

ВОДНАЯ ФЛОРА И ФАУНА

УДК 594.7

МШАНКИ (Bryozoa) КАСПИЙСКОГО МОРЯ

© 2020 г. В. И. Гонтарь*

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: gontarvi@gmail.com

Поступила в редакцию 24.04.2017 г.

После доработки 18.09.2018 г.

Принята к публикации 27.11.2018 г.

В Каспийском море распространены пять видов мшанок класса Gymnolaemata и единственный вид *Plumatella emarginata* класса Phylactolaemata. Гимнолематные мшанки представлены отрядами Stenostomatida (*Amathia caspia*, *Paludicella articulata*, *Victorella pavida*) и Cheilostomatida (*Conopeum grimmi* и *Lapidossella ostroumovi*). Два вида (*Conopeum grimmi* и *Amathia caspia*) – каспийские эндемики. *Lapidossella ostroumovi* впервые отмечена в Каспийском море. Даны систематическое положение, иллюстрированное морфологическое описание и экология выявленных видов.

Ключевые слова: Каспийское море, мшанки, эндемичная фауна, первая находка

DOI: 10.31857/S0320965220010088

ВВЕДЕНИЕ

Каспийские солоновато-водные мшанки уникальны. В их фауне полностью отсутствуют виды из наиболее многочисленного и распространенного в Мировом океане инфраотр. Ascorphora отр. Cheilostomatida.

Первые достоверные сведения о каспийских мшанках даны в работе Ковалевского (1870), Гримм (1874) исследовал Бакинский залив и южную часть Каспийского моря. Согласно последней сводке (Абрикосов, 1969), в которой использованы иллюстрации (Prenant, Bobin, 1966), из четырех видов мшанок, обитающих в солоноватых водах Каспия, к вселенцам голоценового времени провизорно отнесены *Bowerbankia imbricata* auct. и *B. gracilis* auct. (вероятно, принадлежат к современной *Amathia caspia*), а *V. pavida* auct. объявлена автохтоном. Род *Victorella* солоновато-водный, по мнению Абрикосова (19596), ведущий свою историю из водоемов третичного времени. Эти сведения скорее иллюстрируют недостаточную изученность каспийских мшанок, чем интенсивность инвазии. В настоящее время отсутствуют полные описания видов мшанок Каспийского моря с иллюстрациями, которые отражали бы современные данные о его фауне.

Цель работы – инвентаризация фауны мшанок Каспийского моря с использованием современных методов исследований и современной номенклатуры.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Работа выполнена на основе анализа литературных данных и материалов, собранных преимущественно в Северном Каспии (>2.5 тыс. проб) в 1981–1988 гг. (Тарасов, 1998, 1999) и 533 проб Г.М. Пятаковой за 1960–1974 гг. из Среднего и Южного Каспия. Изучены коллекции по каспийским мшанкам Зоологического института РАН (г. Санкт-Петербург), Т.Г. Тарасова (Центр экологии ТЭК, г. Москва) и Н.Ш. Шамяиновой (Институт зоологии НАНА, г. Баку).

Препараты мшанок исследовали в световом и сканирующем электронном микроскопе Зоологического института РАН. Даны оригинальные иллюстрации всех встреченных видов. Для исследования морфологии колонии и аутозоидов образец обрабатывали жавелевой водой – раствором солей калия хлорноватистой и соляной кислот (KOCI + KCl). Затем материал отмывали водой и сушили на воздухе. После предварительного напыления платиной (слой толщиной 30 нм) фрагмент колонии изучали с помощью электронного микроскопа FEI Quanta 250 (Балашов, Леонович, 1984). Типовой материал хранится в Зоологическом институте РАН (г. Санкт-Петербург).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно нашим исследованиям и литературным данным (Абрикосов, Зевина, 1968; Гонтарь и др., 2009; Kasaei et al., 2017), Каспийское море населяют солоновато-водные виды отр. Cheilostomatida (*Conopeum grimmi* Gontar et Tarasov и впер-

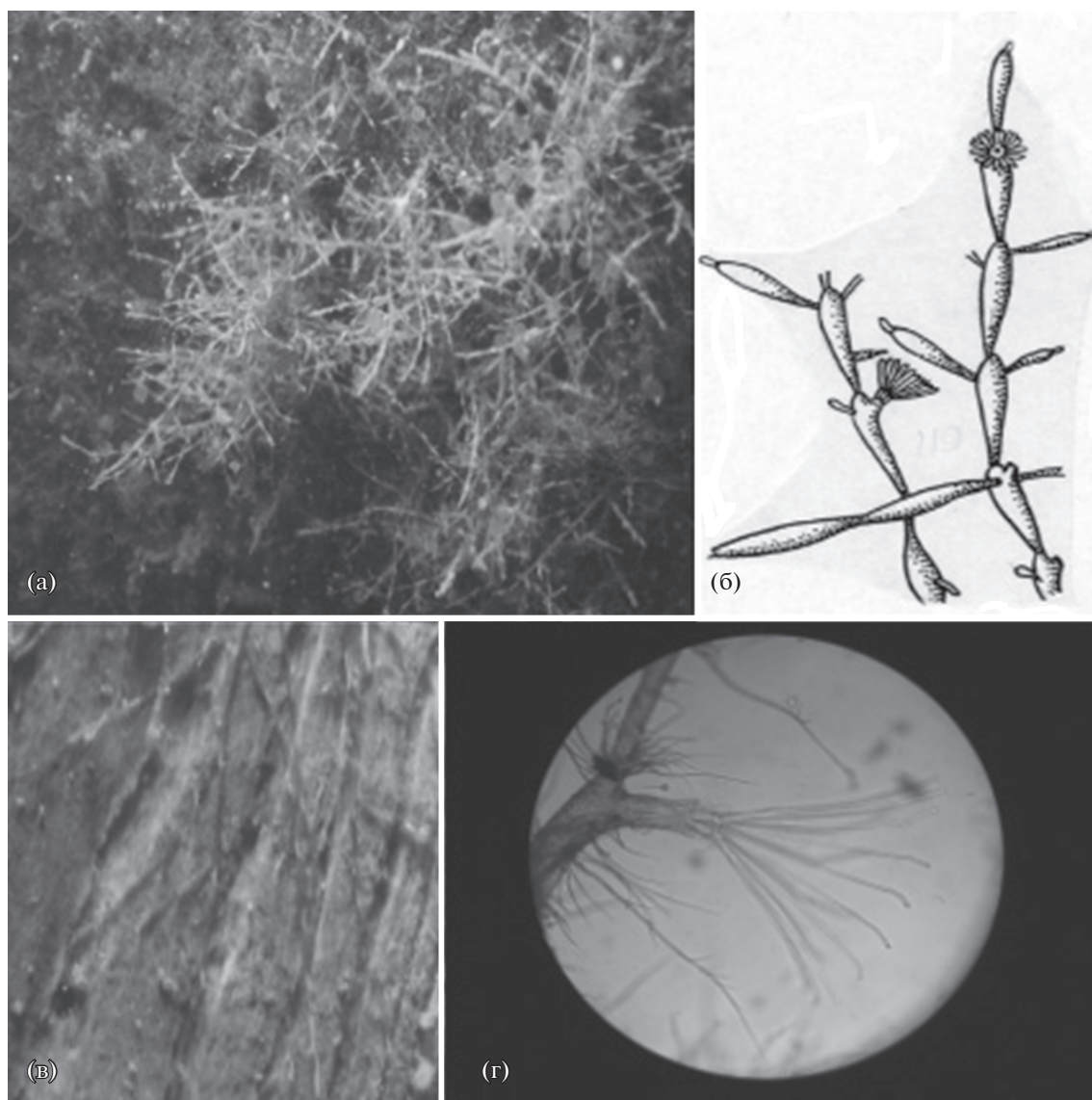


Рис. 1. *Paludicella articulata*: а, в — различная форма колоний, б — форма аутозоидов, г — щупальца и перегородка, отделяющая дочерний аутозоид от материнского.

вые обнаруженная в 2016 г. *Lapidosella ostroumovi* Gontar) и отр. Stenostomatida (*Amatia caspia* (Abrikosov), широко распространенная *Victorella pavidia* S. Kent и пресноводная *Paludicella articulata* (Ehrenberg)). В Северном Каспии встречается пресноводная мшанка *Plumatella emarginata* Allman. Далее дано систематическое положение, морфологическое описание, распространение и экология обнаруженных видов.

Класс Gymnolaemata Allman, 1856

Отряд Stenostomatida Busk, 1952

Семейство Paludicellidae Allman, 1885.

Род *Paludicella* Gervais, 1836.

Paludicella articulata (Ehrenberg, 1810) (рис. 1)

Абрикосов, 1959б: 698.

