

## НОВАЯ ДЛЯ ФАУНЫ ЧЕРНОГО МОРЯ АКТИНИЯ *SAGARTIA ELEGANS* (DALYELL, 1848) (ANTHOZOA: SAGARTIIDAE), СПОСОБНАЯ К КЛОНАЛЬНОМУ РАЗМНОЖЕНИЮ<sup>1</sup>

© 2013 г. С. Д. Гребельный<sup>1</sup>, О. А. Ковтун<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034, Россия;

<sup>2</sup>Одесский национальный университет имени И.И. Мечникова, Гидробиологическая станция, Одесса 65026, Украина

e-mail: sgrebelnyi@gmail.com, actinia@zin.ru; hydrobiostation@gmail.com

Статья принята к печати 25.05.2012 г.

Актиния *Sagartia elegans* (Dalyell, 1848) впервые обнаружена в Черном море: в Одесском заливе (46°31'60 с.ш., 30°48'00 в.д.) и в карстовых пещерах и гротах западного Крыма (45°21' с.ш., 32°30' в.д.). Ранее *S. elegans* была известна из прибрежных вод Исландии, Британских островов и континентальной Европы от Скандинавии до Адриатического моря. По имеющимся данным этот раздельнополюый вид склонен к бесполому соматическому размножению путем лацерации – отделения фрагментов pedalного диска, из которых развиваются молодые полипы. Отмечен широкий полиморфизм по окраске. В пещерах обнаружены многочисленные клональные популяции, состоящие из разноразмерных одинаково окрашенных полипов, происходящих от одной особи-основателя.

**Ключевые слова:** Черное море, Одесский залив, западный Крым, карстовые пещеры, *Sagartia elegans*, Sagartiidae, Acontiarina, Thenaria.

**A new record of the sea anemone *Sagartia elegans* (Dalyell, 1848) (Anthozoa: Sagartiidae) capable of clonal reproduction from the Black Sea.** S. D. Grebelnyi<sup>1</sup>, O. A. Kovtun<sup>2</sup> (<sup>1</sup>Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Saint Petersburg 199034, Russia; <sup>2</sup>I.I. Mechnikov Odessa National University, Hydrobiological Station, Odessa 65026, Ukraine)

The sea anemone *Sagartia elegans* (Dalyell, 1848) was found in the Black Sea for the first time: in Odessa Bay (46°31'60 N, 30°48'00 E) and in karst caves and grottoes of the western Crimea (45°21' N, 32°30' E). *S. elegans* was previously known from the coasts of Iceland, the British Isles, and continental Europe from Scandinavia up to the Adriatic Sea. This gonochoristic species is capable of asexual somatic reproduction, which occurs by laceration, i.e., the separation of small fragments from the edge of the pedal disc. A wide range of color variation was found. Numerous clonal populations consisting of equally colored individuals of diverse size, which presumably descend from a single founder polyp, were observed in the caves. (Biologiya Morya, 2013, vol. 39, no. 1, pp. 17–23).

**Keywords:** Black Sea, Odessa Bay, western Crimea, karst caves, *Sagartia elegans*, Sagartiidae, Acontiarina, Thenaria.

При водолазном обследовании карстовых подводных пещер и гротов западного Крыма (п-в Тарханкут) и при анализе видеоматериала, снятого в них в 2006–2011 гг., были обнаружены не встречавшиеся ранее в Черном море актинии. Кроме обычной в Черном море *Actinia equina* (Linnaeus, 1758) в одной пещере были найдены три актинии неизвестного вида; два экземпляра были зафиксированы для определения. На удалении 1.5 км от первой пещеры в темном ответвлении большого полузатопленного карстового грота на площади в несколько квадратных метров обитали более тысячи особей этого вида, которые сильно различались по окраске (рис. 1а, в). В нише скал на глубине 1.5 м обнаружено несколько очень крупных особей, их высота в расправленном состоянии составляла более 10 см. Для исследования здесь было отобрано 20 экз. В течение последующих

лет, судя по визуальным оценкам, плотность данного поселения актиний увеличивалась.

В 2009 г. несколько актиний этого вида были обнаружены в Одесском заливе на глубине 11–14 м (рис. 1б, г, е, з), однако здесь животные не образовывали скоплений, а встречались поодиночке. Как известно, многие виды сублиторальной фауны, обитающие в открытом море на больших глубинах, в затененных местах (например, в пещерах) поднимаются почти до нуля глубин, что имело место и в нашем случае.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для описания строения полипов и измерения стрекательных капсул послужили сборы, проведенные в 2008–2011 гг. в подводных пещерах п-ва Тарханкут в районе Атлеша (45°21' с.ш., 32°30' в.д., западный Крым, Черное море),

<sup>1</sup> Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации и гранта РФФИ № 08-04-01670а с использованием фондовой коллекции ЗИН РАН, которая имеет финансовую поддержку ГНТП Российской Федерации (регистрационный № 97-03-16).

и несколько особей, собранных со створок мидии при водолазных погружениях в Одесском заливе (46°31'60 с.ш., 30°48'00 в.д.), в черте города, в районе Малого Фонтана. В лаборатории Одесской гидробиологической станции материал был сфотографирован, изучены внешние морфологические признаки живых и фиксированных экземпляров. Анатомические и гистологические признаки полипов были изучены в лаборатории морских исследований Зоологического института РАН (Санкт-Петербург) по 9 экз., фиксированным 10% раствором формалина (№ 11200–11208 по входящему каталогу Отделения губок и кишечноротовых ЗИН РАН). Изготовлено несколько десятков гистологических срезов, окрашенных по методу Пачини (Ромейс, 1953; Romeis, 1989). При определении животных использовали также фото- и видеоматериалы, отснятые одним из авторов (О.А. Ковтуном) во время водолазных погружений. Для съемки актиний в природных условиях использовали боксированную цифровую ЗСД видеокамеру Sony. Стрекательные капсулы (нематоцисты) измеряли на временных препаратах с помощью устройства для интерференционного контраста по Номарскому. Фотографии гистологических срезов сделаны с помощью микроскопа Leica DM6000 В с цифровой фотокамерой Leica DFC295.

