



Предварительные результаты инвентаризации фаун асцидий в морях российской Арктики

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

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

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

Представлена 9 марта 2023; после доработки 2 мая 2023; принята 5 мая 2023.

РЕЗЮМЕ

В работе рассматривается таксономическая структура и общность видового состава асцидий в арктических морях России, где в настоящее время зарегистрировано более 70 представителей этой группы. Количественный анализ таксонов разного ранга, обитающих на исследуемой территории, показывает, что их обилие убывает с запада на восток, а видовой состав во всех морях, кроме Карского, недоизучен в среднем на $13 \pm 4\%$, и недоизученность возрастает в восточном направлении. Наибольшая убыль видового состава в указанном направлении характерна для семейств Polyclinidae и Didemnidae. Самыми обильными по количеству видов являются роды *Molgula* Forbes, 1848 и *Dendrodoa* MacLeay, 1824. Выполненная кластеризация позволяет предположить преимущественное формирование региональных фаун асцидий под влиянием северо-восточной Атлантики. Данная гипотеза подтверждается результатами нахождения параметров множественной регрессии, которые показывают, что фактическое и теоретически предельное количество видов в фаунах Ascidiacea арктических морей России зависит лишь от глубины водоемов и протяженности их западной и восточной границ ($R^2_{adj} = 0.814$; $p = 0.015$).

Ключевые слова: арктические моря, асцидии, фауна, биоразнообразие, кластеризация

Preliminary results of an inventory of ascidian faunas in the seas of the Russian Arctic

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

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

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

Submitted March 9, 2023; revised May 2, 2023; accepted May 5, 2023

ABSTRACT

This study examines the taxonomic structure and commonality of species composition of ascidians in the Arctic seas of Russia, where there are currently registered more than 70 representatives of this group. Quantitative analysis of taxa of different ranks inhabiting the study area demonstrates that their abundance decreases from west to east, and species composition in all seas, except Kara Sea, is understudied on average by $13 \pm 4\%$, and understudy

* Автор-корреспондент / Corresponding author

increases in the eastern direction. The maximum decrease in the species composition in the mentioned direction is common for the families Polyclinidae and Didemnidae. The richest by number of species are genera *Molgula* Forbes, 1848 and *Dendrodoa* MacLeay, 1824. The performed clustering allows us to assume a predominant formation of regional ascidian faunas under the influence of the northeastern Atlantic. The results of finding multiple regression parameters confirm this hypothesis, which show that the actual and theoretically maximum number of species in Ascidiacea faunas of the Arctic seas of Russia depends only on the depth of water bodies and the length of their western and eastern borders ($R^2_{adj} = 0.814$; $p = 0.015$).

Keywords: Arctic seas, ascidians, fauna, biodiversity, clusterization

ВВЕДЕНИЕ

Таксономическая структура и сходство видового состава асцидий (тип Hemichordata, подтип Tunicata, класс Ascidiacea) в арктических морях России представляют существенный интерес не только для фундаментальной, но и для прикладной науки. Это одиночные или колониальные донные беспозвоночные, имеющие на стадии планктонной личинки основные признаки типа Хордовых: хорду, нервную трубку и мозговой пузырёк. Пройдя «регрессивный» метаморфоз, во взрослом состоянии они ведут прикрепленный образ жизни. В пищу эти животные потребляют мелких беспозвоночных и детрит, отфильтровывая воду с помощью ротового сифона и выводя остатки из атриального. Асцидии широко распространены в водах всего Мирового океана, и их мировая фауна насчитывает более 2815 видов. Вплоть до недавнего времени в евразийских северных морях зарубежные исследователи насчитывали только 29 видов (Shenkar and Swalla 2011), хотя еще в 2001 г. сотрудникам ЗИН было известно более 57 обитающих в Арктике видов.

