

НЕМЕРТИНЫ ДАЛЬНЕВОСТОЧНЫХ МОРЕЙ РОССИИ¹

© 2020 г. А. В. Чернышев*

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

*e-mail: nemertea1969@gmail.com

Поступила в редакцию 01.11.2019 г.

После доработки 29.01.2020 г.

Принята к публикации 30.01.2020 г.

Приведен обзор видового состава типа Nemertea дальневосточных морей России. Список немертин насчитывает не менее 200 видов из классов Palaeonemertea, Pilidiophora и Hoplonemertea. Многие виды оказались новыми для науки, большинство из них еще не описано. В настоящее время использование генных маркеров часто является единственным методом для разграничения близких видов и их точной идентификации. Хорошо изученная фауна немертин зал. Петра Великого Японского моря (73 вида) стала основой для разноплановых исследований этих беспозвоночных в Национальном научном центре морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН.

Ключевые слова: немертины, Японское море, Охотское море, Берингово море, Курило-Камчатский желоб

DOI: 10.31857/S0134347520030043

Немертины – тип беспозвоночных, насчитывающий более 1300 в основном морских видов (Kajihara et al., 2008), которые относятся к трем классам: Palaeonemertea, Pilidiophora и Hoplonemertea (см.: Alfaya et al., 2019). Исследование немертин дальневосточных морей России началось в 1855 г. с описания *Ophiocephalus auripunctatus* Grube, 1855 (= *Lineus auripunctatus*) из Охотского моря (Grube, 1855). До 1955 г. были описаны только два новых вида немертин из Охотского и Японского морей (Сое, 1926; Uschakov, 1927). Планомерное изучение немертин дальневосточных морей России начала Вера Сергеевна Короткевич (см.: Schwartz, 2010), опубликовавшая несколько важных работ (Короткевич, 1955, 1971, 1977, 1980, 1982). Продолжением стали работы Варвары Игоревны Куликовой (Куликова, Кутишев, 1984; Куликова, 1987а, 1987б, 1988, 1989), проводившей исследования в зал. Восток Японского моря. Автором настоящего обзора получены сведения о видовом составе немертин Японского, Охотского и Берингова морей, а также прилегающих акваторий, включая Курило-Камчатский желоб (список работ см.: Gibson, 1995; Kajihara et al., 2008; Chernyshev, 2014). Наиболее полно изучена северо-западная часть Японского моря, для которой отмечено около 90 видов немертин (Chernyshev, 2014). Для сравнения, у япо-

номорского побережья Японских островов известно всего 24 вида немертин (см.: Kajihara, 2007; Kajihara, Tomioka, 2020). В настоящем обзоре обобщены литературные данные по немертинам дальневосточных морей России, в том числе полученные автором за период с 1985 г. по настоящее время.

Класс Palaeonemertea

Palaeonemertea – базальный класс немертин, большинство представителей которого связано с мягкими грунтами, хотя, например, *Cephalothrix simula* (Iwata, 1952) и *Tubulanus punctatus* (Takakura, 1898) часто встречаются среди известковых водорослей, ризоидов ламинариевых водорослей и корневищ морских трав (Chernyshev, 2014). Существующее деление класса на отряды (Чернышев, 2011) требует пересмотра. В дальневосточных морях найдены представители четырех семейств. Архаичное семейство Carinomidae представлено по меньшей мере тремя видами. Вид *Carinoma sachalinica* (Korotkevitch, 1982) (ранее был выделен в самостоятельный род *Statolitonemertes* Korotkevitch, 1982, однако наличие статоцистов у этого вида нельзя считать доказанным) найден у побережья Сахалина (Короткевич, 1982) и в зал. Петра Великого (Chernyshev, 2014). Два вида рода *Carinoma* Oudemans, 1885 обнаружены у о-ва Симушир (Курильские острова) и в южной части Охотского моря. Виды семейства Carininidae из дальневосточных морей до сих пор не описаны. *Carinina littorea* Korotkevitch, 1982 из зал. Анива

¹ Публикуется в связи с 50-летием Института биологии моря (в настоящее время – НИЦМБ им. А.В. Жирмунского ДВО РАН).

(южный Сахалин), по-видимому, относится к роду *Tubulanus* Renier, 1804; систематическое положение данного вида неясно, так как его внутреннее строение было изучено только на срезах, сделанных безопасной бритвой (Chaban, Chernyshev, 2008). Новый для науки вид рода *Carinina* Hubrecht, 1885 обитает в зал. Петра Великого на глубинах 3–15 м в илу и илистом песке. Еще 5–6 видов Carininidae найдены в Курило-Камчатском желобе на глубинах 4553–9301 м (Chernyshev, Polyakova, 2019).

Семейство Cephalotrichidae представлено видами, обитающими на литорали и в верхней сублиторали, за исключением *Cephalothrix iwatai* Chernyshev, 2013, который является доминирующим видом немертин в Японском море на глубинах 1494–3334 м (Chernyshev, 2013b). Содержащий высокие концентрации тетродотоксина *C. simula* (см.: Vlasenko et al., 2018) обитает у берегов Приморья, южного Сахалина и у Южных Курил. Недавно *C. simula* был обнаружен у берегов Европы (Kajihara, Kuris, 2013), куда он попал, скорее всего, с балластными водами. В зал. Петра Великого и у южного Сахалина встречается также очень близкий симпатрический криптический вид (Network 8 – см.: Chen et al., 2010) (рис. 1а), за которым можно закрепить название описанного из зал. Анива *Cephalothrix mokievskii* (Korotkevitch, 1982). Генетические различия между *C. simula* и *C. mokievskii* небольшие, однако они вполне укладываются в видовые, поскольку *p*-дистанция по фрагменту гена COI между образцами обоих видов из Уссурийского залива (зал. Петра Великого) составляет 5.6% (GU726609 и GU726608 – см.: Chen et al., 2010). На литорали зал. Петра Великого найдены *Cephalothrix filiformis* sensu Iwata, 1954 (в статьях и списках этот вид фигурирует как *Procephalothrix* sp. и *Cephalothrix* cf. *spiralis* Coe, 1930 – см.: Reunov, Klepal, 1997; Chernyshev, 2013a, 2014) и два неописанных интерстициальных вида *Cephalothrix* (*Cephalothrix* sp. 1 и *Cephalothrix* sp. 2 – см.: Chernyshev, Kajihara, 2019). Первый вид на песчано-галечной литорали может образовывать скопления из нескольких десятков особей на 1 м², два других вида найдены лишь несколько раз.

Родовая система семейства Tubulanidae на уровне родов не разработана, поскольку наиболее крупный род *Tubulanus* является парафилетическим (см.: Chernyshev, Polyakova, 2018, 2019). *Tubulanus punctatus* (рис. 1б) – приазиатский низкобореально-субтропический вид, нередкий на мелководье Приморья, южного Сахалина и Южных Курил (Короткевич, 1971; Chernyshev, 2014). Вид *Tubulanus* sp., ранее ошибочно определенный как *Tubulanus ezoensis* Yamaoka, 1940 (см.: Chernyshev, 2013a, 2014), известен по двум находкам в заливах Восток и Посыета (зал. Петра Великого). Для одной из них (*Tubulanus* sp. IZ-45552) получены сиквенсы четырех генных маркеров (Kvist

et al., 2015). Сиквенсы получены еще для пяти неописанных видов *Tubulanus* s.l.: для *Tubulanus* sp. IZ-45559 (Kvist et al., 2015), обнаруженного у охотоморского побережья о-ва Итуруп (глубина 70–400 м), для абиссального вида Tubulanidae 14DS и 43DS, найденного в Курильской котловине Охотского моря и к востоку от прол. Буссоля (Chernyshev, Polyakova, 2018), и для трех ультраабиссальных видов из Курило-Камчатского желоба: Tubulanidae KuramBio2 17, Tubulanidae KuramBio2 77 и Tubulanidae KuramBio2 90 (Chernyshev, Polyakova, 2019). Еще два неидентифицированных вида *Tubulanus* найдены на шельфе Охотского моря. Из трех видов рода *Callinera* Bergendal, 1900, известных из северо-западной части Японского моря, описан только *Callinera kasyanovi* Chernyshev, 2008, обитающий в зал. Петра Великого на глубинах 11–50 м (Chernyshev, 2008). Еще один вид рода *Callinera* (IZ-45635) (рис. 1г) обитает в зал. Петра Великого на глубинах 3–10 м, часто вместе с неописанной тубулянидой *Parahubrechtia* sp. IZ-45559 (рис. 1в) (Kvist et al., 2015). Собранный в Гамовском каньоне (зал. Петра Великого) на глубине около 300 м Tubulanidae sp. IZ-45651 занимает среди тубулянид базальное положение и, по-видимому, относится новому роду (Kvist et al., 2015).

