

На правах рукописи



САНАМЯН НАДЕЖДА ПАВЛОВНА

**ФАУНА МОРСКИХ АНЕМОИ (CNIDARIA: ANTHOZOA:
HEXACORALLIA: ACTINIARIA, CORALLIMORPHARIA, ZOANTHARIA,
ENDOCOELANTHARIA) ПРИКАМЧАТСКИХ ВОД**

Специальность 03.02.04 – зоология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Петропавловск-Камчатский

2011

Работа выполнена в Лаборатории гидробиологии
Камчатского филиала Учреждения Российской академии наук
Тихоокеанского института географии ДВО РАН

Научный руководитель доктор биологических наук,
Токранов Алексей Михайлович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Марфенин Николай Николаевич
Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

кандидат биологических наук
Гребельный Сергей Дмитриевич
Зоологический институт РАН

Ведущая организация Учреждение Российской академии наук
Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН

Защита диссертации состоится 24 октября 2011 г. в 15.30 ч.
на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 при Московском
государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991,
Москва, Ленинские Горы, дом 1, строение 12, биологический факультет.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета
МГУ.

Автореферат разослан _____ сентября 2011 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета



И.Р. Бёме

Введение

Актуальность исследования. Морские анемоны – характерные представители донных биоценозов, обитающие повсюду в Мировом океане: от полярных вод, в том числе в точке географического Северного полюса (Sanamyan et al., 2009a), до тропиков и от литорали до глубин свыше 10 км (Беляев, 1989). Нередко морские анемоны достигают значительной численности и являются существенным компонентом морских экосистем. Актинии найдены в желудках каланов и рыб (Токранов, 1985а, б; 1986а, б; 1995; 2000; Токранов, Винников, 1991). В настоящее время проводятся работы по поведению, физиологии и биохимии морских анемон. Они являются идеальным объектом для электрофизиологических исследований простой нервной системы (Shelton, 1982). Их практическое значение в качестве источника биологически активных веществ постепенно раскрывается. Перспективным является изучение нейротоксинов, вырабатываемых стрекательными клетками морских анемон, которое, кроме фундаментального, может иметь большое практическое значение в медицине. В связи с высокой специфичностью ферментов и токсинов, необходимо точное определение видов, из которых эти вещества выделены, что часто оказывается проблематичным и трудоемким, т.к. систематика морских анемон находится в процессе становления. Морские анемоны не имеют твердых скелетных элементов, для их идентификации и описания признаков отдельных видов необходимы исследования анатомических структур, тканей и стрекательных клеток.

Фауна морских анемон многих районов Мирового океана слабо изучена. Наиболее исследованной в настоящее время представляется фауна анемон северной Атлантики. В Пацифике, особенно в северо-западной ее части, эта группа изучена еще очень слабо. В систематике актиний на уровне семейств и выше также назрело много проблем, требующих своего решения.

Проблемы в изучении морских анемон состоят в основном в трудности сбора материала, а также в утрате ряда признаков при фиксации. Обе эти проблемы можно в некоторой степени решить, используя легководолазную

технику и прижизненное фотографирование собираемых экземпляров. В последние годы популярность дайвинга привела к увеличению интереса к морским обитателям, среди которых морские анемоны являются наиболее яркими, привлекающими внимание разнообразием окраски и форм, животными. Неправильные определения и невалидные названия зачастую копируются из одного справочника в другой и распространяются не только в Интернете и популярной литературе, но иногда используются и в научных статьях. Ощущается потребность в достоверной информации по идентификации видов и по внешним прижизненным признакам, которые, как уже отмечалось, большей частью утрачиваются при фиксации. Эти мягкотелые организмы, опирающиеся на гидроскелет, поддерживаемый различными системами мускулатуры, обладают высокой сократимостью. Определить их видовую принадлежность в зафиксированном состоянии бывает проблематично, и остаются сомнения в том, во всех ли случаях можно различить виды. Родовая принадлежность фиксированных экземпляров при внимательном подходе определяется достаточно четко. На живых же экземплярах границы видов хорошо распознаются, т.к. некоторые признаки можно видеть только при жизни актиний.

Полных данных о составе фауны морских анемонов и, в частности, актиний прикамчатских вод раньше не было. В гидробиологических статьях и сводках приводилась очень скудная информация с весьма приблизительными, часто сомнительными или неправильными определениями. В данной работе предпринята попытка ликвидировать эти пробелы.

Цель и задачи исследования. Цель работы – выявить таксономический состав фауны морских анемонов прикамчатских вод и особенности их распространения, а также прояснить некоторые вопросы биологии и морфологии группы.

Для выполнения этой цели были поставлены следующие задачи:

1) изучить видовой состав морских анемонов прикамчатских вод, Командорских и северных Курильских островов;

2) прояснить проблемные вопросы в классификации нематоцист, связанные с систематикой Anthozoa;

3) проследить порядок закладки и развития щупалец и мезентериев у полипов *Hexacorallia* на живом материале в аквариуме;

4) изучить особенности распределения морских анемон по грунтам и глубинам;

5) проанализировать закономерности географического распространения морских анемон прикамчатских вод.

Научная новизна. Впервые установлен состав фауны актиний, кораллиморфарий и зоантарий района Камчатки, Командорских и северных Курильских островов. Из 45 видов, встреченных в регионе, 37 отмечены здесь впервые, включая представителей новых для прикамчатских вод отрядов *Endocoelantharia* и *Zoantharia*. Описаны 6 новых для науки видов и 2 новых рода, была проведена ревизия некоторых родов. Как представляется, удалось достаточно полно установить состав мелководной фауны восточной Камчатки и Командорских островов и получить представление о видовом составе морских анемон более глубоких вод вокруг Камчатки, хотя глубоководная фауна этого района пока еще изучена заметно хуже. Впервые на Дальнем Востоке отработана и использована методика прижизненной фотосъемки актиний в естественных и аквариальных условиях в целях изучения их видовой принадлежности. Впервые проведен биогеографический анализ распространения морских анемон западной и восточной Камчатки, Командорских и северных Курильских островов, а также описаны некоторые особенности биологии актиний исследуемого региона.

Теоретическая и практическая значимость работы. Результаты выполненных исследований позволяют получить представление о видовом разнообразии морских анемон в прикамчатских водах, а также могут быть использованы для надежной видовой идентификации сборов этих животных, необходимых для инвентаризации фауны, изучения видового состава морских сообществ, биохимических исследований, для дальнейших обобщений в

области экологии и зоогеографии, при чтении лекций по зоологии и гидробиологии для студентов биологических специальностей. Подробные морфологические описания являются важными для дальнейшей разработки системы группы. Результаты данной работы в настоящее время использованы при подготовке "Энциклопедии по биоразнообразию ООПТ Камчатского края".

Апробация работы. Результаты исследования были представлены на I, IV, VII и IX научных конференциях "Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей" (Петропавловск-Камчатский, 2000, 2003, 2006, 2008), X научной конференции, посвященной празднованию 70-летия ББС им. Н. А. Перцова МГУ им. М. В. Ломоносова (ББС МГУ, 2008), на заседании ученого совета Камчатского филиала ТИГ ДВО РАН (Петропавловск-Камчатский, 2011).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 19 работ (14 статей и 5 тезисов), в том числе 10 статей в рецензируемых журналах (8 из списка ВАК).

