



УДК 596.2:574(268.4+268.5)

Таксономическая структура и ключевые виды фауны асцидий в морях российской Арктики

А.В. Михайлова^{1,2*} и С.Г. Денисенко²

¹ Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена, наб. р. Мойки 48, 191186 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: alisa.mikhaylova@zin.ru

² Зоологический институт Российской академии наук (ЗИН РАН), Университетская наб. 1, 199034 Санкт-Петербург, Россия; e-mail: stanislav.denisenko@zin.ru

Представлена 23 января 2025; после доработки 13 августа 2025; принята 18 августа 2025.

РЕЗЮМЕ

Исследована таксономическая структура и количественная представленность морских донных беспозвоночных из класса асцидий (Ascidiacea) в морях евразийского сектора Арктики. Применение индекса значимости Паляя-Ковнацкого, учитывающего частоту встречаемости и численность таксонов, выявило наиболее значимые отряды, семейства, роды и виды асцидий. Сходство значимости таксонов разного уровня, зарегистрированных в разных морях, показывает наибольшее соответствие географическому положению водоемов на уровне видов и родов. Результаты учета более чем трёх тысяч каталогизированных в ЗИН РАН находок и литературные данные для 69 обитающих в регионе видов позволили выделить отряд Stolidobranchia в качестве повсеместно доминирующего, в то время как отряды Phlebobranchia и Aplousobranchia следует рассматривать как менее значимые. На уровне семейств повсеместно преобладают представители Styelidae и Molgulidae, а на уровне родов – *Molgula*, *Rhizomolgula* и *Styella*. В качестве ключевых видов, формирующих облик фауны асцидий в Арктике в целом, выделяются *Boltenia echinata* (Linnaeus, 1767), *Molgula retortiformis* Verrill, 1871, *Pelonaia corrugata* Goodsir et Forbes, 1841, *Rhizomolgula globularis* (Pallas, 1776), *Styela coriacea* (Alder et Hancock, 1848) и *Styela rustica* Linnaeus, 1767. Из них *R. globularis* и *P. corrugata*, чаще других и в больших количествах встречаются в разных морях. Адаптационные особенности этих двух видов асцидий позволяют им занимать разные, хоть и близкие, экологические ниши, не вступая в жесткие конкурентные отношения. Благодаря последнему их распределение в арктических морях практически не накладывается друг на друга.

Ключевые слова: арктические моря, асцидии, биоразнообразие, ключевые виды, таксономическая структура, фауна

Taxonomic structure and key species of ascidian fauna in the seas of the Russian Arctic

A.V. Mikhailova^{1,2*} and S.G. Denisenko²

¹ Russian State Pedagogical University in the name of A.I. Herzen, Moyka River Emb. 48, 191186 Saint Petersburg, Russia; e-mail: alisa.mikhaylova@zin.ru

² Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences, Universitetskaya Emb. 1, 199034 Saint Petersburg, Russia; e-mail: stanislav.denisenko@zin.ru

Submitted January 23, 2025; revised August 13, 2025; accepted August 18, 2025.

* Автор-корреспондент / Corresponding author

ABSTRACT

The taxonomic structure and quantitative representation of marine benthic invertebrates belonging to the ascidian class (Asciacea) in the seas of the Eurasian Arctic have been studied. Using the Paliy-Kownacky significance index, which accounts both the frequency of occurrence and the abundance of taxa, we have identified the most significant orders, families, genera, and species of ascidians. The similarity in the importance of taxa at different levels across various seas shows the strongest correlation with the geographical location of the water bodies at the species and genus level. The results, based on more than 3000 catalogued finds from the Zoological Institute of the Russian Academy of Sciences and literature data for 69 species inhabiting the region, indicate that the order Stolidobranchia is everywhere dominant, while Phlebobranchia and Aplousobranchia can be considered less significant. At the family level, members of the Styelidae and Molgulidae families dominate, and at the genus level, *Molgula*, *Rhizomolgula*, and *Styella* are the most common. The key species that shape the appearance of the ascidian fauna in the Arctic as a whole are *Boltenia echinata* (Linnaeus, 1767), *Molgula retortiformis* Verrill, 1871, *Pelonaia corrugata* Goodson et Forbes, 1841, *Rhizomolgula globularis* (Pallas, 1776), *Styela coriacea* (Alder et Hancock, 1848) and *Styela rustica* Linnaeus, 1767. Among these, *R. globularis* and *P. corrugata* are more common and occur in large numbers in different seas. The adaptive features of these two ascidian species allow them to occupy distinct, albeit adjacent, ecological niches, avoiding strict competitive exclusion. As a result, their distributions in the Arctic seas show little overlap.

Key words: Arctic seas, ascidians, biodiversity, key species, taxonomic structure, fauna

ВВЕДЕНИЕ

Асцидии (тип Chordata Naeckel, 1874; подтип Tunicata Lamarck, 1816; класс Ascidiacea Blainville, 1824) – древняя группа хордовых беспозвоночных, известных из ранних кембрийских отложений возрастом около 520 млн лет (Chen et al. 2003) и представляющих собой достаточно значимый компонент в донных сообществах современных морских экосистем. Будучи, в большинстве случаев, подвижными на личиночной стадии развития, они свободно переносятся течениями и легко заселяют подходящие биотопы, в том числе и в приполярных регионах планеты. Как сессильные и сравнительно долгоживущие организмы, асцидии могут служить надежным объектом мониторинга состояния окружающей среды. Некоторые из них являются сырьем для производства редкоземельных металлов и биоцидов, источниками эффективных противораковых препаратов и деликатесными продуктами в кулинарии (Shenkar and Swalla 2011; Trepos et al. 2014). Вместе с тем они создают и серьезные проблемы, обрастая днища судов, погружные конструкции на плантациях марикультуры, подводные трубопроводы, гидротехнические и причальные сооружения. Кроме того, в последние десятилетия в разных регионах планеты их часто регистрируют в качестве нежелательных инвазивных организмов (Micael et al. 2022).

На настоящий момент в Арктике обнаружено 69 видов асцидий (Михайлова и Денисенко [Mikhailova and Denisenko] 2023), но эта информация не окончательна поскольку таксономическая структура данной группы в регионе остаётся недоизученной, а также остается неясным, какие виды формируют ее облик и являются ключевыми со свойственной им высокой структурно-функциональной значимостью в донных экосистемах.

Комплексные показатели значимости видов в биоценозах и сообществах разработаны исследователями многих стран в нескольких динамически развивающихся научных дисциплинах (геоботанике, гидробиологии, зоологии, ихтиологии и энтомологии). К значимым (ключевым) видам относят виды, имеющие наибольшую количественную представленность в изучаемом сообществе, осуществляющие наиболее выраженные средообразующие функции и оказывающие наибольшее влияние на другие виды сообщества.

Согласно общепринятым на сегодняшний день положениям, значимость вида в таксоценозах, сообществах и экосистемах может быть оценена по таким показателям, как частота встречаемости, численность, биомасса, продукция и т.п. К сожалению, некоторые из этих показателей односторонне характеризуют значимость видов, а их нахождение часто весьма трудоемко. Кроме того, из-за различий в методических

подходах полученные результаты могут сильно отличаться, но быть при этом вполне адекватными поставленным задачам и областям их применения. Все это вместе взятое побуждает зоологов, ботаников и экологов к разработке методов, разнопланово оценивающих значимость конкретных видов, допускающих массовые измерения и не вызывающих больших затруднений в анализе результатов.