Дикие и культивируемые асцидии используются в пищу (Егорова и Сиренко [Egorova and Sirenko] 2010; Lambert et al. 2016), особенно в юго-восточной Азии, из них извлекают антимикробные компоненты (Ayuningrum et al. 2019) и вещества, препятствующие развитию морских биообрастаний (Bryan et al. 2003; Myzel et al. 2014), добывают ванадий, который накапливается в тканях оболочников в концентрациях, превышающих таковые в окружающей воде в миллиарды раз (Dingley et al. 1981; Smith 1989; Rehder 1992), и создают мембранные материалы. При всём практическом интересе к этим животным их биоразнообразие хорошо изучено только в тропических и умеренных водах Атланти-

ческого, Индийского и Тихого океанов (Willard and Van Name 1945; Millar 1966; Sanamyan 1998; Rocha et al. 2012; Sanamyan 2014). В морях российской Арктики их видовой состав (57 видов) недоисследован (Romanov 2001), непонятны механизмы формирования фаун в отдельных водоёмах, а закономерности количественного распределения вовсе неизвестны.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Источниками материала для настоящего исследования, наряду с публикациями, затрагивающими арктический регион (Redikortsev 1916; Willard and Van Name 1945; Millar 1966; Brattegard and Holthe 1997; Sanamyan and Sanamyan 1998; Gulliksen et al. 1999; Romanov 2001; Shenkar and Swalla 2011; Rocha et al. 2012; Romanov 2012; Sanamyan 2014 и др.), послужили таксономические определения зообентоса, собранного в Арктике сотрудниками ЗИН РАН в морских экспедициях за последние 20 лет, а также метаданные и каталоги коллекций Института. Всего было проанализировано 3110 записей о находках конкретных видов туникат на шельфе российских морей. Полноту изученности видового состава вычисляли на основании гиперболических (экспоненциальных) регрессий для фрактальных последовательностей объемов разных таксонов (Гептнер [Geptner] 1965; Голиков [Golikov] 1976; Марков [Markov] 2003; Зуев [Zuev] 2016). Сходство видового состава фаун оценивали с помощью индексов сходства для бинарных данных (Дайса, Жаккара, Кульчинского, Охиаи, Рауп-Крика, Чекановского-Серенсена) и метр включения (Песенко [Pesenko] 1982; Hammer 2022). Визуализацию результатов осуществляли методом иерархической кластеризации путем построения дендрограмм усредненным присоединением с последующим анализом

обобщающего неориентированного графа (плеяды Терентьева) (Pesenko 1982). Во избежание ошибочного результата сравнивались матрицы близости всех древовидных схем и по полученному графу, в качестве наиболее адекватной, выбиралось дерево, имеющее наибольшее сходство со всеми остальными (наиболее банальное). Влияние факторов среды на видовое богатство фаун выявляли методом множественной регрессии, который позволяет не только оценивать силу и направленность влияния, но и интерполировать его результаты. Для этого нами были исследованы такие параметры водоемов в пределах шельфа, как занимаемая площадь, общий объем воды, средняя глубина, усредненная длина западной и восточной водных границ с соседними морями, а также ежегодный объем поступающих речных стоков и их теплосодержание (Добровольский и Залогин [Dobrovolskiy and Zalugin] 1982; Магрицкий [Magritskiy] 2022; Schlitzer 2021). Все вычисления и графические построения выполнены с помощью приложения Microsoft Excel 16, общедоступного пакета статистики для палеонтологов PAST 4.12 (Hummel et al. 2001) и картографической программы Ocean Data View 5.6.3 (Schlitzer 2021).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

По предварительным результатам выполненного анализа можно заключить, что в морях российской Арктики обитает 71 вид асцидий, причем количество их семейств, родов и видов убывает в восточном направлении (Рис. 1А). По количеству видов Чукотское море более чем в три раза беднее Баренцева, хотя трофические и гидрологические условия обитания, за исключением средней глубины, в этих водоемах практически одинаковы. Наблюдаемые отклонения от общего тренда весьма незначительны, и наибольшие изменения отмечены на уровне видового и родового составов. Убыль таксонов разного ранга, начиная с «семейства», достаточно равномерна, за исключением Баренцева и Восточно-Сибирского морей. Последнее может объясняться пролеганием в этих водоемах общеизвестных биогеографических границ (Семенов [Semenov] 1986; Петряшев и др. [Petryashov et al.] 2010), вдоль которых наблюдается сгущение и наложение

краев видовых ареалов (Миронов [Mironov] 1990, 2004).

