Санкт-Петербургский Государственный Университет

Биологический факультет

Кафедра Зоологии беспозвоночных

Иванова Наталия Юрьевна

Развитие симметрии в онтогенезе полипов отряда Actiniaria

Выпускная квалификационная работа магистра

(магистерская диссертация)

Работа выполнена на кафедре

Зоологии беспозвоночных

Научный руководитель:

д. б. н., профессор

каф. Зоологии беспозвоночных Гранович А. И.

Куратор:

д. б. н., заведующий Отделением Губок и Кишечнополостных

Зоологического института РАН

Гребельный С. Д.

Санкт-Петербург

2017

Содержание

Введение 2

Обзор литературы 4

Материалы и методы 26

Результаты 27

Обсуждение 31

Выводы 35

Благодарности 36

Список литературы 37

Приложения 41

**Введение**

Актинии[[1]](#footnote-1), или морские анемоны — это бесскелетные коралловые полипы, согласно разноречивым мнениям современных систематиков подразделяемые иногда на два, иногда на три отряда в классе Anthozoa (Actiniaria, Corallimorpharia, Ptychodactiaria).

Становление системы Anthozoa заняло более двух столетий. Это определяется тем, что, начиная с античных времен, натуралисты спорили о природе этих организмов, относя их то к растениям, то к животным, то к минералам, или считали их существами смешанной природы, и только в конце XVIII века их, наконец, признали животными. Однако в это время возникло другое затруднение в построении системы: главным признаком при делении на группы исследователями стали считать наличие или отсутствие скелета, в результате чего близкие формы были далеко разнесены. Хотя уже в то время для классификации этих животных некоторыми исследователями были предприняты попытки использовать анатомические признаки, большинство систематиков не поддержали такую идею. Только в 1834 (Ehrenberg, 1834) году для выделения коралловых полипов в отдельный таксон Anthozoa Эренбергом было предложено использование признаков симметрии тела, а именно радиальное расположение его частей — антимеров. Но подразделение на таксоны более низкого уровня, по-прежнему проводилось на основании наличия или отсутствия скелета. Мильн-Эдвардс в 30-х годах XIX века выделил группу «восьмилучевых» кораллов, на основе наличия постоянного числа (восьми) перистых щупалец и мезентериев. Впоследствии Мильн-Эдвардс и Эм (Milne-Edwars et Haime, 1857) предложили разделять Anthozoa на две группы Alcyonaria и Zoantharia, если первая из них была четко охарактеризована анатомическими особенностями, то диагноз второй группы, Zoantharia, был менее ясен, и подразделение ее на подчиненные таксоны все еще проводилось по признакам скелета.

Идею использования особенностей симметрии, предложенную ранее Эренбергом, поддержал Геккель, который в конце XIX века предложил разделять Anthozoa на Tetracorallia, Hexacorallia и Octocorallia, что стало широко использоваться и в русской научной и учебной литературе. Однако сам Геккель в более поздних работах отказался от такой классификации на три подотряда, и вернулся к делению класса на Alcyonaria и Zoantharia, используя признаки симметрии для установления отрядов и подотрядов.

Последователем Геккеля можно считать Бурна (Bourne, 1900), который также разделял коралловых полипов на подклассы Alcyonaria и Zoantharia. Группы внутри Zoantharia он подразделял на основе изменений симметрии в онтогенезе. Животных, сохранявших билатеральную симметрию в течение всей жизни — мелких закапывающихся актиний, цериантарий и антипатарий, он поместил в граду Paramera, других, становящихся в процессе развития радиальными — всех остальных актиний и склерактиний, он отнес к граде Cryptoparamera. Однако такое деление едва ли можно считать правильным, так как стадии онтогенеза не всегда соответствуют этапам филогенеза.

Для построения системы коралловых полипов, которая учитывала бы как родство, так и сходство необходимо различать истинную билатеральную симметрию и вторичную, более поверхностную, на что впервые обратил внимание Гааке (Haacke, 1879a, 1879b), который объединил всех актиний в одну группу.

В настоящее время широко распространено разделение Anthozoa на два подкласса: Octocorallia и Hexacorallia. Но если Octocorallia, в самом деле хорошо обособленная группа, представители которой характеризуются восьмилучевой симметрией и всегда имеют восемь щупалец и восемь мезентериев, то Hexacorallia — очень разнородная группа, которая включает не только гексамерных животных. В ее состав входят отряды: Ceriantharia, Anthipatharia, Zoanthacea, Scleractinia, Corallimorpharia и Actiniaria. Отряды Ceriantharia и Anthipatharia по закладке мезентериев значительно отличаются от остальных полипов тем, что у них нет достройки протомезентериальных пар (см. ниже), и на любом этапе онтогенеза их мезентерии располагаются только билатеральными парами. Мезентерии Zoanthacea закладываются в двух меристематических зонах, т.е. появляются справа и слева относительно плоскости глотки. Формирование мезентериев Scleractinia сходно с тем, что наблюдается у актиний (Гребельный, 1982).

Хотя представителей Actiniaria часто описывают как гексамерных животных, при изучении закладки мезентериев в онтогенезе видно, что изначально они билатерально-симметричные животные. Некоторые из них сохраняют двустороннюю симметрию в течение всей жизни, у большинства других происходит переход к радиальной, обычно шестилучевой симметрии, но в некоторых случаях полипы переходят к октомерной или декамерной симметрии (подробнее см. ниже). Такой переход от гескамерной симметрии встречается в разных семействах актиний, но какое-либо функциональное его значение определить трудно. Кроме того, даже если полипы в основном сохраняют гексамерную симметрию, при формировании каждого нового цикла нередко наблюдаются ее нарушение из-за того, что пары мезентериев закладываются не одновременно. Более того, у многих видов формирование нового мезентериального цикла может начинаться при еще неполном предыдущем цикле. Наблюдаются и другие интересные отклонения в развития мезентериев (см. далее, сем. Actinostolidae).

Цель:

Рассмотреть разнообразие симметрии полипов отряда Actiniaria и описать развитие признаков, лежащих в основе классификации.

Задачи:

1. По опубликованным описаниям ознакомиться с разнообразием форм симметрии, наблюдающихся у взрослых полипов.

2. Описать формирование основных признаков симметрии актиний в онтогенезе.

3. На коллекционном материале показать индивидуальную, межвидовую и таксономически более значимую изменчивость симметрии, наблюдаемую в пределах рода и семейства.

4. Определить значение признаков симметрии тела актиний для характеристики таксонов разного ранга.

**Обзор литературы**

**1. История развития систематики актиний**

Животные, которых мы сейчас называем Anthozoa, были известны натуралистам с античных времен, но наши современные знания об их истинной природе и родстве получены сравнительно недавно (Bourne, 1900).

Согласно суждениям ранних натуралистов, крупные и более заметные представители Anthozoa обладали частично животной, частично растительной природой, поэтому с давних пор они были известны как Зоофиты (Zoophyta). Многие Anthozoa, особенно те, что имеют роговой или известковый скелет, считались минералами. Некоторые исследователи полагали, что это существа, одновременно обладающие свойствами растений и животных (Bourne, 1900).

Аристотель, указывавший на животную природу обычных актиний, дал свои наблюдения в шестой части четвертой книги «Historia animalium» (Bourne, 1900). Описание строения актиний у него ограничивается, главным образом, только упоминанием щупалец, рта посередине тела и глотки. Аристотель в основном указывал на поведенческие особенности этих животных. Он отмечает, что актинии, живущие на скалах, способны прятаться в их расщелинах, как моллюски в раковине, но не прирастают к ним, а могут переползать с одного места на другое. Кроме того, он подметил способность актиний обжигать кожу человека, о чем свидетельствуют использованные им названия животных – «акалефы» и «книда», которые означают «крапива». Тем не менее, положение «Acalephae» среди других животных все же вызывало у Аристотеля сомнение. Он считал, что актинии «… по своей природе принадлежат и к растениям, и к животным. То, что некоторые из них отделяются от камней и схватывают пищу, – признак животной природы, так и то, что они ощущают падающее на них. Кроме того, они пользуются жгучестью своего тела для защиты, а то, что они не совершенны и скоро прирастают к скалам, сближает их с определенным родом растений…». Это мнение Аристотеля сохранялось среди исследователей до начала XVIII века (Carlgren, 1903 - 1908). Теофраст, ученик Аристотеля, рассматривал благородный коралл как минерал, который из-за его красного цвета, сравнивался с железняком. Горгонарий он относил к растениям. Другие натуралисты совершали ту же ошибку, рассматривая различных представителей Anthozoa как растения. Плиний, кому хорошо были известны многие коралловые полипы, описывал их как растения, других как минералы, некоторых как существ, занимающих промежуточное положение между животным и растительным царством (Bourne, 1900).

Со времени Плиния и вплоть до XVI столетия было получено мало дополнительных сведений об Anthozoa. Однако в работах энциклопедистов (Rondelet, 1534; Belon, 1551; Wotton, 1552; Conrad Gesner, 1558; Aldrovandus, 1606; John Johnston, 1657 по Bourne, 1900) мы видим, что актиний описывали и рисовали как животных. Но доминирующая ошибка – рассмотрение колониальных форм как растений – привела к тому, что Anthozoa были изучены и описаны ботаниками. Теодор Табернамонтанус (Theodore Tabernaemontanus) рисовал среди морской растительности не только благородный коралл и некоторых горгонарий, но и актиний, таким образом, возвращаясь к античным представлениям. Также горгонарии и кораллы описаны как растения у Турнефорта (Tournefort) и Ферранта Императо (Ferrante Imperato). Все эти авторы в основном были знакомы только с мертвыми животными, хранившимися в «кунсткамерах» (Bourne, 1900)

Только в XVII столетии возобновились попытки изучения живых кораллов. Итальянский ботаник Паоло Бокон (Paule Boccone) предпринял попытку сопровождать сборщиков кораллов в их экспедициях, чтобы изучать живых полипов. Он показал, что ветви благородного коралла покрыты в живом состоянии мягкими тканями, и разглядел поры втянувшихся полипов (Bourne, 1900). Он отверг представление о том, что кораллы — растения, а считал их минеральными образованиями, служащими убежищем для многочисленных мелких животных (Accordi, 1975). Сходные наблюдения были проведены Луиджи Фердинандо Марсильи (Luigi Ferdinando Marsigli или Marsili), который в 1706, изучая морское дно у южного побережья Франции, наблюдал живых полипов. Собранные ветви кораллов он поместил в емкости с морской водой, на следующий день он увидел, что они покрыты «маленькими белыми цветами», затем он вынул их из воды – «цветы» исчезли. Такие манипуляции с кораллами он проводил в течение одиннадцати дней, пока полипы не пожелтели и не затвердели. На основании своих экспериментов он отнес кораллы к растениям и опубликовал наблюдения в «Journal des sсavans» (McConnell, 2004).

Доказательства того, что кораллы – настоящие животные, были получены только в двадцатых годах XVIII века Пейсонелем (Jean Andre de Peyssonel) (Carlgren, 1903 - 1908). Он сделал ряд наблюдений над кораллами на побережье Барбари и содержал несколько живых форм в аквариуме (Bourne, 1900). Пейсонель разглядывал только что добытые и помещенные в воду колонии *Corallum rubrum*. Исследователь видел, как расправлялись полипы, которые напоминали ему цветки олив. Кроме того, он отметил располагающиеся под «корой» каналы, которые соединяли ячейки, занятые полипами. Жидкость, заполнявшую эти каналы, он считал кровью (Carlgren, 1903 - 1908). Свои описания Пейсонель отправил в Парижскую Академию наук в 1727 году, но его взгляды были отвергнуты Реомюром. Позднее, в 1751 году, он послал рукопись в Королевское Общество в Лондоне. В то же время Трамбле проводил свои классические исследования по пресноводной гидре, которые впоследствии были повторены Реомюром. С легкой руки Реомюра гидре, кораллам, актиниям было присвоено название «полип» (Bourne, 1900). Название «полип» заимствовано из латыни, куда оно пришло из греческого языка. Первоначально слово «Polipus» означало «осьминог». От него образовано несколько старых и одно, употребляемое в наши дни, родовое название головоногих моллюсков. Благодаря открытию животной природы кораллов это название утвердилось в зоологической литературе, и полипами стали называть сидячих кишечнополостных и других внешне схожих с ними животных (Carlgren, 1903 - 1908).

Некоторые исследователи (Hill, 1752; Parsons, 1753; цит. по: Carlgren, 1903 - 1908) полагали, что мягкие, нежные полипы – случайные поселенцы на зарослях кораллов, так похожих на наземные растения. Позднее Линней писал Эллису, английскому коммерсанту и натуралисту: « … обманываются и обманывают, как мне кажется, те, кто, основываясь на наблюдениях, считает этих анималькулей независимыми от ствола» (Carlgren, 1903 - 1908). Сам Линней в 12 издании «Системы Природы» род *Actinia* отнес к Mollusca, других Anthozoa разделил на две группы: Lythophyta (включавших Madrepores) и Zoophyta (объединявших Alcyonaria, Sponges, Bryozoa, Sertularia, Protozoa (Vorticella)) (McMurrich, 1893). Хотя формально он поместил кораллы в Животное царство, но все же рассматривал их сходство с растениями: « … живя простой растительной жизнью, они каждый год нарастают под своей корой как деревья, что видно по годовым кольцам на изломе ствола *Gorgonia* <…> Они растут и увеличиваются, и поистине могут быть названы растениями <…> Все же, так как они наделены чувствительностью и произвольными движениями, они должны быть названы, как это и есть, животными, поскольку животные отличаются от растений только тем, что имеют чувствительную нервную систему и произвольные движения, ведь нет других различий между ними. Согласно его высказыванию, подвижность – единственное отличие представителей Животного царства от таковых Растительного (Carlgren, 1903 - 1908).