#### ОПИСАНИЕ

*Sagartia elegans* (Dalyell, 1848)

(Рис. 1, 2)

*Act.* [Actinia, subgen. Isacmaea Ehr.] *rhododactylos* mihi: Grube, 1840, S. 3–4, Fig. 1 (original description).

*Sagartia rhododactylos* [sp. n.]<sup>2</sup> (A.E. Grube, 1840) – Pax, Müller, 1955a, p. 80; 1955b, p. 121; 1962, S. 209–211.

*Actinia elegans* [sp. n.]: Dalyell, 1848, p. 225–226; Pl. XLVII, figs. 9–11 (original description).

*Sagartia elegans* (Dal.) – Haddon, 1889, p. 304, 323.

*Sagartia elegans* (Dalyell) – Nafilyan, 1912, p. 19–24, fig. 2; Evans, 1924, p. 121–125; Stephenson, 1928, p. 13, 94, text-figs. 8C, 12A, 30, pl. XIII, fig. 2; 1929a, p. 137–167, text-fig. 6; 1929b, p. 178–189, text-fig. 2–4, 6–8, pl. I, fig. 2; 1929c, p. 137; 1935, p. 306–324, text-figs. 99A–C, 100–102, pl. XVIII, figs. 1–7, pl. XIX, figs. 1–5, 8, pl. XXI, fig. 3, pl. XXXI, fig. 1; Carlgren, 1949, p. 101; Schmidt, 1972, S. 46–48, Abb. 25d; Manuel, 1988, p. 143–145, pl. 2A, figs. 5H, 49A–D; Shaw, 1989, p. 189–199; 1991, p. 519–525; England, 1991, p. 692, 695; Williams, 1991, p. 540, 542; 1996, p. 339, 345–346, 350; 1998, p. 361, 364–368; 2000, p. 49–68; Ates et al., 1998, p. 269; Faasse, Blauwe, 2002, p. 95–96; Hartog, Ates, 2011, p. 25–26.

*Actinia miniata* mihi: Gosse, 1853a, p. 127 (original description).

*Sagartia miniata* (Gosse) – Gosse, 1858, p. 415.

*Sagartia miniata* – Gosse, 1860, p. 41–47, pl. II, figs. 2–4; Stephenson, 1920, p. 439–440, 545, text-figs. 2–9, 13–17, 21, pl. XXII figs. 1–5, 9.

*Heliactis miniata* Gos. – Andres, 1883, p. 147–148; 1884, p. 141–142.

*Actinia nivea* mihi: Gosse, 1853b, p. 93–96, pl. I, fig. 8 (original description).

*Sagartia nivea* – Gosse, 1855a, p. 274–275; 1860, p. 67–72, pl. 2, fig. 1, 8.

*Sagartia nivea* (Gosse) – Gosse, 1858, p. 415; Stephenson, 1920, p. 545.

*Actinia rosea* mihi: Gosse, 1853b, p. 90–93, pl. I, figs. 5–6 (original description).

*Sagartia rosea* – Gosse, 1855a, p. 274–275; 1860, p. 48–53, pl. I, figs. 4–6.

*Sagartia rosea* (Gosse) – Gosse, 1858, p. 415; Stephenson, 1925, p. 905, text-figs. 18, 22.

*Actinia venusta* [sp. n.]: Gosse, 1854, p. 281–283 (original description).

*Sagartia venusta* – Gosse, 1855a, p. 272–274, pl. 28, figs. 7–9; 1855b, p. 294, pl. XXVIII, fig. 7; 1860, p. 60–66, pl. I, fig. 7.

*Sagartia venusta* (Gosse) – Gosse, 1858, p. 415; Stephenson, 1920, p. 545.

*Actinia ornata* [sp. n.]: Wright, 1856, p. 70–72, pl. 6, figs. 1–3 (original description, junior homonym; none Holdsworth, 1855, p. 236–237).

*Sagartia ichthyostoma* (Gosse): Gosse, 1858, p. 415 (original description).

*Sagartia ichthyostoma* (sp. nov.) – Gosse, 1860, p. 57–59, pl. II, fig. 7.

*Sagartia ichthyostoma* Gosse – Pennington, 1885, p. 153.

