совершенно очевидно, что нестабильная кормовая база и избыток пригодных для гнездования мест на побережье не могли стимулировать птиц к переселению в город. Акватория Кольского залива еще беднее кормом; здесь гораздо реже, чем в открытом побережье, появляются скопления мойвы *Mallotus villosus*, сельди *Clupea harengus*, песчанки *Ammodytes tobianus*, а также кормового зоопланктона. На

это косвенно указывают и очень редкие заходы в залив (в основном в его самую северную часть) таких видов — “индикаторов” скоплений стайных рыб, как чистиковые птицы Alcidae, белуха *Delphinapterus leucas*, морская свинья *Phocoena phocoena*, беломордый дельфин *Lagenorhynchus albirostris*, малый полосатик *Balaenoptera acutorostrata*. Упомянутое выше хищничество крупных чаек в колониях Западного Мурмана не является фактором, существенно ограничивающим размножение (Краснов и др., 1995) и, по-видимому, вряд ли могло стать причиной перемещения части птиц в город. Экстремальные погодные условия (усиление штормовой активности или осадков) в прибрежной зоне полуострова в годы, предшествующие образованию колонии не отмечались (Мысленков и др., 2019). По аналогии с упомянутым выше поселением в г. Ньюкасл, к положительным сторонам гнездования в городской черте (но едва ли — к прямым причинам такого гнездования) можно отнести лучшие микроклиматические и погодные условия (защита от ветров и волн). Эпизоотическая обстановка в районе Мурмана не исследована. Более наглядны негативные факторы, влияющие на продуктивность, к которым можно отнести удаленность от основных районов поиска корма, хищничество крупных чаек, а также антропогенное беспокойство.

При благоприятной трофической обстановке на начальных этапах гнездового цикла влияние удаленности колонии от открытого моря, вероятно, невелико. Так, судя по ретроспективной оценке сроков вылупления птенцов, максимум которого приходился примерно на вторую декаду июня, сроки кладки в 2022 г. можно определить как ранние или средние для данной географической точки, что, вероятно было связано с хорошим откормом накануне (Белопольский, 1957). Это подтверждается и занятостью в июле 2022 г. 92% гнезд (табл. 1), что указывает на высокую активность гнездования в начале мая. В дальнейшем, в летний период, при любой кормовой ситуации в прибрежной зоне, значительная удаленность колонии от открытого моря, несомненно, должна была осложнять выкармливание птенцов. Определенные в нашем случае 2 часа, необходимые птицам на перемещение к устью залива и обратно, составляют значительную часть среднего времени (2.5–2.8 ч) поиска и доставки корма

в период выведения птенцов у моевок, из колоний, расположенных на побережье открытого моря (Pearson, 1968; Coulson, Johnson, 1993).

Серебристые и морские чайки, гнездящиеся на территории мурманской колонии (20–30 особей и 2 пары соответственно) регулярно нападали на птенцов, о чем говорят частые находки их расклеванных трупов, а также прямые наблюдения нападений. Определенное нами количество потерь от крупных чаек следует увеличить за счет дополнительного количества более мелких птенцов, проглоченных чайками сразу или унесенных на крыши. Минимальные потери от хищничества в период наших посещений колонии можно оценить в 10%, однако в первой половине гнездового периода (не отслеженной нами) они могли быть более высокими. Учитывая синантропность самих крупных чаек, мало зависящих от пищевой конъюнктуры в море, можно предположить, что уровень потерь от их хищничества постоянен год от года. В прибрежных колониях значительный урон моевкам серебристые чайки наносят только в голодные периоды при запаздывании подходов к побережью стайных видов рыб (Massaro et al., 2000).

Некоторые исследования указывают на негативное влияние на размножение моевок антропогенного беспокойства (появление групп туристов в заповеднике) в поле зрения птиц (Beale, Monaghan, 2004). При текущем уровне посещаемости (370 ± 61.5 человек в день) количество успешных гнезд (с одним или более оперившимися птенцами) составляло 42%, а увеличение количества посетителей колонии на 8.5% приводило к снижению доли успешных гнезд до 29.4%. Методом моделирования было установлено, что при уменьшении количества визитов людей на 22% с одновременным уменьшением количества посетителей вдвое доля успешных гнезд должна была возрасти до 95.6%. От упомянутых в статье “диких” птиц моевки мурманской колонии должны отличаться завидомо большей антропотолерантностью, и беспокойство может оказывать меньшее влияние на размножение. Сам факт образования синантропного поселения свидетельствует о более высокой терпимости таких птиц к антропогенному беспокойству. Известно, например, что даже в случаях прямого преследования (снос

гнезд с фасадов) моевки не покидают колонию, перебираясь на соседние здания (Turner, 2010; собственные данные). Тем не менее, приведенные выше примеры различий в распределении гнезд и значений продуктивности на участках с разной интенсивностью беспокойства указывают на возможность существенного воздействия этого фактора на большей части колонии. Обсуждаемые различия могут быть усилены и некоторыми естественными причинами. Например, склонность гнездиться по возможности более высоко может быть как реактивным на антропогенное беспокойство, так и врожденным избеганием наземных хищников, не зависимым от присутствия людей. На продуктивность пар, гнездящихся на нижних ярусах, может влиять как стресс, связанный с беспокойством, так и качество самих этих пар, и соответствующие ему особенности возрастного состава и среднего размера выводков (табл. 1). Можно предположить вытеснение сюда молодых или сходных с ними по физиологическому состоянию взрослых особей, делающих кладку позже и менее продуктивных (Coulson, 2011).

По итогам первого обследования синантропной колонии можно сделать некоторые предварительные выводы.

Подтверждается отмечаемая в последние десятилетия в Северо-Европейском бассейне тенденция к усилению синантропности обыкновенной моевки, выражающаяся в увеличении количества поселений, росте их размеров и устойчивым существованием на протяжении многих лет.

Продуктивность птиц в 2022 г. была близка к средней для ряда синантропных колоний норвежского побережья Северного и Норвежского морей в 2018–2019 гг. и примерно на 30% ниже средней (в 2000–2009 гг.) продуктивности колонии г. Ньюкасл в Англии.

