

А К А Д Е М И Я Н А У К
СОЮЗА СОВЕТСКИХ СОЦИАЛИСТИЧЕСКИХ РЕСПУБЛИК

ОПРЕДЕЛИТЕЛИ ПО ФАУНЕ СССР, ИЗДАВАЕМЫЕ
ЗООЛОГИЧЕСКИМ ИНСТИТУТОМ АКАДЕМИИ НАУК СССР

96

С. Д. СТЕПАНЬЯНЦ

СИФОНОФОРЫ
МОРЕЙ СССР И СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ
ТИХОГО ОКЕАНА

*Избраны для избрания в
С. Степанянц*



И З Д А Т Е Л Ь С Т В О « Н А У К А »
Л Е Н И Н Г Р А Д С К О Е О Т Д Е Л Е Н И Е
Л Е Н И Н Г Р А Д 1967

Главный редактор
акад. *Б. Е. Быховский*

Редакционная коллегия
*И. М. Громов, А. С. Мончадский, О. А. Скарлато,
А. А. Стрелков (редактор тома), А. А. Штакельберг*

С О Д Е Р Ж А Н И Е

	Стр.
Предисловие	4
Систематический указатель видов сифонофор фауны СССР и северной части Ти- хого океана	7
В В Е Д Е Н И Е	
Общая характеристика подкласса <i>Siphonophora</i>	10
Краткий морфологический очерк	10
Пневматофор (11). Нектофор (15). Гастрозоид (22). Пальпон (29). Ци- стозоид (30). Генофор (31). Кроющая пластинка (32). Ствол (35)	
Жизненный цикл и развитие сифонофор	43
Происхождение и эволюция сифонофор	53
I. Интеграция в колониях <i>Siphonanthae</i>	54
1. Полиморфизм в колониях <i>Siphonanthae</i>	55
2. Олигомеризация гомологичных элементов как один из признаков инте- грации в колониях <i>Siphonanthae</i>	57
3. Смена функций у отдельных групп особей в колониях сифонофор	61
4. Физиологическая сторона вопроса о колониальной интеграции у си- фонофор	62
5. Некоторые особенности жизненного цикла и развития сифонофор	63
II. Влияние среды обитания на характер эволюции зооидов в колониях си- фонофор	64
III. Неотения, как один из путей эволюции сифонофор	67
IV. Происхождение сифонофор и родственные взаимоотношения между со- временными <i>Siphonanthae</i>	72
1. Предки сифонофор	73
2. Происхождение подотрядов сифонофор	75
3. Систематическое положение <i>Chondrophora</i> (Chamisso et Eysenhardt, 1821)	77
4. Происхождение отдельных семейств и родов сифонофор	80
Система сифонофор	86
Зоогеографическая характеристика сифонофор фауны морей СССР и северной части Тихого океана	94
Методика сбора, обработки и изучения сифонофор	103
Литература	106
С И С Т Е М А Т И ЧЕ С К А Я Ч А СТЬ	
Таблица для определения подотрядов, надсемейств и семейств отряда <i>Siphonanthae</i>	117
Подотряд <i>Physophorae</i>	121
I. Семейство <i>Physophoridae</i>	122
II. Семейство <i>Agalmidae</i>	124
III. Семейство <i>Apolemidae</i>	130
Подотряд <i>Calycophorae</i>	133
IV. Семейство <i>Hippopodiidae</i>	133
V. Семейство <i>Prayidae</i>	140
VI. Семейство <i>Diphyidae</i>	154
VII. Семейство <i>Abylidiae</i>	197
Словарь терминов	208
Алфавитный указатель латинских названий	211

ПРЕДИСЛОВИЕ

Сифонофоры — одна из самых малочисленных групп беспозвоночных (в мировой фауне известно около 140 видов этих колониальных кишечнополостных). Несмотря на это, сифонофоры широко распространены по всему Мировому океану и, будучи непременным компонентом планктона бассейнов с нормальной океанической соленостью ($33-35^{\circ}/\text{oo}$), представляют значительный интерес для науки. Изучение сифонофор важно еще и потому, что различные представители этих беспозвоночных животных могут служить в качестве индикаторов теплых или холодных течений: одни сифонофоры (таковых большинство) — тепловодные животные, населяющие тропические, субтропические и отчасти boreальные области; другие, напротив, требуют для своей жизнедеятельности низких температур и потому заселяют арктические и антарктические воды либо живут на больших глубинах; третьи являются обитателями умеренных широт. Наконец, в связи с исследованием звукорассеивающих слоев океана может быть использовано знание морфологии, физиологических особенностей, биологии и распространения сифонофор как компонентов населения этих слоев (Barham, 1963; К. В. Беклемишев, 1964).

Сифонофоры встречаются (иногда в большом количестве) в планктоне многих морей СССР и прилежащих к ним районов Арктического бассейна и Тихого океана. Тем не менее до настоящего времени в русской литературе не было ни одного сколько-нибудь полного определителя или сводки по сифонофорам фауны СССР. Отдельные работы, имеющиеся на русском языке, носят узко региональный характер, входят в состав общих определителей и содержат описание всего 2—3 видов сифонофор. К таким работам относятся: раздел «Сифонофоры» (Яшнов, 1948) в Определителе фауны и флоры северных морей СССР под редакцией Н. С. Гаевской и раздел «Кишечнополостные» (Наумов, 1955) из Атласа беспозвоночных дальневосточных морей.

Гораздо больше работ русских авторов посвящено вопросам морфологии и эмбриологии сифонофор. Но и эти работы либо, будучи соответствующими главами в учебниках и руководствах (В. Н. Беклемишев, 1944, 1950, 1964; Догель, 1947, 1959), отличаются краткостью изложения, либо посвящены описанию лишь небольшого числа видов, к тому же не встречающихся в нашей фауне (переводы статей Мечникова: 1870, 1871а, 1871б, 1874 о развитии некоторых сифонофор).

К настоящему времени в коллекциях Зоологического института АН СССР и Института океанологии АН СССР скопилось большое количество проб, содержащих сифонофор, собранных в течение многих лет как отдельными сборщиками, так и крупными отечественными экспедициями: Русской полярной экспедицией 1900—1903 гг. («Заря»); Тихоокеанской океанографической экспедицией Государственного гидрологического института 1932 г. («Гагара», «Ара»); экспедицией Дальневосточного филиала Академии наук СССР 1936 г. («Лебедь», «Планктон»); Ку-

рило-Сахалинской экспедицией Зоологического института АН СССР и Тихоокеанского института рыбного хозяйства и океанографии 1947—1948 гг. («Топорок»); дрейфующими полярными станциями «Северный полюс» 1950—1957 гг. и экспедициями Института океанологии АН СССР на судне «Витязь» 1948—1959 гг.

При просмотре планктонных коллекций, собранных этими экспедициями, было отобрано свыше 900 проб, содержащих сифонофор. Этот материал и лег в основу предлагаемого определителя.

В определителе впервыедается полное описание фауны сифонофор северных морей СССР и Арктического бассейна, а также дальневосточных морей и северной части Тихого океана.

Систематическая часть определителя содержит описание 46 видов сифонофор, принадлежащих к 27 родам и 7 семействам.

В настоящем определителе отряд *Chondrophora*, относимый ранее к подклассу *Siphonophora*, рассматривается как один из отрядов подкласса *Hydroidea*. Таким образом, в подклассе *Siphonophora* остается единственный отряд *Siphonanthae*. Казалось бы, подобная монотипичность подкласса не совсем оправдана и следует перевести в ранг отрядов три имеющиеся в *Siphonanthae* подотряда: *Physophorae*, *Calycophorae* и *Cystonectae*. Однако в определителе этого не делается по двум причинам. Во-первых, *Physophorae*, *Calycophorae* и *Cystonectae* прочно утвердились в таксономии сифонофор как подотряды и перенесение их в ранг отрядов может вызвать известную путаницу. Во-вторых (и это главное), основным таксономическим признаком отрядов *Hydrozoa* следует считать наличие или отсутствие чередования полипоидного и медузоидного поколений. Этот признак применим к *Siphonanthae* в целом. Напротив, основные особенности, характеризующие *Physophorae*, *Calycophorae* и *Cystonectae*, носят более частный характер и служат не более чем признаками подотрядов.

В определителе употребляется новый для сифонофор таксономический ранг — надсемейство. Названия надсемейств (за исключением *Dinectoidea*) и ранее употреблялись в таксономии сифонофор в качестве триб или подотрядов (Tregouboff, 1957). В семействе *Diphyidae* выделяется новое подсемейство *Monophyinae* с единственным родом *Monophyes*, ранее включавшимся в состав семейства *Sphaeronectidae*.

Из числа описанных в определителе родов и видов 1 род, 3 вида и 3 подвида являются новыми для науки: 12 видов впервые отмечаются для фауны СССР, из них 3 для северных морей и Арктического бассейна и 10 для наших территориальных вод на Дальнем Востоке.

При составлении определителя пришлось столкнуться с трудностями, связанными с тем, что большинство видов сифонофор представлено в коллекциях лишь фрагментами (в основном нектофорами). Так как это типичное явление (при существующих способах лова в руки исследователя, как правило, попадают лишь отдельные нектофоры колонии), то в данной работе определительные таблицы для родов и видов сифонофор построены на основании морфологии нектофоров. Что касается семейств, то определение таковых не всегда возможно по одним нектофорам, поэтому необходимо пользоваться дополнительными признаками, также указанными в определительной таблице семейств, либо обращаться к рисункам 58—63, на которых схематически изображены нектофоры всех видов сифонофор, встреченных в исследуемых районах.

В вводной части определителя обобщены, уточнены и впервые на русском языке подробно описаны морфология, развитие и наиболее типичные жизненные циклы сифонофор.

В главе «Происхождение и эволюция сифонофор» затрагиваются вопросы филогении всей группы *Siphonophora*, происхождения и родственных связей подотрядов, семейств и родов сифонофор, а также уточняется природа отдельных особей колонии. Попутно в вводной части определителя дается краткая зоogeографическая характеристика фауны сифонофор исследуемых акваторий.

Так как вводная часть определителя (особенно главы, касающиеся морфологии, развития и жизненных циклов сифонофор) изобилует специальными терминами, для удобства пользования в конце работы дается специальный словарь с разъяснением каждого термина.

Большинство иллюстраций к определителю сделано самим автором, часть рисунков выполнена художником В. Н. Ляховым.

С чувством глубокой признательности автор выражает благодарность докт. биол. наук Д. В. Наумову, под руководством и при повседневном внимании которого выполнялась настоящая тема.

Автор считает своим долгом принести благодарность академику Б. Е. Быховскому за исключительное внимание к данной работе.

Автор благодарит за консультации профессоров К. А. Бродского, П. В. Терентьева и П. В. Ушакова, а также В. М. Колтуна, О. Г. Кусакина и Я. И. Старобогатова.

Успеху работы в значительной мере способствовала помощь дирекции Института океанологии АН СССР, предоставившей в распоряжение автора коллекцию сифонофор из сборов экспедиционного судна «Витязь». Автор благодарит также сотрудника Института океанологии АН СССР докт. биол. наук М. Е. Виноградова, создавшего исключительно благоприятные условия при отборке этой коллекции.

Огромную благодарность выражает автор профессору А. А. Стрелкову, взявшему на себя труд редактирования настоящего определителя.

Пользуясь случаем, автор приносит благодарность лаборанткам С. А. Лейферт и К. В. Савицкой за повседневную помощь.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ
ВИДОВ СИФОНОФОР ФАУНЫ СССР
И СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

Класс HYDROZOA

Подкласс **SIPHONOPHORA**

Отряд SIPHONANTHAE

Подотряд PHYSOPHORAE

Надсемейство Brachystelloidea

I. Семейство Physophoridae

1. Род *Physophora* Forskal, 1775

	Стр.
1. <i>Ph. hydrostatica</i> Forskal, 1775	122
Надсемейство M a c r o s t e l l o i d e a	
II. Семейство Agalmidae	
1. Род <i>Marrus</i> Totton, 1954	
1. <i>M. orthocanna</i> (Kramp, 1942)	125
2. <i>M. antarcticus pacifica</i> Stepanyants subsp. nov.	126
2. Род <i>Stephanomia</i> Peron et Lesueur, 1807	
1. <i>S. bijuga</i> (Delle Chiaje, 1842)	127
3. Род <i>Halistemma</i> Huxley, 1859	
1. <i>H. rubra</i> (Vogt, 1852)	128
4. Род <i>Bargmannia</i> Totton, 1954	
1. <i>B. elongata</i> Totton, 1954	130
III. Семейство Apolemidae	
1. Род <i>Ramosia</i> Stepanyants gen. nov.	
1. <i>R. vitiazzi</i> Stepanyants sp. nov.	131

Подотряд CALYCOPHORAE

Надсемейство Polynectoidea

IV. Семейство Hippopodiidae

1. Род *Hippopodius* Quoy et Gaimard, 1827

Стр.

1. <i>H. hippocampus</i> (Forskal, 1776)	134
2. Род <i>Vogtia</i> Kölliker, 1853	
1. <i>V. spinosa</i> Keferstein et Ehlers, 1861	136
2. <i>V. serrata</i> (Moser, 1925)	136

Надсемейство Dinectoidea

V. Семейство Prayidae

Подсемейство Nectopyramidinae Bigelow, 1911

1. Род *Nectopyramis* Bigelow, 1911

1. <i>N. thetis</i> Bigelow, 1911	142
2. <i>N. diomedea</i> Bigelow, 1911	142
3. <i>N. natans</i> (Bigelow, 1911)	44

Подсемейство Prayinae Haeckel, 1888

2. Род *Rosacea* Quoy et Gaimard, 1827

1. <i>R. plicata</i> Quoy et Gaimard, 1827	145
--	-----

3. Род *Praya* Blainville, 1834

1. <i>P. dubia</i> (Quoy et Gaimard, 1834)	149
2. <i>P. reticulata</i> (Bigelow, 1911)	151

Подсемейство Amphicaryoninae Chun, 1897

4. Род *Amphicaryon* Chun, 1888

1. <i>A. acaule</i> Chun, 1888	152
--	-----

5. Род *Maresearsia* Totton, 1954

1. <i>M. sphaera</i> Stepanyants sp. nov.	153
---	-----

VI. Семейство Diphyidae

Подсемейство Monophyinae Stepanyants subfam. nov.

1. Род *Monophyes* Claus, 1873

1. <i>M. japonica</i> Stepanyants sp. nov.	157
--	-----

Подсемейство Gallettinae Stechow, 1921

2. Род *Sulculeolaria* Blainville, 1830

1. <i>S. quadridentata</i> (Quoy et Gaimard, 1834)	158
2. <i>S. monoica</i> (Chun, 1888)	160

3. Род *Galetta* Stechow, 1921

1. <i>G. biloba</i> (M. Sars, 1846)	165
---	-----

Подсемейство <i>Chuniphyna e</i> Moser, 1925	
4. Род <i>Chuniphyes</i> Lens et Van Riemsdijk, 1908	
	Стр.
1. <i>Ch. multidentata</i> Lens et Van Riemsdijk, 1908	167
2. <i>Ch. moserae</i> Totton, 1954	168
5. Род <i>Clausophyes</i> Lens et Van Riemsdijk, 1908	
1. <i>C. galeata?</i> Lens et Van Riemsdijk, 1908	170
Подсемейство <i>Diphyina e</i> Moser, 1925	
6. Род <i>Diphyes</i> Cuvier, 1817	
1. <i>D. dispar</i> Chamisso et Eysenhardt, 1821	172
2. <i>D. bojani</i> (Eschscholtz, 1825)	174
7. Род <i>Lensia</i> Totton, 1932	
1. <i>L. subtiloides</i> (Lens et Van Riemsdijk, 1908)	177
2. <i>L. achilles bigelowi</i> Stepaniants subsp. nov.	177
3. <i>L. subtilis</i> Chun, 1886	179
4. <i>L. meteori</i> (Leloup, 1934)	180
5. <i>L. conoidea pacifica</i> Stepaniants subsp. nov.	180
6. <i>L. multicristata</i> Moser, 1925	181
7. <i>L. reticulata</i> Totton, 1954	183
8. Род <i>Muggiae a</i> Busch, 1851	
1. <i>M. atlantica</i> Cunningham, 1892	183
2. <i>M. havock</i> (Totton, 1941)	185
3. <i>M. bargmannae</i> Totton, 1954	185
9. Род <i>Eudoxoides</i> Huxley, 1859	
1. <i>E. mitra</i> (Huxley, 1859)	188
2. <i>E. spiralis</i> Bigelow, 1911	189
10. Род <i>Chelophyes</i> Totton, 1932	
1. <i>Ch. appendiculata</i> (Eschscholtz, 1829)	191
2. <i>Ch. contorta</i> (Lens et Van Riemsdijk, 1908)	192
Подсемейство <i>Dimorphyna e</i> Moser, 1925	
11. Род <i>Dimophyes</i> Moser, 1925	
1. <i>D. arctica</i> (Chun, 1897)	194
VII. Семейство <i>Abylidae</i>	
Подсемейство <i>Abylinae</i> L. Agassiz, 1861	
1. Род <i>Ceratocymba</i> Chun, 1888	
1. <i>C. sagittata</i> Quoy et Gaimard, 1827	198
Подсемейство <i>Abylopsinae</i> Totton, 1954	
2. Род <i>Abylopsis</i> Chun, 1888	
1. <i>A. tetragona</i> (Otto, 1823)	201
2. <i>A. eschscholtzii</i> (Huxley, 1859)	204
3. Род <i>Bassia</i> Quoy et Gaimard, 1827	
1. <i>B. bassensis</i> (Quoy et Gaimard, 1834)	206

В В Е Д Е Н И Е

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОДКЛАССА SIPHONOPHORA

К сифонофорам относятся исключительно морские, колониальные, полиморфные *Hydrozoa*, ведущие свободноплавающий образ жизни. Колония сифонофор состоит из нескольких форм полипоидных и медузиодных особей, каждая из которых выполняет определенные функции. Особи выпочекиваются на стволе колонии в строго определенной последовательности. Как все *Hydrozoa*, зоиды сифонофор имеют гастральную полость, лишенную радиальных перегородок (исключение составляет гастральная полость пневматофоров большинства *Physophorae*) и выстланную только энтодермой. Гонады сифонофор всегда формируются в эктодерме.

Сифонофорам свойствен замаскированный метагенез, при котором не образуется свободноплавающего медузиодного поколения. Но наряду с этим в жизненном цикле многих сифонофор существует чередование двух различно устроенных колониальных поколений, при котором от основной полигастрической колониальной стадии отрываются моногастрические группы особей (эвдоксии, эрсеи), ведущие также свободноплавающий образ жизни и выполняющие половые и расселительные функции.

Подкласс, состоящий из единственного отряда *Siphonanthae*, включает три подотряда: *Physophorae*, *Cystonectae* и *Calycophorae*. Первые два подотряда характеризуются отсутствием эвдоксий и эрсеи, тогда как в жизненном цикле представителей последнего подотряда эвдоксии и эрсеи занимают существенное место.

КРАТКИЙ МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ ОЧЕРК

Колония сифонофор состоит из основного ствола, который у различных представителей подкласса имеет различную длину и толщину. Ствол выпочекивает полипоидных и медузиодных особей, отличающихся друг от друга, помимо своего происхождения, морфологически и функционально. Следует различать в основных морфологических группах зоидов (об их природе и функциях см. главу «Происхождение и эволюция сифонофор», разделы I, II): пневматофоры, нектофоры, гастрофоры и кроющие пластиники. Эти особи располагаются на стволе в строго определенном порядке. Поскольку ни одна из перечисленных групп особей не имеет существенных преимуществ перед другими по своей физиологической значимости, удобнее давать их описание в последовательности, соответствующей порядку расположения особей на стволе колонии.

Колонии сифонофор могут быть очень мелкими и не превышать в длину нескольких сантиметров, но иногда (*Forskalidae*, *Agalmidae*) они достигают 10—20 м в длину и несколько метров в диаметре.

Пневматофор (pneumatophora), плавательный пузырь, поплавок, воздушная камера, апикальный орган. Особь медузиодного происхождения, которая служит для пассивного движения колонии и, будучи гидростатическим аппаратом, способствует удерживанию колонии на поверхности воды или погружению ее в водную толщу. Имеется у представителей двух подотрядов сифонофор — *Physophorae* и *Cystonectae*.

Пневматофор (всегда один) располагается в апикальной части колонии и направлен вверх своим оральным концом. Он имеет яйцевидную, округлую, бутылковидную или грушевидную форму, но может иметь вид пузыря неправильной формы (рис. 1). Следует различать две основные оси

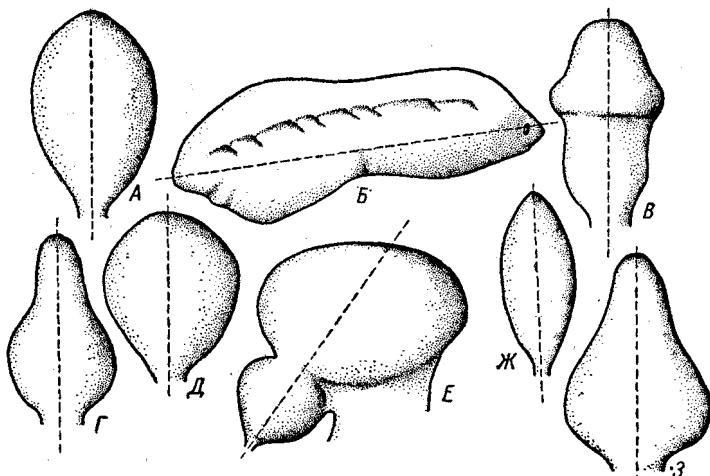


Рис. 1. Различная форма пневматофоров.

Пунктирная линия — продольная ось пневматофора. А, Ж — яйцевидная у *Physophora hydrostatica* и *Linchagalma utricularia*; Б — пневматофор в виде неправильного пузыря у *Physalia physalis*; В — грушевидная у *Athorybia rosacea*; Г, З — бутылковидная у *Nectalia loligo* и *Athoria larvata*; Д — округлая у *Circalia stephanotis*; Е — пневматофор в виде двух пузырей у *Rhodaliidae*.

пневматофора — продольную, соединяющую оральный иaborальный полюсы, и поперечную, лежащую перпендикулярно к продольной. Величина пневматофора по продольной оси колеблется от 2 до 20 мм и достигает 30 см у *Physalia* из *Cystonectae*. Как правило, продольная ось, являясь большей и имея вертикальное направление, совпадает с таковой всей колонии, однако у большинства *Cystonectae* и у представителей *Rhodaliidae* из *Physophorae* продольная ось пневматофора косо наклонена к оси колонии. У *Physalia* эта ось лежит почти горизонтально (рис. 1, Б).

Пневматофор (рис. 2) представляет собой видоизмененный медузиодный колокол, состоящий из наружной (экзумбреллярной) стенки — пневматофора (pneumatocodon), внутренней (субумбреллярной) стенки — пневматосака (pneumatosaccus) и гастральной полости между ними. Гастральная полость редко бывает простой (*Apolemidae*, большинство *Cystonectae*), чаще она поделена вертикальными радиальными септами на камеры (рис. 2, 4). Количество камер различно, но в большинстве случаев кратно четырем: их может быть 4 (*Nectalia loligo* Haeckel), чаще 8 (*Agalma haeckeli* Bigelow, *Forskalia tholoides* Haeckel, *Physophora hydrostatica* Forskal), иногда 12 (некоторые *Forskalia*) или 16 (*Athorybia formosa* Fewkes). В базальной части пневматофора гастральная полость переходит непосред-

ственно в таковую ствola колонии. Апикальная часть пневматофора у большинства *Cystonectae* и некоторых *Agalmidae* снабжена отверстием — пневматопорой (pneumatopora), гомологичным отверстию субумбреллы медузы (рис. 2, 5). Чаще пневматопора отсутствует. У некоторых *Physophorae* на ее месте имеется небольшая ямка, но у большинства видов от

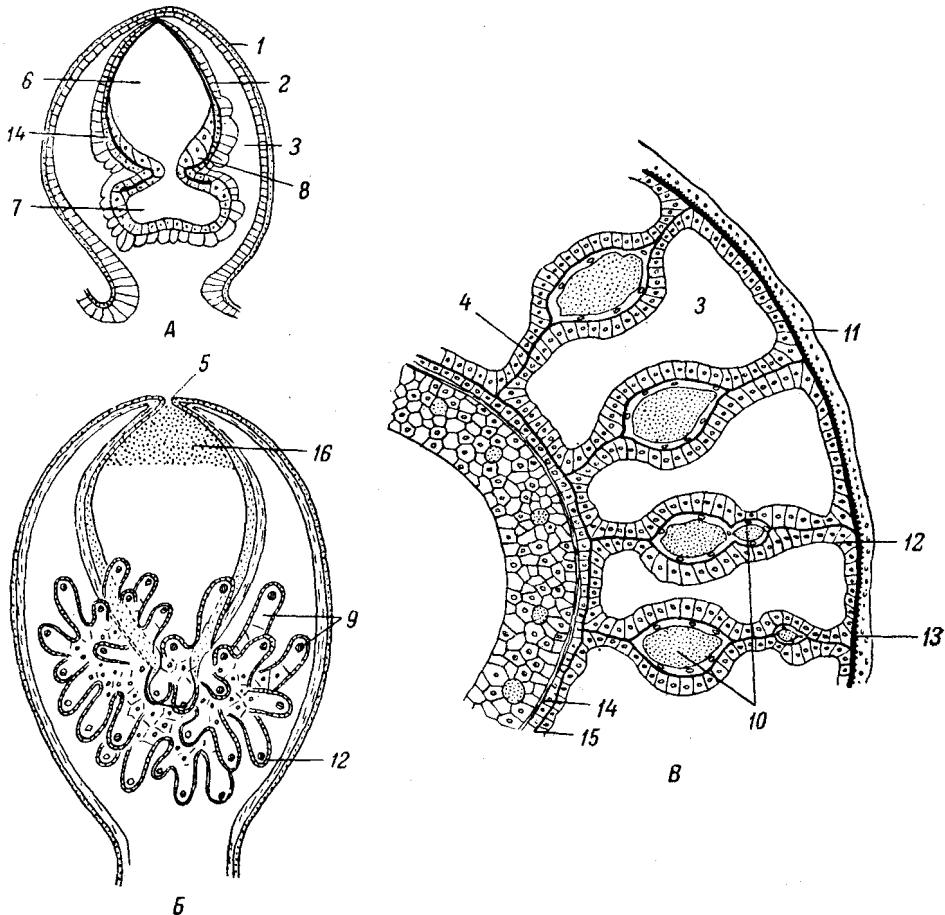


Рис. 2. Схема разрезов через различные пневматофоры сифонофор (по Хаймен).