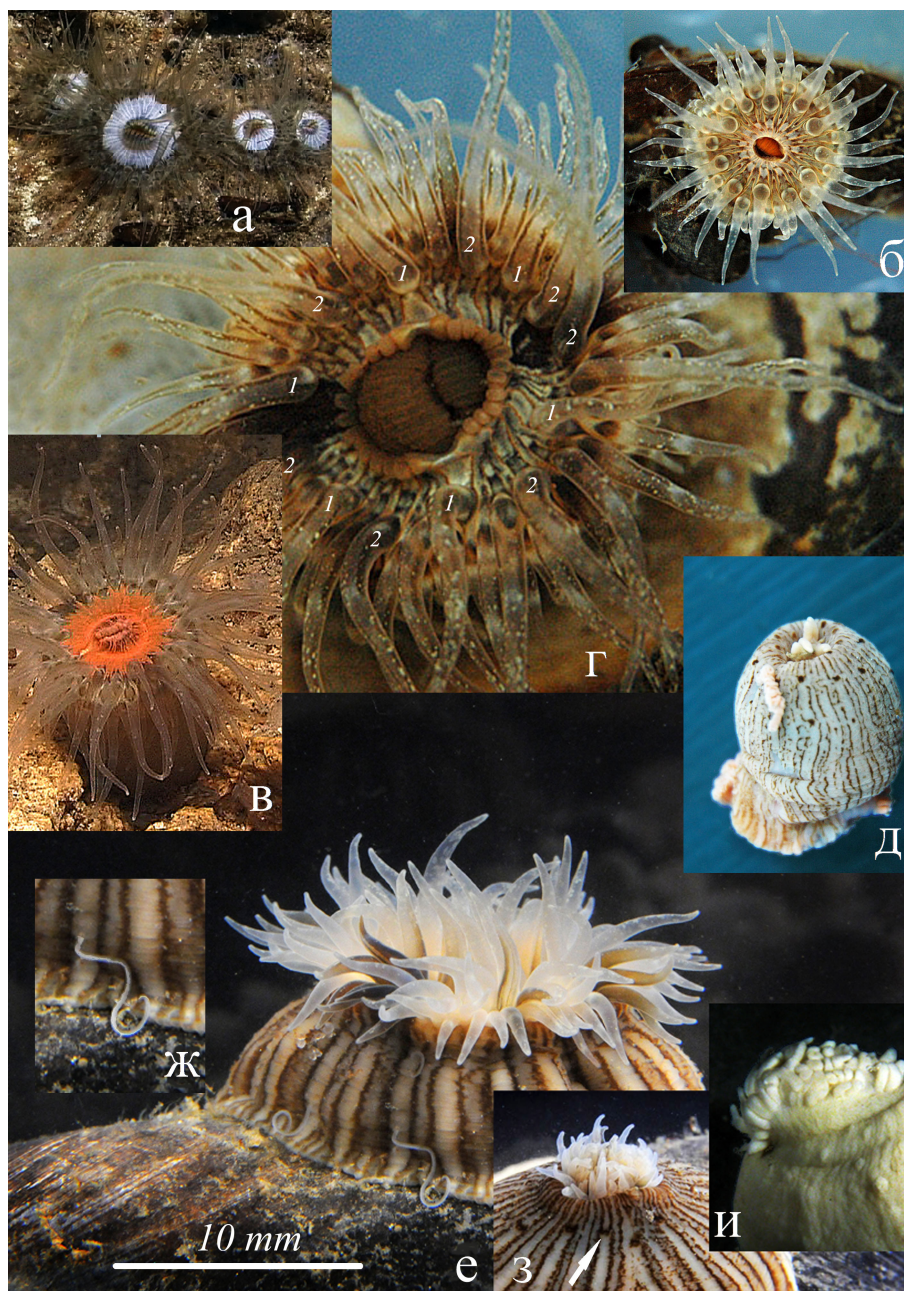
*Actinia* n. sp.? *pulcherrima* mihi: Jordan, 1855, p. 86–87; Andres, 1883, p. 391 (original description); 1884, p. 390.

? *Sagartia rockalliensis*<sup>3</sup>: Carlgren, 1924, p. 27–28 (original description).

**Внешнее строение.** Форма тела обычная для большинства актиний и весьма изменчивая. Основная цилиндрическая часть тела – колюмн – у большинства особей имеет меньший диаметр, чем подошва, диаметр которой у крупных полипов достигает 3.5 см, но, как правило, не превышает 10–15 мм. Колюмн диаметром до 3 см часто достигает высоты 4.5 см. В наших сборах высота большинства актиний при жизни не превышала 3.5 см, диаметр кроны расправленных щупалец не превышал 2 см. Поскольку в темноте эти животные склонны сильно вытягиваться, высота наиболее крупных обнаруженных в пещерах полипов достигала 10 см, хотя масса их тела не была самой большой. Стенка колюмны не дифференцирована на отделы. Она может быть покрыта непрочной пленкой из слизистых выделений, но не образует плотной кутикулы. Колюмн гладкий, при сокращении животных на его поверхности образуются продольные и поперечные морщинки, а также округлые выпуклости, располагающиеся вертикальными рядами. Описываемые многими авторами характерные для других Sagartiidae светлые пятнышки, покрытые клейким секреторным эпителием и слабо развитые у *Sagartia elegans*, у наших экземпляров не видны. Только у некоторых зафиксированных актиний на поверхности колюмны заметны небольшие бугорки (рис. 1и), по-видимому,

<sup>2</sup> См. раздел "Таксономические замечания".

<sup>3</sup> См. раздел "Таксономические замечания".



**Рис. 1.** Живые актинии *Sagartia elegans* из подводной пещеры западного Крыма (а, в) и из Одесского залива (б, г, е, з), а также особи, зафиксированные формалином (д, и). а – одинаково окрашенные особи, по-видимому, принадлежащие к одному клону; б – полип с правильным гексамерным расположением щупалец; в – особь из ярко окрашенного клона, соседствовавшая со сходными с ней по окраске полипами; г – полип, демонстрирующий отступление от правильной гексамерной симметрии (1, 2 – щупальца 1-го и 2-го циклов); д – сжавшийся зафиксированный полип, на теле которого еще видны темные пятна, которыми отмечены отверстия цинклид (пятна исчезают через несколько месяцев хранения в формалине); з – сжавшийся живой полип, на колюмне в верхней части виден ряд темных пятен, отмечающих отверстия цинклид (отверстие указано стрелкой); е – несколько сжавшийся живой полип, в верхней части тела (под щупальцами) и над подошвой видны три выпущенные аконтии; ж – извитая нить аконтии, выброшенная через цинклиду. (Фото О.А. Ковтуна).