Продуктивность колонии в 2022 г. ограничивалась комплексом факторов среды, включающим удаленность от основных районов распределения массовых видов корма в прибрежье Мурманска, хищничеством крупных чаек, гнездящихся в колонии в непосредственной близости к поселениям моевок, и антропогенным беспокойством.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Мурманского морского биологического института РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Эксперименты над животными (птицами) не проводились. Наблюдение велось дистанционно.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белопольский Л.О. Экология морских колониальных птиц Баренцева моря. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1957. 460 с.
- Гаврило М.В. Наблюдения за птицами и млекопитающими в районе архипелага Шпицберген летом 2003 года // Русский орнитологический журн. 2007. Т. 16. Экспресс-выпуск 385. С. 1459–1476.
- Головкин А.Н. Шпицберген // Изучение морских колониальных птиц в СССР. Информационные материалы. АН СССР. Ин-т биол. пробл. Севера ДВО АН СССР. Магадан. 1991. 71 с.
- Краснов Ю.В., Ежов А.В. Состояние популяций морских птиц и факторы, определяющие их развитие в Баренцевом море // Тр. Кольск. науч. центра РАН. 2020. Т. 11. № 4-7. С. 225–245.
- Краснов Ю.В., Матишов Г.Г., Галактионов К.В., Савинова Т.Н. Морские колониальные птицы Мурманска. СПб.: Наука. 1995. 224 с.
- Матишов Г.Г., Ишулов Д.Г. Экспедиционные исследования Мурманского морского биологического института КНЦ РАН, проведенные в рамках Международного полярного года 2007/08 // Наземные и морские экосистемы. Москва: Paulsen. 2011. С. 15–59.
- Модестов В.М. Экология колониально гнездящихся птиц // Тр. Кандалакшского государственного заповедника. М.: Лесная пром-ть. 1967. Вып. 5. С. 49–155.
- Мысленков С.А., Маркина М.Ю., Архипкин В.С., Тилинина Н.Д. Повторяемость штормового волнения в Баренцевом море в условиях современного климата // Вестн. Московского ун-та. 2019. Сер. 5. География. № 2. С. 45–54.
- Beale C.M., Monaghan P. Human disturbance: people as predation-free predators? // J. Appl. Ecol. 2004. V. 41. P. 335–343.
- Camphuysen C.J., Leopold M.F. Drieteenmeeuw vestigt zich op meerdere platforms in Nederlandse wateren // Limosa. 2007. V. 80. P. 153–156.
- Christensen-Dalsgaard S., Langset M., Anker-Nilssen T. Off-shore oil rigs – a breeding refuge for Norwegian Black-legged Kittiwakes *Rissa tridactyla*? // Seabird. 2019. V. 32. P. 20–32.
- Coulson J.C. The Kittiwake. T & A D Poyser: London. 2011. 320 p.
- Coulson J.C., Johnson M.P. The attendance and absence of adult Kittiwakes *Rissa tridactyla* from the nest site during the chick stage // Ibis. 1993. V. 135. P. 372–378.
- Coulson J.C., MacDonald A. Resent changes in the habits of kittiwake // British Birds. 1962. V. 55. P. 171–177.
- Massaro J.W., Chardine Jones I.L., Robertson G.J. Delayed capelin (*Mallotus villosus*) availability influences predatory behaviour of large gulls on black-legged kittiwakes (*Rissa tridactyla*), causing a reduction in kittiwake breeding success // Can. J. Zool. 2000. V. 78. P. 1588–1596.
- Norwegians are building boutique hotels for threatened Arctic birds. Available at: <https://www.nationalgeographic.com/science/article/norwegians-building-boutique-hotels-threatened-arctic-kittiwakes-gulls> (accessed: 15.04.2023).
- Pearson T.H. The feeding biology of sea-bird species breeding on the Farne Islands, Northumberland // J. Anim. Ecol. 1968. V. 37. № 3. P. 521–552.
- Turner D.M. Counts and breeding success of Blacklegged Kittiwakes *Rissa tridactyla* nesting on man-made structures along the River Tyne, northeast England, 1994–2009 // Seabird. 2010. V. 23. P. 111–126.

The First Description of a Synanthropic Colony of Common Kittiwake *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758) in the City of Murmansk

A. A. Goryaeva^a, Yu. I. Goryaev^a

^a*Murmansk Marine Biological Institute, Russian Academy of Sciences, Murmansk 183038, Russia*

The only large synanthropic colony of the common kittiwake *Rissa tridactyla* (Linnaeus, 1758), located within the city of Murmansk, has been described for the first time on the Russian coast of the Barents Sea. The data have been provided on the geographic location of the settlement, the number and spatial distribution of birds, and productivity. Some aspects of environmental conditions during the nesting period (food availability, predation, anthropogenic disturbance) and their possible impact on reproduction have been discussed.

Keywords: kittiwake *Rissa tridactyla*, synanthropy, nesting, productivity, Barents Sea, Kola Bay

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

УДК 57.06, 575.8, 574.2, 597.553.2

НОВЫЙ ВИД ТИХООКЕАНСКИХ ЛОСОСЕЙ – ГОРБУШКА КРАШЕНИННИКОВА *ONCORHYNCHUS GORBUSCHKA* SP. NOVA: ОПИСАНИЕ И ГЕНЕЗИС ТАКСОНА¹

© 2024 г. М. К. Глубоковский¹, * (0009-0004-4093-7786),
Л. А. Животовский^{1, 2} (0000-0001-7353-8715)

¹Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии (ВНИРО),
Москва 107187, Россия

²Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова (ИОГен) Российской академии наук,
Москва 119991, Россия

*e-mail: glubokovsky@mail.ru

Поступила в редакцию 07.06.2023 г.

После доработки 05.12.2023 г.

Принята к публикации 06.12.2023 г.

Многолетние комплексные исследования морфологической и генетической дифференциации горбуши привели нас к выводу, что в бассейне северной части Тихого океана существуют два близкородственных криптических вида тихоокеанских лососей, которые до этого рассматривались как один вид *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). Новый вид тихоокеанских лососей – горбушка Крашенинникова (народный английский – rosy salmon) *O. gorbuschka* sp. nova Glubokovsky et Zhivotovsky – занимает практически тот же ареал, что и вид горбуша *O. gorbuscha* sensu stricto (народный английский – pink salmon). Наиболее яркое экологическое различие этих видов – горбушка Крашенинникова нерестится лишь в нечетные годы, а горбуша – только в четные, формируя две репродуктивно изолированные линии по всему природному ареалу. Между ними наблюдаются вполне рельефные для современных методов исследования различия по демографическим особенностям, многомерным морфологическим признакам, белковым и ДНК-маркерам и полногеномным профилям. Предположительно, оба эти вида являются относительно молодыми, эволюционно дивергировавшими друг от друга в ходе симпатрической аллохронной эволюции, приведшей к единственному возрастному классу. В результате этого все половозрелые особи каждой из линий – четных и нечетных лет нереста (за редким исключением в рамках природного нерестового ареала) – размножаются в речных бассейнах ровно через два года, погибая вскоре после нереста. Наличие двух видов – горбуши и горбушки Крашенинникова – требует раздельного их учета при фундаментальных и прикладных исследованиях, промысле и регулировании рыболовства, а также охране и искусственном воспроизводстве.

Ключевые слова: горбуша, горбушка Крашенинникова, тихоокеанские лососи, новый вид, аллохронная эволюция, дивергенция видов, репродуктивная изоляция

DOI: 10.31857/S0134347524020073

Горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) обитает в бассейне северной части Тихого океана и в непромысловых количествах встречается в сопредельных водах Ледовитого океана. Нерестовый ареал природных популяций этого

вида тихоокеанских лососей простирается от рек Корейского полуострова до р. Лена в Азии и от рек Калифорнии до р. Маккензи в Северной Америке. Нагульные скопления горбуши в Тихом океане концентрируются в прикурильском и приалеутском районах, а также в Японском море. Динамика численности горбуши характеризуется резкими короткопериодными

¹ Статья дана в редакции авторов. Оформление данной статьи не отвечает правилам описания нового вида (нет диагноза на английском языке).

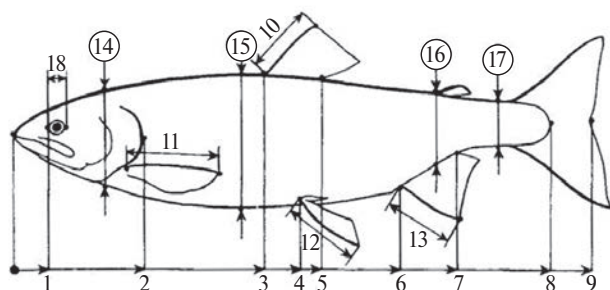


Рис. 1. Схема первичных экстерьерных промеров горбуши (по: Глубоковский, 1995). Признаки 1–9 — горизонтальные проекции соответствующих промеров, остальные признаки — непосредственные измерения.

колебаниями по четным и нечетным годам, что связано с созреванием подавляющего большинства особей на втором году жизни (Иванков, 1965; Bilton and Ricker, 1965). Очевидно, что существование горбуши на протяжении всего ареала в виде двух темпорально изолированных репродуктивных группировок (линий четных и нечетных лет нереста) обусловлено ее уникальной возрастной структурой — присутствием в каждой из линий единственной возрастной группы (исключения из этого правила столь редки, что ими в данном случае можно пренебречь).

Ранее нами и другими исследователями при изучении внутривидовой дифференциации горбуши обнаружены рельефные и устойчивые во времени различия между линиями четных и нечетных лет нереста по экстерьерным морфологическим признакам (Глубоковский, Животовский, 1986; Глубоковский, 1995), селективно значимым белковым маркерам (Салменкова и др., 1981; Животовский и др., 1989; Aspinwall, 1974; Beacham et al., 1985), кариологическим особенностям (Горшкова, Горшков, 1983) и молекулярно-генетическим митохондриальным и микросателлитным маркерам (Салменкова и др., 2006; Зеленина и др., 2022; Churikov and Gharrett, 2002; Beacham et al., 2012; Sato and Urawa, 2017; Tarpey et al., 2018; Podlesnykh et al., 2020). Однако никто из исследователей до сих пор не обсуждал таксономический статус наблюдаемых различий между линиями горбуши четных и нечетных лет нереста.