Д и а г н о з. Колонии коричневатые или желтовато-коричневые, сильно ветвятся, размером до 10 см. Частично прикреплены к субстрату, частично образуют вертикальные или повисающие ветви. Аутозоиды очень тонкие, прозрачные, размером 250–450 мкм. Цистид у аутозоида веретеновидной формы, орифиций — четырехугольной формы. Трубочатые аутозоиды могут быть ползущими или прямостоячими, отделены друг от друга внутренними перегородками. Зооиды могут ответвляться друг от друга под косым или почти прямым углом (рис. 16). Столоны отсутствуют. Кутикула аутозоидов хитинизированная. Цистид иногда несет известковые частички. Эпистом отсутствует. Щупальца расположены в виде кольца, их количество варьирует от 10

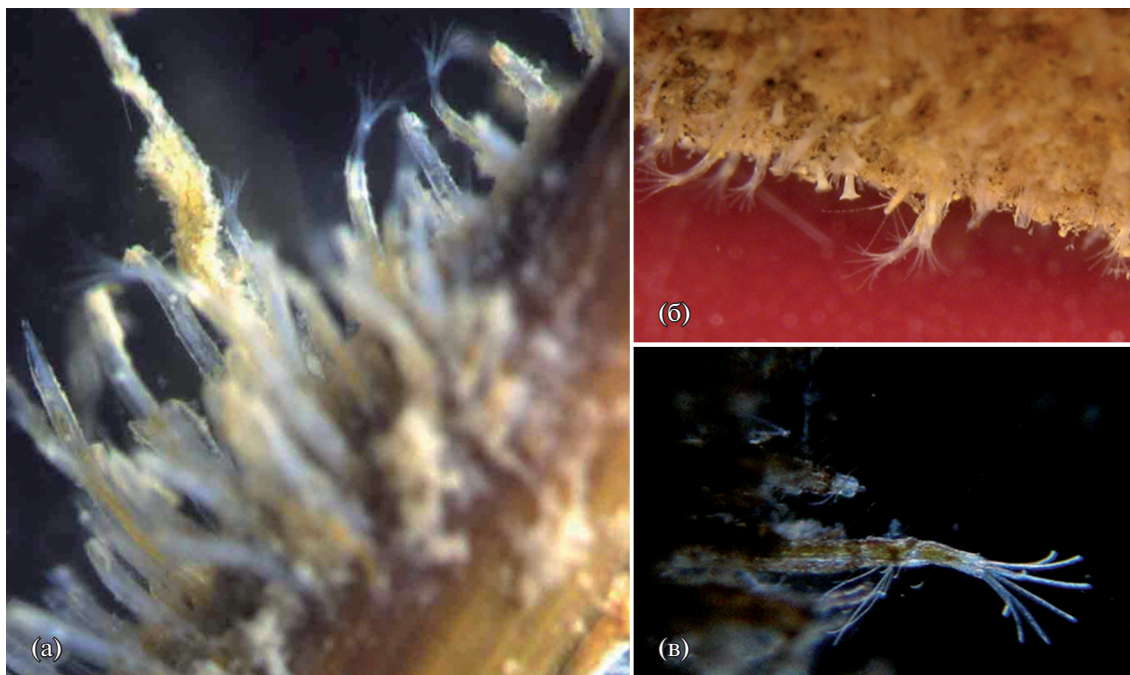


Рис. 2. *Victorella pavid*. а — колония, б — вертикальные зоиды, в — зоид с восьмью щупальцами.

до 23. Новый аутозооид развивается от материнского аутозооида почкованием и отделяется от него неполной поперечной перегородкой (рис. 1г). Каждый аутозооид может давать боковые почки на противоположных сторонах, располагающиеся почти под прямым углом к основной оси. Вид образует хитиновые *hibernacula* коричневатого цвета и неправильной формы, когда колония погибает, они остаются.

Распространение. В исследуемом бассейне найдена в р. Волге и Северном Каспии в обрастаниях судов (Абрикосов, 1959б).

Экология. По данным Абрикосова (1959б), в Северном Каспии *P. articulata* отмечена в чистой воде на глубинах <20 м (чаще в проточной и турбулентной), на камнях и древесных остатках. Колония растет в местах, где отсутствует ил. Пресноводные виды способны выдерживать соленость ≤5‰.

Семейство Victorellidae Hincks, 1880

Род *Victorella* S. Kent, 1870

***Victorella pavid* S. Kent, 1870 (рис. 2)**

Farella repens Ковалевский, 1870; Prenant et Bobin, 1966; *Laguncula repens* Гримм, 1875, 1876: 118, table IV, fig. 5–5b; Державин, 1951; Абрикосов, 1959б: 695–698 (рис. 1).

Диагноз. Колонии желтоватые или белые, образуют цепочки мелких изящных аутозооидов, связанных ползущими трубочками, похожими на “столоны”. Присутствие этих “столонов”, ползущих по субстрату, — характерная черта *V. pavid*. У молодых мшанок морфология колонии очень

простая, однако, по мере развития колонии аутозооиды удлиняются и почкуют новые “столоны” и аутозооиды, образуя мощную сеть. Первоначально аутозооиды удлиненной цилиндрической формы, слегка сжатые, достигают ~0.15 × 0.60 мм; у старых колоний они 2–3 мм. Лофофор кольцевой, диаметром 0.37 мм, несет 8 щупалец (рис. 2в). Зооиды размером 2–3 мм, имеют различную функцию внутри колонии. Чем взрослее колония, тем более мощной становится сеть образующих ее аутозооидов. У *V. pavid* эмбрионы развиваются перед выводением в целоме.

Сравнение и общие замечания. Вид широко представлен в Каспии. Колонии *V. pavid* напоминают мшанок из рода *Amathia*.

Распространение. Происхождение и время сбора материала из Каспия в литературе точно не указаны. Вероятно, обнаружена на западе Северного или Среднего Каспия от авандельты Волги до границы Дагестана и Азербайджана (Абрикосов, 1959б) после 1932 г. В 2016 г. найдена у берегов Ирана (Kasaei et al., 2017). Вид занесен в Красную Книгу Великобритании (www.marlin.ac.uk/species/detail/1302).

Экология. Колонии *Victorella pavid* живут на разнообразных субстратах. Встречаются на камнях, в гаванях на сваях и на других твердых поверхностях (включая раковины), а также на морских водорослях, морских травах или тростниках. Отмечена на мелководье глубиной ≤2 м, часто в эстуариях, шлюзах и других водных объектах с небольшими глубинами. Хотя считают

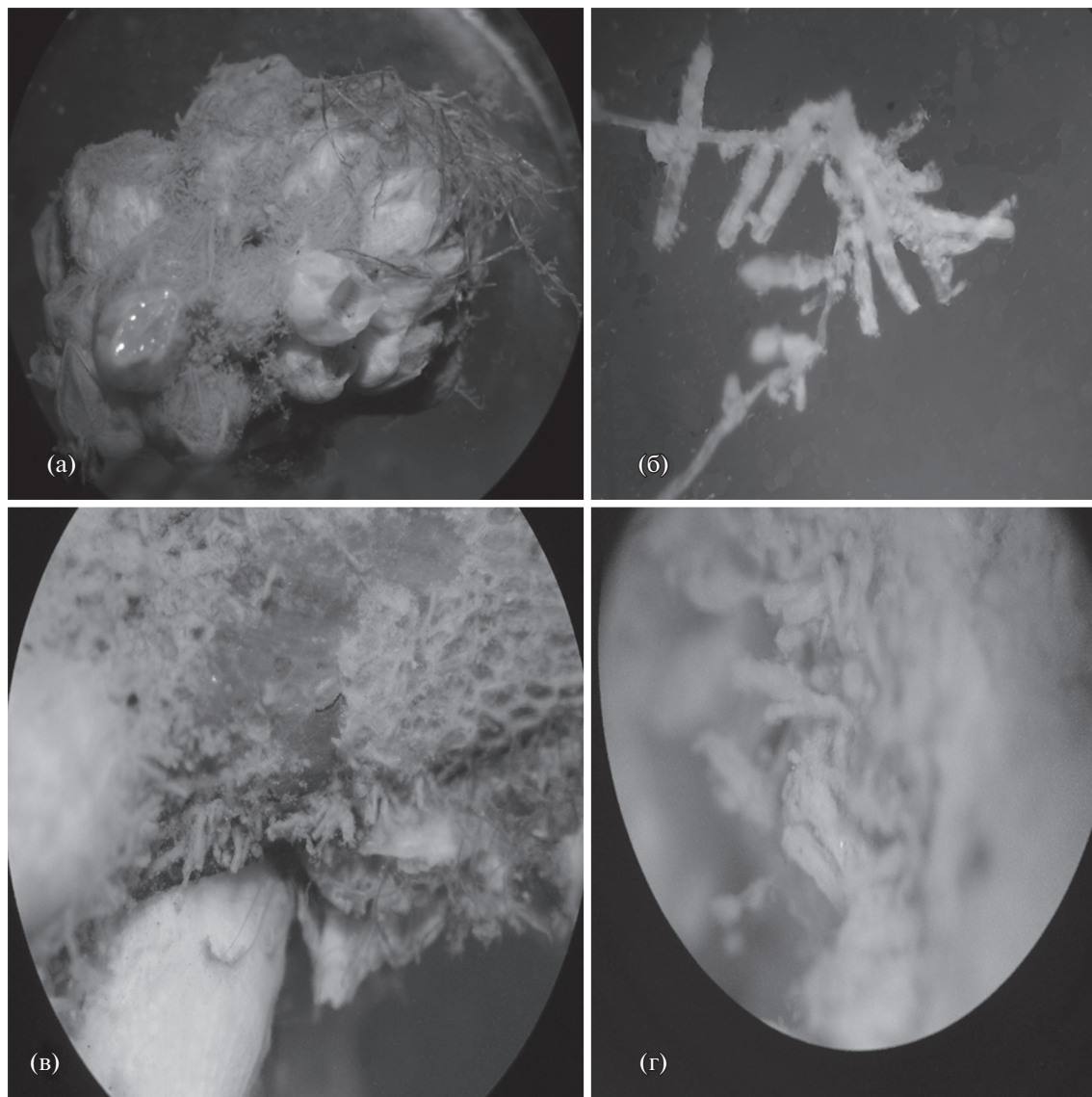


Рис. 3. *Amathia caspia*: а — колония на баянусах; б — *A. caspia* при большем увеличении ($\times 14$), фото Н.Ш. Шамионовой; в — колонии *A. caspia* и *Conopeum grimmeri*, г — *A. caspia* под бинокляром ($\times 20$).