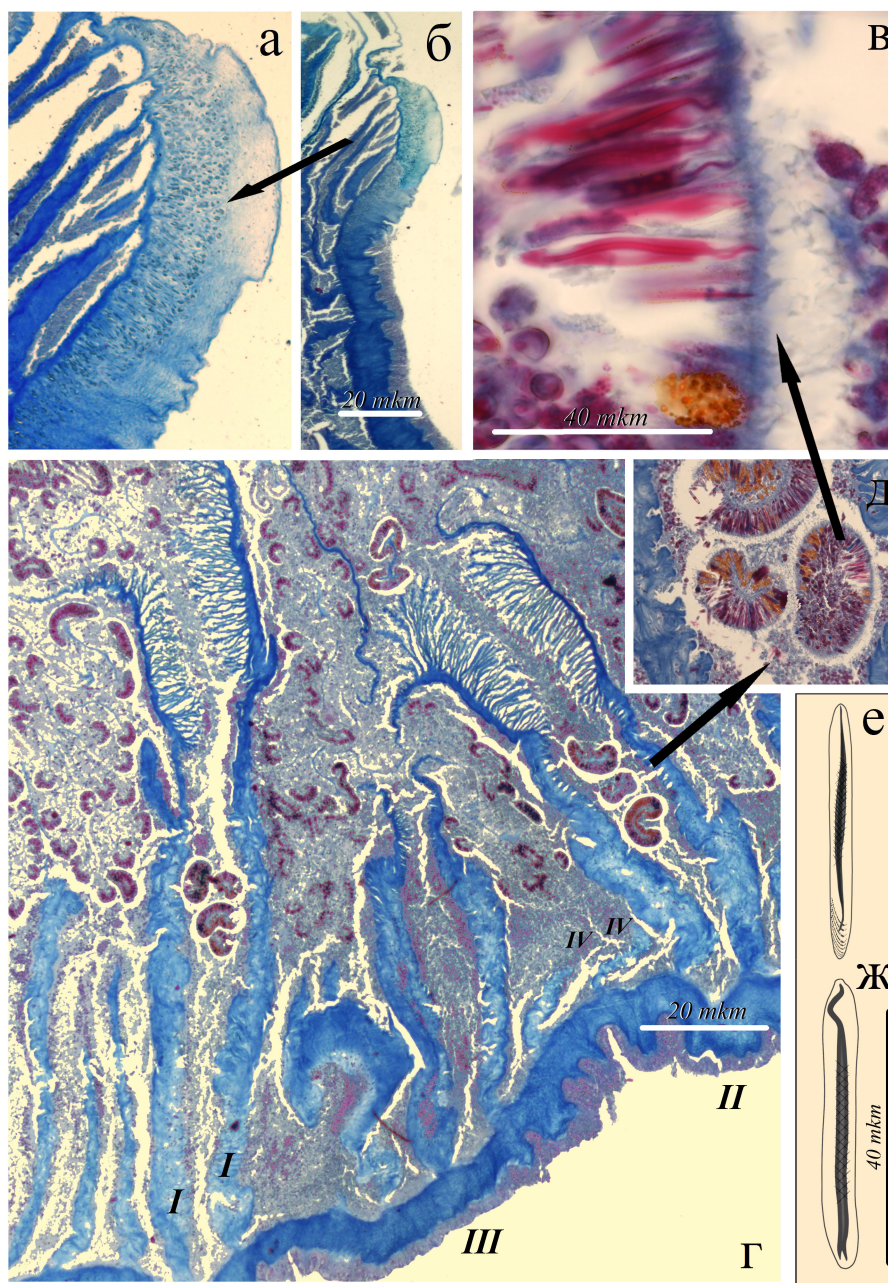
соответствующие несколько выпячивающимся при сжатии тела цинклидам (рис. 1д, з). В верхней трети тела и непосредственно над подошвой стенка тела пронизана цинклидами – отверстиями, служащими для выпуска воды и выбрасывания аконтий. Цинклиды у многих особей помечены темным пигментом и хорошо заметны у живых (рис. 1з) или недавно зафиксированных полипов (рис. 1д). Кроме того, на цинклиды нередко указывают

торчащие из них нитевидные или закрученные в спиральки аконтии (рис. 1е, ж). Наружный край подошвы насечен линиями прикрепления мезентериев. В верхней части стенка колюмны переходит в основания наружных (адаксиальных) щупалец. Щупальца умеренной длины, как правило, в половину диаметра ротового диска. Необычно длинные "ловчие" щупальца (catch-tentacles), которые иногда встречаются у особей британских попу-

ляций (Manuel, 1988), в нашем материале не отмечены. У крупных особей 6 циклов щупалец, но в их расположении почти никогда не наблюдается строгой гексамерной симметрии:  $6 + 6 + 12 + 24 + 48 + 96 = 192$  (рис. 1б). Уже в первых двух циклах число щупалец обычно больше или меньше, чем в указанной схеме (на рис. 1г видны два расположенных рядом щупальца второго цикла на черном секторе ротового диска). Стивенсон (Stephenson, 1935) и Мануэль (Manuel, 1988) на основании изучения сотен живых экземпляров утверждают, что полипы этого вида с правильной симметрией крайне редки. Последний автор добавляет, что изредка встречающиеся необычно

крупные полипы, обладающие гексамерной симметрией, возможно, никогда не претерпевали деления.