Цели нашей работы — обосновать таксономический ранг двух темпорально изолированных

линий горбуши четных и нечетных лет нереста, установить и формально описать новый вид тихоокеанских лососей — горбушку Крашенинникова *O. gorbuschka* sp. nova, а также выдвинуть гипотезу о механизмах ее видообразования.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Настоящая работа выполнена на многолетних материалах по морфологической и генетической дифференциации локальных стад и темпоральных нерестовых группировок горбуши. Работу проводили в два этапа. На первом этапе исследований с 1980 по 1986 гг. в рамках государственных заданий Института биологии моря (ныне Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН) и Института общей генетики им. Н.И. Вавилова Академии наук СССР методами морфометрического и генетического изомимного анализов были исследованы 83 выборки производителей дальневосточной горбуши (более 4.5 тыс. особей), отловленные в реках основных районов воспроизводства данного вида на Дальнем Востоке России: в Приморье (10 выборок), на Южных Курилах (43 выборки), о-ве Сахалин (26 выборки), п-ве Камчатка (2 выборки) и на Охотоморском побережье материка (2 выборки). Соотношение полов в выборках горбуши подбирали примерно равным. Для работы по экстерьерной морфологической дифференциации горбуши авторы модифицировали популярную схему морфометрии лососей И.Ф. Правдина (1966), адаптировав ее для массовых промеров рыб (Глубоковский, Животовский, 1986). В соответствии с этой схемой у горбуши измеряли (рис. 1) от 11 до 18 признаков (промеры 8, 11, 12, 14, 15 и 16 добавлены позже). Далее промеры преобразовывали во вторичные признаки по следующим формулам: $O = 18$, $OP = 2 - (1 + 18)$, $C = 2$, $HM = 17$, $PD = 9-5$, $AA = 6$, $PL = 9-7$, $AC = 9$, $HD = 10$, $HA = 13$, $LA = 7-6$, $DA = 7-5$ (всего 12 признаков).

Вторичные морфологические признаки далее преобразовывали в 12 индексов Хаксли с целью нивелировать эпигенетическую компоненту морфологической изменчивости, обусловленную размерной изменчивостью, а также аллометрическим ростом в связи с приобретением брачного наряда (Глубоковский, 1995).

В итоге этого исследования получены оценки средних значений морфологических индексов и установлены количественные многомерные величины различий у 37 локальных стад горбуши (Глубоковский, Животовский, 1986; Глубоковский, 1995). Кроме морфологических признаков, у тех же особей регистрировали генотипы полиморфных ферментов. Данные по частотам аллелей этих маркёров генов у исследованных выборок горбуши опубликованы ранее (Животовский и др., 1989). В этой же статье приведены литературные данные по генетическим особенностям других, в том числе североамериканских, локальных стад горбуши — всего по 135 выборкам, собранным в 1979–1988 гг.

Целью первого этапа работ стало уточнение особенностей популяционной организации горбуши. Таксономические задачи на этом этапе исследований мы не решали. На втором этапе работ, начиная с 2015 г., в рамках государственных заданий ФГБНУ ВНИРО и Института общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук, современными методами молекулярной генетики изучали дифференциацию локальных и темпоральных группировок азиатской (от Чукотки до Южных Курил) половозрелой горбуши по разным типам генетических маркёров: митохондриальной ДНК и ядерным SNP маркёрам. Всего собрано более 15.5 тыс. образцов половозрелой горбуши из основных районов воспроизводства на Дальнем Востоке России. Также изучена генетика североамериканских образцов половозрелой горбуши, полученных в рамках научного обмена, предусмотренного пятисторонним межправительственным соглашением “Комиссия по анадромным рыбам северной части Тихого океана” (NPAFC). Подробная информация по материалу, методам и результатам исследований митохондриальной ДНК горбуши приведена в нашей публикации (Зеленина и др., 2022). Кроме того, проведен сравнительный анализ обеих линий горбуши по широко-геномному SNP-спектру (Zelenina, Glubokovsky, Zhivotovsky, неопубликовано).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Как новый вид лососей горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* описана Д. Вальбаумом в 1792 г. в монографии П. Артеди (Artedi, 1792) по материалам

масштабных экспедиций академиков И.Г. Гмелина и П.С. Палласа по Сибири и Дальнему Востоку Российской империи. Сбор материала, в том числе по тихоокеанским лососям на п-ве Камчатка в экспедиции 1738–1748 гг., осуществлял С.П. Крашенинников (1755). Собранные им на п-ве Камчатка коллекции послужили типами для описания пяти видов тихоокеанских лососей, в частности горбуши. В детальном труде А.Н. Световидова (1978) отражена не только драматичная история коллекции типов видов рыб П.С. Палласа, но также изучены и установлены синтипы видов лососевых рыб, включая горбушу из рек Авачинского и Олюторского заливов на Восточной Камчатке. Один из авторов данной статьи М.К. Глубоковский помогал А.Н. Световидову в видовой идентификации коллекционных материалов типов видов лососевых рыб П.С. Палласа и имел возможность изучить типовые экземпляры.

Таким образом, согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры (Международный кодекс..., 2004), можно утверждать, что типовым местонахождением вида *O. gorbuscha* (Walbaum) были реки Авачинского и Олюторского регионов п-ва Камчатка. Вместе с тем для единственного синтипа горбуши (коллекционный номер 23564 BZM), установленного А.Н. Световидовым (1978), неизвестно, из какой именно камчатской локальности С.П. Крашенинников добыл этот образец. По дневниковым записям мы детально изучили маршруты экспедиций С.П. Крашенинникова по п-ву Камчатка (Крашенинников, 1949) и установили, что с высокой долей вероятности типовые экземпляры номинального вида были собраны летом 1738 г. в реках Авачинского залива. По Олюторскому району Камчатки С.П. Крашенинников путешествовал в зимнее время, когда отсутствует нерестовый ход лососей, и потому указание на р. Олюторку в этикетке синтипа ошибочно. По нашей просьбе руководитель Камчатского отделения ВНИРО Н.Ю. Шпигальская организовала сбор образцов половозрелой горбуши из типового местонахождения — впадающих в Авачинский залив рек Авача и Паратунка в 2018 г. и из р. Паратунка в 2019 г. (коллектор - сотрудник Камчатского отделения ВНИРО Запорожец О.М.).

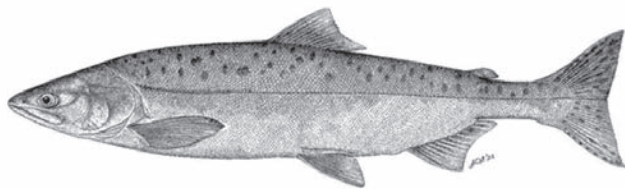


Рис. 2. Горбушка Крашенинникова *Oncorhynchus gorbushka* sp. nova, HOLOTYPUS, самка из р. Паратунка, Авачинский залив, п-ов Камчатка, поймана 01.08.2019 года. Образец хранится в коллекции Зоологического института РАН, Санкт-Петербург, инвентарный № ЗИН 56730.

Новый вид тихоокеанских лососей горбушка Крашенинникова *Oncorhynchus gorbushka* sp. nova Glubokovsky et Zhivotovsky

Типовой материал представлен тремя экземплярами половозрелых рыб, добытыми 1 августа 2019 г. в р. Паратунка в период нерестового хода лососей. Этот материал, согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры (Международный кодекс..., 2004), составляет типовую серию нового вида *O. gorbushka* sp. и хранится в Зоологическом институте Российской академии наук в Санкт-Петербурге (инвентарные номера: ЗИН 56730 - голотип; ЗИН 56731 — паратипы, 2 экз.). Образцы для молекулярно-генетического анализа, взятые у этих же экземпляров, также входят в типовую серию образцов и хранятся в Москве в молекулярно-генетической коллекции ВНИРО: голотип GOR13316 HOLOTYPUS (MT328300) и паратипы GOR13314 и GOR13315 (MT328314). В скобках указаны номера сиквенсов этих экземпляров в GenBank.