Структура работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, приложения и списка литературы, включающего 207 источников, в том числе 157 иностранных. Работа изложена на 174 страницах рукописи, включая 23 таблицы, и проиллюстрирована 36 рисунками.

Благодарности. Автор выражает глубокую благодарность научному руководителю д.б.н. А.М. Токранову (КФ ТИГ ДВО РАН); д.б.н. Н.Г. Ключковой (КГТУ) за помощь и ценные советы в подготовке рукописи. Особую благодарность автор выражает д.б.н. А.Н. Миронову (ИО РАН), проф. член-корр. РАН В.В. Малахову (МГУ) за советы, замечания и комментарии по тексту работы, а также Л.И. Москалёву, С.В. Галкину, А.В. Гебруку, Т.Н. Молодцовой и другим сотрудникам Лаборатории донной фауны океана ИО РАН за предоставленный материал и постоянную помощь и поддержку. Автор глубоко признателен коллективу ООО "Подводремсервис" (г. Петропавловск-Камчатский) за обеспечение выходов в море и водолазных работ, Б.А. Шейко и О.В. Шейко (ЗИН РАН) за сбор материала и всестороннюю помощь, А.Э. Жадан (ББС МГУ) и Джону Батлеру (John Butler, National Marine Fisheries

Service, USA) за предоставленные фотографии, доктору Грегори Дженсену (Gregory Jensen, University of Washington, USA) за определение креветок, а также ныне покойному А.В. Четвергову (КамчатНИРО) за сборы актиний из траловых уловов.

Содержание работы

Глава 1. Краткий литературный обзор

1.1. История изучения морских анемон и современное состояние системы

В главе отражены основные этапы изучения группы и проанализированы существующие варианты построения системы.

Я предлагаю использовать макросистему Anthozoa по Гребельному (1982), считая этот таксон подтипом, а Hexacorallia классом, в соответствии с системой животных Малахова (2003), в которой Ceriantharia и Antipatharia выделены из Hexacorallia в самостоятельные классы. Кроме того, Endocoelantharia, считавшиеся подотрядом Actiniaria, выделены в отдельный отряд отдельного надотряда, равного гексактиниям, внутри класса Hexacorallia. Но необходимо включить Ptychodactiaria в отряд Actiniaria на основании более поздних исследований (Cappola, Fautin, 2000). А внутри подотряда Nynantheae предлагаю придерживаться системы Шмидта (Schmidt, 1974), используя его подразделения в ранге надсемейств, и объединив их в два инфраотряда, согласующиеся с данными молекулярных исследований (Daly et al., 2008). В названиях, использованных для ранга надсемейств необходимо изменить суффикс и окончание в соответствии с Международным кодексом зоологической номенклатуры (статья 29.2). Таким образом, в инфраотряде Mesomyaria я выделяю три надсемейства: Boloceroidoidea, Praemesomyarioidea (ранние Mesomyaria) и Postmesomyarioidea (поздние Mesomyaria). По мере накопления данных по исследованию нематоцист и молекулярным исследованиям, данная система будет корректироваться, а пробелы будут заполняться (звездочкой * обозначены семейства, отнесенные в определенные надсемейства в соответствии с работами Шмидта и Риemanн-Цюрнек):

Класс Hexacorallia

Надотряд Endocoelanthida

Отряд Endocoelantharia

Семейство Halcuriidae

Семейство Actinernidae

Надотряд Hexactiniida

Отряд Scleractinia

Отряд Corallimorpharia

Семейство Corallimorphidae

Семейство Discosomatidae

Семейство Ricordeidae

Отряд Actiniaria

Подотряд Protantheae

Семейство Gonactiniidae

Подотряд Ptychodacteae

Семейство Ptychodactiidae

Семейство Preactiidae

Подотряд Nuphantheae

Инфраотряд Mesomyaria

Надсемейство Boloceroidoidea

Семейство Boloceroididae

Семейство Nevadneidae

Семейство Aliciidae

Надсемейство Praemesomyaroidea

Семейство Aiptasiidae

Семейство Diadumenidae

Семейство Nemanthidae

Семейство Hormathiidae

Семейство Kadosactiidae

Семейство Actinoscyphiidae

Надсемейство Postmesomyaroidea

Семейство Metridiidae

Семейство Isophelliidae

Семейство Sagartiidae

Семейство Bathyphelliidae

Семейство Actinostolidae

Семейство Halcampidae

Семейство Halcampoididae*

Семейство Isanthidae*

Семейство Exocoelactidae*

Инфраотряд Endomyaria

Семейство Edwardsiidae

Семейство Andresiidae

Семейство Haloclavidae

Семейство Actiniidae

Семейство Liponematidae*

Семейство Thalassianthidae

Семейство Phymanthidae

Семейство Carneidae
Семейство Stichodactylidae
Семейство Actinodendridae
Семейство Polyopidae (= Iosactiidae)*

Отряд Zoantharia

1.2. Изученность морских анемонов в Дальневосточном регионе

Указаны работы, в которых есть сведения о морских анемонах, обитающих в Дальневосточном регионе. В "Списке видов животных, растений и грибов литорали дальневосточных морей России" (Кусакин и др., 1997) для восточного побережья Камчатки указаны 5 видов актиний, для западного – один вид, для северных Курильских островов – один вид, для Командорских островов – ни одного. Из 19 литоральных видов актиний, отмеченных для дальневосточных морей России, 4 вида отнесены к роду *Anthopleura*, нами же показано наличие лишь одного представителя данного рода из указанных – *A. orientalis* (см. Санамян, Санамян, 2009). Два вида рода *Cnidopus*, указывавшиеся для региона, сведены в один – *C. japonicus* (см. Sanamyan, Sanamyan, 1998).

1.3 Степень изученности камчатской фауны морских анемонов

До наших исследований на Камчатке фактически не проводилось систематического изучения фауны морских анемонов, о которой имелись лишь отрывочные сведения. Из-за высокой вариабельности и не вполне ясных межвидовых границ считалось, что определение видовой принадлежности некоторых массовых форм представляет собой весьма сложную задачу. Положение в значительной степени усугублялось многочисленными ошибками в опубликованных определениях, когда под одним и тем же названием авторы описывали разные по морфологии виды.

Большие трудности вызывала также утрата при фиксации и хранении материала ряда признаков, а изучение лишь фиксированных экземпляров не всегда позволяло правильно определить родственные виды, т.к. наблюдаемые мелкие морфологические различия можно было интерпретировать как внутривидовую изменчивость. В значительной степени разобраться в видовой принадлежности многих актиний помогло изучение их в естественной среде

обитания и новые сборы материала с обязательным фотографированием собираемых экземпляров в естественных условиях. Эти многолетние исследования дали возможность четко различать отдельные виды по прижизненным признакам, что, в свою очередь, позволило выявить постоянные видоспецифические признаки, сохраняющиеся в фиксированном состоянии, исправить ряд ошибок в определениях предыдущих авторов и описать несколько новых видов.

