

Новые виды известковых губок семейства *Leuconiidae* (Porifera: Calcarea: Baeriida) с Курильских островов, северо-западная часть Тихого океана

К.Э. Санамян^{1*}, Н.П. Санамян¹, А.Д. Кухлевский², В.А. Шилов³

¹ Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, ул. Партизанская 6, Петропавловск-Камчатский 683000, Россия. E-mail: porifera@sanamyan.com

² Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, ул. Пальчевского, Владивосток, 690041, Россия. E-mail: ad.kukhlevskiy@gmail.com

³ Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, ул. Пальчевского, Владивосток, 690041, Россия. E-mail: shilvl@yandex.ru

* Автор для корреспонденции

РЕЗЮМЕ: В работе описаны три новых вида известковых губок из вод Курильских островов. Два из них, *Leucopsila pacifica* sp.n. и *L. hexactina* sp.n., относятся к роду *Leucopsila*, который ранее считался монотипическим, и один — к роду *Leuconia* (*L. pilosa* sp.n.). Показано, что название семейства Baeriidae Borojevic, Boury-Esnault et Vacelet, 2000, к которому эти роды относят в настоящее время, является невалидным; валидным названием для этого семейства является *Leuconiidae* Breitfuss, 1897. По молекулярным данным описанные виды оказались близки видам семейств *Leuconiidae*, *Achramorphidae* и *Petrobionidae*, которые характеризуются наличием особых спикул, хиатин и пугиолей, что подтверждает ранее высказанное мнение о том, что эти семейства близки друг к другу.

Как цитировать эту статью: Sanamyan K.E., Sanamyan N.P., Kukhlevskiy A.D., Shilov V.A. 2023. New species of calcareous sponges of the family *Leuconiidae* (Porifera: Calcarea: Baeriida) from Kuril Islands, NW Pacific // *Invert. Zool.* Vol.20. No.2. P.153–179 . doi: 10.15298/invertzool.20.2.03

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Baeriidae, Calcarea, *Leuconia*, *Leuconiidae*, *Leucopsila*, Курильские острова, Северо-Западная Пацифика.

New species of calcareous sponges of the family *Leuconiidae* (Porifera: Calcarea: Baeriida) from Kuril Islands, NW Pacific

К.Е. Санамян^{1*}, Н.П. Санамян¹, А.Д. Кухлевский², В.А. Шилов³

¹ Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute, Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Partizanskaya 6, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia.

E-mail: porifera@sanamyan.com

² A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, 17 Palchevskogo St., Vladivostok, 690041, Russia.

E-mail: ad.kukhlevskiy@gmail.com

³ A.V. Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences, 17 Palchevskogo St., Vladivostok, 690041, Russia. E-mail: shilvl@yandex.ru

* Corresponding author

K. Sanamyan ORCID 0000-0002-7460-3985

N. Sanamyan ORCID 0000-0002-9987-0668

A. Kukhlevskiy ORCID 0000-0001-6408-1362

V. Shilov ORCID 0000-0001-7177-6664

ABSTRACT: Three new species of calcareous sponges from Kuril Islands are described. Two of them belong to the formerly monotypic genus *Leucopsila* (*L. pacifica* sp.n. and *L. hexactina* sp.n.) and one to *Leuconia* (*L. pilosa* sp.n.). Family Baeriidae Borojevic, Boury-Esnault et Vacelet, 2000, to which these genera are currently assigned, is shown to be invalid. Valid name for this family is Leuconiidae Breitfuss, 1897. The molecular data assign the described species to the clade comprising chactine and pugiole bearing sponges of Leuconiidae, Achramorphidae and Petrobionidae, supporting the current view that these families are closely related.

How to cite this article: Sanamyan K.E., Sanamyan N.P., Kukhlevskiy A.D., Shilov V.A. 2023. New species of calcareous sponges of the family Leuconiidae (Porifera: Calcarea: Baeriida) from Kuril Islands, NW Pacific // *Invert. Zool.* Vol.20. No.2. P.153–179 . doi: 10.15298/invertzool.20.2.03

KEY WORDS: Baeriidae, Calcarea, Kuril Islands, *Leuconia*, Leuconiidae, *Leucopsila*, NW Pacific.

Введение

Губки дальневосточных морей России известны в основном по монографиям Колтуна (Koltun, 1959, 1966, 1967), в которых даны описания 179 видов, относящихся к трем классам (Demospongiae, Hexactinellida и Homoscleromorpha), а также по несколькими работам и обзорами, опубликованным позднее (Шилов [Shilov, 1997]; Khodakovskaya, 2003; Ereskovsky, 2006; Ereskovsky *et al.*, 2009; Санамян и др. [Sanamyan *et al.*, 2017]; Санамян, Санамян [Sanamyan, Sanamyan, 2020a]).

Губки являются обычным компонентом морских донных сообществ, где представлены большим количеством видов, и могут служить важным индикатором для мониторинга экологической обстановки. Так, осенью 2020 г. цветение группы токсичных планктонных микроскопических водорослей, вызывающих так называемые «красные приливы», привело к экологической катастрофе и массовой гибели морских донных видов в большом регионе, простирающемся от Чукотки вдоль тихоокеанских берегов Камчатки до северных Курильских островов, а также на западных (Охотоморских) берегах Камчатки. По нашим наблюдениям, наиболее сильно в этой катастрофе пострадали губки. Практически во всех местах у восточного побережья Камчатки и у северных Курильских островов, исследованных дайверами, все виды губок всех трех, встре-

чающихся на небольших глубинах, классов (Demospongiae, Homoscleromorpha и Calcarea) полностью исчезли, хотя ранее в этих местах они были многочисленны и разнообразны (Токранов и др. [Tokranov *et al.*, 2022]). Летом 2021 г. нами были обнаружены только несколько выживших экземпляров инкрустирующих (корковых) демоспонгий (Demospongiae) и несколько мелких экземпляров известковых губок семейства Clathrinidae в закрытых бухтах Авачинского залива: Авачинской губе и бухте Лиственичная. К июню 2022 г. губок в нескольких исследованных районах Авачинского залива все еще практически не было за исключением мелких единичных экземпляров (Санамян и др. [Sanamyan *et al.*, 2023]). Эти факты подчеркивают уязвимость сообщества губок в этом регионе и важность изучения их разнообразия, пока оно не утрачено.

В настоящей работе мы даем описания трех новых для науки видов известковых губок, собранных в ходе нескольких недавних (2011–2019 гг.) экспедиций в водах Курильских островов. Обработка этих сборов показала, что в них имеется довольно большое количество губок, относящихся к семейству Leuconiidae Breitfuss, 1897 (ранее известному как Baeriidae Borojevic, Boury-Esnault et Vacelet, 2000, см. номенклатурную часть в конце настоящей работы). До настоящего времени, виды, относящиеся к этому семейству, считались редкими. Большинство из них известны по старым, часто поверхно-

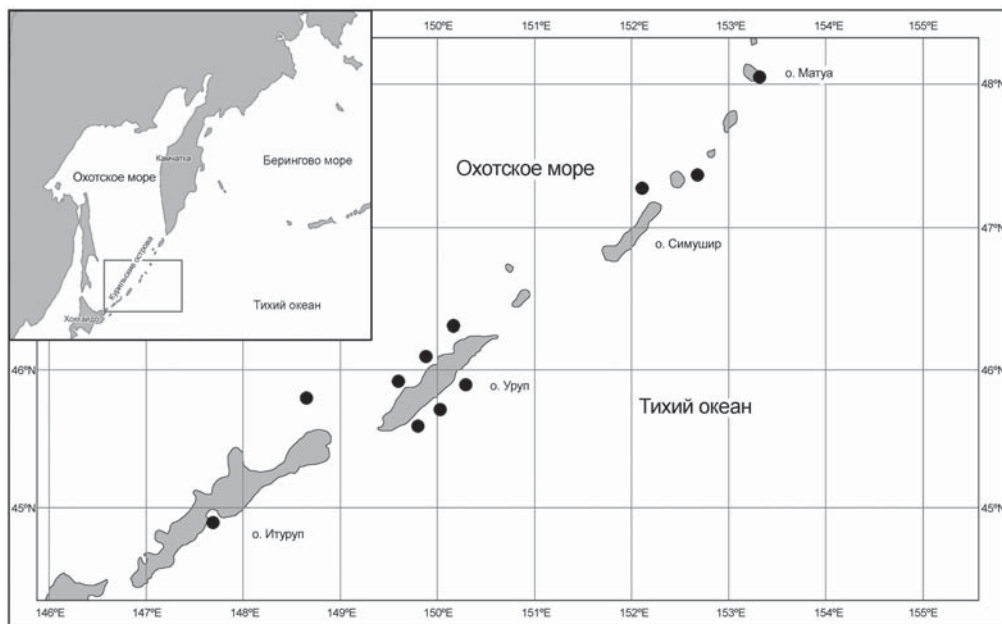


Рис. 1. Карта мест сбора материала. Каждый черный кружок обозначает одну или несколько станций.
Fig. 1. Map showing approximate locations of collected samples, each black dot represents one or more localities.

стным, описаниям, поэтому наличие в исследованной коллекции нескольких новых видов, представленных многочисленными экземплярами, оказалось для нас неожиданным фактом. Кроме того, находка и изучение новых видов, относящихся к данному семейству, в том числе получение новых молекулярных данных, вызывает особый интерес в связи с тем, что самостоятельность всего отряда Baerfiida, и входящих в его состав семейств, была недавно поставлена под сомнение (Alvizu *et al.*, 2019).

Все исследованные экземпляры рода *Leucopsila*, собранные в северо-западной части Тихого океана, имеют характерный внешний вид, благодаря которому представителей этого рода легко отличить от других губок в общих траловых сборах: поверхность их покрыта относительно твердой тонкой белой коркой (кортекс), с многочисленными равномерно расположенными порами и множеством больших и ясно видимых снаружи Т-образных триактин, «впечатанных» в кортекс (рис. 2D; 6D). Ранее в состав рода входил лишь один вид, *Leucopsila stilifera* (Schmidt, 1870), известный из вод Гренландии (типичное местонахождение) и северо-западной части Тихого океана (Rapp, 2015).

Наша работа показала, что тихоокеанские экземпляры *Leucopsila* представлены двумя разными видами, ни один из которых не идентичен *L. stilifera* из вод Гренландии. Таких примеров, когда тихоокеанские экземпляры, традиционно относимые к северо-европейским видам, при более внимательном изучении оказывались другими видами, отличающимися от европейских, довольно много и в других таксономических группах. Например, Sanamyan, Sanamyan (2006) и Санамян, Санамян (Sanamyan, Sanamyan, 2020b) показали, что крупные тихоокеанские представители морских анемонов родов *Urticina* и *Cribrinopsis* не конспецифичны европейским и атлантическим видам, с которыми их путали в течение многих лет, а относятся к нескольким новым видам. Аналогично, Korshunova *et al.* (2020) показали, что хорошо известный крупный голожаберный моллюск, *Cadlina laevis* (Linnaeus, 1767), чье распространение, как считалось, простирается от Северной Атлантики и Европы до северной части Тихого океана, в Тихом

Таблица 1. Список таксонов и сиквенсов С-региона 28S рРНК, использованных для филогенетического анализа. Сиквенсы, полученные в ходе настоящей работы, даны полужирным шрифтом.

Table 1. List of taxa and sequences of the C-region of the 28S rRNA gene used for phylogenetic analysis. Sequences generated during the present study are in bold.

Вид	номер сиквенса в Генбанке
<i>Achramorpha ingolfi</i>	MH385224
<i>Achramorpha ingolfi</i>	MH385225
<i>Eilhardia schulzei</i>	JQ272256
<i>Grantia arctica</i>	MH385236
<i>Leucandra penicillata</i>	MH385255
<i>Leucascandra caveolata</i>	JQ272259
<i>Leuconia</i> cf. <i>nivea</i>	MK696116
<i>Leuconia nivea</i>	AY563534
<i>Leuconia pilosa</i> sp.n. (MIMB 43162)	ON408423
<i>Leucopsila hexactina</i> sp.n. (MIMB 43153)	ON408422
<i>Leucopsila hexactina</i> sp.n. (MIMB 43154)	ON408421
<i>Leucopsila pacifica</i> sp.n. (MIMB 43142)	ON408418
<i>Leucopsila pacifica</i> sp.n. (MIMB 43151)	ON408419
<i>Leucopsila pacifica</i> sp.n. (MIMB 43145)	ON408420
<i>Megapogon schiaparellii</i>	MH385273
<i>Megapogon schiaparellii</i>	MH385275
<i>Megapogon schiaparellii</i>	MH385274
<i>Petrobiona massiliana</i>	AY563533
<i>Petrobiona massiliana</i>	JQ272307
<i>Plectroninia neocaledoniense</i>	AM181011
<i>Sarsinella karasikensis</i>	MK696119
<i>Sarsinella karasikensis</i>	MK696120
<i>Sarsinella karasikensis</i>	MH385222
<i>Sarsinella karasikensis</i>	MH385223
<i>Sycon abyssale</i>	MH385299
<i>Sycon ciliatum</i>	MK696121
<i>Ute ampullacea</i>	JQ272266
<i>Ute gladiata</i>	MH385317

океане не встречается, а замещается там несколькими похожими видами, в то время как все европейские экземпляры действительно относятся к одному виду, несмотря на некоторую морфологическую изменчивость.

Материал и методы

Материал был собран в ходе следующих экспедиций:

[АО-41] — НИС «Академик Опарин», рейс 41, июль 2011 г., южная группа Курильских островов, сборщик С. Левин.

[АО-56] — НИС «Академик Опарин», рейс 56, июнь–август 2019 г., Курильские острова и Охотское море, сборщик В. Шилов.

[КК-20] — 20-я Камчатско-Курильская экспедиция Русского Географического общества, август 2016 г., о. Магуа (средняя группа Курильских островов), сборщик Н. Санамян.

Примерное расположение станций показано на рис. 1, точные данные о местах сбора даны в разделе «Исследованный материал» перед описанием каждого вида. Собранный материал был зафиксирован 96%-ным этанолом. Для измерения размеров спикул кусочки губок обрабатывали раствором гипохлорита натрия, спикулы отмывали в воде, затем в этаноле и изопропанолем,

и заключали в канадский бальзам. Для каждого типа спикул приведены максимальные, минимальные и средние размеры (длина и ширина лучей), но не приведены статистические величины, такие как стандартные отклонения, так как, по нашему мнению, эти значения, которые стали указывать некоторые авторы в последнее время, не несут полезной информации. Структуру скелета изучали на толстых (100–400 мкм) срезах, методика подробно описана в работе Sanamyan *et al.* (2022).