В Баренцевом море вдоль придонного поля наибольшего температурного градиента проходит граница между Северной Атлантической и Арктической биогеографическими областями (Денисенко [Denisenko] 2013), а в Восточно-Сибирском море вдоль наибольшего соленостного градиента (Денисенко и др. [Denisenko et al.] 2010) проходит граница, разделяющая Арктическую область на западный и восточный биогеографические регионы (Дильман [Dilman], Миронов [Mironov], 2010). Именно в этих районах и наблюдается локальный рост видового богатства.

Фрактальные последовательности объемов таксонов хорошо аппроксимируются экспоненциальной функцией, распрямляющейся в полулогарифмическом масштабе, и показывают, что видовой состав во всех морях, кроме Карского, недоизучен в среднем на $13 \pm 4\%$, и данный показатель опять же нарастает в восточном направлении (Рис. 1В). Наиболее недоизучена фауна асцидий в Восточно-Сибирском (~20%) и Чукотском (~23%) морях, которые до сих пор наиболее труднодоступны для исследований.

В пределах всего евразийского сектора Арктики наиболее богаты видами семейства Molgulidae и Styelidae, сем. Pyuridae более разнообразно в Баренцевом и Чукотском морях, а сем. Cionidae – только в Баренцевом. Наибольшая убыль видового состава в восточном направлении характерна для семейств Polyclinidae и Didemnidae. Самыми обильными по количеству видов являются роды *Molgula* Forbes, 1848 и *Dendrodoa* MacLeay, 1824.

Дендрограммы сходства фаун исследуемых морей между собой и с соседними (Рис. 2) показали близкие результаты кластеризации по показателям Чекановского-Серенсена (Рис. 2А), Дайса, Кульчинского, Охайи и Жаккара; однако два из них (Кульчинского и Охайи) предполагают более близкими население Карского и Восточно-Сибирского морей (Рис. 2С), а не моря Лаптевых и Восточно-Сибирского, что географически было бы более естественно.

Дендрограмма, построенная по показателю Рауп-Крика (Рис. 2D), вообще не может рассматриваться в качестве адекватной модели сходства изучаемых водоемов, поскольку Берингово