**Анатомическое строение.** В верхней части колюмна располагается типичный мезоглеальный сфинктер (рис. 2а, б). Радиальные мускулы ротового диска и продольные мускулы щупалец эктодермальные. У наших сравнительно некрупных особей (диаметр в зафиксированном состоянии около 1 см) развиты 4 цикла мезентериев (рис. 2г), хотя в более ранних работах упоминаются 5 циклов мезентериальных пар. Три старших цикла обычно совершенные, но, согласно замечанию Стивенсона (Stephenson, 1935), число совершенных мезентериальных пар, как и



**Рис. 2.** Гистологические срезы *Sagartia elegans*, окрашенные по методу Пачини (а–д), а также нематоциты аконтий (рисунок с временно мацерационного препарата): b-rhabdoid (е) и p-rhabdoid (ж). а, б – мезоглеальный сфинктер; в – нематоциты в аконтиях; г – поперечный срез колюмна: I–IV – мезентерии первого–четвертого циклов; д – поперечный срез аконтий. (Фото Б.А. Анохина).

количество щупалец, варьирует, что, очевидно, связано с делением особей, часто сопровождающимся нарушением правильной симметрии. Число мезентериев в верхней (дистальной) и в нижней (проксимальной) частях колонна примерно одинаковое. Мезентерии с 1-го до 4-го цикла, включая направляющие пары, несут гонады. Мускулы-ретракторы на всех мезентериях диффузные (рис. 2г); париетобазиллярные мускулы слабые, базиллярные – сильные. Даже маленькие мезентерии последнего цикла могут нести аконтии (рис. 2в, г, д).

Окраска актиний этого вида сильно варьирует. Из прибрежных вод Европы описаны четыре более или менее четко различающиеся цветовые морфы: *nivea* (ротовой диск и щупальца белые), *rosea* (диск оранжевый, коричневато-оливковый или белёсый, щупальца розовые, малиновые, иногда с фиолетовым оттенком или с белыми полосками), *venusta* (диск оранжевый, щупальца белые), *miniata* (ротовой диск и щупальца с отчетливым рисунком коричневатых тонов, причем внешние щупальца без рисунка, оранжевые или красные) и *aurantiaca* (диск ярко-оранжевый или серый, с парными клиновидными пятнами у основания внутренних щупалец, щупальца ярко-оранжевые). Детальное описание морф и особей с часто встречающейся переходной окраской, приведенное Стивенсоном (Stephenson, 1935, p. 309–314, pl. 18, 19, 21), дополнено Атесом (Ates, 2008). В сумерках пещеры или в затененном гроте почти все хорошо расправившиеся актинии становятся прозрачными, неяркими. Лишь некоторые особи имеют ротовой диск, окрашенный оранжево-красным, белым или темным пигментом, причем темные и светлые сектора часто расположены несимметрично. По нашим наблюдениям в подводных пещерах Крыма этот вид представлен морфами *rosea* (рис. 1а, в) и *miniata* (рис. 1б, г); в Одесском заливе мы встречали только морфу *miniata*.

**Дифференциальный диагноз.** По внешнему виду и по многим признакам анатомии вид *S. elegans* слабо отличается от ближайших к нему представителей Sagartiidae, особенно от молодых особей *Cereus pedunculatus*. Только во взрослом состоянии полип *C. pedunculatus* значительно крупнее, имеет более многочисленные щупальца (до 768) и большее число мезентериев в верхней (дистальной) части тела, чем в нижней (Stephenson, 1935; Carlgren, 1949). Кроме этого вида *S. elegans* схожа с *Sagartia troglodytes*, *Sagartiogeton undatus* и *S. entellae*. В качестве надежного для видовой диагностики признака Шмидт (Schmidt, 1972) предлагает использовать стрекательные капсулы аконтий, которые у *S. elegans* существенно крупнее, чем у всех перечисленных видов: p-rhabdoids (=p-mastigophores<sup>4</sup>) 39–80 × 4.0–9.0 мкм; b-rhabdoids (=b-mastigophores) 24–44 × 2.6–5.0 мкм. У нашего черноморского полипа *S. elegans* размеры немато-

цист в аконтиях близки, но несколько иные: p-rhabdoids 41–49 × 4.5–5.5 мкм; b-rhabdoids 23–47 × 2.0–5.0 мкм.

Согласно Шмидту (Schmidt, 1972), отличительным признаком кроме размера стрекательных капсул может быть соотношение длины самой капсулы и стержня п-рабдоида, выброшенного из нее после выстреливания. У *Sagartia troglodytes* оно составляет приблизительно 1 : 1, у *Cereus pedunculatus* – приблизительно 4 : 5, у *Sagartiogeton undatus* и *S. entellae* – приблизительно 3 : 4, а у *Sagartia elegans* – от 2 : 3 до 3 : 4. Все четыре вида Sagartiidae могут быть также разделены благодаря гаплонемам (anisorhize Nаplonemen) – нематоцитам, встречающимся в эпителии стенки тела, которые у *S. elegans* и у *Sagartiogeton entellae* отсутствуют, а у двух других видов хорошо различаются по форме и размерам (Schmidt, 1972, Abb. 3а, с).

**Экология.** *S. elegans* встречается от приливной до отливной зоны, где она поселяется в затененных местах и под камнями, до глубины 60 м; только однажды найдена на глубине 185 м (см. далее раздел "Таксономические замечания"). Как и многие мелководные животные, *S. elegans* часто селится в расщелинах скал и на пористых или изъеденных сверлильщиками камнях, в отверстия которых погружается подошва полипа. Высовывающийся из укрытия ротовой диск легко скрывается при любом раздражении. В удобных местах этот вид образует обильные поселения, что мы наблюдали, в частности, в осмотренных крымских пещерах. Западноевропейскими исследователями *S. elegans* обнаружена также на заиленных или песчаных грунтах, где были найдены самые крупные экземпляры. Именно здесь эта актиния часто соседствует с похожими на нее более многочисленными *S. troglodytes* и *C. pedunculatus*. В некоторых местах в сублиторали *S. elegans* образует обильные поселения на открытой поверхности скал.