В целом палеонемертины остаются наименее изученной группой немертин, многие их представители внешне очень плохо различимы и лишены специфической окраски, что затрудняет прижизненную идентификацию. В результате исследований илистых грунтов, проведенных нами в сублиторали зал. Петра Великого, выявлено не менее пяти новых видов Tubulanidae с беловатым нежным телом. Возможно, в сходных биотопах Охотского и Берингово морей будут найдены и другие новые виды немертин. Значительное количество неописанных видов, обнаруженных на глубинах свыше 3000 м, указывает на богатую фауну абиссальных и ультраабиссальных палеонемертин.

Класс Pilidiophora

Для большинства представителей класса Pilidiophora характерна личинка пилидий, которая может плавать в планктоне более месяца. Именно это обстоятельство стало причиной того, что среди Pilidiophora немало видов с более широким, чем у представителей класса Palaeonemertea, распространением. Несмотря на это, для дальневосточных морей России до сих пор отсутствуют генетически подтвержденные находки видов класса Pilidiophora, которые встречаются в Атлантическом океане, Арктике, а также широко распространены в субтропических и тропических водах.

В классе два отряда: Hubrechtiformes и Heteronemertea. Вид *Hubrechtella juliae* Chernyshev, 2003 из отряда Hubrechtiformes описан из зал. Петра Великого, где плотность его поселений на глубинах 5–22 м достигала 320 экз/м² (Чернышев,



Рис. 1. Палеонемертины и гетеронемертины дальневосточных морей России. а – *Cephalothrix mokievskii*, зал. Анива (GenBank GU726607); б – *Tubulanus punctatus*, о-в Шикотан; в – *Parahubrechtia* sp., зал. Восток; г – *Callinera* sp., зал. Восток; д – *Micrura* cf. *bella*, Японское море, бух. Спокойная; е – *Nipponomicrura uchidai*, зал. Восток; ж – *Maculaura* sp., зал. Восток; з – “*Valenciiniidae*” gen. sp., зал. Восток; и – *Cerebratulus* ex gr. *marginatus*, зал. Восток; к – *Micrura magna*, о-в Шикотан; л – *Cerebratulus signatus*, зал. Петра Великого, Гамовский каньон. Масштаб: а, б, д–ж, и – 5; в, г – 1; з – 2 мм; к, л – 2 см.

2003б; Chernyshev, 2014). Пилидии этого вида обнаружены у побережья штата Орегон (США) (Maslakova, Hiebert, 2014), что указывает на его широкое распространение в бореальных водах Тихого океана.

Отряд Heteronemertea включает большое семейство Lineidae s.l., а также несколько небольших семейств, отношения между которыми еще предстоит выяснить. В Курильской котловине Охотского моря найдены виды Heteronemertea sp. 2DS и Heteronemertea sp. 5DS, которые, вероятно, являются представителями еще не описанного семейства (Chernyshev, Polyakova, 2018). Семейство Valenciniidae, представленное в дальневосточных морях подсемействами Baseodiscinae и Охуполеллины, содержит крупный род *Baseodiscus* Diesing, 1850, который в дальневосточных морях России представлен видом *Baseodiscus princeps* (Coe, 1901), обитающим здесь на глубинах 15–120 м от зал. Петра Великого до Северных Курил (Chernyshev, 2008). Этот вид – самая крупная гетеронемертина в дальневосточных морях России, достигающая 1 м в длину. В абиссали Охотского моря найден еще один вид из подсемейства Baseodiscinae (Chernyshev, Polyakova, 2018). Абиссальный представитель немертин из подсемейства Охуполеллины *Sonnenemertes cantelli* Chernyshev, Abukawa et Kajihara, 2015 встречается в Курильской котловине Охотского моря и по обе стороны Курило-Камчатского желоба (Chernyshev et al., 2015; Chernyshev, Polyakova, 2018). Судя по фрагментам выделенной из кишечника ДНК, эта немертина питается сипункулидами (Chernyshev, Polyakova, 2018). Неописанный представитель Охуполеллины, по-видимому, из рода *Охуполелла* Bergendal, 1902, обнаружен на глубинах 5–7 м в зал. Восток (зал. Петра Великого).

Среди Lineidae наибольшее число видов входит в состав трех полифилетических родов: *Lineus* Sowerby, 1806; *Micrura* Ehrenberg, 1828 и *Cerebratulus* Renier, 1804. В узком понимании роды *Lineus* и *Micrura* включают виды, которые в дальневосточных морях России пока не найдены. Однако не исключено, что здесь может быть обнаружен широко распространенный *Lineus* (= *Ramphogordius sanguineus* (Rathke, 1799), обитающий в том числе у побережья Китая и Японии (Kang et al., 2015). Один экземпляр, внешне похожий на *L. sanguineus*, был собран на литорали о-ва Кунашир, но из него не удалось выделить ДНК. В Японском море и у Южных Курил обнаружено несколько видов, которые отнесены к роду *Micrura* условно. Прежде всего это виды из “группы *Evelineus*”, образующие общую кладу с видами рода *Evelineus* Cognèa, 1954 (см.: Schwartz, 2009). У побережья Приморья (главным образом к северу от мыса Поворотный) и у о-ва Кунашир встречается вид *Micrura* cf. *bella* (рис. 1д), представленный двумя формами: лилово-коричневой и белой (у обеих форм головной

конец оранжевый). Генетический анализ показал конспецифичность этих форм, но не подтвердил их принадлежность к *Micrura bella* (Stimpson, 1857) из Китая или к близкому виду *M. verrilli* Coe, 1901 с тихоокеанского побережья США. В зал. Петра Великого вид *M. cf. bella* очень редок, здесь его замещает эндемик Японского моря *M. kulikovae* Chernyshev, 1992 (= *M. bella* по: Куликова, Кутишев, 1984) с оранжевой окраской тела. Для *M. kulikovae* описана инвертированная иватовская личинка (inverted Iwata's larva), у которой, в отличие от типичной иватовской личинки, передний конец ювенильного червя направлен в ту же сторону, что и апикальный орган личинки (Chernyshev, 2014). Сходные личинки выявлены у видов рода *Nipponomicrura* Chernyshev, 1995 (см.: Chernyshev, 2014), филогенетически близкого к группе *Evelineus*. В зал. Петра Великого этот род представлен двумя видами: *N. uchidai* (Yamaoka, 1940) (рис. 1е) и неописанным видом *Nipponomicrura* sp. (см.: Chernyshev, 2014). Настоящая иватовская личинка описана у *M. akkeshiensis* Yamaoka, 1940, изредка встречающегося у побережья южного Приморья.

В дальневосточных морях России *Micrura magna* Yamaoka, 1940 (рис. 1к) – один из наиболее крупных представителей семейства Lineidae, длина которого достигает 60 см. Обнаружен в зал. Петра Великого у и Южных Курил; филогенетически близок к субтропическо-тропическому роду *Notospermus* Huschke, 1829 и, возможно, относится к нему. Выделенный из состава *Micrura* род *Maculaura* Hiebert et Maslakova, 2015 представлен комплексом внешне очень похожих видов, из которых *Maculaura aquilonia* Hiebert et Maslakova, 2015 обнаружен на литорали Тауйской губы Охотского моря (Hiebert, Maslakova, 2015). Один экземпляр неописанного вида *Maculaura* sp. найден в зал. Восток (рис. 1ж). На илистых грунтах зал. Петра Великого на глубине 3–6 м обитает неописанная гетеронемертина без боковых головных щелей, фигурирующая в списках как Valenciniidae gen. sp. (рис. 1з) (Chernyshev, 2014). Филогенетический анализ показал, что этот вид близок к роду *Maculaura*, т.е. является линеидой, утратившей головные щели.

Род *Cerebratulus* в дальневосточных морях России представлен не менее чем 7–8 видами. Точно идентифицирован лишь вид *Cerebratulus signatus* Coe, 1905 (рис. 1л), широко распространенный от зал. Петра Великого до Берингова моря на глубинах 15–200 м. Несколько раз фрагменты *C. signatus* находили в желудках камбал (Chernyshev, 2014). Указание об обнаружении *C. communis* Takakura, 1898 на литорали о-ва Парамушир (Takakura, 1933), скорее всего, ошибочно. В сублиторали дальневосточных морей на илистых грунтах на глубинах 6–65 м с плотностью поселений до 64 экз/м² встречаются виды из комплекса

C. ex gr. marginatus (см.: Chernyshev, 2008) (рис. 1и). Генетический анализ показал, что ни один из данных видов не соответствует сиквенсам *C. marginatus* Renier, 1804 и других видов рода *Cerebratulus* из Атлантического океана. Согласно последнему филогенетическому анализу (Chernyshev, Polyakova, 2019), к роду *Cerebratulus* следует отнести *Micrura bathyalis* Chernyshev, 2013, найденную в Японском море на глубинах 2693–3347 м (Chernyshev, 2013b). Еще несколько глубоководных Lineidae обнаружено в Охотском море и Курило-Камчатском желобе, однако их родовая принадлежность остается неясной (Chernyshev, Polyakova, 2018, 2019).

