

**Находка глубоководной донной сифонофоры
(Siphonophorae: Physonectae: Rhodaliidae)
в районе подводного вулкана Пийпа
(северо-западная часть Тихого океана)**

К.Э. Санамян¹, Н.П. Санамян¹, С.В. Галкин², В.В. Ивин^{3,4}

¹ Камчатский филиал Тихоокеанского института географии ДВО РАН, ул. Партизанская, 6, Петропавловск-Камчатский 683000, Россия. E-mail: actiniaria@sanamyan.com.

² Институт океанологии им. П.П. Шириова РАН, Нахимовский пр., 36, Москва 117997 Россия. E-mail: galkin@ocean.ru

³ Национальный научный центр морской биологии им. А.В. Жирмунского ДВО РАН, ул. Пальчевского, 17, Владивосток 690041, Россия. E-mail: victor.ivin@mail.ru

⁴ Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства им. Л.С. Берга, наб. Макарова 26, Санкт-Петербург 199004, Россия.

РЕЗЮМЕ: В ходе погружений телеуправляемого подводного аппарата «Comanche 18» в районе подводного вулкана Пийпа, расположенного к северу от Командорских островов в Северо-Западной Пацифике, на глубинах 1711–1914 м обнаружено несколько экземпляров донных сифонофор семейства Rhodaliidae. Они не были собраны, однако были достаточно детально сняты на видео, имеются также прижизненные подводные фотографии. В отличие от всех других известных сифонофор, представители этого семейства ведут донный образ жизни. Все представители Rhodaliidae, за двумя исключениями, крайне плохо изучены и известны по единичным экземплярам, в некоторых случаях собранным более 100 лет назад. В северо-западной части Тихого океана на глубинах свыше 1000 м родалииды до настоящего времени не были известны. В статье дана краткая история изучения родалиид, описание морфологии найденных экземпляров по фото и видео материалам, а также краткий обзор известных к настоящему времени видов семейства. Показано, что родовое название *Tridensa* Hissmann, 2005 не является пригодным и не может быть использовано.

Как цитировать эту статью: Sanamyan K.E., Sanamyan N.P., Galkin S.V., Ivin V.V. 2018. A record of deep-water benthic siphonophore (Siphonophorae: Physonectae: Rhodaliidae) in vicinity of submarine Piyp Volcano (North-Western Pacific) // Invert.Zool. Vol.15. No.4. P.323–332. doi: 10.15298/invertzool.15.4.01

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Rhodaliidae, Донные сифонофоры, подводный вулкан Пийпа, *Tridensa*.

**A record of deep-water benthic siphonophore
(Siphonophorae: Physonectae: Rhodaliidae) in vicinity
of submarine Piyp Volcano (North-Western Pacific)**

K.E. Sanamyan¹, N.P. Sanamyan¹, S.V. Galkin², V.V. Ivin^{3,4}

¹ Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute, Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Partizanskaya 6, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia. E-mail: actiniaria@sanamyan.com

² P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Nakhimovsky Prosp. 36, Moscow, 117997 Russia. E-mail: galkin@ocean.ru

³ National Scientific Center of Marine Biology, Far-Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Palchevskogo 17, Vladivostok, 690041 Russia. E-mail: victor.ivin@mail.ru

⁴ L.S. Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries, Naberezhnaya Makarova 26, St. Petersburg, 199004, Russia.

ABSTRACT: Several specimens of benthic siphonophorae of the family Rhodaliidae were recorded during dives of the ROV “Comanche 18” at depths of 1711–1914 m in vicinity of submarine Piyp Volcano located north off Commander Islands in NW Pacific. The specimens were not collected, but recorded in details on video files and photographic images underwater in their natural habitat. Unlike other siphonophores the members of the family Rhodaliidae are benthic. Almost all species of this family are poorly known, and most are known from very few specimens, some of which were collected more than 100 years ago and newer recorded again. Till now rhodaliids were not known from NW Pacific at depths greater than 1000 m. In the present paper we describe a brief history of the family, the morphology of the recorded here specimens basing on photo and video data, and provide a list of all described species of the family with short comments on each. It is shown that the generic name *Tridensa* Hissmann, 2005 is not available and cannot be used.

How to cite this article: Sanamyan K.E., Sanamyan N.P., Galkin S.V., Ivin V.V. 2018. A record of deep-water benthic siphonophore (Siphonophorae: Physonectae: Rhodaliidae) in vicinity of submarine Piyp Volcano (North-Western Pacific) // Invert.Zool. Vol.15. No.4. P.323–332. doi: 10.15298/invertzool.15.4.01

KEY WORDS: Rhodaliidae, Benthic siphonophorae, Piyp Volcano, *Tridensa*.

Введение (история открытия и изучения донных сифонофор)

Rhodaliidae — небольшое семейство сифонофор, ведущих донный образ жизни. В настоящее время семейство включает 15 видов, считающихся валидными. Большинство этих видов, за двумя исключениями (*Rhodalia miranda* Naesckel, 1888 из Юго-Западной Атлантики и *Dromalia alexandri* Bigelow, 1911 из Восточной Пацифики), известны по немногим экземплярам, которые, к тому же, в некоторых случаях не сохранились в современных коллекциях или представлены сильно поврежденными образцами, т.к. получить целый экземпляр традиционными орудиями лова (тралы) совершенно невозможно: при сборе сифонофоры очень легко теряют кормидии, нектофоры и другие части колонии.

История открытия и изучения этой группы животных подробно описана в монографии Пага (Pugh, 1983). Впервые представители семейства были собраны экспедицией «Челленджера» в 1874 г., однако первое описание представителя группы было сделано

Февкесом в 1886 г. по материалу, добытому в 1883 г. американским судном «Альбатрос» (Fewkes, 1886). Материал, собранный на «Челленджере», был опубликован Геккелем два года спустя, в 1888 г. (Naesckel, 1888a, b). Геккель назвал открытие этой группы сифонофор одним из самых замечательных открытий экспедицией «Челленджера», что вызвало неудовольствие Февкеса, который настаивал на своем приоритете. Эти два автора сильно критиковали друг друга в своих работах: Геккель упрекал Февкеса за неумение хорошо изучить морфологию экземпляра, а Февкес Геккеля — за домысливание и публикацию идеализированных рисунков, не соответствующих действительности (Pugh, 1983). Интересно отметить, что, хотя рисунки Геккеля и правда не соответствуют действительности в деталях, и в большей своей части представляют собой реконструкции того, как по мнению Геккеля должны были выглядеть эти существа в природе, именно на них было основано сложившееся в научном сообществе представление о внешнем виде родалиид. Рисунки Геккеля помещали в свои статьи в качестве красивой иллюстра-

ции и современные авторы (Pugh, 1983; Riemann-Zürneck, 1991). Еще один интересный факт, на который обратил внимание Паг: к моменту написания его монографии (Pugh, 1983) родалииды были известны в литературе, за одним исключением, только по экземплярам, собранным старыми экспедициями до 1908 г. Pugh (1983) объясняет это пониженным интересом к изучению бен-тоса, но, на наш взгляд, объяснение более простое: в старых экспедициях собирали весь материал, попавший в трал, а затем более узкая специализация биологов привела к тенденции считать подобные попавшие в донные тралы желеобразные организмы, похожие на медуз, приловом из толщи воды, который не собирали.

Ситуация резко изменилась в последнее время, с появлением обитаемых и необитаемых подводных аппаратов. Первые подводные фотографии донных сифонофор были сделаны американским аппаратом «Алвин» в районе Галапагосского рифа в 1977 г. Тогда эти животные не были собраны. Они получили известность как «морские одуванчики», и об их таксономической принадлежности ничего не было известно; высказывались даже предположения, что это новая необычная форма Protozoa (Pugh, 1983). В 1983 г. «морские одуванчики» были идентифицированы как донные сифонофоры и описаны как новый род и вид родалиид, что положило конец спорам об образе жизни этих организмов (Pugh, 1983). Прав оказался Геккель, который полагал, что они, в отличие от всех остальных сифонофор, являются донными животными. Все четыре вида родалиид, описанных позже, были собраны немецким обитаемым аппаратом JAGO (Hissmann *et al.*, 1995, Hissmann, 2005). В качестве орудия сбора использовали либо стеклянный цилиндр, закрытый сверху, которым накрывали сифонофору, дожидаясь, пока она подождет щупальца, открепится от субстрата и всплывет внутри цилиндра, либо щипцы для заварки чая, состоящие из двух раскрывающихся полусфер, прикрепленные к манипулятору аппарата. Таким образом,

из 15 известных видов, пять были описаны по материалу, собранному подводными аппаратами. Кроме недавних сборов, новые сведения о родалиидах были получены благодаря подводным фото- и видеоматериалам, сделанным в ходе погружений глубоководных аппаратов. По таким материалам редко удается точно определить видовую или родовую принадлежность донной сифонофоры, но они дают много полезной информации о строении этих животных, которых практически никогда не удастся собрать целыми, об их распространении и местах обитания.