Паллас в 1766 году улучшил систему, объединив Lythophyta и Zoophyta в одну группу, однако род *Actinia* вместе с Echinodermata включил в группу Centroniae. Установлением группы Radiata Кювье был ближе всех предыдущих авторов к современному пониманию состава Anthozoa. Третий класс Radiata – Acalephs включал рода *Actinia* и *Zoanthus*, связанные с *Lucernaria*; четвертый класс Polypes объединял остальных Anthozoa. В системе Кювье, также как и у других авторов, большее значение придавалось наличию твердого скелета или его отсутствию, поэтому в одну группу входили Alcyonaria, Hexacorallia, Hydrozoa, а с другой стороны разделение различных родов Alcyonaria было проведено согласно их консистенции (наличию жесткого стержня внутри колонии). Перенесение рода *Actinia* из группы Mollusca было шагом вперед, но его принадлежность к книдариям все еще так и не была осознана. Ламарк в 1818 году придавал большое значение наличию скелета, хотя отнес *Zoanthus* вместе с *Hydra* и *Coryne* к Polyps, снова объединил *Actinia* с Echinodermata, как это делал до него Паллас (McMurrich, 1893).

Открытие животной природы кораллов привлекло многих натуралистов к изучению Anthozoa, до сих пор не было сделано различий между гидроидами, мшанками, коралловыми полипами, губками, асцидиями. Ни Кювье, ни Ламарк и многие другие исследователи не знали анатомии полипов и строили классификации лишь на основе характера скелета (Bourne, 1900).

Рапп (1829) был первым среди зоологов, кто понял важность анатомических различий для построения классификации. Он указал на близкие взаимоотношения групп Madrepores и Actinians, открыл природу актиний, описанных им как *Tubularia solitaria,* и в основу своей системы поставил способ образования репродуктивных органов. Он обнаружил, что некоторые полипы формируют яйцеклетки на наружной поверхности тела, в то время как другие – внутри тела. Первых Рапп назвал Exoarier и отнес к ним Hydras, Corynes, Millepores. Вторых он обозначил как Endoarier, объединяющие Alcyonids, Tubipores, Corals (*Corallium*, *Gorgonia*, *Isis*, *Antipathes*), Pennatulids, Zoanthids, Madrepores и Actinians). Анализируя его систему, можно сказать, что Exoarier соответствуют современному классу Hydrozoa, а Endoarier – Anthozoa. Однако современники не поддержали взгляды Раппа (McMurrich, 1893).

Впервые определить объём Anthozoa в довольно близком к нашему нынешнему пониманию этой группы удалось Эренбергу (Ehrenberg, 1834). Более того, название класса «Anthozoa» также предложено им. Оно по-прежнему означает «животные-цветы» и происходит от латинизированных греческих слов «цветок» и «животное». Эренберг охарактеризовал их как «коралловых животных с одним единственным отверстием пищеварительной полости и лучистым (радиальным), преимущественно концентрическим многокамерным строением тела». В его работе 1834 года Антозои названы «circulus Anthozoa» (что соответствует подклассу) в системе класса Полипов (Phytozoa Polypi). Его «circulus Anthozoa» включает два отряда: Zoocorallia и Phytocorallia. Первый объединяет неприкрепленные, лишенные (за исключением скелетных *Fungia*) твердого скелета формы (актинии, мягкие кораллы, гидроидные полипы). Второй включает прикрепленные, снабженные массивным скелетом формы (склерактинии, горгонарии, гидроидные полипы) (Ehrenberg, 1834). Такая система нехороша тем, что неизбежно разделяет близкие формы: *Fungia* от Hexacorallia и Pennatulids от Gorgonids. Кроме того, в состав Anthozoa вошли гидроидные полипы, в чем система Эренберга уступает работе Рапа. Более того, Antipatharia были отнесены по недостатку сведений об их строении к Bryozoa. Однако Эренберг несомненно превзошел своих современников в том, что для установления низших таксонов он использовал анатомические признаки (McMurrich, 1893).

Значительную роль в построении естественной системы сыграло использование еще одного важного признака — наличия простых или перистых, снабженных пиннулами щупалец. Как оказалось, перистые щупальца постоянны в своем числе — их всегда восемь. Изучение Мильн-Эдвардсом (Audiuin et Milne-Edwards, 1828; Milne-Edwards, 1834, 1835, 1837) анатомии «восьмилучевых полипов» (морские перья, роговые и мягкие кораллы) позволило объединить их в весьма однородную по многим признакам и обособленную группу. Изначально она была названа Блэнвилем (Blainville, 1830) Zoophytaria, но позже за ней закрепилось латинское название Alcyonaria, введенное Dana в 1846 году. Остальных коралловых полипов Блэнвиль объединил в группу Zoantha, впоследствии написание было изменено Греем (Gray, 1840) на Zoantharia.

В 1846 году была опубликована классификация выдающегося зоолога, геолога и биогеографа Дэна (Dana, 1846). Он разделил зоофитов (Zoophytes) на отряды Actinoidea и Hydroidea. Первый включал подотряды Actinaria и Alcyonaria. Его система интересна тем, что в ней, наконец, были разделены коралловые (антозои) и гидроидные полипы. Были очерчены подотряды Actinaria и Alcyonaria. При построении классификации Дэна также не придает большого значения наличию или отсутствию скелета, отдавая предпочтение признакам анатомии (McMurrich, 1893).

Огромное влияние на становление современного состояния классификации Anthozoa оказала многотомная сводка «Histoire naturelle des Coralliaires» Мильн-Эдвардса и Эма (Milne-Edwards et Haime, 1857). Ее значение объясняется тем, что здесь был дан перечень всех известных к тому времени родов и помещены четкие диагнозы основных групп кораллов (Carlgren, 1903 - 1908). Всех Anthozoa авторы разделили на две большие группы: Alcyonaria и Zoantharia**[[2]](#footnote-2)**. В состав Zoantharia вошли три группы: 1. Sub-order Zoantharia malacodermata или Actiniaria (Мягкокожие зоантарии: полипы, полностью лишенные скелета (актинии)), 2. Zoantharia sclerobasica or Antipatharia (Склеробазические: полипы, имеющие твердую опору (внутренний органический скелет) (антипатарии)), 3. Zoantharia sclerodermata or Madreporaria (Склеродермические, или твердокожие: все кораллы с массивным, наружным (секретируемым эктодермальным эпителием подошвы и боковой поверхности тела) известковым скелетом. Позднее эта группа получила название Мадрепоровых кораллов (Madreporacea) (Milne-Edwards et Haime, 1857; Carlgren, 1903 – 1908; McMurrich, 1893).

Деление коралловых полипов на две большие группы, как показало дальнейшее развитие систематики, оказалось удачным. Оно господствует в настоящее время и находит все больше подтверждений в современных работах, в том числе молекулярно-генетических. Но если Alcyonaria, по мнению всех последующих исследователей, составляют хорошо очерченную группу, то морфологическое разнообразие Zoantharia привело в дальнейшем к многочисленным перестройкам классификации внутри этой группы. Детальное ее изучение вскоре привело к возвращению Эренберговой идеи классификации по особенностям симметрии, то есть по числу антимеров – радиально-симметричных частей. В «Общей истории развития организмов» Геккель разделил Anthozoa на основании симметрии полипов на подклассы: Tetracorallia (ругозы, цериантарии), Octocorallia (мягкие кораллы, то есть Alcyonaria в узком смысле и граптолиты), Hexacorallia (тубуляты, антипатарии, актинии, склерактинии и зоантарии в узком смысле, то есть *Zoanthus* с близкими к нему родами) (Haeckel, 1866).

Такое простое и строгое разделение на подклассы четырех-, шести- и восьмилучевых кораллов закрепилось в русской учебной литературе (Догель, 1934, 1981 и др. издания; Беклемишев, 1944, 1964), в компилятивных немецких сводках, но не в исследовательских публикациях современных немецких авторов. Дискуссия последнего времени о таксономическом делении Мадрепоровых кораллов привела к тесному сближению Ругоз со Склерактиниями. Поэтому после исчезновения первого подкласса геккелевской системы современная классификация фактически совпадает с предложенной Мильн-Эдвардсом и Эмом, сохраняя отличия лишь в названиях. Сам Геккель отказался от деления на три подкласса при издании в 1896 году «Систематической филогении», заменив их двумя легионами: Alcyonaria (восьмилучевые кораллы, антипатарии и гипотетические группы) и Zoantharia (Ругозы, цериантарии, актинии и склерактинии) (Haeckel, 1896). При этом признаки симметрии тела, по-прежнему, широко использовались, но уже на уровне отрядов и подотрядов. Эта система Геккеля очень сложна и информативна, включает ряд гипотетических таксонов (Bourne, 1900). Одним из последователей Геккеля был Бурна (Bourne).

Внутри подклассов Alcyonaria и Zoantharia Бурн (Bourne, 1900) различает две грады, то есть две степени сложности. Alcyonaria у него делятся на одиночных Protalcyonacea и колониальных мягких кораллов Synalcyonacea. Внутри подкласса Zoantharia две грады соответствуют двум этап развития симметрии тела. Как неоднократно отмечалось всеми исследователями онтогенеза, любой коралловый полип проходит билатеральную стадию. Далее билатеральная закладка органов может заменяться радиальной. Билатерально-симметричных представителей Бурн выделил в граду Paramera. В граду Cryptoparamera он включил животных, у которых первоначальная билатеральная закладка органов заменяется радиальной. Мадрепоровых кораллов (то есть склерактиний вместе с ругозами) и большую часть актиний Бурн отнес к граде Криптопарамерных и объединил в единственный отряд Actiniidea, подразделявшийся на подотряды Malacactiniae и Scleractiniae (= Madreporaria) по отсутствию или наличию скелета (Bourne, 1900).

Серьезное затруднение, с которым столкнулся Бурн и его предшественники, изучавшие симметрию полипов для построения системы (Haddon, 1889; McMurrich, 1891), состояло в том, что онтогенетические стадии не всегда указывают последовательные этапы филогенеза. Так, к группе Paramera помимо цериантарий и антипатарий Бурн отнес два выделенных им отряда мелких актиний. Эти животные (*Edwardsia*, *Protanthea*) были искусственно отделены от остальных актиний только потому, что они заканчивают свое развитие до наступления радиальной стадии и в течение всей жизни остаются билатеральными, что не характерно для других Actiniaria. Кроме того, род *Zoanthus* он также включает в эту группу, хотя считает его билатеральную симметрию формирующейся вторично, из-за ограничения зон закладки молодых мезентериев (Bourne, 1900).

При попытке построения системы кораллов, отражающей не только сходство, но и родство групп, важно различать похожую внешне, но различную по происхождению симметрию. Следовательно, нужно отличать:

1. исходную, по-видимому, первичную для всех коралловых полипов билатеральную симметрию цериантуса (*Cerianthus*),

2. «ларвальную» — личиночную, появляющуюся как результат незаконченного развития, симметрию эдвардсии (*Edwardsia*) и

3. вторичную, связанную с поздней стадией роста и иными механизмами закладки мезентериев, симметрию зоантуса (*Zoanthus*).

Впервые на такие различия симметрии обратил внимание Гааке (Haacke, 1879a, 1879b). Он нашел признак, позволяющий отличить билатеральную симметрию, связанную с начальным этапом онтогенеза от вторичной, более поверхностной билатеральной симметрией, нередко наблюдаемой в группах кораллов, уже перешедших к радиальной закладке органов. Этим признаком оказалось наличие или отсутствие истинных мезентериальных пар.

У билатеральных полипов мезентерии расположены так называемыми «билатеральными парами», то есть по одному мезентерию с каждой стороны от плоскости симметрии (плоскости глотки). У радиально-симметричных — парами, состоящими из двух сближенных мезентериев. Именно появление первых шести истинных мезентериальных пар на стадии халькампулы (см. ниже) знаменует переход к радиальному периоду роста. Так, Гааке к подклассу Diaseptigera — Раздельносептальные (септа = мезентерий (см. ниже)) отнес восьмилучевых кораллов, цериантарий и ряд гипотетических групп. Во второй подкласс Zygoseptigera — Парносептальные, он включил ныне относимых к склерактиниям Perforata и Eporosa, а также актиний, ругоз, антипатарий и табулят (Haacke, 1879).

При современном, более полном знании анатомии коралловых полипов антипатарий следует отнести к подклассу Diaseptigera. Во второй подкласс Zygoseptigera, прежде всего, должны быть отнесены актинии (отряд Actiniaria) и ныне живущие склерактинии (Scleractinia). Обширная группа Madreporaria в понимании описавших ее авторов (Мильн-Эдвардса и Эма) охватывала все группы ископаемых и современных кораллов, снабженных массивным скелетом. Однако всех современных кораллов теперь относят к отряду Scleractinia. Они весьма сходны с актиниями по строению мягкого тела. Промежуточное положение между актиниями и склерактиниями занимают Corallimorpharia, полностью лишенные скелета, но более близкие к склерактиниям по набору нематоцист и некоторым другим признакам. Ряд авторов даже предлагает поместить их среди склерактиний в качестве подотряда (см. den Hartog, 1982). К этому же подклассу должны быть отнесены аберрантные актинии, отличающиеся необычным строением гонад и мезентериальных филаментов (см. ниже) и выделенные на этом основании в отряд Ptychodactiaria (Carlgren, 1944, 1949); согласно иной интерпретации, опираясь на молекулярно-генетические данные, птиходактиарий помещают в качестве подотряда внутри Actiniaria (Berntson et al. 1999; Cappola & Fautin, 2001).

Отряд Zoanthacea, по-видимому, можно считать примером вторичной утраты радиальной симметрии (см. Bourne, 1900; Гребельный, 1982). Полипы зоантаций, как и актиний, проходят стадию с шестью радиально расположенными мезентериальными парами. Далее мезентерии также закладываются парами, но не во всех экзоцелях (см. ниже). Тенденция к сокращению и стабилизации числа зон закладки мезентериев прослеживается в нескольких семействах актиний, однако у них может наблюдаться двенадцать, восемь, четыре, у Zoanthacea остается всего две, что приводит к билатеральной симметрии (Гребельный, 1982, Duerden, 1902).

Перечисленные здесь отряды подкласса Zygoseptigera включают крайне разнообразных по экологии и внешнему облику полипов, которые, тем не менее, близки по признакам симметрии тела, значимость которых подтверждена всей историей изучения кораллов и опытом их классификации. Явные внешние отличия колониальных форм, обладающих разветвленным скелетом, и бесскелетных одиночных полипов привели к тому, что их почти никогда не объединяли в один таксон, хотя все они характеризуются сходством в строении мягких тканей, сменой в онтогенезе двух периодов, двух схем закладки мезентериев, и другими признаками, определяющими симметрию тела.