Методика выделения ДНК, получения сиквенсов (С-регион 28S рРНК), а также программы и их параметры, использованные для филогенетического анализа (ML дерево), описаны в нашей предыдущей работе (Sanamyan *et al.*, 2022). Для выявления видов, наиболее близких по молекулярным данным к нашим, был использован большой набор данных (320 сиквенсов примерно 160 таксонов), основанный на наборе таксонов, опубликованном Alvizu *et al.* (2018), к которому были добавлены сиквенсы, полученные в ходе настоящей работы. На полученном ML дереве (не показано) исследуемые виды сгруппировались вместе с видами, которые характеризуются наличием особых спикул (пугеоли и хиатины). Эта группа наиболее близких (по молекулярным данным) видов и была использована для окончательного филогенетического анализа, список этих видов и номера сиквенсов Генбанка даны в таблице 1.

Для сканирующей электронной микроскопии (SEM) суспензию спикул наносили на столик, высушивали и покрывали углеродом. Работу проводили на сканирующем электронном микроскопе ZEISS Sigma 300 VP при напряжении 10 кВ.

Исследованный материал, включая типовой, хранится в Музее Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН (MIMB), Владивосток и в Камчатском филиале Тихоокеанского института географии ДВО РАН (KBPGI), Петропавловск-Камчатский.

Результаты

Класс Calcarea

Подкласс Calcaronea

Отряд Baeriida Borojevic, Boury-Esnault
et Vacelet, 2000

Семейство Leuconiidae Breitfuss, 1897

Leucopsila Dendy et Row, 1913

Leucopsila pacifica sp.n.

Рис. 2–5, табл. 2.

Leucopsila stilifera: Санамян, Санамян (Sanamyan, Sanamyan, 2020a): 57.

МАТЕРИАЛ. Голотип MIMB 43139, АО-41, Ст.63, о. Итуруп, 45°45.09'N 148°33.2'E, 274–264 м, 29.07.2011.

Другие экземпляры. Остров Уруп: MIMB 43140, АО-41, Ст.14, 46°19.2'N 150°15.16'E–46°19.3'N 150°16.1'E, 242–224 м, 12.07.2011; MIMB 43141, АО-41, Ст.13, 46°16.83'N 150°15.06'E, 123 м, 12.07.2011; MIMB 43142, АО-56, Ст.10/18, 46°03.778'N 149°59.294'E, 6–16 м, 29.06.2019; MIMB 43143, АО-56, Ст.5, 46°17.1'N 150°17.4'E, 215–205 м, 28.06.2019; MIMB 43144, АО-56 Ст.2, 45°38.2'N 149°53.1'E, 253–222 м, 27.06.2019; MIMB 43145, АО-56 Ст.4, 45°55.2'N 150°15.8'E, 169–150 м, 27.06.2019; MIMB 43146, АО-56, Ст.83, 46°16.7'N 150°16.5'E, 227–210 м, 18.08.2019; MIMB 43147, АО-56, Ст.24, 46°15.9'N 150°15.4'E, 450–460 м, 5.07.2019; MIMB 43148, АО-56 Ст.10/11, 46°03.778'N 149°59.294'E, 6–16 м, 29.06.2019. Остров Итуруп: MIMB 43149, АО-56, Ст.28, 45°44.6'N 148°34.0'E, 264–270 м, 7.07.2019; MIMB 43150, АО-56, Ст.28, 45°44.6'N 148°34.0'E, 264–270 м, 7.07.2019; 29.07.2011; MIMB 43151, АО-56, Ст.86, 45°44.6'N 148°33.7'E, 273–263 м, 19.08.2019. Остров Матуа: KBPGI 1/1458, м. Крокодил, 48°3.508'N 153°16.264'E, 11 м, 19.08.2016.

ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ. Губки неправильно-шаровидной, подушкообразной либо удлиненно-цилиндрической формы с оскулом на вершине; некоторые экземпляры состоят из нескольких невысоких, толстых, слегка сжатых с боков и слитых у основания лопастей, каждая с одним оскулом (рис. 2А–С). Самый большой исследованный экземпляр (голотип) имеет бочкообразную форму, 3 см в диаметре и 6 см в высоту, с широким сидачим оскулом диаметром 8 мм (рис. 2А, В). Наружная поверхность гладкая, иногда с редкими невысокими конулями (низкие папиллы), образованными группами лучей кортикальных триактин, твердая и грубая (слегка шероховатая) на ощупь, с многочисленными порами диаметром 80–110 мкм (рис. 2D; 4G; 5B). У большинства экземпляров, включая голотип, край оскула гладкий, без бахромы из спикул, но иногда (экземпляр MIMB 43145) оскулом снабжен хорошо развитым венчиком из вертикальных, расположенных параллельно друг другу, длинных диактин (рис. 4F). Атриальная полость, по крайней мере у крупных экземпляров, объемистая, доходит до основания губки, где может ветвиться, с гладкой внутренней поверхностью. Хоаносома очень рыхлая, сильно крошится при разрезании губки, коричневатая или охристая в спиртовом материале. Хоаносома пронизана многочисленными гладкостенными выводными каналами, впадающими в атриаль-

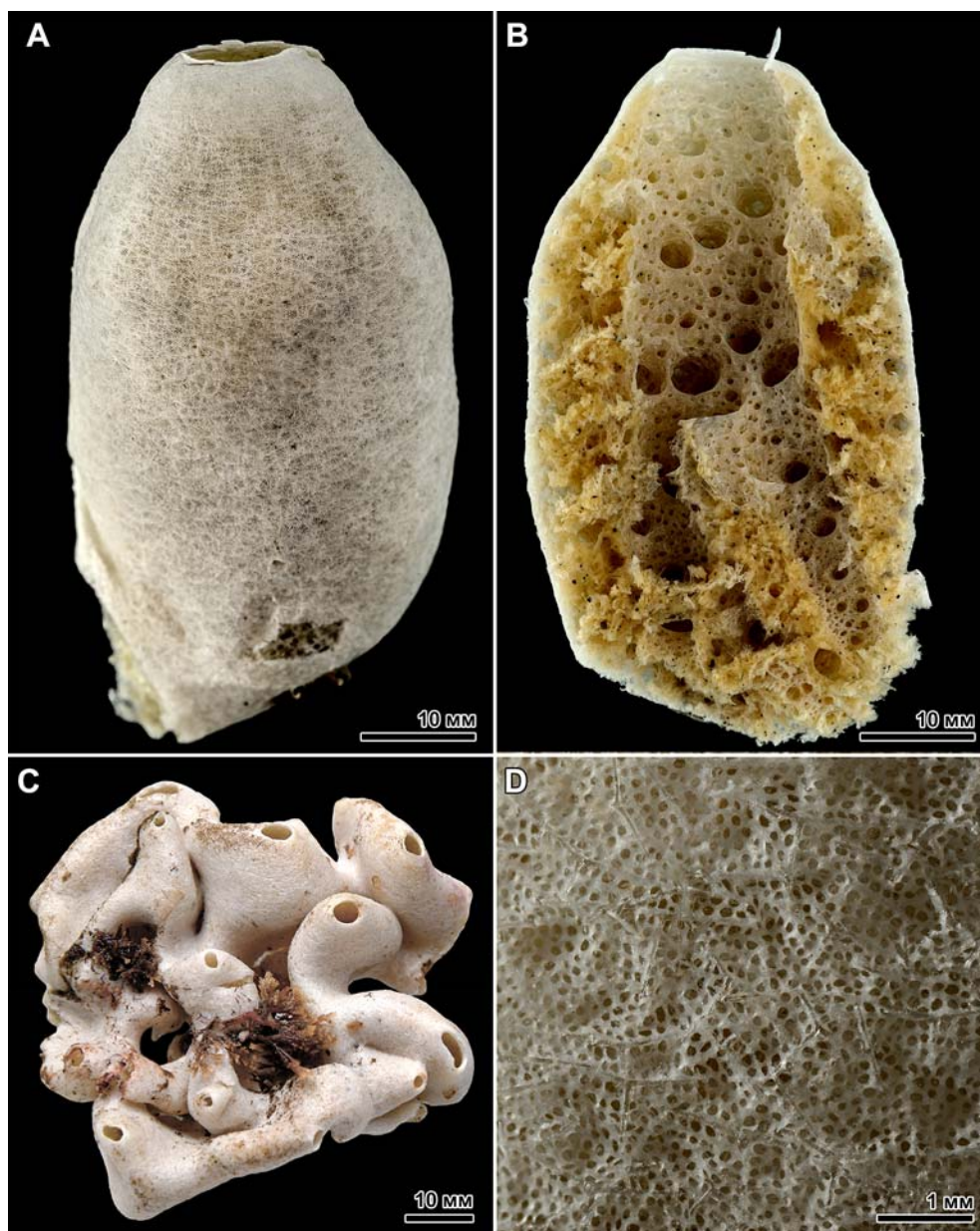


Рис. 2. *Leucopsila pacifica* sp.n. A — голотип (MIMB 43139), внешний вид; B — голотип, разрезанный вдоль; C — экземпляр более сложной формы (MIMB 43142); D — поверхность кортекса голотипа.
 Fig. 2. *Leucopsila pacifica* sp.n. A — holotype (MIMB 43139), external view; B — holotype cut longitudinally; C — specimen (MIMB 43142); D — cortical surface of holotype.

ную полость, многие из них широкие (рис. 2B; 3A). Белый наружный кортикальный слой значительно плотнее, чем хоаносома, ясно дифференцирован и легко отделяется пинцетом от хоаносомы в виде корочки. Водоносная система лейко-

ноидная, хоаноцитные камеры круглые, диаметром 80–90 мкм.

СКЕЛЕТ (рис. 3). Основная часть кортикального скелета, толщиной 0,4–1,5 мм, содержит несколько слоев сагиттальных триактин с широ-

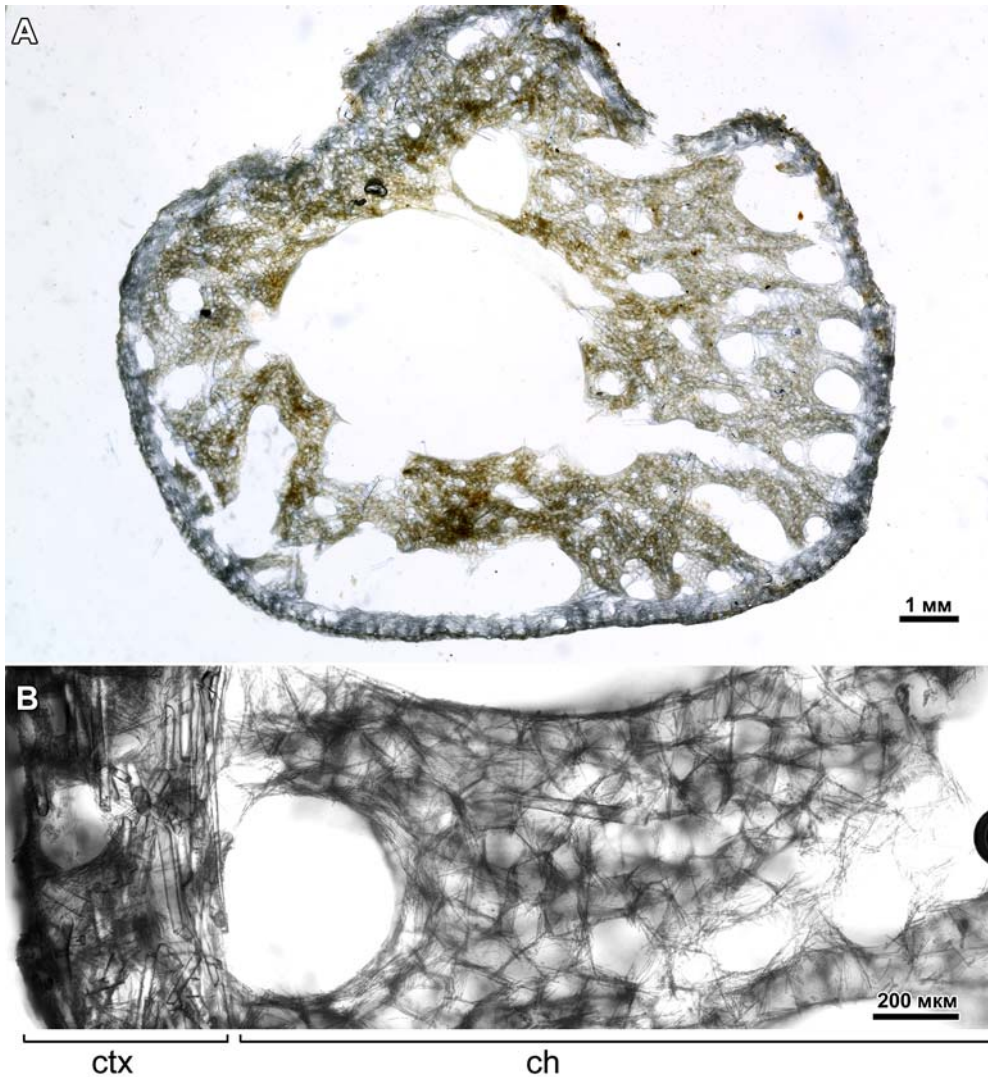


Рис. 3. *Leucopsila pacifica* sp.n. А — поперечный срез трубчатого экземпляра (MIMB 43149); В — часть того же среза, увеличено. Сокращения: ctx — кортекс; ch — хоаносома.
 Fig. 3. *Leucopsila pacifica* sp.n. А — transverse section of the tubular specimen (MIMB 43149); В — a part of the same section, enlarged. Abbreviations: ctx — cortex; ch — choanosome.

ко расставленными парными лучами, почти Т-образной формы. Изредка в кортикальном слое встречаются гигантские тетрактинны с тремя базальными лучами, лежащими тангенциально в кортексе, и с апикальным лучом, направленным в хоаносому. Снаружи кортекс покрыт тонким, но плотным слоем многочисленных микродиактин характерной формы (микродиактины I), которые формируют сплошной слой в виде сита на поверхности губки. Они либо стоят перпендикулярно поверхности, либо лежат параллельно ей

(рис. 4Г; 5В). Более крупные, слегка изогнутые в виде буквы S микродиактины (микродиактины II), отсутствуют в самом поверхностном слое кортекса, но очень многочисленны в более глубоких слоях кортекса и в хоаносоме.

Скелет хоаносомы состоит исключительно из гигантских тетрактин, расположенных без особого порядка, и многочисленных S-образных микродиактин II.