Материал и методы

Видео- и фотосъемка донной фауны проводилась с помощью телеуправляемого необитаемого подводного аппарата (ТНПА) «Comanche 18» в ходе комплексной экспедиции национального научного центра морского биологии им. А.В. Жирмунского (ННЦМБ) ДВО РАН (75-й рейс НИС «Академик М.А. Лаврентьев») к подводному вулкану Пийпа (Берингово море, к северу от Командорских островов). Удалось снять на видео и сделать фотографии нескольких (не менее 10) экземпляров донной сифонофоры семейства Rhodaliidae. Погружения аппарата проводились во всем диапазоне глубин от вершины вулкана (350 м) до дна Командорской котловины (глубины 4278 м), однако родалииды были встречены только в узком диапазоне глубин, 1711–1914 м, на склоне массива Вулканологов (55°26.5'N, 167°15.8'E) и только в местах с преобладанием крупных камней и валунов. Видеосъемки этого вида можно найти по адресу <https://youtu.be/NbVQ1XcPzWk>

Описание

Rhodaliidae gen.sp.

Экземпляры представляют собой овальные, слегка вытянутые в вертикальном направлении (рис. 1А), или почти шарообразные (рис. 1В–Е) колонии диаметром около 6

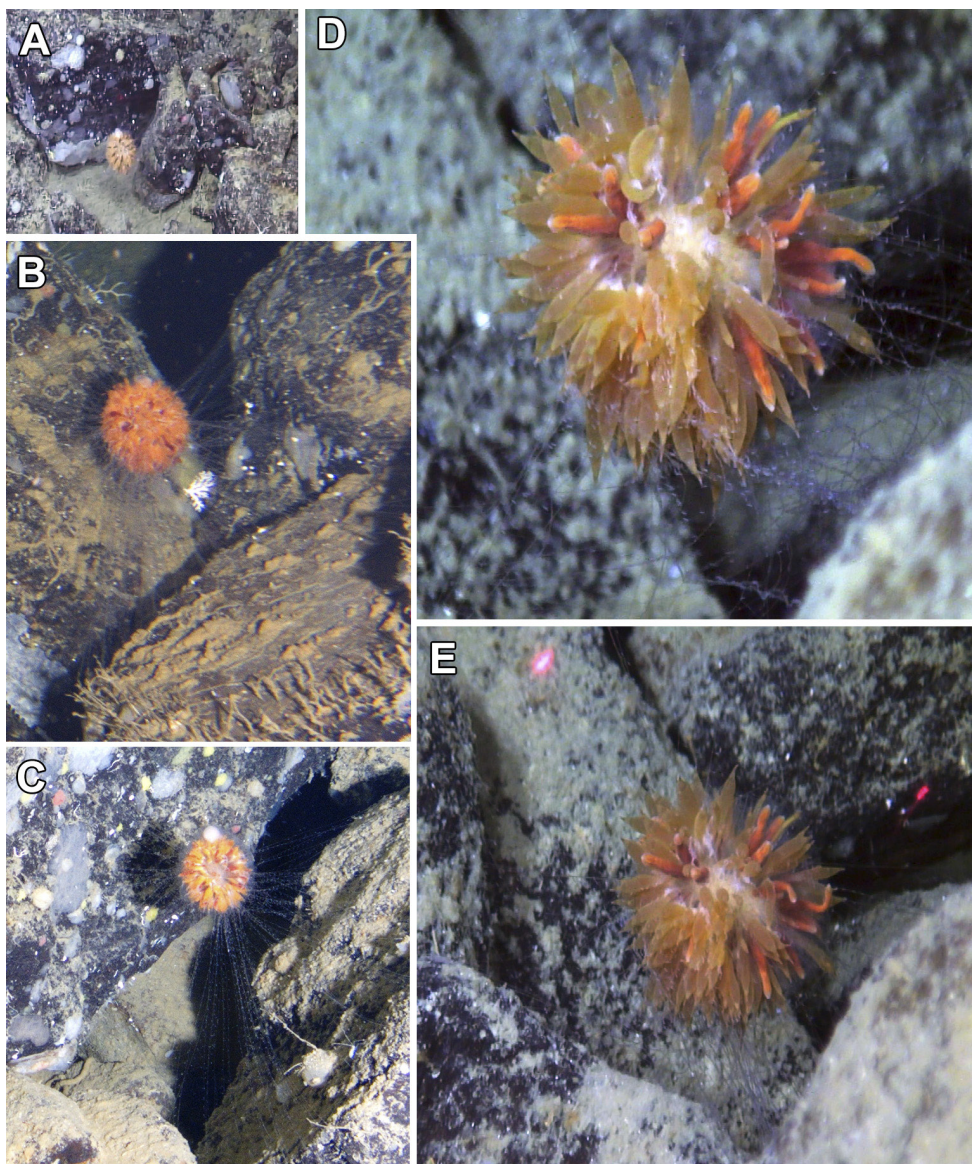


Рис. 1. А–С — три экземпляра донной сифонофоры в районе вулкана Пийпа; D и E — четвертый экземпляр, более детально, скриншоты с видео; расстояние между лучами лазера (красные точки) 10 см.

Fig. 1. A–C — three specimens of benthic siphonophore in vicinity of undersea Piyp Volcano; D and E — fourth specimen, more detailed screenshots from videofile; the distance between laser beams (red dots) is 10 cm.

см. Все они прикреплены к камням многочисленными (более 100) тонкими нитевидными щупальцами и висят на некотором расстоянии (примерно 5–15 см) от субстрата. Места прикрепления щупалец к камням

расположены не только под колонией, но и на уровне колонии и выше нее (рис. 1B, C). Большинство экземпляров располагаются между группами крупных камней. Ни на открытых пространствах, ни на вершинах

камней они не отмечены. Все щупальца несут боковые веточки, тентиллы, по всей длине. На фотографиях явно видны зооиды двух типов. Одни, очень многочисленные, более светлые, охристо-желтого цвета, вероятно являются гастрозооидами типа II (которые несут щупальца с тентиллами), их количество более или менее согласуется с числом щупалец, которыми животное прикреплено к субстрату.

Гастрозооиды типа II имеют удлиненную, почти цилиндрическую форму, несколько расширяются к дистальному концу и затем резко сужаются в тонкий кончик (рис. 1D). Похоже, что они равномерно распределены по всей колонии, за исключением самой верхней ее части. Другие зооиды, в меньшем количестве, ярко-оранжевого цвета, являются, вероятно, гастрозооидами типа I. На имеющейся видеосъемке видно, как один из гастрозооидов типа I ощупывает щупальце в поисках пойманной добычи (рис. 1E), что соответствует наблюдениям за питанием родалиид, выполненным Хиссманн (Hissmann, 2005, Fig. 1h). Соотношение количества гастрозооидов типа I и типа II может быть оценено как 1:4 или 1:5. Пневматофор на вершине колонии не всегда хорошо виден на фотографиях. В некоторых случаях он очень четкий, ясно выделяющийся в виде слегка сжатого в вертикальном направлении белого (видимо вследствие отражения света газом внутри него) образования (рис. 1C); в других же случаях почти незаметен. Пневматофор не окрашен. Нектофоры вокруг пневматофора совершенно прозрачные, небольшого размера и плохо видны. Ауорофор (газовую железу) разглядеть не удалось.

Обсуждение

Это первая глубоководная (свыше 1000 м) находка представителя семейства Rhodaliidae в Северо-Западной Пацифике. Ранее во всей северо-западной части Тихого океана родалииды были известны лишь по двум экземплярам *Steleophysema aurophora* Moser, 1924 из залива Сагами (Япония) и

одному экземпляру *Archangelopsis typica* Lens et van Riemsdijk, 1908, найденному у побережья острова Кюсю, причем глубины этих находок не превышали 500 м.