Настоящее исследование направлено на выявление таксономической структуры фаун и ключевых видов асцидий в арктических морях России, что в перспективе может быть использовано для оценок таксономического разнообразия и мониторинга всей морской биоты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В работе были использованы каталогизированные записи ЗИН РАН по находкам и таксономической идентификации асцидий в морях российской Арктики в период с 1930 по 2012 гг.: в Баренцевом, Карском, Лаптевых, Восточно-Сибирском и Чукотском (Рис. 1). При этом в анализ были включены только данные, полученные в результате гидробиологических сборов драг и тралов, единообразно выполненных по стандартной методике (Брискина [Briskina] 1939). Кроме записей каталога были учтены литературные сведения, непосредственно касающиеся фауны Ascidiacea в регионе исследования (Редикорцев [Redikorcev] 1916; Ушаков [Ushakov] 1952; Van Name 1945; Millar 1966; Brattegard and Holthe 1997; Gulliksen et al. 1999; Romanov 2001, 2013; Sanamyan 2014; Shenkar et al. 2010; Rocha et al. 2012), и содержащие экспедиционные метаданные, результаты первичной обработки коллекций и результаты их таксономической идентификации с учетом количества находок и объема собранного материала. Синонимия и систематическое положение всех проанализированных таксонов откорректированы в соответствии с существующими современными базами данных (Shenkar et al. 2010; WoRMS 2024).

Картирование местоположения находок всех видов Ascidiacea, зарегистрированных в Арктике, позволяет оценить степень изученности группы в регионе исследования. Моря, расположенные в восточной части евразийского сектора Арктики, такие как Восточно-Сибирское

и Чукотское, на сегодняшний день менее изучены, чем Баренцево, Карское и Лаптевых (Рис. 1). Вместе с тем, каждая точка на представленной карте может показывать местоположение сразу нескольких станций, выполненных в разные годы или даты.

Для выделения ключевых видов и надвидовых таксонов асцидий мы использовали несколько методов, основанных на ранжировании количества находок и количества местонахождений разных таксонов в отдельно взятых морях и арктическом регионе в целом. Всего было проанализировано 3110 записей о находках конкретных видов Ascidiacea в российских морях за последние 100 лет.

С целью оценки значимости таксонов по частоте их встречаемости и обилию в каждой находке вычисляли индексы Палия-Ковнацкого (Палий [Palij] 1961; Kownacki 1971) для каждого водоема на уровнях отрядов, семейств, родов и видов. Во избежание работы с малыми, неудобными для анализа, значениями, использовали следующую формулу:

$$D_i = 100 \cdot \frac{m_i \cdot n_i}{M \cdot N},$$

где m_i – число станций (проб), на которых был найден таксон, M – общее число станций (проб), n_i – суммарное количество особей i -го таксона, найденных на всех станциях, N – общее количество особей всех таксонов конкретного уровня в анализируемой фауне. Значения D не превышают 100.

Непосредственно при выделении ключевых видов в ряду таксонов, выстроенном по убыванию значимости (индекс Палия-Ковнацкого), находили скачкообразные изменения в монотонно убывающих последовательностях по аналогии с тем, как похожей методикой пользовались другие авторы для индексов плотности (Зенкевич и Броцкая [Zenkevich and Brozkaya] 1937). С этой целью мы учитывали виды, составляющие сумму накопленных значений индекса, равную 75%, и использовали показатель *Change-point* из статистической программы для палеонтологов PAST 4.17c (Hammer et al. 2001; Gallagher et al. 2011).

Для формирования исходного массива данных, расчетов, анализа результатов и графических построений были использованы следу-

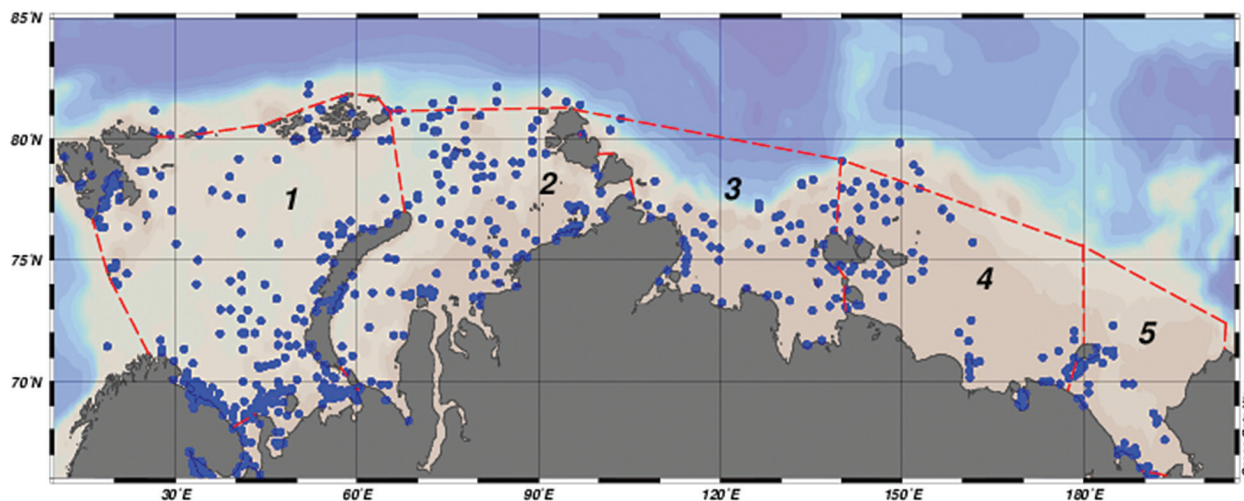


Рис 1. Местоположение находок асцидий в морях российской Арктики за прошедшие 80 лет. 1 – Баренцево море; 2 – Карское; 3 – Лаптевых; 4 – Восточно-Сибирское; 5 – Чукотское. Границы морей показаны пунктирной линией.

Fig. 1. The location of ascidian collection sites in the seas of the Russian Arctic over the past 80 years. 1 – Barents; 2 – Kara; 3 – Laptev; 4 – East Siberian; 5 – Chukchi. The boundaries of the seas are shown by a dotted line.

ющие компьютерные программы: Excel 2019, PAST 4.17c, Ocean Data View 5.7.0, NCSS 20 и др.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Значимость таксонов надвидового ранга в разных морях

Изначальный анализ данных по местоположениям находок асцидий в морях российской Арктики показал заметное преобладание, и даже доминирование на акваториях всех исследуемых морей представителей отряда *Stolidobranchia* Lahille, 1886 (складчатожаберные). Вторыми по распространённости и обилию были асцидии из отряда *Phlebobranchia* Lahille, 1886 (сосудистожаберные), и наименее частыми – виды из отряда *Aplousobranchia* Lahille, 1886 (гладкожаберные). Среднее сходство разных морей по значимости отдельных отрядов превышает $0.99+0.00$ (Pearson correlation) при наибольших отклонениях в Карском и Восточно-Сибирском морях (Табл. 1).

Из девяти семейств асцидий, представленных в Арктике, не все распространены повсеместно, причем в каждом из отрядов зарегистрировано лишь по три семейства. Наиболее широко распространены и обильны представители *Styelidae* и *Molgulidae*, остальные семейства на порядок

менее значимы (Табл. 1). Семейство *Placentelidae* отсутствует во всех морях, кроме Чукотского, а семейство *Cionidae* отсутствует только в Чукотском. Расчет индексов Палия-Ковнацкого показал, что значимость *Styelidae* и *Molgulidae* на порядок выше остальных (Табл. 1), но при этом среднее сходство морей по значимости отдельных семейств заметно меньше ($0.752+0.253$), нежели по значимости отрядов.