Представители недавно выделенного рода *Kulikovia* Chernyshev, Polyakova, Turanov et Kajihara, 2018 в дальневосточных морях России фактически замещают виды рода *Lineus*. На литорали и небольших глубинах в зал. Петра Великого и у Южных Курил часто встречается *Kulikovia alborostrata* (Takakura, 1898), особенно многочисленная среди ризоидов ламинариевых водорослей. В дальневосточных морях обитают виды-двойники *K. torquata* (Сое, 1901) и *K. manchenkoi* Chernyshev, Polyakova, Turanov et Kajihara, 2018. Первый вид широко распространен от зал. Петра Великого до Командорских островов, встречается на тихоокеанском побережье Северной Америки; второй вид обитает у берегов Приморья, Южных Курил и о-ва Хоккайдо (Chernyshev et al., 2018b). Однако в последние два десятилетия *K. torquata*, ранее известный как коричневая форма *Lineus torquatus*, практически не встречался в зал. Петра Великого; сходная ситуация отмечена и для зал. Аккешы (о-в Хоккайдо) (Chernyshev et al., 2018b). Четвертый вид этого рода *K. montgomeryi* (Сое, 1901) отмечен у Командорских островов (Чернышев, 1997а), но эта находка не подтверждена генетически. Находки данного вида в зал. Петра Великого (Куликова, Кутищев, 1984) относятся к красной форме *K. alborostrata* (см.: Chernyshev et al., 2018b), хотя здесь на глубине 40 м был найден крупный червь, внешне очень похожий на *K. montgomeryi* (см.: Chernyshev, 2008).

Следует особо отметить находки солоноватоводной немертины из рода *Hinumanemertes* Iwata, 1970 в устьях рек Гладкая и Суходол, а также на мелководье зал. Восток, прилегающем к устью реки Литовка. Мы отнесли ее к виду *H. kikuchii* Iwata, 1970 (см.: Чернышев, 2004), известному по единственной находке из солоноватого озера на о-ве Хоккайдо (Iwata, 1970). Пока не ясно, относятся ли особи из Приморья к тому же виду или их следует выделить в самостоятельный вид. Необычная находка была сделана В.И. Куликовой в заливах Посьета и Восток в 1980-х гг.: в друзьях *Modiolus kurilensis* были собраны немертины, которые были определены как *Lineus bicolor* Verrill, 1892 (см.: Куликова, Кутищев, 1984). Однако по

описанию и рисункам живых особей (Куликова, 1987в) данный вид очень похож на *Lineus bilineatus* sensu Iwata, 1954 (см.: Kajihara, 2017, fig. 16.3F). В дальнейшем этот вид в российских водах не находили, и его систематическое положение остается неясным.

Остается неясным и систематическое положение гетеронемертины *Micrurimorpha rhynchocoelomaperta* Korotkevitch, 1980, описанной по одному экземпляру из зал. Анива. У голотипа ринхоцель открывается в кишечник двумя отверстиями, с задним отверстием также соединяются кровеносные сосуды (Короткевич, 1980). По моему мнению, оба отверстия образовались в результате травмы и последующей неполной регенерации. Тем не менее внутреннее строение этого вида описано достаточно подробно и по совокупности других признаков он отличается от известных немертин данного региона.

В последние годы американские специалисты показали, что баркодинг пилидиев может выявить скрытое видовое разнообразие гетеронемертин (Hiebert et al., 2013; Hiebert, Maslakova, 2014). В планктоне зал. Петра Великого нередки личинки из группы *pididium recurvatum* (Чернышев, 2001), которых предложено называть *pididium prorecurvatum* (Чернышев и др., 2013). Анализ генных маркеров показал, что сходные пилидии из тихоокеанских вод США принадлежат к двум неописанным видам аберрантного рода *Riserius* Norenburg, 1993 (см.: Hiebert et al., 2013), а *pididium prorecurvatum* из зал. Восток (зал. Петра Великого) принадлежит к другому неизвестному виду *Riserius* (*Riserius* sp. 3 TCH-2015 isolate Vostok E5D1, GenBank NCBI – Hiebert, Maslakova, неопубликованные данные). Взрослых *Riserius* в дальневосточных морях не находили. Среди пилидиев из зал. Восток, переданных нами Dr. T. Hiebert для генетического анализа, был образец *Heteronemertea* gen. sp. 20 TCH-2015 isolate Vostok E5D4 (GenBank NCBI – Hiebert, Maslakova, неопубликованные данные), который оказался личинкой *Dendrorhynchus* cf. *zhanjiangensis* Yin and Zeng, 1984. Род *Dendrorhynchus* Yin et Zeng, 1985 принадлежит к гетеронемертинам с разветвленным хоботом, которые ранее не отмечались в российских водах. Обитает эта немертина в российских водах или же пилидий занесен из южной части Японского моря, пока неизвестно.

Класс Noplomemertea

Отряд Polystilifera

Вооруженные немертины (Noplomemertea) отряда Polystilifera представлены донными (Reptantia) и пелагическими (Pelagica) формами, которые часто рассматривают как отдельные подотряды. Недавний филогенетический анализ показал парафилию Reptantia, поэтому такое деление следует считать искусственным (Chernyshev, Polyakova,

2019). Тем не менее донные и пелагические *Polyspilifera* имеют значительные морфологические и экологические различия и всегда рассматриваются раздельно.

Пелагические немертины — обитатели батипелагиали. В монографии Короткевич (1955) для дальневосточных морей приведено 16 видов *Pelagica*, 9 из них принадлежат к семейству *Armaueriidae*, к которому позже был добавлен еще один вид (Чернышев, 1992). Можно предположить, что большинство этих видов не являются валидными, а предложенная родовая систематика *Armaueriidae* (Чернышев, 1992) слишком дробная. Так, некоторые специфические признаки *Mesarmauria acoeca* Korotkevitch, 1955 из Берингова моря, на основании которых вид был выделен в монотипический род *Xenarmaueria* (Чернышев, 1992), скорее всего, являются результатом фиксации и последующей “жесткой” заливки в парафин. Два вида из семейства *Pelagonemertidae* — *Pelagonemertes laticauda* Korotkevitch, 1955 и *P. excisa* Korotkevitch, 1955, очевидно, являются младшими синонимами *P. oviporus* Korotkevitch, 1955 (см.: Chernyshev, Chaban, 2005). Однако ревизия пелагических немертин затруднена тем, что они редко встречаются в глубоководных планктонных пробах, а многие виды описаны по 1–2 экземплярам. *Nectonemertes* cf. *mirabilis* Verrill, 1892 — обычный вид в Охотском море и в районе Курило-Камчатского желоба, для которого пока не ясно, какое из двух видовых названий следует использовать: *N. mirabilis* или *N. pelagica* Cravens et Heath, 1906 (см.: Chernyshev, Polyakova, 2018).

До наших исследований представители группы *Reptantia* в дальневосточных морях России не были известны. Недавно описанная как рептантная немертина *Uniporus alisae* Chernyshev et Polyakova, 2018 из абиссали Охотского моря оказалась видом другой группы вооруженных немертин — подотряда *Cratenemertea* (Chernyshev, Polyakova, 2018). В настоящее время в дальневосточных морях России выявлено 6 видов безглазых *Reptantia*, которые еще не описаны, причем все виды должны быть отнесены к новым родам и, по-видимому, семействам. Три из них обнаружены в ультраабиссали Курило-Камчатского желоба; филогенетический анализ показал их близость к пелагическим немертинам (Chernyshev, Polyakova, 2019). К этим трем видам близка *Reptantia* IZ-45643 (Kvist et al., 2015); несколько особей, относящиеся к данному виду, собраны у о-ва Симушир на глубинах 220–550 м. Один вид (*Reptantia* SokhoBio 1-9) найден в абиссали Курильской котловины Охотского моря (Chernyshev, Polyakova, 2018). Наконец, в 2019 г. у восточного побережья о-ва Сахалин на глубине 261–282 м собрана еще одна неизвестная *Reptantia*.

Отряд *Monostilifera*

Monostilifera — самый большой по числу описанных видов отряд немертин, который в дальневосточных морях России представлен не менее чем 100 видами. Отряд делят на подотряды *Cratenemertea* и *Eumonostilifera*. Система отряда нуждается в ревизии, поэтому мы не будем рассматривать таксоны ранга семейств.