До того, как экземпляры обсуждаемого здесь вида родалиид будут собраны, точно определить их не представляется возможным, однако некоторые заключения об их систематической принадлежности можно сделать. Наиболее географически близкой к ним является находка *Steleophysema aurophora* в заливе Сагами. Однако этот вид найден на относительно небольшой глубине (450–500 м) и, судя по рисункам, сделанным сразу после поимки, пневматофор, каналы нектофоров и дистальные половины сифонов были ярко красными (Pugh, 1983), в то время как у вида с вулкана Пийпа они бесцветные. При проведении сравнения с другими видами следует учитывать тот факт, что большинство известных родалиид, в отличие от других сифонофор, не имеют широких ареалов, и, кроме того, встречаются в довольно узких диапазонах глубин.

Таким образом, из списка видов, к которым может принадлежать описанная здесь родалиида, можно сразу исключить четыре вида, встречающихся исключительно в Атлантике, а также четыре относительно мелководных вида из Красного моря, Индийского океана и Индонезии (см. список видов ниже). Из оставшихся шести видов, известных из Тихого океана, четыре являются относительно мелководными — это упомянутые выше *Steleophysema aurophora* и *Archangelopsis typica*, а также *Stephalia bathyphysa* (Haeckel, 1888) и *Dromalia alexandri* Bigelow, 1911. Первые три из них неизвестны глубже примерно 500 м, а третий — *D. alexandri* — может встречаться до 750 м, но он, судя по имеющимся фотографиям (Mapstone, Ljubenkov, 2013), не похож на наши экземпляры по цвету и внешнему виду гастрозооидов. Подводные прижизненные фотографии оставшихся двух глубоководных тихоокеанских видов — *Stephalia dilata* (Bigelow, 1911) и *Thermopalialia taraxaca* Pugh, 1983 — приведены в работе Burton и Lundsten (2008). Пер-

вый из них — *S. dilata* — отличается от описываемого здесь вида большим пневматофором, формой тела и оранжевым цветом всей колонии; второй — *T. taraxaca* — кажется более похожим, но невысокое разрешение фотографии не позволяет различить детали. Кроме того, правильность определения обоих этих видов на приведенных фотографиях вызывает сомнение, т.к. они, по видимому, не были собраны и сфотографированы далеко от типовых местонахождений. В оригинальном описании *T. taraxaca* можно найти следующие отличия от нашего вида: тентиллы отсутствуют на дистальных частях щупалец и пневматофор представлен большой структурой розово-оранжевого цвета (Pugh, 1983). Таким образом, вероятнее всего родалиида с вулкана Пийпа является новым видом, а к какому роду она может принадлежать сказать пока невозможно.

Ниже приведен краткий аннотированный список всех родов и видов семейства Rhodaliidae, в порядке дат их описания.

Angelopsis Fewkes 1886

Angelopsis globosa Fewkes, 1886 — типовой вид рода и первый представитель группы донных сифонофор, описание которого было опубликовано. Оригинальное (Fewkes, 1886) и более подробное последующее (Fewkes, 1889) описание этого вида основано на двух экземплярах плохой сохранности, которые были собраны экспедицией «Альбатрос» в 1883 г. в северо-западной части Атлантики у побережья США на глубине 2553 м. Оба описания содержат мало информации для идентификации вида, и, кроме того, отличаются в существенных деталях, в частности, по разному описано внутреннее строение тела (сорм). Pugh (1983) назвал эти описания крайне путанными и неудовлетворительными. Чтобы собрать максимум возможной информации он провел их подробный анализ, однако пришел к выводу, что до получения нового материала, находящегося в удовлетворительном состоянии не будет возможности установить систематическое положение этого вида. Тем не менее, «ради удобства» Pugh (1983) синони-

мизировал *Auralia profunda* Haeckel, 1888 — вид, описанный также по одному экземпляру, — с *Angelopsis globosa*. Оригинальное описание *Auralia profunda* состоит всего из нескольких строк и не содержит достаточной информации; Haeckel (1888b) собирался описать вид более подробно в своей будущей монографии по морфологии сифонофор, однако она не была напечатана. Считается, что типовой экземпляр вида, как и большая часть коллекции, исследованной Геккелем, не сохранился. Таким образом, к настоящему времени к *Angelopsis globosa* можно отнести всего три экземпляра, на двух из которых основано оригинальное описание, и один описан как *Auralia profunda*. Интересно отметить, что до настоящего времени других экземпляров донных сифонофор в этом районе (вся северо-западная часть Атлантики) не находили.

Angelopsis euryale Pugh, 1983 — вид описан по трем экземплярам, собранным в Восточной Атлантике, у берегов Мавритании (Африка) на глубине 3109–3089 м. Все три экземпляра были в очень плохом состоянии, с полностью оборванными нектофорами и кормидиальными элементами. Описание сохранившихся фрагментов колонии выполнено максимально подробно в надежде на то, что характерных особенностей их строения будет достаточно, для однозначной характеристики вида (Pugh, 1983). Других экземпляров, относимых к этому виду, неизвестно.

Stephalia Haeckel, 1888

Stephalia corona Haeckel, 1888 — типовой вид рода, описан по четырем экземплярам, собранным в Северо-Восточной Атлантике, между Шотландией и Фарерскими островами на глубинах в районе 1170 и 945 м. Типовой материал не сохранился, однако в последующие годы было найдено еще 13 экземпляров: один в непосредственной близости от типового местонахождения и примерно на той же глубине, шесть у побережья Северо-Западной Африки на глубинах 1500–1635 м (эти экземпляры подробно описаны в

работе Pugh, 1983) и шесть экземпляров к юго-западу от побережья Исландии на глубине 666 м (Schuchert, 2000).

Stephalia bathyphysa (Haeckel, 1888) — вид описан по двум экземплярам, собранным в Тихом океане к западу от Новой Зеландии на глубине 503 м, как *Stephonalia bathyphysa* Haeckel, 1888. В настоящее время типовой материал считается утерянным (Pugh, 1983). Подробно проанализировав оригинальное описание и представив свою интерпретацию оригинальных рисунков, Pugh (1983) решил, что несмотря на то, что для идентификации этого вида имеющейся информации недостаточно, до получения нового материала вид все же следует считать валидным, в том числе и из-за географической удаленности от находок других видов этого рода.

Stephalia dilata (Bigelow, 1911) — вид описан по одному экземпляру, собранному в районе Галапагосских островов на глубине 1158 м, как *Angelopsis dilata* Bigelow, 1911. Весь экземпляр, который изначально был в очень плохом состоянии, был израсходован на приготовление срезов, и эти срезы в настоящее время считаются утерянными (Pugh, 1983). Pugh (1983) относит к этому виду еще один экземпляр из того же района (глубина 496 м), упомянутый в работе Brooks и Conklin (1891) как *Rodalia* sp., который также сейчас считается утерянным. Кроме того, Mapstone *et al.* (2016) в сводной таблице относят к этому виду еще две находки: экземпляр из Калифорнийского залива (глубина 1349 м), упомянутый без каких-либо морфологических подробностей в работе Dunn *et al.* (2005), и экземпляр, сфотографированный в районе подводной горы Davidson у побережья Калифорнии на глубине порядка двух километров, по работе Burton и Lundsten (2008). Эти экземпляры найдены значительно севернее типового месторасположения, и во втором случае определение, по всей видимости, выполнено только по фотографии. В фотобиблиотеке NOAA (<http://www.photolib.noaa.gov/htmls/expl0890.htm>) фотография того же самого экземпляра подписана как *Dromalia alexandri*.

Rhotalia Haeckel, 1888

Rhotalia miranda Haeckel, 1888 — вид описан по четырем экземплярам из Юго-Западной Атлантики, добытым у берегов Аргентины, с глубины 1098 м. Три из этих экземпляров сохранились. В дальнейшем у атлантических берегов Южной Америки и у Фолклендских островов на глубинах 455–1070 м были найдены, в том числе и советскими экспедициями, многочисленные экземпляры, относимые к этому виду. Материал этот, включая сборы, сделанные советскими экспедициями, переописан в работе Pugh (1983). Riemann-Zürneck (1991) добавила к списку еще 30 экземпляров, собранных в ходе немецких рейсов в этом же регионе. В ее статье, однако, обсуждаются в основном общие вопросы распределения бентоса в регионе, никакие морфологические признаки собранных экземпляров не упоминаются.