Значимость отдельных родов существенно варьирует в разных морях. Из тридцати таксонов, представленных в Арктике, во всех водоемах присутствуют только *Boltenia* Savingi, 1816; *Dendrodoa* Macleay, 1824; *Didemnum* Savingi, 1816; *Eugyra* Alder et Hancock, 1870; *Molgula* Forbes, 1848; *Pelonaia* Forbes et Goodson, 1841; *Rhizomolgula* Ritter, 1901 и *Styela* Fleming, 1822. Значимыми родами практически везде можно считать *Rhizomolgula*, *Styela*, *Molgula* и *Pelonaia* (Табл. 1), но при этом среднее сходство морей по значимости отдельных родов существенно меньше ($0.226+0.256$), нежели по значимости отрядов и семейств.

Значимость таксонов видового ранга в разных морях

В Баренцевом море, где обитает самое большое количество видов (44), наиболее распро-

Таблица 1. Значения индексов Паляя-Ковнацкого для таксонов асцидий надвидового ранга в морях российской Арктики.*
Table 1. The values of the Paliy-Kovnatsky indices for taxa of ascidians supraspecies rank in the seas of the Russian Arctic.**

Таксоны / Taxa	Arctic	Barents	Kara	Laptev	E.-Siberian	Chukchi
Отряды / Orders						
Aplousobranchia Lahille, 1886	0.271	0.169	0.149	0.055	0.288	0.073
Phlebobranchia Lahille, 1886	1.779	1.185	4.044	2.652	1.497	2.729
Stolidobranchia Lahille, 1886	76.957	78.824	66.768	78.343	80.877	77.665
Семейства / Families						
Asciidiidae Herdman, 1882	0.628	0.324	2.046	2.213	0.403	0.008
Cionidae Lahille, 1887	0.095	0.223	0.223	0.033	0.002	
Corellidae Lahille, 1888	0.084	0.003	0.08	0.003	0.388	2.624
Didemnidae Giard, 1872	0.107	0.078	0.1	0.011	0.08	0.008
Molgulidae Lacaze-Duthiers, 1877	9.813	3.003	13.234	31.903	16.833	14.414
Placentelidae Kott, 1992						0.008
Polyclinidae Milne Edwards, 1841	0.039	0.017	0.004	0.016	0.093	0.008
Pyuridae Hartmeyer, 1908	1.964	2.086	0.407	0.22	0.02	3.198
Styelidae Herdman, 1881	29.454	45.368	20.541	8.245	34.029	17.636
Роды / Genus						
<i>Agnezia</i> Monniot C. & Monniot F., 1991						0.008
<i>Aplidium</i> Savigny, 1816	0.004	0.005		0.016	0.009	
<i>Ascidia</i> Linnaeus, 1767	0.619	0.324	2.027	2.213	0.403	
<i>Asciidiella</i> Roule, 1884		0.000				
<i>Boltenia</i> Savigny, 1816	1.491	1.404	0.3	0.22	0.009	2.099
<i>Botrylloides</i> Milne Edwards, 1841		0.000				
<i>Botryllus</i> Gaertner, 1774	0.266	1.367	0.002			
<i>Chelyosoma</i> Broderip & Sowerby, 1830	0.06	0.001	0.012		0.388	2.624
<i>Ciona</i> Fleming, 1822	0.095	0.223	0.223	0.033	0.002	
<i>Cnemidocarpa</i> Huntsman, 1913	0.482	0.068	1.468	0.966	8.416	
<i>Corella</i> Alder & Hancock, 1870			0.013			
<i>Corellopsis</i> Hartmeyer, 1903	0.001	0.001	0.003	0.003		
<i>Dendrodoa</i> MacLeay, 1824	0.398	0.267	0.351	0.988	2.016	0.032
<i>Didemnum</i> Savigny, 1816	0.098	0.078	0.085	0.003	0.08	0.008
<i>Trididemnum</i> Herdan, 1886				0.003		
<i>Eugyra</i> Alder & Hancock, 1870	0.107	0.065	0.635	0.011	0.638	0.04
<i>Halocynthia</i> Verrill, 1879	0.021	0.041	0.001		0.002	0.226
<i>Heterostigma</i> Årnäck-Christie-Linde, 1924		0.002				
<i>Kukenthalia</i> Hartmeyer, 1903	0.174	0.9	0.004			
<i>Microcosmus</i> Heller, 1877	0.001	0.001	0.002			
<i>Molgula</i> Forbes, 1848	2.856	1.28	0.493	2.474	2.334	0.727
<i>Pareugyrioides</i> Hartmeyer, 1914						0.032
<i>Pelonaia</i> Forbes & Goodsir, 1841	0.644	1.638	0.018	0.003	0.408	9.173
<i>Placentela</i> Redikorzev, 1913						0.008
<i>Polycarpa</i> Heller, 1877	0.14	0.256	2.061		0.073	
<i>Polycitor</i> [Renier], [1804]		0.001				
<i>Polyclinum</i> Savigny, 1816					0.002	
<i>Rhizomolgula</i> Ritter, 1901	1.098	0.106	3.538	15.21	3.287	5.362
<i>Styela</i> Fleming, 1822	4.707	3.541	0.79	1.076	0.93	1.017
<i>Synoicum</i> Phipps, 1774	0.011	0.001	0.004		0.027	0.008

* Цветовая палитра заливки ячеек отображает градации величин индекса в таксономических категориях (зеленый – красный: меньше – больше).

** The cell fill color palette displays gradations of index values in taxonomic categories (green – red: less – more).

страненными и обильными по накопленным значениям индекса Палия-Ковнацкого являются *Pelonaia corrugata* Goodsir et Forbes, 1841; *Boltenia echinata* (Linnaeus, 1767); *Botryllus schlosseri* (Pallas, 1766); *Styela rustica* Linnaeus, 1767; и *Kukenthalia borealis* (Gottschaldt, 1894). Применение показателя *Change-point* (Рис. 2А) добавляет к этой группе еще и *Styela coriacea* (Alder et Hancock, 1848).

Карское море населяет меньше видов (37), нежели Баренцево, но по частоте встречаемости и обилию доминируют совершенно другие – *Rhizomolgula globularis* (Pallas, 1776); *Cnemidocarpa rhizopus* (Redikorzev, 1907); *Ascidia prunum* Müller, 1776; *Polycarpa fibrosa* (Stimpson, 1852) и *Styela coriacea*. Причем применение *Change-point* исключает из этой группы три последних вида (Рис. 2В).

Для моря Лаптевых, где выявлено 29 видов, три четверти накопленных значений индекса Палия-Ковнацкого дают всего два вида асцидий: *Rhizomolgula globularis*, и *Molgula griffithsii* (MacLeay, 1825), из которых только первый входит в группу «значимых» соседнего на западе Карского моря. Показатель *Change-point* полностью подтверждает этот короткий список (Рис. 2С).

В Восточно-Сибирском море, где обитает несколько больше видов (32), нежели в море Лаптевых по частоте встречаемости и обилию доминируют асцидии, отмеченные нами в более западных морях: *Cnemidocarpa rhizopus*, *Rhizomolgula globularis* и *Molgula griffithsii*. Первый из них встречается в Карском море, а второй и третий – в море Лаптевых. Применение *Change-point* исключает из этого короткого списка последний вид (Рис. 2D).

В самом восточном – Чукотском море, где обнаружен только 21 вид Ascidiacea, наиболее значимыми по частоте встречаемости и обилию являются *Pelonaia corrugata* и *Rhizomolgula globularis*. Первый из этих видов встречается в Баренцевом море, а второй – в Карском, Лаптевых и Восточно-Сибирском. Показатель *Change-point* полностью подтверждает этот короткий список (Рис. 2Е).