Стенки крупных выводных каналов и атриальной полости содержат лежащие параллельно

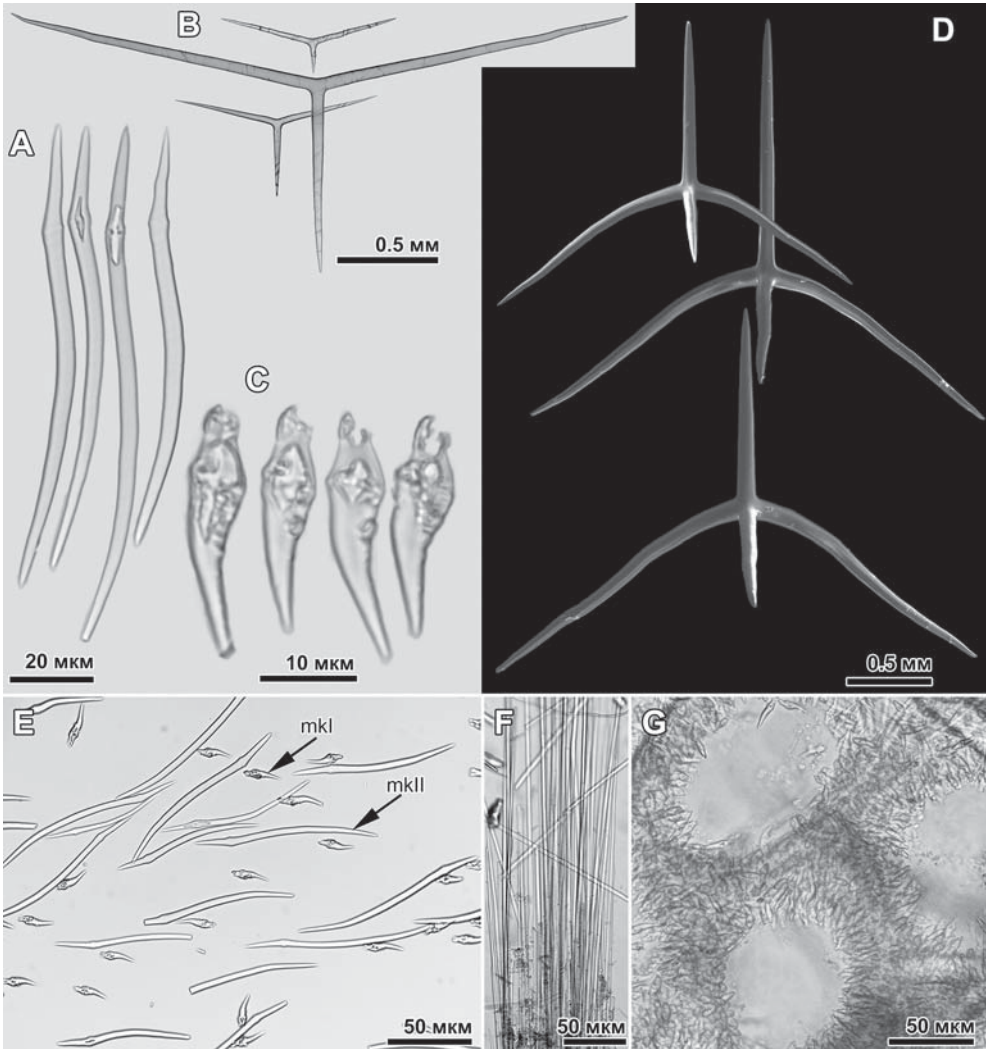


Рис. 4. *Leucopsila pacifica* sp.n. A — микродиактины II; B — кортикальные триактины; C — микродиактины I; D — гигантские тетрактини; E — два разных типа микродиактин на одном препарате спикул из кортекса; F — диактины оскулюма (MIMB 43145); G — поверхность кортекса с круглыми порами и многочисленными микродиактинами I. Сокращения: mklI — микродиактины I; mkII — микродиактины II.

Fig. 4. *Leucopsila pacifica* sp.n. A — microdiactines II; B — cortical triactines; C — microdiactines I; D — giant tetractines; E — two different types of microdiactines on a slide with dissociates spicules from the cortex; F — diactines of the oscular fringe (MIMB 43145); G — surface of the cortex showing round pores and crowded microdiactines I. Abbreviations: mklI — microdiactines I; mkII — microdiactines II.

поверхности микродиактины II и частично поддерживаются редкими гигантскими тетрактини (такими же, как в хоаносоме) с тремя базальными лучами, расположенными в стенке атриума и с апикальным лучом, направленным в хоаносому.

СПИКУЛЫ (рис. 4, 5, размеры указаны в табл. 2).

Микродиактины I (рис. 4C; 5A). Маленькие, ассиметричные, неправильной формы, отдаленно напоминающие головастика с толстой «головой» и коротким коническим остроконечным «хвостом», слегка изогнутым в одну сторону. Поверхность не гладкая, часто с неправильными рядами коротких конических выступов вдоль

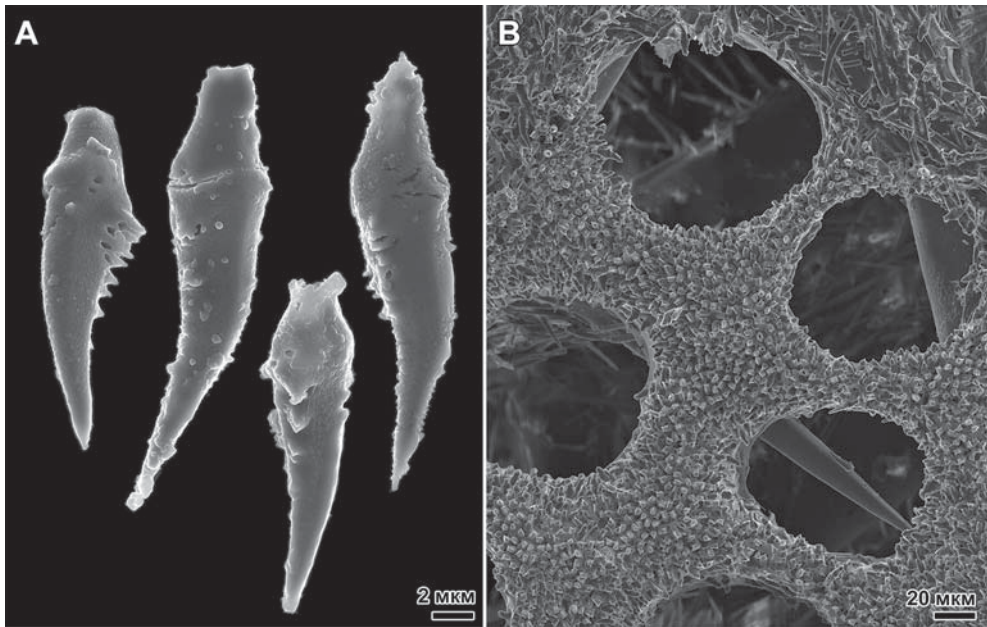


Рис. 5. *Leucopsila pacifica* sp.n. А — микродиактины I; В — поверхность кортекса с круглыми порами и слоем вертикально стоящих микродиактин I.
 Fig. 5. *Leucopsila pacifica* sp.n. А — microdiactines I; В — surface of the cortex showing round pores and vertically standing crowded microdiactines I.

одной из сторон. На широком конце многих спикул имеется отверстие или, часто, полость, хорошо видимая в оптический микроскоп, но не на электронно-микроскопических фотографиях (рис. 4С; 5А).

Микродиактины II (рис. 4А). Слегка S-образно изогнуты, постепенно сужаются к обоим концам, с гладкой поверхностью и острыми концами. Один конец имеет ланцетовидную форму. Недалеко от этого конца имеется ясное кольцевое расширение. Иногда в ланцетовидной части спикулы имеется отверстие («игольное ушко»).

Диактины венчика оскулюма (рис. 4F). Прямые тонкие и длинные, оба конца острые.

Триадины кортекса (рис. 4В). Сильно сагиттальные, почти Т-образные с широко расходящимися парными лучами. Непарный луч короче парных, той же ширины, всегда прямой, конический, с острым концом. Парные лучи также обычно прямые, но иногда слегка искривлены у основания, с острыми концами.

Гигантские тетрадины хоаносомы (рис. 4D). Сагиттальные. Парные лучи слегка длиннее непарного. Угол между двумя парными лучами больше, чем угол между парным и непарным лучами. Все лучи, включая апикальный, одинаковой толщины, конические, с острыми концами,

ми, гладкие. Длина апикального луча изредка равна, но обычно заметно (до двух раз) меньше длины непарного базального луча. Базальные лучи лежат в одной плоскости; апикальный луч не перпендикулярен ей, а немного наклонен в сторону от непарного базального луча, т.е. образует больший угол с ним, чем с парными базальными лучами.

Гигантские триадины хоаносомы. Очень редки, только три такие спикулы были найдены в двух экземплярах, по форме и размерам идентичны гигантским тетрадинам хоаносомы, но без апикального луча.

ЗАМЕЧАНИЯ. До настоящего времени к роду *Leucopsila* относили лишь один вид, *L. stilifera* Schmidt, 1870. Оригинально он был описан из вод Гренландии Шмидтом (Schmidt, 1870) и переописан двумя годами позже Геккелем (Haeckel, 1872a, b), который опубликовал детальное описание и рисунки этого вида. Материал из Гренландии, часть из которого была ранее исследована Шмидтом, и, вероятно, включала типовые экземпляры, был недавно переописан (Rapp, 2015). Оба автора, и Haeckel (1872a), и Rapp (2015: 1452), утверждали, что у *L. stilifera* микродиактины кортекса и хоаносомы одинаковые по форме и размерам: “Cortex formed by [...]

Таблица 2. Размеры спикул *Leucopisila pacifica* sp.n.
Table 2. Spicule measurements of *Leucopisila pacifica* sp.n.

Экземпляр	Спикулы	Часть тела	Лучи	Длина (мкм)		n
				мин–(средняя)–макс	Ширина (мкм) мин–(средняя)–макс	
MIMB 43139 (толотип)	Микродиактины I	Поверхность		19.5–(23.0)–28.2	3.7–(5.1)–6.7	22
	Микродиактины II	Хоаносома		58.8–(114.5)–142.9	2.3–(3.7)–5.0	22
	Триактины	Кортекс	парные непарный	462–(1529)–2082 140–(994)–1314	равна ширине непарного луча 27.0–(64)–80.0	22 22
	Гигантские тетрактины	Хоаносома	парные непарный апикальный	789–(1637)–2152 616–(1285)–1870 см. текст	равна ширине непарного луча 58.0–(99)–118.0 см. текст	25 25
MIMB 43142	Микродиактины I	Поверхность		14.8–(26.4)–38.9	3.3–(5.5)–7.4	26
	Микродиактины II	Хоаносома		66–(100)–130	2.7–(5.8)–8.9	42
	Триактины	Кортекс	парные непарный	193–(603)–827 165–(367)–545	равна ширине непарного луча 21–(32)–40.4	25 25
	Гигантские тетрактины	Хоаносома	парные непарный апикальный	290.0–(1060)–1771 260–(855)–1500 см. текст	равна ширине непарного луча 28–(89.8)–141 см. текст	42 42
MIMB 43145	Гигантские триактины	Хоаносома	парный непарный	1590 1402	равна ширине непарного луча 144	1 1
	Диактины	Оскулом		~4 мм	9.6–(15.2)–21.6	20
	Микродиактины I	Поверхность		23.8–(33)–49	2.7–(4.1)–5.8	20
	Микродиактины II	Хоаносома		77–(118)–149.1	4.7–(5.7)–7.4	22
	Триактины	Кортекс	парные непарный	239–(646)–1289 218–(548)–1050	равна ширине непарного луча 20.8–(38.4)–61	22 22
	Гигантские тетрактины	Хоаносома	парные непарный апикальный	747–(1311.6)–1878 537–(1133)–1597 см. текст	равна ширине непарного луча 72–(121)–178 см. текст	20 20

triactines [...] and *lanceolate microdiactines*. [...] *Microdiactines of the cortex, choanosome and atrial wall are all of the same size and shape*". В наших экземплярах наличие двух разных типов микродиактин невозможно не заметить: они хорошо отличаются друг от друга и сразу видны на препаратах спикул кортекса (рис. 4E) и на тотальных препаратах поверхностного слоя кортекса. Этот признак отличает *L. pacifica* sp.n. от *L. stilifera*.

Менее значимым отличием может являться наличие гигантских тетрактин в стенке крупных выводных каналов и в стенке атриума в тихоокеанских экземплярах. Naeckel (1872a) и Rapp (2015) утверждали, что у *L. stilifera* атриальный скелет содержит только микродиактины, но вполне вероятно, что они могли не заметить редкие гигантские тетрактины: хотя у крупных экземпляров губок три базальных луча этих спикул хорошо

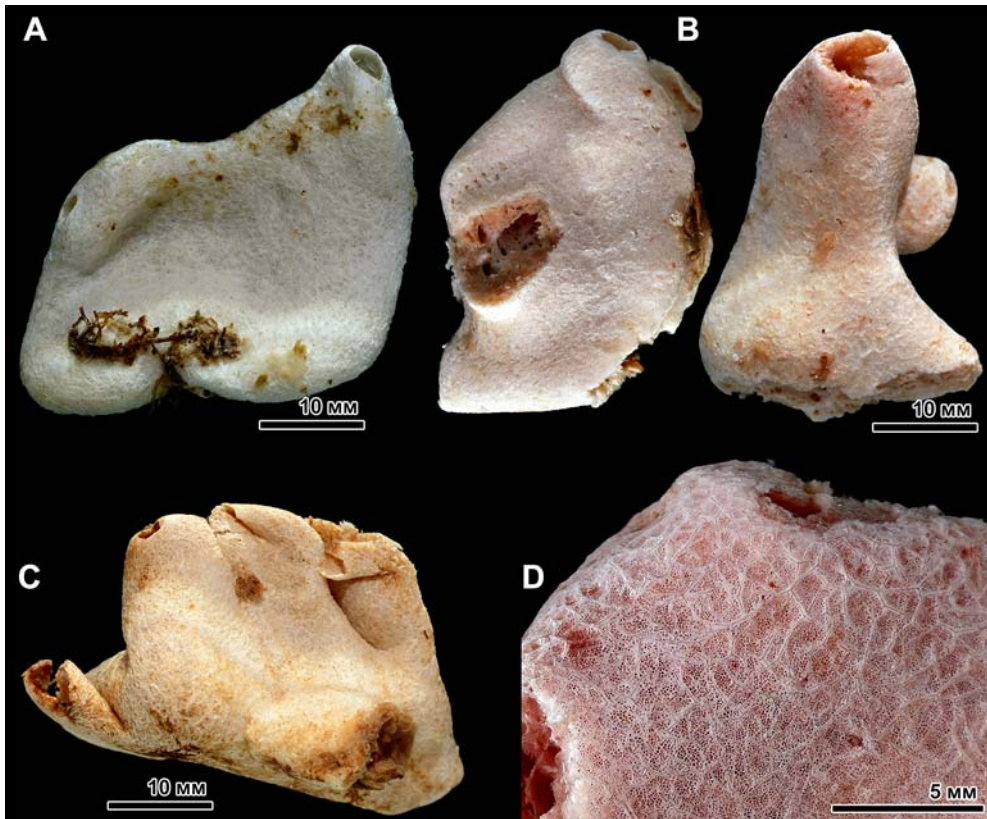


Рис. 6. *Leucopsila hexactina* sp.n. А — голотип (MIMB 43153); В — экземпляр MIMB 43154; С — экземпляр MIMB 43161; D — поверхность кортекса (MIMB 43154).