Для дальнейшей работы систематиков с образцами из типового местообитания, была отобрана группа из 5 экз. половозрелой горбуши *O. gorbushka* sensu stricto, добытых в реках Паратунка и Авача в период с 23 июля по 22 августа 2018 г. Эта коллекция также хранится в Зоологическом институте РАН в г. Санкт-Петербург (инвентарные номера: ЗИН 56825; ЗИН 56826 — 3 экз.; ЗИН 56827). Для молекулярно-генетического анализа у этих же рыб взяты образцы тканей, которые хранятся в Москве в молекулярно-генетической коллекции ВНИРО и имеют инвентарные номера GOR8950 (MT328254); GOR8951; GOR8952; GOR8953 (MT328256); GOR8954 (MT328373) соответственно. В скобках

указаны номера сиквенсов этих экземпляров в GenBank.

Этимология. Латинское научное название нового вида тихоокеанских лососей отличается от названия вида *O. gorbushka* sensu stricto лишь одной буквой, что авторы сделали сознательно, подчеркивая их крипτικότητα и близкое филогенетическое родство. Что касается народных названий, то горбушка Крашенинникова названа в честь выдающегося русского исследователя С.П. Крашенинникова. Кроме того, авторы хотели отделить русское название нового вида тихоокеанских лососей от ранее принятого народного названия “горбушка” для амурской пресноводной рыбы *Chanodichthys dabryi* (Bleeker, 1871), принадлежащей к семейству карповых. В качестве английского народного названия нового вида *O. gorbushka* мы предлагаем *rosy salmon*.

Описание нового вида и его диагноз. Многолетние исследования морфологической и генетической дифференциации горбуши привели нас к выводу, что в бассейне северной части Тихого океана существует два филогенетически близкородственных криптических вида тихоокеанских лососей, которые до нашего исследования рассматривались как один вид — горбуша *O. gorbushka* (Walbaum).

Новый вид тихоокеанских лососей горбушка Крашенинникова *O. gorbushka* sp. nova занимает практически тот же нерестовый ареал, что и вид горбуша *O. gorbushka* sensu stricto. Недавно появились сведения, что нагульный ареал этих двух линий горбуши в Тихом океане все же различается (Кровнин и др., 2021).

Наиболее яркое экологическое различие двух видов — горбушка Крашенинникова нерестится лишь в нечетные годы, а горбуша только в четные годы, формируя две темпоральные репродуктивно изолированные линии по всему природному ареалу.

Нами установлено, что наблюдаются вполне значимые различия этих криптических видов по многомерным морфологическим признакам (Глубоковский, Животовский, 1986; Глубоковский, 1995), селективно значимым белковым маркерам (Салменкова и др., 1981; Животовский и др., 1989; Aspinwall, 1974, Beacham et al., 1985), кариологическим особенностям (Горшкова,

Горшков, 1983) и молекулярно-генетическим митохондриальным и микросателлитным маркерам (Салменкова и др., 2006; Зеленина и др., 2022; Churikov and Gharrett, 2002; Beacham et al., 2012; Sato and Urava, 2017; Tarpey et al., 2018; Podlesnykh et al., 2020). Хотя эти различия не такие явные, как установленные Д. Вальбаумом между другими видами тихоокеанских лососей.

Ниже приведены векторы исходных морфометрических промеров (мм) всех экземпляров типовой серии (рис. 1), которые, в соответствии с Международным кодексом зоологической номенклатуры (2004), корреспондируются с названием нового вида — горбушка Крашенинникова *O. gorbushka* (рис. 2).

Голотип, самка (ЗИН 56730):

25-95-202-234-251-301-356-438-475 //
55-68-53-53-68-103-48-29-16

Паратип, самец (ЗИН 56731):

40-109-203-221-235-278-320-382-406 //
52-58-45-39-61-100-48-28-12

Паратип, самец (ЗИН 56731):

45-125-235-255-275-335-367-427-463 //
61-67-50-48-71-121-49-34-13

Морфологические различия двух репродуктивно изолированных линий горбуши четных и нечетных лет нереста по многомерному комплексу экстерьерных признаков выражены рельефно с заметным хиатусом, тогда как такие же различия между локальными стадами и сезонными расами внутри этих линий расплывчаты в пространстве и в поколениях (Глубоковский 1995).

Традиционный для классической систематики дифференциальный диагноз этих видов тихоокеанских лососей по отдельным морфологическим признакам, как, впрочем, и по молекулярно-генетическим маркерам, по нашему мнению, в настоящее время невозможен. Однако мы считаем, что при оценке видового таксономического статуса гораздо важнее сравнивать масштабы многомерных различий по какой-то группе признаков (морфологических или молекулярно-генетических) между потенциальными видами и их внутривидовыми группировками (популяциями, локальными стадами и сезонными расами). Рассматривая с этой позиции наши результаты по генетике (в частности,

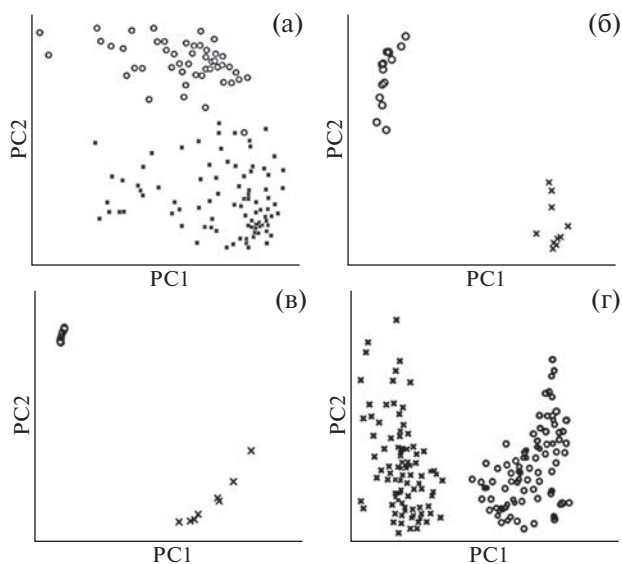


Рис. 3. Примеры генетической дивергенции по разным типам ДНК-маркеров среди популяционных выборок из линий горбуши нечетных (крестики) и четных (кружки) лет нереста.

а — по изоферментным локусам (модиф.: Животовский и др., 1989);

б — по митохондриальной ДНК (модиф.: Зеленина и др., 2022);

в — по микросателлитам (по данным Beacham et al., 2012);

г — по SNP-маркерам.

рис. 3, на котором представлены диаграммы главных компонент, основанные на матрицах генетических дистанций между различными выборками), мы видим, что линии горбуши четных и нечетных лет нереста образуют отдельные, хорошо разграниченные кластеры, тогда как группировки внутри этих кластеров не показывают рельефных границ.

Что касается количественной оценки, то, например, по данным о микросателлитных маркерах (Beacham et al., 2012), среднее по микросателлитным локусам значение F_{st} между выборками из альтернативных линий горбуши равно 0.0216, а среднее между выборками внутри линий равно 0.0059, то есть их масштабы различаются в 3.7 раза.

Исходя из всего комплекса данных по генетике, морфологии и экологии мы сделали вывод, что горбуша и горбушка Крашенинникова являются полноценными биологическими видами, обитающими на практически идентичном ареале. Следуя Э. Майру (1971) мы считаем, что

симпатрично обитающие репродуктивно изолированные группировки рыб не могут рассматриваться как подвиды одного вида. Соответственно, мы рассматриваем горбушку Крашенинникова и горбушу как таксономически разные виды.

Заметим также, что две репродуктивно обособленные линии четных и нечетных лет нереста с позиций популяционной биологии практически идентичны по ареалу, численности, экологии, популяционной структуре и рыбохозяйственной значимости. Это также свидетельствует о равном таксономическом видовом статусе горбуши и горбушки Крашенинникова.