A — продольный разрез через пневматофор *Agalma*; *B* — продольный разрез через пневматофор *Rhizophyya*; *C* — схема поперечного разреза через пневматофор. 1 — пневматокодон; 2 — пневматосак; 3 — гастральная полость; 4 — вертикальные септы; 5 — пневматопора; 6 — пневматоцит; 7 — воронка, 8 — газовая железа; 9 — гигантские клетки; 10 — отростки гигантских клеток, проникающие в гастральные септы; 11 — эктодерма; 12 — энтодерма; 13 — мышечный слой; 14 — хитиноидный слой; 15 — базальная мембрана; 16 — пигментные клетки.

апикальной ямки не остается никакого следа. В основании пневматофора некоторых *Physophorae* (*Physophora*, *Rhodaliidae*) имеется базальная пора (стигма) — вторично образованное отверстие, снабженное замыкальным сфинктором (рис. 3, 3). Полость субумбреллы пневматофора представляет собой воздушный мешок, открытый в случае наличия апикальной поры и замкнутый при отсутствии таковой. Верхняя часть воздушного мешка называется пневматоцистом (pneumatoecystis), тогда как нижняя

образует расширение — воронку, или трихтер (pneumatochone). Воронка может непосредственно переходить в пневматоцист (*Physophora hydrostatica*), но может быть отделена от него диафрагмой, в которой имеется отверстие — пневматопиле (pneumatopyle) (*Lynchagalma utricularia* (Claus)). Дно воронки, а иногда и ее стенки, выстланы железистыми клетками, образующими газовую железу — пневматодению (pneumatodenia) (рис. 2, 8). Часто газовая железа разветвляется, ее ветви впичиваются в гастральную полость, где оканчиваются гигантскими клетками (*Rhizophysa*) (рис. 2, 9). У *Rhizophysa filiformis* (Forskal), например, эти клетки могут достигать в длину 1.5—2 мм. В некоторых случаях отростки газовой железы проникают в гастральные септы (*Athorybia*) (рис. 2, 10).

Стенки пневматофора образованы двумя основными слоями: эктодермой и энтодермой (рис. 2, 11, 12). Мезоглея отсутствует, но имеется тонкая базальная мембрана. Эктодерма пневматоциста выделяет хитиноидный слой, выстилающий полость воздушного мешка (рис. 2, 14), в области воронки клетки эктодермы видоизменены в описанные выше клетки газовой железы. Пневматокодон характеризуется хорошо развитыми эпителиально-мышечными клетками, образующими довольно толстый мышечный слой (рис. 2, 13). На обоих полюсах пневматофора располагается по диффузному нервному сплетению. Апикальная часть пневматофора обычно имеет пигментные пятна (рис. 2, 16).

В основании пневматофора сифонофор семейства *Rhodaliidae* располагается овальное или грушевидное образование — аурофор (aurophora). Поверхность аурофора либо гладкая (*Stephalia*, *Rhodalia*, *Angelopsis*) (рис. 5), либо покрыта многочисленными папиллами (*Archangelopsis*, *Dromalia*) (рис. 4). Внутри аурофора проходит канал — ауродукт (auroductus) с толстыми хитиноидными стенками. У представителей *Stephalia*, *Rhodalia*, *Dromalia* этот канал узкий и имеет цилиндрическую форму, тогда как в роде *Archangelopsis* он широкий и конический. Чаще всего просвет ауродукта заполнен эктодермой, клетки которой выполняют секреторные функции. Ауродукт соединяется с полостью пневматофора через отверстие — ауропиле (auropyle). Гастральная полость аурофора поделена радиальными септами на камеры, число которых равно 8, 12 или 16. Аурофор связан с внешней средой либо через единственное отверстие — ауростигму (aurostigma) (*Stephalia*, *Rhodalia*, *Angelopsis*), либо посредством многочисленных отверстий, каждое из которых располагается на конце папиллы (*Dromalia*, *Archangelopsis*). Папиллы являются выростами наружной стенки аурофора; в каждую папиллу заходит вырост гастральной полости аурофора (рис. 4, 7).

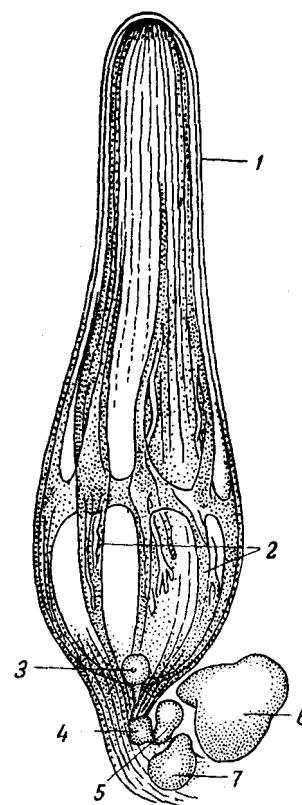


Рис. 3. Пневматофор *Physophora hydrostatica* с базальной порой и зоной почкования нектофоров под ним (по Хуну).
1 — пневматокодон; 2 — вертикальные септы; 3 — базальная пора; 4—7 — выпуклывающиеся нектофоры.

Существует несколько точек зрения на природу аурофора. Некоторые авторы считают его видоизмененным плавательным колоколом (нектофо-

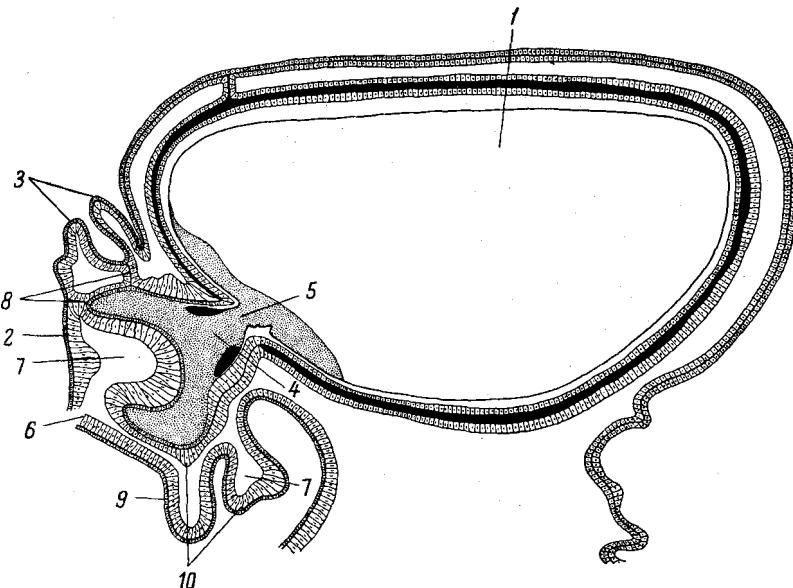


Рис. 4. Продольный разрез через пневматофор *Archangelopsis typica*
(по Ленцу и Ван Римсдейку).

1 — пневматоцист; 2 — аурофор; 3 — папиллы; 4 — ауродукт; 5 — ауропиле;
6 — ауростигма; 7 — гастральная полость; 8 — радиальные септы; 9 — экто-
дерма; 10 — энтодерма.

ром) (Haekel, 1888b), другие рассматривают аурофор как дистальную часть пневматофора (пневматоцист) (Chun, 1897c), однако наиболее логичным оказывается мнение ряда исследователей (Lens a. Van Riemsdijk, 1908; Bigelow, 1911b), считающих аурофор видоизмененной нижней частью пневматофора. Сравнение аурофора *Rhodaliidae* с пневматофором других *Physoporae* указывает на гомологию ауродукта с типичной воронкой, при этом ауропиле соответствует пневматопиле, а ауростигма базальной поре. Радиальные камеры аурофора гомологичны таковым пневматофора. Таким образом, становится очевидным, что аурофор — не самостоятельная особь колонии, а лишь нижняя, секретирующая часть пневматофора, тогда как образование, считающееся у *Rhodaliidae* собственно пневматофором, гомологично лишь верхней части такового, а его полость не что иное, как пневматоцист. Иными словами, пневматофор *Rhodaliidae* представляет собой образование, состоящее из двух неравных частей. Боль-

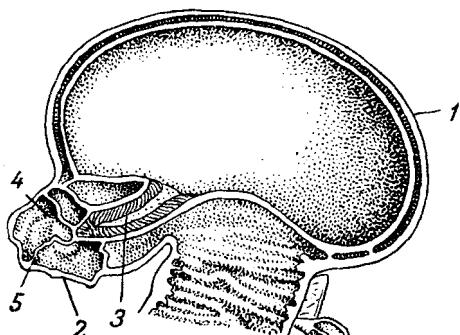


Рис. 5. Продольный разрез через пневматофор *Angelopsis dilata* (по Биджелу).

1 — пневматофор; 2 — аурофор, лишенный папилл; 3 — ауродукт; 4 — гастральная полость; 5 — септы.

шая верхняя часть пневматофора, воздушная полость которой соответствует пневматоцисту, отделена наружной перетяжкой от меньшей нижней (аурофора), воздушная полость которой соответствует воронке.

Нектофор¹ (*peストphora*, *peストocalyx*), плавательный колокол. Особь медузоидного происхождения. Нектофоры имеются у представителей подотряда *Physophorae* (кроме *Athorybia*) в количестве 1 (*Melophysa*) — 400 экз. в колонии и у представителей подотряда *Calycophorae* в количестве 1—16 экз. (чаще 1—2); служат органами активного движения колонии. У *Cystonectae* нектофоры отсутствуют, лишь у некоторых (*Physalia physalis* (Linne)), по мнению Тотона (Totton, 1960), существуют «специальные» нектофоры.

Нектофоры находятся в колонии *Physophorae* сразу же под пневматофором, где прикрепляются с помощью мускулистых отростков к стороне ствола, называемой вентральной (см. описание ствола), располагаясь в 2 продольных ряда (*Agalmidae*, *Apolemidae*, *Nectaliidae*, *Physophoridae*) (рис. 6, *B*), многорядно (*Forskaliidae*) (рис. 6, *A*) либо радиально, образуя горизонтальную корону (*Rhodaliidae*) (рис. 6, *B*). В семействе *Hippopodiidae* (подотряд *Calycophorae*) нектофоры (до 8 пар в колонии) соединяются друг с другом при помощи своих мускулистых отростков, которые вместе составляют подобие ствола — в действительности ложного ствола (см. описание ствола колонии). Нектофоры тесно прилегают друг к другу, образуя апикальную «шапку» колонии (рис. 6, *Г*). У всех прочих *Calycophorae* нектофоры, количество которых не превышает двух, располагаются либо один напротив другого (*Prayidae*) (рис. 6, *Д*), либо один под другим и тогда один из них называется верхним, другой нижним (*Diphyidae*, *Abylidae*) (рис. 6, *E*), либо в колонии имеется всего один нектофор (*Nectopyramis*, *Muggiae*, *Sphaeronectes*) (рис. 6, *Ж*). Столон, выпоночковывающий нектофоры в этих семействах, так же как у *Hippopodiidae*, является ложным стволов.

Форма нектофоров чрезвычайно разнообразна. В подотряде *Physophorae* все нектофоры одной колонии устроены одинаково и часто имеют контур, больше всего соответствующий сердцевидному или клиновидному (*Marrus*, *Agalma*, *Halistemma*, *Nectalia*, *Physophora*) (рис. 64, 67, 69, 71). Иногда эта форма нарушается смешением отдельных частей нектофора (*Stephanomia*) (рис. 70). Известна также ланцетовидная форма нектофоров (*Bargmannia elongata* Totton) (рис. 73). У представителей семейства *Forskaliidae* нектофоры неправильно призматической формы, сильно уплощены и имеют конический или пирамидальный вырост различной длины (рис. 7). У других представителей *Physophorae* нектофоры могут быть колокольчатой или грушевидной (*Rhodaliidae*) формы. В подотряде *Calycophorae* форма нектофоров еще более разнообразна, причем это разнообразие увеличивается вследствие наличия у этой группы личночных нектофоров, которые в процессе онтогенеза в большинстве случаев заменяются дефинитивными нектофорами (см. главу о развитии сифонофор). У некоторых *Calycophorae* личночные нектофоры отличаются по форме от дефинитивных (*Hippopodiidae*), иногда приближаются к ним (*Prayidae*, *Diphyidae*). Все дефинитивные нектофоры одной колонии могут иметь одинаковую форму (*Hippopodiidae*, *Prayinae*) либо быть близкими по форме (*Maresearsia* из семейства *Prayidae*, семейство *Diphyidae*), или совершенно отличаться формой друг от друга (*Abylidae*, *Amphicaryon* из семейства *Prayidae*).

¹ Ввиду того что определение сифонофор ведется главным образом по нектофорам, чаще всего встречающимся в планктонных пробах, описание морфологии нектофоров дается наиболее детально.

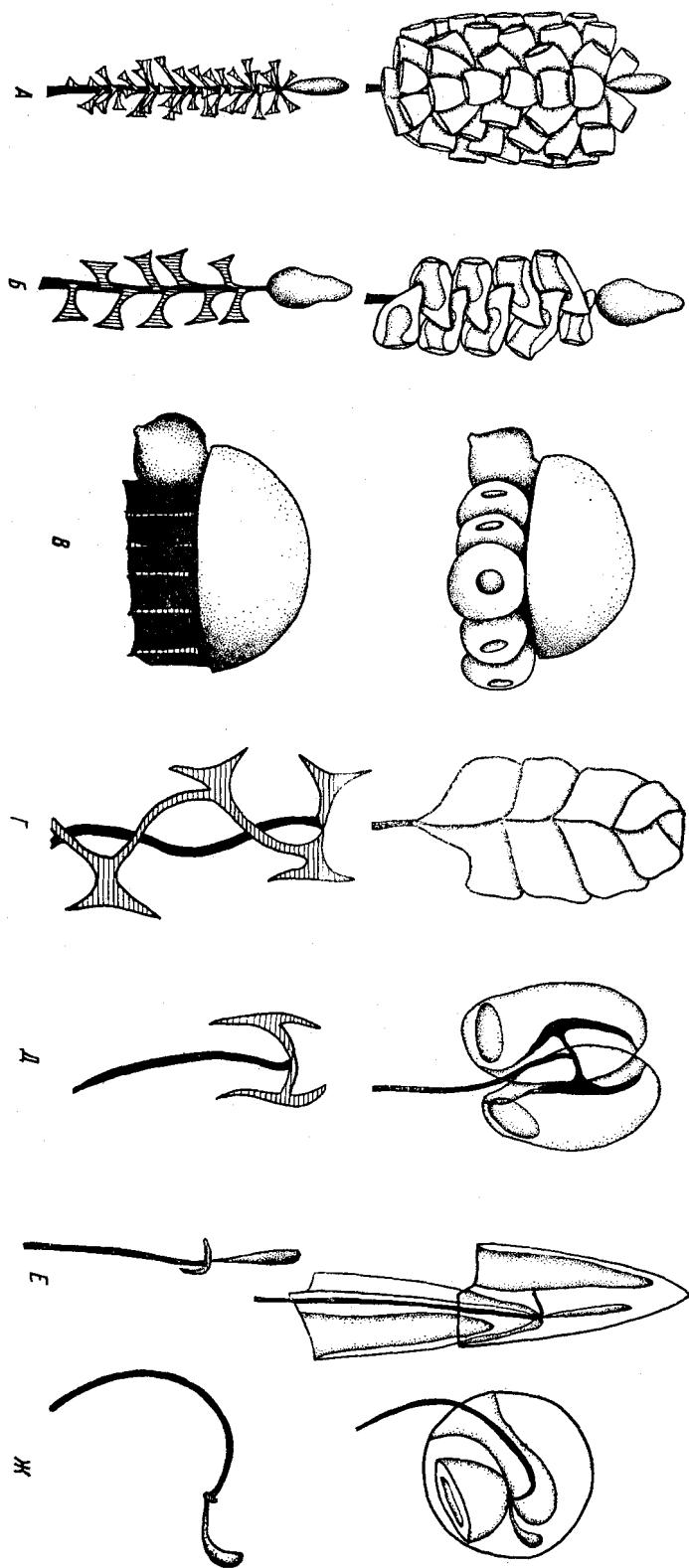


Рис. 6. Схема расположения нектофоров на стволах различных колоний сифонофор.
 I ряд — отрезок колонии с нектофорами на стволе; II ряд — этот же участок колонии, лишенный нектофоров (прижимают места прикрепления нектофоров к стволу колонии). А — *Forsuliidae* (аноградное расположение нектофоров); Б — *Agauidae* (двурядное расположение, нектофоры); В — *Rhodaiidae* (радиальное расположение нектофоров); Г—Е — *Hypnodidae*, *Ptygidae*, *Diphyidae* (сочленение нектофоров друг с другом или помоеми отростков); Г — нектофоры образуют панкту; Д — нектофоры расположены один напротив другого; Е — нектофоры расположены один под другим; Ж — *Sphaeromestidae* (колония выпуклана единственным нектофором).

Нектофоры могут быть окружной, иногда почти сферической формы (личиночные нектофоры *Hippopodiidae*, *Rosacea*, *Sphaeronectes*, оба дефинитивных колокола *Maresearsia*) (рис. 79, 91, 98); часто форма нектофоров бывает овальной, бобовидной или почти цилиндрической (дефинитивные нектофоры *Hippopodiidae*, *Rosacea*, *Praya*, один из двух дефинитивных нектофоров *Amphicaryon*) (рис. 79, 92, 95, 96). Подчас нектофоры принимают форму сильно уплощенных, почти дисковидных пластинок (второй дефинитивный нектофор *Amphicaryon*) (рис. 97). Очень характерна для дефинитивных нектофоров *Calysiphorae* призматическая форма (*Vogtia*, верхние дефинитивные нектофоры большинства *Abylidiae*) (рис. 82, 84, 139, 141). Еще более характерна коническая и пирамidalная форма нектофоров. Коническими бывают личиночные и верхние дефинитивные нектофоры в подсемействах *Monophyinae*, *Chuniphyinae*, *Galettinae*, *Dimorphyinae* (рис. 100, 103, 112), пирамidalными — верхние дефинитивные нектофоры *Diphyinae* и многие нижние дефинитивные нектофоры семейства *Diphyidae*. Иногда пирамidalная форма бывает неправильной, т. е. в форме нектофоров появляются элементы асимметрии (нижние дефинитивные нектофоры *Abylidiae*) (рис. 137, 143). Во всяком нектофоре существует основная продольная ось, соединяющая оральный и аборальный полюсы колокола. У представителей *Physophorae* размеры нектофоров, которые более или менее одинаковы в пределах одной колонии, варьируют от 1 до 20 мм по продольной оси. В редких случаях нектофоры *Physophorae* больше в длину, чем в ширину (*Bargmannia*, семейство *Rhodaliidae*), чаще, наоборот, большей оказывается ширина нектофоров (*Marrus*, *Agalma*, *Halistemma*, *Physophora*) (рис. 69, 71).

Нектофоры *Physophorae* располагаются в колонии таким образом, что их продольные оси, направленные, как правило, вниз, наклонены к продольной оси ствола под некоторым углом, величина которого у различных представителей различна. У *Calysiphorae* нектофоры одной колонии могут быть более или менее одинаковы по величине (*Hippopodiidae*, *Prayinae*, *Diphyidae*) либо отличаются друг от друга (*Amphicaryoninae*). В семействе *Abylidiae*, например, верхний дефинитивный нектофор в 2—3 раза меньше нижнего. Дефинитивные нектофоры *Calysiphorae* в большинстве случаев больше в длину, чем в ширину, причем их длина равна 1—60 мм. Положение нектофоров в колонии *Calysiphorae* может быть таким, что их продольные оси лежат под углом к продольной оси ствола (*Hippopodiidae*). Гораздо чаще продольные оси нектофоров параллельны оси ствола. В этом случае продольные оси двух нектофоров могут быть параллельны друг другу (*Prayidae*) либо одна как бы продолжает другую (*Diphyidae*, *Abylinae*). В подсемействе *Abylopsinae* продольные оси верхнего и нижнего нектофоров лежат под углом друг к другу (рис. 8). Исходя из положения нектофоров на стволе колонии, следует различать вентральную сторону нектофора, соответствующую вентральной стороне ствола,

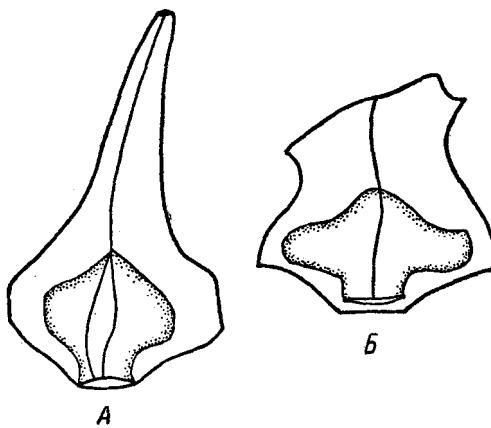


Рис. 7. Нектофоры *Forskaliidae*.
A — *Forskalia tholoides*; Б — *F. edwardsii*.

к которой она прилегает, и противоположную ей дорзальную сторону нектофора. Соответственно, стороны, лежащие между дорзальной и вентральной, могут быть названы латеральными. Кроме того, в нектофоре различают вершину, или апикальную часть, и основание, или базальную часть.

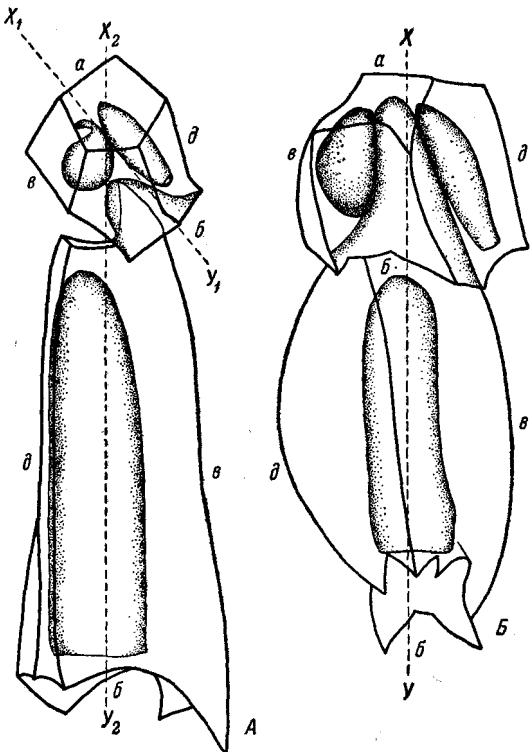


Рис. 8. Соотношение осей верхнего и нижнего нектофоров в двух подсемействах семейства *Abylididae*.

A — Abulopsinae. Продольная ось верхнего нектофора (X_1-Y_1) лежит под углом к продольной оси нижнего нектофора (X_2-Y_2); **Б — Abylinae.** Продольные оси верхнего и нижнего нектофоров как бы составляют единую линию $X-Y$; *a* — вершина нектофора, *b* — основание нектофора, *v* — вентральная сторона нектофора, *d* — дорзальная сторона нектофора.

Часто нектофоры бывают сплющенны в дорзо-вентральном направлении (*Physophorae*, *Hippopodiidae*, *Prayidae*), при этом их продольная ось может быть изогнута таким образом, что оральный полюс несколько смещается на дорзальную сторону (*Hippopodiidae*). Большинство нектофоров *Diphyidae* и нижние нектофоры *Abylididae* в большей или меньшей степени сплющены с боков (латерально).