Archangelopsis Lens et van Riemsdijk, 1908

Archangelopsis typica Lens et van Riemsdijk, 1908 — вид описан по трем экземплярам, собранным в Индонезии на глубинах около 100 м. Все три экземпляра были использованы для приготовления гистологических препаратов, которые в настоящее время считаются утерянными, сохранились только отдельные части экземпляров (Pugh, 1983). Еще один экземпляр, собранный в Восточно-Китайском море у побережья острова Кюсю, определен как *Archangelopsis typica* в работе Bigelow (1913). Этот экземпляр и остатки типовых экземпляров были исследованы Pugh (1983), который удостоверился, что они, несмотря на большое географическое расстояние между находками, относятся к одному виду. К этому же виду предварительно отнесен экземпляр, сфотографированный (но не собранный) на глубине 26–27 м у берегов Папуа – Новой Гвинеи (Maňko *et al.*, 2017).

Archangelopsis jagoa Hissmann, Schauer et Pugh, 1995 — вид описан по трем экземплярам из Красного моря с глубины 250–370 м. Еще три экземпляра были собраны впоследствии в западной части Индийского

океана у Коморских островов на глубинах 178–256 м и были подробно описаны (Hissmann, 2005).

***Dromalia* Bigelow, 1911**

Dromalia alexandri Bigelow, 1911 — вид известен по большому количеству экземпляров, собранных и/или сфотографированных в Северо-Восточной Пацифике у берегов США (Калифорния) на глубинах от 150 до 750 м. Это наиболее хорошо известный, подробно описанный и хорошо фотографически задокументированный вид (Pugh, 1983, Mapstone, Ljubenkov, 2013).

***Steleophysema* Moser, 1924**

Steleophysema aurophora Moser, 1924 — вид описан по одному экземпляру, собранному у берегов Японии, однако точное место находки неизвестно. Экземпляр утерян. По мнению Пага (Pugh, 1983), оригинальное описание лишено деталей и не годится для установления нового вида; тем не менее, он синонимизировал *Steleophysema aurophora* с *Sagamalia hinomaru* Kawamura, 1954, который был также описан по одному экземпляру из вод Японии (залив Сагами, 450 м). Типовой экземпляр *S. hinomaru* сохранился, он был исследован и переописан этим автором (Pugh, 1983). Несмотря на выдвинутые им аргументы (Pugh, 1983), в настоящее время валидным считается старшее название *Steleophysema aurophora* (а не *Sagamalia hinomaru*, как предлагал считать Pugh, 1983).

Steleophysema sulawensis (Hissmann, 2005) — вид описан по двум экземплярам, собранным в северо-восточной части Индонезии и у о. Сулавеси на глубине 205–221 м, и по многочисленным подводным наблюдениям живых экземпляров. Вид описан очень подробно, с цветными прижизненными фотографиями экземпляров в аквариуме и в естественной среде обитания. Изначально он был назван *Tridensa sulawensis* Hissmann, 2005, однако родовое название *Tridensa* Hissmann, 2005 не является пригодным (см. ниже).

Steleophysema rotunda (Hissmann, 2005) — вид описан по одному экземпляру (как

Tridensa rotunda Hissmann, 2005), собранному в Индонезии к северу от о. Сулавеси на глубине 246 м. Всего же имеются подводные наблюдения пяти экземпляров на глубинах 226–289 м. После поимки живой экземпляр (голотип) был перегрет на воздухе и попытка содержания его в аквариуме не увенчалась успехом: отдельные кормидии и другие его части быстро отвалились от колонии, и после фиксации формалином большая их часть полностью растворилась (Hissmann, 2005). Описание основано на оставшихся прижизненных цветных фотографиях и рисунках, которые были сделаны до разрушения животного.

***Thermopalial* Pugh, 1983**

Thermopalial taraxaca Pugh, 1983 — вид описан по девяти экземплярам, собранным в ходе нескольких глубоководных (2500 м) погружений в Восточной Пацифике, в районе Галапагосского рифта, в том числе на гидротермальные сайты «Garden of Eden» и «Rose Garden». Сразу после появления первых подводных фотографий этого вида, он стал широко известен в популярной литературе под неофициальным названием «морской одуванчик» («Sea dandelion»), которое в ходу и сейчас. Собственно, латинское название рода отражает факт находки в районе гидротермальных сайтов, а видовой эпитет *taraxaca* — производное от родового названия одуванчика *Taraxacum*. В атласе фотографий обитателей подводной горы Davidson (у побережья Калифорнии) Burton и Lundsten (2008) приводят фотографию донной сифонофоры, подписанную как *Thermopalial taraxaca*, с указанным диапазоном глубин 2741–2038 м.

***Arancialia* Hissmann, 2005**

Arancialia captonia Hissmann, 2005 — вид описан по четырем экземплярам, собранным у берегов Южной Африки на глубине 123–359 м.

***Dendrogramma* Just, Kristensen et Olesen, 2014.**

Dendrogramma enigmatica Just, Kristensen et Olesen, 2014 — вид первоначально описан

по материалу, собранному с глубин 1000 и 400 м на континентальном склоне юга Австралии (Just *et al.*, 2014). Авторы не смогли определить таксономическую принадлежность изученного ими материала и выделили описанный ими род *Dendrogramma* в отдельное семейство Dendrogrammatidae неясного таксономического положения, указав на сходство с представителями Эдиакарской (Вендской) фауны. Хотя с самого начала было ясно, что сходство с эдиакариями весьма отдаленное и явно поверхностное, работа эта вызвала большой ажиотаж, в частности, *Dendrogramma* вошла в десятку самых интересных новых видов, описанных в 2014 г. Удивительно, что никто не заметил сходства *Dendrogramma* с браками сифонофор, которые обычно очень легко отрываются от колонии. Лишь через два года, в 2016 г., была опубликована работа, где на основании молекулярного анализа вновь собранных экземпляров было показано, что *Dendrogramma* действительно является браками сифонофор, относящихся к семейству Rhodaliidae (O'Hara *et al.*, 2016). При этом второй описанный в той же работе вид рода — *D. discoides* — сведен в синонимы *D. enigmatica*.

Номенклатурные комментарии по роду *Tridensa* Hissmann, 2005

Mapstone (2014) свела род *Tridensa* в синонимы рода *Steleophyseta*, но в ее последующих работах с соавторами (Mapstone *et al.*, 2016, Maňko *et al.*, 2017) название *Tridensa* в тексте вновь используется как валидное название рода. В работе 2016 г. (Mapstone *et al.*, 2016) к этому роду предварительно отнесена сифонофора, обозначенная как «Species B» (только фотография), а также приведены как валидные названия *Tridensa rotunda* и *Tridensa sulawensis*. Hissmann (2005) описала род *Tridensa*, включив в него в оригинальной публикации два вида: *Tridensa sulawensis* Hissmann, 2005 и *Tridensa rotunda* Hissmann, 2005, не указав при этом, какой из этих двух видов является типовым видом рода, то есть типовой вид рода *Tridensa* не был фиксиро-

ван в первоначальной публикации (ст. 68, ICZN, 1999). Согласно статье 13.3 (ICZN, 1999), чтобы быть пригодным, название родовой группы, опубликованное после 1930 г., должно сопровождаться фиксацией типового вида в первоначальной публикации. Таким образом, родовое название *Tridensa* Hissmann, 2005 не является пригодным и не может быть использовано. Если будет показано, что виды, описанные Hissmann (2005), действительно следует выделить в отдельный род (а не поместить в *Steleophyseta*, как это сделано выше в соответствии с Mapstone, 2014), то для них потребуется новое родовое название.

Благодарности

Авторы выражают признательность капитану НИС «Академик М.А. Лаврентьев» В.Б. Птушкину и штурманской службе, а также всей команде судна. Особо благодарим В.А. Денисова и возглавляемую им группу технического обеспечения ТНПА «Comanche 18» ННЦМБ ДВО РАН за высокопрофессиональную работу. Авторы благодарны двум рецензентам за исправления и дополнения, которые существенно улучшили работу. Работа была частично поддержана грантами РНФ № 14-50-00095 (С.В. Галкин, сбор материала) и РФФИ № 16-04-01685 А (Н.П. Санамян и К.Э. Санамян).