Несмотря на то, что последовательность закладки мезентериев у представителей разных группкоралловых полипов исследовалась уже давно, с конца XIX века (Haacke, 1879; Haddon,1889), во многих руководствах и учебниках по зоологии до сих пор можно видеть старую гекклевскую классифкацию с делением на Anthozoa на подклассы: Octocorallia, Hexacorallia и Tetracorallia (Зенкевич, 1937; Догель, 1934, 1981 и др. издания). При внимательном рассмотрении мезентериев у Hexacorallia, становится ясным, что не только представители разных отрядов, как например Ceriantharia, не располагают гексамерным расположением этих органов, но и внутри одной группы —в отряде Actiniaria, который будет нами рассмотрен подробно ниже, встречаются животные, не обладающее строгой шестилучевой симметрией.

Общий план строения кораллового полипа

Основная часть тела актиний – *колюмн* (*«column»*) у большинства актиний имеет форму цилиндра. В своей нижней, проксимальной, обращенной к субстрату части колюмн снабжен *подошвой* (*«base»* или *«pedal disc»*), а в дистальной части – *ротовым диском* (*«oral disc»*). Границу соединения колюмна с ротовым диском именуют *маргином* (*«margin»*), а линию соединения с подошвой – *лимбусом* (*«limbus»*). По краю или по всей поверхности ротового диска располагаются *щупальца* (*«tentacle»*). Они образуют один или несколько венчиков и обычно располагаются *циклами* — перемежающимися сериями одновременно развившихся щупалец. Часто, но не всегда, щупальца, принадлежащие к разным циклам, различаются по величине. В центре диска открывается *ротовое отверстие* (*«mouth»*), ведущее в *глотку* (*«actinopharynx»*), которая ведет в *гастральную полость,* или *целентерон* (*«coelenteron»* или *«gastral cavity»*). Гастральная полость подразделяется на камеры *мезентериями* (*«mesenteries»*)(Stephenson, 1928) (Рис. 1, *1*). Стенка тела, ротового диска, подошвы и глотки слагается двумя клеточными слоями – эктодермой (эпидермис) и энтодермой (гастродермис), между которыми залегает мезоглея. Хотя термины «эктодерма» и «энтодерма» введены как эмбриологические, они закрепились и традиционно употребляются в литературе по систематике книдарий для обозначения наружного и внутреннего эпителиального слоя (Санамян, 2011).

*Колюмн*

Форма колюмна у актиний довольно изменчива (Stephenson, 1928). Актинии, обитающие на твердых субстратах, обычно имеют цилиндрический колюмн (*Uricinopsis, Urticina, Actinostola*), для зарывающихся форм характерно вытянутое, червеобразное тело (*Edwardsia, Nematostella*), симбиотические полипы, обитающие совместно с брюхоногими моллюсками (*Isosicyonis*) или раками-отшельниками (*Adamsia*), имеют своеобразную форму, отчасти повторяющую форму раковины. Однако в зависимости от состояния полипа и условий форма и пропорции его тела могут легко меняться (Stephenson, 1928).

На границе ротового диска и колюмна у многих форм актиний располагается кольцевая складка – *воротничок* (*«parapet»* или *«collar»*)*,* который ограничивает «*желобок»* или *фоссу* (*«fosse»*)*.* В ряде случаев колюмн расчленен на отделы. Его самая верхняя, дистальная часть, тонкостенная, располагающаяся под ротовым диском, если она заметно отличается от нижней части колюмна, называется *капитулюмом* (*«capitulum»*).

Основная часть, включающая воротничок, носит название *скапуса* (*«scapus»*), она часто снабжена кутикулой и специальными образованиями стенки тела (см. ниже). Если капитулюм слабо отличается от скапуса, его называют *скапулюс («scapulus»)*. Он не несет кутикулы, имеет другую окраску, чем скапус (Stephenson, 1928, Manuel, 1988) (Рис. 2, *1, 2*).

Часто стенка тела несет разнообразные в функциональном и морфологическом отношении структуры (Stephenson, 1928). В самом простом случае к эктодерме могут приклеиваться различные инородные частицы и одевать актинию более или менее плотной корочкой песка. К более выраженным структурам относят *присоски* (*«suckers»*), которые отличаются от остальной части колюмна по цвету, их эктодерма богата железистыми клетками (Stephenson, 1928). *Бородавки* (*«verrucae»*) — также клейкие образования, представляют собой выпячивания всех трех слоев стенки тела, однако видоизменяется только эктодермальный слой: он имеет многочисленные железистые клетки и не содержит нематоцист (Fautin, Mariscal, 1991). Еще один вид поверхностных структур – *тенакули* (*«tenaculi»*)*.* Они характеризуются утолщением мезоглеи и сильным выделением кутикулы, которая образует на вершине мезоглеальных бугорков своеобразные «коготки» или чехлики (Stephenson, 1928). *Бугры* (*«tubercles»*) –мощные, конические или округлые образования, образуемые посредством утолщения мезоглеи, покрытой эктодермой и, часто, также кутикулой. Специфические образования характерные для некоторых Edwardsiidae – *нематибомы* (*«nemathybomes»*)*.* Это слегка выступающие участки мезоглеи, в которые погружены стрекательные батареи, вооруженные многочисленными нематоцистами. *Пузырьки* (*«vesicles»*) – ампулообразные структуры, затрагивающие все слои стенки тела, эктодерма которых содержит многочисленные нематоцисты различных категорий (Carlgren, 1949). Некоторые актинии имеют *цинклиды* (*«cinclides»*) — отверстия, способствующие быстрому выбросу аконтий (см. ниже) и воды (Stephenson, 1928). На воротничке или в фоссе у некоторых актиний формируются *маргинальные сферулы* (англ. *«marginal structures»*), состоящие из двух элементов – выпячивания стенки и расположенного на ней *акророга* (*«acrorhagus»* или *«holotrich-dense pad»*) *—* участка эктодермы с многочисленными голотрихами (см. ниже) (Daly, 2003).

Функцию сократимых элементов у актиний берут на себя мускульные отростки эпителиально-мышечных клеток, заякоренные в мезоглее (Fautin, Mariscal, 1991). Мезоглея утолщается, формирует неровную, гребенчатую поверхность, поэтому на поперечных срезах видны ее отростки. Обрамленные отростками клеток, они получили название *мышечных отростков* (*«muscle processes»*)*.* Мускулатура колюмна, главным образом представлена энтодермальным кольцевым мышечным слоем. Однако у многих видов в верхней части колюмна наблюдается скопление мышечных элементов – *маргинальный сфинктер* (англ. *«marginal sphincter»*)(Рис. 1. *1, сф*.) (Stephenson, 1928). Если мускульные отростки полностью погружены в мезоглею, то говорят о *мезоглеальном сфинктере* (Рис. 3, *3*). В случае, когда они лежат на выростах мезоглеального слоя, вдающихся в энтодерму, тогда сфинктер носит название *энтодермального*. Если сфинктер представлен относительно короткими мышечными отростками, занимающими значительный участок тела, его называют *диффузным* (англ. *«diffuse»*). Другой вариант строения – *циркумскриптический* (англ. *«circumscript»*) сфинктер, занимающий ограниченную зону. Если отростки мезоглеи, длинные и многочисленные, радиально расходятся от узкой области на поверхности мезоглеи стенки тела, то сфинктер называют *пальчатым* (англ*. «palmate»*) (Рис. 3, *1*). В редких случаях образуется одна хорошо развитая основная ламелла (крупный вырост мезоглеи), от которой ответвляются вторичные отростки. Тогда формируется *перистый* (*англ. «pinnate»*) (Рис. 3, *2*) энтодермальный сфинктер (Carlgren, 1949). Кроме того, не исключены промежуточные варианты строения сфинктера. Функция сфинктера, если он хорошо развит, заключается в том, чтобы защитить ротовой диск и щупальца, стягивая верхнюю часть колюмна в видекупола. Менее развитый, слабый сфинктер позволяет сжимать щупальца в виде пучка, что, по-видимому, делает их менее уязвимыми.

*Подошва*

Нижний, проксимальный конец тела большинства актиний позволяет особям прикрепляться к субстрату. У большинства видов он снабжен подошвой, которая представляет собой округлый плоский клейкий диск (Рис. 2, *2*). Пользуясь им, актинии удерживаются на скале, камнях и прочих твердых предметах (Stephenson, 1928). Прикрепление подошвы осуществляется за счет секреторной деятельности клеток, а открепление благодаря совместному сокращению мускульных частей отдельной клетки и мускулов-ретракторов всего животного (Fautin, Mariscal, 1991). За счет такого типа подошвы актинии могут также поселяться на трубках полихет и колониях горгонарий, обвивая их (Sebens, 1998). Актинии, населяющие мягкие грунты, зарываются в субстрат с помощью физы(*«physa»*)(Рис. 2, *1*). Этот ампулообразный орган способен с помощью перистальтических движений углубляться в мягкий грунт. Благодаря свойствам своей эктодермы, отличающейся от остальных участков стенки тела, к его поверхности часто приклеиваются различные частицы (Stephenson, 1928). Недавно был описан новый вид антарктической актинии, *Edwardsiella andrillae*, «зарывающейся» в нижнюю поверхность льда (Daly et al., 2013).

*Ротовой диск*

Ротовой диск – тонкая пластинка, венчающая верхнюю часть колюмна, в центре которой располагается ротовое отверстие. Чаще всего он округлой формы, но у некоторых актиний формирует более или менее выраженные доли (Stephenson, 1928). Мускулатура ротового диска образована двумя слоями, различающимися по расположению мускульных волокон. У клеток энтодермы они формируют кольцевой мускульный слой. Волокна эктодермы характеризуются радиальным расположением, они также играют роль при сокращении диска (Stephenson, 1928).

*Щупальца*

Щупальца – полые выросты стенки ротового диска, полость которых сообщается с целентероном. Обычно они простые, конической формы, с гладкой поверхностью, иногда с многочисленными ответвлениями (как у представителей рода *Actinodendron*). У некоторых видов актиний щупальца на конце несут вздутие, снабженное многочисленными стрекательными клетками – *акросферы* (*«acrospheres»*)*.* Щупальца располагаются по краю ротового диска в виде одного или нескольких венчиков (Stephenson, 1928). Обычно щупальца внутренних циклов длиннее, чем наружные. На границе между эктодермой и мезоглеей щупалец, располагаются продольные мускульные волокна, проходящие от вершины к основанию. Обычно они лежат на выростах мезоглеального слоя, вдающихся в эктодерму и в этом случае называются эктодермальными мускулами щупалец. В других случаях они бывают погружены в толщу мезоглеи и тогда называются мезоглеальными (Stephenson, 1928). У некоторых актиний, например, *Bolocera*, *Liponema* щупальца способны отбрасываться за счет наличия в их основании сфинктера, который своим резким сокращением вызывает автотомию щупалец. Щупальца участвуют в защите от хищников и ловле добычи, что обеспечивается наличием на их поверхности множества стрекательных капсул (см. ниже). Пойманную добычу щупальца, сгибаясь, доставляют ко рту. Кроме захвата пищи и защиты от хищников, щупальца актиний могут использоваться при враждебных взаимоотношенях с особями того же или другого вида актиний, например, при охране своего места поселения. Такие, особенно крупные и вооруженные крупными нематоцистами, щупальца описывают как «ловчие» или «боевые». Они значительно длиннее и толще обычных и содержат крупные голотрихи (Fautin, Mariscal, 1991; Санамян, Санамян, 2008). У некоторых актиний, например у *Lebrunia danae*, наблюдается диморфизм щупалец. Одни длинные и тонкие, служащие для питания, содержащие многочисленные нематоциты, другие короткие и ветвящиеся, содержащие скопления симбиотических одноклеточных водорослей *Symbiodinium*. Ночью расправлены питающие щупальца, а днем – населенные водорослями (Venn et al, 2007).

*Глотка*

Ото рта в гастральную полость ведет глотка. Она имеет форму трубки, уплощенной в сагиттальной плоскости. Вдоль двух ее узких сторон размещаются *сифоноглифы* (*«siphonoglyphs»*) – глубокие желоба, покрытые ресничным эпителием, осуществляют постоянный ток воды в целентерон, в то время как ресничные клетки остальной поверхности глотки, гонят воду из целентерона, но могут изменять биение своих ресничек в присутствии пищевых частиц (Рис. 1, *2б, с.*) (Van-Praёt, 1985). Иногда сифоноглифы могут опускаться в целентерон ниже границы глотки. У некоторых форм сифоноглиф может образовывать замкнутую трубку, изолированную от глотки и выступающую над поверхностью ротового диска, формируя так называемую *конхулу* (англ*. «conchula»*). Число сифоноглифов может варьировать: чаще всего их два, может быть только один, у некоторых актиний их большее число, что связано с бесполым размножением; но эти органы имеются не у всех актиний (Stephenson, 1928).

*Гастральная полость. Мезентерии*

Внутренняя полость полипа подразделяется на камеры *мезентериями* (часто их еще называют *септами*) – выростами мезоглеи, одетыми с обеих сторон энтодермальным эпителием (Stephenson, 1928). Пластинка мезентерия вверху прирастает к ротовому диску, а внизу – к подошве. Внутренний его край, обращенный в целентерон, у некоторых мезентериев достигает глотки и на всем ее протяжении прирастает к ней, такие мезентерии называются *совершенными*. Если мезентерии не прирастают к глотке, они именуются *несовершенными.* Все мезентерии у взрослых особей актиний располагаются *парами* (англ*. «pair»*)*.* Мезентерии одной пары обычно бывают одинакового размера, прилежат друг к другу и обращены друг к другу мускульными валиками своих ретракторов. Мезентериальные пары, принадлежащие одному размерному ряду, составляют *цикл*. При этом камера, образованная парой мезентериев, называется *эндоцелем*. Пространство, разделяющее две соседние мезентериальные пары одного цикла – *экзоцель*. Пары мезентериев, которые прирастают к сифоноглифамназываются *направляющими.* При описании симметрии тела, играющей большую роль в классификации коралловых полипов, ось и плоскость симметрии, проходящую через оба сифоноглифа, называют, соответственно, *направляющей осью* (Рис. 4)(Stephenson, 1928).