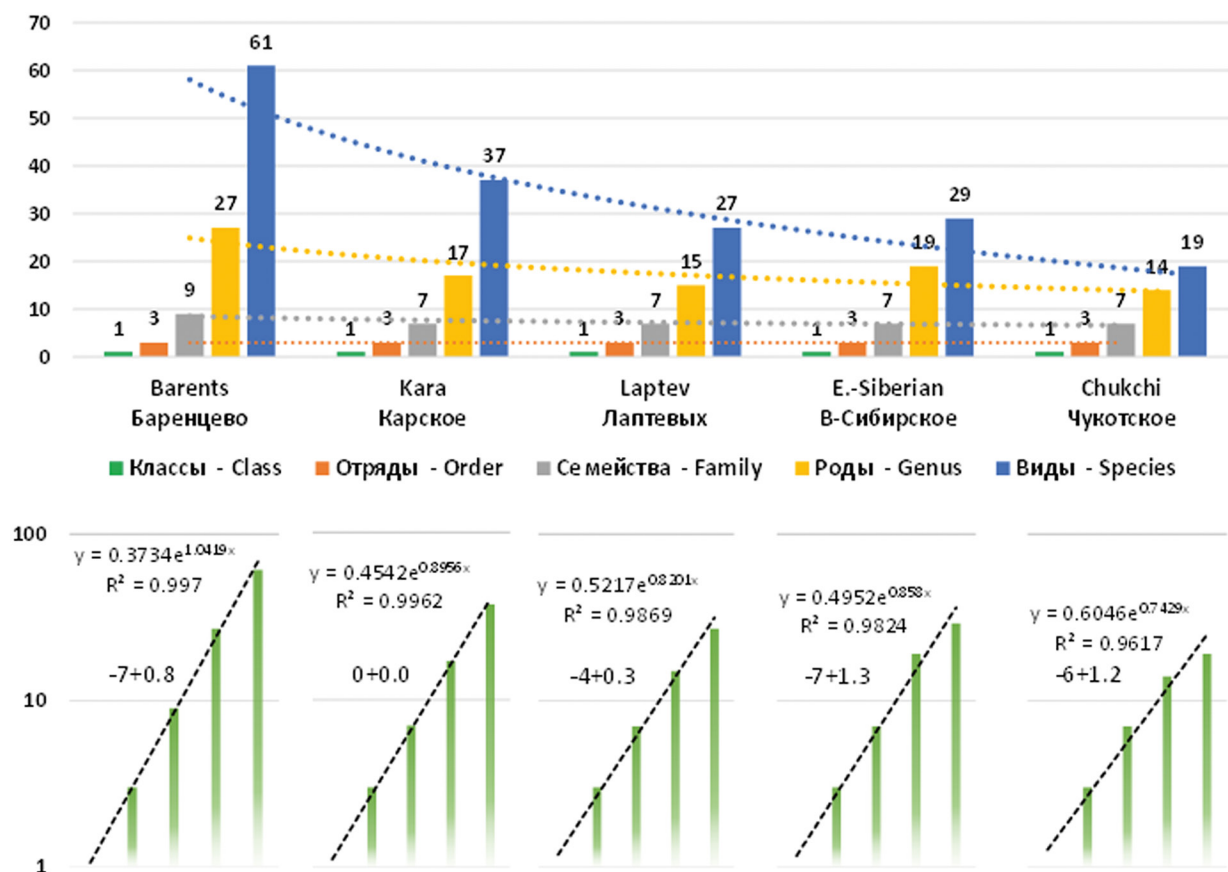


Рис. 1. А – таксономические спектры фаун асцидий в разных морях (цифрами обозначены объемы таксонов), В – фрактальные последовательности объемов таксонов и аппроксимирующие их линии трендов (приведены уравнения и коэффициенты детерминации трендов, а также расчетное количество недоучтенных видов с доверительными 95% значениями).

Fig. 1. А – taxonomic spectra of ascidian faunas in different seas (taxon volumes are indicated by numbers), В – fractal sequences of taxon volumes and trend lines approximating them (equations and determination coefficients are given, as well as the estimated number of unrecorded species with 95% confidence values).

и Норвежское моря на ней ближе друг к другу, нежели к соседствующим с ними. Вместе с тем, более сильная разобщенность норвежско-баренцевоморского и карско-восточносибирского кластеров на фоне меньшего в целом сходства дендрограммы Жаккара (Рис. 2В) с другими (Рис. 2Е), позволяет признать наиболее реальной кластеризацию на основе показателей Чекановского-Серенсена (Рис. 2А) и Дайса.

Таким образом, сходство видового состава асцидий в исследуемых и соседних морях по показателям Чекановского-Серенсена и Дайса свидетельствуют о преимущественном формировании региональных фаун под влиянием северо-восточной Атлантики. Похожий вывод

может быть сделан по результатам анализа неориентированного графа (Рис. 2F), на котором четко обозначено, что берингоморская (тихоокеанская) фауна лишь в слабой степени может проникать в Чукотское море. В тоже время близость Карского моря с Баренцевым и Норвежским превышает уровень 50%.

Полученные результаты позволяют рассматривать современное формирование облика фаун асцидий, а возможно, и многих других крупных таксонов морских беспозвоночных, как следствие преимущественного расселения видов из Атлантического океана в восточном направлении вдоль северного побережья Евразийского континента.

