

МИНИСТЕРСТВО НАУКИ И ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки

Зоологический институт Российской академии наук

Научный доклад об основных результатах подготовленной
научно-квалификационной работы (диссертации)

**АКТИНИИ ИНФРАОТРЯДА ATHENARIA
АРКТИЧЕСКИХ МОРЕЙ РОССИИ**

Иванова Наталия Юрьевна

06.06.01 - Биологические науки

03.02.04 - Зоология

Научный руководитель

д.б.н. Гребельный Сергей Дмитриевич

ЗИН РАН

Санкт-Петербург 2021

Общая характеристика работы

Актуальность исследования

Актинии инфраотряда *Athenaria* представляют собой довольно своеобразную и интересную группу морских анемонов, принадлежащих к отряду *Actiniaria* (Anthozoa, Cnidaria) (Carlgren, 1949). Атенарии – обитатели мягких грунтов, характеризующиеся удлинённой, червеобразной формой тела, небольшими размерами и малым числом щупалец. Аборальный конец их тела имеет округлую форму либо снабжен физой – шаровидным вздутием, служащем для зарывания и закрепления в донных осадках. Такое внешнее строение животных сочетается с их специфической внутренней организацией – малым числом мезентериев и хорошо развитой и дифференцированной мускулатурой (Stephenson, 1928; Carlgren, 1949). Наличие этих признаков отличает атенарий от крупных полипов инфраотряда *Thenaria*, имеющих многочисленные мезентерии и щупальца и прикрепляющихся к твёрдому субстрату с помощью клейкой подошвы (Stephenson, 1928; Carlgren, 1949). Вследствие преимущественно мелких размеров, атенарные актинии не приметны и гораздо реже, чем известные всем тенарные актинии, попадают в обычные гидробиологические пробы. Но они превосходят тенарий по числу видов в морях России.

Упомянутые особенности морфологии и анатомии атенарных актиний привели к появлению нескольких гипотез об их происхождении и родстве с другими коралловыми полипами. Их положение в системе отряда *Actiniaria* в течение довольно долгого времени менялось в связи с изменением взглядов исследователей на важность тех или иных черт строения (см. Milne-Edwards, Haime, 1857; Gosse, 1858, 1860; Bourne, 1900; Stephenson, 1920, 1921, 1922; Carlgren, 1949; Rodriguez *et al.*, 2014). Используемая в настоящее время классификация актиний, опирающаяся на морфо-анатомические признаки, сложилась лишь к середине XX века (Carlgren, 1949). Хотя вошедшие теперь в таксономическую практику методы современной генетики уже дали очень

интересные результаты, новизна этих полученных результатов заставляет с осторожностью отнестись к правомочности радикальной перестройки систематики низших беспозвоночных на основе одних только молекулярных данных (см. Rodriguez *et al.*, 2014).

Ярким примером такого неоправданного изменения классификации актиний может служить недавнее описание нового вида глубоководной актинии из восточной части Тихого океана (Daly, 2006). Первоначально эта форма, *Boloceroides daphneae* Daly 2006, была описана в результате подробного изучения ее морфо-анатомических признаков. Позднее тот же автор в составе большого коллектива исследователей (Rodriguez *et al.*, 2014), проводя широкую ревизию классификации актиний с использованием молекулярно-генетических маркеров, выделил ее в самостоятельный род *Relicanthus* Rodríguez et Daly 2014, который был помещен в новое семейство Relicanthidae Rodríguez et Daly 2014; причем таксономическое положение этой группы оставлось неопределенным (*incerti ordinis*). В более поздней публикации (Xiao *et al.*, 2019) группе был дан ранг подотряда внутри отряда Actiniaria. Однако на филогенетической схеме, помещенной в работе *Relicanthus daphneae* не помещен в составе отряда актиний, а представлен в качестве их сестринской группы, и занимает промежуточное положение между Actiniaria, Antipatharia и Scleractinia (Xiao *et al.*, 2019, fig. 1).

Таким образом, вопреки ожиданиям широко употребляемые современные методы молекулярной генетики во многих случаях не приводят к разрешению трудных вопросов систематики, а ведут, скорее, к разрушению устоявшейся общепринятой классификации.

Более того, в статьях последних двух десятилетий, посвященных классификации смежных с роющими актиниями групп животных, восьмилучевых кораллов и других Anthozoa, неоднократно высказывалось предположение и даже настойчивое утверждение, что наиболее употребляемые молекулярные маркеры (в частности COI) оказались мало

информативны для реконструкции филогенетических связей (см. McFadden *et al.*, 2011; Bilewitch, Degnan, 2011; Brockman, McFadden, 2012). Поэтому, ознакомившись с разноречивыми мнениями ряда специалистов, занятых широкими обобщениями в области молекулярной филогенетики кишечнополостных, мы в настоящее время все же придерживаемся традиционных, может быть, излишне консервативных взглядов на классификацию актиний. Рассматривая происхождение северной фауны атенарных актиний и формулируя свои представления о составе этой группы и ее происхождении, мы полагаемся в основном на данные сравнительной анатомии, а также доступные сведения о четвертичных изменениях климата в исследуемом нами регионе, на данные по биологии и квидому актиний, оставляя на будущее детальный анализ накапливающихся в текущих публикациях сведений по их молекулярной филогении.

Актинии, как и многие другие морские беспозвоночные животные, обладают широким географическим распространением. Они населяют Мировой океан от приливно-отливной зоны до глубоководных желобов (Гребельный, 2012). Однако фауна разных регионов океана остается изученной в неравной степени. Наиболее обследованной частью морской акватории до сих пор остаются умеренные воды Европы. Вместе с тем, самым высоким видовым разнообразием отличаются тропические моря. Полярные же области, Арктика и Антарктика, из-за сурового климата и меньшей доступности остаются слабо изученными регионами, несмотря на то, что описание новых видов из полярных областей всегда увлекало настойчивых исследователей.

Первым шагом в изучении фауны атенарий арктического региона можно считать исследования Фабрициуса (Fabricius, 1780), проводившиеся в Гренландии в 1768–1773 гг. По результатам его работы в 1780 году была опубликована книга «Favna Groenlandica», в которой описана одна из первых арктических актиний инфраотряда Athenaria – *Acthelmis intestinalis* (Fabricius,

1780). Весьма значительный вклад в изучение фауны атенарий северных морей внесли Норвежская Северо-Атлантическая экспедиция 1876–1878 гг. и Датская арктическая экспедиция 1895–1896 гг. По их материалам были опубликованы монографии Даниельссена (Danielssen, 1890) и Карлгрена (Carlgren, 1921, 1942), которые включают описания большей части атенарных актиний, известных к настоящему времени из арктических морей России. Этими систематиками были описаны девять видов атенарий: *Halcompa arctica* Carlgren, 1893 (Halcompidae), *Edwardsia fusca* Danielssen, 1890, *E. andresi* Danielssen, 1890, *E. vitrea* Danielssen, 1890, *E. arctica* Carlgren, 1921, *E. vega* Carlgren, 1921, *E. finmarchica* Carlgren, 1921 *Nematostella polaris* (Carlgren, 1921) (Edwardsiidae), *Haliactis arctica* Carlgren, 1921 (Haliactinidae). Далее в течение длительного времени трудов по установлению состава фауны атенарий арктических морей России не публиковалось. Лишь в 2012 году была опубликована работа Гребельного, включавшая сведения об Athenaria северной фауны России. На основе литературных данных и коллекционных материалов Зоологического института РАН им было выявлено еще пять видов атенарий, обитающих в обсуждаемом регионе: *Cactosoma abyssorum* Danielssen, 1890 (Halcompidae), *Paraedwardsia arenaria* Carlgren in Nordgaard, 1905, *Nematostella nathorstii* (Carlgren, 1921) (Edwardsiidae), *Acthelmis intestinalis* (Fabricius, 1780) (Halcompoididae) и *Limnactinia laevis* Carlgren, 1921 (Limnactiniidae Carlgren, 1921). Несколько позже Н.П. Санамян, К.Э. Санамян и С.Д. Гребельный (Sanamyun *et al.*, 2016) провели подробное морфо-анатомическое изучение *Halcompa arctica* и *Cactosoma abyssorum*. Исследования в Белом море позволили обнаружить еще одного представителя Halcompidae – *Halcompa duodecimcirrata* (Sars, 1851) (Бочарова и др., 2010). Таким образом, в настоящее время фауна северных морей России насчитывает 15 видов атенарий, однако сведений об их распространении в этом регионе по-прежнему мало.