В российской Арктике, в целом, по частоте встречаемости и обилию доминируют *Styela rustica*, *Boltenia echinata*, *Rhizomolgula globularis*, *Styela coriacea*, *Pelonaia corrugata* и *Molgula retor-*

tiformis Verrill, 1871. Применение *Change-point* исключает из этой группы последний вид (Рис. 2F). Все шесть вышеназванных видов принадлежат к отряду Stolidobranchia, пять из них – к семейству Styelidae и один – к семейству Molgulidae (Табл. 1).

В результате применения нескольких методов оценки ценотической значимости таксонов в фауне асцидий отдельных морей с учетом региона в целом выделяется 8 ключевых видов: *Boltenia echinata*, *Didemnum albidum*, *Kukenthalia borealis*, *Molgula griffithsii*, *Pelonaia corrugata*, *Rhizomolgula globularis*, *Styela coriacea* и *S. rustica*. Шесть из них обитают в Баренцевом море, пять – в Карском, два – в море Лаптевых, три – в Восточно-Сибирском и два – в Чукотском. В ряду этой последовательности отчетливо отображается уменьшение биоразнообразия в восточном направлении, что отмечалось ранее, в том числе и на примере асцидий (Михайлова и Денисенко [Mikhailova and Denisenko] 2023).

Среднее сходство морей по значимости отдельных видов заметно меньше (0.362+0.292), нежели по значимости отрядов, но больше, чем по значимости семейств. Последнее, по-видимому, указывает на преобладание аллохтонных тенденций в формировании фаун асцидий в евразийских морях Арктики вследствие влияния атлантических и тихоокеанских вод.

Преимущественно восточная направленность циркуляции атлантических вод вдоль шельфа Евразии может объяснять и наименее выраженное доминирование среди ключевых видов асцидий в Баренцевом море, где формируются гораздо более разнообразные гидрологические условия в сравнении с остальными морями российской Арктики (Никифоров и Шпайхер [Nikiforov and Shrajher] 1980). Смешение холодных и теплых водных масс обуславливает высокую первичную продуктивность этого водоема (Денисенко и Денисенко [Denisenko and Denisenko] 2021), благодаря чему животные сестонофаги меньше конкурируют за пищу и формируют более разнообразные ценозы, нежели в олиготрофных условиях большинства других морей.

В Карском море, где разнообразие фауны асцидий несколько ниже баренцевоморского, снижается и количество ключевых видов, что

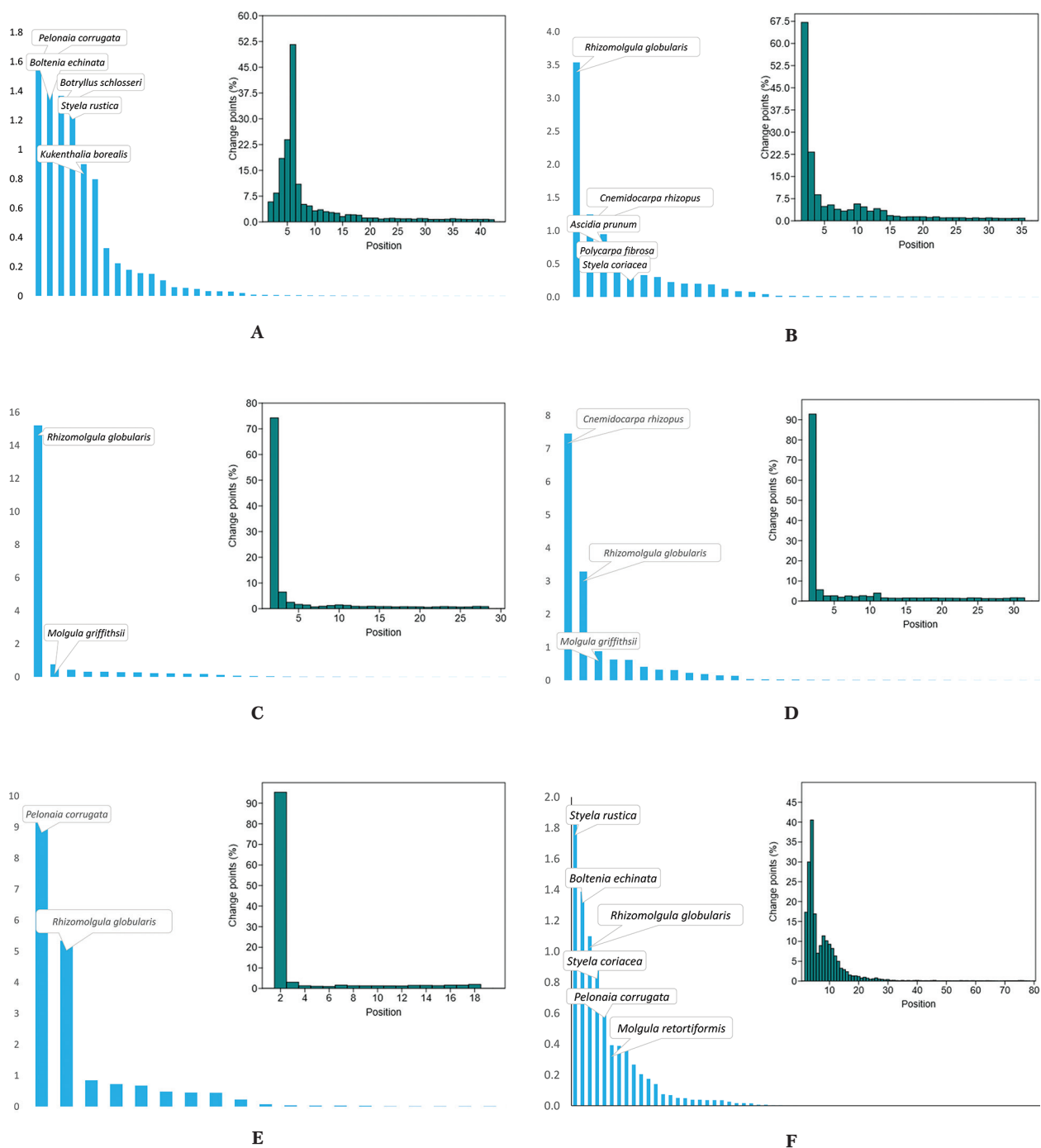


Рис. 2. Значимость разных видов асцидий, ранжированных по убыванию индекса Палия-Ковнацкого, в отдельных исследуемых морях. А – Баренцевом море; В – Карском; С – Лаптевых; D – Восточно-Сибирском; Е – Чукотском; F – в Арктических морях. Гистограммы в правом углу панелей – графические результаты определения *Change-point*.

Fig. 2. The significance of different ascidian species, ranked in descending order of the Paliy-Kovnatsky index, in separate studied seas. А – Barents; В – Kara; С – Laptev; D – East Siberian; Е – Chukchi; F – in whole Arctic seas. The histograms at the right corner of the panels show graphical results of determining the *Change-point*.

может быть следствием влияния на местную фауну низких температур и мощного ледового покрова (Никифоров, Шпайхер [Nikiforov, Shrajher] 1980). Интересно, что именно там наблюдается наименьшая для всего арктического региона значимость эволюционно самого молодого отряда складчатожаберных (Табл. 1) и несколько бóльшая значимость более древних гладкожаберных и сосудистожаберных (Kocot et al. 2018), в сравнении с морями Лаптевых, Восточно-Сибирским и Чукотским. Существующие в Карском море градиенты гидрологического режима, по-видимому, не имеют такой широкой амплитуды, как в Баренцевом море, и арктические условия там еще не так суровы, как в водоемах, расположенных восточнее. Все это может благоприятствовать обитанию в Карском море преимущественно мелководных частично предковых форм асцидий из отряда сосудистожаберных (Kocot et al. 2018), которые в свое время, вероятно, и сформировались в схожих условиях.