Что касается таксономической принадлежности горбуши, акклиматизированной в прошлом веке на Русском севере (Белое и Баренцево моря) и в Великих озерах Северной Америки, то это вопросы для будущих исследований систематиков, также как установление синонимии и синонимии для горбуши и горбушки Крашенинникова.

К вопросу о генезисе двух криптических видов лососей

Возникновение различия между линиями горбуши четных и нечетных лет. Со времени первоописания пяти видов тихоокеанских лососей у систематиков не возникало сомнений о валидности их видового статуса. Горбуша, кета, нерка, кижуч, чавыча и сима надежно различаются по морфологическим, кариологическим, молекулярно-генетическим и экологическим особенностям. Видообразование у тихоокеанских лососей происходило в соответствии с классической теорией (Майр, 1974), предполагающей географическую изоляцию формирующихся видов (Глубоковский, Глубоковская, 1981). Новый вид тихоокеанских лососей — горбушка Крашенинникова, по этим же признакам является криптическим видом относительно горбуши *O. gorbuscha sensu stricto*. Мы полагаем, что это обстоятельство связано с другими, нежели у остальных видов тихоокеанских лососей, механизмами видообразования. Рассмотрим данный вопрос подробнее.

Л.А. Животовский (2021) предложил современное определение разных видов в дикой природе, указав два важных атрибута:

1) скрещивание между их особями в природе затруднено, а при гибридизации они производят потомство с пониженной выживаемостью или низкой плодовитостью; 2) виды отличаются друг от друга по определенным морфофизиологическим и поведенческим признакам, а также по генетическим маркерам. Обе рассмотренные выше четные и нечетные нерестовые линии горбуши вполне удовлетворяют такому определению.

Действительно, годичная аллохрония, т.е. их воспроизводство в разные годы, автоматически обеспечивает отсутствие генного обмена между линиями горбуши четных и нечетных лет. Однако возможность гибридизации между ними остается, так как в природе отмечено (Каев, 2003) редкое появление трехлеток горбуши (возраста 2+, или 0.2), которые могут обеспечить поток генов между двумя аллохронными линиями горбуши.

Известно, что в необычных условиях обитания процент половозрелых особей в отличном от двухлетнего возраста может заметно увеличиться. Например, после вселения горбуши в пресноводные Великие озера Северной Америки стало появляться большое число трехлеток (преимущественно самок), хотя при этом у них отмечали меньшую плодовитость и худшее качество икры (Nicolette and Spangler, 1986). Однако отбор против гибридов присутствует и в обычных условиях. Как показали результаты искусственного скрещивания особей горбуши из линий четных и нечетных лет первое поколение возврата (F1) имело одинаковую с родителями выживаемость, но увеличенную вариабельность веса и длины рыб, что, видимо, свидетельствует о разбалансировке индивидуального развития. Однако аутбридинговая депрессия проявилась в F2 у потомков гибридов — их выживаемость и коэффициенты возврата были ниже, чем в контроле (Gharrett and Smoker, 1991; Gharrett et al., 1999). Следует отметить, что нормальная выживаемость в F1 характерна также и для межвидовых гибридов лососей. Например, при скрещивании кеты и горбуши повышенная вариабельность проявляется в F1, а аутбридинговая депрессия в этом случае наблюдается лишь во втором поколении (F2) и в беккроссах F1 на родительские виды (Zhivotovsky et al., 2016). Смешанные геномы

гибридов двух видов *O. keta* и *O. gorbuscha* еще могут пройти в следующие поколения частично фертильными, хотя и с меньшей выживаемостью, чем гибриды первого поколения. Однако это не мешает горбуше и кете оставаться общепризнанными хорошо различимыми видами. Следует отметить, что аутбридинговая депрессия наблюдается даже между географически удаленными популяциями горбуши в пределах одной линии (Gilk et al., 2004).

Время дивергенции между линиями горбуши нечетных и четных лет. По мнению ряда авторов, обе линии горбуши уже существовали 26 тыс. лет назад до максимума последнего оледенения (Tarpey et al., 2018; Churikov and Gharrett, 2002). Другие полагают, что они возникли гораздо раньше: согласно данным по контрольному региону мтДНК (Sato and Urawa, 2017), оценочное время дивергенции нечетной и четной линий в японских популяциях горбуши датируется в пределах от 99-131 до 105-141 тыс. лет. Мы считаем, что фактическая дивергенция линий горбуши нечетных и четных лет нереста могла произойти даже раньше, чем показывают оценки по селективно нейтральным или слабо нейтральным ДНК-маркерам. Различия между линиями по этим маркерам могут быть занижены вследствие слабого генного потока, возникающего из-за появления половозрелых особей возраста 2+ и, возможно, сеголетков (0+).

Для оценки интенсивности генного потока между двумя аллохронными линиями горбуши сошлемся на А.М. Каева (2003), который обнаружил одну рыбу возраста 2+ среди 1008 просмотренных им особей горбуши, и на работу N. Aspinwall (1974), не обнаружившего отклонений от двухлетнего возраста среди 1238 рыб нечетной и 1004 рыб четной линии. Таким образом, сводная частота отклонения от двухлетнего возраста суммарно по этим двум работам равна примерно $3 \cdot 10^{-4}$. Оценивая эффективные численности самок в линиях нечетных и четных лет в 230 тыс. и в 135 тыс. особей соответственно (Churikov and Gharrett, 2002), получим для этих линий минимальные значения миграционного параметра $2N_e m$ гораздо большего порядка, чем 1. Это говорит о заметном влиянии даже столь слабого межгруппового обмена генами на замедление генетической дивергенции

двух линий горбуши, вызванной генетическим дрейфом по селективно нейтральным аллелям (Животовский, 2021; Hartl and Clark, 1989; Gharrett and Zhivotovsky, 2003). Возможно, реконизация ареала и более интенсивные генные потоки в экстремальные геологические эпохи могли еще более затормозить дивергенцию двух линий горбуши по селективно нейтральным участкам генома (Churikov and Gharrett, 2002; Christensen et al., 2021).

Однако расхождение между обеими линиями горбуши по функционально важным участкам генома гораздо сильнее, чем по селективно нейтральным участкам генома, и приходится на ряд прицентромерных участков хромосом, с фрагментами ДНК длиной до несколько мегабаз (Mb), предположительно, вовлеченных в мейотический (центромерный) драйв (Christensen et al., 2021). Это, в свою очередь, приводит к сниженной приспособленности гибридов и усиливает дифференцирующий отбор между аллохронными линиями горбуши. Кроме того, GWAS-анализ позволил выявить более полутора десятков участков хромосом горбуши с рядом генов-кандидатов, вовлеченных в процессы онтогенеза, иммунных реакций и адаптивное поведение особей (Christensen et al., 2021).

Генезис годичной аллохронии у горбуши и его модель. Аллохронное видообразование (т.е. видообразование путем разделения ранее единой популяции на две формы, воспроизводящиеся на одном ареале в разное время) требует генетической обусловленности времени размножения (Hendry and Day, 2005). У анадромных лососей можно считать установленной наследственную природу возраста полового созревания и, соответственно, времени возврата на нерест. Действительно, анализ молекулярной вариабельности у дикого атлантического лосося *Salmo salar* показал, что морской возраст рыб (число зим, проведенных в море до нереста) имеет достаточно высокую наследуемость ($h^2 = 0.51$) (Reed et al., 2018). Сообщается также о главном гене вклада в возраст зрелости — locus *vgll3* (Barson et al., 2015). Многие минорные гены также вносят свой вклад в вариабельность возраста нерестового возврата (Sinclair-Waters et al., 2020). У горбуши в пределах каждой линии отмечена наследственная детерминация раннего и позднего нереста (McGregor et al., 1998;

Kovach et al., 2013). Гибриды кеты и горбуши (кета созревает в основном в возрасте 4-5 лет, а горбуша — в 2 года), имеют обычно промежуточный возраст (Zhivotovsky et al., 2016).