(Hayward, 1985), что это солоновато-водный вид, *V. pavida* выживает в очень широком диапазоне солености (1–27‰). Предложено (Hayward, 1985) ее использование в качестве индикатора границы между пресноводными условиями и нижней границей солоноватых вод в прибрежных зонах, где встречаются различные водные массы. Вид толерантен к загрязненным и мутным водам.

Семейство Vesiculariidae Hincks, 1880

Род *Amathia* Lamouroux, 1812

Amathia caspia (Abrikosov, 1959b) (рис. 3, 4).

Bowerbankia densa Гримм, 1876: 117b, table IV, рис. 4; table VI, fig. 17; *Bowerbankia imbricata caspia* Абрикосов, 1959b: 698; *B. imbricata* Prenant et Bobin, 1966; Абрикосов, Зевина, 1969: 392 non fig. 375;

B. caudata Остроумов, 1905; Зевина, 1957; Зевина, 1959; *B. gracilis* Абрикосов, Зевина, 1968: 393, non fig. 376.

Д и а г н о з. Зоарий в виде стелющихся и свободно растущих столонов, покрытых обычно на некотором расстоянии друг от друга группами аутозооидов (рис. 3а). Столон ветвистый, разделенный поперечными стенками на интернодии различной длины (рис. 3б). Зооиды отходят непосредственно от довольно толстого столон и не связаны друг с другом (рис. 3б). Зооиды прозрачные, цилиндрические, < 1.00 мм, сидят обычно попарно группами перед диафрагмой, иногда одиночно (рис. 3б). Отверстие на дистальном конце аутозооида (цистида) четырехугольное (рис. 4). Жевательный желудок сплошь выстлан

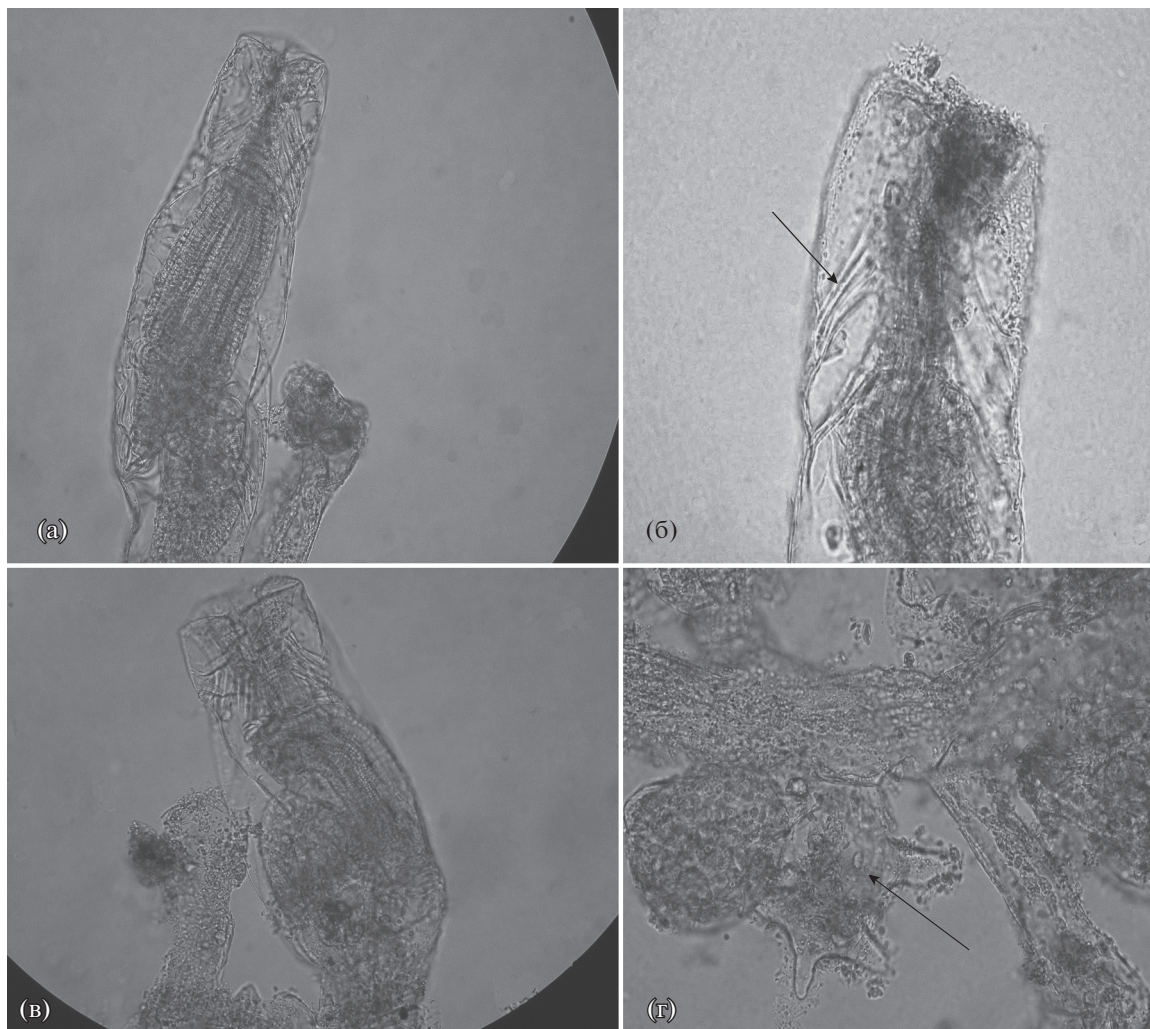


Рис. 4. *Amathia caspia* при большем увеличении ($\times 70$). (фото Н.Ш. Шамионовой): а — аутозоид со втянутыми щупальцами, б — верхняя часть цистида, видны мышцы-ретракторы (показано стрелкой), в — четырехугольное отверстие цистида, г — новообразование на столоне (показано стрелкой).

высокими ороговевшими на дистальном конце клетками. Размер конусовидных “зубов” по Гримму в длину ~ 0.018 мм, их основание имеет неправильное четырехугольное очертание и в диаметре $0.006\text{--}0.008$ мм. “Зубы” полые, их основание вдавлено внутрь куполом (Абрикосов, 1959а).

Сравнение и общие замечания. *A. caspia* отличается от *A. imbricata* меньшими размерами зооидов — ≤ 1.0 и $1.2\text{--}1.5$ мм соответственно. Форма отдельных зооидов *A. caspia* более яйцевидная, чем у *A. imbricata*. Число щупалец 10 характерное и постоянное для вида (Абрикосов, 1959б).

Распространение и экология. Найдена в мезо- и олигогалинных водах соленостью от ~ 13 до $\sim 3\text{‰}$ (на глубинах до 15 м (Зевина, 1957)). В Северном Каспии зарегистрирован при солености $< 8\text{‰}$ и на глубинах > 10 м. Встречен в г. Энзели (Иран) в полупресноводном бассейне глуби-

ной ≤ 3 м, наполненном пресноводными формами (Гримм, 1876), в заливе Кызыл-Агач (Юго-Западный Каспий), в Бакинском заливе (Средний Каспий) на глубинах до 1.3 м; массовые поселения отмечены в прибрежье о. Кулалы (Северный Каспий) на стеблях тростника; у о-ва Огурчинский (Южный Каспий). В Южном и Среднем Каспии встречалась в обрастаниях камыша, тростника, плавсредств и гидротехнических сооружений (Гримм, 1876; Зевина, 1957). В 2014 г. найдена у побережья Апшеронского п-ва возле пос. Мардакяны (рис. 4в), в 2015 г. — у пос. Бильгя и пос. Шувелян в единичных экземплярах (Шамионова, личное сообщение), в 2016 г. — в прибрежных водах Ирана (Kasaei et al., 2017).

Отряд Cheilostomatida Busk, 1852

Семейство Electridae d'Orbigny, 1851

Род *Conopeum* Gray, 1848.