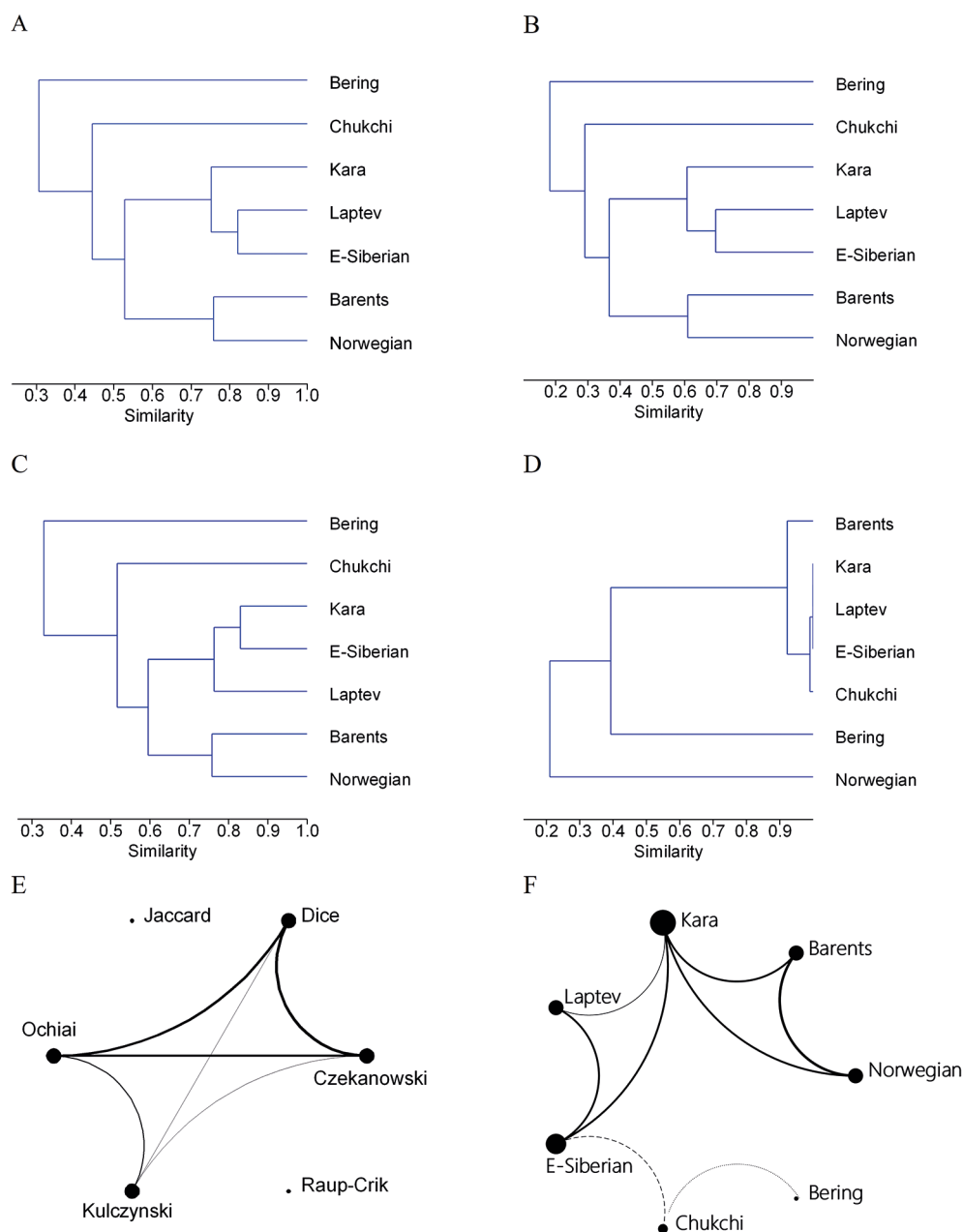


Рис. 2. Дендрограммы сходства видовых составов фаун, построенные с использованием разных мер близости (А – Чекановского-Серенсена, В – Жаккара, С – Кульчинского, Д – Рауп-Крика); Е – неориентированный граф близости дендрограмм, построенный с использованием Евклидова расстояния (линиями показаны связи, превышающие 95%, толщина линий пропорциональна силе связей, диаметр кружков – количеству связей); F – неориентированный граф близости фаун асцидий, построенный с использованием расстояния Хорда (линиями показаны связи, превышающие 50%, толщина линий пропорциональна силе связей, диаметр кружков – количеству связей).