Fig. 6. *Leucopsila hexactina* sp.n. А — holotype (MIMB 43153); В — specimen MIMB 43154; С — specimen MIMB 43161; D — detail of the surface (MIMB 43154).

видны на поверхности атриальной стенки, у мелких экземпляров их труднее заметить и, возможно, они не всегда там встречаются.

За пределами Гренландии *Leucopsila stilifera* была отмечена только в северо-западной части Тихого океана у Командорских и Курильских островов, а также в Японском море (залив Петра Великого) (Hōzawa, 1918; Khodakovskaya, 2003). Hōzawa (1918) дал детальное описание своих экземпляров с о. Беринга и о. Симушир, но, к сожалению, не привел рисунков спикул (очевидно потому, что он считал, что его экземпляры относятся к уже известному виду). Однако описание и фотографии внешнего вида, а также географическое происхождение материала позволяют предположить, что его экземпляры, скорее всего, принадлежат к одному (или к обоим — внешне они неразличимы) из тихоокеанских видов *Leucopsila*, описанных в настоящей работе, а не к *L. stilifera*, известному только из вод Гренландии. Интересно, что Hōzawa (1918) пишет,

что в его материале тетрактини иногда могут встречаться в стенке атриальной полости: “occasionally the quadriradiates of the chamber layer join the gastral skeleton with their apical rays which project into the gastral cavity”, то есть по этому признаку его материал сходен с нашим.

Dendy, Row (1913), Hōzawa (1918) и некоторые другие авторы использовали измененное видовое название этого вида, *Leucopsila stylifera*. Валидным является оригинальное написание, *Leucopsila stilifera* (Schmidt, 1870).

Leucopsila hexactina sp.n.

Рис. 6–8, табл. 3.

МАТЕРИАЛ. Голотип MIMB 43153, АО-56, Ст.24, о. Уруп, 46°15.9'N 150°15.4'E, 450–460 м, 5.07.2019.

Другие экземпляры. Остров Уруп: MIMB 43152, АО-56, Ст.1, 45°45.7'N 150°05.8'E, 257 м,

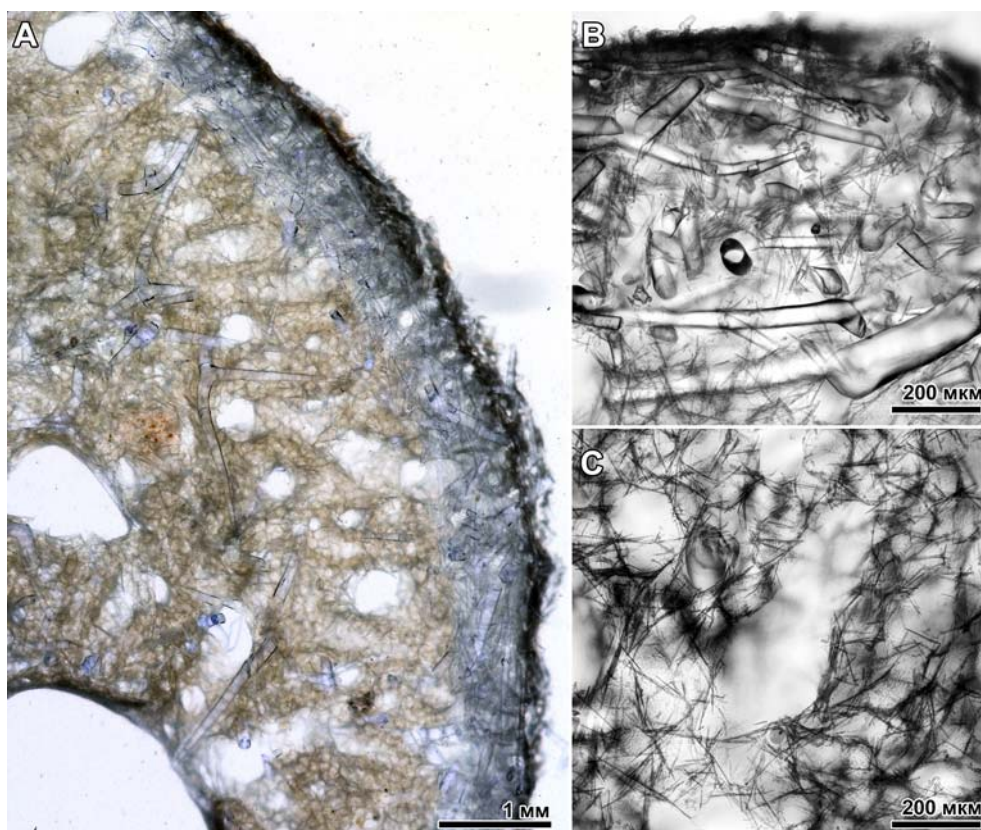


Рис. 7. *Leucopsila hexactina* sp.n. А — поперечный срез (МИМВ 43154); В — кортикальная часть того же препарата, увеличено; С — хоаносомальная часть того же среза, увеличено.

Fig. 7. *Leucopsila hexactina* sp.n. А — transverse section (МИМВ 43154); В — cortical part of the same section, enlarged; С — choanosomal part of the same section, enlarged.

27.06.2019; МИМВ 43154, АО-56, Ст.7, 45°52.2'N 149°37.0'E, 142 м, 28.06.2019; МИМВ 43155, АО-56, Ст.4, 45°55.2'N 150°15.8'E, 169–150 м, 27.06.2019; МИМВ 43156, АО-56, Ст.3, 45°35.5'N 149°47.7'E, 145–142 м, 27.06.2019. Остров Итуруп: МИМВ 43157, АО-56, Ст.28, 45°44.6'N 148°34.0'E, 264–270 м, 7.07.2019; МИМВ 43158, АО-56, Ст.25, 46°17.0'N 150°17.0'E, 193–148 м, 5.07.2019; МИМВ 43159, АО-56, Ст.83, 46°16.7'N 150°16.5'E, 227–210 м, 18.08.2019. Остров Симушир: МИМВ 43160, АО-56, Ст.22, 47°15.4'N 152°10.0'E, 222–205 м, 3.07.2019. Остров Кетой: МИМВ 43161, АО-41, Ст.34, 47°23.77'N 152°40.8'E–47°23.53'N 152°41.2'E, 131 м, 18.07.2011.

ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ. Голотип уплощен с боков, 3,5 см в длину и высоту и 1 см в толщину (рис. 6А). Другие экземпляры разнообразной формы, низкие, подушковидные, с одним или двумя сидячими оскулюмами (МИМВ 43155), либо состоят из толстого основания из которого рас-

тут широкие, низкие, часто, но не всегда, уплотненные с боков лопасти, каждая с одним оскулюмом. Оскулюмы у всех исследованных экземпляров с гладким краем, без бахромы. Поверхность большинства экземпляров визуально гладкая, под небольшим увеличением слегка шероховатая из-за характерной сети, образованной кортикальными триактинами (рис. 6D), пронизана многочисленными порами. У одного экземпляра (МИМВ 43157) на поверхности имеются низкие, заметные только при увеличении, редко расположенные конулы или просто небольшие возвышения поверхностного слоя кортекса, образованные группами слегка выступающих лучей кортикальных триактин. Голотип снежно белый (при жизни и в спирте), цвет других экземпляров от белого до светло-охристого и светло-вишневого. У окрашенных экземпляров хоаносома всегда темнее, чем кортекс (рис. 6B, D). На ощупь губки твердые, слегка упругие.

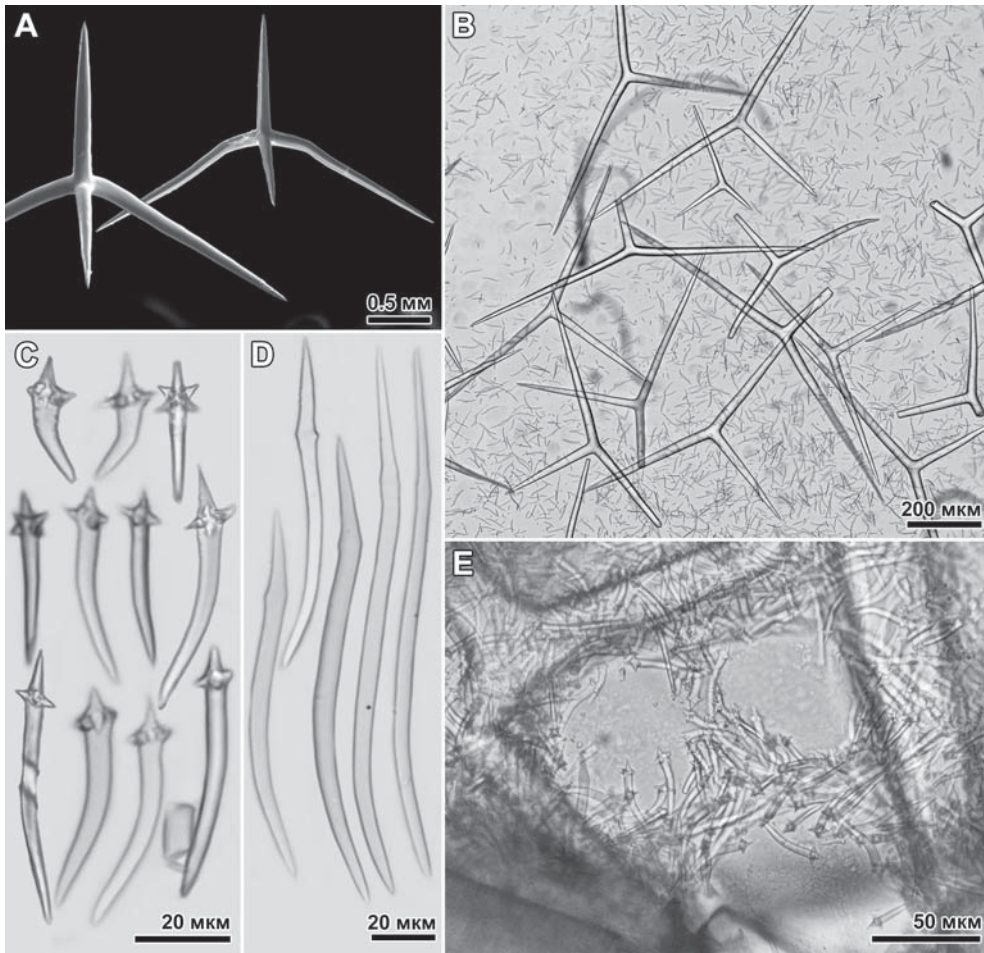


Рис. 8. *Leucopsila hexactina* sp.n. А — гигантские тетрактинны; В — кортикальные триактинны; С — микродиактинны I; D — микродиактинны II; E — поверхность кортекса с круглыми порами и микродиактиннами I.

Fig. 8. *Leucopsila hexactina* sp.n. A — giant tetractines; B — cortical triactines; C — microdiactines I; D — microdiactines II; E — surface of the cortex showing round pores and crowded microdiactines I.

Водоносная система лейконоидная. Хоаноцитные камеры круглые, диаметром 75–90 мкм, многочисленные, плотно лежат в хоаносоме, отсутствуют в кортикальном слое. Атриальная полость узкая, доходит до основания тела губки.

СКЕЛЕТ (рис. 7). Кортикальный скелет 1–1,5 мм толщиной, состоит из нескольких слоев более или менее тангенциально лежащих Т-образных триактин и микродиактин двух типов. Более мелкие, тангенциально лежащие микродиактинны (микродиактинны I) очень многочисленны на поверхности кортекса, где они формируют поверхностный слой, пронизанный порами (рис. 8E). Более крупные микродиактинны

(микродиактинны II) находятся в большом количестве в более глубоких слоях кортекса и в хоаносоме.

Скелет хоаносомы содержит гигантские тетрактинны, расположенные без особого порядка, очень многочисленные микродиактинны II и редкие микродиактинны I. Гигантские триактинны не найдены. Стенки выводных каналов и атриальной полости содержат только микродиактинны II и иногда поддерживаны базальными лучами гигантских хоаносомальных тетрактин, как у *Leucopsila pacifica* sp.n., описанной выше.

СПИКУЛЫ (рис. 8A–D, размеры указаны в табл. 3).

Таблица 3. Размеры спикул *Leucorsila hexactina* sp.n.
Table 3. Spicule measurements of *Leucorsila hexactina* sp.n.

Экземпляр	Спикулы	Часть тела	Лучи	Длина (мкм) мин–(средняя)–макс	Ширина (мкм) мин–(средняя)–макс	n
MIMB 43153 (голотип)	Микродиактины I	Коргекс		22.2–(34.5)–55	1.4–(2.6)–4.2	42
	Микродиактины II	Коргекс и хоаносома		62–(104)–136	3.0–(5.0)–6.3	24
	Триаكتины	Коргекс	парные	322–(868)–1137	равна ширине непарных лучей	23
	Гигантские тетрактины	Хоаносома	непарный парные	199–(551)–764 818.6–(1380)–1595	29–(54)–80 равна ширине непарного луча	23 21
MIMB 43154	Микродиактины I	Коргекс	непарный	375–(999)–1248	64–(125)–170	21
	Микродиактины II	Коргекс и хоаносома	апикальный	см. текст	см. текст	
	Триаكتины	Коргекс	парные	12.8–(25)–49 62–(115)–183	1.6–(2.7)–4.8 2.4–(3.5)–5.0	40 20
	Гигантские тетрактины	Хоаносома	парные	290–(918)–1396	равна ширине непарных лучей	21
	Триаكتины	Коргекс	парные	167–(592)–837.0 618–(1427)–1815	28–(56)–77 равна ширине непарного луча	21 20
	Гигантские тетрактины	Хоаносома	непарный парные	589–(1132)–1538	62–(117)–151	20
			апикальный	см. текст	см. текст	

Микродиактины I (рис. 8С). Прямые или слегка изогнуты в одном направлении (т.е. не S-образные). Некоторые из них цилиндрические, другие постепенно сужаются от более широкой части, расположенной ближе к одному из концов спикулы, к противоположному концу. Четыре маленьких конических луча расположены перпендикулярно основной оси на широкой части, расположенной ближе к одному из концов спикулы так, что вся структура напоминает гексактины стеклянных губок с тремя взаимно перпендикулярными осями, пересекающимися в одной точке.