Трудно предположить, что на ранних этапах формирования аллохронных линий горбуши их общая предковая популяция имела одновозрастную структуру, поскольку это новоприобретение наблюдается только у горбуши. Логичный вывод из этого обстоятельства — одновозрастность (и соответственно обе аллохронные линии) у обеих линий горбуши возникла в филогенезе одновременно, причем, видимо, симпатрически. Симпатрическое видообразование, помимо ассортативности скрещивания, требует естественного отбора против гибридов между этими формами (Coyne and Orr, 2004; Gavrilets, 2004). Потомки особей, вернувшихся на нерест в более поздние или более ранние сроки, имеют меньшую приспособленность, чем потомки рыб, которые отнерестились в оптимальные для данной формы сроки (Smoker et al., 1998).

Таким образом, число возрастных классов у горбуши регулируется двумя основными факторами: 1) наследственной детерминацией возраста полового созревания и, соответственно, большей вероятностью возврата потомства на нерест в сроки, характерные для его родителей; 2) меньшей приспособленностью особей, вернувшихся вне этого срока. Для теоретического понимания того, как эти два условия могут привести к разделению вида на две годовых аллохронных линии, рассмотрим модель, имитирующую эти условия (Животовский, неопубликовано). Согласно этой модели — в ее простейшей, до предела рафинированной форме — аллели A_1 , A_2 и A_3 контролируют возврат гомозиготных особей A_1A_1 , A_2A_2 и A_3A_3 в возрасте один, два и три года, соответственно, а гетерозиготные рыбы равновероятно возвращаются в возрасте, отвечающем каждому из аллелей, или в промежуточном возрасте. В этой модели именно аллель A_2 имитирует годовую аллохронию: особи “аллохронного” генотипа A_2A_2 возвращаются на нерест ровно через год. Эволюция популяции в этой модели инициируется меньшей выживаемостью гетерохронных особей, т.е. гибридных генотипов A_1A_2 , A_1A_3 и A_2A_3 , что формально выражается

коэффициентами отбора против этих генотипов: s_{12} , s_{13} и s_{23} , соответственно.

Результаты моделирования показывают (рис. 4), что достаточно уже одного процента отбора ($s_{13} = 0.01$) против гибридов от скрещивания особей A_1A_1 и A_3A_3 (т.е. выживания 99% особей A_1A_3), чтобы через поколения микроэволюции в популяции доминировали особи аллохронного генотипа A_2A_2 . Особи гетерохронных генотипов полностью исчезают из популяции, и она разделяется на репродуктивно изолированные линии нечетных и четных лет, если наряду с отбором против крайне гетерохронного генотипа (A_1A_3) есть, пусть даже очень слабый, отбор против особей других гетерохронных генотипов (A_1A_2 и A_2A_3). Мы не будем в данной статье углубляться в свойства этой предельно упрощенной модели. Она здесь приведена только для того, чтобы показать принципиальную возможность эволюционного сценария развития аллохронности у горбуши на основе тех ее особенностей экологии и генетики, которые были рассмотрены выше.

Об эволюционном возникновении годичной аллохронии

Хотя реальные причины и эволюционные тренды, ведущие к возникновению линий нечетных и четных лет нереста у горбуши, до сих пор непонятны (Taylor and Friesen, 2017), представленная выше модель эволюционного возникновения линий четных и нечетных лет у горбуши, говорит о возможности их генетической дивергенции по аллохронному типу. Об этом также свидетельствует наличие у горбуши и других видов тихоокеанских лососей сезонной аллохронии — сезонных рас (Gharrett et al., 2013). Трудно себе представить, что у аллохронных линий есть гены адаптации к факторам своего времени размножения, скажем, гены адаптации к нечетным годам или гены адаптации к четным годам нереста. Хотя и возможен вклад в двухгодичную цикличность в доступности того или иного жизненно важного ресурса (периодически возобновляемой пищи, например). Скорее разные генные профили (как адаптивные, так и селективно нейтральные) у дивергировавших линий горбуши могли возникнуть в ходе возрастающей репродуктивной обособленности между ними.

Вполне возможно, что за этим могли стоять эпигенетически возникшие “гетерохронные” особи, созревающие на первом или третьем году жизни, но имеющие аллохронный генотип. Их потомки созревают ровно в два года, тем более что эпигенетические перестройки могут играть большую роль в эволюции популяций и видов, особенно в измененных условиях среды (Глубоковский, 1995; Васильев, 2009). Не исключено, что именно такая ситуация возникла в Великих озерах, где в 1955 г. оплодотворенная икра линии нечетных лет была выброшена в приток оз. Верхнее и, неожиданно для всех, дала начало обеим линиям, причем до сих пор там наблюдается большое количество зрелых трехлеток (Dennis, 2017). Соответственно, невозможно длительное существование одной лишь линии — только четного или только нечетного года, если она по какой-либо причине возникла (как в Великих озерах), ибо указанные механизмы быстро образуют реципрокную аллохронную линию.

Флуктуирующие стада и аллохронная дивергенция горбуши

Почему линии горбуши во многом различаются, хотя занимают практически один и тот же ареал? Основная причина заключается в том, что они за время своей дивергенции друг от друга, значительно наследственно изменились и теперь различаются своими геномными профилями, по-разному реагируя даже на одни и те же факторы среды. Действительно, GWAS-анализ (Christensen et al., 2021) выявил 17 геномных областей с сериями генов-кандидатов в каждой из них, по которым линии четных и нечетных лет сильно отличались друг от друга. Лимборг с соавторами провели полногеномное сканирование образцов горбуши и выявили 39 генов-кандидатов на отбор между популяциями в линии четных лет, 33 — в линии нечетных лет, и лишь 5 общих (Limborg et al., 2014). Более того, даже по общим генам с варьирующими по ареалу коэффициентами отбора линии могут различаться по частотам аллелей в случае различия в паттернах флуктуирующих генных потоков (Животовский, Глубоковский, 1989). В частности, это выражается в разной степени внутри- и межпопуляционного генетического разнообразия, эффективного размера популяции и генных

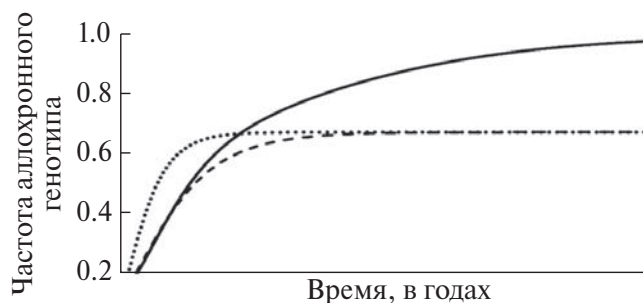


Рис. 4. Динамика частот особей аллохронного генотипа A_2A_2 в популяции при отборе против гетерохронных генотипов. Условные обозначения: жирная линия: отбор против всех гетерохронных особей с интенсивностями $s_{13} = 0.01$, $s_{12} = 0.001$ и $s_{23} = 0.001$; штриховая и пунктирная линии: отбор только против крайне гетерохронных особей A_1A_3 с интенсивностями $s_{13} = 0.01$ и 0.02 , соответственно. Длительность моделирования — 10 тыс. лет.

потоков у горбуши (Животовский и др., 1989; Зеленина и др., 2022; Zhivotovsky et al., 1994).

Горбуша резко отличается от других видов тихоокеанских лососей внутривидовой популяционной структурой, характеризующейся размытостью границ локальных стад внутри репродуктивных линий (Глубоковский, Животовский, 1986; Зеленина и др., 2022). Это обусловлено периодическими значительными изменениями направлений нерестовых потоков во время миграций от мест нагула в океане к местам нереста в реках, которые являют собой крайнюю среди всех лососей выраженность стрейнга (Глубоковский, Животовский, 1986; Каев, Животовский, 2017). В природных популяциях, если физическое перемещение особей завершается внесением их геномов в генофонд реципиентной популяции, стрейнг — это одно из фундаментальных явлений в биологии, формирующее метапопуляции и позволяющее поддерживать за счет генных потоков единство популяционной структуры вида (Животовский, 2021; Keefer and Caudill, 2014).