Список литературы

- Bigelow H.B. 1913. Medusae and Siphonophorae collected by the U.S. Fisheries Steamer "Albatross" in the northwestern Pacific, 1906 // Proceedings U.S. National Museum. Vol.44. No.1946. P.1–119.
- Brooks W.K., Conklin E.G. 1891. On the structure and development of the gonophores of a certain siphonophore belonging to the order Aulonectae (Haeckel) // Johns Hopkins University Circulars. Vol.10. P.87–89.
- Burton E.J., Lundsten L. 2008. Davidson Seamount Taxonomic Guide. Marine Sanctuaries Conservation Series ONMS-08-08. Silver Springs, Maryland: US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, Office of National Marine Sanctuaries. 145 p.
- Dunn C.W., Pugh P.R., Haddock S.H.D. 2005. Molecular Phylogenetics of the Siphonophora (Cnidaria), with

- implications for the evolution of functional specialization // *Systematic Biology*. Vol.54. No.6. P.916–935.
- Fewkes J.W. 1886. Medusae collected by the USFC Steamer “Albatross”, in the region of the Gulf Stream, in 1883–84 // *Report of Commissioner of Fish and Fisheries for 1884*. Vol.26. P.927–980.
- Fewkes J.W. 1889. On *Angelopsis*, and its relationship to certain Siphonophora taken by the “Challenger” // *Annals and Magazine of Natural History*. Ser.6. Vol.4. P.146–155.
- Just J., Kristensen R.M., Olesen J. 2014. *Dendrogramma*, new genus, with two new non-bilaterian species from the marine bathyal of southeastern Australia (Animalia, Metazoa incertae sedis) – with similarities to some medusoids from the Precambrian Ediacara // *PLoS ONE*. Vol.9. No.9. P.1–11. DOI:10.1371/journal.pone.0102976
- Haeckel E. 1888a. System der Siphonophores // *Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft*. Bd.22. S.1–46.
- Haeckel E. 1888b. Report on the Siphonophorae collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–1876 // *Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873–76 under the command of Captain George S. Nares, R.N., F.R.S. and Captain Frank Tourle Thomson. R.N.* Zoology. Vol.28. P.1–380.
- Hissmann K. 2005. In situ observations on benthic siphonophores (Physonectae, Rhodaliidae) and descriptions of three new species from Indonesia and South Africa // *Systematics and Biodiversity*. Vol.2. P.223–249.
- Hissmann K., Schauer J., Pugh P.R. 1995. *Archangelopsis jagoa*, a new species of benthic siphonophore (Physonectae, Rhodaliidae) collected by submersible in the Red Sea // *Oceanologica Acta*. Vol.18. P.671–680.
- International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). 1999. International code of zoological nomenclature. London: International Trust for Zoological Nomenclature. 306 p.
- Маїко М.К., Weydmann A., Mapstone G.M. 2017. A shallow-living benthic Rhodaliid siphonophore: citizen science discovery from Papua New Guinea // *Zootaxa*. Vol.4324. No.1. P.189–194.
- Mapstone G.M. 2014. Global Diversity and Review of Siphonophorae (Cnidaria: Hydrozoa) // *PLoS ONE*. Vol.9. No.2. P.1–37. DOI:10.1371/journal.pone.0087737.
- Mapstone G.M., Corbari L., Menot L. 2016. Two deep-living rhodaliids (Cnidaria, Siphonophora) from the Mid-Atlantic Ridge // *Marine Biology Research*. Vol.13. No.5. P.1–8. DOI:10.1080/17451000.2016.1232830
- Mapstone G.M., Ljubenkov J.C. 2013. New observations on *Dromalia alexandri* Bigelow, 1911, a rhodaliid physonect siphonophore from Southern Californian waters // *Marine Ecology*. Vol.34. Suppl.1. P.96–112.
- O’Hara T.D., Hugall A.F., MacIntosh H., Naughton K.M., Williams A., Moussalli A. 2016. *Dendrogramma* is a siphonophore // *Current Biology*. Vol.26. R445–R460.
- Pugh P.R. 1983. Benthic siphonophores: a review of the family Rhodaliidae (Siphonophora, Physonectae) // *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Science*. Vol.301. P.165–300.
- Riemann-Zürneck K. 1991. The benthic deep-water siphonophore *Rhodalia miranda* and other coelenterates in the south-west Atlantic: ecological and oceanographical implications // *Hydrobiologia*. Vol.216/217. P.481–487.
- Schuchert P. 2000. Hydrozoa (Cnidada) of Iceland collected by the BIOICE programme // *Sarsia*. Vol.85. No.5–6. P.411–438.

Ответственный редактор А.Ю. Синёв

A record of deep-water benthic siphonophore (Siphonophorae: Physonectae: Rhodaliidae) in vicinity of submarine Piyp Volcano (North-Western Pacific)

K.E. Sanamayan¹, N.P. Sanamyan¹, S.V. Galkin² & V.V. Ivin^{3,4}

¹ Kamchatka Branch of Pacific Geographical Institute, Far-Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences, Partizanskaya 6, Petropavlovsk-Kamchatsky, 683000, Russia. E-mail: actiniaria@sanamyan.com

² P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Nakhimovsky Prospekt 36, Moscow, 117997 Russia. E-mail: galkin@ocean.ru

³ National Scientific Centre of Marine Biology, Far-Eastern Branch of Russian Academy of Sciences, Palchevskogo 17, Vladivostok, 690041 Russia. E-mail: victor.ivin@mail.ru

⁴ L.S. Berg State Research Institute on Lake and River Fisheries, Naberezhnaya Makarova 26, St. Petersburg, 199004, Russia.

ABSTRACT: Several specimens of benthic Siphonophorae of the family Rhodaliidae were recorded during dives of the ROV “Comanche 18” at depths of 1711–1914 m in vicinity of submarine Piyp Volcano located north of Commander Islands in NW Pacific. The specimens were not collected, but recorded in details on video files and photographic images underwater in their natural habitat. Unlike other siphonophores the members of the family Rhodaliidae are benthic. Almost all species of this family are poorly known, and most are known from very few specimens, some of which were collected more than 100 years ago and newer recorded again. Till now rhodaliids were not known from NW Pacific at depths greater than 1000 m. In the present paper we describe a brief history of the family, the morphology of the recorded here specimens basing on photo and video data, and provide a list of all described species of the family with short comments on each. It is shown that the generic name *Tridensa* Hissmann, 2005 is not available and cannot be used. How to cite this article: Sanamyan K.E., Sanamyan N.P., Galkin S.V., Ivin V.V. 2018. A record of deep-water benthic siphonophore (Siphonophorae: Physonectae: Rhodaliidae) in vicinity of submarine Piyp Volcano (North-Western Pacific) // *Invert. Zool.* Vol.15. No.4. P.323–332. doi: 10.15298/invertzool.15.4.01

Introduction (history of discovery and study of bottom siphonophores)

Rhodaliidae is a small family of siphonophores with a benthic lifestyle. Currently, the family includes 15 species that are considered valid. Most of these species, with two exceptions (*Rhodalina miranda* Haeckel, 1888 from the Southwestern Atlantic and *Dromalia alexandri* Bigelow, 1911 from the Eastern Pacific), are known from only a few specimens that, moreover, have not been preserved in modern collections or are greatly damaged since to obtain a whole specimen using traditional fishing gear (trawls) is usually impossible: when collecting siphonophores, it is very easy to lose cormidia, nectophores and other parts of the colony.