Опираясь на сказанное выше, на сегодняшний день можно утверждать, что многие вопросы, касающиеся систематики актиний инфраотряда

Athenaria, остаются не решенными. Состав фауны атенарий арктических морей также остается до конца не выявленным. Распространение многих видов известно лишь по нескольким находкам, данные о температуре, солености, глубине обитания также нуждаются в уточнении. Вместе с тем, в коллекции Зоологического института РАН хранятся весьма значительные материалы, все еще требующие обработки. Это определило цели и задачи настоящей работы.

Цель и задачи исследования

Цель: составить полный список актиний инфраотряда Athenaria северных морей России, дать характеристику таксономического разнообразия, видового богатства и степени изученности фауны атенарий и указать предполагаемые источники ее формирования. Кроме того, на основании анализа морфо-анатомических признаков роющих актиний описать их родственные связи и происхождение инфраотряда Athenaria.

Задачи:

- 1) используя накопившиеся за всю историю изучения северной фауны актиний литературные данные, составить предварительный список видов представителей инфраотряда Athenaria
- 2) проверить и уточнить определения экземпляров из систематической коллекции актиний Отделения губок и кишечнополостных, выполненные нашими предшественниками
- 3) провести точную идентификацию видов, обнаруженных в наших материалах. Дополнить список видов новыми для науки формами. Подготовить к опубликованию описания новых таксонов
- 4) составить карты распространения видов и проанализировать их ареалы.

Основные положения, выносимые на защиту

- 1) Фауна атенарий северных морей России характеризуется малым числом видов. Бедность ее видового состава объясняется как суровыми условиями обитания, так и слабой изученностью региона.
- 2) Арктическая фауна актиний инфраотряда *Athenaria* имеет преимущественно атлантическое происхождение.
- 3) Отказ от классификации *Actiniaria*, построенной на основании морфо-анатомических признаков, и внесение радикальных изменений, опирающихся на сходство молекулярных маркеров, следует признать преждевременным.
- 4) Отсутствие базиллярных мускулов не следует рассматривать как ключевой признак зарывающихся актиний, определяющий их объединение в инфраотряд *Athenaria*.

Научная новизна работы

В предлагаемой работе впервые описан состав фауны роющих актиний, принадлежащих к инфраотряду *Athenaria*. Из 19 видов, встреченных в северных морях России, 3 вида отмечены здесь впервые, также описан 1 род и вид новый для науки. Уточнены диагнозы некоторых родов и видов. В результате наших исследований удалось, как нам представляется, установить видовой состав прибрежной фауны наших морей и прилежащих частей Центрального Арктического бассейна. Проведен подробный анализ географического распространения видов. Составлены карты, отражающие все известные к настоящему времени находки атенарных актиний в северных морях, известные по литературным данным и по результатам обработки коллекций Зоологического института. На основании изучения видовых ареалов и данных о распределении физических факторов среды (температуры, солености и глубины) высказаны обоснованные предположения о вероятных источниках формирования фауны атенарных актиний Арктике.

Теоретическая и практическая значимость

В результате обработки всех имеющихся литературных источников, а также коллекции – наиболее обширной по географическому охвату региона и довольно богатой по числу проб, собранных отечественными экспедициями – получено достаточно полное представление о видовом разнообразии северных закапывающихся актиний, составляющих важный компонент бентосных сообществ. Попадая в качественные и количественные гидробиологические пробы в научных и промысловых исследований, эти замечательные животные часто бывают ошибочно отнесены к червям, голотуриям или другим группам бентосных беспозвоночных. Благодаря проведенной нами инвентаризации фауны они теперь могут быть идентифицированы как представители класса коралловых полипов и учтены в качестве важного элемента морских биоценозов. Слабая изученность этой важной группы была причиной того, что они не включались в атласы и определители по морской фауне и не рассматривались в учебных курсах, читаемых для студентов биологических специальностей. Этот пробел в университетском образовании может быть отчасти восполнен с использованием материалов предлагаемой диссертации.

Материалы и методы

Исследование основано на обширном материале фондовых коллекций Зоологического института РАН. Изучено 260 проб и определено 429 экземпляров актиний, собранных во всех северных морях России, а именно в Белом, Баренцевом, Карском морях, море Лаптевых, Восточно-Сибирском и Чукотском морях, а также в водах Центрального Арктического бассейна во время рейсов многочисленных российских, советских и зарубежных экспедиций.

Собранные экземпляры были зафиксированы в 4% формалине, а затем переведены в 70° этиловый спирт для дальнейшего хранения. Для изучения внутренней организации коллекционные экземпляры были вскрыты и использованы для приготовления гистологических препаратов. Срезы

толщиной 3–7 мкм были окрашены с использованием методики, предложенной Санамян с соавторами (see Sanatyan *et al.*, 2013).

Первый этап предполагает приготовление серий парафиновых срезов:

1. Экземпляры целыми или их фрагменты помещаются на несколько часов в емкости со спиртом с повышением концентрации от 80° до абсолютного спирта.
2. Помещение экземпляров на несколько часов в карбол-ксилол.
3. Помещение на несколько часов в емкость с ксилолом.
4. Освобождение от ксилола в парафине производится при 52–56°С в термостате с несколькими сменами парафина.
5. Резка парафинового блока на роторном микротоме МПС-2 ТУ64-1-2181-72.
6. Расправление парафиновых срезов в теплой воде в чашке Петри, а затем их приклеивание на предметные стекла.

Второй этап – окрашивание:

1. Приклеенные к предметным стеклам парафиновые срезы отмываются от парафина в ксилоле в течение нескольких минут.
2. Проведение препаратов через серию спиртов с понижением концентрации до воды.
3. После воды помещение препаратов в емкость с насыщенным раствором пикриновой кислоты для лучшего окрашивания.
4. Отмывка от пикриновой кислоты.
5. Окрашивание препаратов около 5 минут красным красителем (кислый фуксин – 0,5 г, ледяная уксусная кислота – 0,5 мл, вода – 100 мл) для придания розовой окраски мускулатуре.
6. Споласкивание в подкисленной воде (0,5–1% раствор уксусной кислоты).

7. Дифференцирование в фосфорномолибденовой или фосфорновольфрамовой кислоте, проводящее к обесцвечиванию мезоглеи.
8. Окрашивание в метиловом синем около 5 минут для придания мезоглее голубой окраски.
9. Отмывка в подкисленной воде.
10. Дегидратация в спирте и заключение в бальзам.

Результаты и их обсуждение

Общий план строения представителей инфраотряда *Athenaria* соответствует организации остальных коралловых полипов, но имеет ряд специфических черт. Атенарные актинии характеризуются удлинённым червеобразным телом и округлым аборальным концом, часто дифференцированным в физику, что обеспечивает их способность зарываться в грунт, закрепляться в нем, а также перемещаться в слое донных осадков (Рис. 1, 2, 3). Они, за редким исключением, не могут удерживаться в вертикальном положении, прикрепляясь проксимальным концом к твердому субстрату, или ползать, чем отличаются от тенарных актиний. В связи с роющим образом жизни атенарии не достигают крупных размеров. Длина их тела всегда значительно превышает диаметр, что приводит к развитию лишь нескольких циклов мезентериев и небольшому числу щупалец. При малом числе мезентериев, они, однако, снабжены развитой дифференцированной продольной мускулатурой, представленной мускулами-ретракторами и париетальными мускулами, которые участвуют при зарывании актиний. Мезентерии разделены на макрокнемы и микрокнемы. Первые несут мускулатуру, гонады, филаменты и аконтии, вторые обычно снабжены только париетальными мускулами (Рис. 4). Колонн атенарий может быть как голым (Рис. 3), так и покрытым кутикулой (Рис. 2). Он бывает снабжен тенакулями и нематибомами.