Противоречат ли концепция флуктуирующих стад горбуши (Глубоковский, Животовский, 1986) и ее аллохронная эволюция друг другу? Можно было бы возразить, что большие миграционные обмены между локальными стадами горбуши заблокируют дивергенцию репродуктивных линий горбуши. Однако это не так. Действительно горбуша, как и другие виды лососей, состоит из нескольких крупных географических региональных группировок.

Согласно гипотезе флуктуирующих стад, миграционные обмены между ними возникают эпизодически, в разное время и с разной интенсивностью в пределах линий четных и нечетных лет. Эффективный размер популяции на каждом уровне географической подразделенности складывается из соответствующих эффективных размеров нижнего уровня, достигая сотен тысяч и даже миллионов экземпляров в каждой из линий (Zhivotovsky et al., 1994). Поэтому флуктуирующие стада горбуши являются важнейшей популяционной особенностью в пределах каждой из линий, но, по нашему мнению, мало влияют на аллохронную эволюцию горбуши. В рамках миграционно-дрейфовой модели время полудивергенции линий потребует более чем $(0.2 \div 2) \times 10^7$ поколений (Zhivotovsky et al., 1994). Это значение слишком велико и оно говорит о том, что на самом деле указанное выше время дивергенции далеко не достигнуто, а расхождение этих двух криптических видов все еще идет в настоящее время. Поэтому, с учетом всех вышеприведенных фактов и оценок, обе аллохронные линии горбуши — это молодые, все еще дивергирующие друг от друга, близкородственные виды.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многолетние исследования морфологической и генетической дифференциации горбуши позволили сделать вывод, что в бассейне северной части Тихого океана существуют два филогенетически близкородственных криптических вида тихоокеанских лососей, которые до нашего исследования рассматривались как один вид — горбуша *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). Описан новый вид тихоокеанских лососей — горбушка Крашенинникова *O. gorbuschka* sp. nova, а также выдвинута гипотеза о механизмах его микроэволюции и видообразования.

Мы полагаем, что виды *O. gorbuscha* sensu stricto и *O. gorbuschka* произошли путем аллохронного видообразования (возможно симпатрически), т.е. вследствие возникновения годичной аллохронии у общей многовозрастной предковой формы. Отмеченные нами различия между этими видами обуславливают их разную реакцию на одинаковые условия современной среды обитания и на их возможные эволюционные изменения в будущем, вызванные глобальной динамикой климата

и антропогенными факторами, включая загрязнение среды и промысел.

Перечисленные обстоятельства важно учитывать при проведении фундаментальных и прикладных исследований тихоокеанских лососей в целях долгосрочного управления их промысловыми запасами, а также при развитии аквакультуры и регулировании рыболовства.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Д.А. Зеленину (ВНИРО) за предоставление результатов дифференциации линий горбуши по SNP маркерам и Н.Ю. Шпигальскую (Камчатское отделение ВНИРО) за содействие в сборе типовых экземпляров горбуши из рек Авача и Паратунка.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджетов Всероссийского НИИ рыболовства и океанографии и Института общей генетики им. Н.И. Вавилова Российской академии наук в рамках государственного задания “Генетические технологии в биологии, медицине и сельском хозяйстве № 122022600162-0”. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Локальный этический комитет ИОГен РАН (протокол № 1 от 01.12.2022) вынес решение, что эксперименты на животных были обоснованы, условия содержания животных обеспечивали нормальный биологический фон и полностью соответствуют требованиям СНИЛ. Исследование не угрожает биоразнообразию. Все процедуры проведены при соблюдении ветеринарных правил, разработанных в РФ для работы с рыбами (ГОСТ 33219-2014).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев А.Г. Быстрые эпигенетические перестройки популяций как один из вероятных механизмов глобального биоценотического кризиса // Биосфера. 2009. Т. 1. С. 166–177.
- Глубоковский М.К. Эволюционная биология лососевых рыб. М.: Наука. 1995.

- Глубоковский М.К., Глубоковская Е.В. Пути эволюции тихоокеанских лососей рода *Oncorhynchus* Suckley. Рыбы в экосистемах лососевых рек Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. 1981. С. 5–66.
- Глубоковский М.К., Животовский Л.А. Популяционная структура горбуши: система флуктуирующих стад // Биол. моря. 1986. Т. 12. С. 39–44.
- Горшкова Г.В., Горшков С.А. Хромосомный полиморфизм горбуши четных и нечетных лет // Доклады АН СССР. 1983. Т. 273. С. 1023–1024.
- Животовский Л.А. Генетика природных популяций. Йошкар-Ола: Типография “Вертикаль”. 2021.
- Животовский Л.А. Эволюционная история тихоокеанских лососей и форелей // Тр. ВНИРО. 2015. Т. 157 (ч. 2). С. 4–23.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К. Роль миграций и отбора в генетической дифференциации горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum) // Докл. АН СССР. 1989. Т. 308. С. 1235–1240.
- Животовский Л.А., Глубоковский М.К., Викторовский Р.М. и др. Генетическая дифференциация горбуши // Генетика. 1989. Т. 25. С. 1261–1274.
- Зеленина Д.А., Животовский Л.А., Сошнина В.А. и др. Внутривидовая дифференциация азиатской горбуши по данным о последовательности митохондриального гена *cytb* // Генетика. 2022. Т. 58. С. 1280–1291.
- Иванков В.Н. О возрастной структуре популяции горбуши // Вопр. ихтиологии. 1965. Т. 4. С. 662–667.
- Каев А.М. Особенности воспроизводства кеты в связи с ее размерно-возрастной структурой // Южно-Сахалинск: СахНИРО. 2003.
- Каев А.М., Животовский Л.А. О вероятном перераспределении горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* между районами воспроизводства разных стад // Вопр. ихтиологии. 2017. Т. 57. С. 264–274.
- Крашенинников С.П. Описание земли Камчатки, т. 1. СПб: Академия наук, 1755. (репринтное издание 1994 года СПб.: Наука).
- Крашенинников С.П. Описание Земли Камчатки: с приложением рапортов, донесений и других неопубликованных материалов. Т. 1. М.-Л.: Изд-во Главсевморпути. 1949.
- Кровнин А.С., Кивва К.К., Мурый Г.П., Сумкина А.А. Влияние климатических факторов на межгодовые колебания запасов камчатской горбуши в 2014–2020 гг. // Вопр. рыболовства. 2021. Т. 22. С. 35–45. doi:10.36038/0234-2774-2021-22-4-35-45
- Майр Э. Принципы зоологической систематики. М.: Мир. 1971.
- Майр Э. Популяции виды и эволюция. М.: Мир. 1974.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. Изд. 4. М.: Изд-во Товарищество научных изданий КМК. 2004.
- Правдин И.Ф. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-ть. 1966.
- Салменкова Е.А., Омельченко В.Т., Малинина Т.В. и др. Популяционно генетические различия между смежными поколениями у горбуши, размножающейся в реках азиатского побережья Северной Пацифики / Генетика и размножение морских животных. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. 95–104.
- Салменкова Е.А., Гордеева Н.В., Омельченко В.Т. и др. Генетическая дифференциация горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* Walbaum в азиатской части ареала // Генетика. 2006. Т. 42. С. 1371–1388.
- Световидов А.Н. Типы видов рыб, описанные П.С. Палласом в “Zoographia Rosso-Aziatica”. Л.: Наука. 1978.
- Artedi P. Genera piscium in quibus systema titum ichthyologiae proponitur cum classibus, ordinibus, generum characteribus, specierum differentiis, observationibus plurimis. *Ichthyologiae Part III*, Emendata et aucta a J.I. Walbaum. Grypeswalidae. 1792.
- Aspinwall N. Genetic analysis of North American population of the pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) possible evidence for the neutral mutation random drift hypothesis // Evolution. 1974. V. 28. P. 295–305.
- Barson N.J., Aykanat T., Hindar K. et al. Sex-dependent dominance at a single locus maintains variation in age at maturity in salmon // Nature. 2015. V. 528. P. 405–408. <https://doi.org/10.1038/nature16062>
- Beacham T.D., Withlei R.E., Gould A.P. Biochemical genetic stock identification of pink (*Oncorhynchus gorbuscha*) in southern British Columbia and Puget Sound // Canad. J. Fish. Aquat. Sci. 1985. V. 42. P. 1474–1483.
- Beacham T.D., McIntosh B., MacConnachie C. et al. Population structure of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in British Columbia and Washington, determined with microsatellites // Fish Bull. 2012. V. 110. P. 242–256.
- Bilton H.T., Ricker W.E. Supplementary checks on the scales of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) and chum salmon (*O. keta*) // J. Fish. Res. Board of Canada. 1965. V. 22. P. 1477–1489.
- Churikov D., Gharrett A.J. Comparative phylogeography of the two pink salmon broodlines: an analysis based on a mitochondrial DNA genealogy // Mol. Ecol. 2002. V. 11. P. 1077–1101.
- Christensen K.A., Rondeau E.B., Sakhrani D. et al. The pink salmon genome: uncovering the genomic consequences of a strict two-year life-cycle // PLoS One. 2021. V. 16. e0255752. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0255752>
- Coyne J.A., Orr H.A. Speciation. Sunderland, MA: Sinauer Associates. 2004.
- Dennis J. Little giants: the unlikely journey of pink salmon in the Great Lakes. 2017. <https://jerrydennis.net/1/>