Микродиактины II (рис. 8D). Значительно крупнее, чем микродиактины I. Концы слегка изогнуты в противоположных направлениях, так что форма может быть описана как слегка S-образная. Спикулы плавно сужаются к обоим концам, концы острые. Один конец ланцетовидный, с ясным утолщением по кругу на некотором расстоянии от конца спикулы.

Триадины кортекса (рис. 8В). Сильно сагиттальные и в основном Т-образные, с расходящимися в противоположные стороны парными лучами. Непарный луч в большинстве случаев короче, редко той же длины, что и парные. Все лучи одного диаметра. У большинства спикул все лучи прямые и конические, с острыми концами, но иногда парные лучи слегка и симметрично изогнуты у основания.

Гигантские тетрадины хоаносомы (рис. 8А). Сагиттальные с непарным лучом несколько короче, чем парные, реже примерно той же длины. Угол между двумя парными лучами больше, чем угол между парным и непарным лучами. Все лучи, включая апикальный, одного диаметра. Непарные лучи прямые, конические, сужаются к острому концу; парные лучи изогнуты в сторону противоположную непарному, конические, с острыми концами. Апикальный луч более или менее прямой, конический, с острым концом, несколько (до двух раз) короче или почти равен по длине непарному лучу.

ЭТИМОЛОГИЯ. Видовое название *hexactina* указывает на сходство формы микродиактин I (наиболее характерный признак вида) с гексактинами стеклянных губок.

ЗАМЕЧАНИЯ. *Leucopsila hexactina* sp.n. отличается от *L. stilifera* наличием двух разных типов микродиактин, а от *L. pacifica* sp.n. — формой более мелкого типа микродиактин, которые обозначены здесь как «микродиактины I». Необычная «гексактинальная» форма микродиактин I, которые очень многочисленны в поверхностном слое (рис. 8Е), но также встречаются и в хоаносоме, является хорошим признаком, по которому этот вид можно легко и безошибочно определить. «Гексактинальные» микродиактины I

L. hexactina sp.n. невозможно спутать с микродиактинами I *L. pacifica* sp.n., которые имеют форму головастика. Мы просмотрели большое количество тихоокеанских экземпляров этого рода, все они однозначно могли быть отнесены либо к *L. hexactina* sp.n., либо к *L. pacifica* sp.n., основываясь на форме микродиактин I, промежуточных форм найдено не было.

Молекулярные данные также подтверждают самостоятельность этих видов. Два идентичных сиквенса С-региона 28S рРНК *L. hexactina* sp.n. отличаются от трех идентичных сиквенсов *L. pacifica* sp.n. двумя заменами. Для данного молекулярного маркера, такое, казалось бы, незначительное различие считается вполне достаточным для подтверждения самостоятельности видов, особенно в комбинации с морфологическими данными. К примеру, в работе Van Soest, De Voogd (2018) показано различие лишь в одном нуклеотиде для сиквенсов С-региона 28S рРНК у двух разных видов рода *Sycetusa*, и в настоящей работе мы нашли различие всего лишь в четыре нуклеотида между двумя сильно отличающимися видами разных родов, *Leucopsila hexactina* sp.n. и *Leuconia pilosa* sp.n.

Leuconia Grant, 1833

Leuconia pilosa sp.n.

Рис. 9–12, табл. 4.

МАТЕРИАЛ. Голотип MIMB 43162, о. Итуруп, зал. Касатка, АО-56, Ст.87, 44°55.6'N 147°38.862'E, 5–15 м, 20.08.2019. Один экземпляр был собран и сфотографирован на борту судна (рис. 9А, В), но только часть этого экземпляра была доступна для таксономического изучения (рис. 9С).

ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ. Губка грушевидной формы с широкой дистальной (верхней) частью тела и более узкой проксимальной, примерно 7 см в высоту и в диаметре. Верхняя поверхность и, отчасти, стороны несут плотные пучки длинных диактин, что придает губке лохматый вид. Судя по фотографиям, сделанным сразу после сбора, губка имела белый кортекс и хоаносому темно-охристого цвета (рис. 9В). В фиксированном виде (96%-ный спирт) хоаносома стала светлее, но осталась темнее белоснежного кортекса (рис. 9С). Поверхность, в тех местах где она не покрыта пучками торчащих из нее спикул, выглядит гладкой под небольшим увеличением.

Водоносная система лейконоидная. Хоаночитные камеры круглые, диаметром меньше 100 мкм (чаще ~60–90 мкм), многочисленны и плотно расположены в хоаносоме, но отсутствуют в толстом кортикальном слое. Кортикальный

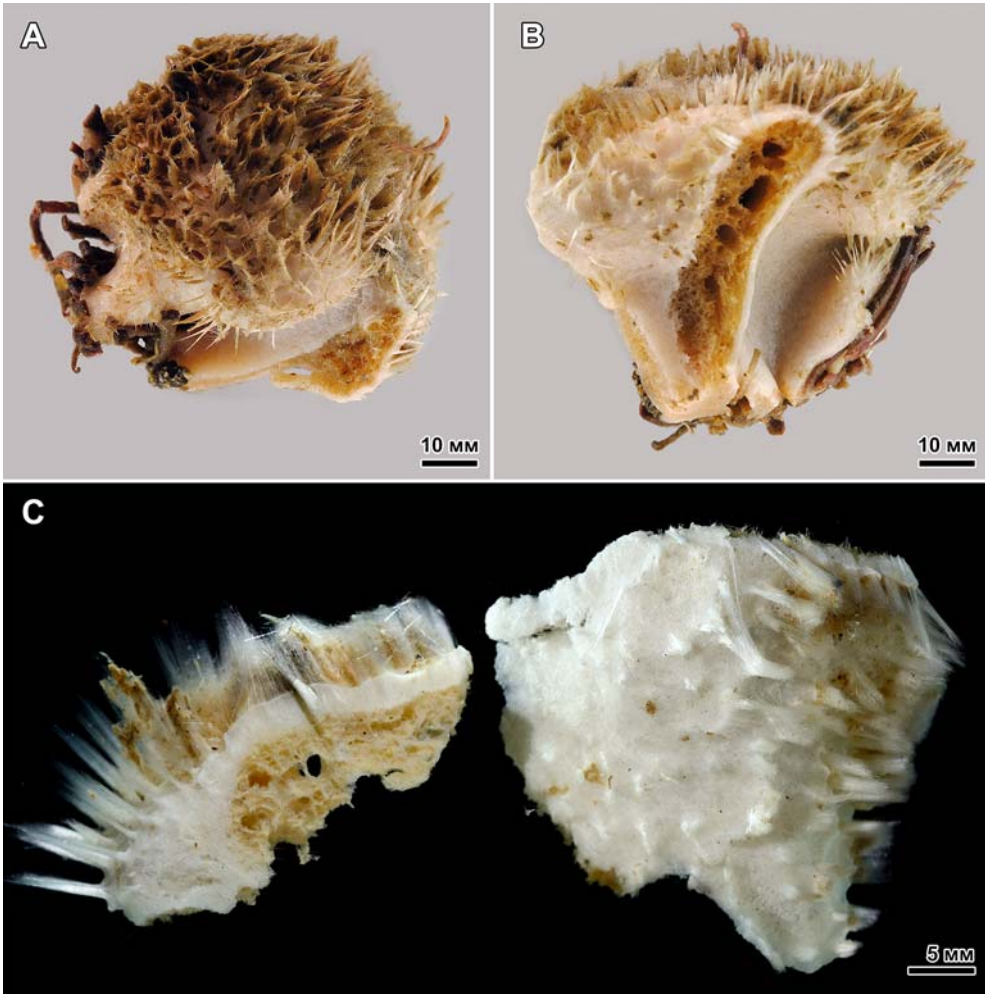


Рис. 9. *Leuconia pilosa* sp.n., голотип (MIMB 43162). А, В — целый экземпляр сразу после сбора; С — фиксированный экземпляр, виден толстый кортекс на кусочке слева.

Fig. 9. *Leuconia pilosa* sp.n., holotype (MIMB 43162). А, В — intact freshly collected specimen; С — preserved sample, note very thick white cortex on the left piece.

слой пронизан узкими (диаметром 30–110 мкм) ветвящимися каналами, выстланными пинакодермой, и более крупными лакунами в его внешней (подповерхностной) части. Значительно более широкие, диаметром до 3 мм, выводные каналы расположены без особого порядка в хоанодерме, но атриальная полость и оскулум у исследованной части губки отсутствовали.

СКЕЛЕТ (рис. 10). Кортикальный скелет очень толстый (до 4 мм), состоит из нескольких слоев более или менее тангенциально лежащих сагиттальных триактин, редких более мелких тетрактин и отдельных толстых пучков длинных диактин, ориентированных перпендикулярно

поверхности и торчащих наружу (рис. 10А). Поверхность кортекса покрыта одним слоем вертикально стоящих микродиактин (рис. 10В), которые окружают вводные поры. Таких же микродиактин много и во внутренних слоях кортекса, где они расположены без особого порядка.

Скелет хоаносомы состоит в основном из беспорядочно разбросанных гигантских триактин, многочисленных микродиактин того же типа, что и в кортексе, и пугиолей (рис. 10С). Очень редко встречаются гигантские тетрактины (только две такие спикулы были найдены), по всем признакам (форма, размер) они идентичны гигантским триактинам, но имеют очень короткий

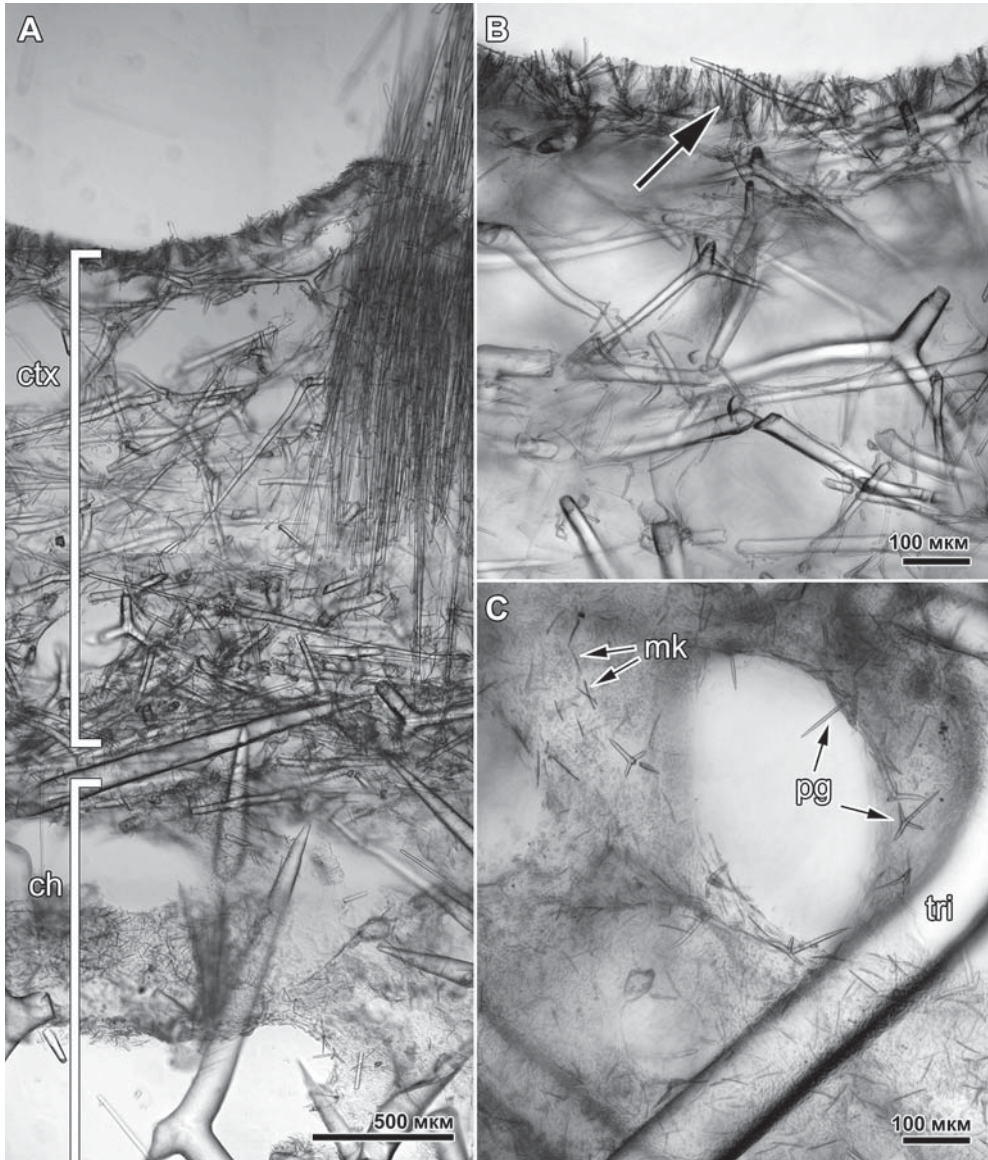


Рис. 10. *Leuconia pilosa* sp.n., holotype (MIMB 43162). А — срез через наружную часть тела, показан кортикальный слой и хоаносома; В — поперечный срез через кортикальный слой, увеличено, на поверхности видны многочисленные вертикально стоящие микродиактины (показаны стрелкой); С — хоаносома, виден луч гигантской триаكتины, пугиоли и микродиактины. Сокращения: ch — хоаносома; ctx — кортикальный слой; mk — микродиактины; pg — пугиоли; tri — гигантская триактина. Fig. 10. *Leuconia pilosa* sp.n., holotype (MIMB 43162). А — section of the outer part of the body showing cortical layer (ctx) and choanosome (ch); В — section of the cortical layer, enlarged (note superficial layer of crowded vertical microdiactines, arrow); С — section of the choanosome (note actine of the giant triactine, pugioles and microdiactines). Abbreviations: ch — choanosome; ctx — cortex; mk — microdiactines; pg — pugioles; tri — giant triactine.