Нектофор представляет собой видоизмененный медузоидный колокол, у которого наружная (эксумбреллярная) и внутренняя (субумбреллярная) стенки разделены мезоглеальным слоем. Мезоглея может быть различной толщины и консистенции: в семействе *Prayidae*, например, она нежная и мягкая, а в семействах *Diphyidae*, *Abylididae* — очень плотная. Поверхность нектофора может быть гладкой, лишенной выростов и ребер (*Prayinae*, *Sphaeronectidae*), однако чаще нектофоры несут на своей поверхности мезоглеальные выросты, количество которых либо ограничено 2—4 (*Vogtia glabra* Bigelow, *Hippopodius hippopus* (Forskal), *Agalma*, *Marrus*), либо неопределенно велико (*Vogtia spinosa* Kef. et Ehl., *Nectopyramis spinosa*

Sears). Для нектофоров многих видов характерны также поверхностные зубцы и ребра. Количество и расположение зубцов и ребер может быть чрезвычайно разнообразным. В семействе *Hippopodiidae*, например, имеются крупные краевые зубцы (рис. 80) — от 2 до 5 на одном нектофоре. Многим представителям семейств *Diphyidae*, *Abylididae* свойственны зубцы (см. ниже), располагающиеся по базальному краю нектофора в количестве 1—6 в каждом колоколе. Ребра нектофоров иногда выражены очень слабо (*Muggiae bargmannae* Totton, *Vogtia glabra*), но чаще они вполне отчетливы и образуют на поверхности колокола вертикальные и горизонтальные грани. Края ребер бывают ровными, но могут быть и пильчатыми.

Субумбреллярная полость нектофора — нектосак (nectosaccus) может быть очень мелкой (*Hippopodiidae*, *Prayinae*, *Nectopyramidinae*), но бывает и глубокой; в семействах *Diphyidae*, *Abylidiae* нектосак занимает в высоту большую часть нектофора. Иногда нектосак подвергается редукции и может быть почти незаметным для невооруженного глаза (один из нектофоров *Amphicaryon*) (рис. 97, A). Форма нектосака самая разнообразная.

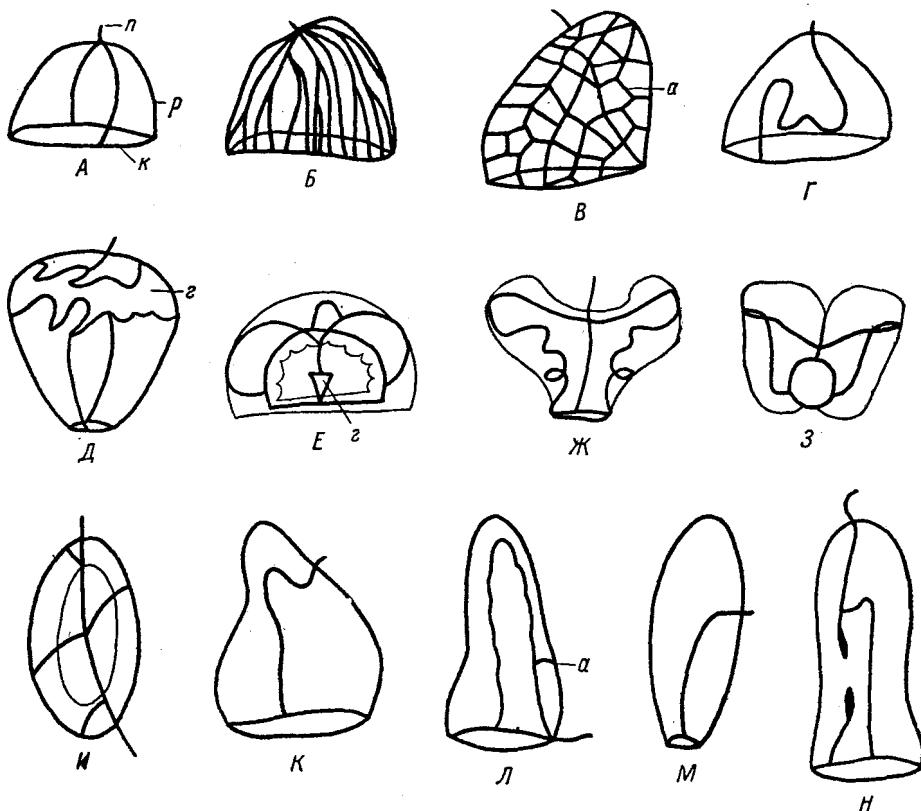


Рис. 9. Различные формы нектосаков.

Жирной линией выделена гастральная система нектосака (каналы: *r* — радиальные, *n* — кольцевой, *p* — педикулярный). А — *Sphaeronectes*; Б — *Praya dubia*; В — *P. reticulata*; Г — *Rosacea plicata*; Д — *Maresearsia ephaera*; Е — *Vogtia serrata*; Ж — *Halistemma rubra*; З — *Ramosia vitiazii*; И — *Neclopystamnus natans*; К — *Monophrues japonica*; Л — *Sulculeolaria monoica*; М — *Abylopsis eschscholtzii*; Н — *A. tetragona* (нижний нектофор). *g* — гипертрофированные участки радиальных каналов, *a* — анастомозы между радиальными каналами.

Он может быть почти дисковидным, овальным, шаровидным и луковицевидным (рис. 9). Довольно обычна также конусовидная форма нектосака, причем вершина конуса может быть больше или меньше заострена либо притулена, а иногда вытянута в виде трубки или имеет на конце булавовидное вздутие (рис. 113). Нектофоры *Physophorae* имеют довольно причудливые формы своих нектосаков (рис. 64, 67, 69, 70, 73, 76). Отверстие нектосака, условно называемое ртом, снабжено особой кольцевой складкой эктодермы — парусом. Край отверстия нектосака может быть либо ровным (*Prayidae*, *Hippopodiidae*, все *Physophorae* и частично *Diphyidae*), либо снабжен по краю различным количеством зубцов (от 1 до 6). Чаще зубцы лежат в плоскости, перпендикулярной к плоскости отверстия нектосака (*Diphyes*, *Chuniphyes*), но иногда их плоскость параллельна таковой от-

верстия нектосака (*Sulculeolaria*) (рис. 101, 102). Края зубцов могут быть ровными либо пильчатыми. Иногда отверстие нектосака имеет волнистый край (*Nectopyramis thetis* Bigelow) (рис. 88). Стенки субумбреллы имеют очень развитую мускулатуру, благодаря которой нектофоры обладают хорошими плавательными свойствами.

Субумбрелла нектофора лишена манубриума, и остатки гастронектофоральной системы представлены здесь радиальными каналами, идущими вдоль стенки нектосака и впадающими в кольцевой канал, окаймляющий «рот». Как правило, радиальных каналов 4 (центральный, дорзальный и 2 латеральных),² очень редко их число сокращается до 2. Так, в ларвальном нектофоре *Vogtia glabra* отсутствуют 2 латеральных канала. Радиальные каналы бывают простыми, реже они ветвятся (*Amphicaryon ernesti* Totton, *Apolemia uvaria* (Lamarck), *Ramosia vitiazzi* Stepanyants), причем ветви каналов могут анастомозировать между собой (*Praya reticulata* (Bigelow)) (рис. 9, В). Нектосак верхнего нектофора представителей подсемейства *Galettinae* имеет единственный анастомоз между латеральным и центральным каналами (рис. 9, Л). Радиальные каналы бывают равной длины, но часто длина их различна (*Physophorae*, *Hippopodiidae*, *Diphyidae*). Они могут быть прямыми или нетлевидно, дуговидно и сигмовидно изогнутыми (рис. 9, Г, Е, Ж, З). Радиальным каналам некоторых представителей *Calycophorae* свойственна гипертрофия. В роде *Maresearsia* частичной гипертрофии подвергаются все 4 радиальных канала. В семействе *Hippopodiidae* лишь центральный канал нектосака имеет гипертрофированный участок, называемый центральным синусом (рис. 9, Е). Гастронектофоральная система нектофора связана с таковой ствола колонии посредством педикулярного канала (рис. 9). У части видов подсемейства *Nectopyramidinae* каждый из радиальных каналов нектосака продолжается за пределы полости субумбреллы и самостоятельно впадает в гастральный канал ствола колонии (*Nectopyramis thetis*, *N. natans* Bigelow).

Центральная сторона нектофора обладает в большинстве случаев особым влагалищем, либо прилегающим лишь к участку ствола колонии (*Physophorae*, *Hippopodiidae*), либо заключающим в себе значительную часть ствола (*Prayidae*, *Diphyidae*, *Abylidiae*), а иногда и весь ствол. Это влагалище, называемое гидроциумом (*hydrocium*, *infundibulum*), бывает различной величины и формы. Часто оно представляет собой простую щель (более или менее глубокую), ограниченную мезоглеальными лопастями (*Physophorae*, нижние нектофоры *Diphyidae*, *Abylidiae*). Мезоглеальные лопасти могут быть в свою очередь вооружены зубцами, крючками и клапанами. Гидроциум нижних нектофоров представителей подсемейства *Abylopsinae* трубковиден, т. е. клапаны его мезоглеальных лопастей, налегая один на другой, образуют трубку. Все верхние колонки *Diphyidae* и *Abylidiae* (исключение составляют таковые *Galettinae*, вовсе лишенные гидроциума) имеют сводчатую полость гидроциума, иногда мелкую, а иногда достигающую в высоту $\frac{1}{2}$ и более высоты нектосака. Стенка гидроциума, обращенная к нектосаку, называется дорзальной и может спускаться ниже уровня отверстия нектосака. Она бывает сплошной, но может оканчиваться двумя лопастями (рис. 10). Противоположная стенка гидроциума (центральная) и две боковые (латеральные) имеют ровный или вогнутый край. Часто края стенок гидроциума, так же как ребра всего нектофора, бывают пильчатыми. Открывается гидроциум верхних колонок *Diphyidae* и *Abylidiae* на базальном конце нектофора,

² Названия радиальных каналов соответствуют названиям сторон нектофора, на которых они располагаются.

либо его отверстие располагается вентро-базально. Края гидроциума, а иногда и его стенки, имеют выросты и зубцы.

К существенным элементам нектофоров большинства сифонофор принаследует соматоцист (*canalis somatocystis*). Соматоцист представляет собой ветвь гастроваскулярной системы ствола колонии. Эта ветвь вдается в мезоглею нектофора с его вентральной стороны и, будучи снабжена крупными, по-видимому, секреторными клетками, содержит в большинстве случаев капли маслянистого вещества. Подлинное назначение этого резервуара жира окончательно не установлено. По мнению одних авторов, соматоцист является хранилищем запасных питательных веществ или сам непосредственно участвует в пищеварении, тогда как другие рассматривают его как гидростатическое приспособление колонии (Tregouboff,

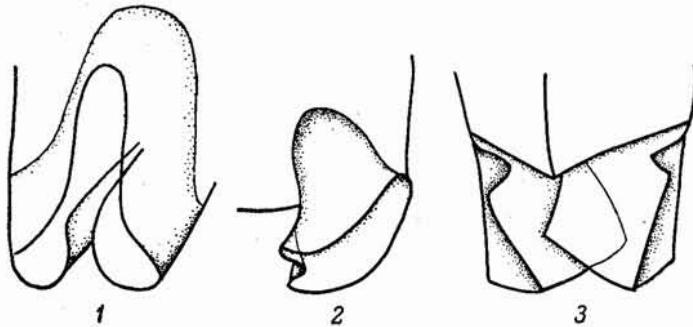


Рис. 10. Строение дорзальной и вентральной стенки гидроциума *Diphyidae*.

1 — вентральная стенка гидроциума нектофора *Muggiaeae haroek*;
2 — гидроциум *Dimorphyes arctica*, дорзальная стенка которого сплошная;
3 — дорзальная стенка гидроциума *M. atlantica*.

1957). У *Sphaeronectidae*, *Diphyidae* и *Abylididae* соматоцистом верхнего дефинитивного нектофора начинается гастроваскулярная система колонии. Соматоцист в этих семействах хорошо развит и может достигать (а иногда и превышать) уровень вершины нектосака. Форма соматоциста самая разнообразная (от овальной или шаровидной до ретортовидной, веретено-видной или нитевидной). Он может сидеть на ножке различной длины и быть лишен ножки, иногда имеет выросты и придатки (рис. 11). Нижние нектофоры указанных семейств (так же как нектофоры *Physophorae*) лишены настоящего соматоциста, и последний сводится у них к небольшому каналцу или столбику (рис. 102). Исключение составляет подсемейство *Chuniphyinae*, в котором соматоцист нижнего нектофора развит хорошо (рис. 112, Б). В двух других семействах *Calyphorae* — *Prayidae* и *Hippopodiidae* — соматоцист представляет собой лишь простой столбик (*Hippopodiidae*) либо систему восходящих и нисходящих ветвей, иногда простых (*Rosacea*), но часто ветвящихся (*Praya*, *Nectopyramis*). К интересным образованиям принадлежит так называемый «центральный орган» нектофора, имеющийся у личиночных нектофоров *Prayidae* и сохраняющийся у дефинитивных нектофоров *Nectopyramis* (рис. 90, А; 91, Б). Центральный орган (шаровидное или овальное тело) лежит с дорзальной стороны, поблизости от вершины гидроциума, между соматоцистом и началом ствола колонии. Его происхождение и функции еще не ясны.

Как было сказано выше, у представителей подотряда *Cystonectae* нектофоры отсутствуют, но у *Physalia physalis*, по мнению Тотона (Totton, 1960), существуютrudименты нектофоров. Эти образования располагаются

возле гонодендротов (см. стр. 31) и потому ранее принимались за женские половые колокола (Huxley, 1859; Haecel, 1888b; Chun, 1897b). Тотон относит их к нектофорам ввиду полного отсутствия манубриума на всех стадиях их развития (рис. 12). У *Ph. physalis* с помощью этих нектофоров плавают созревшие гонодендрты, которые, отрываясь от колонии, некоторое время ведут самостоятельный образ жизни.

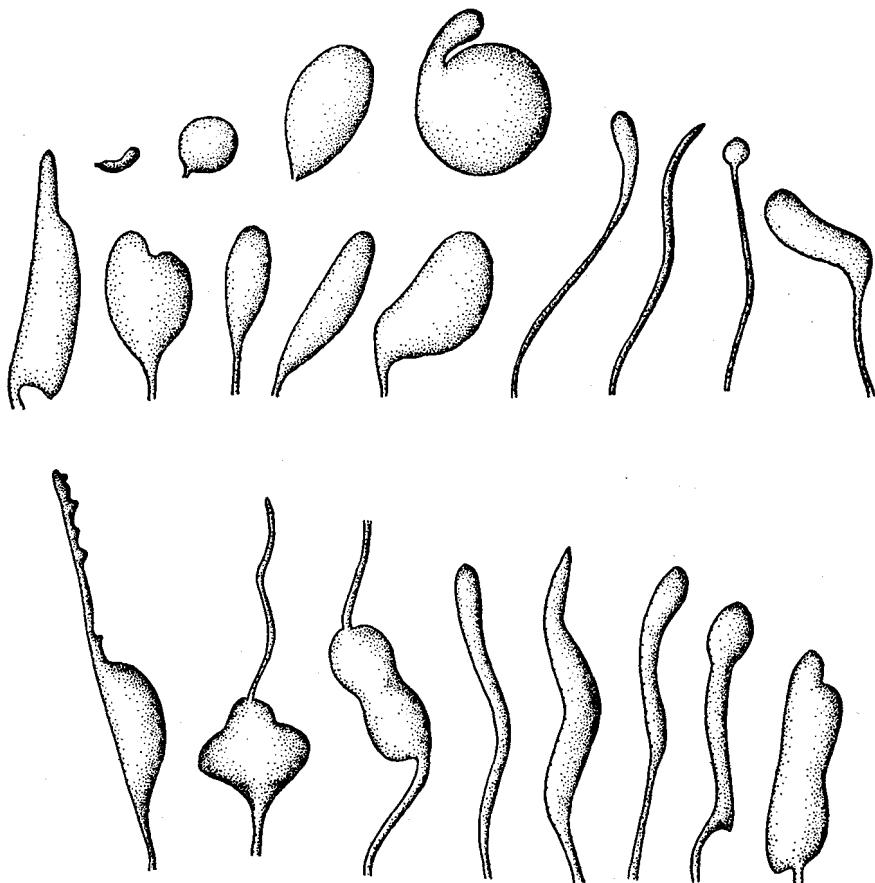


Рис. 11. Различная форма соматоцистов у представителей *Sphaeronectidae*, *Diphyidae* и *Abylididae*.

Все остальные особи колонии, выпочекивающиеся в большинстве случаев ниже нектофоров, группируются, как правило, в небольшие комплексы — кормидии. Порядок зооидов внутри кормидия может быть различным (см. описание сифосомы).

Гастрозоид (siphon, polypes), полип, сифон, всасывающий желудок, питающий полип. Особь полипоидного происхождения. Гастрозоиды имеются у представителей всех трех подотрядов — *Physophorae*, *Calycophorae* и *Cystonectae* — и являются питающими зооидами колонии. В каждой взрослой колонии можно обнаружить большое количество гастрозоидов, располагающихся вдоль центральной стороны ствола, на некотором расстоянии друг от друга. Каждый гастрозоид направлен своим оральным концом от ствола таким образом, что его продольная ось (ось,

соединяющая проксимальный и дистальный концы полипа) лежит под углом к продольной оси ствола колонии и направлена вниз (рис. 13).

Гастрозоиды могут иметь веретеновидную, цилиндрическую, бутылковидную или грибовидную форму (рис. 14). О величине гастрозоидов судить трудно, ибо их мускулистое тело сильно сокращается при малейшем раздражении, а тем более при фиксации. Размеры фиксированных гастрозоидов варьируют в пределах 2—60 мм у разных видов.

Будучи видоизмененным полипом, гастрозоид тем не менее лишен щупальца, расположенных у типичных гидроидных полипов близ ротового конуса. Един-

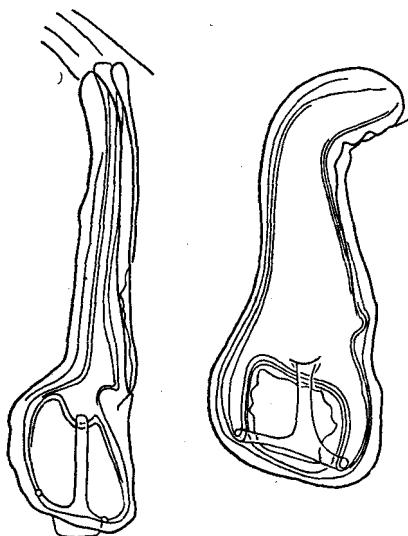


Рис. 12. Нектофоры *Physalia physalis* (по Тотону).

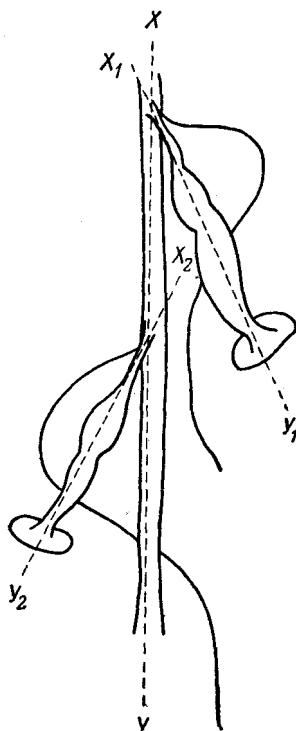


Рис. 13. Схема расположения гастрозоидов на вентральной стороне ствола колонии.

X—Y — продольная ось ствола колонии; X₁—Y₁ и X₂—Y₂ — продольные оси гастрозоидов.

ственное щупальце гастрозоида располагается на его проксимальном конце (см. ниже). В теле гастрозоида следует различать 4 основные части, развитые в большей или меньшей степени (рис. 15). Самый проксимальный конец полипа — ножка (*pedunculus siphonalis*), с помощью которой гастрозоид соединяется со стволом колонии. Ножка бывает различной длины. У большинства *Calyptophorae* она короткая, иногда совсемrudиментарная, тогда как в семействах *Agalmidae* и *Forskaliidae* из подотряда *Physophorae* она заметно длиннее. Внутри ножки проходит цилиндрический канал, соединяющий гастральную полость полипа и ствола колонии. За ножкой следует толстостенная преджелудочная часть (*basigaster*). Этот участок гастрозоида может быть сферическим, овальным или удлиненно-грушевидным (*Physophoridae*); в мощной эктодерме его стенок имеется большое количество стрекательных клеток. Овальная полость преджелудочной части гастрозоида отделена от полости следующего участка — желудка — пилорическим клапаном. Желудок (*stomachus*) — основная часть гастрозоида — представляет собой

тонкостенный мешок. В гастральную полость желудка вдаются железистые клетки, располагающиеся либо продольными бороздами, либо многочисленными пучками. Этот комплекс железистых клеток желудка гастрозоида получил условное название «печеночной железы» (*villi hepatici stomachi*). Ветви «печеночной железы» могут быть окрашены в желтый, оранжевый, красный и коричневый цвета. Наконец, самый дистальный участок гастрозоида называется хоботком (*proboscis*). Он имеет мощную мускулатуру, благодаря которой способен сильно сокращаться и вытягиваться. Свободный конец хоботка несет ротовое отверстие, которое может быть круглым, многоугольным или многолопастным: с 4, 8, 12 или 16 лопастями.

В проксимальной части гастрозоида располагается тонкое, большей частью очень длинное щупальце, называемое арканчиком (*tentaculum, filamentum*), ловчей нитью, ловчим щупальцем. Само название указывает на назначение этого органа, выполняющего ловчие и оборонительные функции. Арканчик помещается в большинстве случаев на ножке гастрозоида (большинство *Calycophorae*, некоторые *Physophorae*, многие *Cystonectae*), реже на преджелудочной части (*Rhodaliidae*, *Forskaliidae*). Мнение, что у *Physalia physalis* арканчик отходит непосредственно от ствола колонии, ошибочно, ибо имеющаяся в основании каждого щупальца ампула представляет

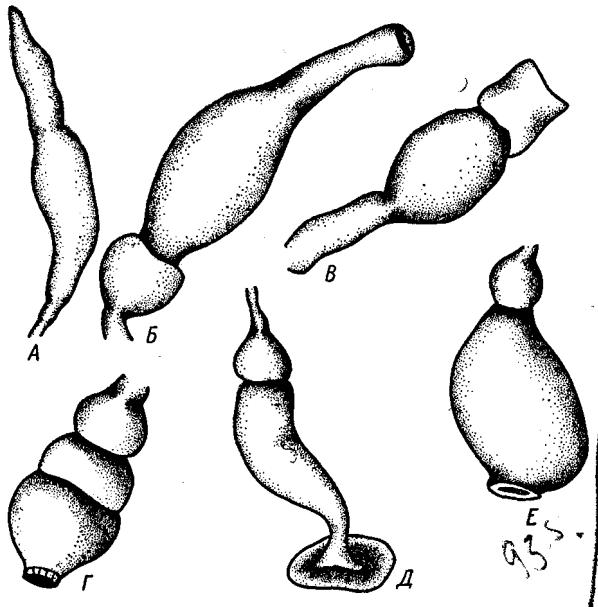


Рис. 14. Различная форма гастрозоидов.
А — *Rhodalia*; Б — *Forskalia*; В — *Marrus*; Г — *Bassia*;
Д — *Hippopodius*; Е — *Diphyes*.

ляет собой, очевидно (Totton, 1960), гипертрофированную преджелудочную часть соответствующего гастрозоида. По структуре арканчик — тонкое, мускулистое образование, внутри которого проходит канал гастральной полости. Стенки арканчика состоят из двух обычных слоев и тонкой мембранны между ними. Продольная мускулатура эктодермы и кольцевая мускулатура энтодермы щупальца развиты очень хорошо. Арканчики редко бывают простыми (*Apolemidae*, *Physalia*). В большинстве случаев на них образуются боковые ветви — тентиллы (*tentilla*). Каждая тентилла состоит из трех основных частей — проксимальной ножки, центральной части, содержащей целый набор стрекательных клеток разного строения, и дистальной части — терминальной нити (рис. 16). Особого внимания заслуживает устройство центральной части тентиллы. Это расширенный участок самой трубы тентиллы, эктодерма которого продуцирует большое количество стрекательных клеток (книдоцит). Расположение и устройство книдоцит весьма разнообразно. У *Calycophorae*, например, они заполняют особый мешочек — книдосак, где размещаются группами или продольными рядами. У *Physophorae*

книдоцисты собраны в кидобанд, закрученный по спирали 3—4, реже 6—8 витками. У *Cystonectae* с ветвящимися щупальцами книдоцисты представлены многочисленными рядами на одной из сторон каждой тентиллы, тогда как на неразветвленных щупальцах *Physalia* книдоцисты собраны в многочисленные продольные серии почковидных кидобандов, также по одной из сторон щупальца (рис. 17). Дистальная часть тентиллы

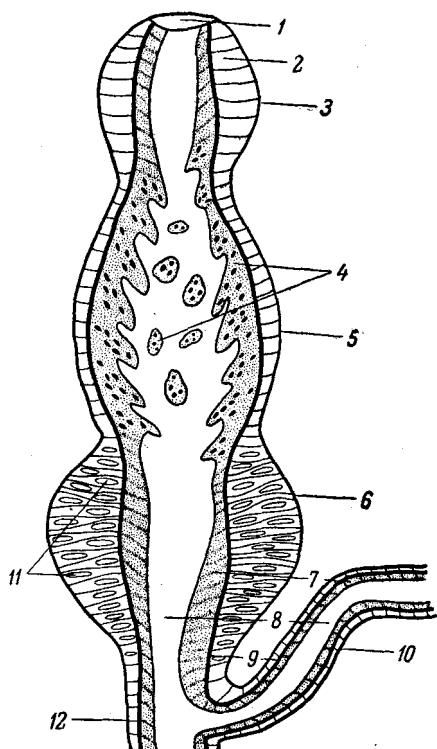


Рис. 15. Схема продольного разреза через гастrozойд.