При продвижении на восток значимость складчатожаберных нарастает вплоть до Восточно-Сибирского моря, слегка снижаясь в Чукотском, а роль *Phlebobranchia*, напротив, заметно уменьшается. Последнее представляется вполне естественным, поскольку в суровых условиях восточносибирских морей преимуществами для выживания должны обладать эволюционно более продвинутые складчатожаберные формы асцидий.

Кластерный анализ индексов Паляя-Ковнацкого для разных таксономических уровней методами «Flexible strategy» и «усредненно-взвешенного присоединения» дал результаты, представленные на Рис. 3. На уровне отрядов исследуемые моря объединяются в кластеры вопреки своему географическому положению, и причины этого пока не ясны (Рис. 3А). На уровне семейств также выделяются два кластера, но Чукотское море остается обособленным, хотя и демонстрирует некоторую странную связь с Баренцевым и Карским (Рис. 3В). На уровне родов опять формируются два кластера, и Чукотское море вновь остается обособленным, хотя и показывает естественную связь с соседствующими на западе Восточно-Сибирским и морем Лаптевых (Рис. 3С). И наконец, при кластеризации на видовом уровне образуются

два кластера, демонстрирующих географически естественное сходство видового состава асцидий Баренцева и Карского морей, моря Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского (Рис. 3Д).

Последовательное сопоставление результатов выполненных кластеризаций показывает направленное возрастание географического соответствия выделяемых кластеров при снижении рангов таксонов, индексы которых использовались для расчетов показателей близости фаун морей.

На «видовой» дендрограмме хорошо видно, что Баренцево море, вошедшее в один кластер с Карским морем и морем Лаптевых, демонстрирует заметную обособленность от соседей. Последнее легко объясняется тем, что в его фауне насчитывается наибольшее количество видов, и выравненность их в частотном распределении по индексу Паляя-Ковнацкого – наибольшая, по сравнению с другими морями.

На всех дендрограммах, построенных с использованием сходства морей по таксонам ниже уровня семейств, выделяются схожие кластеры морей: Лаптевых – Восточно-Сибирское; Лаптевых – Восточно-Сибирское – Чукотское и Восточно-Сибирское – Чукотское. В каждом из них фигурирует Восточно-Сибирское море, вдоль границы которого с морем Лаптевых проходит, некий абиотически обусловленный барьер, препятствующий проникновению организмов из Атлантики на восток и из Пацифики на запад (Денисенко и др. [Denisenko et al.] 2010; Mironov and Dilman 2010). Наличие этой границы, с непонятным пока биогеографическим статусом, как раз и может быть причиной наблюдаемой структуры «восточных» кластеров на вышеуказанных дендрограммах.

Существует мнение, что кластеризация по родовым спектрам отражает сравнительно недавние изменения, произошедшие в биоте исследуемых областей (Малышев и др. [Malyshev et al.] 1998), но в нашем случае они мало отличаются от результатов кластеризации по видовым спектрам, отражающим современное состояние фауны. Наблюдаемая обособленность Чукотского моря на родовом уровне (Рис. 3С), в соответствии с рассчитанной величиной отсека кластеров, может объясняться тем, что для фауны асцидий этого водоема характерно не только

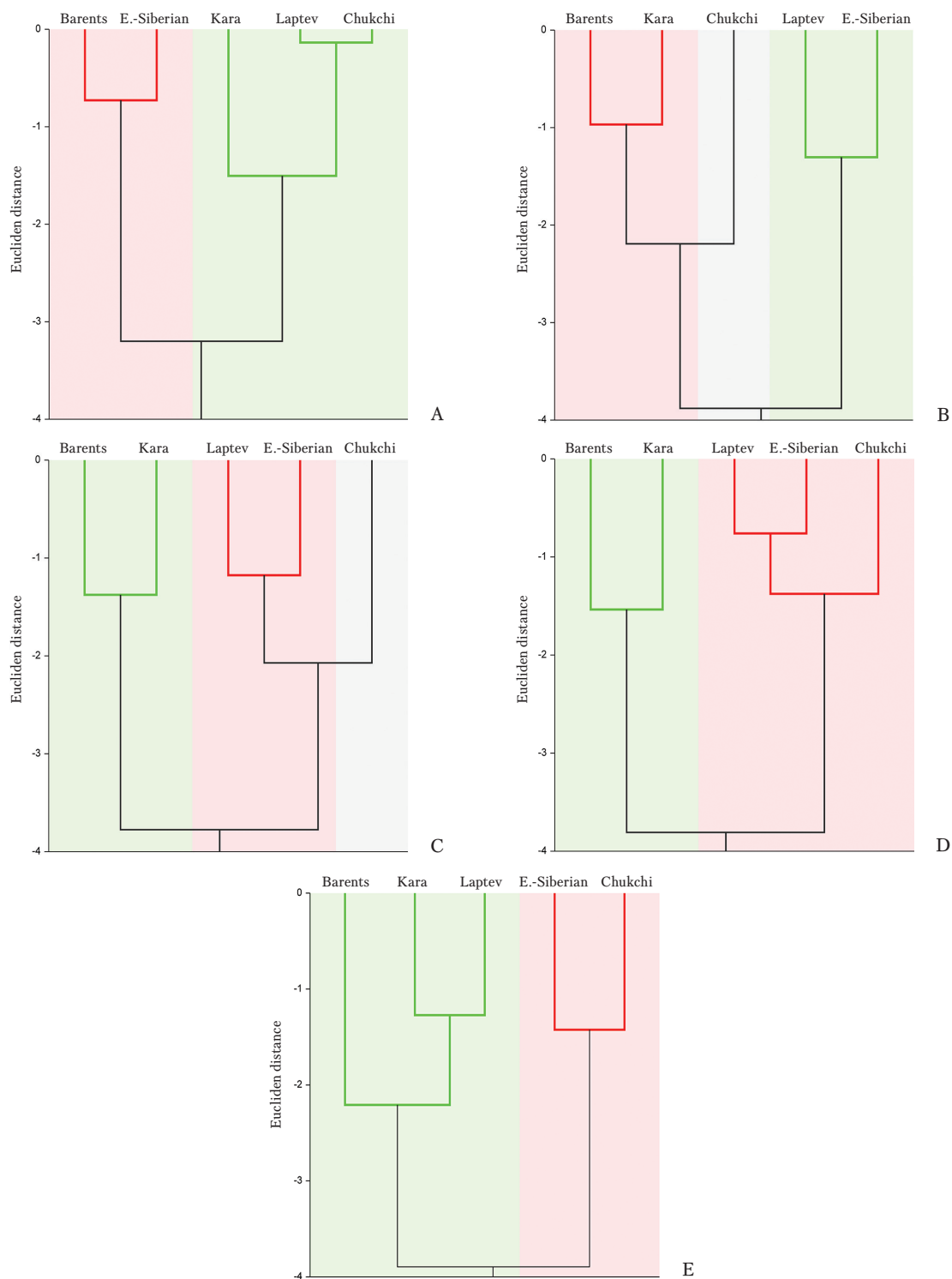


Рис. 3. Дендрограммы сходства морей российской Арктики по индексам Палия-Ковнацкого для отрядов (А), семейств (В), родов (С), видов (D) и ключевых видов асцидий (Е).