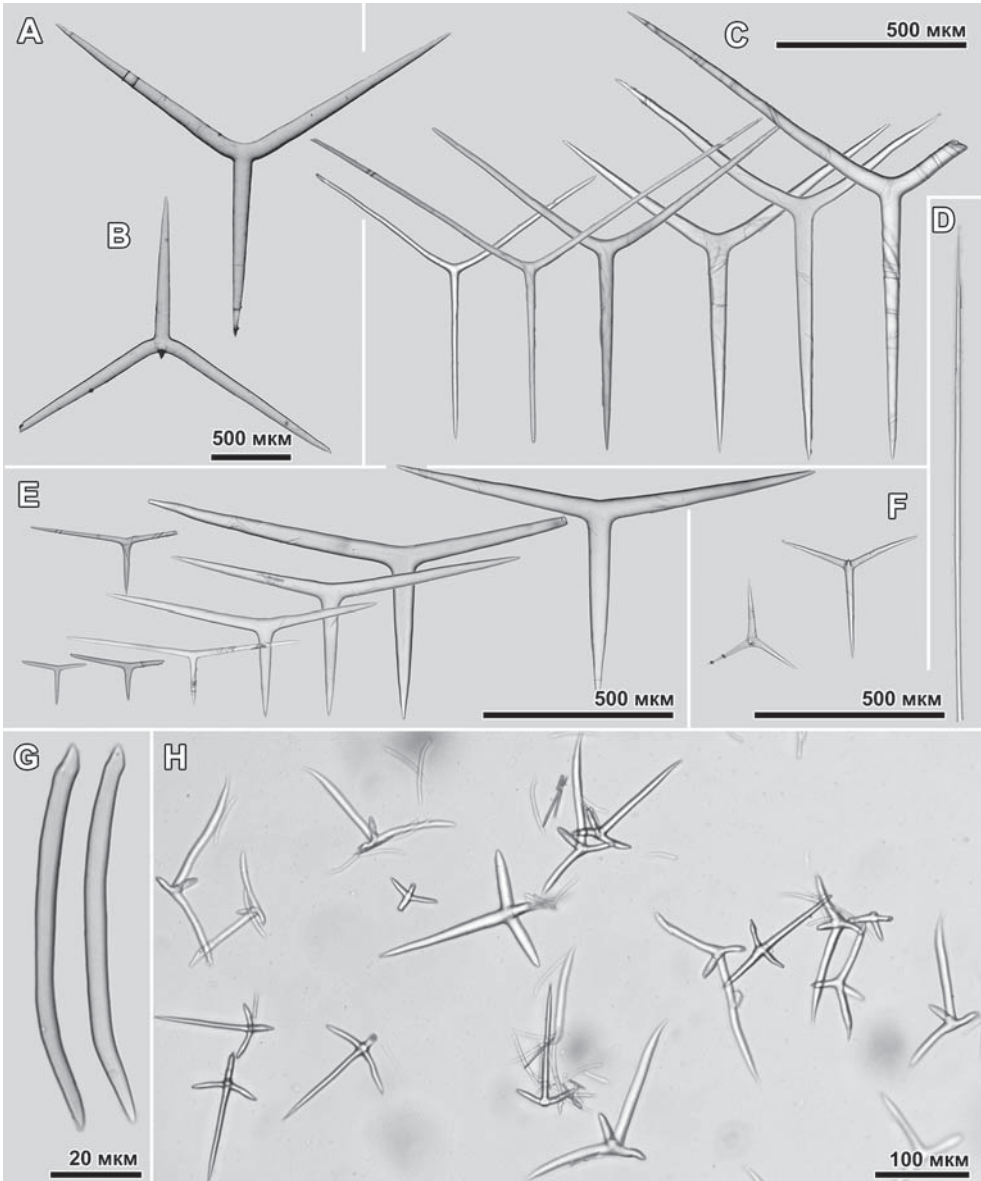


Рис. 11. *Leuconia pilosa* sp.n. А — гигантская триактина; В — гигантская тетрактин; С — кортикальные триактины; D — диактина кортекса; E — триактины хоаносомы; F — маленькие тетрактинны кортекса и хоаносомы; G — микродиактины; H — пугиоли.

Fig. 11. *Leuconia pilosa* sp.n. A — giant triactine; B — giant tetractine; C — cortical triactines; D — diactine of the cortex; E — choanosomal triactines; F — small tetractines found in the cortex and choanosome; G — microdiactines; H — pugioles.

зачаточный четвертый апикальный луч. Также в хоаносоме встречаются редкие более мелкие триактины и тетрактинны, такие же, как в кортексе. Стенки выводных каналов лишены тангенциального скелета и содержат не очень многочислен-

ные пугиоли, у которых два парных базальных луча лежат в стенке, непарный луч либо направлен в хоаносому, либо так же лежит в стенке выводного канала, а апикальный луч направлен в просвет выводного канала. Пугиоли не ограни-

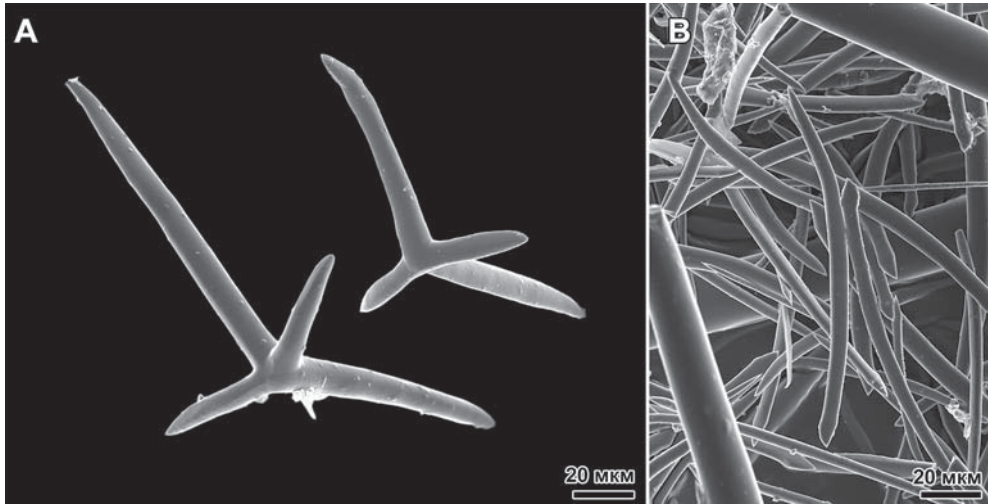


Рис. 12. *Leuconia pilosa* sp.n. А — пугиоли; В — микродиактины.
 Fig. 12. *Leuconia pilosa* sp.n. А — pugioles; В — microdiactines.

чены стенками выводных каналов, они имеются также и в других частях хоаносомы.

СПИКУЛЫ (рис. 11, размеры даны в табл. 4).

Диактины (рис. 11D). Длинные (до 10 мм в длину), но многие поломаны и их невозможно точно измерить, тонкие, одного диаметра по всей длине, прямые, оба конца острые.

Микродиактины (рис. 11G; 12B). Слегка и равномерно изогнуты по всей длине в одном направлении или редко почти прямые. Один конец ланцетовидный, другой острый. Все микродиактины (на поверхности, во внутренних слоях кортекса и в хоаносоме) одного типа.

Триактины кортекса (изредка встречаются также и в хоаносоме) (рис. 11C). Равноугольные, с лучами примерно одной длины, однако прямой непарный луч всегда четко отличается от парных, которые симметрично изогнуты у самого основания. Все лучи конические, с острыми концами, толщина их сильно варьирует, непарный луч чаще слегка толще парных. Длина и диаметр лучей варьируют независимо друг от друга: более крупные спикулы могут иметь лучи значительно толще или тоньше, чем более мелкие спикулы.

Триактины хоаносомы (рис. 11E). Сильно сагиттальные, почти Т-образные. Лучи прямые, конические, с острыми концами, непарный луч короче парных. Возможно, эти спикулы можно было бы разделить на несколько размерных классов, однако провести границу между ними не представляется возможным.

Гигантские триактины хоаносомы (рис. 11A). Слегка сагиттальные (несмотря на то, что эти

спикулы почти правильные, непарный луч всегда безошибочно можно отличить от парных). Лучи конические, с острыми концами. Непарный луч всегда прямой. Парные лучи прямые вдоль большей части своей длины, но изогнуты у самого основания так, что в месте соединения с непарным лучом образуют с ним почти прямой угол.

Гигантские тетрактины хоаносомы (рис. 11B). Форма и размер в точности как у гигантских триаكتин, но имеется очень короткий конический апикальный луч 100–110 мкм в длину. Очень редки.

Небольшие тетрактины (рис. 11F). С базальными лучами одной длины и обычно равноугольные. Базальные лучи прямые, конические и острые. Апикальный луч тоньше и короче базальных, конический, прямой и острый. В кортексе и в хоаносоме, встречаются редко.

Пугиоли (рис. 11H; 12A). Тетрактины необычной формы с двумя короткими парными базальными лучами, более длинным непарным базальным лучом и самым длинным апикальным лучом. Все лучи одного диаметра. Базальные лучи слегка изогнуты или, иногда, почти прямые, не лежат на одной плоскости. Апикальный луч также слегка изогнут. Спикулы билатерально симметричны относительно плоскости, на которой лежат апикальный и непарный базальный лучи. Короткие парные базальные лучи расположены перпендикулярно этой плоскости. Апикальный луч либо перпендикулярен непарному базальному лучу, либо образует с ним тупой угол. Все лучи более или менее цилиндри-

Таблица 4. Размеры спикул *Leuconia pilosa* sp.n.
Table 4. Spicule measurements of *Leuconia pilosa* sp.n.

Экземпляр	Спикулы	Часть тела	Лучи	Длина (мкм) мин–(средняя)–макс до 10 мм	Ширина (мкм) мин–(средняя)–макс	n
MIMB 43162 (голотип)	Диактины	Кортекс		41.7–(81.0)–110.3	5.9–(13.4)–22	23
	Микродиактины	Кортекс и хоаносома			1.4–(4.1)–6.2	35
	Триактины	Кортекс	парные непарный	141–(583)–1051 111–(455)–986	6.8–(25)–49 1.1–(29)–50	39 39
	Триактины	Хоаносома	парные непарный	35–(237)–742 56–(166)–493	4.8–(19.2)–64	50 50
	Гигантские триактины	Хоаносома	парные	875–(1450)–1836	83–(117)–148	20
	Гигантские тетрактины	Хоаносома	непарный парные	712–(1065)–1480 1458–1680	70–(118)–158 114	20 2
	Тетрактины	Кортекс и хоаносома	непарный апикальный парные	1147–1054 ~100–110 91–(190)–304	121–131 68 9.1–(16)–19	2 2 16
	Путиоли	Хоаносома	непарный апикальный парные базальные апикальный	90–(175)–362 см. текст 25–(37)–70 734–(108)–145	9.6–(17.4)–44 см. текст равна ширине апикальных лучей 3.6–(7.7)–10.5	16 16 23 23

ческие, базальные обычно с тупыми концами, апикальный с острым.

ЭТИМОЛОГИЯ. Видовое название образовано от латинского *pilōsq* (= волосатая) и отражает наличие пучков длинных спикул на поверхности губки.

ЗАМЕЧАНИЯ. По Borojevic *et al.* (2000, 2002) род *Leuconia* включает пять валидных видов: *L. nivea* (Grant, 1826), *L. johnstoni* Carter, 1871, *L. ochotensis* (Miklucho-Maclay, 1870), *L. gladiator* (Dendy, 1893) и *L. prava* Breitfuss, 1898. Один вид, *L. dohrni* (Sarà, 1960), был недавно перенесен в *Leuconia* из *Amphoriscus* (см. Chagas, Cavalcanti, 2021), и еще четыре в настоящее время указаны как «приняты» (“accepted”) виды *Leuconia* в World Porifera Database (De Voogd *et al.*, 2022): *L. alaskensis* de Laubenfels, 1953, *L. dura* (Hōzawa, 1929), *L. joubini* (Topsent, 1907) и *L. usa* (de Laubenfels, 1942). Таким образом, вместе с *L. pilosa* sp.n., к *Leuconia* сейчас формально относят 11 видов.

Два из них, *L. alaskensis* и *L. joubini*, отнесены к этому роду ошибочно, и название еще одного вида, *L. dura* (Hōzawa, 1929), является младшим омонимом и должно быть замещено.

Leuconia alaskensis de Laubenfels, 1953 известна только по оригинальному описанию, основанному на одном экземпляре, собранном у арктических берегов Аляски (Point Barrow). Ее тело состоит из нескольких очень тонких ветвящихся трубок диаметром 2 мм со стенками толщиной 250 мкм. Этот вид не имеет никаких признаков, характерных для *Leuconia*. Все ее триактины очень мелкие, 60 мкм или меньше, тетрактин нет, микродиактины не упоминаются в описании.

Leuconia joubini (Topsent, 1907) была оригинально описана из вод Антарктики как *Leucandra joubini*, но перенесена Бертоном (Burton, 1963) в род *Leuconia*. Понимание рода *Leuconia* в работе Бертона (Burton, 1963) отличается кардинально от принятого в настоящее время. *Leuconia joubini* не может относиться к *Leuconia*, в частности, у нее нет гигантских три- или тетрактин и пугеолов, характерных для этого рода.

Leuconia dura (Hōzawa, 1929) является младшим вторичным омонимом *Leuconia dura* Poléjaeff, 1883 (из вод Бермудских островов) и поэтому является невалидным названием. Согласно статье 23.3.5 (ICZN, 1999), оно «должно быть замещено следующим старейшим пригодным названием из числа синонимов». Следующим старейшим пригодным синонимом для этого названия является *Leucandra ohshimai* Tanita, 1939 (см. Burton, 1963), поэтому валидным названием для этого вида является *Leuconia ohshimai* (Tanita, 1939).

Виды рода *Leuconia* можно разделить на две группы:

1) виды, у которых основными спикулами в хоаносоме являются гигантские тетрактинны: *L. prava*, *L. johnstoni*, *L. ochotensis* (типовой вид рода *Baeria* Miklucho-Maclay, 1870), *L. usa*, *L. dohrni*;

2) виды, у которых в хоаносоме доминируют гигантские триактины: *L. nivea* (типовой вид *Leuconia*), *L. gladiator*, *L. ohshimai* и *L. pilosa* sp.n.