В Черном море *S. elegans* к настоящему времени обнаружена только у западного побережья Крыма и в Одесском заливе. Обследованные нами крымские пещеры представляют собой туннели, вымытые водой в известковых скалах. В них *S. elegans* селится в самых удаленных от входа местах, куда никогда не проникает даже рассеянный дневной свет. Актинии сидят на выступах боковых стен и карнизах, преимущественно на их верхней стороне. Глубина этих поселений не превышает 3 м; в более глубоких частях пещер встречается только *Actinia equina*. Поверхность камней, которые выбирает *S. elegans*, в большинстве случаев неровная, источенная полихетами и сверлящей губкой *Pione vastifica*. Другие обрастания представлены небольшими колониями гидроидных полипов, губкой *Haliciona cinerea*, а также молодой двустворчатых моллюсков (Mutilidae) с проективным покрытием субстрата не более 10%. Среди актиний постоянно встречаются мраморный *Pachygrapsus marmoratus* и каменный *Eriphia verrucosa* крабы. В 2009 г. в пещере возле актиний впервые найдена очень редкая для Черного моря креветка *Palaemon serratus*, особенно-

<sup>4</sup> Мы используем номенклатуру нематоцист, предложенную Вейлем (Weill, 1934a, b), переработанную и дополненную Карлгреном (Carlgren, 1940, 1945) и Боженовой (1988). Два типа рабдоидов (p-rhabdoids, b-rhabdoids) Карлгреном обозначались как п- и б-мастигофоры (p-mastigophores, b-mastigophores).

сти поведения которой почти не изучены. Соленость в пещерах, где обнаружена *S. elegans*, составляет 17.8‰; температура воды во время наших погружений колебалась от 15 до 24°C. В зимний период температура воды в районе исследований опускается ниже 5°C. В Одесском заливе температура воды на глубине 10 м в течение года изменяется от 1 до 22°C, соленость – от 5.3 до 17.5‰.

Нидерландские исследователи, проанализировавшие находки *S. elegans* за продолжительный период времени, сделали вывод, что численность этого вида во многих местах голландского побережья сильно сокращается (вплоть до полного исчезновения) в холодные зимы, но он способен к быстрому размножению или реколонизации после нескольких теплых лет (Ates et al., 1998). Возможно, и в Черном море нестабильность популяций на краю видового ареала послужила причиной того, что *S. elegans* не была обнаружена ранее. Лишь обследование подводных пещер, которые служат убежищем для немногих животных, мирящихся с аберрантными условиями обитания и в отсутствие конкуренции достигающих здесь высокой численности, позволило найти ее в наших водах.

**Размножение.** *S. elegans* – раздельнополый вид, согласно опубликованным данным, выметывающий яйца в воду (Nafilyan, 1912; Stephenson, 1929a; Schmidt, 1972). Кроме того, для него весьма обычно соматическое размножение лацерацией, т.е. путем часто происходящего при ползании отделения кусочков подошвы, из которых вырастают новые особи. В отличие от *S. elegans*, близкий и также обитающий у берегов Европы вид *S. troglodytes* не размножается бесполом путем. Стивенсон (Stephenson, 1929a) считает, что лацерация является преобладающим способом пополнения популяций у *S. elegans*. Нами также отмечено наличие многочисленных клональных поселений, состоящих из одинаково окрашенных особей, различающихся по размерам и, по-видимому, происходящих от одного старого полипа (рис. 1а). Однако молекулярно-генетические анализы, которые могли бы подтвердить генетическую идентичность особей в этих различающихся по окраске клональных линиях, пока не выполнены.

**Распространение.** Вид распространен у берегов Исландии и западной Европы: у Британских островов, Скандинавии, в прол. Каттегат и в Северном море (Stephenson, 1935; Pax, 1936; Carlgren, 1942), на юг вдоль атлантического побережья Франции (Fischer, 1889) до Средиземного моря, где известен из окрестностей Баньюльса (Banyuls sur Mer) (Fischer, 1887) и Марселя (Jourdan, 1880), из северной части Адриатического моря (Pax, Müller, 1962) и Генуэзского залива (Carlgren, 1935). Наша работа – первое свидетельство присутствия *S. elegans* в Черном море.

**Таксономические замечания.** Видовое название *rhododactylos* (*Actinia rhododactylos* Grube, 1840) имеет приоритет перед *elegans*. Однако из-за неполноты описания, данного Грубе, статус названия признан сомнительным (см.: Andres, 1883; Schmidt, 1972; Fautin, 2011), и оно причислено к синонимам обсуждаемого вида лишь

условно. Экземпляры, собранные в Адриатическом море позднее недалеко от типового местообитания и отнесенные Паксом (Pax, Müller, 1962) к *Sagartia rhododactylos*, судя по его комментариям и по первоначальному тексту Грубе (Grube, 1840), несомненно принадлежат к *S. elegans* в понимании Делиля (Dalyell, 1848), поэтому экологические и географические данные, опубликованные Паксом и Мюллером, были учтены при характеристике этого вида.