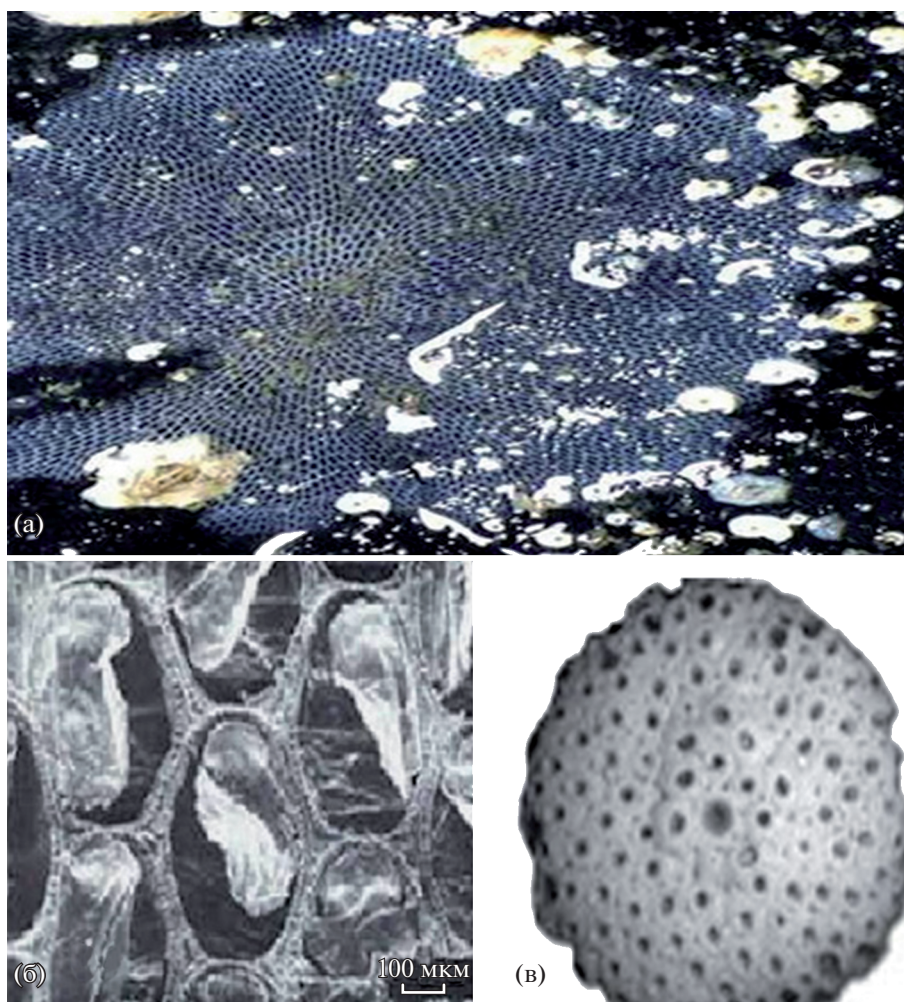


Рис. 5. *Conopeum grimmi*: а — колония *Conopeum reticulum*; б — часть колонии *Conopeum seurati*, в — *Stichoporina* sp.

В Каспийском море встречается единственный вид этого рода. Изучение колоний с использованием электронной микроскопии и сравнение с другими видами рода *Conopeum* дало основание для описания нового вида *Conopeum grimmi*.

Conopeum grimmi Gontar et Tarasov, 2009 (рис. 5–7).

Membranipora crustulenta Абрикосов, 1959а: 1754–1755; 1959б: 694–701; *Electra crustulenta* Зевина, 1959: 80; *Conopeum seurati* Зевина и Кузнецова, 1965 (part.) non fig. 1; Абрикосов, Зевина, 1968: 390 (part.) non fig. 374; *Stichoporina*? Гримм, 1876: 120.

Д и а г н о з. Зоорий белого цвета. Колония состоит из многих аутозооидов, расположенных довольно часто косыми рядами, расходящимися от первой начальной цепочки аутозооидов (рис. 5а, 6а). Такое расположение аутозооидов определяется дистолатеральным почкованием аутозооидов. Колония может использовать “бегущую стратегию” (*running strategy*), вследствие чего ча-

сто наблюдается неупорядоченное расположение зооидов. Аутозооиды в начальной цепочке зооидов, от которой расходятся косые или радиальные ряды аутозооидов, и впоследствии в онтогенезе часто имеют сильно хитинизированную фронтальную мембрану. Аутозооиды прилежат друг другу неплотно (рис. 6б) и имеют лишь общую дистально-проксимальную стенку (рис. 6в). Между аутозооидами иногда наблюдаются abortивные зооиды (рис. 7а, 7б). Аутозооиды средней величины (длина 0.45–0.65 мм, ширина 0.2–0.25 мм), удлинненно овальной или неправильной удлинненной формы с закругленными дистальными углами. Латеральные стенки сильно обызвествлены. Базальная стенка видна через прозрачную фронтальную мембрану и представлена базальной мембраной. Обызвествленная гимноциста слабо выражена и слегка утолщена, окружает апертуру ровной каймой и расширяется у проксимального края аутозооида. Апертура занимает почти всю фронтальную поверхность, покрыта фронталь-

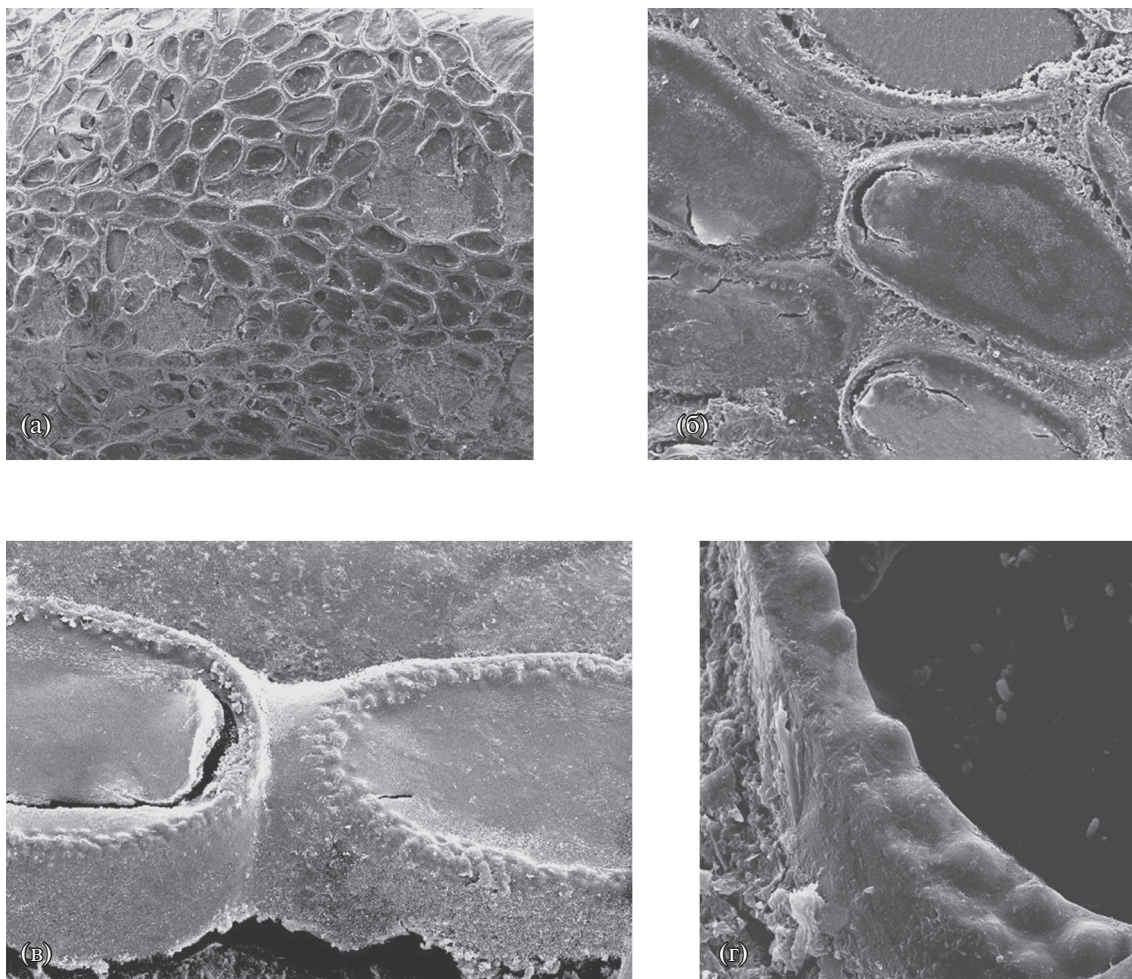


Рис. 6. *Conopeum grimmii*: а — часть колонии ($\times 40$); б — расположение аутозоидов в колонии — общие латеральные стенки отсутствуют, латеральные стенки соседних аутозоидов не соприкасаются ($\times 283$); в — соединение дистального и проксимального аутозоидов ($\times 400$); г — криптоциста (в апертуре) ($\times 2000$).

ной слегка выпуклой прозрачной мембраной, сквозь которую хорошо виден втянутый полипид. Криптоциста имеет вид очень узкой каймы, так что опеция по размерам лишь немного отличается от апертур. Криптоциста образует невысокий валик, покрытый бугорками почти полусферической формы (рис. 6г).

Оперкулом необыкновенно прозрачный, с закругленным дистальным краем, натянутым на склерит и прямым проксимальным краем, шириной 80–110 мкм (рис. 6а), впоследствии у некоторых аутозоидов имеет по своему дистальному краю волокнистую хитинизированную мембрану. Отдельные аутозоиды в колониях, расположенных в складках домиков баянусов, вооружены слегка изогнутыми длинными тонкими боковыми шипами (до трех пар). В проксимальной части шипы не отмечены, в дистальной — парные, расположены почти перпендикулярно фронтальной

поверхности аутозоида (рис. 5а). В отличие от других видов рода *Conopeum*, у *C. grimmii* почкование происходит от дистального и проксимального концов анцеструлы (рис. 7в). Хотя анцеструла разрушена, однако, видно, что почкование идет в двух противоположных направлениях.