The history of the discovery and study of this group of animals is described in detail in the monograph by Pugh (1983). For the first time, members of the family were collected by the *Challenger* expedition in 1874, but the first description of a representative of the group was made by Fewkes in 1886 using material extracted in 1883 by the US Albatross (Fewkes, 1886). The material collected on the *Challenger* was published by Haeckel two years later, in 1888 (Haeckel, 1888a, b). Haeckel called the discovery of this group of siphonophores one of the most remarkable discoveries of the *Challenger* expedition, which displeased Fewkes, who insisted on his priority. These two

authors strongly criticized each other in their works: Haeckel reproached Fewkes for his inability to study the morphology of the specimen adequately and Fewkes of Haeckel for producing and publishing idealized drawings that did not correspond to reality (Pugh, 1983). It is interesting to note that, although Haeckel's drawings did not really correspond to reality in detail, and for the most part were reconstructions of what Haeckel thought these creatures would have looked like in nature, it was for them that the external view was the basis for the descriptions of rhodaliid species, in the scientific community. Haeckel's drawings were used in the articles by modern authors (Pugh, 1983; Riemann-Zürneck, 1991), as a beautiful illustrations. Another interesting fact that Pugh paid attention to was that the rhodaliids were known in the literature, with one exception, only by specimens collected by old expeditions before 1908. Pugh (1983) explains this by reduced interest in the study of the benthos, but, in our opinion, the explanation is simpler: in case of old expeditions, material caught in the trawl was collected, and the narrower specialization of biologists resulting in the tendency to consider jelly-like organisms, similar to jellyfish, as by-catch from the water column, and so was not investigated.

The situation has changed dramatically in recent times, with the advent of manned and unmanned underwater vehicles. The first underwater photographs of bottom siphonophores were made by the American *Alvin* apparatus in the Galapagos rift area in 1977. Then these animals were not collected. They became known as “sea dandelions,” and nothing was known about their taxonomic identity; there were even suggestions that this is a new unusual form of Protozoa (Pugh, 1983). In 1983, “sea dandelions” were identified as bottom siphonophores and described as a new genus and species of rhodaliids, which put an end to disputes about the lifestyle of these organisms (Pugh, 1983). Haeckel, who believed that they, unlike all other siphonophores, are benthic animals, turned out to be right. All four species of rhodaliids described later were collected by the German manned submersible *JAGO* (Hissmann et al., 1995, Hissmann, 2005). As a collection tool, either a glass cylinder closed on top was used to cover the siphonophore, while it waited until the tentacles were pressed, detached from the substrate, or the tea blender, consisting of two drop-down hemispheres attached to the manipulator of the apparatus. Thus, of the 15 known species, five were described based on the material collected by underwater vehicles. In addition to recent finds, new information about Rhodaliidae was obtained thanks to underwater photos and videos made during the dives of deep-water vehicles. Using such materials, it is rarely possible to accurately determine the species or genus affiliation of the bottom siphonophore, but they provide a lot of useful information about the structure of these animals, which we almost never manage to gather intact, about their distribution and habitats.

Material and methods

Video and still photography of the bottom fauna was carried out using the Comanche 18 remote-controlled unmanned underwater vehicle (TNLA) during the integrated expedition of the National Scientific Centre of Marine Biology named after A.V. Zhirmunsky (NTSMB) of the Far East Branch of the Russian Academy of Sciences (75th voyage of the R / V “Akademik MA Lavrentyev”) to the Piyp underwater volcano (Bering Sea, north of the Commander Islands). It was possible to take a video and take photos of several (at least 10) specimens of the bottom siphonophore of the family Rhodaliidae. The apparatus was submerged throughout the entire depth range from the top of the volcano (350 m) to the bottom of the Commander depression (4278 m depth), but the rhodaliids were found only in a narrow depth range, 1711–1914 m, on the slope of

the massive volcano (55°26.5'N, 167°15.8'E) and only in places dominated by large rocks and boulders. Videos of this type can be found at [https://youtube /NbVQ1XcPzWk](https://youtube/NbVQ1XcPzWk).

Description

Rhodaliidae fam.

The specimens were oval, slightly elongated in the vertical direction (Fig. 1A), or almost spherical (Fig. 1B – E) colonies with a diameter of about 6 cm. All of them were attached to the rocks with numerous (more than 100) thin threadlike tentacles and hung at some distance (about 5-15 cm) from the substrate. Attachment points of the tentacles to the rocks were located not only under the colony, but also on the same level as the colony and above it (Fig. 1B, C). Most specimens were located between groups of large rocks. Neither in open spaces, nor on the tops of rocks were they to be seen. All tentacles carried lateral branches, tentilla, along their entire length. The photographs clearly showed two types. Some, very numerous, lighter, ochre-yellow, are probably type II gastrozooids (which carry tentacles with tentilla), their number more or less agrees with the number of tentacles with which the animal was attached to the substrate.

Type II gastrozooids have an elongated, almost cylindrical shape, somewhat expanding toward the distal end and then sharply tapering into a thin tip (Fig. 1D). It seems that they are evenly distributed throughout the entire colony, with the exception of the uppermost part. The other zooids, in a smaller number, of a bright orange colour, are probably type I gastrozooids. The available video shows how one of the type I gastrozooids palpated the tentacle in search of caught prey (Fig. 1E), which corresponded to the rhodaliid nutrition observations made Hissmann (Hissmann, 2005, Fig. 1h). The ratio of the number of gastrozooids of type I and type II can be estimated as 1: 4 or 1: 5. Pneumatophore on the top of the colony was not always clearly visible in the photographs. In some cases, it was very clearly visible in the form of a white formation that was slightly compressed in the vertical direction (apparently due to the reflection of light by the gas inside it) (Fig. 1C); in other cases, it almost invisible. Pneumatophore was not pigmented. The nectophores around the pneumatophore were completely transparent, small in size and poorly visible. Aurophore (gas gland) could not be discerned.

Fig. 1. A–C — three specimens of benthic siphonophore in vicinity of undersea Piyp Volcano; D and E — fourth specimen, more detailed screenshots from videofile; the distance between laser beams (red dots) is 10 cm.

Discussion

This is the first deep-sea (over 1000 m) discovery of a representative of the Rhodaliidae family in the North-West Pacific. Previously, in the entire Northwestern Pacific Ocean, the rhodaliids were known only from two specimens of *Steleophysema aurophora* Moser, 1924 from Sagami Bay (Japan) and one specimen of *Archangelopsis typica* Lens et van Riemsdijk, 1908, found off the coast of Kyushu, and the depths of these finds did not exceeded 500 m.

Before specimens of the rhodaliid species discussed here are actually collected, it is impossible to identify them precisely, but some conclusions about their systematic affiliation can be made. Most geographically close to them is the finding of *Steleophysema aurophora* in Sagami Bay. However, this species was found at a relatively shallow depth (450–500 m) and, judging from the drawings made immediately after the capture, the pneumatophore, the nectophoral canals and the distal half of the siphons were bright red (Pugh, 1983), while in the view from the volcano Piyp they are colourless. When comparing with other species, one should take into account the fact that most of the

known rhodaliids, unlike other siphonophores, do not have wide ranges, and, moreover, occur in fairly narrow depth ranges.

Thus, from the list of species to which the rhodaliid described here might belong, it is possible to exclude immediately four species found exclusively in the Atlantic, as well as four relatively shallow-water species from the Red Sea, Indian Ocean and Indonesia (see the list of species below). Of the remaining six species known from the Pacific, four are relatively shallow - these are the *Steleophysema aurophora* and *Archangelopsis typica* mentioned above, as well as *Stephalia bathyphysa* (Haeckel, 1888) and *Dromalia alexandri* Bigelow, 1911. The first three of them are not known at depths greater than about 500 m, and the third - *D. alexandri* - can occur up to 750 m, but, judging by the photographs available (Mapstone & Ljubenkova, 2013), it does not look like our specimens in colour and appearance of gastrozooids. Underwater *in situ* photographs of the remaining two deep-sea Pacific species - *Stephalia dilata* (Bigelow, 1911) and *Thermopalia taraxaca* Pugh, 1983 - are given in Burton and Lundsten (2008). The first of these, *S. dilata*, differs from the species described here by a large pneumatic actuator, the shape of the body, and the orange colour of the entire colony; the second, *T. taraxaca*, seems more similar, but the low resolution of the photograph does not allow for the discernment of details. In addition, the correctness of the definition of both of these species from the above photographs is in doubt, since, apparently, they were not collected and photographed far from the type location. In the original description of *T. taraxaca*, the following differences from our species can be found: the tentilla are absent from the distal parts of the tentacles and the pneumatophore is represented by a large structure of a pink-orange colour (Pugh, 1983). Thus, most likely the rhodaliid from the Piyp volcano is a new species, and to what genus it may belong to is impossible to say.