По своему строению, мезентерий, как было сказано ранее, представляет собой пластину; ее свободный край, обращенный в полость полипа, утолщен и образует *мезентериальный филамент* (Stephenson, 1928). Несовершенные мезентерии несут филаменты на всем протяжении, а совершенные только на оставшемся свободным участке ниже глотки. Структура филамента не одинакова по всей его длине (Stephenson, 1928). Различают дистальную *трилобатную часть* и проксимальную *унилобатную часть* (Рис. 5)(Sebens, 1998). Трилобатная область филамента имеет трехлопастное строение: центральное положение занимает *книдогландулярный* (то есть стрекательно-железистый) *тракт*, а по сторонам от него располагаются два *ресничных тракта*. Между ними лежит *промежуточный тракт*, а на границе между ресничным трактом и пластиной мезентерия находится *ретикулярный тракт* (Stephenson, 1928). Книдогландулярный тракт помимо эпителиальных клеток включает многочисленные железистые клетки и нематоциты. Ресничный тракт составляют многочисленные жгутиковые клетки, создающие водные потоки, несущие пищевые частицы к промежуточному тракту, где осуществляется фагоцитоз. Ретикулярный тракт также выполняет функцию фагоцитоза (Рис. 6, *1*) (Van-Praёt, 1985). Унилобатная часть филамента состоит только из книдогландулярного тракта. На примере *Bolocera* было показано, что его центральную часть составляют нематоциты и несколько типов секреторных клеток, расположенных в апикальной части, в латеральной части тракта содержится много мелких клеток, среди которых изредка встречаются секреторные. От основной части мезентерия книдогландулярный тракт отделен желобком, где располагаются пищеварительные клетки, запасаются липиды, нематоциты в нем отсутствуют (Рис. 6, *2*) (Vader, Lönning, 1975). У актиний надсемейства Acontiaria и некоторых семейств инфраотряда Athenaria на основе филаментов формируются *аконтии* – длинные нити, прикрепленные одним концом к мезентерию, а вторым свободно свисающим в гастральную полость. Они содержат многочисленные нематоцисты различных категорий и выбрасываются из тела полипа с потоками воды через рот и через *цинклиды* (отверстия в стенке тела) для защиты от хищников или нападения на жертву. Набор нематоцист в аконтиях служит таксономическим признаком ранга семейства.

На мезентериях актиний формируются также гонады. Они располагаются непосредственно за филаментами, ближе к стенке колюмна (Stephenson, 1928). Хотя Стефенсон и другие систематики и используются термин «гонады», в более специальной литературе этот участок именуют гаметогенной областью мезентерия, так как оформленных гонад у актиний нет. Половые клетки формируются в энтодерме мезентерия, а затем перемещаются в мезоглею и там завершают свое созревание (Рис. 1, *2б*) (Fautin, Mariscal, 1991). Мезентерии у многих форм имеют отверстия: расположенное в углу между ротовым диском и глоткой, ближе ко рту, называется *оральной стомой*. *Маргинальная стома* располагается между стенкой тела и мускулом-ретрактором (см. ниже) (Stephenson, 1928).

Пластина мезентерия с обеих сторон покрыта слоем мускульных волокон. Сторона мезентерия, обращенная в экзоцель, покрыта слабыми мускульными волокнами, соединяющими глотку со стенкой колюмна. Здесь же располагаются мускульные волокна, соединяющие стенку колюмна с подошвой. Концентрируясь, они у многих форм образуют оформленный *парието-базилярный* *мускул*. Другая сторона мезентерия — та, что обращена в эндоцель, занята продольными мускульными волокнами, проходящими от ротового диска к подошве. Продольные волокна почти всегда бывают сконцентрированы в более или менее оформленные *мускулы-ретракторы*. Они опираются на разветвленные выросты мезоглеальной пластины мезентерия, могут быть *диффузными*, *сконцентрированными*, *почковидными*, *циркумскриптическими,* в зависимости от степени концентрации мускульных волокон. Так располагаются мускулы на всех мезентериях, за исключением направляющих мезентериях, связанных с сифоноглифами и маркирующих сагиттальную плоскость полипа, у которых расположение мускулов обратное (ретракторы у них лежат на стороне, обращенной к экзоцелю).

Вблизи подошвы, на обеих сторонах в основании мезентерия, развивается *базилярный мускул*, представленный лентой из горизонтально направленных волокон, иногда отделяющейся от общей поверхности мезентерия. Соответствуя мезентериям, базилярные мускулы также радиально расходятся от центра подошвы. Базилярные мышцы варьируют по степени своего развития, однако у закапывающихся актиний, имеющих физу (см. выше), они не развиты вообще (что служит главным признаком инфраотряда Athenaria). Такие формы, обладая узким и длинным телом, должны иметь соответствующие приспособления для быстрого сокращения тела. У них помимо мускулов-ретракторов дополнительно формируются *париетальные мускулы* (*Edwardsia*), проходящие по обеим сторонам мезентерия, вдоль линии его прирастания к стенке колюмна (Stephenson, 1928; Carlgren, 1949, pl. 3, fig. 10). У некоторых актиний, бывает два типа мезентериев: *макрокнемы* несущие ретракторы, гонады и филаменты, и не имеющие этих органов *микрокнемы*.

Как было сказано ранее, мезентерии, составляющие цикл, принадлежат одному размерному ряду, однако у многих видов актиний семейства Actinostolidae мезентерии не одинаковы. Молодые мезентерии (чаще начиная с четвертого цикла) развиваются таким образом, что мезентерий, обращенный мускульным валиком к паре мезентериев предыдущего цикла, крупнее своего партнера по паре. В таком случае говорят, что мезентерии расположены по правилу Актиностолы (“*Actinostola-rule”*) (Carlgren, 1949).

Развитие симметрии тела. Смена двух этапов закладки мезентериев

Актинии рассматриваются как радиально-симметричные животные, главным образом, как шестилучевые. Однако если проследить последовательность закладки мезентериев, а также изучить больше представителей этой группы, то становится очевидным, что изначально полипы билатерально-симметричные, и лишь в процессе онтогенеза большинство из них переходят к радиальной симметрии, к тому же не всегда шестилучевой. Число «шесть» отнюдь не постоянно, поскольку мезентерии первого цикла не развиваются ни одновременно, ни парами – двумя сближенными мезентериями. Фактически, шестилучевая симметрия, предполагавшаяся характерным признаком Hexacorallia не первичная, а вторичная их черта (Bourne, 1900). Для понимания того, как происходит формирование и изменение симметрии, следует обратиться к последовательности закладки мезентериев.

У актиний выделяют два типа мезентериев: *протомезентерии* (*протокнемы* или *первичные мезентерии*) и *метамезентерии* (*метакнемы* или *вторичные мезентерии*)*.* Протомезентерии появляются в виде билатеральных пар (*«couples»*) и развиваются в тот период онтогенеза, когда личинка еще представляет собой билатеральное животное. Метамезентерии образуют «истинные пары» и их развитие уже связано с формированием радиальной симметрии, которая во взрослом состоянии характерна почти для всех Cnidaria.

Развитие протомезентериев происходит в две стадии: стадия *эдвардсии* и стадия *халькампулы*. После их завершения начинают формироваться метамезентерии.

*Стадия эдвардсии*

Первые появляющиеся в теле личинки мезентерии, так называемые *протомезентерии*, (или *протокнемы*) располагаются билатеральными парами (in couples). Вначале гастральная полость подразделяется вентролатеральными мезентериями на бóльшую (дорсальную) камеру и меньшую (вентральную) (Рис. 7, *1*). Вторая пара — дорсальных направляющих —возникает в большей камере, разделяя ее на более крупную (терминальную) и две меньшие боковые. Далее возникает пара вентральных направляющих мезентериев и, почти одновременно с ними, пара дорсолатеральных мезентериев (Рис. 7, *2*, *3*). Сначала достигают глотки первая и вторая пара, а немного спустя третья и четвертая (Haddon, 1889; Гребельный, 1982; Berking, 2007). Такой порядок появления протомезентериев характерен для *Actinia equina* (Haddon, 1889), *Sagartia bellis*, *Bunodes gemmaceus* (Bourne, 1900). У актинии *Halcampa*, кораллиморфарии *Discosoma* (=*Rhodactis)* и мадрепорового коралла *Manicina* последовательность возникновения другая: сначала образуются вентролатеральные мезентерии, затем дорсолатеральные, вентральные направляющее и последними возникают дорсальные направляющие (Bourne, 1900).

«Вентральная» и «дорсальная» (по условному, традиционно сохраняемому обозначению) стороны личинки определяются положением ретракторов на четырех латеральных мезентериях. Так как для направляющих их положение одинаково — ретракторы смотрят в экзоцель, то значение имеют латеральные мезентерии. Их ретракторы обращены в сторону одной из направляющих, которая условно считается вентральной. Благодаря им полип приобретает билатеральную симметрию (Рис. 7). Однако Гертвигами (O. und R. Hertwig, 1879) описано другое положение ретракторов у *Aiptasia diaphana*. Отличие заключается в том, что четыре латеральных мезентерия (пара дорсолатеральных и пара вентролатеральных мезентериев) обращены мускульными валиками навстречу друг другу. В этом случае на стадии восьми мезентериев полип имеет две плоскости симметрии и обладает бирадиальной симметрией (Гребельный, 1982; Bourne, 1902).

Этот этап в развитии личинки обозначен как *стадия эдвардсии* (Рис. 8). Её название было дано братьями Гертвигами (Hertwig, Hertwig, 1879) по сходству с актиниями рода *Edwardsia*, которые имеют восемь макромезентериев. Однако, как теперь стало известно, ни один из видов этого рода и других родов актиний не останавливаются на стадии эдвардсии, имея во взрослом состоянии большее число мезентериев (Haddon, 1889; Duerden, 1899; Pannikar, 1937a; Гребельный, 1982; Berking, 2007; Малахов, 2015).

*Стадия халькампулы*

После того, как сформированы первые восемь протомезентериев, около каждого из латеральных протомезентериев с вентральной стороны появляются еще по одному мезентерию, мускульный валик которого обращен в сторону партнера. У представителей семейства Edwardsiidae четыре новых мезентерия остаются недоразвитыми, то есть остаются меньшего размера и не достигают глотки (Гребельный, 1982), тем самым сохраняя билатеральную симметрию полипа (Bourne, 1900). Сходное состояние наблюдается у некоторых актиний семейства Halcampoididae (Pannikar, 1937). Карлгрен (Carlgren, 1893) описал несовершенность последних двух пар на личиночных стадиях у *Halcampa duodecimcirrata*, которая сохраняется и у взрослых животных, что можно считать рекапитуляцией билатеральной симметрии эдвардсиид.

По окончании стадии эдвардсии мезентерии актиний по мере дальнейшего роста полипов уравниваются в размерах. На этой стадии, получившей наименование *стадии халькампулы*, полип характеризуется наличием шести пар первичных мезентериев (протомезентериев) и становится радиально-симметричным, утрачивая следы билатеральной симметрии. Наличие двух и прирастающих к ним двух пар направляющих мезентериев определяет бирадиальную симметрию животных. Однако присутствие шести пар протомезентериев придает телу актиний черты шестилучевой симметрии, которая при дальнейшем развитии может нарушаться, но все же служит исходным типом симметрии для всех полипов, проходящих стадию халькампулы (Рис. 9) (Гребельный, 1982).

*Развитие метамезентериев*

У представителей большинства семейств актиний все последующие мезентерии, *метамезентерии*, развиваются в экзоцелях, и в отличие от протокнем формируют «истинные пары» (proper pairs), а не билатеральные (couples). При этом они закладываются либо одновременно, либо последовательно с дорсальной или вентральной стороны (Рис. 10) (Duerden, 1902a). Актинии развивают один или несколько циклов метамезентериев. Первые метамезентерии формируют второй цикл, располагаясь в экзоцелях между шестью парами протомезентериев, следующие пары метамезентериев возникают в экзоцелях между парами предыдущих двух циклов (порядков) и так далее. Мезентериев каждого следующего порядка столько же, сколько мезентериев всех предыдущих порядков. Следовательно количество мезентериальных пар увеличивается в геометрической прогрессии: 6 пар первого + 6 пар второго + 12 пар третьего + 24 пары четвертого цикла + … (Рис. 10) (Гребельный, 1982). В случае одновременного, синхронного возникновения метамезентериев каждого цикла, гексамерная симметрия сохраняется на протяжении всей жизни полипа, как это происходит у *Hormathia digitata* (Müller, 1776) и очень многих других видов.

У разных видов актиний мезентерии могут формироваться в нижней, проксимальной, части тела и расти вверх, к ротовому диску, либо закладываться дистально (под ротовым диском) и расти по направлению к подошве; в других случаях они могут появляться одновременно на протяжении всей стенки тела. Эта особенность представляет собой важный таксономический признак, используемый в диагнозах видов, родов, иногда семейств. В некоторых группах актиний наблюдаются более частные уклонения от описанного здесь порядка закладки мезентериев (Carlgren, 1949).

Порядок симметрии полипов в различных таксонах актиний

Как было сказано выше, для актиний наиболее обычно шестилучевое (или гексамерное, hexamerous) расположение пар мезентериев, но наблюдается также билатеральное, восьмилучевое (октамерное, octamerous) или декамерное (decamerous). Однако у представителей разных таксонов, могут встречаться вариации даже в пределах вида. Несимметричность в расположении, главным образом, связана с бесполым размножением путем продольного деления или регенерацией после повреждения (Stephenson, 1928; Carlgren, 1949).

Полипы подотряда Protantheae, который включает семейство Gonactiniidae, способны к поперечному делению, что приводит к изменению числа совершенных мезентериев и из-за этого к нарушению симметрии (Carlgren, 1949; Carlgren, 1921). Для рода *Protanthea* характерно наличие 12 пар мезентериев, из которых восемь совершенные, несовершенные мезентерии развиваются только в дистальной части, следовательно, эти актинии отличаются билатеральной симметрией. Актинии рода *Gonactinia* имеют восемь совершенных мезентериев и восемь несовершенных, четыре из которых формируют пары с совершенными мезентериями, остальные образуют две пары в дорсолатеральных экзоцелях.