- post/2017/09/saga-of-the-pink-salmon.html (accessed 01.06.2023).
- Gavrilets S. Fitness landscapes and the origin of species. Princeton, NJ: Princeton University Press. 2004.
- Gharrett A.J., Joyce J., Smoker W.W. Fine-scale temporal adaptation within a salmonid population: mechanism and consequences // *Molecular Ecology*. 2013. V. 22. P. 4457–4469.
- Gharrett A.J., Smoker W.W. Two generations of hybrids between even- and odd-year pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*): a test for outbreeding depression? // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1991. V. 48. P. 1744–1750.
- Gharrett A.J., Smoker W.W., Reisenbichler R.R., Taylor S.G. Outbreeding depression in hybrids between odd- and even-broodyear pink salmon // *Aquaculture*. 1999. V. 173. P. 117–129.
- Gharrett A.J., Zhivotovsky L.A. Migration. “Population genetics: principles and applications for fisheries scientists”, Bethesda, Maryland: Am. Fish. Soc. 2003. P. 141–174.
- Gilk S.E., Wang I.A., Hoover C.L. et al. Outbreeding depression in hybrids between spatially separated pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha*, populations: marine survival, homing ability, and variability in family size // *Env. Biol. Fish.* 2004. V. 69. P. 287–297.
- Hartl D.L., Clark A.G. Principles of population genetics (2nd Ed.). Sunderland, Mass.: Sinauer Ass. Inc. Publ. 1989.
- Hendry A.P., Day T. Population structure attributable to reproductive time: Isolation by time and adaptation by time // *Mol. Ecol.* 2005. V. 14. P. 901–916.
- Kovach R.P., Gharrett A.J., Tallmon D.A. Temporal patterns of genetic variation in a salmon population undergoing rapid change in migration timing // *Evol. Appl.* 2013. V. 6. P. 795–807.
- Keefer M.L., Caudill Ch.C. Homing and straying by anadromous salmonids: a review of mechanisms and rates // *Rev Fish Biol, Fisheries*. 2014. V. 24. P. 333–368.
- Limborg M.T., Waples R.K., Seeb J.E., Seeb L.W. Temporally isolated lineages of pink salmon reveal unique signatures of selection on distinct pools of standing genetic variation // *J. Heredity*. 2014. V. 105. P. 835–845.
- McGregor A.J., Lane S., Thomason M.A. et al. Migration timing, a life history trait important in the genetic structure of pink salmon // *N. Pac. Anadr. Fish. Comm. Bull.* 1998. V. 1. P. 262–273.
- Nicolette J.P., Spangler G.R. Population characteristics of adult pink salmon in two Minnesota tributaries to Lake Superior // *J. Great Lakes Res.* 1986. V. 12. P. 237–250.
- Podlesnykh A.V., Kukhlevsky A.D., Brykov V.A. A comparative analysis of mitochondrial DNA genetic variation and demographic history in populations of even and odd-year broodline pink salmon, *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum, 1792), from Sakhalin Island // *Environ. Biol. Fish.* 2020. V. 103. P. 1553–1564.
- Reed T.E., Prodöhl P., Bradley C. et al. Heritability estimation via molecular pedigree reconstruction in a wild fish population reveals substantial evolutionary potential for sea-age at maturity, but not size within age-classes // *Canad. J. Fish. Aquat. Sci.* 2018. V. 76. 5. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2018-0123>
- Sato S., Urawa S. Genetic variation of Japanese pink salmon populations inferred from nucleotide sequence analysis of the mitochondrial DNA control region // *Environ. Biol. Fish.* 2017. V. 100. P. 1355–1372.
- Sinclair-Waters M., Ødegård J., Korsvoll S.A. et al. Beyond large-effect loci: large-scale GWAS reveals a mixed large effect and polygenic architecture for age at maturity of Atlantic salmon // *Genet. Select. Evol.* 2020. V. 52. P. 9. <https://doi.org/10.1186/s12711-020-0529-8>
- Smoker W.W., Gharrett A.J., Stekoll M.S. Genetic variation of return date in a population of pink salmon: A consequence of fluctuating environment and dispersive selection? // *Alaska Fish. Res. Bull.* 1998. V. 5. P. 46–54.
- Tarpey C.M., Seeb J.E., McKinney G.J. et al. Single-nucleotide polymorphism data describe contemporary population structure and diversity in allochronic lineages of pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 2018. <https://cdnsiencepub.com/doi/abs/10.1139/cjfas-2017-0023>
- Taylor R.S., Friesen V.L. The role of allochrony in speciation // *Mol. Ecol.* 2017. V. 26. P. 3330–3342.
- Zhivotovsky L.A., Tochilina T.G., Shaikhaev E.G. et al. Hybrids between chum salmon (*Oncorhynchus keta*) and pink salmon (*O. gorbuscha*): High growth rate, intermediate age, intermediate color pattern, different scale shape, and potential negative effects on pink and chum salmon production // *J. Fish Biol.* 2016. V. 89. P. 2098–2106.
- Zhivotovsky L.A., Gharrett A.J., McGregor A.J. et al. Gene differentiation in Pacific salmon (*Oncorhynchus* sp.): Facts and models with reference to pink salmon (*O. gorbuscha*) // *Canad. J. Aquat. Sci.* 1994. V. 51 (suppl. 1). P. 223–232.

A New Species of Pacific Salmon – Rosy Salmon *Oncorhynchus gorbuschka* sp. nova: Description and Genesis of the Taxon

M. K. Glubokovsky^a, L. A. Zhivotovsky^{a, b}

^a*Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography*

^b*Vavilov Institute of General Genetics*

Many years of comprehensive research in the morphological and genetic differentiation of pink salmon led us to the conclusion that there are two closely related cryptic Pacific salmon species in the North Pacific basin, which had previously been regarded as a single species of *Oncorhynchus gorbuscha* (Walbaum). A new species of Pacific salmon, the rosy salmon (as a colloquial name) *O. gorbuschka* sp. nova Glubokovsky et Zhivotovsky, occupies almost the same range as the nominate species pink salmon (as a colloquial name) *O. gorbuscha* (Walbaum). The most striking ecological difference of these species – rosy salmon spawns only in odd years, and pink salmon – only in even years, forming two reproductively isolated broodlines throughout the natural range. There are quite relief differences between them, that can be detected with the modern research methods, in demographic features, multidimensional morphological traits, protein and DNA markers, and full-genome profiles. Presumably, both of these species are relatively young, evolutionarily diverging from each other during sympatric allochronic evolution leading to a single age class. As a result, all sexually mature individuals of each broodline – of even and odd years of spawning (with rarest exceptions within the natural spawning range) – reproduce in river basins in exactly two years, dying soon after spawning. Presence of two species of *O. gorbuscha* requires their separate accounting at fundamental and applied researches, fishery and regulation of fishery, protection, artificial reproduction.

Keywords: pink salmon, rosy salmon, Pacific salmon, new species, allochronic evolution, species divergence, reproductive isolation