The following is a brief annotated list of all genera and species of the family Rhodaliidae, in order of their description dates.

***Angelopsis* Fewkes 1886**

Angelopsis globosa Fewkes, 1886 - type species of the genus and the first representative of the group of bottom siphonophores, the description of which was published. The original (Fewkes, 1886) and the more detailed subsequent (Fewkes, 1889) one of this species is based on two poorly preserved specimens, which were collected by the Albatross expedition in 1883 in the northwestern Atlantic off the coast of the USA at a depth of 2553 m. Both descriptions contain little information to identify the species, and, moreover, differ in significant detail, in particular the internal structure of the body (corn) is described differently. Pugh (1983) called these descriptions extremely confusing and unsatisfactory. In order to gather the maximum possible information, he conducted a detailed analysis of them, however, he came to the conclusion that until new material is obtained in a satisfactory condition, it will not be possible to establish a systematic position for this species. However, “for the sake of convenience” Pugh (1983) synonymised, *Auralia profunda* Haeckel, 1888 — the species described also from one specimen — with *Angelopsis globosa*. The original description of *Auralia profunda* consists of only a few lines and did not contain sufficient information; Haeckel (1888b) was going to describe the species in more detail in his future monograph on the morphology of siphonophores, but it was not printed. It is believed that the type specimen of the species, as the largest part of the collection investigated by Haeckel, was not preserved. Thus, to date, only three specimens can be attributed to *Angelopsis globosa*, two of which are based on the original description, and one is described as *Auralia profunda*. It is interesting to note that, so far, no other specimens of bottom

siphonophores in this region (the entire northwestern part of the Atlantic) have been found.

Angelopsis euryale Pugh, 1983 - the species was described for three specimens collected in the East Atlantic, off the coast of Mauritania (Africa), at a depth of 3109–3089 m. All three specimens were in very poor condition, with completely devoid of nectophores and feeding elements. The description of the surviving fragments of the colony is made as detailed as possible in the hope that the characteristic features of their structure will be sufficient for an unambiguous characterization of the species (Pugh, 1983). Other specimens attributable to this species are not known.

Stephalia Haeckel, 1888

Stephalia corona Haeckel, 1888 - type species of the genus, described for four specimens collected in the North-East Atlantic, between Scotland and the Faroe Islands at depths in the region of 1170 and 945 m: one in close proximity to the typical location and approximately at the same depth, six off the North-West African coast, 1500–1635 m deep (these specimens are described in detail in Pugh, 1983) and six specimens south-west of the coast of Iceland at a depth of 666 (Schuchert, 2000).

Stephalia bathyphysa (Haeckel, 1888) - the species was described from two specimens collected in the Pacific Ocean to the west of New Zealand at a depth of 503 m, as *Stephonalia bathyphysa* Haeckel, 1888. Currently, type material is considered lost (Pugh, 1983). After analyzing the original description in detail and presenting his interpretation of the original drawings, Pugh (1983) decided that although it was not enough to identify this type of information, the view should still be considered valid before obtaining a new material, including because of its geographical distance from finds of other species of this genus.

Stephalia dilata (Bigelow, 1911) - the species was described for one specimen, collected in the Galapagos Islands at a depth of 1158 m, and described as *Angelopsis dilata* Bigelow, 1911. The entire specimen, which was originally in very poor condition, was used for the preparation of microscope slides, and these slides are now considered lost (Pugh, 1983). Pugh (1983) refers to this species another specimen from the same area (depth 496 m), mentioned in the work of Brooks and Conklin (1891) as *Rhodalia* sp., which is also now considered lost. In addition, Mapstone *et al.* (2016) in the summary table adds two more findings that are attributed to this species: a specimen from the Gulf of California (depth 1349 m), mentioned without any morphological details in the work of Dunn *et al.* (2005), and a specimen photographed in the area of the Davidson seamount off the coast of California at a depth of about two kilometres, according to Burton and Lundsten (2008). These specimens were found much to the north of the type location, and in the second case, the identification seems to be made only from a photograph. In the NOAA photo library (<http://www.photolib.noaa.gov/htmls/expl0890.htm>) the photo of the specimen itself is designated as *Dromalia alexandri*.

Rhodalia Haeckel, 1888

Rhodalia miranda Haeckel, 1888 - the species was described from four specimens from the South-West Atlantic, collected off the coast of Argentina, from a depth of 1098 m. Three of these specimens were preserved. Later, along the Atlantic coasts of South America and the Falkland Islands at depths of 455–1070 m, numerous specimens attributable to this species were found, including by Soviet expeditions. This material,

including the some collected by Soviet expeditions, was re-examined by Pugh (1983). Riemann-Zürneck (1991) added to the list 30 more specimens collected during German cruises in the same region. In her article, however, the general issues of the distribution of benthos in the region are mainly discussed; no morphological features of the collected specimens were mentioned.

Archangelopsis Lens et van Riemsdijk, 1908

Archangelopsis Lens et van Riemsdijk, 1908

Archangelopsis typica Lens et van Riemsdijk, 1908 - the species was described based on three specimens collected in Indonesia at depths of about 100 m. All three specimens were used to prepare histological specimens, which are currently considered lost, only separate parts of specimens are preserved (Pugh, 1983). Another specimen collected in the East China Sea off the coast of Kyushu was determined as *Archangelopsis typica* by Bigelow (1913). This specimen and the remnants of type specimens were investigated by Pugh (1983), who made sure that they, despite the large geographical distance between the finds, belong to the same species. The specimen, photographed (but not collected) at a depth of 26–27 m off the coast of Papua New Guinea (Maňko et al., 2017), was tentatively assigned to this species.

Archangelopsis jagoa Hissmann, Schauer & Pugh, 1995 — the species was described from three specimens from the Red Sea from a depth of 250–370 m. Hissmann, 2005).

Dromalia Bigelow, 1911

Dromalia alexandri Bigelow, 1911 - the species is known for a large number of specimens collected and/or photographed in the Northeast Pacific off the coast of the United States (California) at depths ranging from 150 to 750 m. Pugh, 1983, Mapstone, Ljubenkov, 2013).

Steleophysema Moser, 1924

Steleophysema aurophora Moser, 1924 - the species is described from one specimen, collected off the coast of Japan, but the exact location of the find is unknown. Specimen lost. According to Pugh (Pugh, 1983), the original description is devoid of detail and is not suitable for establishing a new species; nevertheless, he synonymized *Steleophysema aurophora* with *Sagamalia hinomaru* Kawamura, 1954, which was also described in one specimen from the waters of Japan (Sagami Bay, 450 m). The type specimen of *S. hinomaru* is preserved, it was investigated and redescribed by this author (Pugh, 1983). Despite the arguments put forward by him (Pugh, 1983), the older name *Steleophysema aurophora* (and not *Sagamalia hinomaru*, as suggested by Pugh, 1983), is now considered valid.

Steleophysema sulawensis (Hissmann, 2005) - the species was described from two specimens collected in the north-eastern part of Indonesia and near Sulawesi at a depth of 205–221 m, and according to numerous underwater observations of living specimens. The species was described in great detail, with colour photographs of specimens in an aquarium and in its natural habitat. It was originally named *Tridensa sulawensis* Hissmann, 2005, but the generic name *Tridensa* Hissmann, 2005 is not suitable (see below).

Steleophysema rotunda (Hissmann, 2005) - the species was described at that time as *Tridensa rotunda* Hissmann, 2005, collected from Indonesia north of Fr. Sulawesi at a depth of 246 m. In total, there are underwater observations of five specimens at depths between 226–289 m. After the capture, the living specimen (holotype) became overheated in the air and attempts to keep it alive in the aquarium were not successful: some of the cormidia and other parts of it quickly fell off the colonies, and after formalin fixation, most of them were completely dissolved (Hissmann, 2005). The description is based on the remaining lifetime colour photographs and drawings that were taken before the destruction of the animal.