Представители подотряда Endocoelantheae обладают очень своеобразным способом закладки мезентериев. Также как и у всех других актиний у них развивается шесть пар протомезентериев. Однако все последующие мезентерии (метамезентерии) образуются в четырёх латеральных эндоцелях. Кроме того, мускульные валики мезентериев, составляющих одну пару, лежат на внешней стороне мезентериев (Carlgren, 1914; Гребельный, 1982). Для полипов семейства Halcuriidae и некоторых родов семейства Actinernidae расположение мезентериев можно описать формулой 10 (6 + 4) + 8 + 16 + … (Carlgren, 1914; Carlgren, 1949), таким образом, они характеризуются необычным исходным числом, но постоянным увеличением числа зон закладки мезентериев (Рис. 11). В отличие от них *Actinernus* имеет только восемь зон закладки (Рис. 12). Более того, у полипов этих семейств мезентерии, составляющие одну пару, могут быть развитыми в разной степени, подобно тому, как это бывает при расположении мезентериев по «правилу актиностолы» (см. выше).

Подотряд Nynantheae включает актиний, обладающих наибольшим разнообразием вариантов симметрии. Инфраотряд Athenaria объединяет актиний с длинным, червеобразным телом, способных зарываться в грунт. Полипы этой группы имеют, по большей части, небольшое число мезентериев, разделенных на макро- и микрокнемы (см. выше), вентральный сифоноглиф, который может быть развит в разной степени (например, формируя конхулу (см. выше) или отсутствовать. Представители семейства Edwardsiidae характеризуются наличием восьми совершенных мезентериев (макрокнемы) и, по крайней мере, четырьмя несовершенными (микрокнемы), которые слабые и формируются в дистальной части (Carlgren, 1949; Pax, 1914; England, 1987; Carlgren, 1921). У *Edwardsia sojabio* восемь макрокнем, развивающимися по всей длине тела, и восемь микрокнем, ограниченными только самой дистальной частью. Четыре микрокнемы формируют пары с макрокнемами, другие четыре образуют две пары в дорсолатеральных экзоцелях(Sanamyan, Sanamyan, 2012). Щупалец 16, в два цикла, сообщаются с каждым эндоцелем и экзоцелем. Такое расположение мезентериев и щупалец, наиболее распространенное среди видов внутри рода Edwardsia, позволяет говорить о билатеральности этих животных. Однако некоторые виды развивают много больше микрокнем в дистальной части, может быть несколько циклов, при этом их развитие не всегда правильное, например, как у *E. inachi* (Рис. 13) (Sanamyan, Sanamyan, Schories, 2015). Актинии рода *Halcampogeton* развивают, вероятно, не более шести пар мезентериев. Их образуют восемь макрокнем, как у *Edwardsia*, и четыре микрокнемы, составляющие пары с совершенными мезентериями, при этом равное число мезентериев как в проксимальной, так и в дистальной части. Семейство Halcampoididae включает рода актиний с варьирующим числом совершенных мезентериев, до 20 пар, мезентерии могут быть разделены на макро- и микрокнемы (Carlgren, 1949). Актинии рода *Halcampoides* имеют только шесть пар совершенных мезентериев, микрокнемы отсутствуют. У полипов рода *Siphonactinopsis* развивается 20 пар совершенных мезентериев (10 + 10) – пример декамерной симметрии среди роющих актиний. Другие рода (*Calamactinia*, *Acthelmis*, *Halcampella*) характеризуются шестью парами совершенных мезентериев и различным числом микрокнем, развивающихся в дистальной части, за исключением *Calamactinia*, у которой равное число мезентериев дистально и проксимально. Для представителей семейства Haloclavidae характерен единственный, вентральный, обычно очень сильный сифоноглиф, который иногда более или менее полностью отделен от остальной части глотки и в некоторых случаях образует на своем оральном конце более или менее складчатую конхулу. Совершенные пары мезентериев варьируют в числе, обычно все они макрокнемы (Carlgren, 1949). Наличие десяти пар совершенных мезентериев, из которых шесть пар первичных и четыре пары мезентериев второго цикла, расположенных в латеральных и вентролатеральных экзоцелях, а также одного сифоноглифа (*Haloclava*, *Anemonactis*, у *Peachia* формирует конхулу) придают полипам билатеральную симметрию. Актинии рода *Metapeachia* имеют восемь пар совершенных мезентериев: шесть пар протокнем и две пары мезентериев второго цикла, развивающихся в латеральных экзоцелях. Такое расположение придает телу полипа бирадиальную симметрию, однако сильное развитие одного вентрального сифоноглифа, формирующего конхулу, сохраняет признаки билатеральной симметрии. Полипы рода *Andresia* (семейство Andresiidae) развивают 24 пары совершенных мезентериев, из них две пары направляющих, два сифоноглифа, таким образом, обладают правильной гексамерной симметрией. Полипы семейства Halcampidae также характеризуются разделением мезентериев на макро- и микрокнемы. *Cactosoma*, *Haliantella* формируют, по крайней мере, два цикла мезентериев. Первый составляют шесть пар макрокнем, второй – микрокнемы. Актинии рода *Parahalcampa* формируют десять пар мезентериев. Из них восемь развиты как у *Edwardsia*, кроме того, пятая билатеральная пара также совершенная, остальные – микрокнемы, один вентральный сифоноглиф. Таким образом, билатеральная симметрия. У *Halcampaster* мезентерии демонстрируют пентамерное расположение, которое связано с замедленным развитием одной пары протокнем, другие микрокнемы. Представители семейства Haliactiidae отличаются более или менее правильным гексамерным расположением мезентериев, которые представлены макрокнемами (первый цикл), и микрокнемами, которые формируют один или несколько циклов (Carlgren, 1949).

Полипы инфра-отряда Boloceroidaria развивают обычно шесть пар совершенных мезентериев, но в случае бесполого размножения их значительно больше (семейство Boloceroididae). Актинии рода *Nevadne* (семейство Nevadneidae) замечательны тем, что появление мезентериев последнего цикла отклоняется от общего плана (Carlgren, 1949). Самые молодые мезентерии образуют две пары, то есть между парами мезентериев первого и второго цикла четыре мезентерия третьего цикла (Pannikar, 1937).

Инфра-отряд Thenaria объединяет таксоны, которые, главным образом, имеют гексамерную симметрию, что обеспечивает правильное расположение мезентериев и щупалец, наличие двух сифоноглифов, редко разделение на макрокнемы и микрокнемы. В пределах семейства Aliciidae актинии развивают шесть пар совершенных мезентериев, число несовершенных может варьировать (см. рода *Alicia*, *Phyllodiscus*, *Triactis*, *Lebrunia*). У актиний семейства Condylanthidae мезентерии разделены на макрокнемы и микрокнемы, число которых варьирует в разных родах, шесть пар совершенных мезентериев. Семейство Actiniidae самое богатое по числу виду. Полипы этого семейства характеризуются в основном правильным гексамерным расположением мезентериев, двумя сифоноглифами и варьирующим числом циклов совершенных мезентериев, однако для некоторых родов возможно значительные отличия от общего плана. У актиний родов *Phymactis*, *Bunodosoma*, *Pseudactinia*, *Isactinia*, *Actiniogeton* варьирующее число сифоноглифов, которые в некоторых случаях не связаны с направляющими мезентериями (Carlgren, 1949). Полипы рода *Parantheopsis* обладают окто-, пента- и гексамерной симметрией. Все или большинство мезентериев совершенные, две пары направляющих (Carlgren, 1949). Род *Urticina* включает виды, обладающих чаще всего декамерной симметрией, однако встречается 11-, 12-, 13-, 14-мерная симметрия (Sanamyan, Sanamyan, 2006), многочисленные пары совершенных мезентериев (Carlgren, 1949). Хотя мезентерии имеют более или менее правильное декамерное расположение, однако ни у одного из исследованных Мак-Мёрричем (McMurrich, 1901) экземпляров общее число мезентериев не кратно десяти (81 пара, 91 и 104). Это связано с несимметричностью развития мезентериев самых младших циклов. Виды внутри рода *Cribrinopsis* довольно изменчивы по типу симметрии. *C. japonica*, *C. similis*, *C. albopunctata* – декамерные, *C. fernaldi*, *C. williamsi* – гексамерные, среди особей *C. asiatica* встречаются как декамерные, так и гексамерные особи (Tsutsui, Hatada, Tsuruwaka, 2014). Три исследованные актинии *Anthopleura sola* имели разное число сифоноглифов и, соответственно, направляющих мезентериев. У одного экземпляра один сифоноглиф, у другого три, третий с двумя сифоноглифами, однако они расположены не напротив друг друга, поэтому на одной стороне 37 пар мезентериев, на другой стороне 55. В обычном случае, по-видимому, 4 цикла мезентериев, мезентерии первых трех циклов совершенные. Однако типичное расположение возникает только в нескольких секторах; может быть неполный 5 цикл. Нередко невозможно определить гексамерное ли расположение или нет, хотя у одного экземпляра можно предположить, по крайней мере, декамерное (McMurrich, 1901). Представители семейства Actinodendronidae отличаются от других актиний тем, что их ротовой диск разделен на длинные, щупальцевидные руки (доли), которых до 48, циклически расположенных, несущих либо ветвящиеся или простые, конические щупальца. Два хорошо развитых сифоноглифа. До 48 пар мезентериев, все или почти все совершенные (Carlgren, 1949). Семейство Thalassianthidae включает актиний, имеющих многочисленные совершенные мезентерии, два сифоноглифа или более, в последнем случае они не связаны с направляющими, щупальца могут располагаться радиально, эндоцельные на ротовом диске, экзоцельные занимают маргин (*Heterodactyla*). Актинии семейства Capneidae имеют один сифоноглиф, но две пары направляющих, все или большинство совершенных мезентериев, щупальца располагаются циклически (*Capnea*), при этом два щупальца сообщаются с каждым первичным экзоцелем, два – четыре (шесть) – с каждым первичным эндоцелем, либо радиально (*Actinoporus*), таким образом, что два ряда щупалец сообщаются с каждым эндо- и экзоцелем. Полипы семейства Minyadidae также характеризуются радиальным расположением щупалец, кроме того, их мезентерии расположены необычным образом, обязанного тому, что эндоцели сильно увеличены, а экзоцели, напротив, уменьшены. Вследствие этого образуются вторичные пары с ретракторами, обращенными в противоположные стороны. Семейство Stichodactylidae объединяет актиний, имеющих радиальное расположение щупалец (ряд или несколько связаны с эндоцелем, с каждым экзоцелем сообщается только одно щупальце), варьирующее число сифоноглифов, многочисленные пары совершенных мезентериев. Для актиний семейства Phymanthidae характерно наличие двух типов щупалец: дисковые, формирующие ряды, и маргинальные, расположенные циклически. Полипы рода *Phymanthus* имеют гексамерное или октомерное расположение мезентериев и маргинальных щупалец. Молодые мезентерии (как правило, начиная с четвертого цикла) полипов семейства Actinostolidae расположены по правилу Актиностолы (*Actinostola*-rule) так, что мезентерий каждой пары, обращенный мускульным валиком к паре предыдущего цикла, крупнее своего партнера (Carlgren, 1949). Актинии вида *Anthosactis janmayeni* имеют октомерное расположение мезентериев (8 + 8+ 16 + неполный четвертый цикл у крупных экземпляров), восемь пар совершенных мезентериев. *A. ingolfi* отличается гексамерным расположением мезентериев (Carlgren, 1921). Расположение мезентериев *Sicyonis tuberculata* довольно необычно и имеет тенденцию к октомерному расположению. Часто 16 пар совершенных мезентериев. Кроме того, более или менее многочисленны пары, в которых один мезентерий совершенный, другой нет. Также часто обнаруживаются пары несовершенных мезентериев, в которых один развит сильнее другого. Сходное расположение мезентериев наблюдается и у *S. ingolfi*, у *S. variabilis* более неправильное. Щупальца и пары мезентериев у *Stomphia coccinea* часто расположены так: 16 (10 + 6), 16, 32, пар совершенных мезентериев 16 – 18. Такая организация связана с тем, что после появления первых шести пар мезентериев, вместо развития шести пар второго цикла, как у других Actiniaria, возникают 10 или 12 пар мезентериев, которые полностью или частично совершенные, как первичные (Carlgren, 1921). Другие актинии этого семейства характеризуются гексамерным расположением мезентериев. Exocoelactiidae – еще один таксон внутри Actiniaria, который включает актиний, отличающихся своеобразным ростом мезентериев. Хотя мезентерии закладываются как обычно в экзоцелях, однако после развития 12 пар первых мезентериев, все последующие формируются только в 12 меристематических зонах, расположенных по середине экзоцелей между мезентериями первого и второго цикла. В каждой такой зоне одновременно закладываются по две пары мезентериев, при этом более крупный мезентерий каждой пары повернут мускульным валиком к ближайшей паре первого или второго цикла. Увеличение числа мезентериев описывается как: 6 + 6 + 24 + 24 + 24 … (Гребельный, 1982; Pax, 1914). Мезентерии актиний семейства Isophelliidae разделяются на макрокнемы и микрокнемы, расположены гексамерно (*Isophellia*) или октомерно, как у *Litophellia octoradiata*: один сифоноглиф и одна пара направляющих; восемь пар макрокнем, два цикла слабых микрокнем (Carlgren, 1949; Carlgren, 1938). *Flosmaris* … . Актинии семейства Hormathiidae характеризуются правильной гексамерной симметрией, главным образом, за счет наличия шести пар совершенных мезентериев (*Hormathia*, *Calliactis*). Однако для рода *Phelliactis* возможно развитие и восьми пар мезентериев, совершенных и стерильных. В таком случае присутствуют дополнительные мезентерии, составляющие пары из совершенного и несовершенного мезентериев. Пары мезентериев последнего цикла возникают раньше ближе к мезентериям первого и второго порядка, чем к мезентериям третьего. Актинии рода *Amphianthus* могут иметь один – три сифоноглифа. Пар совершенных мезентериев, по крайней мере, шесть, их расположение часто неправильное; одна – три пары направляющих. В пределах семейства Sagartiidae встречаются полипы как с правильной гексамерной симметрией (число совершенных пар может быть 6, 12 или более) (*Cereus*, *Sagartianthus*, *Anthothoё*), так и неправильной симметрией. У *Sagartia* варьирующее число сифоноглифов, больше шести пар совершенных, что связано с наличием бесполого размножения. Для *Phellia* также обычно бесполое размножение, поэтому сифоноглифы варьируют в числе, мезентерии обычно неправильно расположены, так же как и направляющие, число которых изменчиво. *Sagartiogeton* отличается гексамерно, октомерно, декамерно или неправильно расположеными щупальцами. Обычно развивается два сифоноглифа, иногда только один, редко три, 1 – 3 пары направляющих. Как правило, по крайней мере, шесть пар совершенных мезентериев, обычно больше (Carlgren, 1949). Актинии рода *Aiptasiomorpha* (семейство Aiptasiomorphidae) имеют обычно шесть пар совершенных мезентериев, может быть от 5 до 12, вследствие бесполого размножения расположение мезентериев очень варьирующее; сифоноглифы и пары направляющих варьируют от 1 до 5, что также характерно для *Diadumene* (семейство Diadumenidae) и *Nemanthus* (семейство Nemanthidae) (Carlgren, 1949).