1 — рот; 2 — эктодерма; 3 — хоботок;
4 — «печепочечная железа»; 5 — желудок;
6 — преджелудочная часть; 7 — экто-
дерма; 8 — гастральная полость; 9 — ба-
зальная мембрана; 10 — арканчик; 11 —
стремительные клетки; 12 — ножка.

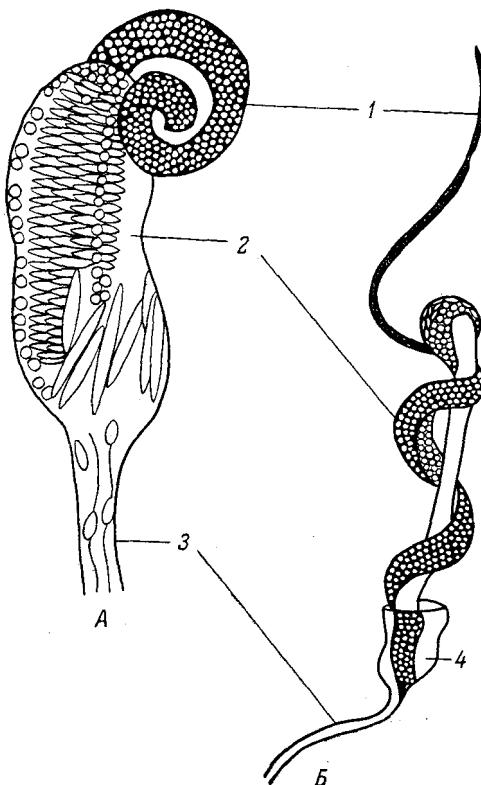


Рис. 16. Строение тентиллы.

A — устройство тентиллы *Calyptophorae*.
Б — устройство тентиллы *Physophorae*.
1 — терминальная нить; 2 — центральная
часть тентиллы (A — кидосак, Б — кидо-
банд); 3 — ножка тентиллы; 4 — инволюкра.

может быть представлена единственной терминальной нитью, снабженной книдоцистами (рис. 18). Часто число нитей увеличивается до двух (*Agalma*, *Athorybia*) и даже восьми (*Linchagalma*). К числу дистальных образований тентилл нужно отнести терминальную ампулу некоторых *Physophorae* (*Agalma*, *Linchagalma*). Терминальные ампулы, будучи хорошо развиты на щупальцах *Linchagalma utricularia*, играют роль дополнительного гидростатического аппарата колонии (рис. 18). Тентиллы многих *Physophorae* могут быть одеты снаружи особой эктодермальной складкой — инволюкрой (*involucrum*). Инволюкра либо покрывает лишь проксимальную часть тентиллы (*Stephanotinia*), либо окружает также и кидобанд (*Physophora*) (рис. 18).

Книдоцисты сифонофор по своему строению не отличаются существенно от таковых *Hydroidea*,³ но весьма разнообразны по форме. Различают следующие основные типы книдоцист.⁴

1. Анакрофоры (анаскорногоре). Капсула яйцевидная, стрекательная нить в своей дистальной части шире, чем в проксимальной. Размеры: ⁵ *Abylopsis tetragona* (Otto) — 22 мк дл. и 8 мк шир. капсулы;

Eudoxoides spiralis Bigelow — 12 мк дл. и 4 мк шир. капсулы. Стрекательная нить до 30 мк дл., 1—2 мк толщ. в основании и около 4 мк в дистальной части (рис. 19, А).

2. Десмонемы (десмопема). (вольвенты, по терминологии Шульце — Schulze, 1917). Капсула грушевидная. Стрекательная нить довольно толстая и имеет равную толщину по всей своей длине. В выброшенном состоянии она закручена по спирали 5 и более витками (рис. 19, Б). Размеры: *Abylopsis tetragona* — 30 мк дл. и 13 мк шир. капсулы; *Eudoxoides spiralis* — 15 мк дл. и 9 мк шир. капсулы.

3. Анизоризы равноресничные (anisorhiza e homotrichae). Капсула грушевидная, расширяющаяся к вершине, слегка изогнута. Стрекательная нить в свернутом состоянии закручена продольными витками. Поверхность нити снабжена выростами одинаковой величины (рис. 19, В). Размеры: *Abylopsis tetragona* — 62 мк дл. и 10 мк шир. капсулы; *Eudoxoides spiralis* — 22—32 мк дл. и 6—7 мк шир. капсулы.

4. Мастигофоры микробазальные (mastigophoraе microbasique). Капсула почти цилиндрическая, едва изогнутая у вершины. Стрекательная нить (очень длинная) состоит из двух отчетливых отделов: более широкого и короткого проксимального и очень тонкого и более длинного дистального. Поверхность нити снабжена всевозможными шипами и крючками. Внутри капсулы нить бывает закручена продольными витками (рис. 19, Г). Размеры: *Abylopsis tetragona* — 195 мк дл. и 17 мк шир. капсулы; *Eudoxoides spiralis* — 62—85 мк дл. и 9—11 мк шир. капсулы.

Рис. 17. Щупальце *Physalia physalis* (по Геккелю).

1 — почковидные книдобанды на одной из сторон щупальца.

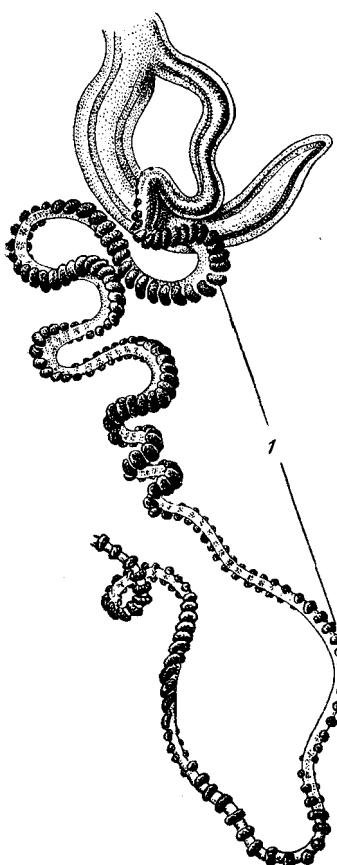
(рис. 19, Г). Размеры: *Abylopsis tetragona* — 195 мк дл. и 17 мк шир. капсулы; *Eudoxoides spiralis* — 62—85 мк дл. и 9—11 мк шир. капсулы.

Набор перечисленных типов книдоцист характерен для тентилл *Calycophorae*. Тентиллы *Physophorae* обладают, помимо вышеперечисленных, следующими типами стрекательных клеток.

³ Описание стрекательной клетки *Hydroidea* см.: Наумов, 1960.

⁴ Названия книдоцист даются по терминологии Вейля (Weill, 1934).

⁵ Ввиду того что размеры стрекательных капсул всех сифонофор еще неизвестны, предполагаемый диапазон величин для стрекательных капсул тентилл дается (по Вейлю) на примере трех видов сифонофор.



5. Атрихи (*atrichae*) (стереолины, или малые глютинанты, по Шульце). Капсула мелкая, грушевидная. Стре-кательная нить закручена внутри капсулы продольными витками. Поверхность стрекательной нити лишена всяческих выростов и щетинок (рис. 19, *Д*). Размеры: у *Forskalia* sp., например, капсула достигает 4 мк дл. и 2 мк шир.

6. Акрофоры (*acrophora*). Капсула овальная, почти яйцевидная. Стре-кательная нить напоминает таковую анакрофоры, но

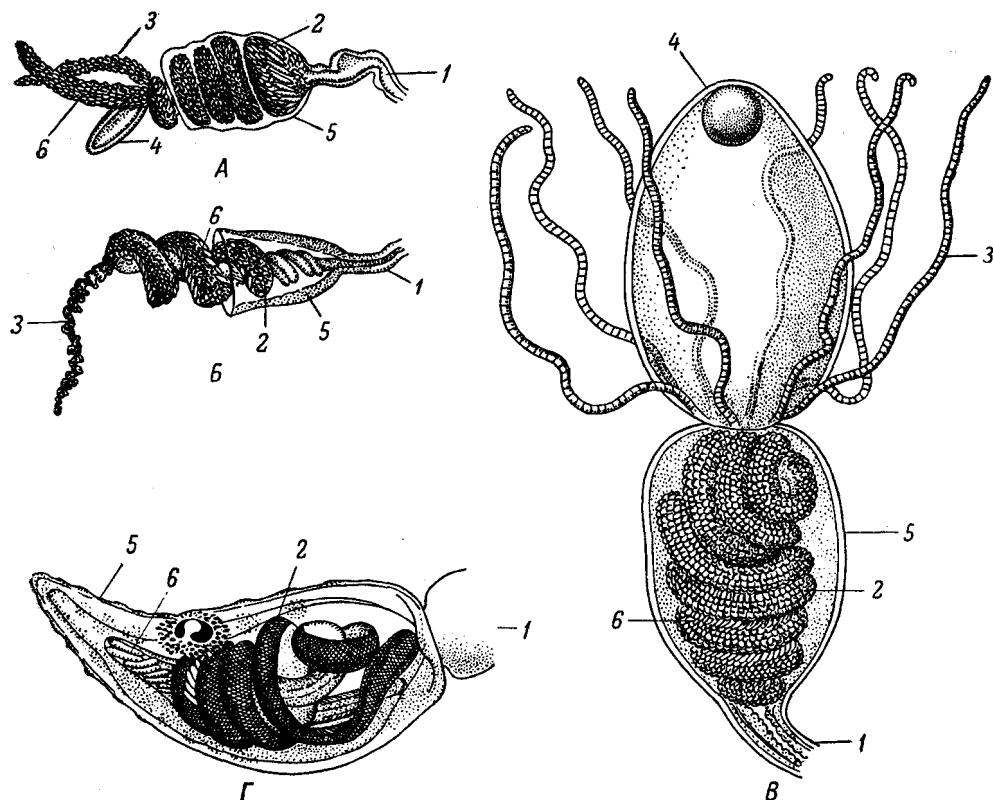


Рис. 18. Различная форма тентилла *Physophorae*.

A — тентилла *Agalma elegans*; *B* — тентилла *Stephanomia bijuga* (по Биджелоу); *Г* — тентилла *Linchnagalma ulricularia*; *В* — тентилла *Physophora hidrostatica* (по Геккелю). 1 — ножка; 2 — кин-дабанд; 3 — терминальная нить; 4 — ампула; 5 — инволюкра; 6 — кнidoцисты.

имеет на дистальном конце короткий пальцеобразный вырост, который также может быть впаячен в трубку (рис. 19, *E*). Размеры: у *Forskalia* sp. капсула имеет 12 мк дл. и 8 мк шир.

7. Стенотели (*steno tela e*) (пенетранты, по терминологии Шульце). Капсула овальная, слегка зауженная у вершины. Стре-кательной нити предшествует короткая шейка, которая шире самой нити. На шейке находятся большие и мелкие шипы. Стре-кательная нить в длину намного превышает капсулу (рис. 19, *Ж*). Размеры: у *Forskalia* sp. капсула бывает до 55 мк дл. и около 25 мк шир.

Гораздо беднее набор кнidoцист у *Cystonectae*. Последние обладают в основном лишь двумя типами стрекательных клеток: стенотелями и атрихами.

Расположение кнidoцист на тентилле отличается у различных видов сифонофор большим разнообразием (на рис. 79, 86, 89, 90, 93, 138, 139 даются лишь некоторые варианты устройства тентилл).

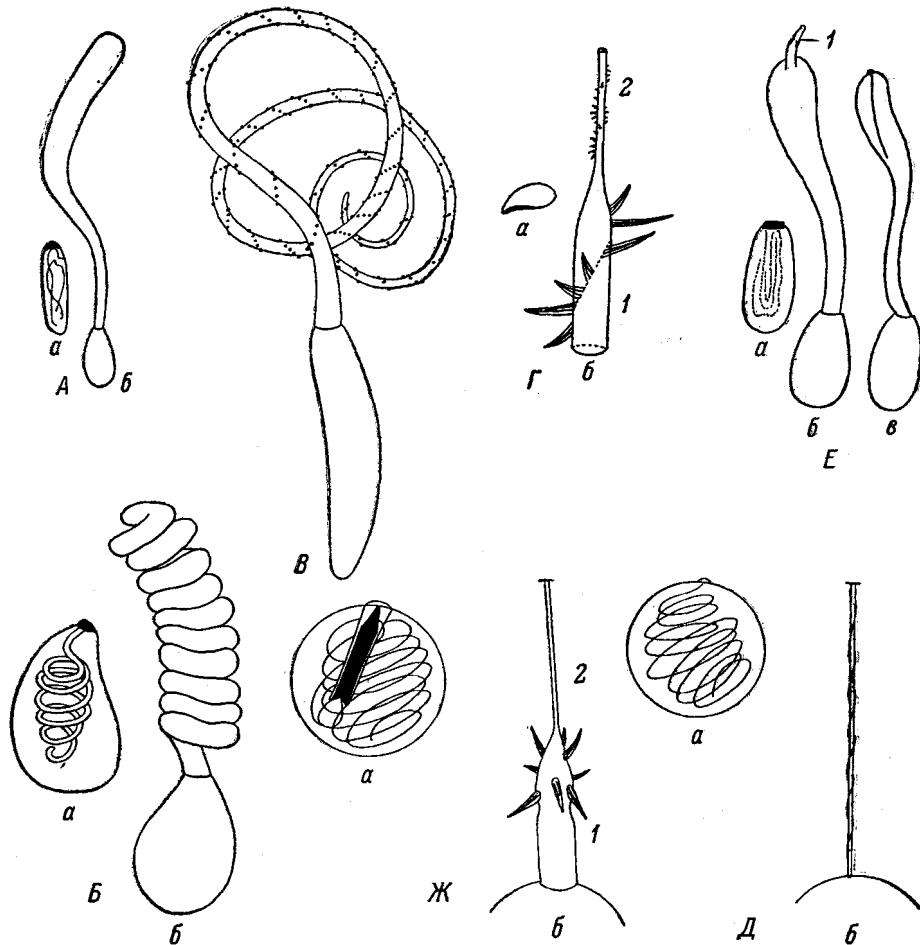


Рис. 19. Различные кнidoцисты сифонофор (по Вейлю).

A — анакрофора (*Eudoxoides spiralis*): *а* — стрекательная нить внутри капсулы, *б* — стрекательная нить выброшена из капсулы; *Б* — десмонема (*Eudoxoides spiralis*): *а* — стрекательная нить внутри капсулы, *б* — стрекательная нить выброшена из капсулы; *В* — анизориза равнопресничная (*Abyplopus tetragona*), стрекательная нить выброшена из капсулы; *Г* — мактигфора микробазальная (*Eudoxoides spiralis*): *а* — внешний вид капсулы, *б* — отрезок стрекательной нити с широкой проксимальной частью (*1*) и узкой дистальной частью (*2*); *Д* — атриха (*Physalia*): *а* — стрекательная нить внутри капсулы, *б* — отрезок стрекательной нити, выброшенной из капсулы; *Е* — акрофора (*Forshalia* sp.): *а* — стрекательная нить внутри капсулы, *б* — стрекательная нить пальцеобразный вырост (*1*) в выброшенном состоянии, *в* — стрекательная нить выброшена из капсулы, тогда как пальцеобразный вырост включен в трубку стрекательной нити; *Ж* — стенотела (*Physalia*): *а* — стрекательная нить внутри капсулы, *б* — отрезок стрекательной нити, выброшенной из капсулы: *1* — широкая шейка, *2* — небольшой участок собственно стрекательной нити.

Кнidoцисты и их расположение на тентиллах могут служить лишь в качестве дополнительных определительных признаков для некоторых сифонофор. Поскольку в настоящее время строение кнidosаков и кнido-бандов изучено далеко не у всех сифонофор, а арканчики гастровоидов

не всегда сохраняются в колониях, строить определительные таблицы, пользуясь строением стрекательных клеток, не представляется возможным.

Пальпон (*palpon*, *hydrocysta*), усик, щупик, дактилизоид.⁶ Особь полипоидного происхождения, которая выполняет защитные функции и является своеобразным органом чувств. Пальпоны имеются у представителей *Physophorae* и *Cystonectae*. В подотряде *Calycophorae* пальпоны отсутствуют. Если пальпоны имеются, то в каждой колонии сифонофор их обычно больше, чем гастрозоидов. Они также располагаются вдольentralной стороны ствола, группами и поодиночке, на некотором расстоянии

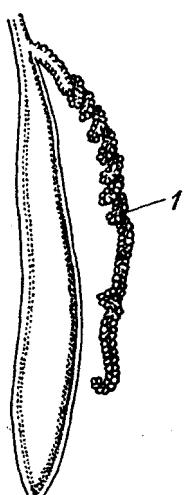


Рис. 20. Общий вид пальпона (по Биджелу, схематизировано).

1 — пальпакула.

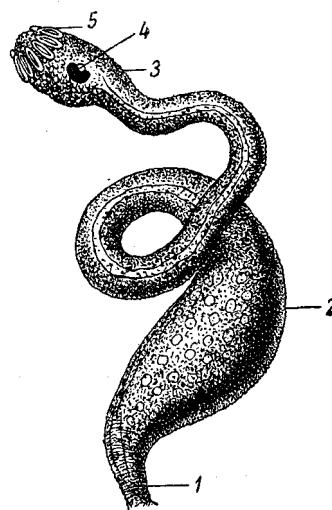


Рис. 21. Пальпон *Athorybia ocellata* со светочувствительным пятном в дистальной части (по Геккелю).

1 — ножка; 2 — центральная часть; 3 — дистальный участок; 4 — светочувствительное пятно; 5 — кнidoцисты.

друг от друга или тесно один возле другого. У некоторых *Physophorae* пальпоны образуют корону, располагаясь на стволе по кругу, сразу же под нектофорами. Ориентация пальпоны в колонии соответствует таковой гастрозоидов.

Пальпоны имеют преимущественно веретеновидную, цилиндрическую либо грушевидную форму. По величине они варьируют от очень мелких (1—4 мм у *Agalmidae*) до довольно крупных (40 мм у *Physophoridae*).

Будучи видоизмененным полипом, пальпон очень похож на гастрозоида, но лишен ротового отверстия (рис. 20). Пальпон не имеет столь дифференцированных участков тела, как гастрозоид, но иногда и у него намечаются ножка, средняя часть тела и дистальный участок. Эктодерма пальпона содержит кнidoцисты и пигментные клетки, располагающиеся главным образом в дистальной части пальпона. Иногда кнidoцисты имеются и в проксимальной части пальпона (*Forskaliidae*), придавая ей сходство с преджелудочной частью гастрозоида. Геккель (Haekel, 1888b)

⁶ Дактилизоидами называются также образования, не гомологичные пальпонам и свойственные *Chondrophora*.

описал образование, находящееся в дистальной части пальпона *Athorybia ocellata* и напоминающее глазок благодаря присутствию в нем линзочки (рис. 21). Тотон (Totton, 1954), не обнаружив описанной Геккелем линзочки, считает это образование просто светочувствительным пятном.

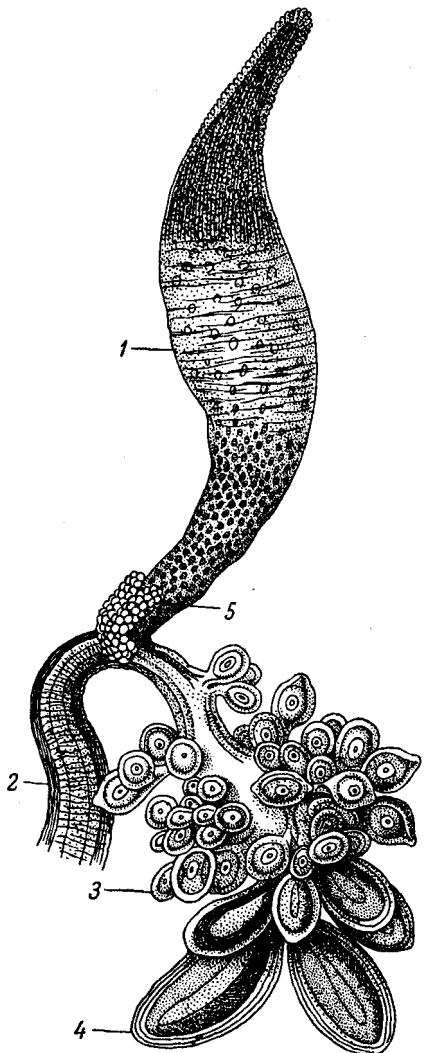


Рис. 22. Гонодендр с гонопальпоном *Forskalia tholoides* (по Геккелю).

1 — гонопальпон; 2 — гоностиль; 3 — гинофоры; 4 — андрофоры; 5 — кнidoцисты.

lemidae (*Apolemia*, *Ramosia*) цистозоиды имеются, кроме того, между некоторыми из них. У представителей же *Apolemidae* цистозоиды отсутствуют. Большинство исследователей склонно рассматривать цистозоидов как особей, выполняющих экскреторные функции; выделяющиеся из него жидкые и кристаллические продукты (Haekel, 1888b) подтверждают предположение о функциях цистозоида.

Мускулатура эктодермы придает пальпону вид хорошо сократимого щупальца. Однако от типичных щупалец-арканчиков и пальпакул (см. ниже) пальпона отличаются прежде всего формой, скорее напоминающей форму гастровиозидов, а также величиной поперечного сечения (пальпона, как правило, толще арканчиков и пальпакул) и длиной (арканчики и пальпакулы в расслабленном состоянии длиннее пальпона). Существенным моментом, отличающим пальпона от арканчиков, является наличие ветвей у большинства последних.

Энтодерма средней части пальпона в отличие от энтодермы желудка гастровиозида не образует «печеночной железы».

В основании пальпона обычно имеется длинное, полое внутри, сильно сократимое щупальце, называемое пальпакулой (palpaculum). Будучи гомологично арканчику, оно, однако, никогда не ветвится. Эктодерма пальпакулы содержит мелкие кнidoцисты. По всей вероятности, пальпакула выполняет функции защиты пальпона. Очень часто пальпона образуют единые комплексы с воспроизводящими особями-гонофорами (см. описание гонофор). Такие пальпона носят название гонопальпонов (gonopalpon, palpo sexualis) (рис. 22).

К разновидности пальпона относятся цистозоиды.

Цистозоид (cyston). Отличается от собственно пальпона наличием дистального отверстия, снабженного сфинктором. Цистозоиды характерны для *Apolemidae*, *Agalmidae* и *Forskaliidae*, у представителей которых они располагаются на стволе, между гастровиозидами. У представителей *Apole-*

Гонофор (*gonophora*, *medusa sexualis*), **половой колокол, репродуктивный орган**. Особь медузоидного происхождения, которая производит половые продукты. Гонофоры имеются у представителей всех трех подотрядов сифонофор, но степень их развития в различных подотрядах различна. В каждой взрослой колонии имеется большое количество гонофоров, располагающихся поодиночке или гровьдями вдольентральной стороны ствола, на некотором расстоянии друг от друга. Гонофоры могут базироваться непосредственно на стволе, у самого основания гастровида, прикрепляясь по одному (редко по 2) к апикальной части гидроциальной выемки кроющих пластинок (см. описание кроющей пластиинки). У *Physophorae* и *Cystonectae* группа гонофоров образует гровь, простую или ветвящуюся — гонодендр (*gonodendron*, *gonocormus*) (рис. 22). Ножку гонодендра большинство исследователей склонно трактовать как гомолог ножки редуцированного полипа, выпочковывающего гонофоры — гоностиль, или бластостиль (Haeckel, 1888b; Moser, 1925; Hyman, 1940). Гонофоры выпочковываются прямо на стволе, возле гастровида или пальпона. Часто гонодендр прикрепляется к проксимальной части специального полового пальпона — гонопальпона (*Forskalia tholoides* Haeckel) или гонопальпона располагаются в большом количестве на ветвях сложного гонодендра (*Salacella uvaria* (Fewkes)). По отношению к стволу колонии гонофоры располагаются таким образом, что их продольные оси (ось, соединяющая оральный иaborальный полюса медузоида) лежат под острым углом к продольной оси ствола или почти параллельны ей. Оральный полюс каждого гонофора направлен вниз. Сторона гонофора, прилегающая к стволу, называется вентральной, противоположная ей — дорзальной, а стороны, лежащие между ними, соответственно — латеральными. Гонофоры, подобно нектофорам, могут быть сплющенны в дорзо-вентральном направлении либо с боков (латерально).