Морфологические замечания. В Северном Каспии колонии нередко многослойные. На раковинах митилыстра *Mytilaster lineatus* они дендровидной формы, а на листьях *Zostera* sp. — линейной. От близкого вида *C. seurati* (Canu) отличается размерами аутозоидов и анцеструлы. Анцеструла у *C. seurati* 340 мкм в длину и 300 мкм в ширину, имеет пару шипов, у *C. grimmii* 140 мкм в длину, шипы отсутствуют. Размеры аутозоидов у *C. seurati* в длину 360–650 мкм и в ширину 215–370 мкм, у *C. grimmii* длина 450–650 мкм, ширина 200–250 мкм. Также отличается формой и строением оперкулома. Строение криптоцисты *C. grimmii* в

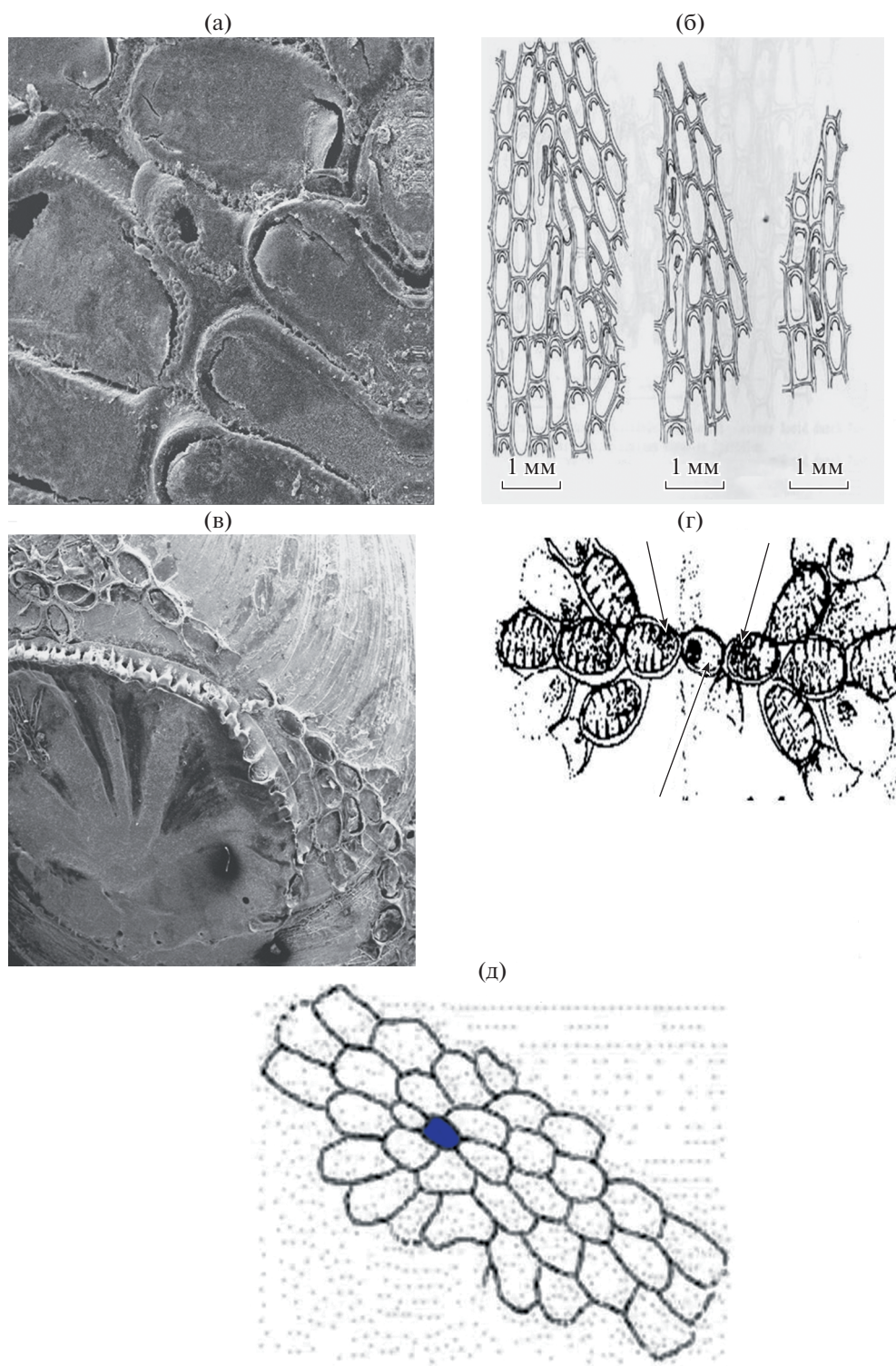


Рис. 7. *Conoporeum grimmi* и начальная стадия формирования колоний у других видов рода *Conoporeum*: а — абортивный зооид с криптоцистой, аутозооиды в соседних рядах расположены в противоположных направлениях ($\times 260$), б — абортивные зооиды (по Jebram, Voigt, 1977), в — *C. grimmi* ($\times 40$), г — *C. tenuissimum* (стрелками обозначены особи анцеструлы и две отпочковавшиеся особи), д — *C. seurati*.

виде округлых выростов, у *C. seurati* — в виде зазубрин, которые заходят в опезию и могут меняться от простых фестонов до очень острых шипиков, расположенных иногда в несколько рядов в некоторых плоскостях.

Гимноциста *C. seurati* может иметь разное число крупных выростов, не отмеченных у *C. grimmii*. Присутствуют различия и в характере роста зоария, который у *C. grimmii* может начинаться с почкования в проксимальной и дистальной части анцеструлы, которое затем происходит по радиусам и далее достаточно нерегулярно. У *C. grimmii* отсутствуют треугольные площадки между зооидами и дистальные выросты у зооидов, характерные для *C. reticulum*. У *C. grimmii*, если шипы имеются, то лишь немного отклоняются от вертикального положения к поверхности апертуры аутозооида; у большинства аутозооидов шипы отсутствуют, у *C. reticulum* маленькие заостренные шипы в различном количестве иногда присутствуют. Они расположены регулярно вокруг апертуры и иногда наклонены в виде арки над фронтальной мембраной.

Чтобы подтвердить самостоятельность описанного нами из Каспийского моря вида *Conopeum grimmii*, проведено исследование митохондриальной 18S ДНК, как наиболее консервативной и мало изменяющейся. Последовательность нуклеотидов в митохондриальной 18S ДНК у *C. grimmii* также значительно отличается от *C. reticulum* и *C. seurati*, с которым его неверно идентифицировали (Гонтарь и др., 2009).

Распространение и биотопическая приуроченность. В 1874 г. *C. grimmii* встречался по всей акватории Среднего и Южного Каспия преимущественно на моллюсках *Theodoxus* gr. *pallasi* и *Dreissena caspia* Eichwald, 1855 (глубины ≤ 80 м), реже на створках *Cerastoderma* (Гримм, 1876). Находки на гидротехнических сооружениях, навигационных буях и корпусах плавсредств в 1958–1961 гг. также были ограничены средней и южной каспийской сублиторалью (Зевина, Кузнецова, 1965). В Северном Каспии вид чаще отмечен на створках моллюска *Mytilaster lineatus* (Gmelin) *Mytilaster lineatus* (Gmelin) и листьях живой *Zostera* sp. В Южном Каспии зарегистрирован в районе Сальянского рейда на глубине 17 м, грунт — ил с ракушей. В 2014 г. найден у побережья Апшеронского п-ва возле пос. Мардакяны (Шамионова, личное сообщение).

В Северном Каспии при солености $< 5.5\text{‰}$ не отмечен. В водах с соленостью 5.5‰ – 8.5‰ частота встречаемости была $\sim 3\%$, и только при солености 8.5‰ – 13.1‰ она увеличивалась до $18\text{--}24\%$. На глубинах > 20 м число колоний резко уменьшается. В Красноводском заливе с соленостью $> 13\text{‰}$ встре-

чен в обрастаниях судов (Абрикосов, 1959а). Исходя из вышеизложенного, верхний предел соленостной резистентности *C. grimmii*, вероятно, $\leq 15\text{‰}$.

Насролахи (Kasaei et al., 2017) указывает, что вид собран в 2016 г. вдоль всего Иранского побережья Каспийского моря, соленость на всех станциях была $\sim 10\text{‰}$.

Стратиграфическое распространение. В некроценозах Туркменского залива части колоний *C. grimmii* отмечены на истлевших листьях *Zostera* sp. Части базальных и латеральных стенок отдельных зооидов найдены в складках верхних частей раковин *Didacna* sp. из хвалынского разреза в районе пос. Светлый Яр (Волгоградская обл.). Поскольку распространение *Didacna trigonoides* (Pallas, 1771) ограничено соленостью 5‰ , можно констатировать, что до 1988 г. в Каспии обитал лишь автохтонный вид рода *Conopeum*.

Lapidosella ostroumovi Gontar, 2010 (рис. 8).

Membranipora reticulum Остроумов, 1892: 8–11, 18; Зевина, 1967: 32–34; *Lapidosella ostroumovi* Гонтарь, 2010: 274–282.