Fig. 3. Similarity dendrograms of seas in the Russian Arctic based on Paliy-Kovnatsky indices for orders (A), families (B), genera (C), species (D) and key species of ascidians (E).

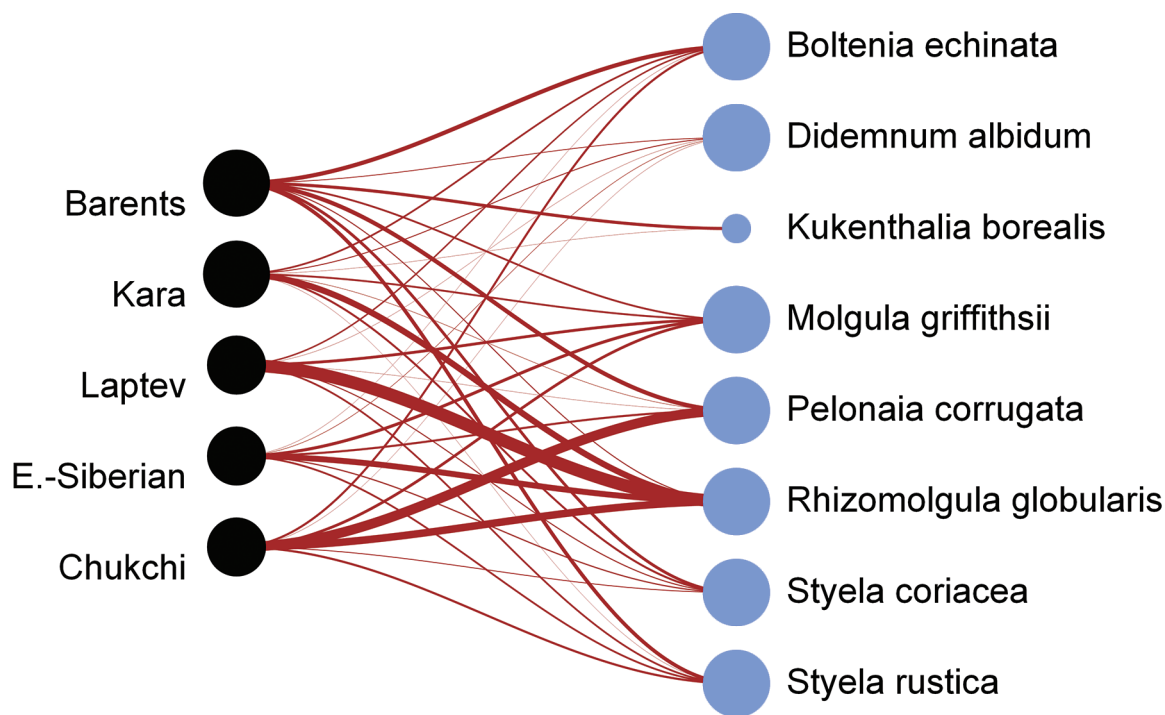


Рис. 4. Сетевая диаграмма представленности ключевых видов асцидий в морях российской Арктики. Толщина линий пропорциональна индексам Палия-Ковнацкого, диаметр кружков – количеству населенных данными видами морей.

Fig. 4. A network diagram showing the presence of key ascidian species in the Russian Arctic seas. The thickness of the lines represents the Paliy-Kovnatsky index value, and the size of the circles indicates the number of seas in which these species have been found.

наименьшее количество видов, но и минимальное среднее количество видов (2.5) и родов (1.8), приходящееся на одно семейство. Последнее заметно отличает море от других арктических водоемов и говорит о наименьших для этой части региона автохтонных тенденциях в развитии фауны Ascidiacea.

С другой стороны, полагают, что кластеризация по спектрам семейств, косвенно отражает формирование биоты на более древнем уровне (Малышев и др. [Malyshv et al.] 1998), поскольку соответствующая структура семейств складывается раньше родовой (Малышев и др. [Malyshv et al.] 2000). И действительно, в нашем случае результаты кластеризации морей по составу семейств географически менее естественны, нежели по родам или видам, но более естественны, нежели по отрядам.

Таким образом, полученные дендрограммы показывают, что особенности фаун асцидий и их распределение в арктических морях России наилучшим образом характеризуются

сведениями о составе родов и видов при обязательном учете частоты встречаемости и обилия находок. Географическая неадекватность дендрограмм, построенных по спектрам отрядов и семейств, в настоящее время труднообъяснима и требует тщательного анализа существующих гидрологических особенностей и палеогеографических реконструкций.

Как выше уже было показано, фауна арктических морей России в целом может быть охарактеризована восемью ключевыми видами асцидий (Рис. 4). Все они представляют отряд складчатожаберных, принадлежат к семействам Styelidae, Molgulidae, Didemnidae, Pyuridae и обитают, за исключением *Kukenthalia borealis*, во всех арктических морях России.

Именно они создают неповторимый облик фауны Tunicata в евразийском секторе Арктики, хотя в каждом из отдельно взятых морей присутствуют и другие локально значимые виды, не входящие в полученный нами список ключевых. Из обозначенных на Рис. 4 выделяются два

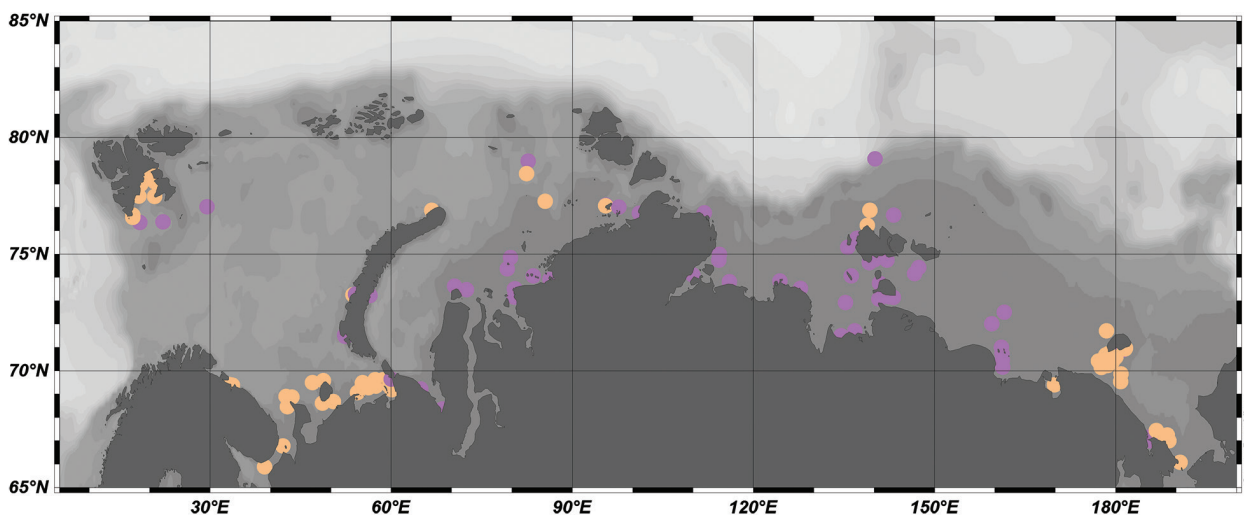


Рис. 5. Местоположение находок в арктических морях России: *Rhizomolgula globularis* – фиолетовые точки и *Pelonaia corrugata* – желтые точки.