Глава 2. Краткая физико-географическая характеристика района исследований

В главе, большей частью на основе литературных данных, рассматриваются географическое положение, особенности рельефа дна, береговой линии и грунтов, приведены данные о метеоусловиях и гидрологическом режиме района исследований.

Глава 3. Материал и методика

3.1. Материал

Материалом для настоящего исследования послужили собственные сборы, фиксации из коллекции КФ ТИГ ДВО РАН, сборы ИО РАН, ЗИН РАН. Большая часть материала собиралась с помощью погружений в легководолазном снаряжении, с использованием драги, трала Сигсби, ГОА МИР-1 и МИР-2, а также в качестве прилова на рыболовецких судах при траловом и ярусном рыболовстве (рис. 1). При легководолазных погружениях, начиная с 2004 года, мною производилась подводная фотосъемка. Обработано 255 станций и проб, исследовано 1320 экземпляров морских анемонов, относящихся к 45 видам.

3.2. Методика определения морских анемонов

Для определения и описания анемонов использовалась стандартная методика: исследование расположения и количества щупалец, мезентериев и различных образований колоны; исследование и фотографирование гистологических срезов и книдома проводили с помощью светового микроскопа.

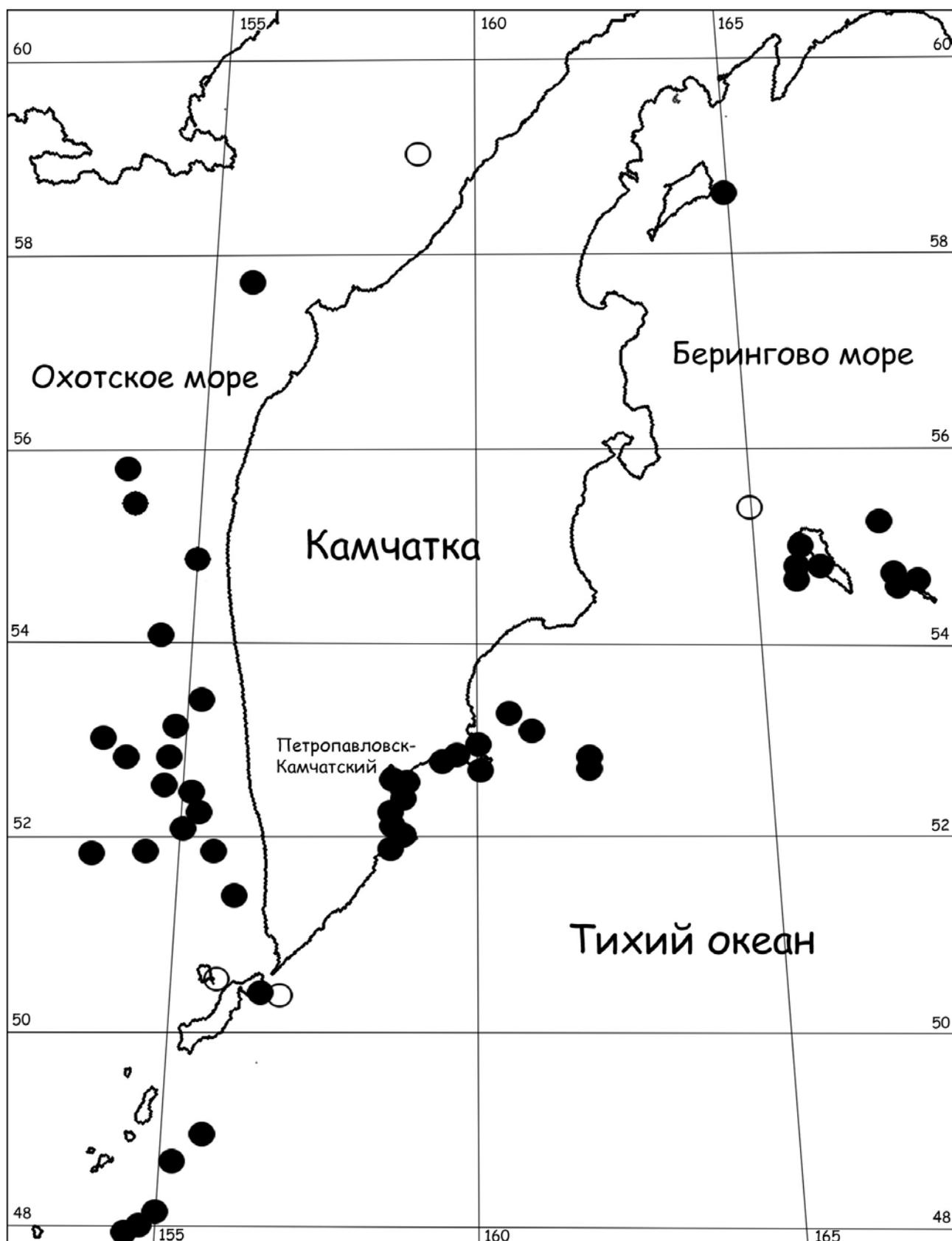


Рис. 1. Места сбора морских анемонов в прикамчатских водах. Черными кружками обозначены станции, материал которых исследован при выполнении диссертационной работы; белые кружки – данные по литературе.

Глава 4. Морфология и биология морских анемон

4.1. Внешнее строение и 4.2. Внутреннее строение

Дается анатомо-морфологическая характеристика морских анемон с объяснением терминов, используемых в описаниях таксонов.

4.3. Организация щупалец и мезентериев

Рассмотрены различные модели организации гастральных перегородок и порядка формирования щупалец и мезентериев, в том числе оригинальные наблюдения, показывающие, что формирование полипа при бесполом размножении (из группы клеток, оставшихся на субстрате) начинается со стадии халькампулы, когда закладываются все 6 пар протомезентериев, и после этого формируются первые шесть щупалец (в экзоцелях). Это отличается от развития полипа из личинки, у которой формирование первых восьми щупалец происходит на стадии эдвардсии, когда развиты только 8 протомезентериев, а личинка еще не закреплена на субстрате. Стадия халькампулы формируется при закреплении личинки на субстрате.

4.4. Стрекательные капсулы

Особое внимание уделено строению и классификации стрекательных капсул (книд), имеющих большое значение для идентификации видов и в систематике *Cnidaria* в целом. Особенно важными являются некоторые тонкие особенности строения книд, такие как однослойность или двуслойность капсулы, наличие или отсутствие клапана, часто не рассматриваемые современными авторами, в то время как некоторым количественным признакам приписывалось слишком высокое значение, вплоть до выделения новых семейств. Иногда нематоцисты, которые в невыстрелившем состоянии, можно отнести к одному типу, оказываются различной природы, как это можно видеть на примере крупных базитрих из глотки *Urticina* и соразмерных с ними β -мастигофоров из аконтий *Metridium*. Это показывает важность более тщательного исследования нематоцист в таксономических целях и поиск выстреливших капсул. Также показано, что нельзя смешивать категории базитрих и β -мастигофоров, а среди последних следует различать тонкостенные

б-мастигофоры А и толстостенные б-мастигофоры В. Для разделения видов небольшие отличия в наборе и размерных рангах нематоцист не могут быть использованы, т.к. возможны вариации между популяциями и даже внутри одной популяции. Однако можно говорить о родоспецифичности книдома (рис. 2), когда по определенным отличиям в книдоме можно разделить роды.