Тип симметрии в некоторых случаях маркирует даже окраска тела животного. Так, билатеральное расположение элементов окраски у *Calliactis parasitica* (Hormathiidae) на ротовом диске и щупальцах— очень удивительное явление. Расположение цветных пятен было билатеральным у нескольких экземпляров. У других полипов то же явление проявлялось в чередовании групп темных и светлых щупалец. Группа темных щупалец была собрана вокруг одной пары направляющих, другая – около другой. Обе они лежали билатерально по отношению к плоскости симметрии, проходящей через глотку. Как отмечает Стивенсон, распределение пигментов здесь, конечно, не имеет функционального значения. Но оно, возможно, также служит отдаленным следствием действия каких-то факторов, определяющих билатеральную симметрию кораллового полипа, которая в ходе всей последующей истории развития актиний была заменена у сидячих форм господствующей радиальной симметрии этих животных (Stephenson, 1935).

Изучение расположения мезентериев в разных группах актиний позволяет считать, что признаком, определяющим симметрию взрослых животных, для большинства крупных групп оказывается наличие или отсутствие (1) билатеральных (couples) и (2) истинных пар мезентериев (proper pairs).

Преобладание одного из этих признаков приводит к появлению внутри отряда Actiniaria трех непохожих друг на друга категорий полипов.

1. Одну из них составляют актинии подотряда Protantheae и инфраотряда Athenaria (из иподотряда Nynantheae). После развития первых восьми мезентериев (in couples) у них не происходит дальнейшего образования мезентериальных пар, которое приводит к радиальной симметрии тела у других, крупных актиний. Формирование всего лишь четырех микрокнем с вентральной стороны каждого латерального мезентерия, а также микрокнем, принадлежащих к следующему циклу (или нескольким последующим циклам) у этих мелких, вероятно, вторично деградировавших форм, ведет ксохранению черт личиночной билатеральной симметрии.

2. Полипы другой категории — принадлежащие к инфраотряду Thenaria (подотряда Nynantheae) — напротив, после образования первого цикла из 12 протомезентериев развивают многочисленные истинные мезентериальные пары. Благодаря этому они становятся радиально-симметричными животными. У большинства из них сохраняется гексамерная симметрия, но для многих характерен переход к окто- или декамерной симметрии.

3. Наконец третью категорию составляют представители аберрантного подотряда Endocoelantheae. Они обладают многочисленными истинными мезентериальными парами, но остаются билатерально-симметричными вследствие формирования мезентериев в эндоцелях, сокращения зон закладки и наличия одного сифоноглифа.

**Материалы и методы**

Настоящая работа включает данные по анатомии взрослых особей и молоди представителей отряда Actiniaria, собранных в Карском, Чукотском, Японском, Охотском, Баренцевом морях, море Уэдделла, водах, омывающих Курильские острова, остров Огненная Земля, остров Кинг-Джордж. Нами были изучены пять видов актиний семейства Actiniidae: *Urticinopsis antarctica* Carlgren, 1927, *Urticina crassicornis* (O. F. Müller, 1776), *Isosicyonis alba* (Studer, 1879), *Cribrinopsis albopunctata* Sanamyan, Sanamyan, 2006 и *C. similis* Carlgren, 1921, а также три вида представителей семейства Actinostolidae: *Actinostola callosa* (Verrill, 1882), *A. crassicornis* (Hertwig, 1882) и *Stomphia coccinea* (O. F. Müller, 1776). Проведены вскрытия 83 экземпляров из систематической коллекции ЗИН РАН.

Анатомирование.

Все экземпляры полипов зафиксированы в формальдегиде и затем переведены в 70% спирт. Анемоны вскрыты поперечным разрезом на уровне глотки и непосредственно над подошвой. Затем продольно разрезаны вдоль эндоцеля одной из направляющих пар мезентериев. Вскрытие производилось с помощью скальпеля или лезвия в соответствии с размером животного. В гастральной полости некоторых актиний были обнаружены остатки съеденных животных, они были переданы специалистам Зоологического института по соответствующим группам для определения до наиболее низкого таксономического уровня.

Приготовление срезов.

Для приготовления срезов щупалец, сфинктера, участка колюмна использовалась заливка в чистый парафин. Обезвоживание производилось проводкой через спирты, в качестве промежуточного вещества между спиртом и парафином применялся ксилол. Толщина срезов колеблется от 3 – 10 мкм. К предметному стеклу срезы приклеивались обычным способом – с помощью белка.

Приготовление препаратов стрекательных капсул.

Для приготовления препаратов стрекательных капсул используются небольшие кусочки ткани различных частей тела актинии: колюмн, щупальца, глотка, филаменты, аконтии. Фрагменты тела помещаются на предметное стекло в каплю спирта, с помощью препаровальных игл соскабливается эктодерма или тщательно измельчается весь кусочек. Кроме того, желательно дополнительно растереть взвесь, так как разрушение отдельных капсул облегчит дальнейшее их определение.

Окраска препаратов.

Для окраски препаратов пригодны многие методы, но не все одинаково хорошо демонстрируют структуры, необходимые для определения. Для настоящей работы использовался метод окраски по Пачини, контрастно выделяющий эпителиальные слои и мезоглею.

**Результаты**

Семейство Actiniidae самая богатая в отношении видового разнообразия группа (43 рода), она включает актиний, отличающихся порядком (кратностью) симметрии: гексамерной, октомерной, декамерной (Carlgren, 1949).

Вида *Urticinopsis аntarctica* характеризуется гексамерной симметрией — самой распространенной у представителей большинства семейств. У многих полипов этого вида мезентерии расположены в пяти полных гексамерных циклах. Однако у некоторых особей развитие шестого, и даже седьмого цикла мезентериев приводит к нарушению правильности симметрии. Это происходит в результате того, что пары мезентериев последних циклов закладываются не одновременно. Кроме того, мезентерии появляются не одновременно в проксимальной и дистальной части тела. У одного из изученных экземпляров в дистальной части только 26 пар (Рис.14), а в проксимальной части были развиты 37 пар мезентериев шестого цикла (Рис. 15).

У большинства экземпляров мезентерии шестого цикла развиты только в дистальной части. Но, к примеру, один из полипов имеет только 21 пару мезентериев, которые закладываются проксимально и достигают примерно середины колюмна, другой экземпляр, равный ему по размеру и собранный с той же станции, совсем не имеет мезентериев шестого цикла. Актинии с большим числом щупалец (более 380), в дистальной части имеют 7 циклов мезентериев. Число совершенных мезентериев у всех экземпляров равно двенадцати, всегда имеются 2 пары направляющих.

В отличие от *U. аntarctica* у особей широко распространенного бореально-арктического вида актиниид *Urticina crassicornis* встречается гексамерная, декамерная и неправильная симметрия.

Так, один из изученных нами экземпляров характеризуется явным отклонением от гексамерной симметрии. Расположение трех циклов его мезентериев может быть описано формулой: 9 + 9 + 18. Первый цикл мезентериев включает 9 совершенных пар, причем по одну сторону от плоскости, проходящей через направляющие пары, лежат 3 пары, а по другую — четыре пары мезентериев (Рис. 16).

Четыре других полипа обладают гексамерной симметрией (6 + 6 + 12 + 24). Однако, правильность гексамерной симметриии у трех экземпляров нарушается здесь в ходе развития последнего, четвертого цикла мезентериев, который может оставаться неполным и включать 23 (Рис. 17), или даже 15 или 14 мезентериальных пар (Рис. 18).

Две другие особи отличаются более интересными особенностями. Они демонстрируют переход от превалирующей у актиний гексамерной к декамерной симметрии. Не только мезентериальные пары, но и щупальца этих полипов располагаются согласно формуле: 10 + 10 + 20 + 40. Небольшие нарушения этой схемы проявляются в неодновременной закладке молодых мезентериев последних циклов. Такое, декамерное раположение мезентериев, формируется благодаря встраиванию в первый цикл дополнительных мезентериальных пар. После формирования первого гексамерного цикла мезентериев с каждой стороны от плоскости симметрии развивается по две дополнительные пары: то есть к шести первичным парам мезентериев добавляются ещё четыре пары. Далее в десяти образовавшихся экзоцелях, развиваются 10 мезентериальных пар второго цикла, 20 пар третьего и 40 четвертого. У одного из изученных нами экземпляров нами обнаружено 3 полных цикла мезентериев (Рис. 19), у другого развивается одна пара мезентериев четвертого цикла (Рис. 20).

Изучение анатомии *Isosicyonis alba* на нашем материале показало, что полипы этого вида характеризуются декамерной симметрией. Один из изученных нами экземпляров характеризовался тремя полными циклами мезентериев и нехваткой двух пар в четвертом цикле: 10 + 10 + 20 + 38. Однако две пары направляющих мезентериев расположены не симметрично таким образом, что по одну сторону от глотки лежат семь пар мезентериев, а по другую – одиннадцать, что вместе с недостатком двух пар мезентериев последнего цикла приводит к нарушению правильности симметрии (Рис. 21).

Род *Cribrinopsis* включает виды актиний, которые демонстрируют яркую межвидовую и внутривидовую изменчивость. Полипы *C. similis* отличаются декамерной симметрией, которая нарушается, как и в других случаях, за счет неодновременного развития мезентериев последнего цикла. Большинство представителей этого вида характеризуется развитием трех циклов мезентериев, в нашем материале были обнаружена особь с неполным третьим циклом (Рис. 22) и полип, у которого появилась одна пара мезентериев четвертого цикла (Рис. 23).

Семейство Actinostolidae также включает большое число видов (20 родов), которые характеризуются, главным образом, гексамерной симметрией, однако встречается октомерная и даже неправильная симметрия. Полипы этого семейства отличаются особым расположением мезентериев по «правилу актиностолы» (*Actinostola*-rule), которое заключается в том, что мезентерии одной пары младших порядков (обычно начиная с четвертого цикла) не одинаковы по размерам, при этом более крупный мезентерий из пары обращен мускульным валиком к мезентериальной паре предыдущего цикла.

Нами были изучены взрослые экземпляры *Actinostola callosa*, один экземпляр *Actinostola crassicornis* и молодые полипы, обнаруженные в гастральной полости материнских особей. Взрослые полипы *A. сallosa* и *A. crassicornis* обладают правильной гексамерной симметрией, развивая пять полных циклов (Рис. 24). Однако, как и в других случаях, симметрия *A. сallosa* нарушается за счет неодновременного появления пар мезентериев последнего, пятого цикла или за счет возникновения только одного мезентерия из пары (Рис. 25). Молодые полипы, обнаруженные в полости взрослых особей, были изучены с целью выявления последовательности закладки мезентериев. К сожалению, почти все актинии были примерно на одной стадии развития: три полных цикла в дистальной и проксимальной части колюмна (Рис. 26). У одного полипа был полностью развит третий цикл, но в нескольких экзоцелях присутствовал только один мезентерий из пары, причем тот, что обращен мускульным валиком к паре мезентериев предыдущего цикла (Рис. 27). Однако определить закономерность в появлении пар мезентериев последнего цикла не удалось. У другого полипа в дистальной части развит неполный четвертый цикл, в некоторых экзоцелях появляются одиночные мезентерии этого цикла (Рис. 28), но в проксимальной части присутствуют только три полных цикла. Для молодых полипов *A. crassicornis* сделаны сходные наблюдения. У одной из изученных особей обнаружены три полных цикла, другая характеризуется развитием трех циклов с одной недостающей парой. Третий полип обладает двумя полными циклами и одной парой мезентериев третьего цикла.

Если полипы рода *Actinostola* обладают обычной гексамерной симметрией, нарушения которой возможны лишь в связи с неодновременным появлением мезентериев последнего цикла, то *Stomphia coccinea* характеризуется значительными отличиям от такого расположения мезентериев и развивет октомерную симметрию, или симметрию неопределенного порядка. Октомерная симметрия возникает вследствие того, что второй цикл составляют не шесть пар мезентериев, как у большинства актиний, а десять пар. Это происходит в результате того, что в четырех первичных экзоцелях формируется по две пары мезентериев второго цикла. В двух экзоцелях, прилежащих к одной из пар направляющих мезентериев, располагается только по одной паре мезентериев второго цикла, что соответствует формуле: 6 + 10 + 16 +… . У одной из изученных особей в дистальной части развиты три полных цикла и только три пары мезентериев четвертого цикла (Рис. 29). В проксимальной части тела четвертый цикл полный, но в некоторых экзоцелях располагаются только одиночные мезентерии, кроме того, начинает формироваться пятый цикл, также представленный парными либо одиночными мезентериями (Рис. 30).

Нескольких других полипов этого вида наблюдалась симметрия неопределенного порядка. У этих экземпляров второй цикл составляют одиннадцать пар мезентериев: в пяти первичных экзоцелях развиваются по две пары мезентериев второго цикла, а в одном — одна пара: 6 + 11 + 17 + … . В дистальной части одного из полипов также присутствовали три полных цикла и только семь пар четвертого цикла. В проксимальной части не доставало одной пары четвертого цикла, при этом также были развиты как одиночные, так и парные мезентерии, кроме того появилось несколько пар пятого цикла.

Остальные особи этого вида отличались развитием двенадцати пар мезентериев второго цикла, то есть у них присутствовало по две пары мезентериев второго цикла в каждом первичном экзоцеле: 6 + 12 + 18 + … . У одной особи в дистальной части был развит неполный третий цикл, и начинал формироваться четвертый (Рис. 31). Другой экземпляр характеризуется тремя полными циклами и неполным четвертым циклом, который также представлен одиночными и парными мезентериями в дистальной части (Рис. 32). В проксимальной части четвертый цикл полный, но также составлен одиночными и парными мезентериями, появляется также пятый цикл (Рис. 33).