Рис. 1. *Halcampta arctica* Carlgren, 1893, 14.08.2013, Земля Франца-Иосифа, о. Алджер, сбор и фото О.В. Савинкина.



Рис. 2. *Cactosoma abyssorum* Danielssen, 1890, ЗИН №12385, IMR-PINRO, НИС “Johan Hjort”, 24.09.2019, Баренцево море. Scale: 1000 mkm.



Рис. 3. *Limnactinia laevis* Carlgren, 1921, ЗИН №12425, НИС “Дальние Зеленцы”, 16.07.1993, Баренцево море. Scale: 1000 мкм.

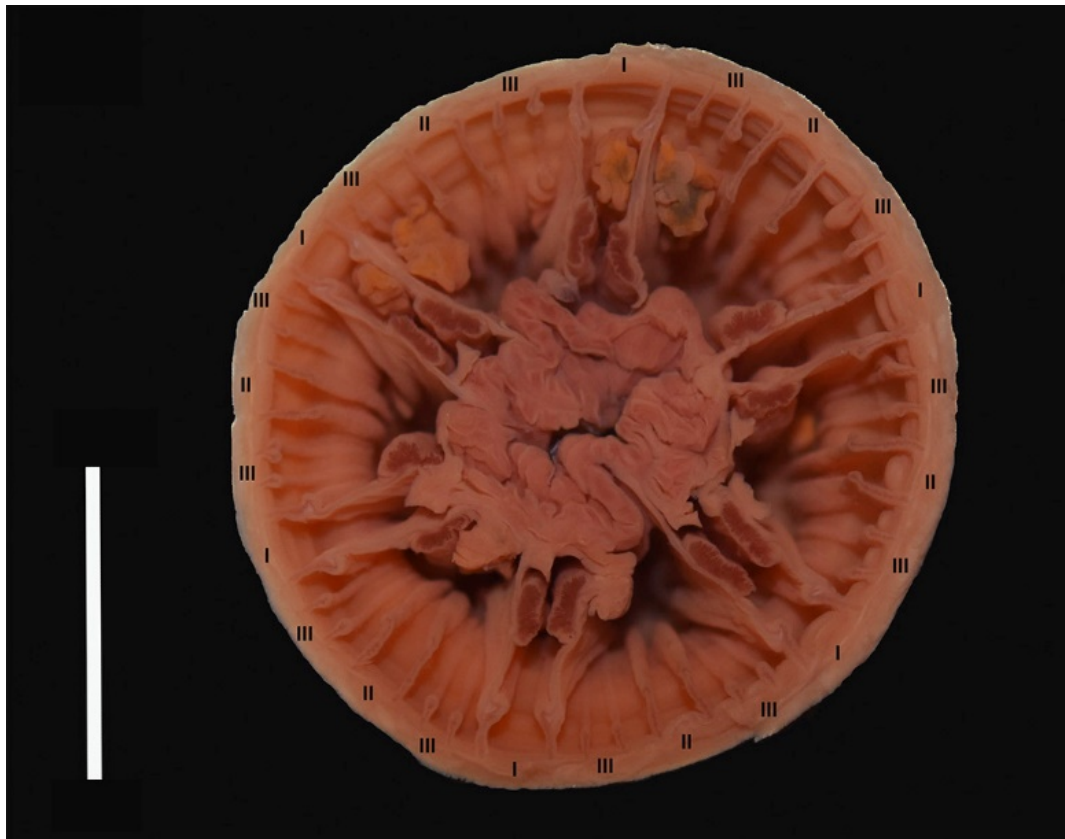


Рис. 4. *Haliactis arctica* Carlgren, 1921, ЗИН №12139е, НИС “Академик Королёв”, 47 рейс, 12.08.1988, Чукотское море. Поперечный срез на уровне глотки, показывающий три цикла мезентериев. Первый цикл (I) представлен макрокнемами, несущими продольные мускулы-ретракторы, филаменты, гонады и аконтии. Второй (II) и третий (III) циклы представлены только микрокнемами, несущими лишь париетальные мускулы. Scale: 5 mm.

Все перечисленные мофро-анатомические признаки лежат в основе современной классификации атенарных актиний, сложившейся лишь к середине прошлого века (Carlgren, 1949). За более чем 170-летний период изучения атенарий их система многократно менялась в результате изменения взглядов исследователей на важность тех или иных признаков, положенных в ее основу. Подробное рассмотрение классификаций, предложенных разными систематиками, позволяет выделить четыре последовательных этапа формирования системы атенарных актиний.

На первом этапе, относящемся ко второй половине XIX века, все исследователи (Milne-Edwards, Haime, 1857; Gosse, 1858, 1860; Verrill, 1864; Klunzinger, 1877) помещали атенарий в одну группу на основании их внешнего строения: наличия удлиненной формы тела и округлого аборального конца. Такое объединение, однако, оказалось не совсем удачным. Оно привело к сближению далеких и неродственных форм, что наблюдается в системе Госсе (Gosse, 1858), поместившего в одно семейство *Plyanthidae* атенарий и цериантарий.

Второй этап начинается с конца XIX века, когда для построения классификации *Actiniaria* стали использоваться анатомические признаки. Проследив последовательность закладки мезентериев у актиний, зоантид, цериантарий и восьмилучевых кораллов, братья Гертвиги (Hertwig, Hertwig, 1879) отметили, что расположение мезентериев и развитие их продольной мускулатуры должны рассматриваться в качестве главных таксономических признаков. Изучая формирование мезентериев у мягких кораллов и актиний, Гертвиги впервые обнаружили сходство между *Edwardsia* и восьмилучевыми кораллами, которое состоит в наличии восьми мезентериев, чье

расположение определяет билатеральную симметрию полипа на протяжении всей его жизни. Гертвиги заключили, что “Edwardsien” составляют особую группу. Хотя по своему образу жизни они напоминают цериантарий, по внутренней организации они ближе к актиниям. Однако обнаружение у эдвардсий только восьми мезентериев и большого числа щупалец заставило Р. Гертвига (Hertwig, 1882, 1888) отделить их от остальных роющих актиний. Использование черт внутренней организации полипов позволило строить систему актиний на основе более надежных признаков.

Вскоре, в 1895 году, Форо (Faurot, 1895) обнаружил, что на самом деле *Edwardsia* имеет больше восьми мезентериев, и подчеркнул, что их план строения сходен с другими гексамерными актиниями, но многие систематики (см. Andres, 1881, 1883; Danielssen, 1890; McMurrich, 1891, 1893; Bourne, 1900, 1916; Stephenson, 1920, 1921, 1922) по-прежнему следовали представлениям Гертвигов и отделяли эдвардсий в таксон высокого ранга, а остальных атенарий объединяли с крупными тенарными полипами вплоть до 20-х годов прошлого века.