Fig. 2. Similarity dendrograms of faunas constructed on the base of different proximity measures of species composition (A – Czekanowsky-Sorensen, B – Jaccard, C – Kulchinsky, D – Raup-Crick); E – undirected graph of dendrogram affinity, constructed using Euclidean distance (lines show relations exceeding 95%, the thickness of lines is proportional to the strength of relations, the diameter of the circles is proportional to the number of connections); F – undirected graph of ascidian faunas affinity, constructed using Chord distance (lines show relations exceeding 50%, the thickness of lines is proportional to the strength of relations, the diameter of the circles is proportional to the number of connections).

С целью проверки этой гипотезы нами найдены параметры множественной линейной регрессии для количества видов асцидий в морях, как зависимой переменной, и морфометрических характеристик водоемов, как независимых переменных.

В результате было показано, что фактическое количество видов в фаунах асцидий статистически достоверно зависит лишь от средней глубины шельфовой зоны и усредненного значения протяженностей западной и восточной границ ($R^2 = 0.814$, $p = 0.015$) морей. Таким образом, можно утверждать, что определяющим фактором современного формирования фауны асцидий в российской Арктике является интенсивность водообмена с соседними морями. Наблюдаемый перенос водных масс, согласно общепринятым современным схемам, осуществляется преимущественно в восточном направлении и наиболее интенсивно проявляется в Баренцевом море, заметно слабее – в сибирских морях. Что касается Чукотского моря, то большая часть его, безусловно, находится под влиянием тихоокеанских вод из Берингова моря, но в северо-западных районах гидрологи отмечают слабые потоки, движущиеся вдоль материкового склона из Атлантики (Pisareva et al. 2015).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное исследование позволяет утверждать, что в арктических морях России обитает более 70 видов асцидий. Везде, кроме Карского моря, фауна Ascidiacea недоизучена, и в процентном отношении это в первую очередь относится к самым удаленным от Атлантики морям – Чукотскому (23%) и Восточно-Сибирскому (23%). Вместе с тем и в Баренцевом море могут обитать еще 7 и более неизвестных для данного региона видов асцидий. В последнем случае их находки наиболее вероятны в относительно малоизученных водах восточного Шпицбергена и Земли Франца-Иосифа, где еще велико прямое воздействие атлантических водных масс. Атлантические потоки несут с собой личинок асцидий из Норвежского и Гренландского морей в восточном направлении, что и формирует в конечном итоге в каждом из морей свою региональную фауну Ascidiacea, сообразно с температурной и соленостной толерантностью конкретных видов.

Современное проникновение тихоокеанской фауны в западном направлении должно быть минимальным из-за относительной узости и мелководности Берингова пролива (~80 км, ~50 м) и преимущественной направленности течений в Чукотском море на север и северо-восток.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работа выполнена в рамках госзадания 1021051402797-9 «Таксономия, биоразнообразие и экология беспозвоночных российских и сопредельных вод Мирового океана, континентальных водоёмов и увлажнённых территорий» (реализация 2022–2024 гг.).

ЛИТЕРАТУРА

- Ayuningrum D., Liu Y., Riyanti, Sibero M.T., Kristiana R., Asagabaldan M.A., Wuisan Z.G., Trianto A., Radjasa O.K., Sabdono A. and Schäberle T.F. 2019. Tunicate-associated bacteria show a great potential for the discovery of antimicrobial compounds. *PLoS One*, 14(3): e0213797. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0213797>
- Brattegard T. and Holthe T. 1997. Distribution of marine, benthic macroorganisms in Norway. Research report for DN 1997-1. Directorate for Nature Managements, Trondheim, 323 p.
- Bryan P.J., McClintock J.B., Slattery M. and Rittschof D.P. 2003. A comparative study of the non-acidic chemically mediated antifoulant properties of three sympatric species of ascidians associated with seagrass habitats. *Biofouling*, 19(4): 235–245. <https://doi.org/10.1080/0892701031000085222>
- Clarke K.R. and Warwick R.M. 2001. Change in marine communities: An approach to statistical analysis and interpolation. 2nd ed. Plymouth, PRIMER-E, 168 p.
- Denisenko S.G. 2013. Biodiversity and bioresources of macrozoobenthos in the Barents Sea. Nauka, Saint Petersburg, 284 p. [In Russian].
- Denisenko S.G., Sirenko B.I., Gagaev S.Y. and Petryashov V.V. 2010. Composition and distribution of bottom communities of the East Siberian Sea at depths greater than 10 m. Invertebrate fauna of the East Siberian Sea, distribution patterns and structure of bottom communities. *Explorations of the Fauna of the Seas*, 66/74: 130–143. [In Russian].
- Dingley A.L., Kustin K., Macara I.G. and McLeod G.C. 1981. Accumulation of vanadium by tunicate blood cells occurs via a specific anion transport system. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) – Biomembranes*, 649(3): 493–502. [https://doi.org/10.1016/0005-2736\(81\)90152-8](https://doi.org/10.1016/0005-2736(81)90152-8)