Итак, изучение нашего материала подтверждает, что у большинства актиний симметрия тела формируется на основе исходного гексамерного плана. Ее нарушения связаны, главным образом, с неодновременным появлением пар мезентериев последнего цикла у представителей обоих семейств (Actiniidae и Actinostolidae). Однако неравное развитие мезентериев одной пары последних циклов у полипов семейства Actinostolidae приводят к тому, что цикл составляют как одиночные, так и парные мезентерии, что способствует еще большим отклонениям от правильной симметрии.

Декамерная симметрия характерна для некоторых видов Actiniidae, и ее нарушения также связаны с неодновременным появлением пар мезентериев последнего цикла.

Октомерная симметрия встречается у представителей семейства Actinostolidae. И здесь ее незначительные нарушения связаны с неодновременным появлением парных либо одиночных мезентериев последних циклов. Более яркие отклонения определяются варьирующим числом пар мезентериев, составляющих второй цикл, в случаях, когда вместо 10 пар, появляются 11 или 12.

Лишь немногие особи показывают сильные отклонения симметрии тела от состояния, описанного для представителей обоих семейств.

**Обсуждение**

На основании изучения экземпляров систематической коллекции ЗИН РАН и литературных данных мы описываем разнообразие форм симметрии тела полипов отряда Actiniaria. Разные формы симметрии наблюдаются не только у представителей разных родов актиний, но также у близких видов одного рода, более того у особей одного вида.

Как было подробно описано выше, в разделе посвященном анатомии кораллового полипа, в ходе онтогенеза особь претерпевает последовательное преобразование симметрии тела от билатеральной — личиночной симметрии, свойственной, строго говоря, всем билатеральным животным (Малахов, 2004, 2015), к радиальной гексамерной симметрии в целом харакатерной для Hexacorallia. Но у представителей отряда Actiniaria гексамерная симметрия нередко претерпевает вторичные изменения, которые заключаются в ее переходе в дека- или октомерную.

Представитель семейства Actiniidae *Urticinopsis antarctica* характеризуется в целом гексамерным расположением мезентериев. При формировании поздних циклов мезентериев (пятого – седьмого) молодые мезентерии могут развиваться неодновременно, нарушая правильность гексамерной симметрии, что отмечено и для других видов (см. den Hartog, 1987; Dunn, 1983). Кроме того они часто не образуют единой мезентериальной пластинки, проходящей вдоль всей стенки тела. Мезентерии некоторых молодых пар могут прерываться в средней части колюмна, и быть развитыми только в дистальной и проксимальной частях тела, или, наоборот, быть сформированными только в средней его части. Особенно хорошо такие вариации прослеживались на крупных экземплярах, у которого мезентерии последних циклов могли прерываться даже в нескольких местах на протяжении всей стенки тела.

Изучение особей *U. crassicornis* показало, что эти актинии характеризуются декамерной симметрией, то есть у них наблюдается переход от одного порядка симметрии (гексамерного) к другому (декамерному). Процесс формирования декамерной симметрии ранее был показан на примере *Urticina asiatica* (Гребельный, 1982). У *U. crassicornis*, так же, как у гексамерных полипов *Urticinopsis antarctica*, несинхронное появление мезентериальных пар последнего цикла приводит к нарушению правильности симметрии. То, что общее число мезентериев не всегда остается строго кратной десяти, наблюдал ещё МакМёррич (McMurrich, 1901). У изученных им полипов он обнаружил 81, 91 и 105 пары (тогда как в четырех циклах мезентериев у правильной декамерной особи должно быть 80 пар). Для первых трех циклов характерна формула: 10 + 10 + 20, но последующие пары закладываются несинхронно. У экземпляра, имеющего 81 пару мезентериев, первые три цикла развиты без нарушений, а в четвертом цикле наблюдается нехватка двух пар вблизи направляющих на одной стороне, зато имеется еще три рано развившиеся пары пятого цикла (10 + 10 + 20 +(40-2) +3). У другой, изученной МакМёрричем актинии, имеется 91 пара мезентериев. Четыре первых цикла развиты правильно (10 + 10 + 20 + 40); но позже, в пятом цикле, появляются всего 11 пар мезентериев (т.е. пятый цикл остается незаконченным). Наконец, последний экземпляр (105 пары мезентериев) также имеет четыре правильных цикла мезентериев, но только 20 пар пятого цикла и 6 пар шестого цикла, то есть закладываются мезентерии следующего цикла при неполном предыдущим.

Кроме того, нами было обнаружено, что среди экземпляров *U. crassicornis* встречаются и гексамерные особи, с такими же отклонениями симметрии при развитии последнего цикла. Однако другие исследователи (Sanamyan, Sanamyan, 2006) указывают на то, что эти актинии только декамерные или иногда встречаются особи с 11-, 12-, 13-, 14-мерной симметрией (см. выше).

У *Isosicyonis alba* (Studer, 1879) декамерную симметрию также отметил Карлгрен (Carlgren, 1927). Однако в более поздних описаниях (Fautin, 1984; Rodriguez, 2008) авторы приписывают этому виду гексамерное расположение мезентериев в пяти циклах. Более того, и Карлгрен, и Родригез указывают на наличие только одного сифоноглифа, в то время как Фотин констатирует наличие двух.

Полипы семейства Actinostolidae характеризуются гексамерной и октомерной симметрией. Кроме того, их мезентерии развиваются по правилу Актиностолы – с неравными по размеру мезентериями одной пары (см. выше).

*Stomphia coccinea* отличается октомерной симметрией, которая также нарушается в результате неодновременного появления мезентериальных пар или одиночных мезентериев последнего цикла. Также часто наблюдается образование следующего цикла мезентериев при не полном предыдущем цикле. Кроме правильных октомерных особей, мезентерии которых расположены соответствуя формуле : 6 + 10 + 16 + …, нами также были обнаружены варианты: 6 + 12 + 18 + …, что также было отмечено Карлгреном (Carlgren, 1921) для крупного экземпляра, формирующего неполных семь циклов мезентериев. Близкий вид *Stomphia didemon* также характеризуется сходным расположением мезентериев: 6 + 10 или 12 + 16 + 32 + 32 (Siebert, 1973). Также мы наблюдали экземпляр с расположением мезентериев: 6 + 11 + 17 +… .

*Actinostola callosa* и *A. crassicornis* обладают гексамерной симметрией. Обнаружение молодых полипов в гастральной полости *A. callosa* дало возможность проследить формирование мезентериев на более ранних стадиях. Нами было отмечено, что мезентерии третьего (последнего) цикла, возникают неодновременно, так же, как и у взрослых. Для молоди *A. spetsbergensis* также характерно отсутствие синхронной закладки мезентериальных пар (см. рис. Riemann-Zürneck, 1976). Кроме того, их закладка не отличается какими-либо закономерностями. Мезентерии молодых полипов *Epiactis prolifera* также характеризуются чаще несинхронным появлением пар мезентериев, чем одновременной закладкой в каждом цикле (Uchida, 1934). Однако для актиний *Anthopleura aureoradiata* (Stuckey, 1909) и *Bunodactis mortenseni* (Carlgren, 1924) было показано, что мезентерии четвертого (последнего) цикла, прилежащие к парам второго, развиваются раньше тех, что прилежат к мезентериям первого цикла (Carlgren, 1924). Другой последовательностью закладки мезентериев второго и третьего цикла отличается склерактиния *Siderastrea radians* Pallas, 1766. Дюрден отмечал, что пары мезентериев второго цикла появляются по очереди с дорсальной к вентральной стороне с обеих сторон глотки. Пары мезентериев третьего цикла закладываться в таком же направлении, но сначала возникают с дорсальной стороны от каждой пары мезентериев второго цикла, и только после появления этих шести пар в такой же последовательности, но с вентральной стороны от пар второго цикла возникают следующие шесть пар (Duerden, 1904).

В результате полученных данных, видно, что в онтогенезе актиний симметрия тела изменяется несколько раз. На первом этапе развития личинки – она билатерально-симметричная за счет формирования восьми билатеральных пар мезентериев; мускульные валики четырех латеральных мезентериев обращены к одной из направляющих пар (Стадия эдвардсии). На следующей стадии (Стадия халькампулы) полип становится радиально-симметричным, при этом наличие двух сифоноглифов и прирастающих к ним пар направляющих мезентериев придает телу животного признаки бирадиальной симметрии. Такое преобразование симметрии связано с тем, что около каждого из четырех латеральных мезентериев возникает еще по одному мезентерию, который составит ему пару. Далее в шести первичных экзоцелях начинают закладываться парами метамезентерии по формуле: 6 + 6 + 12 + 24 +…, при их синхронном развитии гексамерная симметрия сохраняется у взрослых полипов, но как это было показано на молоди и прослежено на разных видах актиний, так происходит довольно редко. Синхронная закладка мезентериальных пар всех циклов была обнаружена только у *Hormathia digitata* (Müller, 1776) (Гребельный, 1982).

Как было сказано ранее, в первый цикл могут встраиваться несколоко пар метамезентериев (обычно четыре пары). В результате гексамерная симметрия особи преобразуется в декамерную. В случае увеличения числа пар второго цикла до десяти (вместо 6) гексамерная симметрия переходит в правильную октомерную симметрию.

Иногда наблюдаются более сильные отклонения от гексамерной симметрии у отдельных особей, которые несомненно принадлежат к гексамерным или октомерным видам, но показывающих необычное, уродливое строение. Такие изменения симметрии не имеют таксономического значения. Они происходят вследствие увеличения числа метамезентериев, составляющих один цикл, или при формировании разного числа мезентериальных пар по сторонам от плоскости глотки, или отсутствии направляющих пар. Одной из причин таких отклонений служит бесполое размножение путем продольного деления.

У всех представителей класса Anthozoa отмечены признаки билатеральной симметрии. Радиальная симметрия возникла как приспособление к сидячему образу жизни. Представители Hexacorallia обычно рассматриваются как животные, характеризующиеся смешанной симметрией, включающей признаки билатеральной, двулучевой и шестилучевой симметрие (Carlgren, 1914, 1921; Гребельный, 1982; Малахов, 2015). Изучение анатомии и развития не подтверждает объединения этих организмов в однородную группу, характеризующуюся гексамерной симметрией, что видно уже из работ ранних авторов (см. Bourne, 1902, Duerden, 1902, и др.). Показано, что главным механизмом преобразования особенностей симметрии служит способ увеличения мезентериев и их закладка истинными или билатеральными парами (Duerden, 1902; Гребельный, 1982).

Полипы отряда Ceriantharia сохраняют строгую билатеральную симметрию на протяжении всей жизни, как на личиночной стадии (восемь протомезентериев), так и во взрослом состоянии за счет наличия уплощенной глотки, одного сифоноглифа, расположенного на условно дорсальной стороне тела, одной зоны роста, лежащей на вентральной стороне, где мезентерии закладываются билатеральными парами (Duerden, 1902; Гребельный, 1982; Малахов, 2016).

Полипы отряда Zoanthacea также характеризуются билатеральной симметрией, однако ее формирование определяется в отличие от Ceriantharia наличием двух меристематических зон на вентральной стороне тела (рядом с сифоноглифом), где мезентерии закладываются парами (Duerden, 1902; Гребельный, 1982; Малахов, 2016).

Antipatatharia — билатерально-симметричные животные, они обладают шестью первичными мезентериями. Вторичные мезентерии могут отсутствовать или возникать также только билатеральными парами в числе четырех или шести (Гребельный, 1982; Wagner et al., 2012).

Представители отряда Scleractinia сходны с актиниями: изначально они билатерально-симметричные, затем, после формирования шести первичных мезентериев, становятся радиальными — гексамерными (Гребельный, 1982).

Подробно рассмотренные нами актинии (отряд Actiniaria), как было показано выше, характеризуются большим разнообразием форм симметрии внутри таксона. Личинки всех принадлежащих к отряду групп имеют билатеральное строение. Только полипы подотряда Protantheae и инфраотряда Athenaria (отряда Nynantheae) сохраняют ясно выраженную двустороннюю симметрию во взрослом состоянии. Взрослые особи актиний подотряда Thenaria (отряда Nynantheae) — в основном, гексамерные животные, однако в некоторых семействах у них наблюдается вторичный переход к окто- или декамерной симметрии.

Полипы подотряда Endocoelantheae отличаются от всех остальных актиний тем, что у них после закладки шести пар первичных мезентериев все метамезентерии возникают в четырех латеральных эндоцелях. Вместе с уплощенной глоткой и наличием одного или двух сифоноглифов они сочетают бирадиальную и билатеральную симметрию тела.

Таким образом, актинии исходно – билатеральные животные, при дальнейшем развитии одни из них сохраняют билатеральную симметрии в течение всей жизни, другие становятся гексамерными, но нередко наблюдается вторичный переход к окто- или декамерной симметрии на базе гексамерного плана строения.

**Выводы**

1. В симметрии тела взрослого полипа сочетаются признаки как билатеральной, так и радиальной симметрии, поскольку в онтогенезе полип проходит два резко различных этапа формирования признаков симметрии.
2. Изначально на стадии эдвардсии у личинок формируется билатеральная симметрия. Затем примитивные, либо вторично упрощенные формы актиний, сохраняют небольшое число щупалец и мезентериев, поэтому в их теле превалируют признаки личиночной билатеральной симметрии.
3. Второй этап развития признаков симметрии, в ходе которого происходит закладка многочисленных циклов щупалец и мезентериев, приводит к преобладанию у большинства крупных актиний радиальной симметрии.
4. Преобладающая в теле актиний гексамерная симметрия у представителей некоторых семейств может вторично преобразовываться в окто- или декамерную.

**Благодарности**

Автор выражает глубокую признательность научному руководителю А. И. Грановичу и куратору С. Д. Гребельному за помощь в освоении методов камерального исследования, в написании работы и за полезные рекомендации при работе с литературой. Особую благодарность автор выражает Э. Н. Егоровой (ЗИН РАН) и Е. Л. Мархасёвой (ЗИН РАН) за поддержку, советы и помощь в работе с текстом.