Форма гонофоров самая разнообразная. У *Calycophorae* они могут быть колокольчатыми, призматическими, конусовидными и пирамидальными, причем у *Diphyidae* и *Abylidiae*, как правило, напоминают по форме нижние нектофоры соответствующего вида. У *Physophorae* и *Cystonectae* гонофоры, образующие гонодендрон, имеют колокольчатую, цилиндрическую, веретеновидную, яйцевидную, почти округлую или мешковидную форму (рис. 50). Величина гонофоров *Physophorae* и *Cystonectae* измеряется 0.3—0.8 мм по продольной оси, тогда как размеры гонофоров *Calycophorae* колеблются от 0.5—5 мм у *Hippopodiidae* до 1—25 мм у прочих представителей этого подотряда.

Будучи особями медузоидного происхождения, гонофоры, помимо эктодермы и энтодермы, имеют отчетливо выраженную мезоглею, степень развития которой у различных видов различна. У *Calycophorae* (кроме *Hippopodiidae*) мезоглеальный слой гонофоров развит хорошо, как и у нектофоров. Поверхность гонофоров имеет всевозможные выросты и ребра (пильчатые или ровные), а край отверстия субумбреллярной полости может быть ровным или несет различное количество зубцов. Субумбреллярная полость гонофоров *Calycophorae* (кроме *Hippopodiidae*) также напоминает нектосак нектофоров. Она может быть цилиндрической, колокольчатой, конусовидной и почти окружной. Вдоль ее мускулистых стенок проходят, как правило, 4 радиальных канала гастроваскулярной системы, которые впадают в кольцевой канал, окаймляющий отверстие субумбреллы. Радиальные каналы гонофора сходятся в один педикулярный канал, который, проходя через апикальный вырост гонофора, впадает в гастральный канал того участка ствола, к которому прикрепляется данный гонофор (рис. 23).

Характерной чертой всех гонофоров сифонофор является наличие манубриума (хоботка), образования, гомологичного ротовому хоботку медуз, но лишенного ротового отверстия (рис. 23, б). В эктодерме манубриума развиваются половые продукты гонофора, которые, созрев, выбрасываются в воду через разрыв наружной стенки хоботка. В гонофорах *Calycophorae* манубриум почти никогда не превышает глубину полости субумбреллы (рис. 50). Исключение составляет семейство *Hippopodiidae*, где манубриум гонофора заметно больше полости субумбреллы и высывается из ее отверстия, подобно язычку колокольчика. На стволе некоторых *Calycophorae* встречаются гонофоры, лишенные манубриума. Подобные стерильные гонофоры служат дополнительными плавательными колоколами — специальными нектофорами.

Вдоль вентральной стороны гонофоров большинства *Calycophorae* проходит щель, ограниченная мезоглеальными лопастями. Эта щель, так же как у нектофоров, называется гидроциумом; сквозь нее проходит участок ствола, к которому примыкает данный гонофор.

Совершенно иную картину представляют собою гонофоры *Hippopodiidae* из *Calycophorae*, *Physophorae* и *Cystonectae*. У перечисленных групп сифонофор имеются сильно редуцированные гонофоры, мезоглея которых сведена до минимума, а всю полость субумбреллы занимает разросшийся манубриум. Радиальные и кольцевой каналы субумбреллы развиты в большинстве случаев хорошо. Поверхность гонофора у этих групп сифонофор гладкая, лишенная зубцов, ребер и выростов. Такие редуцированные, геммальные гонофоры (геммы) входят в состав

Рис. 23. Строение гонофора *Calycophorae*.

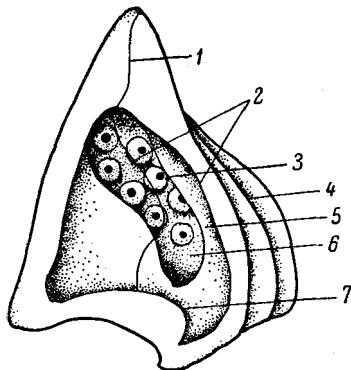
1 — педикулярный канал; 2 — радиальные каналы; 3 — яйцевая клетка; 4 — гидроциальная щель; 5 — полость субумбреллы; 6 — манубриум; 7 — кольцевой канал.

описанных выше гонодендров, иногда совсем простых и мелких, а иногда более крупных и ветвящихся.

Как было сказано выше, в эктодерме манубриума развиваются половые продукты. Каждый гонофор может быть либо мужским (андрофор — *androphora*), либо женским (гинофор — *gynophora*). Гермафродитных гонофоров у сифонофор неизвестно. Обычно андрофоры более тонкие, удлиненные и содержат веретеновидные или цилиндрические семенники, тогда как гинофоры более толстые, округлые и содержат овальные или эллипсоидные яичники. Каждый андрофор производит бесчисленное множество спермий. Гинофор может производить довольно большое число яиц, например, 20—40 у *Calycophorae*, в то же время у большинства *Physophorae* каждый гинофор производит по единственному яйцу.

В большинстве случаев колонии сифонофор обоеополые, т. е. в одной колонии имеются и андрофоры, и гинофоры. Реже (*Amphicaryon*, *Sulcileolaria*, *Apolemia*) встречаются разнополые колонии сифонофор. Интересно, что гоноденды могут быть также обоеополыми и разнополыми. Например, у *Physophorae* одни гоноденды производят только андрофоры, другие — только гинофоры. Напротив, у *Rhodaliidae* гоноденды производят гонофоры обоих полов, причем андрофоры лежат в дистальной, а гинофоры в проксимальной части каждого гоноденда.

Кроющая пластинка (bracta, hydrophyllium), бракта, филозоид. Особь медузоидного происхождения. Кроющие пластинки имеются у *Physopho-*



rae (кроме *Rhodallidae* и *Physophora*), у *Calycophorae* (кроме *Hippopodiidae*) и выполняют преимущественно защитные и опорные функции. В подотряде *Cystonectae* кроющие пластинки отсутствуют. Находясь в большом количестве (до 100 и более) в каждой колонии, кроющие пластинки прикрепляются кentralной стороне ствола. У *Calycophorae* они базируются по одной возле каждого гастровоида таким образом, что одевают гастровоид, располагающиеся возле него гонофоры и соответствующий участок ствола в виде чехла. Сторона кроющей пластинки, прилежащая к стволу, называется kentralной, противоположная ей — dorзальной. В подотряде *Physophorae* кроющие пластинки располагаются либо группами возле каждого гастровоида, а иногда и между гастровоидами, либо по кругу, образуя горизонтальную корону в самой верхней части ствола, под пневматофором у *Athorybiidae* и сразу же под нектофорами — у *Nectaliidae*. Личночным стадиям *Physophorae* свойственны ларвальные кроющие пластинки, зачастую иного строения, чем таковые дефинитивных колоний.

По форме кроющие пластинки столь же разнообразны, как и прочие особи колоний сифонофор. Наибольшим разнообразием форм кроющих пластинок отличаются *Calycophorae*, у представителей которых бракты могут быть овальными, почти полусферическими, шапковидными (*Prayidae*), иногда ланцетовидными или иметь форму плоского треугольника (*Nectopyramidinae*), шлемообразными, щитовидными, пирамидальными или коническими (*Diphyidae*), наконец, кубическими, призматическими и даже асимметричными (*Abylidae*) (рис. 24). У *Physophorae* кроющие пластинки имеют преимущественно листовидную, ланцетовидную, веретено-видную, реже призматическую (*Anthemodes ordinata* Haeske) или несколько овальную (*Apolemia uvaria*) форму (рис. 25). Кроющие пластинки могут быть сплющенны в dorзо-ventральном направлении либо с боков (латерально). Судить о величине кроющих пластинок *Calycophorae* удобнее всего по их высоте (дорзо-вентральное направление), тогда как бракты *Physophorae* удобнее измерять в длину (от проксимального до дистального конца). И в том, и в другом случае величина кроющих пластинок колеблется примерно от 1 до 40 мм.

Кроющая пластинка, будучи особью медузоидного происхождения, тем не менее настолько видоизменена, что внешне совсем не похожа на медузу. Прежде всего у большинства кроющих пластинок совершенно отсутствует полость субумбреллы. Исключение составляют личночные бракты некоторых *Physophorae* (*Agalma elegans* (Sars)), у которых имеется очень мелкая, сильно редуцированная субумбреллярная полость с 4 радиальными и кольцевыми каналами (рис. 25, Г). Наличие кроющих пластинок с такой полостью несомненно говорит об их медузоидном происхождении. Эктодерма эксумбреллярной стенки кроющей пластинки зачастую содержит разбросанные или собранные в группы кнidoцисты. Мезоглея кроющих пластинок развита очень хорошо. Поверхность бракт бывает гладкой либо несет различные выросты, зубцы и ребра (ровные или пильчатые). На kentralной стенке кроющей пластинки имеется выемка, в которой помещаются особи участка ствола, прикрываемого данной пластинкой. Эта выемка называется гидроциальной и развита у *Calycophorae* в большей степени, чем у *Physophorae*. Кроющая пластинка соединяется со стволов с помощью особого отростка.

В мезоглеальном слое бракты залегает простой или ветвящийся канал гастроваскулярной системы — филлоцист (*phyllocystis*). По своей структуре филлоцист соответствует соматоцисту нектофоров и так же, как соматоцист, содержит в себе жировые включения. Он отходит от вершины

гидроциальной выемки бракты и направляется в толщу мезоглеи, имея различные направления и различную форму. Часто филлоцист представляет собой овальный, округлый или веретеновидный мешочек, больше или меньше вытянутый в длину или, наоборот, короткий и раздутый

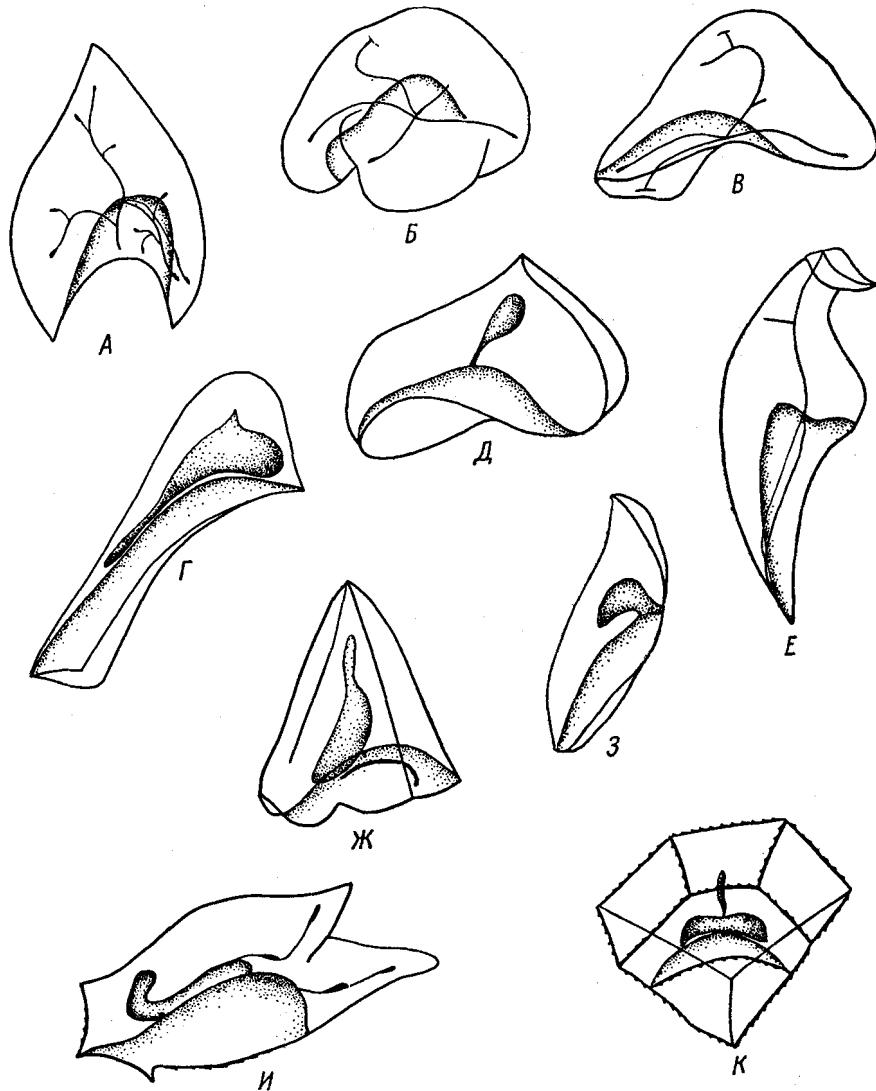


Рис. 24. Различная форма кроющих пластинок *Calyptophorae*.

A — в форме плоского треугольника (*Nectopryamis diomedea*); *Б—В* — шапковидная (*Rosacea plicata*, *Praya reticulata*); *Г, Д* — шлемовидная (*Muggiae atlantica*, *Diphyes arctica*); *Е* — ланцетовидная (*N. natans*); *Ж* — пирамидальная (*Heteropryamis maculata*) (по Тотону, 1954); *З* — щитовидная (*Diphyes bojanii*); *И* — асимметричная (*Ceratocymba sagittata*); *К* — призматическая (*Ablylopsis eschscholtzii*).

в ширину (рис. 24, *Д, З*). Довольно обычны различные выросты, отходящие от филлоциста в различных направлениях и придающие ему весьма причудливые формы (рис. 24, *Г, И*). Иногда филлоцист представляет собой тонкий, извитой или прямой канал (иногда несколько каналов), простой или дающий целую систему боковых ветвей (рис. 24, *А, Б, В*).

Кроющие пластинки *Physophorae* имеют, как правило, прямой, неветвящийся и очень тоненький филлоцист, проходящий вдоль пластинки, в большинстве случаев в ее средней части (рис. 25).

Ствол (coenosom, coenosarc, truncus) — ценосарк, осевое тело. Как было сказано выше, ствол — это основа колонии, связывающая все перечисленные особи колонии, выпочекивающиеся на нем. По своему происхождению ствол гомологичен ценосарку колонии гидроидных полипов.

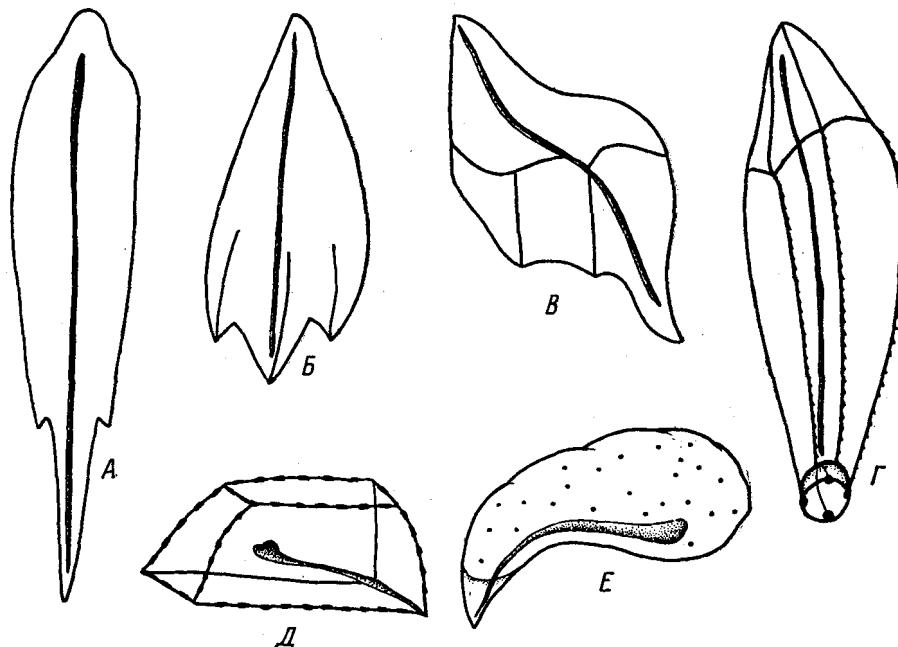
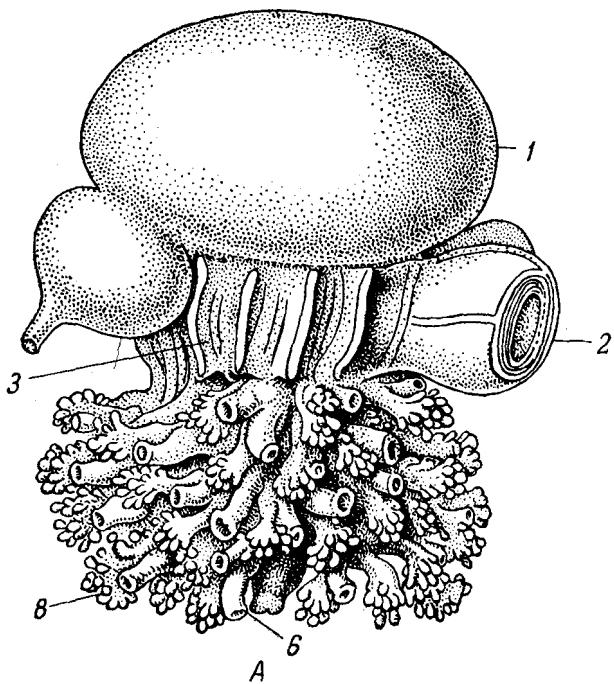


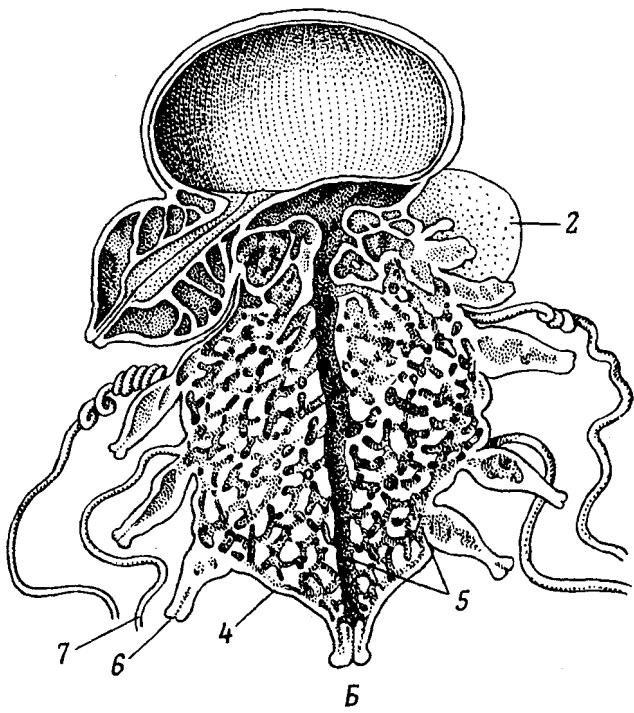
Рис. 25. Различная форма кроющих пластинок *Physophorae*.

А—В — листовидная (*Agalma elegans*, *Nectalia loligo*, *A. okenii*); Г — веретеновидная (ларвальная пластинка *A. elegans*); Д — призматическая (*Anthemodes ordinata*); Е — овальная (*Apolemia uvaria*).

Обычно ствол представляет собой трубку различной длины: от нескольких сантиметров до нескольких метров. Диаметр ствола также различен у разных сифонофор, причем в большинстве случаев неодинаков в разных участках ствола одной колонии. Следует помнить, что в сокращенном состоянии ствол укорачивается в 10 и более раз, тогда как диаметр его становится заметно больше. Трубка ствола может быть прямой, слегка изогнутой, закрученной по спирали вокруг собственной оси или изогнутой таким образом, что ствол становится почти дискообразным. Стенки ствола образованы двумя основными слоями: эктодермой и энтодермой, с опорной мезоглеальной пластинкой между ними. Эпителиально-мышечные клетки эктодермы образуют слой продольной мускулатуры, тогда как энтодерма одевает опорную пластинку слоем кольцевых мышц. В эктодерме ствола разбросаны нервные, пигментные клетки и кнidoцисты. Канал гастроваскулярной системы ствола начинается, как уже было отмечено, соматоцистом верхнего нектофора (*Diphyidae*, *Abylidiae*) или соматоцистами нескольких нектофоров (*Prayidae*) либо гастральной полостью пневматофора (*Physophorae*, *Cystonectae*); он, как правило, экс-



A



Б

Рис. 26. Колония *Stephalia corona* (по Геккелю).

А — общий вид колонии; *Б* — продольный разрез через тело колонии. 1 — пневматофор; 2 — нектофоры; 3 — пектосом; 4 — сифосом; 5 — гастроальная система ствола колонии; 6 — гастрозоид; 7 — арканчик; 8 — гонодендр.

центричен и приближается к дорзальной или вентральной стороне ствola, давая ветви во все особи колонии. Своеобразно устроена гастроаскулярная система ствola *Rhodaliidae*, представленная системой ветвящихся и анастомозирующих друг с другом каналцев. Иногда каналцы образуют сплошную сеть (*Rhodalia*), иногда же они впадают в центральный канал, проходящий, как у прочих *Siphonanthalae*, вдоль всего ствola колонии (*Stephalia*) (рис. 26).

Выпоковывая большое количество особей, различающихся по происхождению, форме и функциям, ствол колонии сифонофор разделяется морфологически и функционально на две части, причем каждая из этих

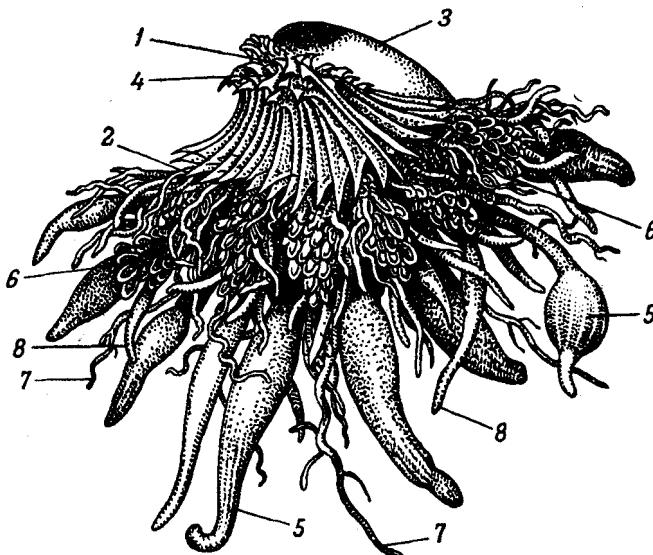


Рис. 27. Колония *Athorybia rosacea* (по Биджелоу).

1 — нектосом; 2 — сифосом; 3 — пневматофор; 4 — места прикрепления кроющих пластинок; 5 — гастрозоиды; 6 — гидендермы; 7 — арканчики; 8 — пальпонь.

частей имеет свою зону почкования. В различных подотрядах сифонофор степень развития каждой из частей различна.

Участок ствola, выпоковывающий пневматофор и нектофоры — нектосом (*nectosoma, truncus motorius*), является локомоторным отделом колонии. Наиболее отчетливо развит нектосом у большинства *Physophorae*. Представители этого подотряда несут в апикальной части нектосома пневматофор, а вдоль вентральной⁷ стороны нектосома располагаются нектофоры. Количество нектофор у различных *Physophorae* может быть самым различным. Иногда оно достигает числа 300—400 (*Forskaliidae*) или 40—50 (некоторые *Agalmidae*), обычно же не превышает 4—6 пар (*Agalmidae, Apolemidae, Physophoridae*), но в некоторых случаях уменьшается до 1 (*Melophysa*). В семействе *Athorybiidae*, как правило, нектофоры отсутствуют и тогда их функционально заменяют кроющие пластинки, образующие горизонтальную корону и играющие роль гребных приспособлений (рис. 27). Зона почкования нектофоров у колонии *Physophorae*

⁷ Сторону ценосарка, на которой происходит выпоковывание всех особей колонии, принято условно называть «вентральной».

лежит сразу же под пневматофором, т. е. самые молодые нектофоры находятся в апикальной части нектосома, а самые старые располагаются в основании нектосома — на границе с зоной почкования следующего участка ствола. Нектосом *Physophorae* представляет собой трубку, прямую или извилистую, но чаще всего закрученную спирально вокруг собственной оси по часовой стрелке (рис. 29). Длина нектосома в этом подотряде колеблется от нескольких миллиметров до 10 и более сантиметров. Особенно хорошо развит нектосом в семействе *Forskaliidae*, напротив, в семействе *Athyriidae* нектосом настолько редуцирован, что кроющие пластинки, функционально заменяющие нектофоры, прикрепляются с вентральной стороны пневматофора к особым ребрам-нектостилям. В семействе *Rhodaliidae* нектосом закручен таким образом, что нектофоры располагаются под пневматофором в виде горизонтальной короны.