В отличие от *Leuconia pilosa* sp.n., у которой толстые пучки длинных спикул торчат наружу и создают характерный «лохматый» внешний вид, *L. nivea* имеет гладкую поверхность и значительно тоньше, чем *L. pilosa* sp.n. Микродиактины у *L. nivea* есть только в хоаносоме, но не в кортексе (Haeckel, 1872a). *Leuconia ohshimai*, описанная в деталях японскими авторами (Tanita, 1939; Hōzawa, 1929; в последнем случае как *L. dura*), также имеет гладкую поверхность и очень отличающиеся, почти Т-образные тетрактинны в хоаносоме (см. Hōzawa, 1929, fig. 33f; Tanita, 1939, fig. 4f). Оставшийся вид второй группы, *L. gladiator*, имеет почти гладкую поверхность с редкими торчащими диактинами 0,4 мм длиной. В оригинальном описании этого вида (Dendy, 1893) упоминается наличие трихограмм (эти спикулы очень редко встречаются у известковых губок). В любом случае, этот вид описан с юга Австралии и не может быть конспецифичен с *L. pilosa* sp.n.

Единственным видом *Leuconia*, известным ранее из Охотского моря, является *L. ochotensis* (оригинально описанный как *Baeria ochotensis*). В хоаносоме этого вида доминируют гигантские тетрактинны, и, таким образом, он хорошо отличается от *L. pilosa* sp.n. Типовое местонахождение *L. ochotensis* обычно указывают как «Охотское море». Действительно, в оригинальном описании этого вида (Miklucho-Maclay, 1870: 17) указано просто: “Fundort der *Baeria ochotensis* ist das Ochotskische Meer.” Однако во введении к этой работе Миклухо-Маклай уточняет, что экземпляры из Охотского моря были собраны Миддендорфом в районе Шантарских островов (восточный берег средней части Охотского моря).

Результаты молекулярного исследования

Мы использовали молекулярные данные исключительно для дополнительного подтверждения самостоятельности описанных на основе морфологических данных видов (в особенности двух видов *Leucopsila*, которые отличаются только формой микродиак-

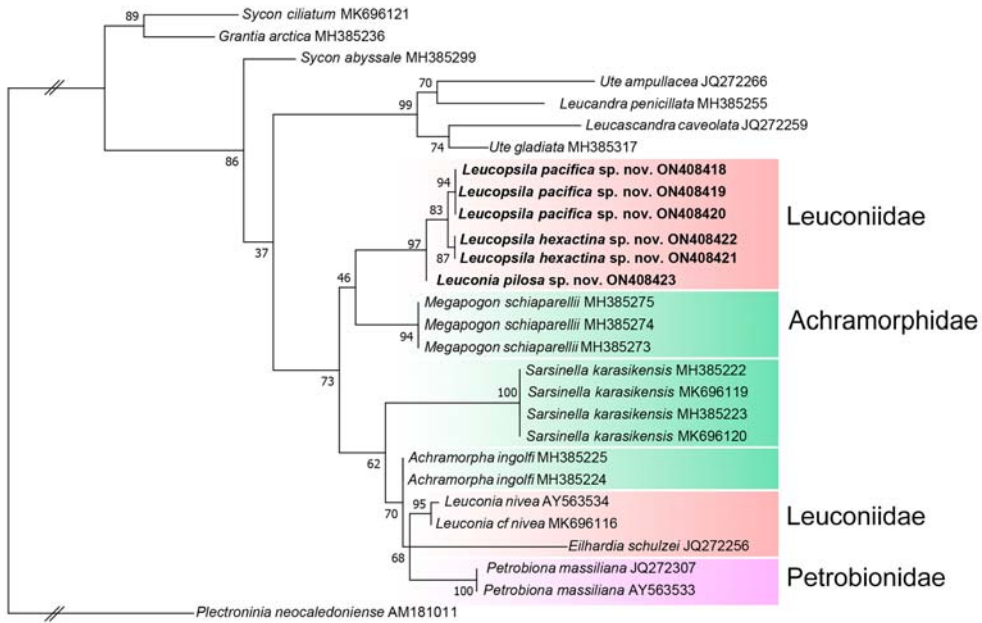


Рис. 13. Филогенетическое ML дерево, построенное на основе сиквенсов С-региона 28S рРНК; указаны значения бутстрепа и номера Генбака.

Fig. 13. Maximum Likelihood tree inferred from the C-region of 28S rRNA sequences, bootstrap values and GenBank accession numbers are indicated.

тин) и для того, чтобы определить, к каким известным таксонам они наиболее близки. Мы не делаем выводы о филогении данной группы губок и не предлагаем какие-либо изменения в их классификации на основе полученных молекулярных данных. Мы согласны с Van Soest, De Voogd (2018: 7), которые считают, что используемый маркер (С-регион 28S рРНК) непригоден для этого: “we were not aiming to contribute to reconstruction of the phylogeny of the Calcarea, as we believe that the short barcode-like gene 28S rRNA gene we employed is not sufficiently informative for that purpose.” Однако интересно отметить, что наши результаты (рис. 13) совпадают с результатами, полученными ранее Alvizu *et al.* (2019), которые, основываясь на комбинированном анализе 18S и 28S рРНК, показали, что губки, содержащие особые спиккулы, хиатины и пугиоли, представители родов *Sarsinella* Alvizu *et al.*, 2019, *Megapogon* Jenkin, 1908, *Achramorpha* Jenkin, 1908 (Achramorphidae), *Petrobiona* Vacelet et Lévi, 1958 (Petrobionidae), *Eilhardia* и *Leuconia* (Leuconiidae) формируют хорошо под-

держанную кладу (апостериорная вероятность в Баесовом анализе 0,99). Мы использовали похожий набор таксонов, но только один маркер (28S), и в полученном нами ML дереве все три описанных в настоящей работе вида попали в одну кладу, расположенную внутри клады, объединяющей виды с хиатидами и пугеолями семейств Achramorphidae, Leuconiidae и Petrobionidae.

Номенклатурный статус семейств Leuconiidae, Baeriidae и отряда Baeriida

Начиная с работы Vorojevic *et al.* (2000), виды родов *Leuconia* и *Leucopsila* (а также *Lamontia* и *Eilhardia*) относят к семейству Baeriidae Vorojevic *et al.*, 2000. Название этого семейства, однако, невалидно, так как оно является младшим субъективным синонимом семейства Leuconiidae Breitfuss, 1897.

До 2000 г. эти роды относили к семейству Leuconidae (либо Leuconiidae, с двумя “i”), и авторство его указывалось по-разному. В настоящее время в Word Porifera Database

(De Voogd *et al.*, 2022) автором названия Leuconidae указан Vosmaer (1887), название числится невалидным по причине омонимии с семейством Leuconidae Sars, 1878 (кумовые раки). Видимо, по этой причине оно было отвергнуто современными авторами в пользу Ваггиidae Borojevic *et al.*, 2000. Однако существует старшее и к тому же грамматически более правильное название Leuconiidae Breitfuss, 1897, которое не является омонимом семейства раков из-за дополнительной буквы *i* в основе. Именно оно и является валидным названием семейства для данной группы родов губок.

Предварительное обсуждение со специалистами по группе показало непонимание номенклатурных вопросов, поэтому мы не можем просто констатировать валидность Leuconiidae Breitfuss, 1897, сославшись на соответствующие статьи Кодекса, а вынуждены рассмотреть номенклатуру подробнее, чем обычно требуется в подобных случаях. Особо отметим, что мы не обсуждаем вопросы таксономии и не вносим никаких изменений в классификацию. Единственной целью нижеследующего обсуждения является определение правильного (то есть соответствующего правилам Международного кодекса зоологической номенклатуры, ICZN, 1999) названия семейства, к которому относятся описанные в настоящей работе виды в текущей, принятой всеми специалистами по группе, классификации.

Ниже в хронологическом порядке изложена краткая история названий таксонов, имеющих отношение к рассматриваемому вопросу. Ссылки на статьи Международного кодекса зоологической номенклатуры (ICZN, 1999) (далее Кодекс) даны как «статья ...».

“LEUCONES” Haeckel (1872a). (Непригодно).

Haeckel (1872a: 80) использовал “Leucones” как название семейства (“*Die zweite Familie, die Leucones*”), объединяющего несколько родов известковых губок. Хотя Haeckel (1872a) включил «*Leuconia* старых авторов» (“*früherer Autoren*”) в состав этого семейства, он не считал *Leuconia* валидным родом, как этого требует статья 11.7.1.1, поэтому “Leucones” Haeckel (1872a) не является пригодным.

“LEUCONIDAE” Claus (1876: 197). (Непригодно).

Claus (1876: 197) исправил суффикс в геккелевском названии “Leucones” и опубликовал его как “Fam. Leuconidae”. Он использовал эту группу в смысле, принятом Геккелем (Haeckel, 1872a), с тем же набором включенных родов, в который не входил род *Leuconia* в качестве валидного, поэтому “Leuconidae” Claus, 1876 непригодно по той же причине, что и “Leucones” Haeckel (1872a).

LEUCONIDAE Sars, 1878 (Crustacea). (Пригодно и валидно).

Это семейство было создано Сарсом (Sars, 1878) для *Leucon* Krøyer, 1846 (кумовый рак, отряд Cumacea). В 1990 г. оно было помещено в Официальный список названий группы семейства в зоологии (Opinion 1594, ICZN, 1990), поэтому является пригодным и название его фиксировано. Это семейство в настоящее время считается валидным и включает около 20 родов и много видов.

LEUCONIDAE Poléjaeff, 1883: 22. (Пригодно, но невалидно).

Poléjaeff (1883: 22) привел название этого семейства как “Leuconidae (Leucones)”. Он, вероятно, был первым автором, который явно включил в него род *Leuconia* в качестве валидного и тем самым сделал это название пригодным со своим именем и датой. Однако, Leuconidae Poléjaeff, 1883 невалидно, так как является младшим омонимом Leuconidae Sars, 1878. Отметим, что статья 55.3 позволяет валидировать это название путем обращения в Комиссию по зоологической номенклатуре, однако пока такое обращение не подано, омонимия сохраняется и название является невалидным. Кроме того, существует практика исправления названий семейств, образованных от неправильно выбранной основы названия типового рода (а в названии Leuconidae она выбрана неправильно, см. ниже). В случае такого исправления омонимия с Leuconidae Sars, 1878 исчезла бы автоматически. Однако эта достаточно обычная практика входит в противоречие с Кодексом, формулировки которого несколько противоречивы в этой части. Косвенно Кодекс предполагает такую возможность, в частности статья 29.4 говорит о том, что написание названий, созданных после 1999 г. без соблюдения необходи-

мых грамматических процедур, должно быть сохранено, однако ничего не сказано о том, что названия, созданные до 1999 г. должны быть исправлены. Более того, статья 32.5.3 дает исчерпывающий список случаев, считающихся неправильным первоначальным написанием названия семейства, которое должно быть исправлено, и неправильно выбранной основы среди них нет. Мы не считаем валидацию *Leuconidae* Poléjaeff, 1883 необходимой, это действие не изменит ничего, кроме авторства названия семейства (с *Leuconiidae* Breitfuss, 1897, см. ниже, на *Leuconiidae* Poléjaeff, 1883).

LEUCONIDAE Vosmaer, 1887. (Непригодно).

Vosmaer (1887) указан автором невалидного названия *Leuconidae* в Word Porifera Database (De Voogd *et al.*, 2022). Vosmaer (1887: 373) действительно его употребляет, однако, во-первых, это название было сделано пригодным раньше другим автором (Poléjaeff, 1883, см. выше), а во-вторых, даже если считать, что Vosmaer (1887) действительно устанавливает новое название (что не очевидно из текста), то *Leuconidae* Vosmaer, 1897 все равно не может быть пригодным, так как он (Vosmaer, 1887: 374) не считает род *Leuconia* валидным (статья 11.7.1.1), сводя его в синонимы *Leucandra*.

LEUCONIDAE Breitfuss, 1897. (Пригодно и валидно).

Breitfuss (1897: 221, 222) использовал *Leuconiidae* как название семейства, которое он приписал Геккелю (как "*Familia Leuconiidae* H."), и одновременно создал подсемейство *Leuconiinae* (как "*Subfamilia Leuconiinae* Brtfs.") внутри него. Являются ли эти названия группы семейства пригодными со своими автором и датой, либо их следует считать ранее установленным названием *Leuconidae* Poléjaeff, 1883 в измененном (ошибочно либо намеренно) написании? Из старых работ не всегда бывает ясно, создает ли автор новый таксон группы семейства или ссылается на ранее установленное название. Этот вопрос обсуждается в работе Dubois (2010: 29), который указывает, что в старых текстах новые названия часто давались с припиской "*mih*" или "*nobilis*", и в этом случае их однозначно следует считать новыми. Логично считать,

что, если автор указывает свою фамилию после названия (как это сделал Breitfuss в 1897 г. для подсемейства "*Leuconiinae* Brtfs."), то это название следует считать вновь установленным. Breitfuss (1897) включил в *Leuconiinae* род *Leuconia* в качестве валидного, таким образом требования статьи 11.7.1.1, как и все остальные требования статьи 11, были соблюдены, и *Leuconiinae* Breitfuss, 1897 (так же как и *Leuconiidae* Breitfuss, 1897, см. статью 36.1) является пригодным со своим автором и датой.

Являются ли *Leuconidae* Sars, 1878 (Crustacea) и *Leuconiidae* Breitfuss, 1897 (Porifera) омонимами? Статья 55.4 гласит, что если «основы двух названий группы семейства отличаются хотя бы одной буквой, то эти названия не являются омонимами». Несмотря на однозначность трактовки, этот вопрос также следует обсудить. В частности, существует мнение, что данные названия являются омонимами, так как различие в одну букву вызвано суффиксом, а не находится в основе. Это мнение неверно. Согласно статье 29.2 название семейства оканчивается суффиксом *-idae* (но не *-iidae*), и по статье 29.1 все буквы в названии семейства, стоящие перед ним, относятся к основе. То есть *Leuconidae* и *Leuconiidae* различаются одной буквой в основе, они не омонимы.

Также можно рассмотреть правильность образования названия семейства *Leuconiidae* (с двумя "i"). Согласно статье 29.1, название семейства образуется путем прибавления к основе названия типового рода суффикса *-idae*. Основу названия типового рода в данном случае определяют по статье 29.3.1, которая гласит, что если «родовое название является греческим или латинским словом, или [...] оканчивается греческим или латинским суффиксом и окончанием, то основу [...] находят, отбрасывая надежное окончание от формы родительного падежа единственного числа.» Родовое название *Leuconia* основано на латинизированном греческом слове λευκόν (=белый) с латинским окончанием *-a* (существительное женского рода, первого склонения). Родительный падеж единственного числа будет *Leuconi-ae*, основа *Leuconi-*, корректно образованное название семейства — *Leuconi-idae*. Как ви-

дим, название этого семейства образовано с соблюдением грамматических процедур и его основа отличается одной буквой от основы названия семейства кумовых раков Leuconidae (чье написание фиксировано Комиссией по зоологической номенклатуре и обсуждения не требует, см. Opinion 1594, ICZN, 1990), что приводит к тому же выводу: омонимии между Leuconiidae Breitfuss, 1897 и Leuconidae Sars, 1878 нет.