Иной взгляд, начавший третий этап формирования системы атенарных актиний, был предложен Карлгреном (Carlgren, 1899, 1900). Он использовал новый анатомический признак, позволяющий разделить зарывающихся актиний и полипов, прикрепленных к твердому субстрату. Этим признаком было наличие базилярных мускулов. Актинии, которые имеют базилярные мускулы и хорошо развитый клейкий педальный диск, были объединены в новый таксон *Thenaria* Carlgren, 1899, в то время как зарывающиеся актинии, лишенные базилярных мускулов, были отнесены к *Athenaria* Carlgren, 1899. Позже Карлгрен (Carlgren, 1905) дал этим группам другие названия – *Basilaria* (для *Thenaria*) и *Abasilaria* (для *Athenaria*), чтобы подчеркнуть, что форма проксимального конца менее значима. Именно наличие базилярных мускулов у первой группы и их отсутствие у представителей второй рассматривалось как главный отличительный признак. В результате своей многолетней работы

Карлгрен опубликовал сводку (Carlgren, 1949), которая до сих пор служит основой для всех систематиков, работающих с Actiniaria. Внутри инфраотряда Athenaria он выделил девять семейств (Edwardsiidae, Halcampoididae, Haloclavidae, Andresiidae, Halcampidae, Limnactiniidae, Haliactinidae, Octineonidae и Andvakiidae). В основе разделения на семейства лежат такие признаки, как наличие или отсутствие щупалец, число мезентериев, наличие или отсутствие маргинального сфинктера, его строение, а также присутствие или отсутствие аконтий. Позже Карлгрен (Carlgren, 1956) добавил семейство Galatheanthemidae, полипы которого характеризуются сильным развитием кутикулы, формирующей трубку.

В отношении состава инфраотряда Athenaria хотелось бы сделать следующее замечание. На наш взгляд из него следует исключить *Andresia* (Andresiidae) и *Octineon* (Octineonidae). Анализ морфо-анатомических признаков показывает, что эти формы отличаются от атенарий несколькими особенностями. Еще Стивенсон (Stephenson, 1921, 1922) выразил сомнение в принадлежности *Andresia* к роющим актиниям. Единственный представитель этого рода, *A. partenopea* (Andres, 1883), имеет удлиненное тело и лишена pedalного диска (признаки атенарий), но ее мезентерии несут слабые диффузные ретракторы и не поделены на макрокнемы и микрокнемы. Кроме того, среди относимых к атенариям форм только *Andresia* обладает энтодермальным сфинктером. По мнению Стивенсона (Stephenson, 1921, 1922), она, скорее всего, близка к Actiniidae. К сожалению, в настоящий момент нет сведений о базилярных мускулах, а также более подробного описания этого животного, которое позволило бы точно определить его положение в системе.

Самое яркое отличие *Octineon* от роющих актиний состоит в наличии у полипов этого рода очень широкого и клейкого pedalного диска и многочисленных мезентериев (до шести циклов) в самой проксимальной части колюмна. Санамян с соавторами (Sanamyan *et al.*, 2018) предполагают

близость Octineonidae к семейству тенарных актиний Normathiidae, опираясь на сходство морфо-анатомических признаков (аконтии только с базитрихами, развитая кутикула скапуса), а также молекулярных маркеров.

Большой вклад в разработку филогении и классификации животных, вносимый в последние десятилетия методами молекулярной генетики, заставляет относиться с большим вниманием к исследованиям, проведенным с привлечением генетических маркеров. Однако попытки усовершенствования традиционной систематики актиний не способствовали решению трудных вопросов классификации, а наоборот привели лишь к появлению еще более значительных противоречий, не позволяющих нам принять новейшие изменения в классификации (Rodríguez *et al.*, 2014). Авторы последних работ выделяют внутри отряда Actiniaria два новых подотряда: Anenthemonae Rodríguez et Daly in Rodríguez *et al.*, 2014 и Enthemonae Rodríguez et Daly in Rodríguez *et al.*, 2014, совершенно отвергая прежнее таксономическое деление. Однако, с точки зрения морфологии, анатомии, процессов развития, поведения актиний и пр., их систему нельзя признать удовлетворительной. Родригес с соавторами предлагают объединение Edwardsiidae и Endocoelanthae в подотряд Anenthemonae, но эти актинии характеризуются совершенно разной последовательностью закладки и расположением мезентериев, что делает нелепым сближение этих форм. Другие роющие актинии (исключая Edwardsiidae), были помещены Родригес с соавторами (Rodríguez *et al.*, 2014) в подотряд Enthemonae вместе с тенарными полипами системы Карлгрена и распределены по трем надсемействам: Actinostoloidea, Metridioidea и Actinioidea. В результате мы наблюдаем объединение весьма несходных по морфо-анатомическим признакам животных (Ivanova, 2020). Хотя зарывающиеся актинии имеют ряд общих признаков с Thenaria, они обладают весьма характерными особенностями, и радикальная перестройка системы по молекулярным маркерам привела к появлению нечетких, размытых диагнозов надсемейств и семейств. Таким образом, в настоящее время мы считаем отказ

от традиционной классификации Actiniaria, построенной на основании морфо-анатомических признаков (Carlgren, 1949), преждевременным.

В ходе длительного изучения атенарий были предложены две гипотезы об их происхождении. В основе первой гипотезы лежит представление о них как о примитивных полипах, наиболее близких к предковому состоянию. Гертвиг (Hertwig, 1882) аргументировал эту точку зрения наличием у *Edwardsia* только восьми макромезентериев. Другие зарывающихся актиний, имеющие полностью развитый гексамерный цикл мезентериев, рассматривались им в качестве переходной формы между *Edwardsia* и крупными гексамерными актиниями, живущими на твердом субстрате (Hertwig, 1882). Карлгрэн (Carlgren, 1905) также считал роющих актиний примитивной группой. Однако он полагался на наличие или отсутствие базилярных мускулов. Thenaria, характеризующиеся базилярными мускулами, были им названы “высшими” актиниями, а Athenaria, лишенные базилярных мускулов, отнесены к “низшим”. Впоследствии предположение Карлгрэна (Carlgren, 1905) о примитивности и монофилии атенарий было поставлено под сомнение, что привело к возрождению взглядов Форо (Faurot, 1895) и ван Бенедена (van Beneden, 1897) и развитию гипотезы, предполагающей, что зарывающиеся актинии являются продвинутыми формами (Carlgren, Stephenson, 1928; Schmidt, 1972, 1974; Hand, 1966).

Форо (Faurot, 1895) и ван Бенеден (van Beneden, 1897) были первыми, кто предположил, что зарывающиеся актинии, вероятно, происходят от крупных гексамерных полипов в результате остановки индивидуального развития. Позже их взгляд развил Хэнд (Hand, 1966), считавший, что атенарии происходят от одной из тенарных групп – Acontiaria. В результате перехода к жизни на мягких грунтах они потеряли базилярные мускулы, сократили число мезентериев и стали созревать на более ранних онтогенетических стадиях. Шмидт (Schmidt, 1972, 1974) придерживался сходного мнения, но считал

атенарий возникшими независимо от разных ветвей *Thenaria*, а не только от *Acontiaria*.

Укрепляя эту позицию изучением молекулярных маркеров, некоторые современные исследователи (Daly *et al.*, 2008; Rodriguez *et al.*, 2014) также показали полифилию атенарных актиний. Они полагают, что удлиненная форма тела зарывающихся актиний, округлый аборальный конец и отсутствие базилярных мускулов, по-видимому, возникали неоднократно (или были утрачены) внутри подотряда *Nynantheae* (Rodríguez *et al.*, 2014). По мнению Дейли и Родригес с соавторами (Daly, 2002; Rodríguez *et al.*, 2014), обнаружение актиний, имеющих базилярные мускулы и ведущих роющий образ жизни, и актиний, не имеющих базилярных мускулов и не зарывающихся, доказывает, что разделение на высших *Thenaria* и низших *Athenaria* (Carlgren, 1899, 1900, 1905, 1949) не корректно. Чтобы подтвердить полифилию и несправедливость взглядов Карлгрена (Carlgren, 1899, 1900, 1905, 1949), эти исследователи опираются на отсутствие базилярных мускулов в разных группах актиний. Однако другие морфо-анатомические признаки и характер роющего поведения, как правило, не учитываются, что позволяет им объединять атенарных и тенарных актиний.