Fig. 5. The location of ascidian collection sites in the seas of the Russian Arctic: *Rhizomolgula globularis* – violet dots and *Pelonaia corrugata* – yellow dots.

вида: *Rhizomolgula globularis* и *Pelonaia corrugata*, которые чаще других и в больших количествах встречаются в разных морях, как на западе, так и на востоке региона (Рис. 5).

Rhizomolgula globularis – высокоарктический циркумполярный вид одиночных асцидий, представитель семейства Molgulidae (Рис. 6А), селится преимущественно на песчаном грунте на глубинах до 40–50 м. Донные сообщества с доминированием *R. globularis* образуют благоприятную среду для развития как нектобентосных, так и малоподвижных прикрепленных организмов (Gukov 2011). Сами асцидии часто служат субстратом для мелких беспозвоночных-обрастателей (Клюге [Klyuge] 1962) и водорослей, поедаются различными морскими хищниками, например, полярной камбалой *Liposetta glacialis* (Pallas, 1776) (Atkinson and Percy 1992).

Pelonaia corrugata – высокобореально-арктическая одиночная асцидия вытянутой валькообразной формы из семейства Styelidae, достигает в длину 4–5 см, но иногда вырастает до 12 см (Рис. 6В). Данный вид обитает на поверхности песчаных осадков или частично погружен в мягкие отложения, из которых торчат только сифоны. Обычно он встречается на глубине от 30 до 50 м на хорошо насыщенном кислородом

песчаном дне. В отличие от большинства других асцидий *P. corrugata* живет, по крайней мере, несколько лет и половозрелой становится только на втором году жизни. Эти асцидии откладывают демерсальные яйца, и развитие последних происходит напрямую без стадии плавающей личинки (Millar 1954).

Построенная карта (Рис. 5) показывает, что оба вида предпочитают в основном прибрежные районы с глубинами не более 100 м, в том числе и распресненные. Однако *P. corrugata*, несомненно, более теплолюбива поскольку обитает преимущественно в Баренцевом и Чукотском морях, в рефугиуме Чаунской губы, в северной части Карского моря и к северу от Новосибирских островов, куда с запада вдоль материкового склона могут проникать трансформированные атлантические воды. В то же время *R. globularis* населяет в основном прибрежно-мелководные, как правило переохлажденные, и распресненные части Карского, Лаптевых и Восточно-Сибирского морей. Названные адаптационные особенности этих двух асцидий позволяют им занимать разные, хотя и близкие, экологические ниши, не вступая в жесткие конкурентные отношения. Благодаря последнему их распределения в арктических морях практически не накладываются друг на друга.

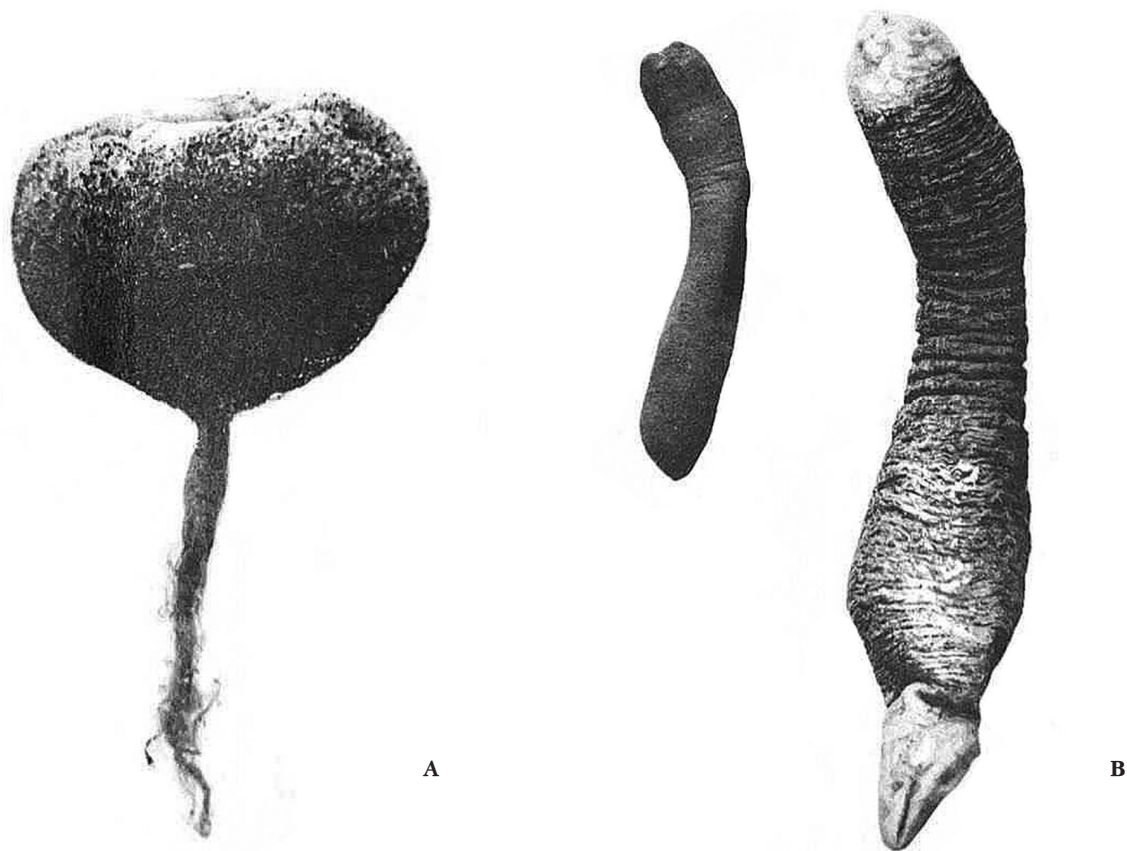


Рис. 6. Изображение *Rhizomolgula globularis* (А) и *Pelonaia corrugata* (В) в полную величину (соотношения размеров не учтены) (по Редикорцеву 1916).

Fig. 6. Full-size image of *Rhizomolgula globularis* (A) and *Pelonaia corrugata* (B) (size relationships not considered) (based on Redikortsev 1916).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сопоставление методов выявления наиболее значимых таксонов асцидий в Баренцевом, Карском, море Лаптевых, Восточно-Сибирском и Чукотском морях позволяет сделать вывод о предпочтительности использования отсечения 75% накопленных индексов Паляя-Ковнацкого. Предлагаемая в PAST 4.17 процедура *Change-point* для поиска скачкообразных изменений ранжированных рядов может быть весьма полезной для верификации результатов предыдущего метода.

Использованный нами подход демонстрирует высокую степень адекватности и представляется эффективным инструментом для различных биоэкологических исследований, в том числе и в области биогеографии. Он выявляет

хорошо объяснимые структурно-таксономические особенности фаун при использовании выбранных мер сходства в кластерном анализе. В состав выделяемых ключевых видов входят формы, доминирующие в донных сообществах и являющиеся характерными для них. Биогеографически – это циркумполярные или широко распространенные бореально-арктические (высокобореально-арктические) виды.

Возможно дальнейшие исследования фауны асцидий в Арктике внесут некоторые коррективы в полученные нами результаты, особенно при интенсификации экспедиционных работ в восточных морях. Нельзя при этом недоучитывать и воздействие меняющегося климата, и антропогенно индуцированное расселение инвазивных видов.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках государственного задания № 122031100275-4 по теме «Таксономия, биоразнообразие и экология беспозвоночных российских и сопредельных вод Мирового океана, континентальных водоёмов и увлажнённых территорий».