Диагноз. Зоарий белого цвета, достигающий в длину и ширину нескольких сантиметров, вначале обрастающий, затем двухслойный и свободно растущий, обызвествленный и твердый (рис. 8а, 8б). Колония может образовывать многочисленные фестоны в разных плоскостях и направлениях. Состоит из многих аутозооидов, расположенных рядами и часто в шахматном порядке (рис. 8в).

Расположение аутозооидов определяется их дистальным почкованием. Каждый аутозооид может отпочковывать дистально один или два дочерних аутозооида. Если образуются два дочерних аутозооида, то появляются дополнительные ряды аутозооидов в колонии. Одна и та же колония способна формировать второй слой аутозооидов, разрастаясь по базальной поверхности уже сформированной колонии (рис. 8в). Таким образом, формируется двухслойная веерообразная колония, часто напоминающая не полностью раскрытый веер. Затем лопасти могут сближаться друг с другом под разными углами, напоминая кружевные воланы. Край двуслойной колонии с одной стороны формируется крупными неправильной формы аутозооидами (рис. 8е), способными соединять оба слоя колонии. Поскольку базальные стенки аутозооидов почти прозрачные, сквозь них просвечивает противоположный слой аутозооидов в колонии, которые могут быть ориентированы различным образом.

На дистальном крае колонии располагается несколько рядов формирующихся новых аутозооидов (рис. 8д). Вначале появляются латеральные стенки, между которыми можно наблюдать

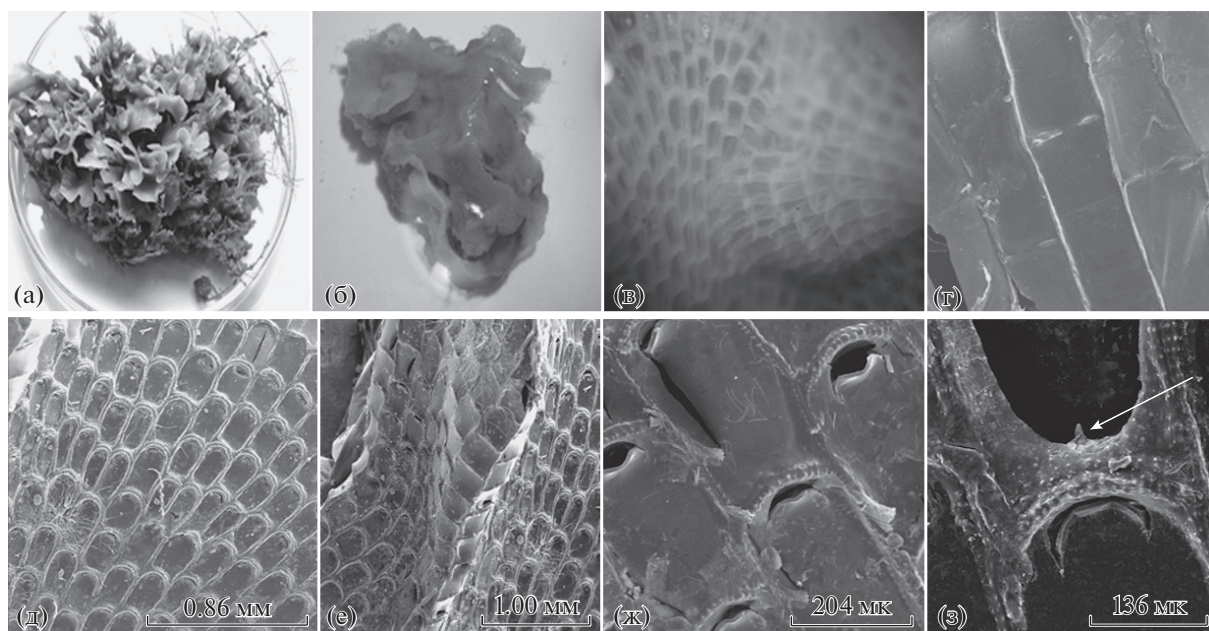


Рис. 8. *Lapidosella ostroumovi*: а — ($\times 70$), б — общий вид колоний, в — слой колонии нарастает на другой слой ($\times 5.5$), г — край колонии с формирующимися латеральными и поперечными стенками, д — часть колонии ($\times 220$), е — широкие аутозоиды на краю колонии, ж — открытые оперкулы (крышечки), з — шипик на внутреннем опезиальном проксимальном крае криптоцисты.

разные стадии формирования дистально-проксимальной стенки. Образование дистально-латеральной стенки начинается в виде небольших выростов с двух сторон от латеральных стенок, которые затем соединяются. Появление дополнительной латеральной стенки между двумя латеральными стенками при формировании двух дочерних аутозоидов начинается от края колонии, а не от дистально-проксимальной стенки еще не полностью сформированного материнского аутозоида. Таким образом, образуются новые два зооида. После формирования вертикальных стенок аутозоида появляются криптоцисты от проксимального края аутозоида под его фронтальной мембраной. Криптоциста зрелого аутозоида окружает опезию очень узкой полоской и заметно расширена в проксимальной части.

Аутозоиды в онтогенезе имеют прозрачную фронтальную мембрану. Аутозоиды плотно прилегают друг к другу и имеют латеральные и общую дистально-проксимальную стенки (рис. 8г).

Аутозоиды средней величины (длина 0.35–0.57 мм (средняя 0.43 мм)), ширина 0.22–0.39 мм (средняя 0.33 мм)), отношение длины к ширине 1.35–1.6, редко 2.5), удлинненно-овальной или неправильной удлинненной формы, иногда слегка расширенные в средней части, с закругленными дистальными углами и несколько вогнутым проксимальным краем (рис. 8ж). У колоний из Иранского побережья размеры аутозоидов 0.43–0.66 мм в длину, 0.17–0.37 мм в ширину. Латеральные стенки более обызвествленные, у молодых аутозоидов они полупрозрачные (рис. 8г). Базальная стенка слабо обызвествленная, выпуклая, видна через прозрачную фронтальную мембрану. Апертура овальная и занимает почти всю фронтальную поверхность, покрыта слегка выпуклой фронтальной прозрачной мембраной, сквозь которую хорошо виден втянутый полипид. Криптоциста в виде очень узкой каймы, так что опезия по размерам лишь немного отличается от апертуры. Криптоциста образует плоскость (полку), покрытую бугорками почти полусферической формы, и слегка расширяется у проксимального края, формируя овальную опезию. На проксимальном крае криптоциста образует на своей плоскости несколько (2–3) рядов округлых бугорков (рис. 8з). В центре на внутреннем опезиальном проксимальном крае криптоцисты находится небольшой прозрачный шипик, вдающийся в опезию (рис. 8з). Этот шипик хорошо виден у сформированных аутозоидов, но по краю колонии у вновь образующихся аутозоидов может отсутствовать. У очень широких аутозоидов на боковом крае колонии (или отпочковывающихся от них двух дочерних аутозоидов) таких шипиков может быть два или три, причем один или два располо-

симальным краем (рис. 8ж). У колоний из Иранского побережья размеры аутозоидов 0.43–0.66 мм в длину, 0.17–0.37 мм в ширину. Латеральные стенки более обызвествленные, у молодых аутозоидов они полупрозрачные (рис. 8г). Базальная стенка слабо обызвествленная, выпуклая, видна через прозрачную фронтальную мембрану. Апертура овальная и занимает почти всю фронтальную поверхность, покрыта слегка выпуклой фронтальной прозрачной мембраной, сквозь которую хорошо виден втянутый полипид. Криптоциста в виде очень узкой каймы, так что опезия по размерам лишь немного отличается от апертуры. Криптоциста образует плоскость (полку), покрытую бугорками почти полусферической формы, и слегка расширяется у проксимального края, формируя овальную опезию. На проксимальном крае криптоциста образует на своей плоскости несколько (2–3) рядов округлых бугорков (рис. 8з). В центре на внутреннем опезиальном проксимальном крае криптоцисты находится небольшой прозрачный шипик, вдающийся в опезию (рис. 8з). Этот шипик хорошо виден у сформированных аутозоидов, но по краю колонии у вновь образующихся аутозоидов может отсутствовать. У очень широких аутозоидов на боковом крае колонии (или отпочковывающихся от них двух дочерних аутозоидов) таких шипиков может быть два или три, причем один или два располо-

жены на внутренних опециальных латеральных краях криптоцисты. Некоторые очень широкие аутозооиды с двумя оперкулюмами. В каждой боковой стенке аутозооида находятся две округлые поровые пластинки, в дистальной стенке — одна или две (у зооида, отпочковывающего два дистальных дочерних зооида) округлые многопоровые пластинки. В проксимальной части у некоторых аутозооидов наблюдаются бурые тела.

Оперкулюм необыкновенно прозрачный, с закругленным дистальным краем и прямым проксимальным краем, натянутый по дистальному краю на прозрачный или тонкий коричневый склерит, шириной в среднем 150 мкм. Овицеллы и авикулярии отсутствуют.