- Dobrovolsky A.D. and Zalogin B.S. 1982.** Seas of the USSR. MGU, Moscow, 192 p. [In Russian].
- Egorova E.N. and Sirenko B.I. 2010.** Commercial, potential for fishery and forage invertebrates of Russian seas. KMK Scientific press LTD, Moscow, Saint Petersburg, 285 p. [In Russian].
- Geptner V.G. 1965.** Structure of systematic groups and biological progress. *Zoologicheskii zhurnal*, 44(9): 1291–1308. [In Russian].
- Golikov A.N. 1976.** On the quantitative patterns of divergence. In: O.A. Scarlato (Ed.). Hydrobiological studies of self-purification of water bodies. AN SSSR, Leningrad: 90–96. [In Russian].
- Gulliksen B., Palerud R., Brettegard T. and Sneli J. 1997.** Distribution of marine benthic macro-organisms at Svalbard (including Bear Island) and Jan-Mayen. Research report for DN 1999-4. Directorate for Nature Managements, Trondheim, 148 p. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2957-8_15
- Hammer Ø. 2022.** Paleontological Statistics (PAST). Version 4.12. Reference manual. Natural History Museum University of Oslo, Oslo, 304 p.
- Hammer Ø., Harper D.A.T. and Ryan P.D. 2001.** PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1): 1–9.
- Lambert G., Karney R.C., Rhee W.Y. and Carman M.R. 2016.** Wild and cultured edible tunicates: a review. *Management of Biological Invasions*, 7(1): 59–66. <https://doi.org/10.3391/mbi.2016.7.1.08>
- Magritsky D.V. 2022.** New data on the distribution of water flow rate in the North-East of Russia and the inflow of river water into the Arctic seas. *Russian Water Management: Problems, Technology, Management*, 6: 70–85. [In Russian]. https://doi.org/10.35567/19994508_2022_6_5
- Markov A.V. 2003.** Ratio of taxa of different ranks in the fossil record and reconstruction of species diversity of Phanerozoic marine biota. *Paleontological Journal*, 2: 1–10. [In Russian].
- Mayzel B., Haber M. and Ilan M. 2014.** Chemical defense against fouling in the solitary ascidian *Phallusia nigra*. *Biological Bulletin*, 227(3): 232–241. <https://doi.org/10.1086/bblv227n3p232>
- Millar R.H. 1966.** Tunicata. Ascidiacea. Scandinavian university books, Oslo, 121 p.
- Mironov A.N. 1990.** Faunistic approach to the study of modern ecosystems. *Oceanologiya*, 30(6): 1006–1012. [In Russian].
- Mironov A.N. 2004.** Nature of biotic boundaries. In: General questions of marine biogeography: in memory of academician O.G. Kusakin. Dalnauka, Vladivostok, 67–97. [In Russian].
- Mironov A.N. and Dilman A.B. 2010.** Influence of East Siberian barrier on distribution of echinoderms. *Oceanologiya*, 50(3): 371–386. [In Russian]. <https://doi.org/10.1134/S0001437010030057>
- Pesenko Yu.A. 1982.** Principles and methods of numerical analysis in the faunal researches. Nauka, Moscow, 287 p. [In Russian].
- Petryashev V.V., Vasilenko S.V., Voronkov A.Y., Sirenko B.I., Smirnov A.V., Smirnov I.S. and Chaban E.M. 2010.** Biogeographic analysis of macrobenthos fauna of the East Siberian Sea and reconstruction of its formation. The invertebrate fauna of the East Siberian Sea, distribution patterns and structure of bottom communities. *Explorations of the Fauna of the Seas*, 66/74: 160–177. [In Russian].
- Pisareva M.N., Pickart R.S., Iken K., Ershova E.A., Grebmeier J.M., Cooper L.W., Bluhm B.A., Norbe C., Hopcroft R.R., Wang H.Hu.J., Ashjian C.J., Kosobokova K.N. and Whitledge T.E. 2015.** The relationship between patterns of benthic fauna and zooplankton in the Chukchi Sea and physical forcing. *Oceanography*, 28(28): 68–83. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2015.58>
- Redikortsev V.V. 1916.** Tunicates (Tunicata). *Faune de la Russie et des pays limitrophes (Petrograd)*, 1: 1–336. [In Russian].
- Rehder D. 1992.** Structure and function of vanadium compounds in living organisms. *Biometals*, 5(1): 3–12. <https://doi.org/10.1007/bf01079691>
- Rocha R.M., Zanata T.B. and Moreno T.R. 2012.** Keys for the identification of families and genera of Atlantic shallow water ascidians. *Biota Neotropica*, 12(1): 269–303. <https://doi.org/10.1590/s1676-06032012000100022>
- Romanov V.N. 2001.** Class Ascidiacea. In: B.I. Sirenko (Ed.). List of species of free-living invertebrates of Eurasian Arctic seas and adjacent deep waters. *Explorations of the Fauna of the Seas*, 51/59: 126–127. [In Russian].
- Romanov V.N. 2013.** Class Ascidiacea. In: Checklist of species of free-living invertebrates of the Russian Far Eastern seas. *Explorations of the Fauna of the Seas*, 75/83: 199–202. [In Russian].
- Sanamyan K.E. 2014.** Deep-sea fauna of European seas: An annotated species checklist of benthic invertebrates living deeper than 2000 m in the seas bordering Europe. Ascidiacea. *Invertebrate Zoology*, 11(1): 13–24. <https://doi.org/10.15298/invertzool.11.1.04>
- Sanamyan K.E. and Sanamyan N.P. 1998.** Some deep-water ascidians from the NW Pacific (Tunicata; Ascidiacea). *Zoosystematica Rossica*, 7: 210–214. <https://doi.org/10.31610/zsr/2021.30.2.271>
- Schlitzer R. 2022.** Ocean Data View. Version ODV 5.6.5. Available from: <https://odv.awi.de> (accessed May 06, 2023).
- Semenov V.N. 1986.** Brief sketch of zoogeography of the Barents Sea benthos and system of biogeographic