ЛИТЕРАТУРА

- Atkinson E.G. and Percy J.A. 1992. Diet comparison among demersal marine fish from the Canadian Arctic. *Polar Biology*, **11**: 567–573. <https://doi.org/10.1007/bf00237950>
- Brattegard T. and Holthe T. (Eds). 1997. Distribution of marine, benthic macroorganisms in Norway. Research Report for DN 1999-1. Directorate for Nature Management, Trondheim, 409 p.
- Briskina M.M. 1939. Instructions for collecting and initial processing of benthic organisms. Pishchepromizdat, Moscow–Leningrad, 27 p. [In Russian].
- Chen J.Y., Huang D.Y., Peng Q.Q., Zhao Y.L., Yuan X.L., Chen X., Li Y. and Li W.J. 2003. The first tunicate from the Early Cambrian of South China. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*, **100**(14): 8314–8318. <https://doi.org/10.1073/pnas.1431177100>
- Denisenko S.G., Sirenko B.I., Gagaev S.Y. and Petryashev V.V. 2010. Composition and distribution of bottom communities of the East Siberian Sea at depths greater than 10 m. In: B.I. Sirenko and S.G. Denisenko (Eds). *Invertebrate fauna of the East Siberian Sea, distribution patterns and structure of bottom communities. Explorations of the Fauna of the Seas*, **66/74**: 130–143. [In Russian].
- Denisenko S.G. and Denisenko N.V. 2021. Zoobenthos of the Barents Sea. In: A.P. Lisicyn (Ed.). *The Barents Sea system*. GEOS, Moscow: 352–369. [In Russian]. [https://doi.org/10.29006/978-5-6045110-0-8/\(27\)](https://doi.org/10.29006/978-5-6045110-0-8/(27))
- Gallagher K., Bodin T., Sambridge M., Weiss D., Klander M. and Large D. 2011. Inference of abrupt changes in noisy geochemical records using transdimensional changepoint models. *Earth and Planetary Science Letters*, **311**: 182–194. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2011.09.015>
- Gukov A.Yu. 2011. Monitoring the bottom biocenoses in the Novosibirsk polynya. *Oceanology*, **51**(3): 443–448. <https://doi.org/10.1134/s0001437011030106>
- Gulliksen B., Palerud R., Brattegard T. and Sneli J.-A. 1999. Distribution of marine benthic macro-organisms at Svalbard (including Bear Island) and Jan Mayen. Research Report for DN 1999-1. Directorate for Nature Management, Trondheim, 148 p.
- Hammer Ø., Harper D.A.T. and Ryan P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**(1): 9. Available at: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm
- Klyuge G.A. 1962. The Bryozoans of the Northern Seas of the USSR. Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow–Leningrad, 584 p. [In Russian].
- Kocot K.M., Tassia M.G., Halanych K.M. and Swalla B.J. 2018. Phylogenomics offers resolution of major tunicate relationships. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **121**: 166–173. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2018.01.005>
- Kownacki A. 1971. Taxocens of Chironomidae in streams of the Polish High Tatra Mts. *Acta Hydrobiologica*, **13**(4): 439–464.
- Malyshev L.I., Bajkov K.S. and Doron'kin V.M. 1998. Taxonomic spectra of the Siberian flora at the family level. *Botanicheskij zhurnal*, **83**(10): 3–17. [In Russian].
- Malyshev L.I., Bajkov K.S. and Doron'kin V.M. 2000. Floristic division of Asian Russia based on quantitative characteristics. *Krylovia*, **2**(1): 3–16. [In Russian].
- Micael J., Ramos-Esplá A.A., Rodrigues P. and Gislason S. 2022. Recent spread of non-indigenous ascidians (Chordata: Tunicata) in Icelandic harbours. *Marine Biology Research*, **18**(9–10): 566–576. <https://doi.org/10.1080/17451000.2023.2176882>
- Mikhailova A.V. and Denisenko S.G. 2023. Preliminary results of an inventory of ascidian faunas in the seas of the Russian Arctic. *Proceedings of the Zoological Institute RAS*, **327**(2): 295–302. [In Russian]. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2023.327.2.295>
- Millar R.H. 1954. The breeding and development of the ascidian *Pelonaia corrugata* Forbes and Goodsir. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **33**(3): 681–687. <https://doi.org/10.1017/s0025315400026953>
- Millar R.H. 1966. Marine invertebrates of Scandinavia. No. 1. Tunicata. Ascidiacea. Scandinavian University Books, Oslo, 123p. <https://doi.org/10.1126/science.156.3777.928.b>
- Mironov A.N. and Dilman A.B. 2010. Effect of the East Siberian Barrier on dispersal of echinoderms within the Arctic Ocean. *Oceanology*, **50**: 342–355. <https://doi.org/10.1134/s0001437010030057>
- Nikiforov E.G. and Shpajher A.O. 1980. Patterns of large-scale hydrological fluctuations in the Arctic Ocean. *Gidrometeoizdat*, Leningrad, 269 p. [In Russian].
- Palij V.F. 1961. About quantitative indicators in the analysis of faunal materials. *Zoologicheskij zhurnal*, **40**(1): 3–6. [In Russian].
- Redikortsev V.V. 1916. Tunicata [Tunicates]. *Fauna Rossii*, **1**(1): 348 p. [In Russian].

- Rocha R.M., Zanata T.B. and Moreno T.R. 2012.** Keys for the identification of families and genera of Atlantic shallow water ascidians. *Biota Neotropica*, **12**(1): 269–303. <https://doi.org/10.1590/s1676-06032012000100022>
- Romanov V.N. 2001.** Class Ascidiacea. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **51/59**: 126–127.
- Romanov V.N. 2013.** Class Ascidiacea. *Explorations of the Fauna of the Seas*, **75/83**: 199–202.
- Sanamyan K.E. 2014.** Deep-sea fauna of European seas: An annotated species checklist of benthic invertebrates living deeper than 2000 m in the seas bordering Europe. Ascidiacea. *Invertebrate Zoology*, **11**(1): 13–24. <https://doi.org/10.15298/invertzool.11.1.04>
- Shenkar N. and Swalla B.J. 2011.** Global diversity of Ascidiacea. *PLoS ONE*, **6**(6): e20657. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020657>
- Shenkar N., Gittenberger A., Lambert G., Rius M., Moreira da Rocha R., Swalla B.J. and Turon X. 2010.** World Ascidiacea Database. [Online]. Available at: <http://www.marinespecies.org/ascidiacea> (accessed 28 October 2010).
- Trepos R., Cervin G., Hellio C., Pavia H., Stensen W., Stensvåg K., Svendsen J.-S., Haug T. and Svenson J. 2014.** Antifouling Compounds from the Sub-Arctic Ascidian *Synoicum pulmonaria*: Synoxazolidinones A and C, Pulmonarins A and B, and Synthetic Analogues. *Journal of Natural Products*, **77**: 2105–2113. <https://doi.org/10.1021/np5005032>
- Ushakov P.V. 1952.** The Chukchi Sea and its bottom fauna. In: P.V. Ushakov (Ed.). The Far Northeast of the USSR. Vol. 2. Fauna and Flora of the Chukchi Sea. Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow–Leningrad: 3–82. [In Russian].
- Van Name W.G. 1945.** The North and South American ascidians. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, **84**: 1–476.
- WoRMS Editorial Board. 2024.** World Register of Marine Species. Available from: <https://www.marinespecies.org> (accessed 6 November 2024).
- Zenkevich L.A. and Brozkaya V.A. 1937.** Materials on the ecology of dominant benthic species in the Barents Sea. *Uchenye zapiski MGU, Zoologiya*, **13**: 203–226. [In Russian].