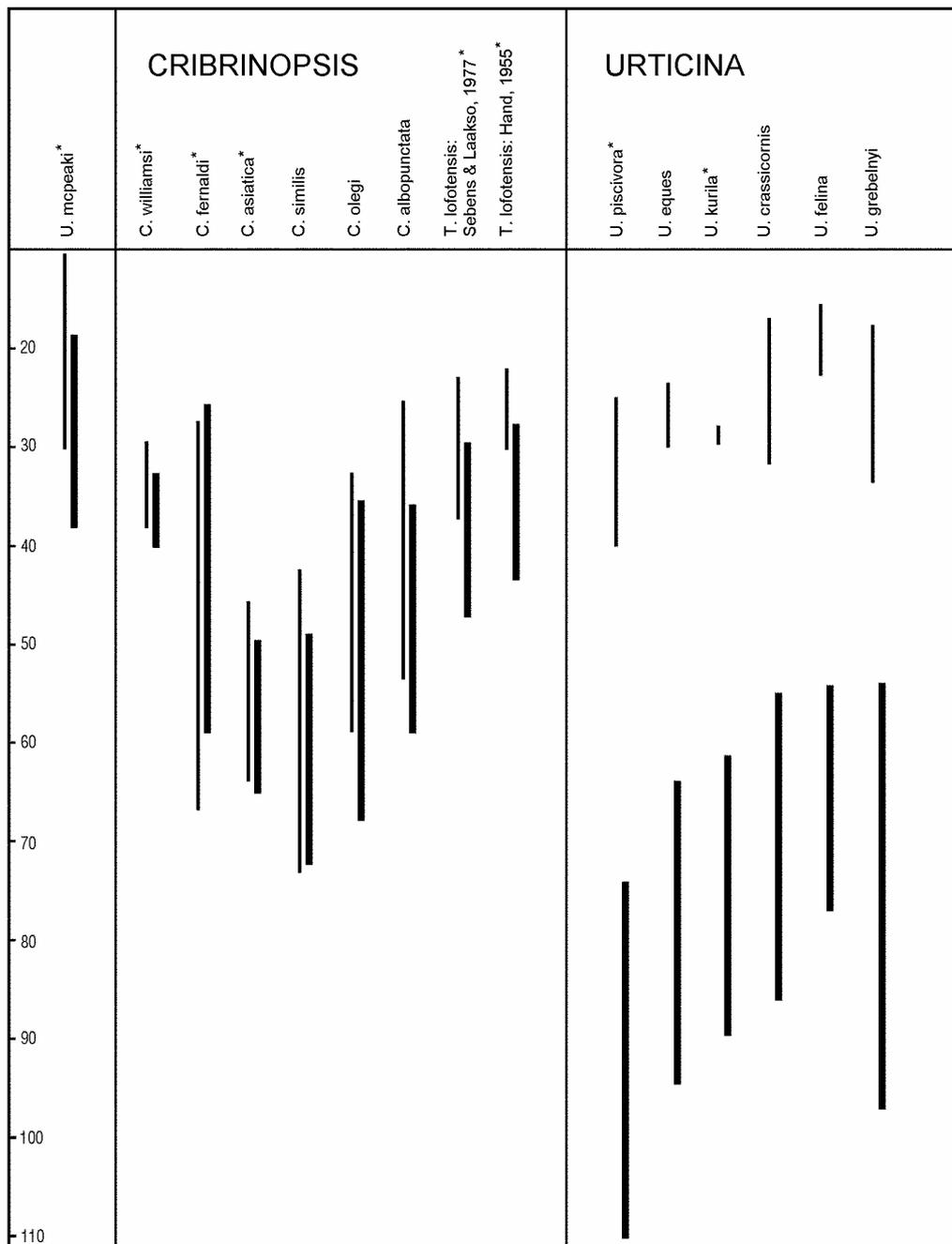


Рис. 2. Размеры (в мкм) больших базитрих в щупальцах (тонкие линии) и в глотке (жирные линии) у представителей родов *Urticina* и *Cribrinopsis* (звездочкой* отмечены литературные данные).

4.5. Биология

Рассмотрены образ жизни, питание, размножение, враги и симбионты морских анемонов в основном по собственным данным, с учетом литературных источников.

Глава 5. Систематический обзор

5.1. Видовой состав

В систематической части инвентаризирован состав фауны морских анемонов прикамчатских вод, приводится видовой список (жирным шрифтом выделены новые виды, описания которых уже опубликованы; звездочкой * отмечены новые для фауны Камчатки таксоны):

Отряд Endocoelantharia*

Семейство Actinernidae*

Actinernus elongatus (Hertwig, 1882)*

Actinernus michaelsarsi Carlgren, 1918*

Отряд Actiniaria

Подотряд Ptychodacteae

Семейство Ptychodactiidae

Ptychodactis patula Appellöf, 1893

Подотряд Nuphantheae

Инфраотряд Mesomyaria

Надсемейство Praemesomyaroidea

Семейство Hormathiidae*

Actinauge sp.*

Amphianthus bathybius Hertwig, 1882*

Amphianthus sp.*

Paracalliactis involvens (McMurrich, 1893)*

Семейство Actinoscyphiidae*

Epiparactis sp.*

Надсемейство Postmesomyaroidea

Семейство Halcampidae*

Neohalcampa sheikoi* Sanamyán, 2001

Halcampidae gen. sp.*

Семейство Halcampoididae*

Halcampoides sp.*

Семейство Metridiidae

Metridium farcimen (Brandt, 1835)

Metridium senile fimbriatum (Verrill, 1865)

Семейство Sagartiidae*

Sagartiogeton sp.*

- Семейство Isanthidae*
- Eltaninactis psammophorum* Sanamyan, 2001*
- Paraisanthus tamarae* Sanamyan et Sanamyan, 1998*
- Семейства Actinostolidae
- Actinostola callosa* (Verrill, 1882)
- Actinostola* sp.*
- Ophiodiscus annulatus* Hertwig, 1882*
- Stomphia coccinea* (Muller, 1776)
- Семейство Eхocoelactidae*
- Eхocoelactidae gen. sp.*
- Инфраотряд Endomyaria
- Семейство Actiniidae
- Anthopleura orientalis* Averincev, 1967*
- Aulactinia stella* (Verrill, 1864)
- Aulactinia* sp.*
- Bolocera* sp.*
- Cnidopus japonicus* (Verrill, 1871)
- Cribrinopsis albopunctata* Sanamyan et Sanamyan, 2006***
- Cribrinopsis olegi* Sanamyan et Sanamyan, 2006***
- Cribrinopsis similis* Carlgren, 1921*
- Epiactis arctica* (Verrill, 1868)*
- Isotealia* sp.*
- Urticina crassicornis* (Muller, 1776)
- Urticina grebelnyi* Sanamyan et Sanamyan, 2006***
- Семейство Liponematidae
- Liponema brevicornis* (McMurrich, 1893)*
- Семейство Capneidae*
- Capnea japonica* (Carlgren, 1940)*
- Семейство Condylanthidae*
- Charisea saxicola* Torrey, 1902*
- Семейство Oractiidae*
- Oceanactis diomedea* (McMurrich, 1893)*
- Семейство Edwardsiidae*
- Paraedwardsia* sp.*
- Edwardsiidae gen. sp.*
- Семейство Haloclavidae*
- Peachia quinquecapitata* McMurrich, 1913*
- Семейство Polyopidae (= Iosactiidae)*
- Polyopis striata* Hertwig, 1882*
- Iosactis vagabunda* Riemann-Zürneck, 1997*
- Отряд Corallimorpharia
- Семейство Corallimorphidae
- Corallimorphus profundus* Moseley, 1877*
- Sideractis* sp.*
- Отряд Zoantharia*
- Семейство Epizoanthidae*
- Epizoanthus* sp.*