Как отмечалось выше, важным отличительным признаком атенарий служит развитие довольно сильной и дифференцированной мускулатуры мезентериев, представленной продольными мускулами-ретракторами и париетальными мускулами (Рис. 4). Именно эта мезентериальная мускулатура, а также мускулы стенки колюмна используются при зарывании, обеспечивая нагнетание жидкости в физиу, выпрямление колюмна и его быстрое втягивание в грунт. Главным фактором, обеспечивающим зарывание, являются перистальтические сокращения и расслабления мускулатуры стенки колюмна. Они нагнетают жидкость из гастральной полости в физиу, вызывая ее поочередное выворачивание и вворачивание, что приводит к постепенному погружению актинии в грунт. Ретракторы или париетальные мускулы

способствуют выпрямлению полипа и его резкому втягиванию в мягкий субстрат. У видов атенарий, не имеющих физы, зарывание обеспечивается также за счет перистальтических сокращений мускулатуры стенки колуна, но погружение в грунт осуществляется дистальным концом вперед (Williams, 2003).

Подобно атенарным актиниям некоторые тенарии также способны зарываться в грунт, но они используют другой. Как показано на примере *Oulactis concinnata* (Magnum, 1970; Pickens, 1988) зарывание тенарий осуществляется благодаря сокращениям парието-базиллярных мускулов и перистальтическим сокращениям. В результате работы парието-базиллярных мускулов происходит раздувание и сжатие падального диска. Таким образом, базиллярные мускулы никак не связаны с роющим поведением. Они необходимы для прикрепления, открепления и ползания, как показано на примере *Metridium senile* (Batham, Pantin, 1951). Отсутствие базиллярных мускулов не следует рассматривать как ключевую черту строения, объясняющую объединение атенарных актиний в одну группу. Обнаружение других актиний, не принадлежащих к атенариям, которые также не имеют базиллярных мускулов (к примеру, представители подотрядов Protantheae Carlgren, 1891, Endocoelanthaeae Carlgren, 1925, инфраотряда Voloceroidea Carlgren, 1925) указывает на то, что в ходе эволюции базиллярные мускулы могли возникать и утрачиваться независимо в разных группах актиний. Таким образом, сходство строения и поведения при зарывании в грунт у атенарных полипов указывает на их общее происхождение. Ряд более частных признаков, которые характеризуют, скорее, отдельные семейства или роды, чем инфраотряд Athenaria в целом, следует рассматривать как результат дальнейшей независимой эволюции в разных семействах Athenaria. Само же появление этой группы актиний связано с расширением экологической ниши отряда Actiniaria.

Анализ литературных данных и материалов коллекции Зоологического института показывает, что фауна атенарий северных морей России характеризуется малым числом видов. Имеющиеся находки атенарий распределены по морям неравномерно. Обсуждая бедность населения сибирских морей, кроме суровых условий обитания в них следует учесть их слабую изученность. Несмотря на большое количество проводившихся экспедиций в этом регионе, наиболее изученным остается Баренцево море, в котором обнаружены почти все исследуемые атенарные актинии: 14 видов из 19 (*Edwardsia andresi*, *E. arctica*, *E. finmarchica*, *E. fusca*, *E. tuberculata*, *E. vega*, *E. vitrea*, *Edwardsiella carnea*, *Nematostella polaris*, *Paraedwardsia arenaria*, *Haliactis arctica*, *Cactosoma abyssorum*, *Halcampa arctica*, *Limnactinia laevis*). Следующее по численности видов – Карское море, в нем собраны шесть видов атенарий (*Edwardsia andresi*, *E. arctica*, *E. vitrea*, *Haliactis arctica*, *Cactosoma abyssorum*, *Halcampa arctica*). В остальных морях российской Арктики обнаружено от двух до четырех видов, самое бедное из них – море Лаптевых (*Cactosoma abyssorum*, *Halcampa arctica*). Некоторые виды известны только по нескольким находкам (например, *E. finmarchica*, *E. fusca*), другие показывают разорванный ареал (например, *Isoedwardsia ingolfi*, *Acthelmis intestinalis*), но и это по-видимому следует объяснить лишь неполнотой наших знаний.

Наибольшим видовым богатством в морях российской Арктики характеризуется семейство Edwardsiidae, представленное пятью родами и 12 видами (*Edwardsia andresi*, *E. arctica*, *E. finmarchica*, *E. fusca*, *E. tuberculata*, *E. vega*, *E. vitrea*, *Edwardsiella carnea*, *Isoedwardsia ingolfi*, *Nematostella polaris*, *N. nathorstii*, *Paraedwardsia arenaria*). Тремя родами и четырьмя видами (*Cactosoma abyssorum*, *Halcampa arctica*, *H. duodecimcirrata*, *Gorgonactis* gen. et sp. nov.) представлено семейство Halcampidae. Обнаружено только два представителя семейства Halcampoididae (*Acthelmis intestinalis* и *Halcampoides* sp.). Самые бедные по числу видов семейства Halcampactinidae и Limnactiniidae, каждое из которых представлено только одним видом (*Haliactis arctica* и *Limnactinia laevis*).

Среди атенарных актиний северных морей России ареалы только трёх видов *Haliactis arctica*, *Halcampra arctica* и *Cactosoma abyssorum* дают материал для биогеографических наблюдений.

Все находки *Haliactis arctica* и *Halcampra arctica* лежат в пределах бореально-арктического ареала, выделяемого большинством современных морских биогеографов (см., Сиренко, 2012). А среди типовых ареалов, относимых к этой категории, *Haliactis arctica* и *Halcampra arctica* свойственен высокобореально-арктический циркумполярный ареал (Вб-а. ц., Сиренко, 2012, с. 219).

Первый из этих видов *Haliactis arctica*, зарегистрированный от 7 м до 380 м. Его многочисленные находки зафиксированы от пролива Дейвиса и Гренландии вплоть до Берингова пролива (Рис. 5). Его обнаружение в южной части Чукотского моря и в Беринговом проливе показывает большую выносливость к опреснению. Благодаря своей эвригалинности он заходит в Белое море, населяя глубины от 90 до 263 м, то есть только наиболее соленый и холодный придонный слой, в котором в течение всего года удерживается отрицательная температура. Второй высокобореально-арктический вид, *Halcampra arctica*, имеет более широкий ареал, встречаясь еще у побережья Баффиновой Земли и в море Бофорта. Кроме того, он отличается еще большей толерантностью к температуре и солености, поскольку отмечен на глубинах 3–802 м при температуре от $-1,9^{\circ}$ до $+7,09^{\circ}\text{C}$, часто поселяясь в опресненных водах. Оба этих вида, несмотря на приспособленность к довольно широкому интервалу температур (насколько о ней можно судить по ареалу вида), и несомненную выносливость к пониженной солености, о которой нам позволяет судить их обитание в Белом море, оказались неспособными проникнуть южнее Берингова пролива, в дальневосточные моря, будучи, по всей видимости, ограниченными в своей экспансии не физическими, а, вероятно, другими, биотическими, конкурентными или иными факторами среды.