Форма нектосома вместе с сидящими на нем нектофорами и пневматофором бывает весьма разнообразной. Она может быть цилиндрической, конической, веретеновидной, полусферической и, по удачному замечанию Геккеля (Haekel, 1888b), очень часто напоминает еловую шишку. У представителей *Cystonectae* нектосом редуцирован настолько, что о его наличии говорит лишь зона выпочекования пневматофора (рис. 28). Очень интересен нектосом у *Calycophorae*. В семействе *Hippopodiidae*, где отсутствует пневматофор, участок ствола, несущий нектофоры, образован соединенными друг с другом мускулистыми отростками нектофоров. Он образует острый угол с участком ствола, выпочекивающим гастрозоиды и прочие особи колонии (сифосом). Вершина угла представляет собой вершину колонии, а обе части ствола спускаются от нее вниз, причем нектосом обвивает сифосом в виде спирально закрученной ленты (рис. 6, Г). Зона почкования нектофоров в колониях *Hippopodiidae* лежит

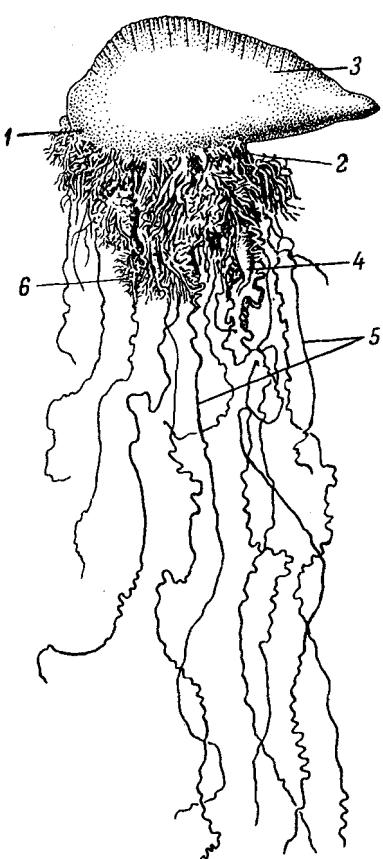


Рис. 28. Колония *Physalia physalis* (по Ванхофену).

1 — нектосом; 2 — сифосом; 3 — пневматофор; 4 — гастрозоиды; 5 — арканчики; 6 — гонодендрьи.

как раз возле вершины колонии, т. е. самые молодые нектофоры располагаются у вершины — на границе с зоной почкования сифосома, тогда как самые старые лежат в дистальной части нектосома. Иными словами, устройство и взаимоотношение нектосома и сифосома, особенно зон их почкования, резко отличаются у представителей *Physophorae* и *Hippopodiidae*.

Исходя из сказанного можно заключить, что у *Physophorae* нектосом и сифосом являются равноценными частями единого ствола колонии и один по сути дела служит продолжением другого, тогда как у *Hippopodiidae* нектосом не что иное, как ветвь ствола колонии. Поэтому нектосом

Hippopodiidae следует считать «ложным стволом» или «ложным нектосомом» (*pseudotruncus*). Аналогичную картину представляет собой нектосом прочих *Calycophorae*, с той лишь разницей, что количество нектофоров у *Prayidae*, *Diphyidae* и *Abylidae* не превышает 2, и потому ложный нектосом у представителей этих семейств крайне мал, а в монофиидных колониях о его наличии говорит лишь присутствие единственного дефинитивного нектофора.

Участок ствола, выпоковывающий все прочие особи, — сифосом (*siphosoma, truncus nutritivus*). Основные функции зооидов сифосома заключаются в питании колонии, но наряду с этим особи, выпоковывающиеся на сифосоме, осуществляют экскрецию, размножение и защиту колонии. Все *Calycophorae* обладают хорошо развитым сифосомом, представляющим собой прямую или изогнутую трубку, часто закрученную по спирали против часовой стрелки.

Длина сифосома варьирует у разных представителей *Calycophorae* от нескольких сантиметров до 1 м и более. Начинаясь соматоцистом, сифосом *Calycophorae* проходит сквозь один или несколько гидроциумов (в зависимости от количества нектофоров) и, будучи в расслабленном состоянии, свешивается ниже колонны нектофоров. Сокращаясь, ствол *Calycophorae*, как правило, целиком скрывается в гидроциальной полости нектофоров. *Physophorae*

по строению сифосома очень отчетливо разделяются на 2 группы. Представители одной из них — *Macrostelloidea* — имеют трубковидный сифосом, часто превышающий в длину нектосом (*Apolemidae*, некоторые *Agalmidae*), а иногда равный по длине нектосому (*Forskaliidae*). У представителей второй группы — *Brachystelloidea* — сифосом либо редуцирован до состояния очень короткого и широкого тела, конического или грушевидного у *Athoribiidae*, бульбовидного у *Rhodaliidae*, либо он представляет собой пузыревидный мешок, изогнутый спирально в горизонтальной плоскости таким образом, что напоминает диск (*Nectalia*, *Physophora*; рис. 29). Также различаются по длине сифосома представители *Cystonectae*, у которых *Physaliidae* имеют укороченный, плоский пузыревидный сифосом, тогда как таковой *Rhizophysidae* цилиндрический и длинный (рис. 30). Как уже было отмечено, на вентральной стороне сифосома выпоковывается большое количество особей, различных как по строению, так и по своему физиологическому назначению: это — гастrozоиды, пальпоны, цистозоиды, гонофоры и кроющие пластинки. Зона почкования всех этих особей лежит в апикальной части сифосома. Такой полиморфизм в той или иной мере свойствен всем подотрядам *Siphonantheae*. Но наиболее полиморфны колонии *Physophorae*, ибо у большинства представителей этого подотряда сифосомы несут все упомянутые зооиды. Исключением являются *Physophoridae* и *Rhodaliidae*, лишенные кроющих пластинок и цистозоидов. Эти образования отсутствуют и в подотряде *Cystonectae*. У *Calycophorae* сифосом не выпоковывает пальпонов, цистозоидов, а иногда и кроющих пластинок (*Hippopodiidae*).

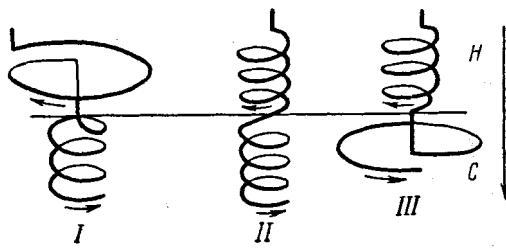


Рис. 29. Схема соотношения нектосома и сифосома у различных представителей *Physophorae*.

Горизонтальные стрелки — направление ствола сверху вниз. *H* — нектосом; *C* — сифосом.
I — *Rhodaliidae*; II — *Forskaliidae*; III — *Physophoridae*.

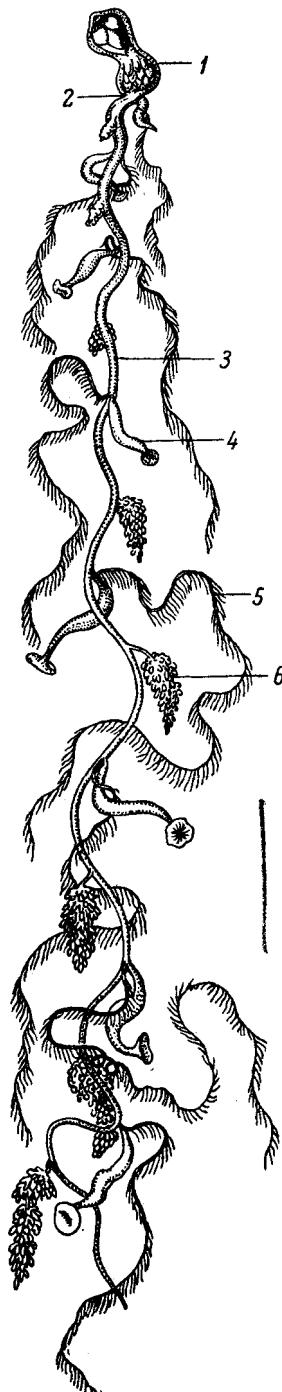


Рис. 30. Колония *Rhizophysa eysenhardtii*
(по Геккелю).

1 — пневматофор; 2 — нектосом; 3 — сифосом;
4 — гастrozойд; 5 — арканчик; 6 — гонодендр.

Очень редко зоиды разбросаны по стволу без определенного порядка (некоторые представители *Forskaliidae*, *Agalmidae* и *Hippopodiidae*). В большинстве случаев особи располагаются на сифосоме в строгом порядке и, как правило, группами — кормидиями (cormidia). Кормидий состоит из определенного и характерного для каждого вида сифонофор набора особей (рис. 31). У некоторых представителей *Physophorae* каждый кормидий может быть полигастрическим, т. е. содержит несколько гастрозоидов. У *Apolemia*, например, в состав кормидия входят: 2—4 гастрозоида со щупальцами, столько же цистозоидов, до 20—40 кроющих пластинок, такое же количество пальпонов и один гонодендр (мужской или женский). Чаще у *Physophorae* встречаются моногастрические кормидии, имеющие лишь по одному гастрозоиду, но при этом количество остальных особей может быть различным. Например, кормидии *Agalmidae* имеют, помимо одного гастрозоида, один или несколько пальпонов и цистозоидов, несколько кроющих пластинок и 2 гонодендра (мужской и женский). У представителей *Nectaliidae* каждый кормидий несет 1 гастрозоид, 1 пальпон (или цистозоид), 1 кроющую пластинку и 2 гонодендра (мужской и женский). *Physophoridae*, будучи лишены кроющих пластинок, имеют в каждом кормидии по 1 гастрозоиду, 2 пальпона и 2 гонодендра, один из которых мужской, другой женский. Кормидий *Rhodaliidae* также лишен кроющей пластинки и цистозоида; в его состав входит 1 гастрозоид и гонопальпона с обоечными гонодендрами (рис. 32). Кормидии *Cystonectae* также отличаются разнообразием своего состава. Например, сифосом *Rhizophysa eysenhardtii* Gegenbaur (*Rhizophysidae*) несет гастрозоиды со щупальцами, между которыми располагаются обоечные гоноденды (по одному гоноденду между каждой парой гастрозоидов). Каждый кормидий *Salacella uvaria* (*Rhizophysidae*) содержит 10—20 гастрозоидов и сильно ветвящиеся, обоечные гоноденды с многочисленными гонопальпонаами (рис. 33). Очень своеобразно устроены кормидии *Physalia physalis* (*Physaliidae*), причем у этого вида не все кормидии равнозначны (Totton, 1960). Наименее разнообразен состав кормидиев *Calycophorae*. Как правило, каждый кормидий в колониях этого подотряда состоит из одного гастрозоида, одной кроющей пластинки и одного генофора (мужского или женского) (рис. 31, А). Иногда генофоров может быть несколько, причем встречаются стерильные генофоры, в которых отсутствует манубриум. Такие генофоры служат дополнительными пла-

вательными колоколами и называются специальными нектофорами (*nectophora specialis*) (некоторые *Prayidae*, *Diphyidae*). Как уже было отмечено, сифосом *Hippopodiidae* лишен кроющих пластинок, а выпочековываемые им гастрозоиды и гонофоры не имеют строгого порядка в своем расположении.

Расположение кормидиев на сифосоме может быть различным. В одном случае между кормидиями одной колонии образуются очень длинные междуузлия,⁸ до 5 см каждое (*Apolemidae*, *Salacella*), при этом особи

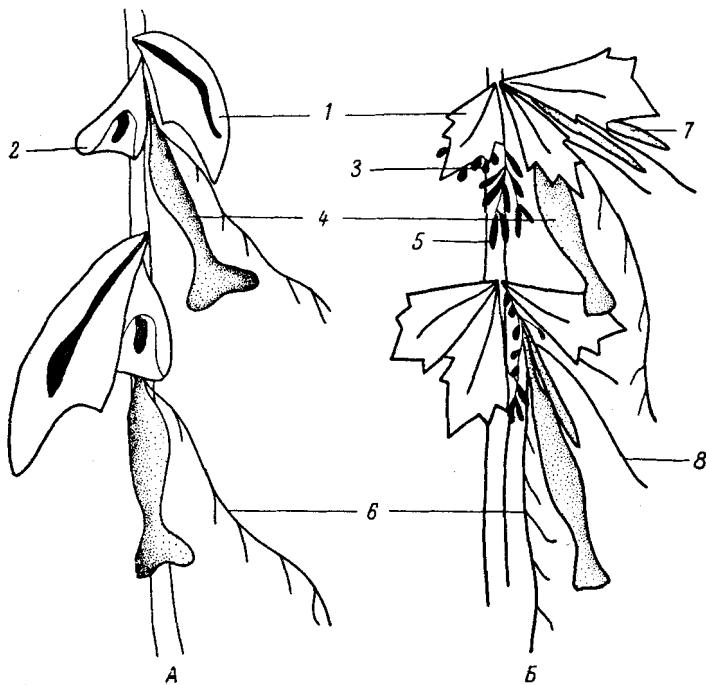


Рис. 31. Схематическое изображение кормидиев *Calycocephorae* и *Physophorae*.

A — участок ствола *Calycocephorae* с двумя кормидиями; *B* — участок ствола *Physophorae* с двумя кормидиями. 1 — кроющие пластинки; 2 — гонофор; 3 — гастрозоиды; 4 — андрофор; 5 — арканчик; 6 — пальпон; 7 — пальпакула.

каждого кормидия располагаются мутовками. Гораздо чаще кормидии лежат вдоль вентральной стороны ствола, на небольшом расстоянии друг от друга (*Calycocephorae*, *Agalmidae*). Иногда междуузлия бывают покрыты кроющими пластинками. Иную картину представляют собой сифосомы *Brachystelloidea* (*Physophorae*). В семействе *Rhodaliidae*, например, кормидии спирально расположены на сифосоме, подчас настолько тесно прижавшись друг к другу, что направление спирали почти не различимо. В семействах *Physophoridae* и *Nectaliidae* зоиды располагаются на сифосоме таким образом, что образуют подобие корон (одна корона под другой). У *Physophora hydrostatica*, например, корона крупных пальпонов прикрывает лежащие под ней короны гонодендротов и гастрозоидов. У *Nectalia loligo* Haeckel под короной крупных кроющих пластинок лежат короны пальпонов и цистозоидов, гастрозоидов и гонодендротов.

⁸ На сократившемся стволе междуузлия почти не заметны.

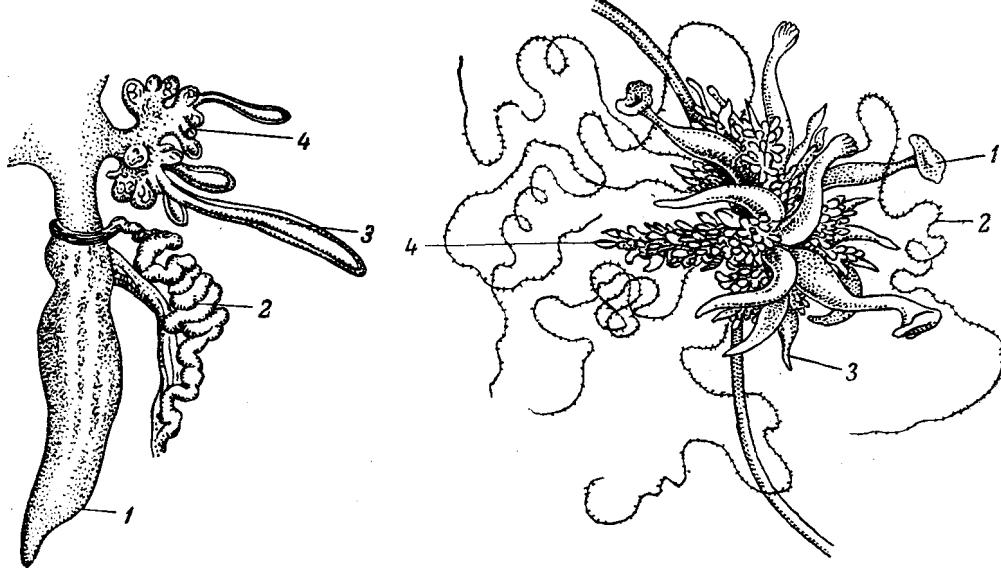


Рис. 32. Кормидий *Angelopsis dilata* (по Биджелоу).

1 — гастрозоид; 2 — арканчик;
3 — гонопальпон; 4 — гонодендр.

Рис. 33. Кормидий *Salacella uvaria* (по Геккелю).

1 — гастрозоид; 2 — арканчик; 3 — пальпон;
4 — гонодендр.

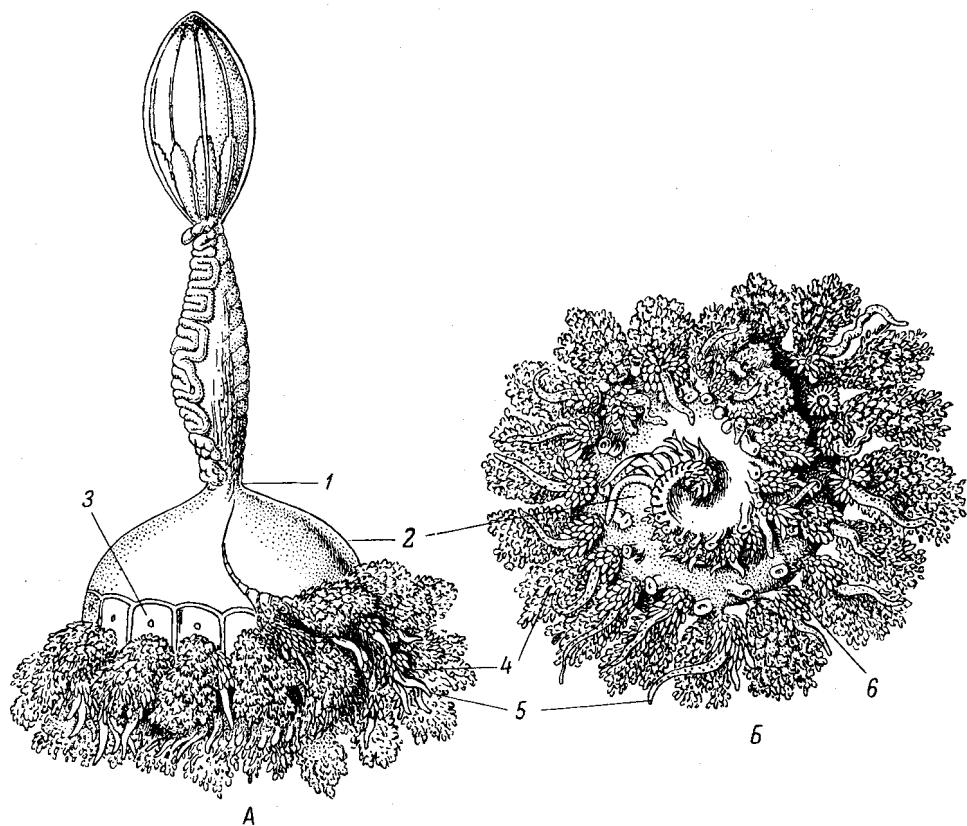


Рис. 34. Сифосом *Physophora hydrostatica* (по Геккелю).

A — вид сбоку; *B* — вид снизу. 1 — основание нектосома; 2 — сифосом; 3 — места прикрепления пальпонов; 4 — гонодендр.; 5 — гонопальп.; 6 — ножки гастрозоидов.

Такое положение зооидов становится понятным, если учесть, что сифосом у представителей этих семейств свернут в горизонтальную спираль и обращен наружу вентральной стороной (рис. 34). Таким образом, кормидий такой колонии объединяет в себе по одной особи из каждой короны. Количество кормидиев у различных представителей сифонофор может быть самым различным. Редко их бывает меньше 10 в колонии. Как правило, каждый сифосом несет 20—50 кормидиев, а иногда и больше (60—90 у некоторых *Diphyidae* и даже свыше 100 у некоторых *Forskaliidae* и *Rhodaliidae*).

Кормидии значительного большинства представителей подотряда *Calycophorae* по мере своего созревания отрываются от ствола колонии и долгое время ведут самостоятельный образ жизни. Каждый оторвавшийся кормидий состоит, как правило, из одного гастрозоида, одной кроющей пластинки и одного (реже двух) гонофора. Как было сказано выше, зачастую в состав кормидия входят локомоторные «специальные нектофоры». Кормидий *Calycophorae*, самостоятельно плавающий за счет своего гонофора, принято называть эвдоксией (eudoxia) (рис. 35). Кормидий *Calycophorae*, самостоятельно плавающий за счет «специального нектофора», получил название эрсеи (ersaea).

И эвдоксии, и эрсеи (либо их кроющие пластинки и гонофоры) часто встречаются в планктонных пробах. Принадлежность той или иной эвдоксии (или эрсеи) к определенному виду устанавливается по сходству в строении их кроющих пластинок и гонофоров с таковыми соответствующих полигастрических стадий. Для значительного числа видов эвдоксии (либо эрсеи) известны, но у некоторых представителей *Calycophorae* наличия свободноплавающих кормидиев еще не установлено. Поэтому пока нельзя использовать особенности строения эвдоксий и эрсеи для составления определительных таблиц, однако эти особенности могут оказать помощь при определении в качестве дополнительных признаков.

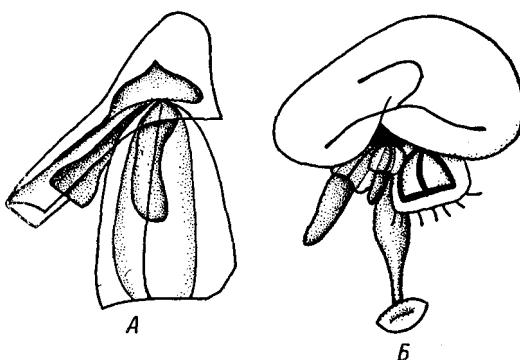


Рис. 35. Эвдоксия (A); эрсея (B).

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ И РАЗВИТИЕ СИФОНОФОР

Сифонофоры способны размножаться как половым, так и вегетативным путем. Вегетативное размножение занимает очень существенное место в жизненном цикле сифонофор, ибо все особи колонии возникают исключительно в результате почкования.

Половой процесс свойствен всем сифонофорам. Половые продукты созревают в эктодерме манубриумов медузоидных особей, также выпοчковывающихся на стволе колонии. Созревшие половые продукты выбрасываются через разрывы стенок манубриума в воду, где и происходит оплодотворение.

Зрелое яйцо большинства сифонофор с расшифрованным жизненным циклом⁹ (Мечников, 1874) имеет шаровидную форму и, как правило,

⁹ Жизненный цикл известен далеко не у всех сифонофор.

прозрачно; иногда оно желтоватого, иногда красноватого цвета. По данным Мечникова, при внешнем осмотре яйца в нем нельзя обнаружить ни оболочки,¹⁰ ни ядра. Последнее становится заметным лишь тогда, когда яйцо начинает дробиться.

Периферическая часть недробящегося яйца состоит из плотного, гомогенного слоя протоплазмы, тогда как центральная часть представлена губчатой массой, «в которой прозрачный, как стекло, клеточный сок разделяется тонкими протоплазматическими перегородками» (Мечников, 1874: 444) (рис. 36). Оплодотворенное яйцо, подвергаясь полному дроблению, превращается в морулу. По исследованиям Мечникова, клетки морулы делятся тангенциально к ее поверхности, в результате чего у личинки образуются два слоя — эктодерма и энтодерма. Такой способ образования двуслойности, называемый паренхимной делениями, характерен для всех сифонофор. Следующая, уже двуслойная стадия — планула — имеет более тупой передний и более острый задний конец. Поверхность планулы покрыта жгутиками (рис. 37). Дальнейшее развитие двуслойной личинки идет по линии вы-

Рис. 36. Яйцо *Sulculeolaria quadridentata* Quoy et Gaimard (по Мечникову).

1 — периферическая протоплазма; 2 — центральная протоплазма.

пochkovывания на ней многочисленных особей колонии, т. е. личинка приступает к вегетативному размножению. Последовательность и характер выпочковывания особей колонии несколько отличаются у личинок различных подотрядов. Поэтому ниже будет рассмотрено развитие колоний на примере представителей каждого из трех подотрядов.

У *Physophorae* в наиболее простом случае (*Stephanomia bijuga* Delle Chiaje, синоним *S. pictum* Metschnikov) на переднем, т. е. аборальном, конце планулы через несколько дней после начала дробления яйца появляется утолщение эктодермы, напоминающее медузоидный узелок. Так закладывается пневматофор. Спустя еще один день в медузоидном узелке возникают субумбреллярная полость и манубриум (позднее клетки манубриума дают начало газовой железе пневматофора). В это же время на противоположном, заднем конце личинки дифференцируется первый гастрозоид, внутренняя часть которого постепенно превращается в гастральную полость. Между почкой пневматофора и первичным гастрозоидом появляется почка первичного арканчика. Таким образом, ранняя личинка *Physophorae* — сифонула (siphonula) — имеет зачатки пневматофора, гастрозоида и арканчика (рис. 38). В дальнейшем на оральном полюсе гастрозоида прорывается рот, а все тело личинки отчетливо разделяется на 2 части: одна из них — пневматофор, другая — гастрозоид с арканчиком. Все дальнейшее развитие личинки идет в направлении удлинения участка тела между пневматофором и арканчиком (формирование столона). Почки прочих особей колонии закладываются исключи-

¹⁰ Лишь у яйца *Hippopodius hippopus* (Forskal) Мечников обнаружил нежную и тонкую оболочку.