Название семейства Leuconiidae было использовано как валидное после 1899 г. рядом авторов (например, Brøndsted, 1914; Lundbeck, 1909; Laubenfels, 1953; Sarà, 1958) и не может быть инвалидировано по статье 23.9.

BAERIIDAE Borojevic, Boury-Esnault et Vacelet, 2000. (Пригодно, но невалидно).

Типовой род семейства Baeriidae, *Baeria*, в настоящее время всеми специалистами по группе считается младшим субъективным синонимом рода *Leuconia*, поэтому Baeriidae и Leuconiidae также являются субъективными синонимами. Младшее из этих названий, Baeriidae, невалидно. Валидным названием для данного семейства является Leuconiidae Breitfuss 1897.

Отряд BAERIIDA Borojevic, Boury-Esnault et Vacelet, 2000. Оригинально (Borojevic *et al.*, 2000) название этого отряда было установлено как Baeriida (с двумя “i”). В работе Borojevic *et al.* (2002) название было изменено на Baerida (без каких-либо комментариев), и в этом написании оно указано на сайте Word Porifera Database в настоящее время. Так как образование названий таксонов выше группы семейства не регулируется Кодексом, однажды установленное название не может считаться «неправильным» и, следовательно, нет необходимости его «исправлять», поэтому мы предпочитаем использовать оригинальное написание названия отряда, Baeriida.

Благодарности

Авторы благодарят Д. Фомина, специалиста Дальневосточного центра электронной микроскопии НИЦМБ ДВО РАН (Владивосток), за помощь в работе на электронном микроскопе, расположенном в Национальном научном центре морской биологии им. А.В. Жирмунского Дальневосточного отделения Российской академии наук, Владивосток (НИЦМБ ДВО РАН). Авторы

благодарят двух анонимных рецензентов за полезные комментарии. Работа поддержана Министерством науки и высшего образования Российской Федерации (грант 13.1902.21.0012, соглашение No 075-15-2020-796).

Список литературы / References

- Alvizu A., Eilertsen M.H., Xavier J.R., Rapp H.T. 2018. Increased taxon sampling provides new insights into the phylogeny and evolution of the subclass Calcarea (Porifera, Calcarea) // *Organisms Diversity & Evolution*. Vol.18. P.279–290. <https://doi.org/10.1007/s13127-018-0368-4>
- Alvizu A., Xavier J.R., Rapp H.T. 2019. Description of new chiacetine-bearing sponges provides insights into the higher classification of Calcarea (Porifera: Calcarea) // *Zootaxa*. Vol.4615. No.2. P.201–251. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4615.2.1>
- Borojevic R., Boury-Esnault N., Manuel M., Vacelet J. 2002. Order Baerida Borojevic, Boury-Esnault & Vacelet, 2002 // J.N.A. Hooper, R.W.M. Van Soest, P. Willenz (eds.). *Systema Porifera: A Guide to the Classification of Sponges*. Boston, Massachusetts: Springer. P.1193–1199. https://doi.org/10.1007/978-1-4615-0747-5_122
- Borojevic R., Boury-Esnault N., Vacelet J. 2000. A revision of the supraspecific classification of the subclass Calcarea (Porifera, class Calcarea) // *Zoosystema*. Vol.22. Pt.2. P.203–263.
- Breitfuss L.L. 1897. *Catalog der Calcarea der Zoologischen Sammlung des Königlichen Museums für Naturkunde zu Berlin* // *Archiv für Naturgeschichte*. Bd.63. H.1. S.205–226.
- Brøndsted H.V. 1914. *Porifera* // *Meddelelser om Grønland*. Vol.23. P.457–544.
- Burton M. 1963. A revision of the classification of the calcareous sponges: With a catalogue of the specimens in the British Museum (Natural History). Order of the trustees of the British Museum (Natural History). London. 693 p.
- Chagas C., Cavalcanti F.F. 2021. Partial taxonomic revision of *Amphoriscus* Haeckel, 1870 (Porifera: Calcarea), with description of *A. decennis* sp. nov. // *Zootaxa*. Vol.5061. No.1. P.39–68. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.5061.1.2>
- Claus C. 1876. *Grundzüge der Zoologie. Zum Gebrauche an Universitäten und Höheren Lehranstalten Sowie Zum Selbststudium*. Marburg, Leipzig: N.G. Elwert'sche Verlagsbuchhandlung. 740 S.
- De Voogd N.J., Alvarez B., Boury-Esnault N., Carballo J.L., Cárdenas P., Díaz M.-C., Dohrmann M., Downey R., Hajdu E., Hooper J.N.A. Kelly M., Klautau M., Manconi R., Morrow C.C., Pisera A.B., Ríos P., Rützler K., Schönberg C., Vacelet J., Van Soest R.W.M. 2022. *World Porifera Database*. Accessed at <https://www.marinespecies.org/porifera> on 2022-01-25. <https://doi.org/10.14284/359>
- Dendy A. 1893. *Synopsis of the Australian Calcarea Heterocola; with a proposed classification of the group and descriptions of some new genera and species* //

- Proceedings of the Royal Society of Victoria (New Series). Vol.5. P.69–116.
- Dendy A., Row R.W.H. 1913. The classification and phylogeny of the calcareous sponges with a reference list of all the described species // Proceedings of the Zoological Society of London. Vol.83. P.704–813. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1913.tb06152.x>
- Dubois A. 2010. Retroactive changes should be introduced in the Code only with great care: problems related to the spellings of nomina // Zootaxa. Vol.2426. P.1–42.
- Ereskovsky A.V. 2006. A new species of *Oscarella* (Demospongiae: Plakinidae) from the Western Sea of Japan // Zootaxa. Vol.1376. P.37–51. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1376.1.2>
- Ereskovsky A.V., Sanamyan K., Vishnyakov A.E. 2009. A new species of the genus *Oscarella* (Porifera: Homosclerophorida: Plakinidae) from the North-West Pacific // Cahiers de Biologie Marine. Vol.50. P.369–381.
- Haeckel E. 1872a. Die Kalkschwämme. Eine Monographie in zwei Bänden Text und einem Atlas mit 60 Tafeln Abbildungen. Zweiter Band. System der Kalkschwämme (Calcispongien oder Grantien). Berlin: G. Reimer. 418 S.
- Haeckel E. 1872b. Die Kalkschwämme. Eine Monographie in zwei Bänden Text und einem Atlas mit 60 Tafeln Abbildungen. Dritter Band (Illustrativer Theil). Atlas der Kalkschwämme (Calcispongien oder Grantien). Berlin: G. Reimer. 190 S.
- Hōzawa S. 1918. Report on the calcareous sponges collected during 1906 by the United States Fisheries Steamer Albatross in the Northwestern Pacific // Proceedings U.S. National Museum. Vol.54. No.2247. P.525–556. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.54-2247.525>
- Hōzawa S. 1929. Studies on the calcareous sponges of Japan // Journal of the Faculty of Science Imperial University of Tokyo. Section 4. Zoology. Vol.1. No.5. P.277–401. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.11323>
- ICZN [International Commission on Zoological Nomenclature] 1990. *Leucon* Krøyer, 1846 (Crustacea, Cumacea): conserved // The Bulletin of Zoological Nomenclature. Vol.47. P.152.
- ICZN [International Commission on Zoological Nomenclature] 1999. International code of zoological nomenclature. Fourth edition // London: International Trust for Zoological Nomenclature. 306 p.
- Khodakovskaya A.V. 2003. Fauna of Calcareous Sponges (Calcarea) in Russian Waters of the Sea of Japan // Russian Journal of Marine Biology. Vol.29. No.4. P.201–205. <https://doi.org/10.1023/A:1025407923784>
- Koltun V.M. 1959. [Siliceous horny sponges of the northern and far eastern seas of the U.S.S.R. (Order Cornaspongida)] // Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom Akademii nauk. Leningrad. Vol.67. P.1–236. [In Russian]
- Koltun V.M. 1966. [Four-rayed sponges of Northern and Far Eastern seas of the USSR (order Tetraxonida)] // Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom Akademii nauk. Leningrad. Vol.90. P.1–112 [In Russian]
- Koltun V.M. 1967. [Glass, or Hexactinellid sponges of the Northern and Far-Eastern Seas of the USSR (Class Hyalospongiae)] // Opredeliteli po faune SSSR, izdavaemye Zoologicheskim institutom Akademii nauk. Leningrad. Vol.94. P.1–124 [In Russian]
- Korshunova T., Fletcher K., Picton B., Lundin K., Kashio S., Sanamyan N., Sanamyan K., Padula V., Schrod M., Martynov A. 2020. The Emperor's *Cadlina*, hidden diversity and gill cavity evolution: new insights for the taxonomy and phylogeny of dorid nudibranchs (Mollusca: Gastropoda) // Zoological Journal of the Linnean Society. Vol.20. P.1–66. <https://doi.org/10.1093/zoolinnean/zlz126>
- Laubenfels M.W. 1953. Sponges of the Alaskan Arctic // Smithsonian Miscellaneous Collection. Vol.121. No.6. P.1–22.
- Lundbeck W. 1909. The Porifera of East Greenland // Meddelelser om Grønland Vol.29. P.423–464.
- Miklucho-Maclay N.N. 1870. Über einige Schwämme des nördlichen Stillen Oceans und des Eismeer, welche im Zoologischen Museum der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften in St. Petersburg aufgestellt sind. Ein Beitrag zur Morphologie und Verbreitung der Spongien // Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de St. Petersburg. Vol.15. No.3. P.1–24. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.6306>
- Poléjaeff N. 1883. Report on the Calcarea dredged by H.M.S. 'Challenger' during the years 1873–1876 // Report on the Scientific Results of the Voyage of H.M.S. "Challenger", 1873–76. Zoology. Vol.8. No.2. P.1–76.
- Rapp H.T. 2015. A monograph of the calcareous sponges (Porifera, Calcarea) of Greenland // Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. Vol.95. No.7. P.1395–1459. <https://doi.org/10.1017/S0025315413001070>
- Sanamyan K.E., Sanamyan N.P. 2020a. [Sponges. Phylum Porifera] // K.E. Sanamyan, N.P. Sanamyan (eds.). Flora i fauna ostrova Matua (srednie Kurilskie ostrova): Atlas opredelitel. Tom 1. More. Cherepovets: Intron. P.8–57 [in Russian].
- Sanamyan K.E., Sanamyan N.P., Kukhlevskiy A.D., Shilov V.A. 2022. *Leucotretion kurilense*, a new genus and species of calcareous sponges of the family Sycanthidae (Porifera: Calcarea: Leucosolenida) from the northwestern Pacific Ocean, with contribution to taxonomy and nomenclature of related genera // Zoosystematica Rossica. Vol.31. No.1. P.143–153. <https://doi.org/10.31610/zsr/2022.31.1.143>
- Sanamyan K.E., Sanamyan N.P., Panina E.G. 2017. [First information on the fauna of sponges (Porifera) of coastal waters around Matua Island (Middle Kuril Islands)] // Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo universiteta. Vol.41. P.72–82 [in Russian]. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2017-41-72-82>
- Sanamyan N.P., Korobok A.V., Sanamyan K.E. 2023. [Qualitative assessment of algae harmful bloom impact in autumn 2020 off the coast of South-Eastern Kamchatka (North-West Pacific) on shallow-water benthic communities] // Vestnik Kamchatskogo gosudarstvennogo universiteta. Vol.63. P.22–44 [in Russian]. <https://doi.org/10.17217/2079-0333-2023-63-22-44>
- Sanamyan N.P., Sanamyan K.E. 2006. The genera *Urticina* and *Cribrinopsis* (Anthozoa: Actiniaria) from the

- North-Western Pacific // Journal of Natural History. Vol.40. No.7–8. P.359–393. <https://doi.org/10.1080/00222930600703532>
- Sanamyan N.P., Sanamyan K.E. 2020b. [Sea Anemones. Coral polyps of order Actiniaria] // K.E. Sanamyan, N.P. Sanamyan (eds.). Flora i fauna ostrova Matua (srednie Kurilskie ostrova): Atlas opredelitel. Tom 1. More. Cherepovets: Intron. P.58–97 [in Russian].
- Sarà M. 1958. Contributo alla conoscenza dei Poriferi del Mar Ligure (1) // Annali del Museo Civico di Storia Naturale “Giacomo Doria”. Vol.70. P.207–244.
- Sars G.O. 1878. Nye Bidrah til Kundskaben om Middelhavets Invertebratfauna. II. Middelhavets Cumaceer // Archiv for Mathematik ig Naturvidenskab. Bd.3. S.461–512.
- Schmidt O. 1870. Grundzüge einer Spongien-Fauna des atlantischen Gebietes. Leipzig: Wilhelm Engelmann. 88 S.
- Shilov V.A. 1997. [Sponges (Demospongia and Hexactinellida) of the Commander Islands shelf zone] // Donnaya flora i fauna shelfa Komandorskikh ostrovov. Vladivostok: Dalnauka. P.57–70 [in Russian].
- Tanita S. 1939. Two new Calcarea from Saseho, Japan // Science Reports Tohoku Imperial University. Vol.4. No.14. P.319–326.
- Tokranov A.M., Danilin D.D., Zhigadlova G.G., Sanamyan K.E., Sanamyan N.P., Usatov I.A. 2022. [Evaluation of the affect of negative ecological situation arisen near coasts of Kamchatka in autumn 2020 to different groups of hydrobionts] // Trudy X Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii “Morskije issledovaniya i obrazovanie (MARESEDU-2021)”. Vol.2. Tver: PoliPRESS. P.93–96 [in Russian].
- Van Soest R.W.M., De Voogd N.J. 2018. Calcareous sponges of the Western Indian Ocean and Red Sea // Zootaxa. Vol.4426. No.1. P.1–160. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4426.1.1>
- Vosmaer G.C.J. 1887. Klassen und Ordnungen der Spongien (Porifera) // H.G. Bronn (ed.). Die Klassen und Ordnungen des Thierreichs. 2. Leipzig & Heidelberg: C.F. Winter’sche Verlagshandlung. S.1–499.

*Отв. редактор А.В. Ересковский/
Responsible editor A.V. Ereskovsky*