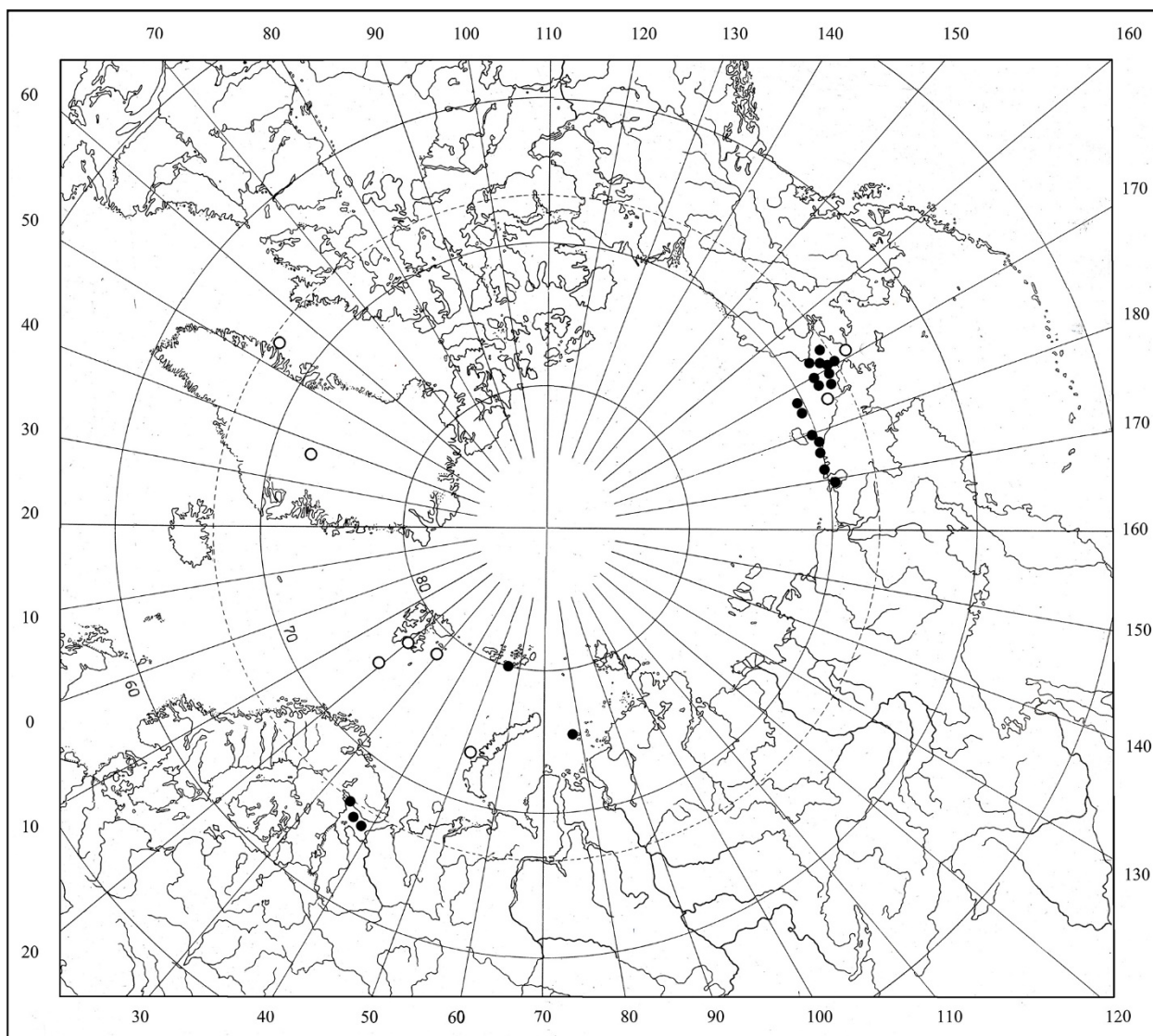


Рис. 5. Распространение *Haliactis arctica* Carlgren, 1921.

Cactosoma abyssorum, в соответствии со своим названием, представляет собой единственный среди атенарий вид, приуроченный к значительным глубинам, от 256 до 836 м. Он отмечен в сборах из Центрального Арктического бассейна, а также из Норвежского, Баренцева, Карского, моря Лаптевых и Чукотского моря (Рис. 6). Судя по единственному имеющемуся измерению солености (34,87‰) и по местам обнаружения в акватории Чукотского моря этот вид не выносит существенного понижения солености. Приуроченность к большим глубинам не позволяет ему проникнуть в Северную Пацифику через Берингов пролив, и его следует отнести к арктатлантическим батимальным видам.

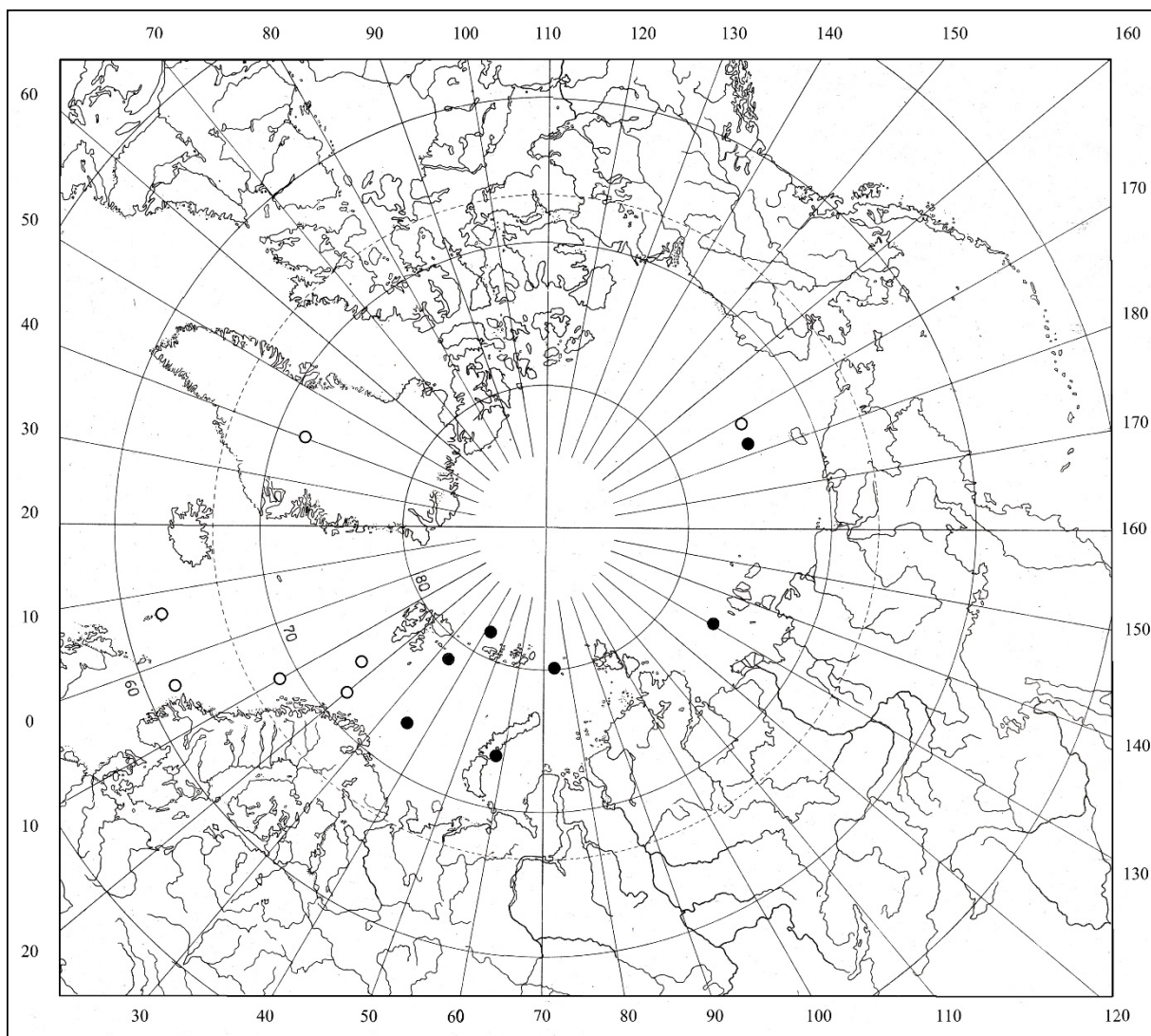


Рис. 5. Распространение *Cactosoma abyssorum* Danielssen, 1890.

Все остальные виды атенарных актиний, распространение которых известно пока лишь по немногим находкам, также отмечены только в бореальных и арктических водах Северной Атлантики и Северного Ледовитого океана, и их следует отнести к бореально-арктическим видам. Среди них в тихоокеанском регион заходят только *Acthelmis intestinalis*, обнаруженный у побережья Камчатки, и *Edwardsia arctica*, зарегистрированная по двум экземплярам в Японском море.