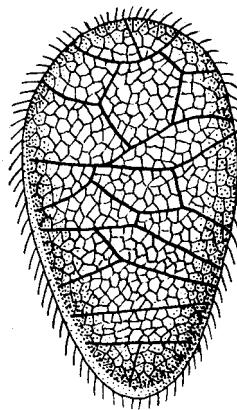
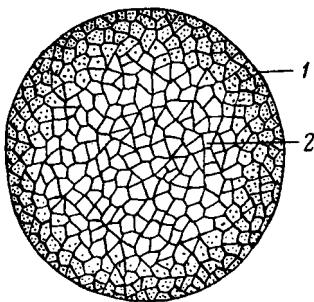


Рис. 37. Планула *Sulculeolaria quadridentata* (по Мечникову).

тельно на той стороне личинки, которая дала первый арканчик. Эта сторона становится вентральной стороной будущей колонии. На столоне, сразу же под пневматофором, закладываются медузиодные узелки будущих нектофоров, а над первым арканчиком начинают выпоковываться второй, третий и так далее гастрозоиды со своими арканчиками, кроющие пластинки, пальпоны и генофоры. Иными словами, у сифонулы намечаются две зоны почкования. Одна нектосомальная, лежащая сразу же под пневматофором, другая — сифосомальная, лежащая на границе с нектосомом. Следует заметить, что «новая почка всегда образуется выше последней, перед ней возникшей, поэтому и в ряду колоколов, и в ряду кормидиев самые старые почки лежат дальше всего от давшей им начало зоны почкования, тогда как самые молодые почки всегда примыкают к этой последней» (В. Н. Беклемишев, 1964: 90).

Несколько усложненное развитие некоторых *Physophorae* (*Agalmidae*) можно рассмотреть на примере *Agalma elegans* (Sars) (= *A. sarsi* Köllicker) (Мечников, 1874). Ранняя личинка этого вида на своем верхнем конце также имеет утолщение эктодермы. Последняя раньше, чем закладывается медузиодный узелок пневматофора, холмобразно поднимается вместе с лежащей под ней энтодермой, давая начало первичной ларвальной кроющей пластинке шапковидной формы. Зачаток пневматофора появляется тогда, когда шапковидная пластинка полностью отшнуровалась (рис. 39, А). По прошествии почти двух недель с момента начала дробления личинка *A. elegans* характеризуется наличием первичного гастрозоида с гастральной полостью, первичной ларвальной пластинки, двух вторичных ларвальных пластинок листовидной формы и пневматофора, в котором уже видна воздушная полость с воздушным пузырьком (рис. 39, Б). Очевидно, благодаря последнему личинка держится на поверхности воды. Ларвальная листовидная бракта имеетrudиментарный нектосак (см. описание кроющих пластинок). На третьей неделе развития у первичного гастрозоида прорывается рот. В возрасте четырех недель личинка переходит в так называемую «стадию аторибии» (Мечников, 1874), так как проявляет признаки взрослой колонии рода *Athorybia*. У такой личинки шапковидная бракта отваливается, а число листовидных кроющих пластинок увеличивается до 4—6 (рис. 39, В). Наконец, под листовидными кроющими пластинками, скрывающими пневматофор, начинают выпоковываться дефинитивные арканчики, нектофоры, дефинитивные бракты и так далее. После отпадения листовидных ларвальных кроющих пластинок пневматофор принимает нормальное положение по отношению к колонии и личинка переходит в «агальмидную стадию» (рис. 39, Г). Дальнейшее развитие колонии *A. elegans* идет обычным путем.

Наименее изучен жизненный цикл представителей подотряда *Cystonectae*. О развитии *Rhizophysidae* существуют крайне отрывочные данные. Более подробно описан метаморфоз личинки *Physalia physalis* (*Physaliidae*) (Haekel 1888b; Okada, 1932, 1935; Totton, 1960). Самая ранняя из

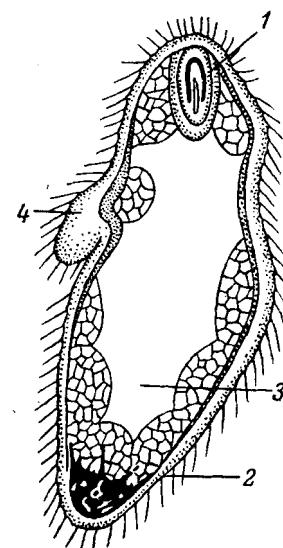


Рис. 38. Сифонула *Stephanomia bijuga* (по Мечникову).

1 — почка пневматофора;
2 — первичный гастрозоид;
3 — гастральная полость;
4 — почка арканчика.

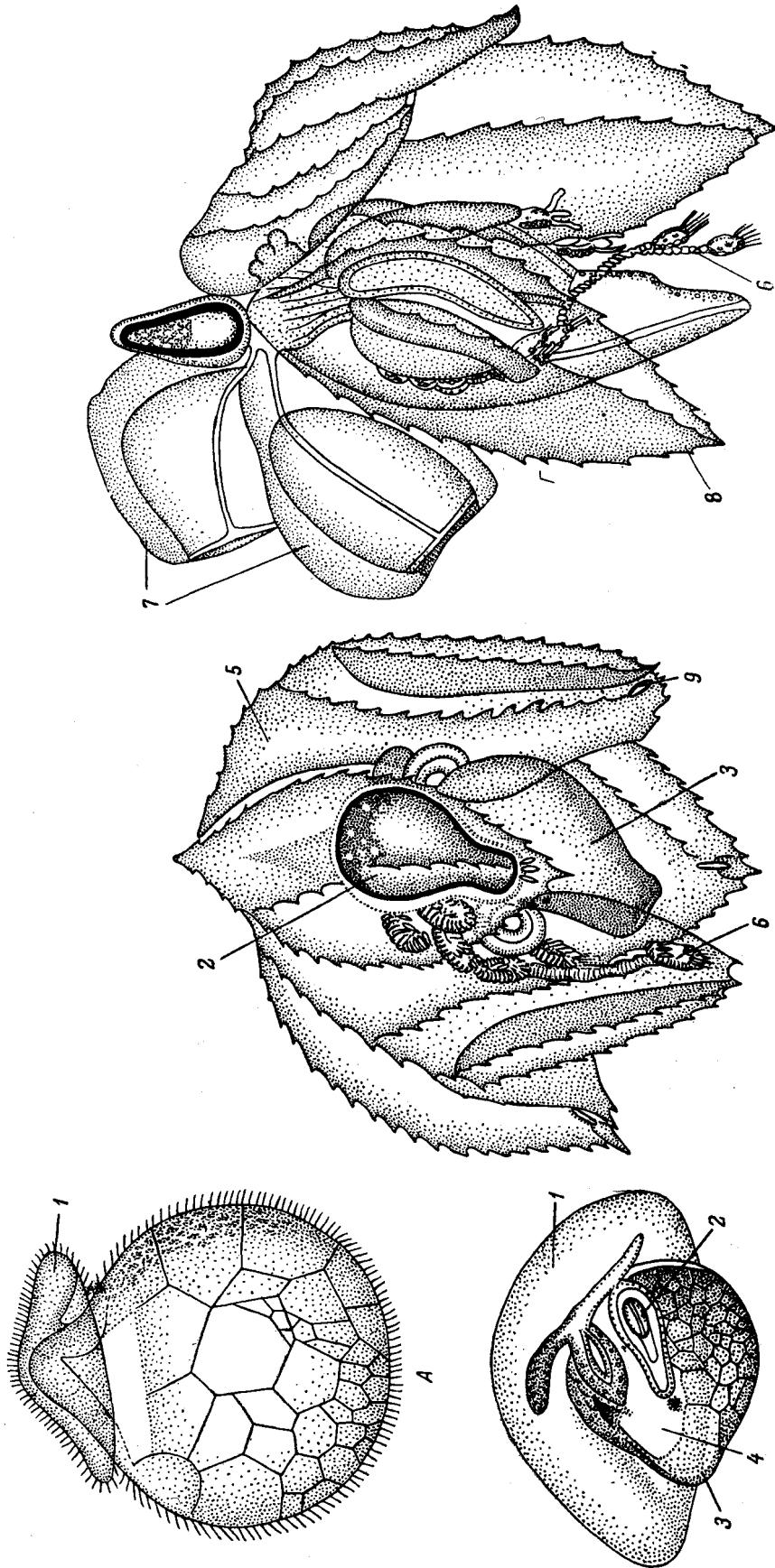


Рис. 39. Метаморфоз личинки *Agalma elegans* (по Мечникову).

— пластиинцевая личинка; *B* — тритонимфидная личинка; *C* — личинка в стадии «сторбина»; 1 — агальмидная стадия личинки; 2 — личинка в стадии «сторбина»; 3 — первичная полость; 4 — гастральная полость; 5 — гастральная гастровомпа; 6 — гастральная полость; 7 — первичный гастровомпа; 8 — дефинитивные кроющие пластинки; 9 — руминтарная полость субурбреи у ларвальных кроющих пластинок.

известных личиночных стадий *Ph. physalis* — физонула (physonula) (2—4 мм дл.) — имеет зачаток пневматофора, первичный гастроцид и арканчик (рис. 40). Дальнейшее развитие физонулы, судя по описанию Тотона, сводится в основном к выпочковыванию кормидиев на сифосоме, сросшемсяся с пневматофором. Своёобразие этого процесса заключается в образовании двух зон сифосомального почкования и в отсутствии линейной последовательности в образовании почек, свойственной всем прочим сифонофорам. По наблюдениям Тотона, основная зона почкования кормидиев лежит на аборальном полюсе личинки. Здесь раньше остальных

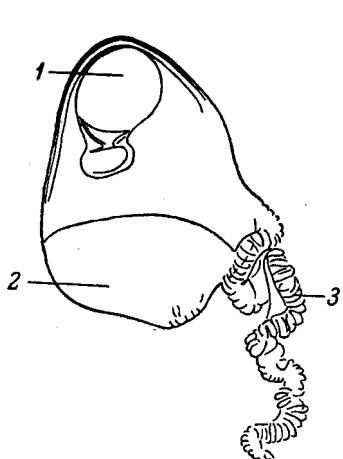


Рис. 40. Физонула *Physalia physalis* (по Тотону).

1 — зачаток пневматофора; 2 — зачаток первичного гастроцида;
3 — арканчик.

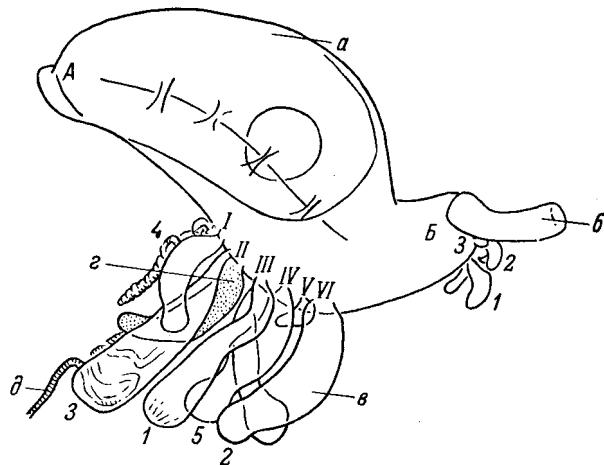


Рис. 41. Порядок выпочковывания кормидиев у физонулы *Physalia physalis* (по Тотону).

Римские цифры — порядок расположения кормидиев на стволе личинки; арабские — порядок выпочковывания кормидиев. А — аборальная зона почкования, Б — оральная зона почкования. а — пневматофор, б — первичный гастроцид, в — вторичные гастроциды, г — ампулы, д — арканчики.

ных появляются почки гастроцидов, принадлежащих кормидиям №№ 3 и 7 (или № 6, если кормидиев всего 6; номер соответствует порядку расположения кормидиев на стволе). Затем появляются почки ампулы щупальца гастроцида № 2, вслед за которой и сам гастроцид и, наконец, первый, а вслед за ним четвертый, пятый и так далее гастроциды (рис. 41). После этого начинают выпочковываться кормидии во второй, оральной зоне сифосомального почкования. Таким образом, последовательность выпочковывания кормидиев на стволе личинки *Ph. physalis* весьма своеобразна. Причина нарушения обычного порядка почкования не вполне ясна. По мнению Тотона (Totton, 1960), ее следует искать в своеобразных реакциях на условия среды, свойственных только этому виду.

Отличительная черта онтогенеза любого из представителей *Calyptophorae* заключается в отсутствии на всех стадиях развития личинки почки, дающей впоследствии пневматофор.

Развитие *Dinectoidea* очень подробно исследовано Мечниковым (1874) на примере *Sulculeolaria quadridentata* Quoy et Gaimard (= *Epibulia aurantica* Lochman). Спустя несколько дней после возникновения плаунула *S. quadridentata* проявляет признаки выпочковывания медузоидной особи (ларвального нектофора) и первого арканчика. Обе эти почки по-

являются на стороне личинки, впоследствии принимаемой за вентральную сторону колонии. Днем позже на теле личинки отчетливо дифференцируется первый гастрозоид, внутри которого появляется гаstralная полость. Личинка *Calycomorphae*, обладающая зачатками ларвального нектофора, первого гастрозоида и арканчика, носит название каликонулы (*calyconula*) (рис. 42). Рот первого гастрозоида появляется не сразу, а лишь через несколько дней после дифференцировки полипоида. В это же время появляется первая кроющая пластинка и заметно дифференцируется почка первого дефинитивного нектофора, который выпочковывается

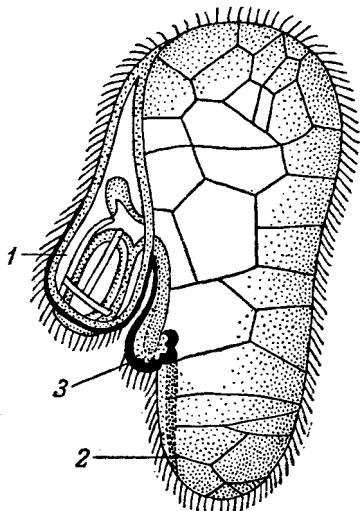


Рис. 42. Каликонула *Sulculeolaria quadridentata*
(по Мечникову).

1 — почка ларвального нектофора;
2 — почка первичного гастрозоида;
3 — почка арканчика.

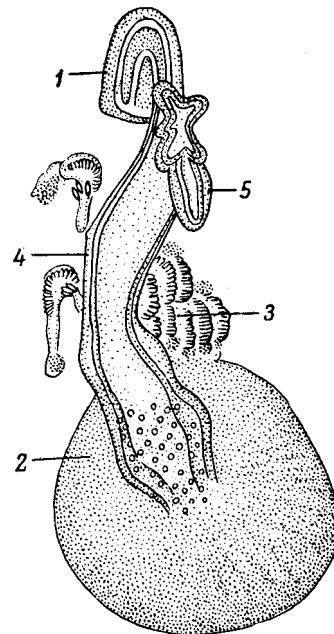


Рис. 43. Личинка *Sulculeolaria quadridentata* после утраты ларвального нектофора
(по Мечникову).

1 — первый дефинитивный нектофор;
2 — первичный гастрозоид;
3 — арканчик; 4 — ствол; 5 — второй гастрозоид.

на выросте соответствующего участка столона. Вслед за этими почками появляются зачатки гастрозоида, арканчика, кроющей пластинки следующего кормидия и почка второго дефинитивного нектофора. После утраты ларвального нектофора личинка *S. quadridentata* сохраняет исключительно дефинитивные органы (рис. 43). Выпочковывание последующих зооидов идет обычным путем.

Онтогенез *Calycomorphae*, обладающих единственным дефинитивным нектофором, идет по двум направлениям. В одном случае у личинки не происходит выпочковывания второго дефинитивного нектофора (*Muggiae*), тогда как в другом случае (*Sphaeronectes*, *Monophyes*) личинка не теряет свой ларвальный нектофор, который сохраняется на всю жизнь у дефинитивной колонии, а выпочковывания последующих нектофоров не происходит. Последний вариант говорит о неотенической природе *Sphaeronectes* и *Monophyes*.

О развитии *Polynectoidea* (*Calycomorphae*) можно в значительной мере судить по описаниям Мечникова (1874) различных поколений личинок

Hippopodius hippopus (*H. gleba*). В целом онтогенез этого вида очень напоминает онтогенез описанных выше представителей *Dinectae*. Но сифонулу *H. hippopus* отличают следующие моменты. Во-первых, на образование ларвального нектофора идет верхняя половина планулы, в которой пространство между эктодермой и энтодермой постепенно заполняет мезоглеальная прослойка, придавая этому участку планулы форму шапки (рис. 44, A). Во-вторых, ларвальный нектофор после окончательной дифференцировки лежит под прямым углом к первичному гастроозоиду и соматоцисту (рис. 44), тогда как эти два образования у *Sulculeolaria* направлены параллельно друг другу (рис. 44). В-третьих, верхняя часть

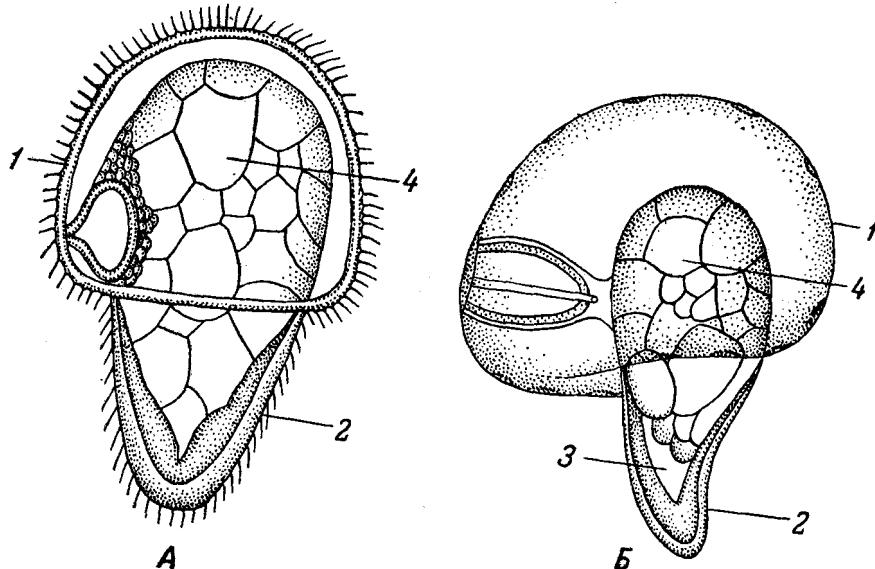


Рис. 44. Каликонула *Hippopodius hippopus* (по Мечникову).

А — ранняя стадия; Б — более поздняя стадия. 1 — ларвальный нектофор; 2 — первичный гастроозоид; 3 — гастральная полость; 4 — соматоцист.

личинки, заполненная энтодермой, глубоко проникает в нектофор, образуя впоследствии соматоцист, тогда как у той же *Sulculeolaria* она лежит свободно, вне нектофора, а соматоцист представляет собой лишь ответвление энтодермального слоя, вдающееся в мезоглею нектофора. В-четвертых, выпочекивание арканчика у каликонулы *H. hippopus* происходит несколько позже, чем у *Sulculeolaria quadridentata* (Мечников, 1874). И наконец, в-пятых, количество нектофоров, которые выпочекиваются, у *H. hippopus* во много раз превышает таковое представителей *Dinectoidea*.

Переход личинки *Siphonanthalae* в дефинитивное состояние знаменуется выпочекиванием гонофоров.

Таким образом, основу жизненного цикла сифонофор составляет правильное чередование бесполого полипоидного поколения с половым медузиондным. Иными словами, сифонофоры, как и большинство *Hydrozoa*, — метагенетические животные.

В то же время характерной чертой жизненного цикла всех без исключения сифонофор является подавление полового медузиондного поколения. У значительного большинства *Siphonanthalae*, так же как у некоторых

Leptolida (Thecaphora), из жизненного цикла окончательно выпадает свободноплавающее медузоидное поколение. Половые продукты развиваются в медузоидных особях — гонофорах, которые выпошковываются наряду с прочими зооидами на столоне колонии и, будучи прикреплены к стволу, входят в состав колонии (рис. 45). Лишь у очень незначительного числа видов (например, *Agalma elegans*), по наблюдениям некоторых исследователей (Мечников, 1874; Наекель, 1888b), гонофоры, отрываясь, плавают в виде мелких медузок (рис. 46). Но оторвавшиеся медузки, лишенные рта, щупалец и органов чувств, вряд ли способны к длительному существованию. Тем не менее жизненный цикл *A. elegans* говорит о том, что предкам сифонофор был свойствен обычный метагенез, при котором происходило отпочковывание свободноплавающих медуз.

Подавление медузоидного поколения идет у сифонофор еще дальше, чем у *Leptolida*, ибо в колониях *Siphonanthes* имеются медузоидные по своему происхождению особи (пневматофор, нектофоры, кроющие пластинки), которые не только утратили полностью способность к половому размножению, но и морфологически отличаются от обычных медуз. Функции этих особей сводятся к движению и защите колонии.

Другая отличительная черта жизненного цикла сифонофор заключается в том, что в онтогенезе этих животных отсутствует по сути дела стадия, характеризующаяся наличием только полипоидного поколения. У большинства *Hydroidea* (за исключением трахимедуз) из планулы возникает молодая колония полипов (или одиночный полип), которые лишь спустя некоторое время начинают выпошковывать медуз. У всех сифонофор уже в раннем онтогенезе колонии, на стадии планулы, одновременно с появлением первой полипоидной особи (а чаще даже раньше) происходит выпошковывание первой медузоидной особи — пневматофора или нектофора. Уже ранняя личинка сифонофор представляет собой полиморфную колонию, несущую полипоидный и медузоидный зачатки. Эта своеобразная черта онтогенеза сифонофор — следствие высокой колониальной интеграции, о которой речь будет идти ниже.

Исходя из всего сказанного, можно заключить, что метагенез сифонофор крайне своеобразен. Так же как у некоторых *Hydroidea*, метагенез

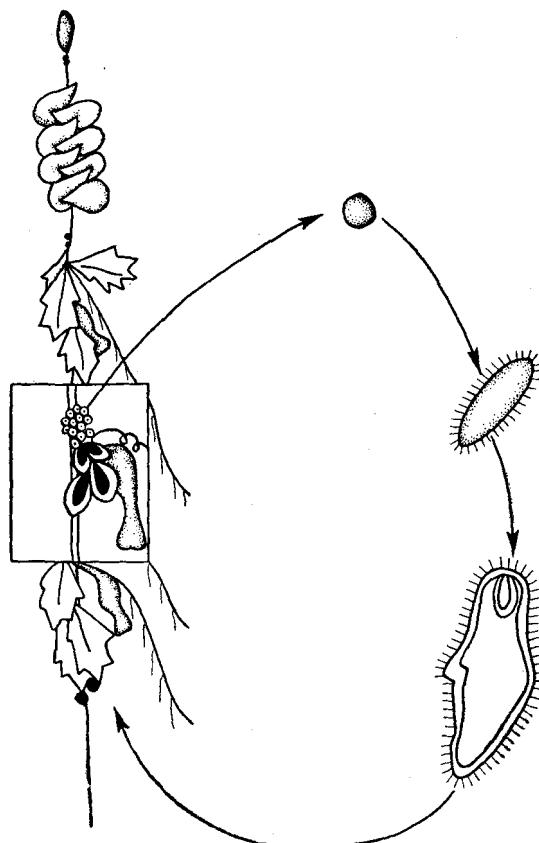


Рис. 45. Схема жизненного цикла *Physophorae* с полным подавлением свободноплавающего медузоидного поколения.

что в онтогенезе этих животных отсутствует характеристика наличием только полипоидного поколения. У большинства *Hydroidea* (за исключением трахимедуз) из планулы возникает молодая колония полипов (или одиночный полип), которые лишь спустя некоторое время начинают выпошковывать медуз. У всех сифонофор уже в раннем онтогенезе колонии, на стадии планулы, одновременно с появлением первой полипоидной особи (а чаще даже раньше) происходит выпошковывание первой медузоидной особи — пневматофора или нектофора. Уже ранняя личинка сифонофор представляет собой полиморфную колонию, несущую полипоидный и медузоидный зачатки. Эта своеобразная черта онтогенеза сифонофор — следствие высокой колониальной интеграции, о которой речь будет идти ниже.