Как отмечено выше, к *Cratenemertea* недавно отнесен рептантный род *Uniporus* Brinkmann, 1914–1915, один из видов которого — *U. alisae* Chernyshev et Polyakova, 2018, описан из абиссали Курильской котловины Охотского моря (Chernyshev, Polyakova, 2018). К этому роду филогенетически близок неописанный вид *Cratenemertea* sp. MCZ IZ 45644 (Kvist et al., 2015) из прибрежных вод о-ва Итуруп, собранный на глубинах 70–213 м. Плавающая ювенильная особь длиной 6–7 мм, принадлежащая к этому виду, обнаружена в планктоне (горизонт от 250 м до поверхности) в районе Курило-Камчатского желоба на значительном удалении от ближайших Курильских островов (Chernyshev, Polyakova, 2019). Это указывает на возможность широкого расселения некоторых гоппонемертин за счет плавающих ювенильных стадий, которые, судя по размерам, могут находиться в планктоне до месяца.

Остальные *Cratenemertea* из дальневосточных морей России могут быть отнесены к роду *Nipponnemertes* Friedrich, 1968, однако для этого названия изначально не был обозначен типовой вид (Friedrich, 1968) и вопрос о том, кто является автором данного рода, остается открытым. Другое родовое название, *Collarenemertes* Chernyshev, 1993, предложенное для *Amphiporus bimaculatus* Сое, 1905 (см.: Чернышев, 1993а), по непонятным причинам стало рассматриваться в качестве монотипического таксона с типовым видом *C. bimaculata* Chernyshev, 1993, который был сведен в младшие синонимы к несуществующему *Nipponnemertes bimaculata* Iwata, 1954 (см.: Norenburg et al., 2019). Наши предварительные исследования показали, что “*Amphiporus*” *bimaculatus* Сое, 1905 из побережья США и *C. bimaculata* sensu Chernyshev, 1993 из зал. Петра Великого — два генетически близких вида, и для последнего необходимо новое название. Кроме Японского моря *C. bimaculata* sensu Chernyshev, 1993 обитает на Южных Курилах. Находка *C. bimaculata* на Командорских островах (Чернышев, 1997а) может быть другим видом. В зал. Петра Великого на глубинах 15–62 м встречается *N. arenaria* (Uschakov, 1927) с плотностью поселений до 16 экз/м² (Chernyshev, 2008). Этот вид также обнаружен у Южных Курил. Не менее пяти неописанных видов *Nipponnemertes* s.l. из дальневосточных морей России обитают преимущественно в сублиторали, однако в Беринго-

вом море в районе вулкана Пийпа один из видов найден на глубине 600 м.

Подотряд Eumonostilifera объединяет формы с разнообразными экологическими особенностями, встречающиеся в разных прибрежных фитоценозах; особо многочисленны виды из родов *Tetrastemma* Ehrenberg, 1828 и *Oerstedia* Quatrefages, 1846. Род *Tetrastemma*, вероятно, самый большой по числу видов немертин в дальневосточных морях России, объединяющий не менее 15 видов. Из зал. Петра Великого описано 6 новых видов тетрастемм (Куликова, 1987а; Чернышев, 1998в; Chernyshev, 2003), среди которых наиболее распространены *T. pseudocoronatum* Chernyshev, 1998, встречающийся также у Южных Курил, о-ва Хоккайдо и в Желтом море. В зал. Петра Великого численность еще одного обычного вида — *T. phaeobasisae* Kulikova, 1987 — особенно высока на морских травах *Zostera* и *Phyllospadix*. К роду *Tetrastemma* близок (скорее всего, является его синонимом) род *Quasitetrastemma* Chernyshev, 2004, который в дальневосточных морях представлен тремя описанными и 3–4 неописанными видами. В зал. Петра Великого часто встречаются *Q. nigrifrons* (Coe, 1904) и *Q. stimpsoni* (Chernyshev, 1992), особенно многочисленные среди ризоидов ламинариевых водорослей. Самостоятельность этих двух видов была показана аллозимным методом (Zaslavskaya et al., 2010), но до сих пор не нашла подтверждения на уровне генных маркеров. Выделенный из *Tetrastemma* род *Protetrastemma* Chernyshev, 2004 включает только вид *P. viridis* (Kulikova, 1989), найденный в заливах Восток и Посыета (зал. Петра Великого) в сообществах *Zostera marina* и *Phyllospadix* spp. (Куликова, 1989). Однако последний раз этот вид был найден здесь в 2008 г. (Chernyshev, 2014).

Представители рода *Oerstedia*, отличающиеся меньшей подвижностью, чем таковые рода *Tetrastemma*, часто прикрепляются к субстрату при помощи слизистого чехла и особенно многочисленны на красных водорослях. Значительная вариабельность некоторых видов рода *Oerstedia* и наличие криптических видов затрудняют таксономическую ревизию данного рода. В.И. Куликова описала из зал. Петра Великого *O. oculata* (Kulikova, 1987) (рис. 1а) и *O. phoresiae* (Kulikova, 1987) (рис. 1б), которые различаются незначительными деталями окраски (Куликова, 1987б). Позже были описаны еще два вида — *O. zebra* (Chernyshev, 1993) и *O. valentinae* (Chernyshev, 1993) (Чернышев, 1993б). Аллозимный и молекулярно-генетический анализы подтвердили самостоятельность *O. oculata* и *O. phoresiae* (рис. 2а, 2б), но показали, что *O. zebra* и *O. valentinae* являются цветовыми формами *O. oculata* (Zaslavskaya, Chernyshev, 2008; Ахматова и др., 2012). Генетический анализ видов *Oerstedia* из дальневосточных морей с использованием консервативного генного маркера 28S

рРНК (Ахматова и др., 2012) привел к ошибочным выводам о конспецифичности *O. oculata* и *O. polyorbis* Iwata, 1954, обитающего у берегов Южных Курил и о-ва Хоккайдо. Анализ с использованием менее консервативных генных маркеров (COI и 16S) показал самостоятельность обоих видов. Выполненные нами генетические исследования подтвердили обнаружение *O. phoresiae* на литорали о-ва Чеджудо (Республика Корея), поэтому данный вид можно считать субтропическо-низкобореальным. По нашим сведениям в дальневосточных морях России обитает не менее восьми видов *Oerstedia*.

Виды рода *Antarctonemertes* Friedrich, 1955 внешне очень похожи на представителей рода *Tetrastemma*, но филогенетически близки к таковым *Oerstedia*. У берегов Приморья и Южных Курил на морских травах и водорослях обитает *A. delutibasisae* (Kulikova, 1987), младшим синонимом которого является *A. varvarae* Chernyshev, 1999. На Средних и Северных Курилах обычен другой вид — *A. papilliformis* (Korotkevitch, 1977) (рис. 2в); здесь же встречается неописанный вид рода *Antarctonemertes*. Филогенетический анализ показал, что виды рода *Antarctonemertes* из северной Пацифики, выделенные в отдельный подрод *Kurilonemertes* Chernyshev, 1993 (см.: Чернышев, 1999), не образуют единую кладу с *Antarctonemertes* из Антарктики, что позволяет повысить ранг *Kurilonemertes* до рода. Род *Pseudotetrastemma* Sun, 1993 при внешнем сходстве с *Tetrastemma* филогенетически также близок к *Oerstedia*. Единственный описанный вид *P. qingdaoensis* Sun, 1993 обитает в Желтом море (Sun, 1993); морфологически близкий вид обнаружен в зал. Петра Великого (рис. 2г), где изредка встречается на нижней стороне камней и среди ризоидов ламинариевых.