Итак, рассмотрев географическое распространение зарывающихся актиний, можно утверждать, что фауна инфраотряда Athenaria наших северных морей имеет в основном атлантическое происхождение.

Выводы

- 1) Фауна актиний инфраотряда *Athenaria* северных морей России включает 19 видов, относящихся к 5 семействам. Наибольшим таксономическим разнообразием характеризуется семейство *Edwardsiidae*, представленное 5 родами (*Edwardsia*, *Edwardsiella*, *Isoedwardsia*, *Nematostella*, *Paraedwardsia*) и 12 видами. Меньшее число форм относится к семейству *Halcampidae*, представленному 3 родами (*Cactosoma*, *Gorgonactis* gen. nov., *Halcampa*) и 4 видами. Семейство *Halcampoididae* включает всего 2 рода (*Acthelmis*, *Halcampoides*) и 2 вида. К самыми бедными по числу родов и видов относятся семейства *Halcampactinidae* и *Limnactiniidae*, каждое из которых представлено одним родом и видом (*Haliactis* и *Limnactinia*, соответственно).
- 2) Арктическая фауна актиний инфраотряда *Athenaria* имеет преимущественно атлантическое происхождение.
- 3) Детальное рассмотрение основных этапов построения классификации отряда *Actiniaria* заставляет настаивать на сохранении преобладающей роли морфо-анатомических признаков, отвергая радикальные преобразования, предлагаемые на основании сходства молекулярных маркеров, в результате которых в одно семейство попадают совершенно далекие по своим анатомическим признакам актинии.
- 4) Отсутствие базилярных мускулов не следует рассматривать как ключевую черту организации зарывающихся актиний, определяющую их объединение в одну группу.
- 5) Сходство в строении и поведении при зарывании в грунт представителей *Athenaria* указывает на то, что большая их часть составляет монофилетическую группу, объединяемую близким родством. Лишь немногие относимые сюда виды (*Andresia*, *Octineon*) должны быть удалены из нее.

Список публикаций по теме работы

Статьи

1. Ivanova, N.Yu. Classification and evolution of the burrowing sea anemones (Anthozoa: Actiniaria: Athenaria): a review of the past and current views. *Zoosystematica Rossica* (2020) 29(2): 213–237. <https://doi.org/10.31610/zsr/2020.29.2.213>
2. Ivanova, N.Yu., Grebelnyi, S.D. The history of study, the taxonomic composition and the origin of the sea anemone fauna of the Kara Sea (Actiniaria, Anthozoa, Cnidaria). *Proceedings of the Zoological Institute RAS* (2021) 325(2): 156–182. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2021.325.2.156>
3. Ivanova, N.Yu. Morphological description of Arctic sea anemone *Haliactis arctica* Carlgren, 1921 and taxonomic status of Halcampactinidae Carlgren, 1921 and Haliactinidae Carlgren, 1921. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* (2021): 1–13. <https://doi.org/10.1017/S0025315421000576>
4. Ivanova, N.Yu. *Gorgonactis marisalbi*, a new genus and species of burrowing sea anemones (Anthozoa: Actiniaria: Halcampidae) from the White Sea. *Zoosystematica Rossica* (2021) (In press).

Тезисы докладов

5. Иванова Н.Ю. Актинии инфраотряда Athenaria холодных и умеренных вод Атлантики и Северного Ледовитого океана. Тезисы 2-ой Студенческой Научной сессии Учебно-научной базы «Беломорская» Санкт-Петербургского государственного университета. Санкт-Петербург, 8 февраля 2018. С. 63.
6. Иванова Н.Ю. Современные представления о составе инфраотряда Athenaria (Actiniaria, Anthozoa). Тезисы конференции «Зоология Беспозвоночных – новый век», посвященной 160-летию кафедры зоологии беспозвоночных МГУ. Москва, 19–21 декабря 2018. С. 52.

7. Иванова Н.Ю. Приспособления актиний инфраотряда *Athenaria* (*Actiniaria*, *Anthozoa*, *Cnidaria*) к обитанию на мягких грунтах. Тезисы V Всероссийской научной конференции молодых ученых. Калининград, 18–22 мая 2020. С. 253.
8. Иванова Н.Ю. Аконтии и их значение для систематики морских анемонов (*Actiniaria*, *Anthozoa*, *Cnidaria*). Материалы Международного молодежного научного форума «ЛОМОНОСОВ-2021» / Отв. ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов, Е.И. Зимакова. [Электронный ресурс] – М.: МАКС Пресс, 2021. – 1 электрон. опт. диск (DVD-ROM); 12 см. – 2000 экз. ISBN 978-5-317-06593-5. Москва, 12 – 23 апреля 2021. С. 1.

Список цитируемой литературы

1. Бочарова Е.С., Малютин О.И., Санамян Н.П., Молодцова Т.Н. Массовые виды морских животных. Класс *Anthozoa* (Коралловые полипы) / А.Б. Цетлина, А.Е. Жадан, Н.Н. Марфенина // Флора и фауна Белого моря: иллюстративный атлас. – Москва: КМК Scientific Press, 2010. – С. 90–97.
2. **Гребельный С.Д.** Отряд *Actiniaria*. / Б.И. Сиренко // Иллюстрированные определители свободно живущих беспозвоночных евразийских морей и прилежащих глубоководных частей Арктики. – Товарищество научных изданий, Москва–Санкт-Петербург, 2012. – С. 151–175.
3. Сиренко Б.И. (ред.). Иллюстрированные определители свободно живущих беспозвоночных евразийских морей и прилежащих глубоководных частей Арктики. – Товарищество научных изданий, Москва–Санкт-Петербург, 2012. –Т. 3.
4. Andres A. *Intorno all'Edwardsia Claparedii* (*Halcampa Claparedii* Panc.) // *Atti dell' Accademia de Lincei*. – 1881. – Т.5. – С. 221–236.
5. Andres A. *Le Attinie* (Monografia). – Roma: Coi Tipi der Salviucci, 1883. С. 460.
6. Bilewitch J.P., Degan S.M. A unique horizontal gene transfer event has provided the octocoral mitochondrial genome with an active mismatch repair gene that has

potential for an unusual self-contained function //BMC Evol Biol. – 2011. – T.11. – C. 228. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-11-228>

7. Batham E.J., Pantin C.F.A. The organization of the muscular system of *Metridium senile* //Quarterly Journal Microscopical Science. – 1951. – T.92. – №1. – C. 27–54.

8. Bourne G.C. VI. The Anthozoa / E.R. Lankester // A Treatise on Zoology. The Porifera and Coelenterata. – London, 1900. T.2. – C. 1–84. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.1018>

9. Bourne G.C. A description of five new species of *Edwardsia*, Quatr., from New Guinea, with an account of the order of succession of the micromesenteries and tentacles in the Edwardsidae //Zoological Journal of the Linnean Society. – 1916. – T.32. – C. 513–530. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.1916.tb01873.x>

10. Brockman S.A., McFadden C.S. The mitochondrial genome of *Paraminabea aldersladei* (Cnidaria: Anthozoa: Octocorallia) supports intramolecular recombination as the primary mechanism of gene rearrangement in octocoral mitochondrial genomes //Genome Biol Evol. – 2012. – T.4. – №.9. – C. 994–1006. <https://doi.org/10.1093/gbe/evs074>

11. Carlgren O. Zoantharien //Hamburger Magalhaensische Sammelreise. – 1899. – T.4. – C. 1–48.

12. Carlgren O. Ostafrikanische Actinien //Gesammelt von Herrn Dr. F. Stuhlmann 1888 und 1889. Mittheilungen aus dem Naturhistorischen Museum. – 1900. – T.17. – C. 21–144.