**Список литературы**

1. Беклемишев В.Н., 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. наука. 492 с.
2. Беклемишев В.Н., 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Наука. Т. 1. Проморфология. 432 с. Т. 2. Органология. 446 с.
3. Гребельный С. Д. 1982. Симметрия актиний и ее значение для классификации Anthozoa. В кн.: Биология коралловых рифов. Сообщества приавстралийских вод. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 101 – 123.
4. Догель В. А. Учебник зоологии беспозвоночных. – Л.: Биомедгиз, 1934. – 528 с.
5. Догель, В. А. 1981. Зоология беспозвоночных: Учебник для ун-тов/Под ред. Проф. Полянского Ю. И. – 7-е изд., перераб. и доп. – М.: Высш. школа, 606 с., ил.
6. Малахов, В. В. 2004. Новые взгляды на происхождение билатерально-симметричных животных. Биология моря, том 30, №5, 335 – 246.
7. Малахов В. В. Симметрия и щупальцевый аппарат книдарий. Биология моря. Т. 42, № 4. 249–259.
8. Санамян Н. П. 2011. Фауна морских анемон (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia: Actiniaria, Corallimorpharia, Zoantharia, Endocoelantharia) Прикамчатских вод. Петропавловск-Камчатский.
9. Санамян Н. П., Санамян К. Э. 2008. Мелководные актинии (Cnidaria: Actiniaria) юго-восточного побережья Камчатки. Зоология беспозвоночных, 5 (2): 155 – 172.
10. Accordi, B. 1975. Contributions to the history of Geological sciences. Paolo Boccone (1633 – 1704) – A practically unknown excellent geo-paleontologist of the 17th century. Geol. Rom., 14. 353 – 359, 3 fig., Roma.
11. Audiuin., Milne-Edwards, H. 1828. Resume des recherches sur les animaux sans vertebres, faites aux iles Chansay. Ann. des. Sc. nat. 15. p. 5 – 19.
12. Berntson, E. A., S. C. France, and L. S. Mullineaux. 1999. Phylogenetic relationships within the Class Anthozoa (Phylum Cnidaria) based on nuclear 18S rDNA sequences. Molecular Phylogenetics and Evolution 13: 417-433.
13. Berking S. 2007. Generation of bilateral symmetry in Anthozoa: A model. Journal of Theoretical Biology, 246, 477–490.
14. Blainville, H. M. D. de. 1830. Zoophytes, im Diction. des Sciences Natur. T. 60.
15. Bourne G.C. 1900. The Anthozoa. Ch. VI. The Porifera and Coelenterata. Part II. In: A Treatise on Zoology. (ed.) Lankester E. R. London. P. 1 – 84.
16. Bourne G. C. 1903. The Anthozoa. In: A treatise on zoology. Lankester E. R. (ed.). Vol. II. 1 – 84.
17. Cappola, V. A. and D. G. Fautin. 2001. All three species of Ptychodactiaria belong to order Actiniaria (Cnidaria: Anthozoa). Journal of the Marine Biological Association in press.
18. Carlgren, O. 1893. Studien über nordische Actinien. I. K. Svenska Vet. Akad. Handl. Bd. 25. No. 10. 148 p.
19. Carlgren, O. 1903 – 1908. Anthozoa. Zweiter Band. 2. Abteilung. Coelenterata (Hohltiere). Bronn, Klassen und Ordnungen des Tier-Reichs, wissenschaftlich dargestellt in Wort und Bild. Leipzig.
20. Carlgren, O. 1914. On the genus *Porponia* and related Genera. Scottish Nat. Antarctic Exped. Trans. R. Soc. Edinburg 50 P. 1 Nr 4.
21. Carlgren O. 1921. Actiniaria. I. Danish Ingolf-Exp. Copenhagen, 5 (9).
22. Carlgren O. 1924 XXI. – Actiniaria from New Zealand and its Subantarctic Islands. Papers from Dr. Th. Mortensen’s Pacific Expedition 1914 – 1916. Videnskabelige Meddelelser fra Dansk naturhistorisk Forening i København. Bind 77. Udgivne af Selskabets Bestyrelse. P 179 – 261.
23. Carlgren O. 1927. Actiniaria and Zoantharia. In: Further Zoological Results of the Swedish Antarctic Expedition 1901 – 1903. Vol. II, No. 3
24. Carlgren O. 1938. South African Actiniaria and Zoantharial. Kungl. Svenska Vetenskapsakakademiens Handlingar. Tredje Serien. Band 17. No. 3. P.70 – 71.
25. Carlgren, O. 1944. Das System und die Entwicklungslinien der Anthozoen zugleich einige Bemerkungen über Pax’ Bearbeitung dieser Tiergruppe in der “Tierwelt der Nord- und Ostsee”. K. Fysiograf. Sallsk. i Lund Forh. 14 Nr 4, Lund.
26. Carlgren O. 1949. A survey of the Ptychodactiaria, Corallimorpharia and Actiniaria. K. svenska. Vetenskokad. Handl. 4 (1) 1: 1-121.
27. Daly M. 2003. The anatomy, terminology, and homology of acrorhagi and pseudoacrorhagi in sea anemones. Zool. Verh. Leiden 345, 31.x.2003: 89-101.
28. Daly M., Rack F., Zook R. 2013. *Edwardsiella andrillae*, a New Species of Sea Anemone from Antarctic Ice. PLoS ONE 8(12): e83476. doi: 10.1371/journal.pone.0083476
29. Dana J. D. 1846. Zoophytes of the U. S. Exploring Expedition of 1838 - 1842.
30. Duerden J.E. 1899. The Edwardsia-stage of the actinian Lebrunia and the formation of the gastro-coelomic cavity. J. Linn. Soc. London. Vol.27. P.269-316.
31. Duerden J.E. 1902. Report on the actinians of Porto Rico. Bull. U.S. Fish Commission. Vol. 20. P.321-374.
32. Duerden, J. E. 1904. Recent results on the morphology and development of coral polyps. Smithsonian Miscellaneous Collections.
33. Dunn, D. F. 1983. Some Antarctic and Sub-Antarctic Sea Anemones (Coelenterata: Ptychodactiaria and Actiniaria). American Geophysical Union. Paper 1 in Biology of the Antarctic Seas XIV Antarctic Research Series Vol. 39.
34. Ehrenberg, C. G. 1834. Die Corallenthiere des rothen Meeres physiologish untersucht und systematisch verzeichnet. Berlin.
35. England K.W. 1987. Certain Actiniaria (Cnidaria, Anthozoa) from the Red Sea and tropical Indo-Pacific Ocean. Bull. Br. Mus. nat. Hist. (Zool.). Vol. 53. No. 4. P.205 – 292.
36. Fautin, D.G. 1984. More Antarctic and Subantarctic sea anemones (Coelenterata: Corallimorpharia and Actiniaria). Antarctic Research Series, 41, 1–42.
37. Fautin D. G., Mariscal R. N. 1991. Cnidaria: Anthozoa. Chapter 6. In: Harrison F. W. (ed.). Microscopic anatomy of invertebrates. Vol. 2. New York. 436 стр.
38. Gray, J. E. 1840. Synopsis of the Brit. Mus. P. 71
39. Haacke, W. 1879a. Zur Blastologie der Korallen. Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 13.
40. Haacke, W. 1879b. Uber das System und den Stammbaum der Korallenklasse. Zool. Anzeiger. Bd. 2.
41. Haeckel, E. 1866. Allgemeine Entwicklungsgeschichte der Organismen. Berlin.
42. Haeckel, E. 1896. Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere. Berlin, E. Reimer.
43. Haddon A.C. 1889. V. – A Revision of the British Actiniae. Part I. The Scientific Transactions of the Royal Dublin Society. Vol. IV, P. II. P 346 – 354.
44. Hartog, J. C, den. 1980. Caribbean shallow water Corallimorpharia.— Zool. Verhand., Leiden 176: 1-83, fig. 1-20, pl. 1-14, tab. 1-8.
45. Hartog, J. C, den. 1987. A redescription of the sea anemone *Bunodosoma biscayensis* (Fischer, 1874) (Actiniaria, Actiniidae). Zool. Med. Leiden, 61 (36): 533 – 559.
46. Hertwig, O., Hertwig, R. 1879. Die Actinien. Studien zur Blättertheorie. Jena, H.1, VIII + 224 S.
47. Manuel, R. L. 1988. British Anthozoa (Coelenterata: Octocorallia & Hexacorallia). Keys and notes for the identification of the species. Synopsis of the British Fauna (New Series) Ed. D. M. Kermack and R. S. K. Barnes, No. 18 (Revised)
48. McConnell, A. 2004. L.F. Marsigli (1658-1730): Early Contributions to Marine Science and Hydrography. Vol. 5 No. 2 (New series), 6 – 15.
49. McMurrich, J. P. 1891. Contributions on the Morphology of the Actinozoa. II. On the development of the Hexactiniae. Journ. Of Morph. IV.
50. McMurrich, J. P. 1893. Report on the Actiniae collected by the United States Fish Commission Steamer “Albatross” during the winter of 1887 – 1888. Proceedings National Museum, Vol. XVI – No. 930.
51. McMurrich J.P. 1901. Report on the Hexactiniae of the Columbia University expedition to Puget sound during the summer of 1896. Annals of the New York Academy of Sciences. Vol. XIV, No. 1. P. 1 – 52.
52. Milne-Edwards, H. 1835. Recherches anatomiques, physiologiques et zoologiques sur les Polypes. Ann. Sc. Nat. (2). 4. p. 321 – 343.
53. Milne-Edwards, H. 1837. Classification naturelle des Polypes. L’Institut. No. 212. p. 178 – 179.
54. Milne-Edwards, H., and Haime, J. 1857. Histoire naturelle des Coralliaires ou polypes proprement dits. Paris.
55. Panikkar N.K. 1937a. A study of the Actinian *Phytocoetes gangeticus* Annandale, with an account of the Post-Larval development and the occurrence of Neoteny in the Anemone. Zoologische Jahrbücher. Band 62. Verlag von Gustav Fisher-Jena. P. 395 – 422.
56. Pannikar, N. K. 1937b. The morphology and systematic relationships of a new Boloceroidarian from brackish-water near Madras, together with an account of its asexual reproduction. Proceeding of the Indian Academy of Sciences, Vol. V, No. 2.
57. Pax F. 1914. Die Actinien.
58. Riemann-Zürneck, K. 1976. A new type of larval development in the actiniaria: giant larvae. Morphological and ecological aspects of larval development in *Actinostola spetsbergensis*. In: Mackie G. O. (Ed.) Coelenterate Ecology and Behavior. Plenum Press, New York, p. 355–364.
59. Rodriguez, E., López-González, P. J. 2008. The gastropod-symbiotic sea anemone genus *Isosicyonis* Carlgren, 1927 (Actiniaria: Actiniidae): a new species from the Weddell Sea (Antarctica) that clarifies the taxonomic position of the genus. Barcelona (Spain). Scientia Marina 72(1), 73-86.
60. Sanamyan, N. P., Sanamyan, K. E. 2006. The genera *Urticina* and *Cribrinopsis* (Anthozoa: Actiniaria) from the north-western Pacific. Journal of Natural History, 40(7–8): 359–393.
61. Sanamyan, N., Sanamyan, K. 2012. *Edwardsia sojabio* sp. n. (Cnidaria: Anthozoa: Actiniaria: Edwardsiidae), a new abyssal sea anemone from the Sea of Japan. Deep-Sea Res. II (2012), http://dx.doi.org/10.1016/j.dsr2.2012.08.013.
62. Sanamyan, N. P., Sanamyan, K. E., Schories, D. 2015. Shallow water Actiniaria and Corallimorpharia (Cnidaria: Anthozoa) from King George Island, Antarctica. Invert. Zool. Vol.12. No.1. P.1–51.
63. Sebens K. P. 1998. Note to recipients of NOAA Technical Report NMFS 141, "Manne Flora and Fauna of the Eastern United States. Anthozoa: Actiniaria, Corallimorpharia, Ceriantharia, and Zoanthidea. Seattle, Washington: U.S. Department of Commerce.
64. Siebert, A. E. 1973. A Description of the Sea Anemone *Stomphia didemon* sp. nov. and Its Development. Pacific Science, Vol. 27, No.4, p. 363-376.
65. Stephenson T. A. 1928. The British Sea Anemones. Vol. 1. London: The Ray Society. 148 pp. +14 tables.
66. Stephenson T. A. 1935. The British Sea Anemones. Vol. 2. London: The Ray Society. 426 p. +33 tables
67. Tsutsui, K., Hatada, Y., Tsuruwaka, Y. 2014. A new species of sea anemone (Anthozoa: Actiniaria) from the Sea of Japan: *Cribrinopsis japonica* sp. nov. Plankton Benthos Res 9(4): 197–202.
68. Vader W., Lönning S. 1975. Тhe ultrastructure of the mesenterial filaments of the sea anemone, Bolocera tuediae , Sarsia, 58:1, 79-88.
69. Van-Praёt M. 1985. Nutrition of sea anemones. Adv. Mar. Biol. 22: 65 – 99.
70. Venn A.A., Loram J.E., Douglas A.E. 2007. Photosynthetic symbioses in animals. Journal of Experimental Botany.
71. Wagner, D., Luck, D. G., Toonen, R. J. 2012. The Biology and Ecology of Black Corals (Cnidaria: Anthozoa: Hexacorallia: Antipatharia). Advances in Marine Biology, Vol. 63
72. Uchida T. 1934. A brood-caring actinian subject to a wide range of colour variation. The Journal of the Faculty of Science, Hokkaido Imperial University, Series VI. Zoology, Vol. III, No. 1. Sapporo, Japan. P. 17 – 33.
1. В русском языке название «актинии», происходящее от названия одного из родов этой группы животных *Actinia* (Linnaeus, 1758), сохраняется в литературе до настоящего времени за представителями двух отрядов бесскелетных коралловых полипов Actiniaria и Corallimorpharia. Ранее к актиниям относили еще более широкий круг форм, никогда не обладавших известковым скелетом или вторично лишившихся его. [↑](#footnote-ref-1)
2. Не путать с утвердившимися в русской учебной литературе (Догель, 1934, 1947, 1981и др. издания) названиями отрядов. [↑](#footnote-ref-2)