Род *Amphiporus* Ehrenberg, 1831 в дальневосточных морях России представлен 7–8 описанными видами (Короткевич, 1977; Чернышев, 1998б), однако филогенетический анализ последних лет показал, что в кладу *Amphiporus* попадают также виды из родов *Tortus* Korotkevitch, 1971; *Paranemertes* Coe, 1901 и *Neesia* Girard, 1893 (см.: Chernyshev, Polyakova, 2019), поэтому не исключено, что в дальнейшем объем рода будет расширен. У побережья Приморья и Южных Курил обычен вид, ранее приводимый в списках как *A. imparispinosus* Griffin, 1898 (см.: Chernyshev, 2013а, 2014), однако генетический анализ показал его самостоятельность. На литорали и в sublиторали Средних и Северных Курил, Берингова моря и северной части Охотского моря нередок холодноводный *A. angulatus* (Müller, 1774). На каменистой литорали дальневосточных морей России наиболее обычны *Paranemertes peregrina* Coe, 1901 и виды рода *Tortus*. Количество видов *Tortus* определить сложно: в списке немертин дальневосточных морей России приведено 4–5 описанных видов (Ко-



Рис. 2. Гоплонемертины дальневосточных морей России. а – *Oerstedtia oculata*, зал. Восток; б – *Oerstedtia phoresiae*, зал. Восток; в – *Antarctonemertes papilliformis*, о-в Симушир; г – *Pseudotetrastemma* sp., Уссурийский залив; д – *Nemertellina* cf. *yamaokai*, зал. Восток; е – *Eumonostilifera* gen. sp. 2 (базис стилета), зал. Петра Великого; ж – *Ototyphlonemertes valentinae* с вооружением, Уссурийский залив; з – *Annulonemertes* sp. с вооружением, зал. Петра Великого; и – *Malacobdella japonica*, зал. Анива; к – *Cryptonemertes* cf. *actinophila*, Охотское море. Масштаб: а–д, к – 1; е, з – 0.1; ж – 0.5; и – 5 мм.

роткевич, 1977; Чернышев, 1997б; Chernyshev, 2013а), однако их может быть меньше. На литорали южного Приморья *T. tokmakovae* Chernyshev, 1991 образует скопления плотностью до 400 экз/м², питаясь амфиподами (Чернышев, 2000). В высокобореальных широтах *P. peregrina* также образует скопления на литорали. Еще в 1980-х годах этот вид не был редким и в зал. Петра Великого, но с середины 1990-х годов здесь не встречается (Chernyshev, 2014), хотя обитает севернее мыса Поворотный. В Авачинском заливе в другах *Mytilus trossulus* вместе с *P. peregrina* встречается еще

один вид этого рода – *P. pallida* Сое, 1901 (см.: Чернышев, 1997а).

Род *Zygonemertes* Montgomery, 1897 в дальневосточных морях России представлен 6–7 видами, 4 из которых идентифицированы до вида. Все они обитают на литорали и в верхней sublitorали, главным образом под камнями, среди водорослей и морских трав. Наличие дополнительного нерва в боковых нервных стволах позволило отнести *Zygonemertes callainus* Korotkivitsch, 1977 к роду *Quequenina* Maretto, 1974 (см.: Чернышев, 1997б; Chernyshev, 2013а), однако этот род, вероятно, яв-

ляется младшим синонимом рода *Zygonemertes*. Род *Emplectonema* Stimpson, 1857 является сборным: виды *E. buergeri* Сое, 1901 и *E. rubea* Korotkevitch, 1977 необходимо перевести в род *Neesia*, а в роде *Emplectonema* s. str. следует оставить только *E. gracile* (Johnston, 1837) и близкие виды. В дальневосточных морях России обитает *E. viride* Stimpson, 1857 (см.: Sun et al., 2014). Род *Neoemplectonema* Korotkevitch, 1977 содержал два вида, описанных с литорали о-ва Парамушир (Короткевич, 1977), однако исследование типового материала показало, что *N. strabo* Korotkevitch, 1977 и *Tortus paramusirensis* Korotkevitch, 1977 являются младшими синонимами *N. campanoides* Korotkevitch, 1977 (см.: Chernyshev, 2013a). В зал. Восток в другах митилид обнаружен вид из рода *Nemertellina* Friedrich, 1935, чрезвычайно похожий на *N. yamaokai* Kajihara, Gibson et Mawatari, 2000 (см.: Чернышев, Тюрин, 2014) (рис. 2д), но для точной идентификации необходим анализ ДНК.

Тепловодный род *Poseidonemertes* Kirsteuer, 1967 в дальневосточных морях представлен видом *P. maslakovae* Chernyshev, 2002 из зал. Петра Великого (Чернышев, 2002). Неидентифицированные виды, похожие на *Poseidonemertes* (*Poseidonemertidae* — см.: Чернышев, 2005), были собраны в Японском и Охотском морях. Для вида из прибрежных вод о-ва Итуруп под названием “*Poseidonemertidae* 2011” было показано, что он не находится в близком родстве с *Poseidonemertes* (Krämer, von Döhren, 2015).

Монофилетическая группа видов, объединенная в семейство *Sacconemertidae*, в дальневосточных морях представлена по меньшей мере тремя родами: *Sacconemertopsis* Iwata, 1970; *Arctonemertes* Friedrich, 1957 и *Gurjanovella* Uschakov, 1926. *Sacconemertopsis belogurovi* Chernyshev, 1991 — единственная на Дальнем Востоке России солонатоводная гоплонемертина, обитающая в приустьевых участках и эстуариях рек, впадающих в зал. Петра Великого (Чернышев, 2004). В зал. Петра Великого на глубинах 16–54 м обитает *Arctonemertes ussuriensis* Chernyshev, 1998; не исключено, что этот вид в дальнейшем будет перемещен в род *Gurjanovella*. Свободноплавающая ювенильная особь *Gurjanovella* sp. обнаружена в планктоне Охотского моря (Chernyshev, Polyakova, 2018). Род *Gurjanovella* долгое время был известен только в Арктике, но недавно *G. littoralis* Uschakov, 1926 была найдена в зал. Аккеси (Хоккайдо) (Hookabe, Kajihara, 2020).

Особый интерес представляют интерстициальные гоплонемертины, представленные в дальневосточных морях родами *Ototyphlonemertes* Diesing, 1863 и *Annulonemertes* Berg, 1985. На каменисто-песчаной литорали зал. Петра Великого обитают по меньшей мере 4 вида *Ototyphlonemertes*, 3 из которых описаны как новые для науки

(Чернышев, 1993в, 1998а, 2003а). Виды *O. martynovi* Chernyshev, 1993 и *O. nikolaii* Chernyshev, 1998 найдены также у побережья Японии (см.: Kajihara, 2017), а вид *O. vatentinae* Chernyshev, 2003 (рис. 2ж) известен только из типового местонахождения. В зал. Восток в песке были обнаружены многочисленные личинки, возможно, принадлежавшие пятому виду *Ototyphlonemertes*, однако для окончательных выводов необходимы генетические исследования. *Annulonemertes* — род ложносегментированных немертин с одним описанным видом; три неописанных вида известны из арктических морей и тихоокеанского побережья США (см.: Чернышев, Миничев, 2004). Еще два неописанных вида обнаружены в дальневосточных морях России: один вид найден в зал. Петра Великого на глубине 60 м (рис. 2з), другой — в северной части Охотского моря на глубине 293 м.

В дальневосточных морях России обитает несколько видов симбиотических немертин. Представители рода *Malacobdella* Blainville, 1827 живут в двустворчатых моллюсках: *M. grossa* (Müller, 1776) найдена в зал. Петра Великого в *Mya uzensis* Nomura et Zinbo, 1937 (см.: Magarlamov, Chernyshev, 2010), а *M. japonica* Takakura, 1897 (рис. 2и) — в зал. Анива и у о-ва Кунашир в *Spisula sachalinensis* (Schrenck, 1862) (см.: Стекова, 2004). Находка *M. grossa* на значительном удалении от основного ареала (северная часть Атлантики и Арктика) подтверждена анализом ДНК. Представители рода *Asteronemertes* Chernyshev, 1991 найдены только в Японском и Охотском морях в амбулакральных бороздах морских звезд из семейств *Solasteridae* и *Pterasteridae* (Chernyshev, 2014). В более новых сборах они обнаружены ассоциированными с представителями других семейств морских звезд. Генетический анализ покажет, принадлежат эти находки одному или нескольким видам. Немертины-симбионты десятиногих раков в дальневосточных морях обнаружены в зал. Петра Великого: *Carcinonemertes* sp. на *Hemigrapsus takanoi* Asakura et Watanabe, 2005 (см.: Chernyshev, 2014), а также в Охотском море: *Ovicides paralithodis* Kajihara et Kuris, 2013 на *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (см.: Kajihara, Kuris, 2013). С активными ассоциированы ультраабиссальный *Galathenemertes giribeti* Chernyshev et Polyakova, 2019, найденный в Курило-Камчатском желобе в трубках *Galatheaenum* sp. (см.: Chernyshev, Polyakova, 2019), и *Cryptonemertes* cf. *actinophila* (Bürger, 1904) (рис. 2к), обнаруженный в северо-западной части Охотского моря на глубине 50 м под прикрепительным диском неизвестной актинии. Наконец, в Охотском море в перибранхиальной полости хищных асцидий из рода *Culeolus* обнаружено два вида немертин, которые ранее приводились как *Gononemertes* sp. (см.: Chernyshev, Polyakova, 2018, 2019), однако молекулярно-генетический анализ не подтвердил их родство с