13. Carlgren O. Kurze Mitteilungen über Anthozoen 4 //Zoologischer Anzeiger. – 1905. – T.28. – C. 510–519.

14. Carlgren O. Actiniaria Part I //Danish Ingolf-Expedition. – 1921. – T.5. – №.9. – C. 1–241.

15. Carlgren O. Actiniaria Part II //Danish Ingolf-Expedition. – 1942. – T.5. – №12. – C. 1–92.

16. Carlgren O. A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria //Kungliga Svenska Vetenskapsakademiens Handlingar. – 1949. – T.1. –C. 1–121.
17. Carlgren O. Actiniaria from depths exceeding 6000 meters //Galathea Report. – 1956. – T.2. – C. 9–16.
18. Carlgren O., Stephenson T.A. The British Edwardsidae //Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. – 1928. – T.15. – C. 1–30.
<https://doi.org/10.1017/S002531540005551X>
19. Daly M. A systematic revision of Edwardsiidae (Cnidaria, Anthozoa) //Invertebrate Biology. – 2002. – T.121 – C. 212–225.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2002.tb00061.x>
20. Daly M. *Boloceroides daphneae*, a new species of giant sea anemone (Cnidaria: Actiniaria: Boloceroididae) from the deep Pacific //Mar Biol. – 2006. – T.148. – C. 1241–1247.
21. Daly M., Chaudhuri A., Gusmão L., Rodríguez E. Phylogenetic relationships among sea anemones (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria) //Molecular Phylogenetics and Evolution. – 2008. – T.48. – C. 292–301.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.02.022>
22. Danielssen D.C. Actinida. The Norwegian North-Atlantic expedition 1876–1878 //Zoology. – 1890. – T.19. C.1–184.
23. Fabricius O. Favna Groenlandica, systematice sistens animalia Groenlandiae Occidentalis hactenus indagata, quoad nomen specificum, triviale, vernaculumque; synonyma auctorum plurium, descriptionem, locum, victum, generationem, mores, usum, capturamque singuli, prout detegendi occasio fuit, maximaque parte secundum proprias observationes. – Hafniae [=Copenhagen] & Lipsiae [=Leipzig], Ioannis Gottlob Rothe, 1780. C. 452.
24. Faurot L. Études sur l'anatomie, l'histologie et le développement des actinies //Archives de zoologie expérimentale et générale. – 1895. – T.3. – C. 43–262.

25. Gosse Ph.H. XL. – Synopsis of the Families, Genera, and species of the British Actiniae //Annals and Magazine of Natural History. – 1858. – T.3. – №13. – C. 46–50. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.158614>
26. Gosse Ph.H. Actinologia Britannica. A History of the British Sea-anemones and Corals. – London: Van Voorst, 1860. C. 362. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.3997>
27. Hand C.H. On the evolution of the Actinaria / W.J. Rees // The Cnidaria and their Evolution. – London; New York: Academic Press, 1966. – C. 135–146.
28. Hertwig O., Hertwig R. Die Actinien: Anatomisch und Histologisch, mit besonderer Berücksichtigung des Nervermuskelsystems Untersucht. – Jena, 1879. C. 224. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.15278>
29. Hertwig R. Report on the Actinaria dredged by H.M.S. Challenger during the years 1873–1876 / C.W. Thomson, J. Murray // Report of the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873–76 under the command of Captain George S. Nares and Captain Frank Tourle Thomson. Zoology. London, Edinburgh, Dublin, 1882. – T.6. – C. 1–136.
30. Magnum D.C. Burrowing behavior of the sea anemone *Phyllactis* //Biological Bulletin. – 1970. – T.138. – C. 316–325. <https://doi.org/10.2307/1540215>
31. McFadden C.S., Benayahu Y., Pante E., Thoma J.N., Nevarez P.A., France S.C. Limitations of mitochondrial gene barcoding in Octocorallia //Mol Ecol Resour. – 2011. – T.11. – №1. – C. 19–31. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02875.x>.
32. McMurrich J.P. Contributions on the morphology of the Actinozoa. III. The phylogeny of the Actinozoa //Journal of Morphology. – 1891. – T.5. – C. 125–164.
33. McMurrich J.P. Scientific results of explorations by the U. S. Fish Commission steamer Albatross. No. XXIII.—Report on the Actiniae collected by the United States Fish Commission steamer Albatross during the winter of 1887–1888 //Proceedings of the United States National Museum. – 1893. – T.16. – №930. – C. 119–216. <https://doi.org/10.5479/si.00963801.16-930.119>

34. Milne-Edwards H., Haime J. Histoire naturelle des coralliaires ou polypes proprement dits, 1. – Paris, 1857. C. 326. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.11574>
35. Pickens P.E. Systems that control the burrowing behaviour of a sea anemone //Journal of Experimental Biology. – 1988. – T.135 – C. 133–164.
36. Rodríguez E., Barbeitos M.S., Brugler M.R., Crowley L.M., Grajales A., Gusmão L., Häussermann V., Reft A. & Daly M. Hidden among sea anemones: the first comprehensive phylogenetic reconstruction of the Order Actiniaria (Cnidarian, Anthozoa, Hexacorallia) reveals a novel group of hexacorals //PLoS One. – 2014. – T.9. – №5. – C. 1–17. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096998>
37. Sanamyan N.P., Sanamyan K.E., and Grebelnyi S.D. Two poorly known Arctic sea anemones, *Cactosoma abyssorum* and *Halcampa arctica* (Actiniaria: Halcampidae) //Invertebrate Zoology. – 2016. – T.13. – C. 1–14. <https://doi.org/10.15298/invertzool.13.1.01>
38. Sanamyan N.P., Sanamyan K.E., McDaniel N., Bocharova E.S. First record of two genera of sea anemones (Cnidaria: Actiniaria), *Octineon* and *Edwardsiella*, from the North Pacific Ocean //Invertebrate Zoology. – 2018. – T.15. – №1. – C. 1–18. <https://doi.org/10.15298/invertzool.15.1.01>
39. Schmidt H. Die Nesselkapseln der Anthozoen und ihre Bedeutung für die phylogenetische Systematik //Helgoland Wiss Meeresunters. – 1972. – T.23. C. 422–458. <https://doi.org/10.1007/BF01625294>
40. Schmidt H. On evolution in the Anthozoa / A.M. Cameron, B.M. Cambell, A.B. Cribb, R. Endean, J.S. Jell, O.A. Jones, P. Mather, F.H. Talbot // Proceedings of the second international coral reef symposium. The Great Barrier Reef Committee. – Brisbane, 1974. – T.1. – C. 533–560.
41. Stephenson T.A. On the classification of Actiniaria. Part I. Forms with acontia and forms with a mesogloal sphincter //The Quarterly journal of microscopical science. – 1920. – T.64. – №256. – C. 425–574.

42. Stephenson T.A. On the classification of Actiniaria. Part II. Consideration of the whole group and its relationships, with special reference to forms not treated in Part I //The Quarterly journal of microscopical science. – 1921. – T.65. – №260. – C. 493–576.
43. Stephenson T.A. On the classification of Actiniaria. Part III. Definitions connected with the forms dealt with in Part II //The Quarterly journal of microscopical science. – 1922. – T.66. – №262. – C. 247–319.
44. Stephenson T.A. The British sea anemones. – London: Ray Society, 1928. C. 148.
45. van Beneden E. Les Anthozoaires de la "Plankton-Expedition" (Die Anthozoen der Plankton-Expedition) //Ergebnisse der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung. – 1897. – T.2. – C. 1–222.
46. Williams R.B. Locomotory behaviour and functional morphology of *Nematostella vectensis* (Anthozoa: Actiniaria: Edwardsiidae): a contribution to a comparative study of burrowing behaviour in athenarian sea anemones //Zoologische Verhandelingen. – 2003. – T.345. – C. 437–484.
47. Xiao M., Brugler M.R., Broe M.B., Gusmão L.C., Daly M., Rodríguez E. Mitogenomics suggests a sister relationship of *Relicanthus daphneae* (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia: *incerti ordinis*) with Actiniaria //Scientific Reports. – 2019. – T.9. – №18182. – C. 1–10. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54637-6>