Сравнение и замечания. Колонии разного размера и формы. От *Conopeum seurati* (Canu) отличается размерами аутозооидов, флюстроподобной формой колонии, отсутствием гимноцисты. Анцеструла у *Lapidosella ostroumovi* меньше обычных аутозооидов и может быть с двумя шипами. У *L. ostroumovi* оперкулюм не хитинизирован, прозрачный, иногда с узким коричневатым краем, отличается формой и строением от оперкулюма *Conopeum seurati*, который имеет плоскость оперкулюма, окаймленную не простым краевым склеритом, а сложным, широким и гибким перепончатым образованием, которое занимает всю свою свободную окружность (Bobin, 1962). Натянутая на две тонкие арки и отмеченная многочисленными волокнами эта мембрана бесцветна в молодости у *C. seurati*, и затем коричневая, хитинизированная. Криптоциста *Lapidosella ostroumovi* в виде узкой плоскости с округлыми бугорками, у *Conopeum seurati* — в виде зазубрин. Криптоциста у *Lapidosella ostroumovi* несет один или несколько выдающихся в пространство опециальных краев криптоцисты. Как правило, у большинства аутозооидов *L. ostroumovi* шипы отсутствуют. У *C. grimmi* отдельные аутозооиды в колониях, расположенные в складках домиков белянусов, вооружены слегка изогнутыми длинными тонкими боковыми шипами (до трех пар). В проксимальной части шипы не отмечены, в дистальной — парные, расположены почти перпендикулярно фронтальной поверхности аутозооида. У *C. reticulatum* маленькие заостренные шипы в различном количестве иногда присутствуют, у *C. seurati* имеется пара дистальных шипов. *L. ostroumovi* отличается от всех упомянутых других видов способом почкования аутозооидов.

Распространение. Азовское море (Гонтарь, 2010). В Каспийском море впервые обнаружен в 2016 г. в прибрежных водах Ирана (Kasaei et al., 2017).

Класс Phylactolaemata Allman, 1856

Отряд Plumatellida Pennak, 1953

Семейство Plumatellidae Allman, 1856

Род *Plumatella* Lamarck, 1816

Plumatella emarginata (Allman, 1844) (рис. 9, 10)

Абрикосов, 1959б: 698.

Д и а г н о з. Колонии очень разнообразные по форме: часто ветвящиеся (рис. 9а), иногда полностью покрывающие субстрат, компактные или шаровидные. Колонии могут быть почти целиком обрастающими, т.е. ползушими по субстрату. Размер одного аутозооида достигает 2 мм. Серый пигмент часто появляется даже на стенке тела молодых зооидов. Полипид с подковообразным лопаточным ротовым отверстием, несущим два ряда щупалец. Ротовое отверстие прикрыто эпистомом. Цистид часто имеет киль и инкрустирован мелкими песчинками. Цистиды частично прикреплены, их контрастная прозрачная область окружает верхушку зооида и сужается на фронтальной поверхности на конце цистиды, формируя V-образный “вырез”. Данный признак особенно выражен у этого вида, хотя может присутствовать не так явно и у других видов. V-образный вырез может отсутствовать или быть трудно различимым. Зооиды часто имеют дорзальный (фронтальный) киль (рис. 9б) — это линия сращения (на противоположной от субстрата стороне), которая начинается от кончика V-образного выреза. Киль обычно отсутствует у свободно растущих ветвей. Аутозооиды отделены внутри септами, которые перпендикулярны линии роста ветви. Щупальцевая корона в форме подковы и состоит из 30–60 щупалец.

Все эти признаки могут так или иначе отсутствовать, и тогда определение возможно только при изучении статобластов. Отношение длины флотобластов к их ширине (L/B) равно 1.65 (рис. 9г, рис. 10). Боковые края их более или менее параллельные. Плавательное кольцо серебристое, с мелкой пузыревидной структурой, сильно заходит на капсулу и значительно простирается за пределы капсулы. Статобласты часто уплощены на концах (полюсах) так, что очертания их почти квадратные. На дорзальной стороне флотобласта в центре есть небольшое круглое окно (fenestra). Вентральная fenestra гладкая, а дорзальная — бугорчатая. Капсула покрывает annulus (кольцо) больше с дорзальной стороны, чем с вентральной. Дорзальная створка почти плоская, вентральная — очень выпуклая. Вентральная створка немного больше дорзальной, ее края заходят за края дорзальной створки так, что шов виден с дорзальной стороны. Annulus имеет одинаковую ширину. Сессобласты (рис. 9в) прикрепляются к субстрату, они широкоовальные по форме, жесткие, с рудиментарным плавательным кольцом, латеральные стенки и фронтальная створка бугорчатые,

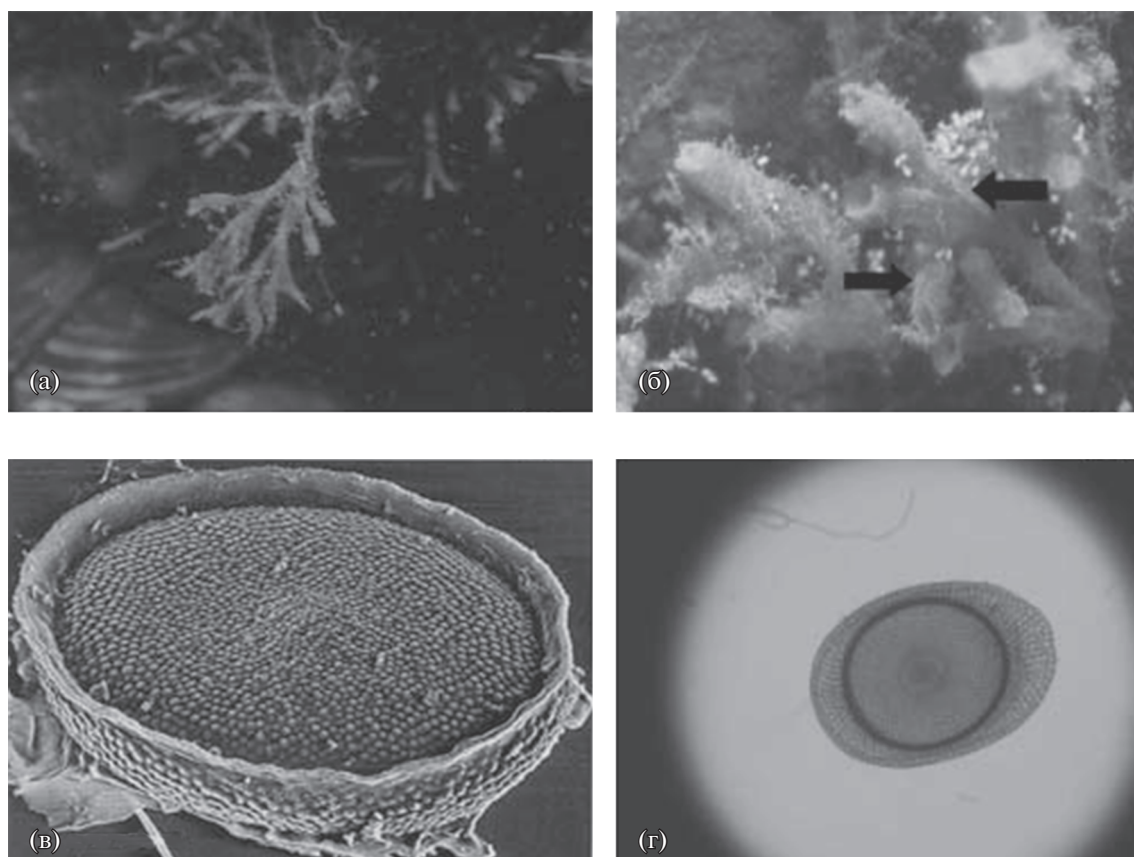


Рис. 9. *Plumatella emarginata*: а — колония, б — аутозоиды, стрелкой указан дорзальный киль (margin) (фото М. Waaij), в — сессобласт (фото Th. Wood, В. Окамура), г — флотобласт (фото Л.В. Яныгиной).

но не сетчатые. У аутозоида бывает большое число статобластов.

Распространение. По данным Абрикосова (1959а), в Каспии, особенно в его северной части, встречаются, главным образом, два пресноводных вида — *Paludicella articulata* и *Plumatella emarginata*. Наиболее широко распространенная в северной части моря *P. emarginata* проникает довольно далеко в море и часто поселяется на моллюсках (*Vivipara* и *Dreissena*). Обитает в чистых (особенно проточных) водах, избегает областей с оседающим илом.

Выводы. По мнению Абрикосова (1959а), «фауна мшанок как Каспия, так и Арала изучена еще крайне недостаточно». Это послужило основанием для описания им нескольких новых видов и подвидов мшанок из отр. Stenostomatida (Абрикосов, 1959б). В Каспийском море живут солоновато-водные виды: эндемики *Conopeum grimmeri* (отр. Cheilostomatida) и *Amathia caspia* (отр. Stenostomatida) и более широко распространенный вид *Victorella pavidia* (отр. Stenostomatida). Соло-

новато-водный род *Victorella* ведет свою историю из водоемов третичного времени. По мнению Абрикосова (1959а), он должен рассматриваться в Каспийском и Аральском морях, как типично автохтонный, исторически связанный с третичными водоемами. Вид *Victorella pavidia* имеет понтотенно-каспийский ареал. В Северном Каспии встречаются также пресноводные мшанки *Paludicella articulata* (Ehrenb.) и *Plumatella emarginata* Allm. В Южном Каспии впервые обнаружен азовский солоновато-водный вид *Lapidosella ostroumovi* Gontar. В Северном Каспии имеются пресноводная, переходная пресноводно-солоновато-водная и солоновато-водная зоны. Распространение пресноводных и солоновато-водных видов мшанок соответствует этим зонам. Представитель рода *Amathia*, согласно утверждению Абрикосова (1959а), должен рассматриваться как морской вселенец с запада, претерпевший существенные изменения вследствие экологических условий, и этот факт увеличивает число морских вселенцев в Каспийское море.