G. parasita Bergendal, 1900 – типовым видом рода *Gononemertes* Bergendal, 1900.

В последние годы началось активное исследование абиссальных и ультраабиссальных гоппонемертин. Кроме симбиотических видов, о которых говорилось выше, из Курило-Камчатского желоба были описаны *Nemertovema norenburgi* Chernyshev et Polyakova, 2019 и *Proamphiporus crandalli* Chernyshev et Polyakova, 2019. Второй вид рода *Nemertovema* Chernyshev et Polyakova, 2018 – *N. hadalis* Chernyshev et Polyakova, 2018, описанный из Пуэрториканского желоба, генетически очень близок к *N. norenburgi*: *p*-дистанции по COI между данными видами составляют всего 8.1–8.7% (Chernyshev, Polyakova, 2019). Это может указывать на тесные связи глубоководной фауны немертин Тихого и Атлантического океанов. *P. crandalli* генетически близок к *Proamphiporus rectangularis* (см.: Strand et al., 2014) из прибрежных вод Норвегии, и это первый доказанный случай близкого родства абиссальных и сублиторальных немертин.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В списке немертин дальневосточных морей России приведено 172 вида (Chernyshev, 2013a), что позволяет говорить об этом регионе, как об одном из наиболее изученных в Тихом океане. С учетом опубликованных после 2014 г. работ и неопубликованных данных количество видов немертин составляет около 200 видов. Хорошо изучена северо-западная часть Японского моря, а именно зал. Петра Великого, где обнаружено 73 вида немертин (Chernyshev, 2014). Наименее изученными остаются Берингово море и континентальное побережье Охотского моря, для которых имеются лишь фрагментарные данные. В последние 6 лет получены богатые материалы по глубоководной фауне немертин дальневосточных морей и прилегающих акваторий, однако интервал глубин 300–1500 м еще недостаточно изучен. Следует отметить, что значительное количество видов немертин известно по 1–2 находкам, часто фиксированным в формалине, что делает их недоступными для генетических исследований. Так, в Амурском заливе зал. Петра Великого лишь однажды был собран фрагмент гоппонемертины (*Eumonostilifera* gen. sp. 2, см.: Chernyshev, 2013b), вооружение которой имеет крупный базис (рис. 2e), характерный для некоторых видов семейства *Prosorhochmidae*. Подобных находок много, и они указывают на то, что реальное видовое разнообразие немертин значительно выше даже в тех регионах, которые считаются хорошо изученными. Нельзя не учитывать и изменения, происходящие в фауне немертин таких акваторий, как зал. Петра Великого. Только этим можно объяснить отсутствие здесь (несмотря на тща-

тельные поиски) обычных в 1980-х гг. видов *Kulikovia torquata*, *Paranemertes peregrina* и *Protetrasstemma viride*. Даже *Cephalothrix simula* в последние 5 лет встречается здесь намного реже, чем в 2005–2010 гг. Очевидно, что имеются и редкие виды, которые до сих пор не попали в поле зрения систематиков.

Многочисленные таксономические и фаунистические исследования немертин зал. Петра Великого послужили толчком для экологических, генетических, морфологических, эмбриологических, микробиологических и биохимических исследований этих червей на базе Национального научного центра морской биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН. Получены наиболее полные данные о распределении немертин в донных биоценозах зал. Петра Великого (Куликова, 1988; Chernyshev, 2014). Активно ведутся исследования микробиома немертин, позволившие выделить штаммы, продуцирующие тетродотоксин (Magarlamov et al., 2014; Мельникова и др., 2017; Melnikova et al., 2019). *Qusitetrasstemma stimpsoni* стала первой вооруженной немертиной, у которой описаны личиночный нейрогенез (Чернышев, Магарламов, 2010) и строение апикального органа (Magarlamov et al., 2020). Опубликовано несколько работ по ультрамикроскопии хобота (Magarlamov, Chernyshev, 2010; Chernyshev et al., 2013; Magarlamov et al., 2018) и иммуноцитохимии (Чернышев, Коцюба, 2014; Chernyshev et al., 2018a) немертин из зал. Петра Великого. Материал из Японского моря стал основой для сравнительно-морфологического анализа типа *Nemertea* (Chernyshev, 2010, 2015; Чернышев, 2011; Chernyshev, Kajihara, 2019). В рамках настоящего обзора невозможно уделить внимание всем работам по немертинам, опубликованным сотрудниками ННЦМБ. В ближайшее время предполагается опубликовать статьи по метагеному нескольких видов немертин, сравнительной морфологии псевдокнид и сенсорных структур хобота, а также продолжить таксономические исследования немертин дальневосточных морей России.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Настоящий обзор подготовлен при финансовой поддержке гранта РФФИ № 18-04-00704.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность коллегам за совместное исследование немертин дальневосточных морей России, а также за предоставленный мне собранный ими материал. Особенно признателен сотрудникам ННЦМБ ДВО РАН Т.Ю. Магарламову, А.С. Майоровой и Н.Е. Поляковой.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Ахматова А.Ф., Чернышев А.В., Заславская Н. И. Видовой состав немертин рода *Oerstedia* (Nemertea: Noplonemertea) в дальневосточных морях России // Биол. моря. 2012. Т. 38. № 6. С. 454–461.
- Короткевич В.С. Пелагические немертину дальневосточных морей СССР. Определитель по фауне СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 1955. № 58. 131 с.
- Короткевич В.С. К экологии и систематике немертин залива Посыет Японского моря // Исслед. фауны морей. 1971. Т. 8. С. 29–41.
- Короткевич В.С. Немертину прибрежных вод Курильских островов // Фауна прибрежных зон Курильских островов. М.: Наука. 1977. С. 49–124.
- Короткевич В.С. О новом роде и виде Lineidae (Nemertini) и происхождении хоботной и кровеносной систем немертин // Исслед. фауны морей. 1980. Т. 33. С. 29–41.
- Короткевич В.С. Новые и редкие виды немертин (Nemertini) с южного шельфа острова Сахалин // Исслед. фауны морей. 1982. Т. 37. С. 12–26.
- Куликова В.И. Морфология двух новых видов рода *Tetrastemma* (Nemertini, Noplonemertini) из залива Восток Японского моря // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1987а. Вып. 3. С. 388–397.
- Куликова В.И. Новые виды рода *Oerstediella* (Nemertini, Noplonemertini) из залива Восток Японского моря // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1987б. Вып. 6. С. 828–836.
- Куликова В.И. Немертину Японского моря: Дис. ... канд. биол. наук. Москва. 1987в. 132 с.
- Куликова В.И. Распределение немертин в агрегациях двустворчатых моллюсков // Докл. АН СССР. 1988. Т. 302. № 4. С. 1013–1016.
- Куликова В.И. Новый вид рода *Tetrastemma* (Nemertini, Noplonemertini) из Японского моря // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1989. Вып. 4. С. 628–631.
- Куликова В.И., Кутищев А.А. Немертину друз митилид залива Восток Японского моря // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1984. Вып. 4. С. 615–620.
- Мельникова Д.И., Беленева И.А., Тюнин А.П., Магарламов Т.Ю. Таксономический состав, характеристика и нейротоксическая активность микрофлоры, ассоциированной с немертину из Японского моря // Биол. моря. 2017. Т. 43. № 5. С. 349–357.
- Стексова В.В. Инвазия двустворчатого моллюска *Spirula sachalinensis* в зал. Анива о. Сахалин немертину *Malacobdella japonica* (Takakura, 1897) // Тр. СахНИРО. 2004. Т. 6. С. 297–300.
- Чернышев А.В. Систематика и происхождение пелагических немертин семейства Armaueriidae (Nemertini, Polystilifera) // Вестн. зоологии. 1992. № 2. С. 3–10.
- Чернышев А.В. Новые сведения о систематике немертин семейства Cratenemertidae (Ecnopla, Monostilifera) // Вестн. зоологии. 1993а. № 1. С. 72–75.
- Чернышев А.В. Обзор родов немертин, близких к *Oerstedia* (Monostilifera, Tetrastemmatidae) с описанием четырех новых видов // Зоол. журн. 1993б. Т. 72. № 3. С. 11–20.
- Чернышев А.В. *Ototyphlonemertes martynovi* sp. n. (Ecnopla, Ototyphlonemertidae) – новая интерстициальная немертину из Японского моря // Зоол. журн. 1993в. Т. 72. № 7. С. 5–8.
- Чернышев А.В. Предварительные данные о немертину прибрежных вод Командорских островов // Донная флора и фауна шельфа Командорских островов. Владивосток: Дальнаука. 1997а. С. 109–116.
- Чернышев А.В. Phylum Nemertini // Кусакин О.Г., Иванова М.Б., Цурпало А.П. и др. Список видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России. Владивосток: Дальнаука. 1997б. С. 67–69.
- Чернышев А.В. Новые данные об интерстициальных немертину семейства Ototyphlonemertidae (Ecnopla, Monostilifera) Японского моря // Зоол. журн. 1998а. Т. 77. № 3. С. 266–269.
- Чернышев А.В. Новые моностилиферные немертину (Ecnopla, Monostilifera) из Японского моря // Зоол. журн. 1998б. Т. 77. № 4. С. 397–403.
- Чернышев А.В. Немертину рода *Tetrastemma* (Ecnopla, Monostilifera) дальневосточных морей России // Зоол. журн. 1998в. Т. 77. № 9. С. 995–1002.
- Чернышев А.В. Немертину рода *Antarctonemertes* (Ecnopla, Monostilifera) // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 8. С. 939–948.
- Чернышев А.В. Питание и пищевое поведение немертин *Tortus tokmakovae* // Биол. моря. 2000. Т. 26. № 2. С. 118–121.
- Чернышев А.В. Личинки невооруженных немертин в заливе Петра Великого // Биол. моря. 2001. Т. 27. № 1. С. 67–70.
- Чернышев А.В. Описание нового вида рода *Poseidonemertes* (Nemertea, Monostilifera) с обоснованием семейства Poseidonemertidae // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 8. С. 909–916.
- Чернышев А.В. *Ototyphlonemertes valentinae* sp. n. (Ecnopla, Ototyphlonemertidae) – интерстициальная немертину из Японского моря // Зоол. журн. 2003а. Т. 82(7). С. 868–871.
- Чернышев А.В. Новый вид рода *Hubrechtella* (Nemertea, Aenopla) из Японского моря и обоснование семейства Hubrechtellidae // Биол. моря. 2003б. Т. 29. № 5. С. 368–370.
- Чернышев А.В. Немертину (Nemertea) // Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 6. Моллюски, полихеты, немертину. СПб.: Наука. 2004. С. 507–513.
- Чернышев А.В. Система семейств вооруженных немертин отряда Eumonostilifera (Nemertea: Ecnopla) // Биол. моря. 2005. Т. 31. № 3. С. 159–165.