5.2. Описания и таксономические замечания

Приводится аннотированный список видов, найденных в исследованном регионе. Изученный материал включает значительное количество новых для фауны региона и новых для науки таксонов, описания части которых (в том числе 6 новых видов и 2 новых рода) уже опубликованы (описания этих таксонов приводятся полностью). Для остальных видов, кроме синонимии и списка исследованного материала, даны таксономические замечания и сведения о распространении, для мелководных видов – описания по собственному материалу. В синонимию включены наиболее важные источники.

Впервые в северной части Тихого океана найдены представители надотряда Endocoelanthida – это 2 абиссальных вида рода *Actinernus*. Один из них, *A. elongatus*, ранее был известен по двум экземплярам, собранным более 130 лет назад экспедицией "Челленджер" в Южном полушарии. Второй вид, *A. michaelsarsi*, ранее обнаружен только в Северной Атлантике.

Neohalcampta sheikoi n.gen. n.sp. описан из района восточного побережья Камчатки и северных Курильских островов. Он интересен тем, что, относясь к семейству, представленному в основном роющими актиниями, ведет прикрепленный образ жизни.

Eltaninactis psammophorum n.sp. описан из района северных Курильских островов. До этого род *Eltaninactis* был известен по одному виду из Антарктики.

Paraisanthus tamarae n.gen. n.sp. описан по большому количеству экземпляров из района Командорских островов и, вероятно, является эндемиком региона. Исследование экземпляров вида, описанного в составе рода *Paraisanthus* из Чили (Häussermann, Försterra, 2008), показало ошибочность его родовой идентификации.

Абиссальный вид *Ophiodiscus annulatus* найден впервые после его первоописания более ста лет назад. Ранее был известен только по 4 экземплярам из юго-восточной Пацифики.

До последнего времени считалось, что кроме *Anthopleura orientalis* в дальневосточных водах обитает еще 3 американских вида этого рода. Показано, что американские виды с приазиатской стороны Тихого океана не встречаются, и все указания на них в литературе являются неверными определениями. Обоснована также неправомерность отнесения вида *Anthopleura orientalis* к роду *Oulactis*.

Показано, что переописание американскими исследователями типового вида рода *Cnidopus*, в результате которого он был сведен в синонимы *Epiactis*, выполнено на неверно определенном материале. Род *Cnidopus* восстановлен как самостоятельный, а вид *Cnidopus ritteri* сведен в синоним *Cnidopus japonicus*.

У *C. japonicus* впервые для представителей семейства Actiniidae описаны ловчие щупальца – специализированные органы агрессии, ранее известные только у аконтиарных анемон. Аналогичные органы обнаружены также у *Aulactinia stella*, в которых содержались нематоцисты (голотрихи), ранее неизвестные для этого вида.

Проведена ревизия родов *Urticina* и *Cribrinopsis*, представленных в северной части Тихого океана крупными и массовыми видами. До настоящих исследований превалировало мнение, что в северной Пацифике обитают те же виды, что и в северной Атлантике, при этом различия в биологии атлантических и тихоокеанских представителей (такие как, например, вынашивание потомства или выметывание яиц в воду) пытались объяснить различными условиями обитания географически удаленных популяций. Показано, что мелководные виды из северной Пацифики не являются конспецифичными с видами из северной Атлантики. В прикамчатских водах встречаются 4 мелководных представителя этих родов, из которых 3 описаны как новые виды.

Одной из самых интересных находок оказался вид *Oceanactis diomedae* (семейство Oractiidae). Эта актиния имеет необычные структуры на оральном диске, не встречающиеся у других Anthozoa. Показано, что роды *Oceanactis* и *Oractis* – синонимы, и валидным названием является *Oceanactis*.

Показано, что роды *Polyopsis* Hertwig, 1882 и *Iosactis* Riemann-Zürneck, 1997 близко родственны и относятся к семейству Polyopidae Hertwig, 1882. На этом основании семейство Iosactiidae Riemann-Zürneck, 1997, выделенное для рода *Iosactis* Riemann-Zürneck, 1997, должно быть упразднено.

В прикамчатских водах отряд Corallimorpharia представлен двумя видами, а Zoantharia – одним.

Глава 6. Экологические группы

Выделены 2 основные экологические группы морских анемон, включающие по две подгруппы:

- 1) обитатели твердых грунтов

а) обитатели твердого субстрата выше уровня грунта (песка или ила),
б) закапывающиеся анемоны, т.е. прикрепляющиеся к твердому субстрату под слоем песка;

2) обитатели рыхлых грунтов

а) роющие анемоны, являющиеся облигатными обитателями рыхлых грунтов, не имеющие настоящего pedalного диска,

б) анемоны с обособленным pedalным диском, но приспособившиеся к обитанию на рыхлых грунтах.

Некоторые виды, кроме своей основной экологической группы, могут факультативно присутствовать в другой.

Большинство морских анемонов (23 вида) в исследованном районе можно отнести к экологической подгруппе 1а – обитатели твердого субстрата, живущие выше уровня грунта (54%). Из них 4 вида являются эпифауной на горгонариях (*Amphianthus* sp., *Epiparactis* sp.), трубках фораминифер *Bothysiphon* (*Amphianthus bathybiium*) и на раковинах отшельников (*Paracalliactis involvens*). Некоторые другие находят на рыхлых грунтах твердые предметы, такие как раковины (*Isotealia* sp.) или галька (*Actinostola callosa*), к которым могут прикрепиться. Видов в остальных трех подгруппах примерно поровну: по 7 видов (по 16%) в подгруппах 1б и 2а и 6 видов (14%) в подгруппе 2б. Таким образом, большинству видов морских анемонов (70%) необходим твердый субстрат в том или ином виде, а 30% обитают непосредственно на рыхлых грунтах. Однако часть видов, приспособленных к обитанию на твердом субстрате, может селиться на вторичном субстрате или в качестве эпифауны на других организмах в областях с рыхлым грунтом, особенно это характерно для глубоководных видов. Таким образом, в прикамчатских водах набирается 23 вида морских анемонов (54%), обитающих в областях с рыхлым грунтом.