*Sagartia rockalliensis* описана Карлгреном (Carlgren, 1924) из сборов французской экспедиции по 29 экз. с одной станции. В дальнейшем автор вида отнес эту наиболее глубоководную находку (185 м) к *S. elegans* – типовому виду рода *Sagartia* (Carlgren, 1942, p. 9, "Remarks"), хотя указываемые им батиметрические пределы распространения типового вида, не превышавшие 42 м, не были расширены. Позднейшие исследователи также причисляют *S. rockalliensis* к синонимам *S. elegans* (см.: Fautin, 2011).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Боженова О.В. Современные представления о классификации стрекательных капсул Cnidaria // Губки и кишечнополостные. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: ЗИН АН СССР. 1988. С. 57–71.
- Ромейс Б. Микроскопическая техника. М.: Изд-во иностр. лит. 1953. 718 с.
- Andres A. Le attinie (Monografia). Volume primo (Bibliografia, introduzione e specigrafia). Roma: Coi Tipi der Salviucci. 1883. x+460 p. 13 tav.
- Andres A. Le attinie. Volume primo, contente bibliografia, introduzione e specigrafia: 2nd ed. Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann. 1884. x+459 S. 13 Taf.
- Ates R.M.L. Een bijzondere variëteit van *Sagartia elegans* (Dalyell, 1848) // Zeepaard. 2008. Vol. 68. P. 147–153.
- Ates R.M.L., Dekker R., Faasse M.A., Hartog J.C. den. The occurrence of *Sagartia elegans* (Dalyell, 1848) (Anthozoa: Actiniaria) in the Netherlands // Zool. Verhand. (Leiden). 1998. Vol. 323. P. 263–276.
- Carlgren O. Description de deux Actiniaria // Bull. Inst. Océanogr. Monaco. 1924. No. 438. P. 26–28.
- Carlgren O. Di alcune Attinie e Zoantari raccolti nel Golfo di Genova // Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Genova. 1935. Vol. 15, no. 83. P. 3–14.
- Carlgren O. A contribution to the knowledge of the structure and distribution of the cnidae in the Anthozoa // K. Fysiogr. Sällsk. Handl. 1940. Bd. 51. S. 1–62.
- Carlgren O. Actiniaria. Pt. II // The Danish Ingolf-Expedition. Copenhagen. 1942. Vol. 5d, pt. 12. P. 1–92. Pl. I–VI.
- Carlgren O. Further contributions to the knowledge of the cnidom in the Anthozoa especially in the Actiniaria // K. Fysiogr. Sällsk. Handl. Ser. N.F. 1945. Bd. 56. S. 1–24.
- Carlgren O. A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria // K. Svensk. Vetensk. Akad. Handl. Ser. 4. 1949. Bd. 1, H. 1. S. 1–129.
- Dalyell J.G. Rare and remarkable animals of Scotland, represented from living subjects: with practical observations on their nature. London. 1848. Vol. 2. 324 p.
- England K.W. Nematocysts of sea anemones (Actiniaria, Ceriantharia and Corallimorpharia: Cnidaria): nomenclature // Hydrobiologia. 1991. Vol. 216/217. P. 691–697.