- Чернышев А.В. Сравнительная морфология, систематика и филогения немертин. Владивосток: Дальнаука. 2011. 309 с.
- Чернышев А.В., Астахова А.А., Даутов С.Ш., Юшин В.В. Строение апикального органа и прилегающего эпителия у *pilidium prorecurvatum* — пелагической личинки неизвестной гетеронемертины (Nemertea) // Биол. моря. 2013. Т. 39. № 2. С. 106–114.
- Чернышев А.В., Коцюба Е.П. Цистатионин β-синтаза и цистатионин γ-лиаза в тканях немертины *Cerebratulus marginatus* Renier, 1804 (Nemertea) // Биол. моря. 2014. Т. 40. № 1. С. 57–62.
- Чернышев А.В., Магарламов Т.Ю. Первые данные о нервной системе личинок вооруженных немертин (Nemertea, Hoplonemertea) // Докл. АН. 2010. Т. 430. Т. 4. С. 571–573.
- Чернышев А.В., Миничев Ю.С. Первая находка сегментированных немертин рода *Annulonemertes* (Nemertea, Enopla) в Арктике // Биол. моря. 2004. Т. 30. № 2. С. 152–153.
- Чернышев А.В., Тюрин С.А. Немертины (Nemertea) залива Восток Японского моря // Биота и среда заповедников Дальнего Востока. 2014. № 1. С. 49–52.
- Alfaya J.E., Fernández-Álvarez F.A., Andersson H.S. et al. Nemertean taxonomy—Implementing changes in the higher ranks, dismissing Anopla and Enopla // Zool. Scr. 2019. V. 48. № 1. P. 118–119.
- Chaban E.M., Chernyshev A.V. Type specimens of benthic nemerteans (Nemertea, Enopla) in the Zoological Institute (St. Petersburg) // Zoosyst. Ross. 2008. V. 17. № 2. P. 53–60.
- Chen H., Strand M., Norenburg J.L. et al. Statistical parsimony networks and species assemblages in cephalotrichid nemerteans (Nemertea) // PLoS One. 2010. V. 5. № 9. e12885.
- Chernyshev A.V. A new species of *Tetrastemma* from the Sea of Japan and redescription of *Tetrastemma laminariae* Uschakov, 1928 (Nemertea: Tetrastemmatidae) // Zoosyst. Ross. 2003. V. 12. № 1. P. 19–22.
- Chernyshev A.V. Fauna of nemerteans of Amursky Bay and the adjacent areas // Ecological studies and state of the ecosystem of Amursky Bay and estuarine zone of the Razdolnaya river. Vladivostok: Dal'nauka. 2008. P. 267–278.
- Chernyshev A.V. Confocal laser scanning microscopy analysis of the phalloidin-labelled musculature in nemerteans // J. Nat. Hist. 2010. V. 44. P. 2287–2302.
- Chernyshev A.V. Phylum Nemertea. Check-list of species of free-living invertebrates of the Russian Far Eastern seas // Issled. Fauny Morei. 2013a. T. 75. № 8. С. 49–53.
- Chernyshev A.V. Two new species of deep-sea nemerteans from the SoJaBio expedition in the Sea of Japan // Deep Sea Res., Part II. 2013b. V. 86–87. P. 148–155.
- Chernyshev A.V. Nemertean biodiversity in the Sea of Japan and adjacent areas // Marine Biodiversity and Ecosystem Dynamics of the North-Western Pacific Ocean. Beijing: Publishing House of Science. 2014. P. 119–135.
- Chernyshev A.V. CLSM analysis of the phalloidin-stained muscle system of the nemertean proboscis and rhynchocoel // Zool. Sci. 2015. V. 32. P. 547–560.
- Chernyshev A.V., Chaban E.M. Types of the pelagic nemerteans in the Zoological Institute, St. Petersburg (Nemertea: Enopla) // Zoosyst. Ross. 2005. V. 13. № 2. P. 151–156.
- Chernyshev A.V., Abukawa S., Kajihara H. *Sonnenemertes cantelli* gen. et sp. nov. (Heteronemertea) — A new *Oxy-polella*-like nemertean from the abyssal plain adjacent to the Kuril–Kamchatka trench // Deep Sea Res., Part II. 2015. V. 111. P. 119–127.
- Chernyshev A.V., Kotsyuba E.P., Okazaki R.K. Thermal induction of heat shock proteins Hsp70 and Hsp90 in tissues of the nemerteans *Lineus alborostratus* Takakura, 1898 and *Quasitetrastremma stimpsoni* (Chernyshev, 1992) // Invertebr. Zool. 2018a. V. 15. № 1. P. 51–70.
- Chernyshev A.V., Polyakova N.E. Nemerteans from deep-sea expedition SokhoBio with description of *Uniporus alissae* sp. nov. (Hoplonemertea: Reptantia s.l.) from the Sea of Okhotsk // Deep Sea Res., Part II. 2018. V. 154. P. 121–139.
- Chernyshev A.V., Polyakova N.E., Turanov S.V., Kajihara H. Taxonomy and phylogeny of *Lineus torquatus* and allies (Nemertea, Lineidae) with descriptions of a new genus and a new cryptic species // Syst. Biodiversity. 2018b. V. 16. № 1. P. 55–68.
- Chernyshev A.V., Kajihara H. Comparative muscular morphology in Archinemertea (Nemertea: Palaeonemertea) // Zoomorphology. 2019. V. 138. P. 193–207.
- Chernyshev A.V., Magarlamov T.Yu., Turbeville J.M. Morphology of the proboscis of *Hubrechtella juliae* (Nemertea, Pilidiophora): implications for pilidiophoran monophyly // J. Morphol. 2013. V. 274. P. 1397–1414.
- Chernyshev A.V., Polyakova N.E. Nemerteans from the deep-sea expedition KuramBio II with descriptions of three new hoplonemerteans from the Kuril–Kamchatka Trench // Prog. Oceanogr. 2019. V. 178. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102148>
- Coe W.R. The pelagic nemerteans // Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. 1926. V. 49. P. 1–244.
- Hookabe N., Kajihara H. New record of the monostiliferous hoplonemertean *Gurjanovella littoralis* Uschakov, 1926 from Japan (Nemertea, Hoplonemertea, Monostilifera) // CheckList. 2020. V. 16 (2). P. 265–269.
- Hiebert T.C., von Dassow G., Hiebert L.S., Maslakova S. The peculiar nemertean larva *pilidium recurvatum* belongs to *Riserius* sp., a basal heteronemertean that eats *Carcinonemertes errans*, a hoplonemertean parasite of Dungeness crab // Invertebr. Biol. 2013. V. 132. № 3. P. 207–225.
- Hiebert T.C., Maslakova S. Identifying nemertean larvae reveals previously hidden species-level diversity in the NE Pacific // The 8th International Conference on Nemertean Biology (Abstracts). Qingdao, China, June 23–26, 2014. P. 11.
- Hiebert T.C., Maslakova S. Integrative taxonomy of the *Micrura alaskensis* Coe, 1901 species complex (Nemertea: Heteronemertea), with descriptions of a new genus *Maculaura* gen. nov. and four new species from the NE Pacific // Zool. Sci. 2015. V. 32. P. 615–637.
- Iwata F. On the brackish water nemerteans from Japan, provided with special circulatory and nephridial organs useful for osmoregulation // Zool. Anz. 1970. Bd. 184. S. 133–154.