7. Вертикальное и географическое распространение

7.1. Батиметрическое распространение

При анализе батиметрического распространения в фауне морских анемонов прикамчатских вод можно выделить 4 группы видов (см. табл. 1, черные прямоугольники):

1) мелководная, от границы приливно-отливной зоны до верхней сублиторали, примерно 0–35 м; 18 видов (9 семейств, 2 отряда);

Таблица 1. Распространение видов по глубине (черные прямоугольники – наши данные, серые прямоугольники – данные по литературе).

Глубина в километрах:		0	1	2	3	4	5	6
<i>Actinernus elongatus</i> *	6057 м							
<i>Actinernus michaelisarsi</i> *	2992–3106 м							
<i>Ptychodactis patula</i>	70–149 м							
<i>Actinauge</i> sp.*	312–558 м							
<i>Amphianthus bathybius</i> *	4890–4984 м							
<i>Amphianthus</i> sp.*	1200 м							
<i>Paracalliactis involvens</i> *	1400–1550 м							
<i>Epiaractis</i> sp.*	4580 м							
<i>Neohalcampa sheikoi</i> *	240–580 м							
Halcampidae gen. sp.*	6–10 м							
<i>Halcampoides</i> sp.*	6–26 м							
<i>Metridium farcimen</i>	5–35 м							
<i>Metridium senile fimbriatum</i>	0–33 м							
<i>Sagartiogeton</i> sp.*	818–838 м							
<i>Eltaninactis psammophorum</i> *	439–509 м							
<i>Paraisanthus tamarae</i> *	0–25 м							
<i>Actinostola callosa</i>	75–500 м							
<i>Actinostola</i> sp.*	13–25 м							
<i>Ophiodiscus annulatus</i> *	4890–4984 м							
<i>Stomphia coccinea</i>	6–290 м							
Exocoelactidae gen. sp.*	4890–4984 м							
<i>Anthopleura orientalis</i> *	0–16.5 м							
<i>Aulactinia stella</i>	0–20 м							
<i>Aulactinia</i> sp.*	0–7 м							
<i>Bolocera</i> sp.*	4200–4290 м							
<i>Cnidopus japonicus</i>	0–20 м							
<i>Cribrinopsis albopunctata</i> *	0–35 м							
<i>Cribrinopsis olegi</i> *	6–351 м							
<i>Cribrinopsis similis</i> *	200 м							
<i>Epiactis arctica</i> *	250–290 м							
<i>Isotealia</i> sp.*	558 м							
<i>Urticina crassicornis</i>	0–22 м							
<i>Urticina grebelnyi</i> *	3–25 м							
<i>Liponema brevicornis</i> *	351–558 м							
<i>Capnea japonica</i> *	100–351 м							
<i>Charisea saxicola</i> *	0–26 м							
<i>Oceanactis diomedea</i> *	558–815 м							
<i>Paraedwardsia</i> sp.*	19 м							
Edwardsiidae gen. sp.*	1490–1554 м							
<i>Peachia quinquecapitata</i> *	100 м							
<i>Polyopis striata</i> *	4890–4984 м							
<i>Iosactis vagabunda</i> *	4890–4984 м							
<i>Corallimorphus profundus</i> *	396–750 м							
<i>Sideractis</i> sp.*	20–26 м							
<i>Epizoanthus</i> sp.*	358 м							

2) сублиторально-батиальная, от сублиторали до верхней батиали, примерно 70–1000 м; 17 видов (13 семейств, 3 отряда);

3) среднебатиальная, глубины 1000–2000 м; 3 вида (2 семейства, 1 отряд);

4) абиссальная, глубины 3000–6000 м; 9 видов (7 семейств, 2 отряда).

Границы между батиметрическими группами выделены по признаку смены видового состава.

Видов, встречающихся исключительно на литорали в прикамчатских водах нет. В мелководной группе выделяются виды, встречающиеся на литорали и исключительно сублиторальные виды. На глубине около 20 м наблюдается частичная смена видового состава. На этой глубине температура воды даже летом не поднимается выше 2–3°C, в то время как в более высоких слоях вода перемешивается активно, прогреваясь летом до 8–12°C, со значительными температурными скачками. Очевидно, что температура является одним из ключевых факторов, определяющим частичную смену видовой группировки в районе 20 м глубины, за которой появляется более холодолюбивая фауна.

Таким образом, группу мелководных видов (группа 1) можно подразделить на 3 подгруппы: а) виды, встречающиеся на литорали, б) исключительно сублиторальные виды и в) холодолюбивые сублиторальные виды, встречающиеся глубже 20 м. Первая граница здесь выделена за счет обогащения видового состава, а вторая – по признаку частичной смены видового состава.

7.2. Анализ региональной фауны

Рассматриваемый регион географически делится на 4 района: воды западной и восточной Камчатки, Командорских и северных Курильских островов. Наиболее изученным является район восточной Камчатки (26 видов), в основном за счет мелководных актиний, целенаправленно изучавшихся здесь с помощью легководолазной техники. Далее следует район Командорских островов (17 видов), где на водолазных глубинах использовались количественные методы изучения бентосных сообществ. Список фауны актиний с западной Камчатки (12 видов) получен только по приловам промышленных рыболовных судов и по программе экологического мониторинга в районе буровой на западно-камчатском шельфе. Самым слабо изученным районом (6 видов) являются северные Курильские острова.

Наибольшее количество общих видов наблюдается между районами восточной Камчатки и Командорских островов – 8 видов литорали и верхней сублиторали, за счет лучшей изученности мелководной фауны. По 3 общих вида имеют другие соседние районы: восточная Камчатка и западная Камчатка, западная Камчатка и северные Курильские острова, восточная Камчатка и северные Курильские острова. Не соседствующие районы имеют по 2 общих вида: западная Камчатка и Командорские острова, Командорские и северные Курильские острова. В трех районах: западной и восточной Камчатки и Командорских островов – 2 общих вида. А другие три района: западной и восточной Камчатки и северных Курильских островов – имеют один общий вид, также как и все четыре района (*Cribrinopsis olegi*). Все общие виды представлены в водолазных сборах и прибрежных ловах. Глубоководные сборы свыше 1000 м осуществлялись только в районе Командорских островов и у восточной Камчатки. Общих видов между данными районами на этих глубинах не обнаружено, но есть 2 общих рода: *Actinernus* и *Amphianthus*.

Расчет уровня сходства видовых списков между четырьмя рассмотренными районами, с использованием индекса общности Чекановского-Серенсена, позволяют заключить, что фауна морских анемонов западной Камчатки обладает наибольшим сходством с фауной северных Курильских островов (0.33), а фауна восточной Камчатки – с фауной Командорских островов (0.37) (значение индекса между остальными районами 0.13–0.18).

7.3. Общая характеристика видового состава

По имеющимся данным, фауна морских анемонов прикамчатских вод включает 45 видов из 21 семейства и 4 отрядов, три из которых представлены 1 семейством (1–2 вида), а отряд Actiniaria – 18 семействами и 40 видами (89%). Таким образом, в исследованном регионе среди морских анемонов доминируют актинии.