- characteristics for northern seas. In: G.G. Matishov, V.G. Averintsev, K.V. Galaktionov (Eds). Life and conditions of its existence in the benthal of the Barents Sea. Kola Branch of the USSR Academy of Sciences, Apatity: 71–79. [In Russian].
- Sergeev M.G. 1986.** Regularities of distribution of direct-winged insects of Central Asia. Nauka, Novosibirsk, 237 p. [In Russian].
- Shenkar N. and Swalla B.J. 2011.** Global Diversity of Ascidiacea. *PLoS ONE*, **6**(6): e20657. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0020657>
- Shenkar N., Gittenberger A., Lambert G., Rius M., Rocha R.M., Swalla B.J. and Turon X. 2010.** World Ascidiacea Database. Available from: <http://www.marinespecies.org/ascidiacea> (accessed May 6, 2023).
- Smith M.J. 1989.** Vanadium biochemistry: the unknown role of vanadium-containing cells in ascidians (sea squirts). *Experientia*, **45**(5): 452–457. <https://doi.org/10.1007/bf01952027>
- Van Name W.G. 1945.** The North and South American ascidians. *Bulletin of the Amer. Mus. Nat. Hist.*, **84**, 476 p., 31 pl.
- Zuev V.V. 2016.** The law of taxonomy and the mechanism of evolution of living organisms. *International Journal of Applied and Fundamental Research*, **4**: 631–636. [In Russian].