- Friedrich H. *Sagaminermertes*, eine bemerkenswerte neue Gattung der Hoplonemertinen und ihre systematische Stellung // Zool. Anz. 1968. V. 180. P. 33–36.
- Gibson R. Nemertean genera and species of the world: an annotated checklist of original names and description citations, synonyms, current taxonomic status, habitats and recorded zoogeographic distribution // J. Nat. Hist. 1995. V. 29. № 2. P. 271–561.
- Grube E. Bemerkungen über einige Helminthen und Meerwürmer // Arch. Naturgesch. 1855. V. 1. P. 137–158.
- Kajihara H. A taxonomic catalogue of Japanese nemerteans (phylum Nemertea) // Zool. Sci. 2007. V. 24. P. 287–326.
- Kajihara H. Species diversity of Japanese ribbon worms (Nemertea) // Motokawa M., Kajihara H. (eds.). Species Diversity of Animals in Japan. Springer Japan, Tokyo. 2017. P. 419–444.
- Kajihara H., Chernyshev A.V., Sun S. et al. Checklist of nemertean genera and species (Nemertea) published between 1995 and 2007 // Species Diversity. 2008. V. 13. P. 245–274.
- Kajihara H., Kuris A.M. *Ovicides paralithodis* (Nemertea, Carcinonemertidae), a new species of symbiotic egg predator of the red king crab *Paralithodes camtschaticus* (Tilesius, 1815) (Decapoda, Anomura) // ZooKeys. 2013. V. 258. P. 1–15.
- Kajihara H., Sun S.-C., Chernyshev A.V. et al. Taxonomic identity of a tetrodotoxin-accumulating ribbon-worm *Cephalothrix simula* (Nemertea: Palaeonemertea): a species artificially introduced from the Pacific to Europe // Zool. Sci. 2013. V. 30. P. 985–997.
- Kajihara H., Tomioka S. Record of the heteronemertean *Cerebratulus signatus* (Nemertea: Pilidiophora: Lineidae) from off Rishiri Island, Hokkaido // Rishiri Stud. 2020. V. 39. P. 19–21.
- Kang X.-X., Fernández-Álvarez F.Á., Alfaya J.E.F. et al. Species diversity of *Ramphogordius sanguineus*/*Lineus ruber*-like nemerteans (Nemertea: Heteronemertea) and geographic distribution of *R. sanguineus* // Zool. Sci. 2015. V. 32. P. 579–589.
- Krämer D., von Döhren J. *Arenogigas armoricus*, a new genus and species of a monostiliferous Hoplonemertean (Nemertea) from the north-west coast of France // Zool. Sci. 2015. V. 32. № 6. P. 605–614.
- Kvist S., Chernyshev A.V., Giribet G. Phylogeny of Nemertea with special interest in the placement of diversity from Far East Russia and northeast Asia // Hydrobiologia. 2015. V. 760. № 1. P. 105–119.
- Magarlamov T.Yu., Beleneva I.A., Chernyshev A.V., Kuhlevsky A.D. Tetrodotoxin-producing *Bacillus* sp. from the ribbon worm (Nemertea) *Cephalothrix simula* (Iwata, 1952) // Toxicon. 2014. V. 85. P. 46–51.
- Magarlamov T.Yu., Chernyshev A.V. Ultrastructural study of the proboscis of *Malacobdella grossa* (Nemertea: Hoplonemertea) // J. Nat. Hist. 2010. V. 44. P. 2349–2361.
- Magarlamov T.Yu., Chernyshev A.V., Turbeville J.M. Pseudocnidae of archinemerteans (Nemertea, Palaeonemertea) and their implications for nemertean systematics // J. Morphol. 2018. V. 279. № 10. P. 1444–1454.
- Magarlamov T.Yu., Dyachuk V., Chernyshev A.V. Does the frontal sensory organ in adults of the hoplonemertean *QuasitetraSTEMMA stimpsoni* originate from the larval apical organ? // Front. Zool. 2020. V. 17. № 2. P. 1–19.
- Maslakova S.A., Hiebert T.C. From trochophore to pilidium and back again – a larva’s journey // Int. J. Dev. Biol. 2014. V. 58. P. 585–591.
- Melnikova D.I., Vlasenko A.E., Magarlamov T.Yu. Stable tetrodotoxin production by *Bacillus* sp. strain 1839 // Mar. Drugs. 2019. V. 17. № 12. P. 1–6.
- Norenburg J., Gibson R., Herrera Bachiller A., Strand M. World Nemertea Database. *Collarenemertes bimaculata* Chernyshev, 1993. Accessed through: World Register of Marine Species. 2019. <http://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=156332> on 2020-01-11
- Reunov A.A., Klepal W. Ultrastructural investigation of spermatogenesis in the nemertine worm *Procephalothrix* sp. (Palaeonemertini, Anopla) // Helgol. Meeresunters. 1997. V. 51. P. 125–135.
- Schwartz M.L. Untying a Gordian knot of worms: systematics and taxonomy of the Pilidiophora (phylum Nemertea) from multiple data sets. Ph. D. thesis. Washington DC, USA: George Washington University. 2009. 425 p.
- Schwartz M.L. Women in nemertean biology // J. Nat. Hist. 2010. V. 44. P. 2379–2394.
- Strand M., Herrera-Bachiller A., Nygren A., Kånneby T. A new nemertean species: what are the useful characters for ribbon worm descriptions? // J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 2014. V. 94 (2). P. 317–330.
- Sun S.-C. A new monostiliferous hoplonemertean: *PseudotetraSTEMMA qingdaoensis* gen. nov. sp. nov. // Advance in Natural Sciences of Shandong. Scientific and Technical Press of China: Beijing, China. 1993. P. 1035–1045.
- Sun W.-Y., Kajihara H., Okazaki R.K., Sun S.-C. Molecular analyses support *Emplectonema viride* Stimpson, 1857 to be a valid species // The 8th International Conference on Nemertean Biology (Abstracts). Qingdao, China, June 23–26, 2014. P. 12.
- Takakura U. Nemerteans of the Northern Kurile Islands // Bull. Biogeogr. Soc. Jpn. 1933. V. 4. P. 226–227.
- Ushakov P. Eine neue Nemertine des Japanischen Meeres // Zool. Anz. 1927. V. 72. P. 289–290.
- Vlasenko A.E., Velansky P.V., Chernyshev A.V. et al. Tetrodotoxin and its analogues profile in nemertean species from the Sea of Japan // Toxicon. 2018. V. 156. P. 48–51.
- Zaslavskaya N.I., Chernyshev A.V. Allozyme comparison of three nemertean species of the genus *Oerstedtia* (Nemertea: Monostilifera) from the Sea of Japan // Biochem. Syst. Ecol. 2008. V. 36. P. 554–558.
- Zaslavskaya N.I., Akhmatova A.F., Chernyshev A.V. Allozyme comparison of the species and colour morphs of the nemertean genus *QuasitetraSTEMMA* Chernyshev, 2004 (Hoplonemertea: TetraSTEMMATIDAE) from the Sea of Japan // J. Nat. Hist. 2010. V. 44. P. 2303–2320.

Nemerteans from the Far Eastern Seas of Russia

A. V. Chernyshev

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

This article provides an overview of the species composition of the phylum Nemertea in the Far Eastern seas of Russia: at least 200 species from the classes Palaeonemertea, Pilidiophora, and Hoplonemertea were recorded. Many of the species proved to be new to science; most of them remain undescribed. Currently, the use of gene markers is often the only approach to discriminating between closely related species and identifying them accurately. The well-studied nemertean fauna of Peter the Great Bay (73 species), Sea of Japan, has become a basis for comprehensive studies of these invertebrates at the Zhirmunsky National Scientific Center of Marine Biology, Far Eastern Branch, Russian Academy of Sciences.

Keywords: nemerteans, Sea of Japan, Sea of Okhotsk, Bering Sea, Kuril–Kamchatka Trench