Наибольшим количеством видов представлено семейство Actiniidae – 12, или 26.7% от всего количества видов. В двух семействах – Hormathiidae и Actinostolidae – по 4 вида (по 8.9%). В 7 семействах – по 2 вида и в 11 семействах – по 1 виду. Таким образом, большая часть семейств (18 семейств, что составляет 85.7%), которые представлены 1–2 видами, содержат около половины всех видов морских анемонов, обнаруженных в прикамчатских водах (25 видов, что составляет 55.5%). Подобное соотношение является характерным

для всей мировой фауны морских анемонов и отражает особенности их систематики с большим количеством монотипичных родов и семейств.

7.4. Биогеографические элементы, районирование

Для группы абиссальных видов (3000–6000 м) невозможно выделить определенных регионов распространения, т.к. виды, найденные в прикамчатских водах, были описаны как с противоположной стороны Тихого океана, из Южного полушария, так и с противоположной стороны Евразии, из Атлантики.

Для двух первых батиметрических групп морских анемонов прикамчатских вод, мелководной и сублиторально-батиальной (0–1000 м), можно применить общие зонально-географические характеристики (по Кусакину и др., 1997), что подтверждает обоснованность выводов Кафанова (1991) о целесообразности единого районирования литоральной, сублиторальной и батиальной биот.

Согласно фаунистическому районированию сублиторали и батиали по Кафанову (1991, 2006), биота прикамчатских вод принадлежит Северотихоокеанской области, Беренгийской подобласти, двум провинциям: Камчатской и Охотской. Первая из них образована двумя подпровинциями: Восточнокамчатской, состоящей из Авачинского и Командорского округов, и Курильской, представленной в нашем материале Северокурильским округом. В Охотской провинции имеющийся у нас материал ограничен Западнокамчатским округом. Таким образом, наши районы исследования фауны морских анемонов в прикамчатских водах соответствуют 4 округам: Западнокамчатскому – район западной Камчатки, Северокурильскому – район северных Курильских островов, Командорскому – район Командорских островов, а Авачинскому округу – район восточной Камчатки от южной оконечности Камчатки до Карагинского залива. Однако по видовым спискам Северокурильский округ показывает наибольшее сходство с Западнокамчатским округом, значительно отличаясь от Восточнокамчатской подпровинции, в состав которой входят столь же схожие между собой Командорский и Авачинский округа. Но если биогеографическую принадлежность анализируемых районов определять методом А.А. Шорыгина (Жирков, 2010) по соотношению числа видов с различными типами распространения, получается, что более 50% идентифицированных видов морских анемонов Командорских островов (56%), восточной Камчатки (61.5%) и северных Курильских островов (60%) имеют тихоокеанско-бореальное

распространение. В противоположность им, 60% идентифицированных видов западной Камчатки относится к бореально-арктическому типу распространения. Таким образом, Охотская провинция, в состав которой входит Западнокамчатский округ, показывает свою обособленность от Камчатской провинции, включающей Командорский, Авачинский и Северокурильский округи. Полученные данные подтверждают фаунистическое районирование сублиторали и бентали по А.И. Кафанову (1991, 2006). В Охотской провинции преобладает фауна с бореально-арктическим типом распространения (60% видов), а в Камчатской провинции – фауна морских анемонов с тихоокеанско-бореальным типом распространения (59% видов). При этом большая часть всех камчатских мелководных видов (0–35 м) имеет тихоокеанско-бореальное распространение (67%), а виды сублиторально-батиальной группы (70–1000 м) поделились поровну на бореально-арктические и тихоокеанско-бореальные (по 50%).

Выводы

1. Фауна морских анемонов прикамчатских вод представлена значительно большим числом видов, чем было известно ранее. В данном регионе обнаружено 45 видов морских анемонов, относящихся к 21 семейству и 4 отрядам, из них 37 видов, 15 семейств и 2 отряда указаны впервые. Описано 6 новых для науки видов и 2 новых рода.

2. Нематоцисты базитрихи относятся к гаплонемам и отличаются от *b*-мастигофоров, относящихся к гетеронемам. *B*-мастигофоры подразделяются по аналогии с *r*-мастигофорами на тонкостенные *b*-мастигофоры А (с однослойной капсулой и без клапана) и толстостенные *b*-мастигофоры В (с двуслойной капсулой и с клапаном).

3. При бесполом размножении у полипов *Hexacorallia* процесс закладки мезентериев и щупалец соответствует радиальной симметрии, в отличие от планктонной личиночной стадии, в которой закладка первичных мезентериев и щупалец происходит билатерально.

4. Большинству видов морских анемонов (70%) необходим твердый субстрат, 30% видов обитает непосредственно на рыхлых грунтах. За счет видов твердых субстратов, способных селиться на вторичном субстрате или в качестве эпифауны на других организмах, доля видов морских анемонов на рыхлых грунтах увеличивается до 54%.

5. Выделены 4 батиметрические группы видов в фауне морских анемон прикамчатских вод: мелководная (0–35 м), сублиторально-батиальная (70–1000 м), среднебатиальная (1000–2000 м) и абиссальная (около 3000–6000 м).

6. Из 18 мелководных видов, известных до глубины 35 м, в прикамчатских водах лишь 8 (44%) могут встречаться на литорали (*Charisea saxicola*, *Metridium senile fimbriatum*, *Anthopleura orientalis*, *Aulactinia stella*, *Aulactinia* sp., *Cnidopus japonicus*, *Paraisanthus tamarae*, *Urticina crassicornis*), остальные 10 (56%) отмечены только в сублиторали. Видов, обитающих исключительно на литорали, в прикамчатских водах нет. В районе 20 м глубины наблюдается частичная смена фауны на более холодолюбивую.

7. Для абиссальных видов морских анемон прикамчатских вод характерно всесветное распространение.

8. Фауна морских анемон западной Камчатки обладает наибольшим сходством с фауной северных Курильских островов, а фауна восточной Камчатки – с фауной Командорских островов.

9. На исследованном материале подтверждается целесообразность единого районирования литоральной, сублиторальной и батиальной биот. Биогеографический анализ методом А.А. Шорыгина (по соотношению числа видов с различными типами распространения), выявил фаунистические подразделения, соответствующие районированию по А.И. Кафанову. При этом для Охотской провинции характерно преобладание фауны с бореально-арктическим типом распространения (60% видов); а для Камчатской провинции, включающей Командорский, Авачинский и Северокурильский округа, – с тихоокеанско-бореальным типом распространения (59% видов).