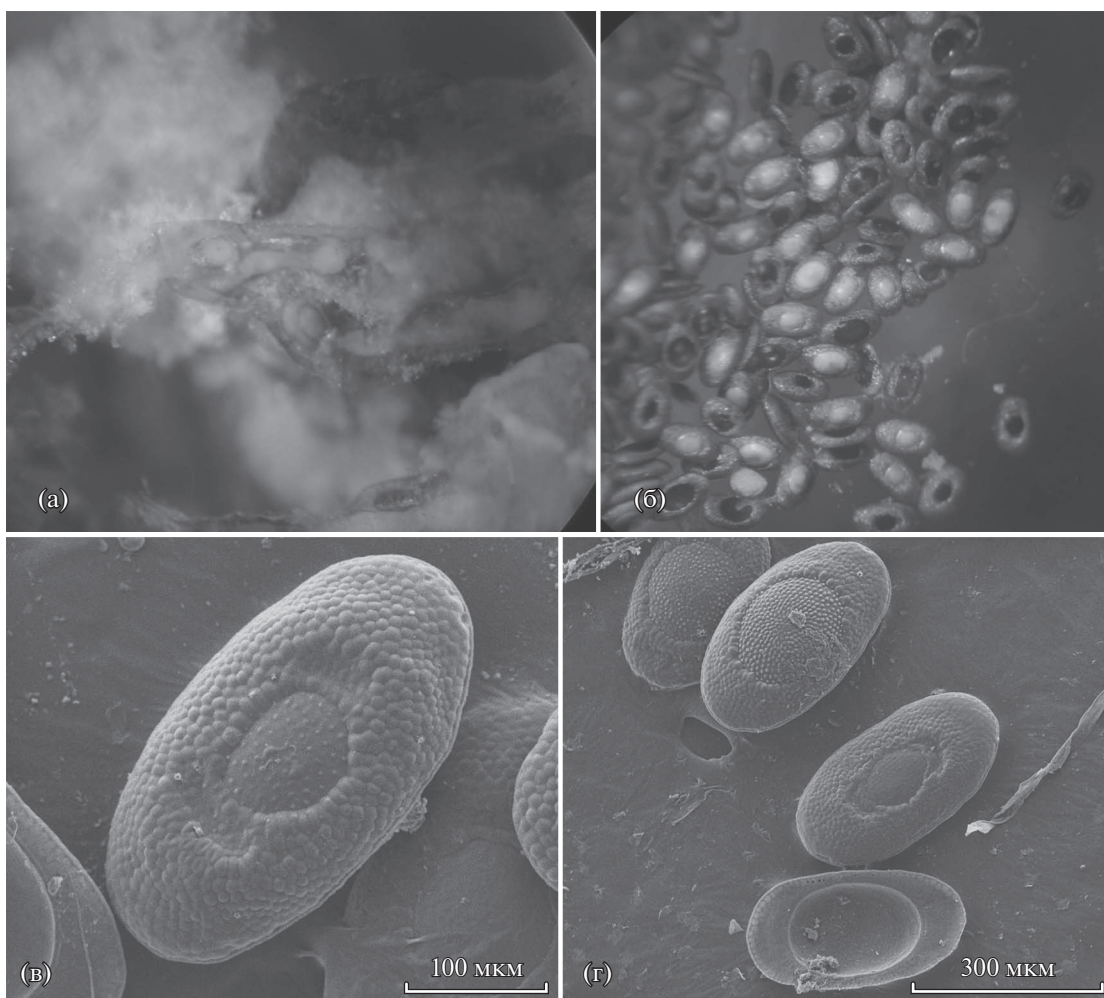


Рис. 10. Флотобласты *Plumatella emarginata* в колонии (а) и свободноплавающие (б, в, г).

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы госзадания (№ АААА-А17-117030310206-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрикосов Г.Г. 1959а. Новый вселенец в Каспийское море // Зоол. журн. Т. 38. № 11. С. 1754.
- Абрикосов Г.Г. 1959б. Мшанки Каспийского и Аральского морей // Зоол. журн. Т. 38. № 5. С. 694–701.
- Абрикосов Г.Г., Зевина Г.Б. 1968. Тип Мшанки Bryozoa // Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищ. пром-сть. С. 386–395.
- Балашов Ю.С., Леонович С.А. 1984. Методы применения растровой электронной микроскопии в зоологии. Л.: Наука. 70 с.
- Гримм О.А. 1874. Предварительное сообщение о результатах исследования фауны Каспийского моря, произведенного по поручению Петербургского общества естествоиспытателей // Труды Санкт-Петербургского общества естествоиспытателей. СПб., Т. 5. Вып. 2. С. 113.
- Гримм О.А. 1876. Каспийское море и его фауна // Труды Арало-Каспийской экспедиции. СПб. Т. 1. Вып. 2. Тетрадь 1. 186 с.
- Гонтарь В.И. 2010. Азовский представитель рода *Lapidosella* gen. nov. (Cheilostomatida, Anasca) новый вид *Lapidosella ostroumovi* Gontar и его экология // Мир науки, культуры и образования. № 5(24). С. 274.
- Гонтарь В.И., Тарасов А.Г., Шамионова Н.Ш. 2009. Морфологическая изменчивость, географическое распространение и экология *Conopeum grimmeri* (Cheilostomatida, Anasca) Gontar et Tarasov // Мир науки, культуры и образования. № 7. С. 57.
- Зевина Г.Б. 1957. К вопросу обрастания судов Каспийского моря // Тр. Всес. гидробиол. общ-ва. Т. 3. С. 305.
- Зевина Г.Б. 1959. Новые организмы в Каспийском море // Природа. № 7. С. 79.
- Зевина Г.Б., Кузнецова Н.А. 1965. Роль судоходства в изменении фауны Каспийского моря // Океанология. Т. 5. № 5. С. 518.
- Ковалевский А.О. 1870. Заметка о поездке на Каспийское море // Зап. Киев. общ-ва естествоиспыт. Т. 1.

- Audouin J.V.* 1826. Explication sommaire des planches de polypes de l'Egypte et de la Syrie, publiees par Jules-Cesar Savigny. Description de l'Egypte, ou recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Egypte pendant l'expédition de l'armée française ... Histoire naturelle, T. 1, 4, partie: 339. (Imprimerie Impériale, Paris).
- Blainville H.M.D.* 1834. Manuel d'Actinologie ou de Zoo-phytologie. Paris: Levrault.
- Bobin G.* 1962. Les Espèces Français du Genre CONOPEUM Gray (Bryozoaires, Chilostomes) // Cahiers de Biologia Marine. T. 3. № 4. P. 275.
- Busk G.* 1854. Catalogue of marine Polyzoa in the collection of the British Museum, II. Cheilostomatida (part). L.: Trustees of the British Museum (Natural History). P. 55.
- Cook P.* 1962. The early larval development of *Membranipora seurati* (Canu) and *Electra crustulenta* (Pallas), Polyzoa // Cahiers de Biol. Marine. T. 3. № 1. P. 57.
- Gray J.E.* 1848. List of the specimens of British animals in the collections of the British Museum. Part 1. Centronae or radiated animals L.: Trustees of the British Museum. V. 173. P. 91.
- Jebram D. Voigt*, 1977. Monsterzooide and Doppelpolypide bei fossilen and rezenten Cheilostomatida Anasca (Bryozoa) // Abh. Verh. Naturwiss. Ver. Hamburg. № 20. P. 151.
- Kasaei S.M., Nasrolahi A., Behrooz A., Taylor P.D.* 2017. Bryozoa of the southern Caspian Sea, Iranian coast // Check List. № 13(4). P. 305.
- Pallas P.S.* 1771. Reise durch verschiedene Provinzen des Russischen Reichs. Erster Theil. St. Petersburg (Kaiserliche Academie der Wissenschaften).
- Prenant M., Bobin G.* 1966. Bryozoaires, deuxième partie. Chilostomes Anasca // Faune de France. V. 68. P. 398.

Bryozoa of the Caspian Sea

V. I. Gontar*

Zoological Institute Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg, Russia

*e-mail: gontarvi@gmail.com

The Caspian bryozoa were represented by brackish water species before a beginning of transportation of mollusca and fishes from the Black Sea to Caspian Sea. The fauna is represented by five species of Gymnolaemata. The only Phylactolaemata species *Plumatella emarginata* is distributed in the northern Caspian coastal region. Five gymnolaemata species are from two orders Ctenostomatida – *Amathia caspia*, *Paludicella articulata*, *Victorella pavidia* and Cheilostomatida – *Conopeum grimmeri* and *Lapidosella ostroumovi* are reported. Three Caspian endemic species and two world widespread species are inhabited of marine Caspian waters. Bryozoans were found attached to various substrates. *Lapidosella ostroumovi* is a new record for the Caspian Sea.

Keywords: the Caspian Sea, Bryozoa, endemic fauna, first record