- Evans W.E.* On the identity of sea-anemone *Actinia elegans* Dalyell // Ann. Scot. Nat. Edinburgh. 1924. P. 121–125.
- Faasse M., Blauwe H.* De sierlijke sliibanemoon *Sagartia elegans* Dalyell, 1848 in Belgie. [The sagartiid sea anemone *Sagartia elegans* Dalyell, 1848 in Belgium] // Strandvlo. 2002. Vol. 22, no. 3. P. 95–96.
- Fautin D.G.* Hexacorallians of the World. 2011. <http://geoportal.kgs.ku.edu/hexacoral/anemone2/index.cfm>
- Fischer P.* Contribution à l'actinologie française // Arch. Zool. Exp. Gén. Sér. 2. 1887. T. 5. P. 381–442.
- Fischer P.* Nouvelle contribution à l'actinologie française // Actes Soc. Linn. Bordeaux. 1889. T. 43. P. 251–309.
- Gosse Ph.H.* Notes on some new or little-known marine animals // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2. 1853a. Vol. 12. P. 124–128; 153–159.
- Gosse Ph.H.* A naturalist's rambles on the Devonshire coast. London. 1853b. 451 p. 28 pl.
- Gosse Ph.H.* Descriptions of three new species of British Actiniae // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2. 1854. Vol. 14. P. 280–284.
- Gosse Ph.H.* Description of *Peachia hastata*, a new genus and species of the class Zoophyta; with observations on the family Actiniadae // Trans. Linn. Soc. London. 1855a. Vol. 21. P. 267–276. Pl. 28, 29.
- Gosse Ph.H.* Description of *Peachia hastata*, a new genus and species of the class Zoophyta; with observations on the family Actiniadae // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2. 1855b. Vol. 16. P. 293–295.
- Gosse Ph.H.* Characters and descriptions of some new British sea anemones // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 3. 1858. Vol. 1. P. 414–419.
- Gosse Ph.H.* Actinologia britannica: a history of the British sea anemones and corals. London: Van Voorst. 1860. xl+362 p. 11 pl.
- Grube A.E.* Actinien, Echinodermen und Würmer des Adriatischen und Mittelmeers nach eigenen Sammlungen beschrieben von Dr. Adolph Eduard Grube. Königsberg: Verlag von J. H. Bon. 1840. 93 S.
- Haddon A.C.* A revision of the British Actiniae. Pt. I // Sci. Trans. Roy. Dublin Soc. Ser. 2. 1889. Vol. 4. P. 297–361.
- Hartog J.C. den, Ates R.M.L.* Actiniaria from Ria de Arosa, Galicia, northwestern Spain, in the Netherlands Centre for Biodiversity Naturalis, Leiden // Zool. Medd. Leiden. 2011. Vol. 85. P. 11–53.
- Holdsworth E.W.H.* Description of two new species of Actinia, from the south coast of Devon // Proc. Zool. Soc. London. 1855. Vol. 23. P. 235–237.
- Jordan R.C.R.* Some account of the Actiniadae found upon the coast near Teignmouth, Devon // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 2. 1855. Vol. 15. P. 81–91.
- Jourdan É.* Recherches zoologiques et histologique sur les Zoanthes du golfe de Marseille. Paris: G. Masson. 1880. 154 p. 17 pl.
- Manuel R.L.* British Anthozoa. Synopses of the British Fauna (New Series). No. 18 (revised). Leiden; New York: E.J. Brill/Dr.W. Backhuys. 1988. 241 p.
- Nafilyan Z.G.* Matériaux pour la faune des Actinies des côtes de France. Les Actinies de Roscoff // Mém. Soc. Zool. France. Paris. 1912. Vol. 25. P. 5–44.
- Pax F.* Anthozoa // Die Tierwelt der Nord- und Ostsee. Leipzig: Akad. Verlagsges. Becker und Erler. 1936. Bd. 30. S. 81–317.
- Pax F., Müller I.* Gli Antozoi del Golfo di Trieste // Atti Mus. Civ. Stor. Nat. Trieste. 1955a. Vol. 20, fasc. 2, no. 6. P. 49–102.
- Pax F., Müller I.* Gli antozoi del Museo Civico di Storia Naturale di Trieste. Pt. I: Antipatharia, Ceriantharia, Zoantheria, Actiniaria, Alcyonaria, e Pennatularia // Atti Mus. Civ. Stor. Nat. Trieste. 1955b. Vol. 20, fasc. 2, no. 7. P. 103–129.
- Pax F., Müller I.* Die Anthozoenfauna der Adria. Fauna et Flora Adriatica. Vol. 3. Split: Institut für Ozeanographie und Fischerei. 1962. 343 S.
- Pennington A.S.* British zoophytes: an introduction to the Hydroida, Actinozoa, and Polyzoa found in Great Britain, Ireland, and the Channel Islands. London: L. Reeve and Co. 1885. xvi+363 P.
- Romeis B.* Mikroskopische Technik. (Aufgabe 17) Herausgegeben von P. Böck. München; Wien; Baltimore: Urban und Schwarzenberg. 1989. 697 S.
- Schmidt H.* Prodrömus zu einer Monographie der mediterranen Aktinien // Zoologica. Stuttgart. 1972. Bd. 42, Lfg. 2, H. 121. S. 1–146.
- Shaw P.W.* Seasonal patterns and possible long-term effectiveness of sexual reproduction in three species of sagartiid sea anemones // Reproduction, genetics and distributions of marine organisms. Fredensborg: Olsen and Olsen. 1989. P. 189–199. viii+469 P.
- Shaw P.W.* Effects of asexual reproduction on population structure of *Sagartia elegans* (Anthozoa: Actiniaria) // Hydrobiologia. 1991. Vol. 216/217. P. 519–525.
- Stephenson E.M.* On the anatomy and relationships of new or little known British Actiniaria // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1925. Vol. 13, no. 4. P. 891–909.
- Stephenson T.A.* On the classification of Actiniaria. Pt. I. Forms with acontia and forms with a mesogloal sphincter // Quart. J. Microsc. Sci. 1920. Vol. 64. P. 425–574.
- Stephenson T.A.* The British sea anemones. London: The Ray Society. 1928. Vol. 1. 203 p.
- Stephenson T.A.* On methods of reproduction as specific characters // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1929a. Vol. 16. P. 131–172.
- Stephenson T.A.* On the nematocysts of sea anemones // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1929b. Vol. 16. P. 173–200.
- Stephenson T.A.* A contribution to actinian morphology; the genera *Phellia* and *Sagartia* // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. 1929c. Vol. 56, pt. 1. P. 121–139.
- Stephenson T.A.* The British sea anemones. London: The Ray Society. 1935. Vol. 2. 504 p.
- Weill R.* Contribution à l'étude des cnidaires et de leurs nématocystes. I. Recherches sur les nématocystes // Trav. Sta. Zool. Wimereux. 1934a. T. 10. P. 1–347.
- Weill R.* Contribution à l'étude des cnidaires et de leurs nématocystes. II. Valeur taxonomique du cnidome // Trav. Sta. Zool. Wimereux. 1934b. T. 11. P. 349–701.
- Williams R.B.* Acrorhagi, catch tentacles and sweeper tentacles: a synopsis of 'aggression' of actinarian and scleractinian Cnidaria // Hydrobiologia. 1991. Vol. 216/217. P. 539–545.
- Williams R.B.* Measurements of cnidae from sea anemones (Cnidaria: Actiniaria): statistical parameters and taxonomic relevance // Sci. Mar. 1996. Vol. 60, no. 2–3. P. 339–351.
- Williams R.B.* Measurements of cnidae from sea anemones (Cnidaria: Actiniaria), II: further studies of differences amongst sample means and their taxonomic relevance // Sci. Mar. 1998. Vol. 62, no. 4. P. 361–372.
- Williams R.B.* Measurements of cnidae from sea anemones (Cnidaria: Actiniaria), III: ranges and other measures of statistical dispersion, their interrelations and taxonomic relevance // Sci. Mar. 2000. Vol. 64, no. 1. P. 49–68.
- Wright T.S.* On two new Actinias from Arran // Proc. Roy. Phys. Soc. Edinburgh. 1856. Vol. 1 (1854–1858). P. 70–72.