***Thermopalialia* Pugh, 1983**

Thermopalialia taraxaca Pugh, 1983 - this species was described from nine specimens collected during several deep-sea (2500 m) dives in the Eastern Pacific, in the vicinity of the Galapagos rift, including the "Garden of Eden" and "Rose Garden" hydrothermal vent sites. Immediately after the appearance of the first underwater photos of this species, it became widely known in popular literature under the unofficial name of "sea dandelion" which is still in use now. Actually, the Latin name of the genus reflects the fact of finding in the area of hydrothermal sites, and the specific epithet *taraxaca* is derived from the generic name of the dandelion *Taraxacum*. In the atlas of photographs of dwellers of the Davidson submarine mount (coast of California), Burton and Lundsten (2008) provide a photograph of the bottom siphonophore, designated as *Thermopalialia taraxaca*, with a specified depth range of 2741-2038 m

***Arancialia* Hissmann, 2005**

Arancialia captonia Hissmann, 2005 - the species was described from four specimens collected from the coast of South Africa at a depth of 123–359 m.

***Dendrogramma* Just, Kristensen & Olesen, 2014.**

Dendrogramma enigmatica Just, Kristensen et Olesen, 2014 - a species originally described from material collected from depths of 1000 and 400 m on the continental slope off southern Australia (Just et al., 2014). The authors could not identify the taxonomic affiliation of the material studied by them and singled out the genus *Dendrogramma* described by them into a separate family of the Dendrogrammatidae of an obscure taxonomic position, indicating similarities with representatives of the Ediacarian (Wendian) fauna. Although from the very beginning it was clear that the similarities with ediacarians are very distant and clearly superficial, this work caused a great stir, in particular, *Dendrogramma* entered the top ten of the most interesting new species described in 2014. It is surprising that no one noticed the similarity of *Dendrogramma* with siphonophore bracts, which are usually very easily detached from the colony. Only two years later, in 2016, a paper was published where, on the basis of molecular analysis of freshly collected specimens, it was shown that *Dendrogramma* is in fact a siphonophore belonging to the Rhodaliidae family (O'Hara et al., 2016). In this case, the second species of the genus described in the same work, *D. discoides*, was synonymised with *D. enigmatica*.

Nomenclature comments on the genus *Tridensa* Hissmann, 2005

Mapstone (2014) brought the genus *Tridensa* into synonymy with the genus *Steleophysema*, but in her subsequent works with co-authors (Mapstone et al., 2016, Mańko et al., 2017), the name *Tridensa* is again used as a valid genus name in the text. In the work of 2016 (Mapstone et al., 2016), the siphonophore, designated as "Species B"

(photo only), was previously assigned to this genus, and also given as valid names for *Tridensa rotunda* and *Tridensa sulawensis*. Hissmann (2005) described the genus *Tridensa* by including two species in the original publication: *Tridensa sulawensis* Hissmann, 2005 and *Tridensa rotunda* Hissmann, 2005, without specifying which of these two species is a type species of the genus, that is, the type species of the genus *Tridensa* was not recorded in the original publication (Art. 68, ICZN, 1999). According to article 13.3 (ICZN, 1999), to be suitable, the name of the genus group, published after 1930, must be accompanied by the fixation of the type species in the original publication. Thus, the generic name *Tridensa* Hissmann, 2005 is not suitable and cannot be used. If it is shown that the species described by Hissmann (2005) should really be distinguished into a separate genus (and not placed in *Steleophysema*, as was done above in accordance with Mapstone, 2014), then they will need a new generic name.

Acknowledgements

The authors are grateful to the captain of the R / V “Akademik MA Lavrentiev” V. B. Ptushkina and navigator service, as well as the entire crew of the vessel. Special thanks to V.A. Denisova is the proclaimed technical support group of TNPA “Comanche 18” of the NNTSMB FEB RAS for highly professional work. The authors are grateful to two reviewers for the corrections and additions that significantly improved the work. This work was partially supported by grants from the Russian National Fund No. 14-50-00095 (S.V. Galkin, material collection) of the RFFF No. 16-04-01685 A (NP Sanamyan and K.E. Sanamyan).

Bibliography

Bigelow H.B. 1913. Medusae and Siphonophorae collected by the U.S. Fisheries Steamer “Albatross” in the northwestern Pacific, 1906 // Proceedings U.S. National Museum. Vol.44. No.1946. P.1–119.

Brooks W.K., Conklin E.G. 1891. On the structure and development of the gonophores of a certain siphonophore belonging to the order Aulonectae (Haeckel) // Johns Hopkins University Circulars. Vol.10. P.87– 89.

Burton E.J., Lundsten L. 2008. Davidson Seamount Taxonomic Guide. Marine Sanctuaries Conservation Series ONMS-08-08. Silver Springs, Maryland: US Department of Commerce, National Oceanic and Atmospheric Administration, Office of National Marine Sanctuaries. 145 p.

Dunn C.W., Pugh P.R., Haddock S.H.D. 2005. Molecular Phylogenetics of the Siphonophora (Cnidaria), with implications for the evolution of functional specialization // Systematic Biology. Vol.54. No.6. P.916– 935.

Fewkes J.W. 1886. Medusae collected by the USFC Steamer “Albatross”, in the region of the Gulf Stream, in 1883– 84 // Report of Commissioner of Fish and Fisheries for 1884. Vol.26. P.927–980.

Fewkes J.W. 1889. On Angelopsis, and its relationship to certain Siphonophora taken by the “Challenger” // Annals and Magazine of Natural History. Ser.6. Vol.4. P.146–155.

Just J., Kristensen R.M, Olesen J. 2014. Dendrogramma, new genus, with two new non-bilaterian species from the marine bathyal of southeastern Australia (Animalia, Metazoa incertae sedis) – with similarities to some medusoids from the Precambrian Ediacara // PLoS ONE. Vol.9. No.9. P.1–11. DOI:10.1371/journal.pone. 0102976

Haeckel E. 1888a. System der Siphonophores // Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft. Bd.22. S.1–46.

Haeckel E. 1888b. Report on the Siphonophorae collected by H.M.S. Challenger during the years 1873–1876 // Report on the scientific results of the voyage of H.M.S. Challenger during the years 1873–76 under the command of Captain George S. Nares, R.N., F.R.S. and Captain Frank Tourle Thomson. R.N. Zoology. Vol.28. P.1–380.

Hissmann K. 2005. In situ observations on benthic siphonophores (Physonectae, Rhodaliidae) and descriptions of three new species from Indonesia and South Africa // Systematics and Biodiversity. Vol.2. P.223–249.

Hissmann K., Schauer J., Pugh P.R. 1995. Archangelopsis jagoa, a new species of benthic siphonophore (Physonectae, Rhodaliidae) collected by submersible in the Red Sea // Oceanologica Acta. Vol.18. P.671–680.

International Commission on Zoological Nomenclature (ICZN). 1999. International code of zoological nomenclature. London: International Trust for Zoological Nomenclature. 306 p.

Mañko M.K., Weydmann A., Mapstone G.M. 2017. A shallow-living benthic Rhodaliid siphonophore: citizen science discovery from Papua New Guinea // Zootaxa. Vol.4324. No.1. P.189–194.

Mapstone G.M. 2014. Global Diversity and Review of Siphonophorae (Cnidaria: Hydrozoa) // PLoS ONE. Vol.9. No.2. P.1–37. DOI:10.1371/journal.pone.0087737.

Mapstone G.M., Corbari L., Menot L. 2016. Two deepliving rhodaliids (Cnidaria, Siphonophora) from the Mid-Atlantic Ridge // Marine Biology Research. Vol.13. No.5. P.1–8. DOI:10.1080/17451000.2016.1232830

Mapstone G.M., Ljubenkova J.C. 2013. New observations on Dromalia alexandri Bigelow, 1911, a rhodaliid physonect siphonophore from Southern Californian waters // Marine Ecology. Vol.34. Suppl.1. P.96–112.

O'Hara T.D., Hugall A.F., MacIntosh H., Naughton K.M., Williams A., Moussalli A. 2016. Dendrogramma is a siphonophore // Current Biology. Vol.26. R445–R460.

Pugh P.R. 1983. Benthic siphonophores: a review of the family Rhodaliidae (Siphonophora, Physonectae) // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Science. Vol.301. P.165–300.

Riemann-Zürneck K. 1991. The benthic deep-water siphonophore Rhodalia miranda and other coelenterates in the south-west Atlantic: ecological and oceanographical implications // Hydrobiologia. Vol.216/217. P.481–487.

Schuchert P. 2000. Hydrozoa (Cnidaria) of Iceland collected by the BIOICE programme // Sarsia. Vol.85. No.5–6. P.411–438.