Предложенные таксономические и номенклатурные изменения:

а) из синонимии *Actinernus elongatus* (Hertwig, 1882) исключен *A. antarcticus* (Carlgren, 1914), который я считаю самостоятельным видом;

б) род *Paraisanthus* Sanamyan et Sanamyan, 1998 является монотипичным, отнесенный к этому роду *P. fabiani* Häussermann et Försterra, 2008 выведен из его состава;

в) показана неправомерность отнесения вида *Anthopleura orientalis* к роду *Oulactis*;

г) род *Cnidopus* Carlgren, 1934, считавшийся синонимом рода *Epiactis* является валидным родом, отличающимся значимыми признаками от *Epiactis*;

д) типовой вид рода *Cnidopus* – *C. ritteri* сведен в синонимы *C. japonicus*;

е) несколько крупных, наиболее массовых, часто ландшафтообразующих, экологически важных и широко распространенных в северной Пацифике мелководных видов актиний родов *Urticina* и *Cribrinopsis* не являются конспецифичными с видами из северной Атлантики и описаны как новые: *Cribrinopsis albopunctata* Sanamyan et Sanamyan, 2006, *C. olegi* Sanamyan et Sanamyan, 2006 и *Urticina grebelnyi* Sanamyan et Sanamyan, 2006; а эти близкие роды хорошо различаются особенностями книдома;

ж) род *Oractis* McMurrich, 1893 сведен в синоним рода *Oceanactis* Moseley, 1877;

з) род *Polyopis* Hertwig, 1882 и род *Iosactis* Riemann-Zürneck, 1997 являются близко родственными (или, возможно, идентичными) и относятся к семейству Polyopidae Hertwig, 1882; семейство Iosactiidae Riemann-Zürneck, 1997, выделенное для рода *Iosactis* Riemann-Zürneck, 1997, должно быть упразднено;

и) двум кладам внутри подотряда Nynantheae присвоены ранги инфраотрядов: Mesomyaria и Endomyaria;

к) группам семейств ранних и поздних мезомиарий присвоены ранги надсемейств и даны названия Praemesomyaroidea и Postmesomyaroidea, соответственно;

л) ранг инфраотряда Boloceroidaria понижен до надсемейства Boloceroidoidea внутри инфраотряда Mesomyaria.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в журналах, включенных в перечень ВАК:

1. Sanamyan N.P., Sanamyan K.E. 1998. Some Actiniaria from the Commander Islands (Cnidaria: Anthozoa) // Zoosystematica Rossica. Vol. 7. No. 1. P. 1–8.
2. Sanamyan N.P. 2001. New and poorly known Actiniaria from the NW Pacific // Zoosystematica Rossica. 2000. Vol. 9. No. 1. P. 1–10.
3. Sanamyan N.P. 2003. New record of *Oceanactis diomedae* (Cnidaria: Actiniaria: Oractiidae) and systematic position of the genera *Oceanactis* and *Oractis* // Species Diversity. Vol. 8. P. 93–101.

4. Sanamyan N.P., Sanamyan K.E. 2006. The genera *Urticina* and *Cribrinopsis* (Anthozoa: Actiniaria) from the north-western Pacific // Journal of Natural History. Vol. 40. No. 7–8. P. 359–393.
5. Molodtsova T.N., Sanamyan N.P., Keller N.B. 2008. Anthozoa from the north Mid-Atlantic Ridge and Charlie-Gibbs Fracture Zone // Marine Biology Research. Vol. 4. P. 112–130.
6. Sanamyan N.P., Cherniaev E.S., Sanamyan K.E. 2009. *BathypHELLIA margaritacea* (Cnidaria: Actiniaria): the most northern species of the world // Polar Biology. 2009. Vol. 32. P. 1245–1250.
7. Sanamyan N.P., Sanamyan K.E., Schories D. 2009. On authorship of Chilean anemone *Bunodactis hermafroditica* (Cnidaria: Actiniaria) and its generic assignment // Zoosystematica Rossica . Vol. 18. No. 2. P. 320–322.
8. Schories D., Reise K., Sanamyan K., Sanamyan N., Clasing E., Reise A. 2011. Actinian dominated intertidal mudflats: A new case of an extraordinary rare phenomenon from Southern Chile // Journal of Sea Research. Vol. 65. P 304–314.

Статьи в других рецензируемых журналах:

9. Sanamyan N.P., Sanamyan K.E. 2007. Deep-water Actiniaria from East Pacific hydrothermal vents and cold seeps // Invertebrate Zoology. Vol. 4. No. 1. P. 83–102.
10. Санамян Н.П., Санамян К.Э. 2009. Мелководные актинии (Cnidaria: Actiniaria) юго-восточного побережья Камчатки // Зоология беспозвоночных. 2008. Т. 5. №2. С. 155–172.

Статьи в сборниках и др.:

11. Санамян Н.П., Санамян К.Э. 2010. Коралловые полипы (Cnidaria: Anthozoa), найденные у острова Старичков / Биота острова Старичков и прилегающей к нему акватории Авачинского залива / Тр. КФ ТИГ ДВО РАН. Петропавловск–Камчатский: Камчатпресс. 2009. Вып. 8. С. 208–226.
12. Бочарова Е.С., Малютин О.И., Санамян Н.П., Молодцова Т.Н. 2010. Класс Anthozoa (Коралловые полипы) / Флора и фауна Белого моря: иллюстрированный атлас. Под ред. А.Б. Цетлина, А.Э. Жадан, Н.Н. Марфенина. М.: Т-во научных изданий КМК. 471 с.

- 13.Schories D., Sanamyan K., Sanamyan N. 2005. Aktinien. Seeanemonen kalter und gemabigter Meere. I Teil // Aquaristik Fachmagazin. Bd. 37. Hf. 6. S. 86–90.
- 14.Schories D., Sanamyan K., Sanamyan N. 2005. Aktinien. Seeanemonen kalter und gemabigter Meere. II Teil // Aquaristik Fachmagazin. Bd. 38. Hf. 1. S. 84–87.

Тезисы докладов на конференциях:

- 15.Санамян Н.П. 2000. Актинии прибрежных вод Камчатки и Командорских островов. Список видов // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы региональной научной конференции. Петропавловск-Камчатский, 11–12 апреля 2000. С. 137–138.
- 16.Санамян Н.П. 2003. Актинии прикамчатских вод: проблемы изучения // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы IV научной конференции. Петропавловск-Камчатский, 18–19 ноября 2003. С. 97–100.
- 17.Санамян Н.П. 2006. Краткие сведения об актиниях, описанных из побережья острова Старичков, и связанных с ними таксономических проблемах // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих. Материалы VII международной научной конференции, посвященной 25-летию организации Камчатского отдела Института биологии моря. Петропавловск-Камчатский, 28–29 ноября 2006. С. 150–153.
- 18.Жадан А.Э., Цетлин А.Б., Семенов А.А., Червякова Н.А., Мартынов А.В., Санамян Н.П., Махотин В.В., Кузищин К.В. 2008. Новые для Белого моря виды животных, обнаруженные на подводных фотографиях // Материалы X научной конференции, посвященной празднованию семидесятилетия Беломорской биологической станции им. Н. А. Перцова МГУ им. М. В. Ломоносова, 9–10 августа 2008. С. 60–62.
- 19.Мартынов А.В., Коршунова Т.А., Санамян Н.П., Санамян К.Э. 2008. Голожаберные моллюски прибрежных вод Камчатки: недооцененное разнообразие северо-западной Пацифики // Сохранение биоразнообразия Камчатки и прилегающих морей. Материалы IX международной научной конференции, посвященной 100-летию с начала Камчатской экспедиции Императорского Русского географического общества, снаряженной на средства Ф.П. Рябушинского. П.-Камчатский, 25–26 ноября 2008. С. 85–88.