Исходя из всего сказанного, можно заключить, что метагенез сифонофор крайне своеобразен. Так же как у некоторых *Hydroidea*, метагенез

Siphonantheae можно назвать замаскированным, ибо в их жизненном цикле подавлено медузоидное поколение. Но в отличие от *Hydroidea*, у которых период между образованием вегетативной колонии и возникновением на ней полового поколения как бы растянут во времени и выражается в существовании колонии, несущей только полипоидные особи, у *Siphonantheae* этот период выпадает из онтогенеза полностью. Если в онтогенезе

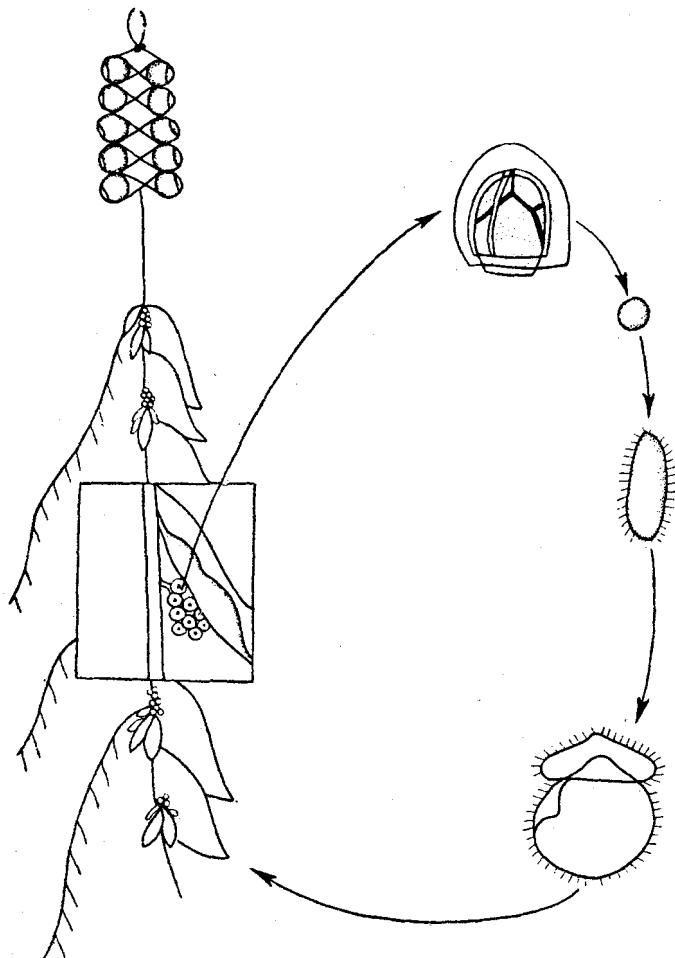


Рис. 46. Схема жизненного цикла *Agalma elegans*.

различных *Hydroidea* соотношение медузоидного и полипоидного поколений очень разнообразно (Наумов, 1960) и может быть представлено диаграммами (рис. 48, А—Г), то это соотношение почти у всех сифонофор однотипно (рис. 48, Д, Е) (Степаньянц, 1966).

Наряду с чередованием полипоидного и медузоидного поколений в жизненном цикле некоторых сифонофор существует совершенно своеобразное чередование различно устроенных колониальных поколений. У большинства представителей подотряда *Calycophorae* от дефинитивной полигастрической колонии отрываются кормидии с созревшими генофорами. Первым отрывается кормидий, наиболее удаленный от зоны почко-

вания сифосома, т. е. наиболее старый. Отрыв следующих кормидиев происходит последовательно снизу, по мере формирования зооидов кормидия (рис. 47). Такие кормидии, отрываясь от основного ствола, способны вести длительное самостоятельное существование, так как набор особей,

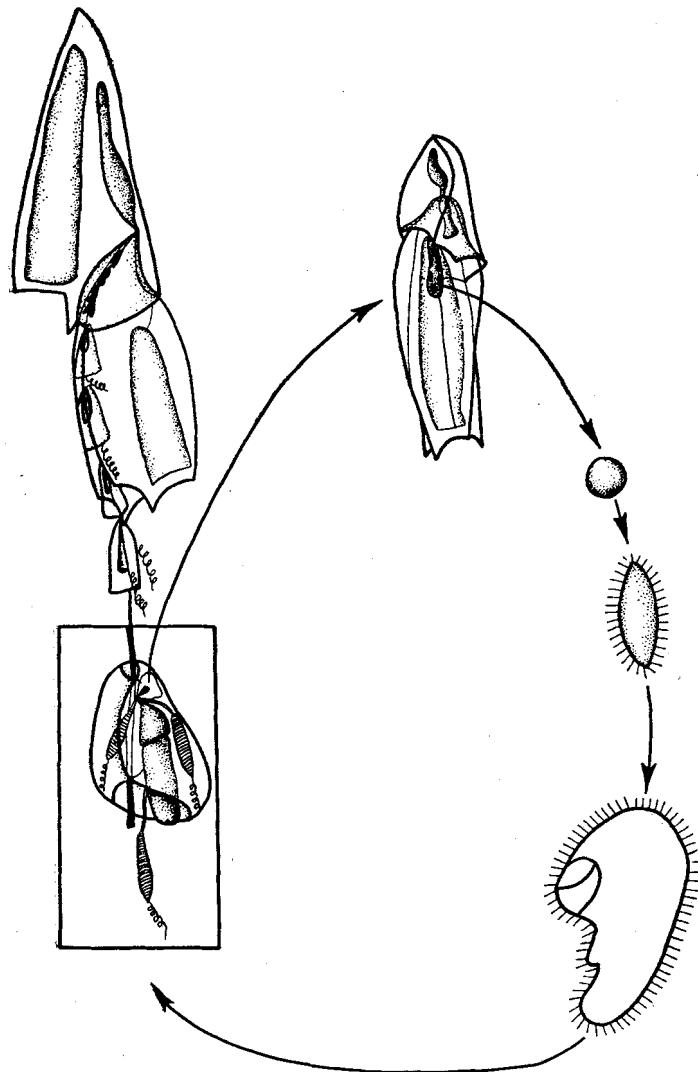


Рис. 47. Схема жизненного цикла *Calyptophora* с чередованием двух колониальных поколений.

входящих в состав каждого кормидия, делает последний физиологически полноценной моногастрической колонией. Эти моногастрические колонии — эвдоксии или эрсеи (как было сказано выше) — выполняют функцию размножения, а также переносят половые продукты на значительные расстояния, т. е. служат для расселения вида. Образование вторичных колоний, как бы заменяющих собой свободноплавающее медузиондное поколение, — также следствие колониальной интеграции. Причину такого вторичного усложнения жизненного цикла можно усмо-

треть в том, что полигастрические колонии *Calycophorae*, обладающие всего двумя (а то и одним) нектофорами, не могут преодолевать большие расстояния в океане и, будучи лишены свободноплавающего медузионного поколения, осуществляют распространение своих половых продуктов с помощью эрсей и эвдоксий.

В жизненном цикле *Physalia physalis* (*Cystonectae*) также наблюдается (Totton, 1960) отрыв группы особей от основного ствола колонии. Но у этого вида отрывается лишь гонодендр с созревшими половыми продуктами, который плавает за счет своего «специального нектофора» (см. выше). В этом случае свободноплавающая группировка, лишенная гастровида и защитных приспособлений, не является физиологически полноценным колониальным организмом и потому не способна, видимо, к достаточно длительному самостоятельному существованию. Тем не менее и это явление следует объяснять особенностями экологии *Ph. physalis*. Колонии этого вида хотя и лишены настоящих нектофоров, обладают мощным пневматофором, который, подобно парусу судна, обеспечивает животному очень быстрое, но пассивное передвижение на поверхности воды под действием ветра. Быстро передвигающаяся колония как бы оставляет после себя «след» в виде зрелых гонодендров, которые некоторое время плавают в воде, после чего выбрасывают в воду половые продукты.

Сравнивая особенности жизненных циклов различных сифонофор, можно заключить, что если в жизненном цикле их предков и было свободноплавающее медузионное поколение (о чем говорит онтогенез *Agalma elegans*), то для современных сифонофор свойственно не только подавление медузионного поколения, но и выпадение из онтогенеза стадии, имеющей только полипоидное состояние, что связано с чрезвычайно высоким уровнем колониальной интеграции у этой группы *Hydrozoa*. Как следствие той же интеграции у наиболее высоко развитых сифонофор (*Calycophorae*) появляется вторичное свободноплавающее колониальное поколение, осуществляющее вместо медуз половые и расселительные функции.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ И ЭВОЛЮЦИЯ СИФОНОФОР

Тот факт, что сифонофоры по своему происхождению — колониальные животные, в настоящее время вряд ли вызывает сомнение. Впрочем, даже история развития взглядов на природу сифонофор знает очень немного примеров толкования этих животных как отдельных индивидуумов. Если не считать концепции Гексли (Huxley, 1859) и Ешольца (Eschscholtz, 1829), принимавших каждую сифонофору за одну медузу, а ее многочисленных особей за органы, большинство исследователей так или иначе придерживалось той точки зрения, что сифонофоры представляют собой

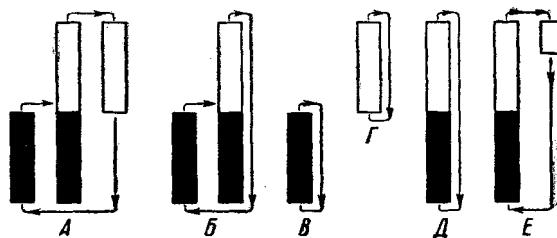


Рис. 48. Диаграмма соотношений полипоидного и медузионного поколений в онтогенезе *Hydroidea* и *Siphonanthae*.

A — большинство *Hydroidea* с обычным метагенезом; *B* — *Hydroidea* с замаскированным метагенезом; *C* — *Hydrida* с полным выпадением медузионного поколения; *D* — большинство *Siphonanthae*; *E* — *Agalma elegans*. Чёрный столбик — собственно полипоидное поколение; белый столбик — собственно медузионное поколение. Стрелки — направление хода жизненного цикла.

колонии, на стволе которых выпочковывается большое количество зооидов.

Разногласия во взглядах на природу сифонофор сводятся в основном к тому, какое из поколений гидрозойных предков сифонофор считать давшим начало колониям сифонофор — медузоидное или полипоидное.

Сторонники так называемой «медузоморфной» теории — Мюллер (Müller, 1871), Мечников (1871б, 1874), Фьюкс (Fewkes, 1880б), Геккель (Haeckel, 1869; 1888б), Мозер (Moser, 1925) и другие считают колонии сифонофор произошедшими в результате выпочковывания на манубриуме первичной медузы полипоидных и медузоидных особей. При этом пневматофор единогласно признается как производное колокола первичной медузы; но способ его образования из колокола и толкование манубриума первичной медузы как столона колонии даются разными сторонниками медузоморфной теории несколько различно (Беклемищев, 1944; Leloup, 1954).

Сторонники другой теории — «полипоидной», или «гидроиднополиморфной» — Лесье (Lesueur, 1813), Мильне-Эдвардс (Milne-Edwards, 1840), Фогт (Vogt, 1854), Лейкарт (Leuckart, 1854), Келлиker (Kölliker, 1853), Гегенбаур (Gegenbaur, 1854а), Клаус (Claus, 1878), А. Агассис (Agassiz, 1865), Шнайдер (Schneider, 1896а, 1896б) и другие производят сифонофор от колоний гидроидных полипов, перешедших к пелагическому образу жизни.

Наконец, в последнее время получила распространение точка зрения, что сифонофоры — целиком неотенические животные, происшедшие в результате раннего развития свободноплавающей гидроидной личинки (актинулы), приступившей к выпочковыванию полипоидных и медузоидных особей. Эта точка зрения, высказанная еще Перье (Perrier, 1881), Хуном (Chun, 1897а) и Хаджи (Hadzi, 1918), в дальнейшем была поддержана Лелю (Leloup, 1954), Гарстангом (Garstang, 1946), Тотоном (Totton, 1954, 1960) и др.

Таким образом, сколь бы принципиально не отличались друг от друга различные теории происхождения сифонофор,¹¹ все они едины в признании колониальной природы этих животных.

В. Н. Беклемищев (1944, 1950, 1952, 1964) развил еще глубже теорию колониальности сифонофор. По его мнению, сифонофоры представляют собой пример наивысшего развития колониальной индивидуальности, ибо многочисленные особи, составляющие колонию этих свободноплавающих гидрозоев, наиболее полно и органично подчинены интегрирующей роли колониального целого, причем ни одна из особей не является в колонии доминирующей. Такое перерастание колонии почти до уровня особи путем интеграции вызвано свободноплавающим образом жизни сифонофор. Это явление не знает себе равных во всем животном царстве и может быть сравнимо лишь с образованием тела *Metazoa*, где специализированные клетки, входящие в состав многоклеточного организма, теряют свою индивидуальность и всецело подчиняются интегрирующей роли целого организма.

I. ИНТЕГРАЦИЯ В КОЛОНИЯХ *SIPHONANTHAE*

Как уже говорилось, высокое развитие колониальной индивидуальности у *Siphonantheae* возникло вследствие перехода колоний этих животных к свободноплавающему, пелагическому образу жизни.

¹¹ Оценку различных теорий происхождения *Siphonophora* смотри в разделе «Предки сифонофор».

Строение ныне существующих групп *Siphonantheae*, связанное с их высокой специализацией, по-видимому, очень отличается от такового предковых форм и является результатом длительного пути развития сифонофор. Поэтому морфология различных *Siphonantheae* не может дать наглядной картины постепенного усложнения строения колоний и повышения колониальной интеграции в этой группе животных (в отличие от четких морфологических рядов, наблюдавшихся у *Leptolida*).

Тем не менее ниже сделана попытка, используя данные морфологии, физиологии, индивидуального развития и экологии сифонофор, показать роль интеграции в колониях *Siphonantheae* как одного из ведущих факторов эволюции этой группы.

1. Полиморфизм в колониях *Siphonantheae*

Одним из неизбежных следствий свободноплавающего образа жизни сифонофор оказалось подавление индивидуальности каждого зооида, входящего в состав колонии. Подчиняясь координирующей роли целой колонии, различные особи в процессе эволюции стали выполнять определенные функции, постепенно изменяясь также и морфологически. Так возник полиморфизм.

Как явствует из морфологического очерка, в состав колонии современных сифонофор входят 6 основных групп особей: пневматофор, нектофоры, кроющие пластинки, гонофоры, гастrozоиды с арканчиками и пальпоны с пальпакулами. Функции каждой из перечисленных групп вполне определены. У современных сифонофор (за редким исключением) невозможно найти таких зооидов, которые были бы в достаточной мере самостоятельными и независимыми от других особей колонии. Почти все особи колоний сифонофор свидетельствуют о длительной эволюции их строения, склонившегося в сторону выполняемых этими особями функций.

Так же как нет единого мнения о природе всей колонии сифонофор, существуют разногласия и по поводу происхождения отдельных особей. В противоположность распространенной точке зрения, что одни особи колоний сифонофор происходят от полипов, другие от медуз, существует концепция (Мечников, 1870; Haeckel, 1888b), утверждающая исключительно медузионное происхождение всех особей колонии сифонофор.

Несмотря на то что в большинстве случаев нет данных, непосредственно подтверждающих природу тех или иных особей, тем не менее отдельные особенности их морфологии и индивидуального развития помогают выяснить происхождение всех перечисленных выше компонентов колоний.

Вряд ли есть необходимость подробно останавливаться на происхождении пневматофора, нектофоров и гонофоров, ибо их медузионная природа признана большинством исследователей. Гораздо менее бесспорным является полипоидный характер гастrozоидов и пальпонов. Существует мнение (Haeckel, 1888b; В. Н. Беклемишев, 1944, 1952, 1964), что организменная интеграция в колониях сифонофор достигла таких пределов, что выпочекивающиеся на колониях медузионные особи, полностью утратившие свою индивидуальность, стали подвергаться расщеплению, диссоциации, следствием которой оказалось появление гастrozоидов и пальпонов как манубриумов бывших медуз и кроющих пластинок как зонтиков этих медуз. Возможность подобного расщепления маловероятна, так как, очевидно, оно отразилось бы где-то в раннем онтогенезе колоний. В действительности же и гастrozоиды, и пальпоны, и кроющие пластинки появляются на столоне личинки как самостоятельные особи, происходящие каждая из своей почки. Очень показательны в этом отношении мо-

лодые личинки всех трех подотрядов *Siphonanthae*, у каждой из которых на оральном полюсе появляется типично полипоидная особь — первичный гастрозоид, внутри которого постепенно возникает гастральная полость путем расхождения энтодермальных клеток. Кроме того, если считать гастрозоид манубриумом медузы, зонтик которой превратился в соответствующую кроющую пластинку, то гидроциальная полость последней следует считать полостью субумбреллы. В действительности же у любой из медузиных особей сифонофор субумбреллярная и гидроциальная полости — независимые образования. По отношению к кроющим пластинкам это подтверждается наличием полости субумбреллы у ларвальных бракт *Agalma elegans*.

Следовательно, и кроющая пластинка возникает в колонии сифонофор как самостоятельная особь. По своей форме и мощному в большинстве случаев мезоглеальному слою кроющая пластинка — это сильно видоизмененная медузиная особь, утратившая свою субумбреллярную полость и манубриум. Эту точку зрения на природу кроющей пластинки в значительной мере подтверждает, помимо строения ларвальной бракты *A. elegans*, выпочковывание шапковидной ларвальной кроющей пластинки у личинки этого же вида (см. стр. 45), чрезвычайно напоминающее по своему характеру выпочковывание ларвального нектофора у *Hippopodius hippopus* (рис. 39, 44).

Здесь же будет уместным разобрать вопрос о происхождении арканчика и пальпакулы. В данной работе и арканчик, и пальпакула рассматриваются как щупальца, принадлежащие первый гастрозоиду, вторая пальпону. Но существует и другая точка зрения (В. Н. Беклемишев, 1944, 1952, 1964), сторонники которой считают арканчики и пальпакулы особями полипоидного происхождения либо объясняют каждый из них как гомолог манубриума медузы, в процессе эволюции утратившей свой зонтик.

В пользу щупальцевой природы этих образований говорят следующие моменты:

1. Выпочковывание арканчика у личинок всех трех подотрядов сифонофор происходит либо одновременно с гастрозоидом, либо с некоторым опозданием после гастрозоида.
2. И гастрозоид, и арканчик (равно как пальпон и пальпакула) всегда выпочковываются один возле другого. Между ними не происходит образования других почек. Эта связь сохраняется и в дефинитивных колониях, у которых арканчик всегда располагается на гастрозоиде (либо на его ножке, либо на преджелудочной части).

3. Концентрация на поверхности арканчика и пальпакулы стрекательных элементов, наличие большого числа которых также характерно для щупалец гидроидных полипов.

Наряду с этим существуют признаки, ставящие под сомнение взгляд на арканчик и пальпакулу как на щупальца полипов.

1. Необычное расположение тех и других в проксимальной части соответствующих полипов. Известно, что у большинства гидрополипов щупальца располагаются в дистальной части таковых, причем место прикрепления щупалец обозначает границу ротового конуса, или гипостома полипа.

2. Наличие гастральной полости внутри арканчиков и пальпакул. У большинства гидрополипов энтодермальный слой образует внутри щупальца сплошной тяж — энтодермальную ось щупальца.

3. Наличие ветвей со стрекательными батареями по одной из сторон большинства арканчиков. Ветвление щупалец — очень редкое явление

среди гидрозоев — оно известно у полипов *Cladocoryne* и встречается у медуз типа *Cladoneta*.

4. Закладка арканчиков в виде самостоятельных почек на столонах личинок.

Первые три положения можно отбросить, найдя им достаточно убедительные возражения. Среди гидроидных полипов известны такие, у которых щупальца имеют более или менее беспорядочное расположение на теле полипа (*Myriothela*, *Pelagohydra*) или образуют базальные венчики (*Pennariidae*). Если допустить редукцию всех щупалец полипа, за исключением одного базального, то происхождение арканчика и пальпакулы становится ясным.

Среди гидроидных известно небольшое число полипов, имеющих полые внутри щупальца (например, первичные щупальца *Myriothelidae*). Можно предположить, с одной стороны, гомологию арканчиков и пальпакул подобным полым щупальцам гидроидов. С другой стороны, допустимо возникновение арканчиков и пальпакул как вторичных выпячиваний тела полипа. На возможность этого пути указывает наличие вторичных дефинитивных щупалец (полых выростов тела) у полипов тех же *Myriothelidae*.

Наконец, ветвление арканчиков, которое, с одной стороны, можно сравнить с ветвлением щупалец у полипов *Cladocoryne*, резонно рассматривать, с другой стороны, как адаптивное приспособление, возникшее вторично в результате олигомеризации числа щупалец. Олигомеризация привела к уменьшению числа щупалец до одного, что послужило причиной ветвления этого единственного оставшегося щупальца.

Что касается способа закладки арканчиков, то решение этого вопроса требует дополнительного эмбриологического исследования.

Таким образом, разнообразие особей, входящих в состав колоний сифонофор, возникло как следствие колониальной интеграции.

Каждая колония сифонофор состоит из групп особей медузоидного и полипоидного происхождения, выполняющих узко специализированные функции и соответственно отличающихся друг от друга морфологически.

Арканчики гастрозоидов и пальпакулы пальпонов нужно рассматривать не как отдельных особей колонии, а как щупальца полипов, число которых уменьшилось в результате олигомеризации до одного в каждом полипе.

2. Олигомеризация гомологичных элементов как один из признаков интеграции в колониях *Siphonantha*

Закон олигомеризации гомологичных элементов как один из основных путей в эволюции животного мира, открытый Догелем (1963, 1954), в дальнейшем нашел подтверждение в работах ряда исследователей (В. Н. Беклемишев, 1944, 1950, 1952, 1964; Зенкевич, 1949; Захваткин, 1949). Как показал Наумов (1957, 1960), закономерности процесса олигомеризации полностью применимы для объяснения путей развития колониальных *Hydrozoa*, у которых в процессе эволюции олигомеризуется не только число органов в каждой из особей колонии, но и число самих особей.

Не менее важную роль играет олигомеризация в ходе эволюции колоний *Siphonantha*, будучи «одним из путей и признаков интеграции органического индивида» (В. Н. Беклемишев, 1964 : 427).

Олигомеризация, заключающаяся в уменьшении числа гомологичных элементов колонии (будь то органы или особи), достигается редукцией, слиянием либо изменением функций части из них (Степаньянц, 1965).

Слияния органов или особей в колониях сифонофор, так же как в колониях *Leptolida*, не наблюдается. Два других способа олигомеризации выражены у сифонофор достаточно ярко.

Олигомеризация органов, принадлежащих различным зооидам колоний, достигается в процессе эволюции частичной или полной редукцией их числа. Морфологический материал, полученный в результате изучения современных сифонофор, почти не дает сведений о ходе олигомеризации тех или иных органов. Колонии всех современных сифонофор показывают уже законченный процесс редукции числа органов без промежуточных стадий. Так, все особи медузоидного происхождения лишены органов чувств и краевых щупалец (исключение составляют «специальные нектофоры» *Desmophyes annectes* Haekel,¹² несущие по краю субумбреллы мелкие щупальца). Полипоидные особи колоний имеют либо по одному щупальцу (арканчик у гастровоида, пальпакула у пальпона), либо вовсе лишены их (цистовоиды некоторых *Physophorae*). Олигомеризация числа радиальных каналов в отдельных случаях привела к уменьшению их числа от 4 до 2 (ларвальный нектофор *Vogtia glabra* Bigelow).¹³

Более отчетливо выглядит картина олигомеризации числа особей в колониях различных *Siphonantheae* посредством изменения функций или редукции части из них. Кроме того, существует еще один путь олигомеризации гомологичных особей у сифонофор: уменьшение числа зооидов в результате неотенического развития колоний.

Как видно из предыдущего раздела, появление полиморфизма само по себе уже есть следствие олигомеризации, вызванной изменением функций части медузоидных и полипоидных особей колонии.

Другой способ олигомеризации числа особей колонии — их частичная или полная редукция.

Пневматофор, имеющийся у всех *Physophorae* и *Cystonectae* в единственном числе, в конечном итоге редуцируется полностью и в подотряде *Calycophorae* отсутствует. Предположение о том, что единственный пневматофор есть результат олигомеризации и что у древних сифонофор, возможно, было большее количество пневматофоров в каждой колонии, подтверждается наблюдениями Мечникова. Судя по описаниям Мечникова (1874), он встречал личинок *Physophora hydrostatica* (Forskal), у которых иногда закладывались одновременно не один, а два зачатка будущих пневматофоров.

Наиболее четко у различных *Siphonantheae* прослеживается олигомеризация числа нектофоров. В подотряде *Physophorae* примитивное семейство *Forskaliidae* обладает наибольшим числом нектофоров (300—400 в колонии), причем последние располагаются многорядно вдоль ствола колонии (рис. 6, Б). В семействе *Agalmidae* число нектофоров не превышает 40—50 при их двурядном расположении, тогда как представители большинства других семейств *Physophorae* имеют не более 4—6 пар нектофоров (рис. 6, А).

¹² *Desmophyes annectes* — сомнительный вид, описанный Геккелем (Haekel, 1888b) из Индийского океана и никем в дальнейшем не обнаруженный, принадлежит к семейству *Desmophyidae* из подотряда *Calycophorae*.

¹³ У представителей рода *Praya* (*Polynectoidea*, *Calycophorae*) субумбрелла нектофоров имеет многочисленные ветвящиеся радиальные каналы. Возможно, что это — вторичное увеличение числа каналов, возникшее как следствие их разветвления.

Среди *Calycophorae* только представители семейства *Hippopodiidae*, стоящего ближе всего к древним каликофоридам (а также упомянутое выше семейство *Desmophyidae*), имеют до 8 пар нектофоров (рис. 6, Г). Остальные семейства *Calycophorae* характеризуются не более чем двумя дефинитивными нектофорами в колонии (рис. 6, Д, Е), причем в некоторых родах (*Muggiaeae*, *Enneagonum*) число их уменьшается до одного в колонии (рис. 126, 127). Интересно, что среди *Calycophorae* имеются роды с частичной редукцией одного из двух имеющихся нектофоров — *Maresearsia*, *Amphicaryon*, *Dimophyes* (рис. 49).

Наконец, в подотряде *Cystonectae* наблюдается полная редукция нектофоров.

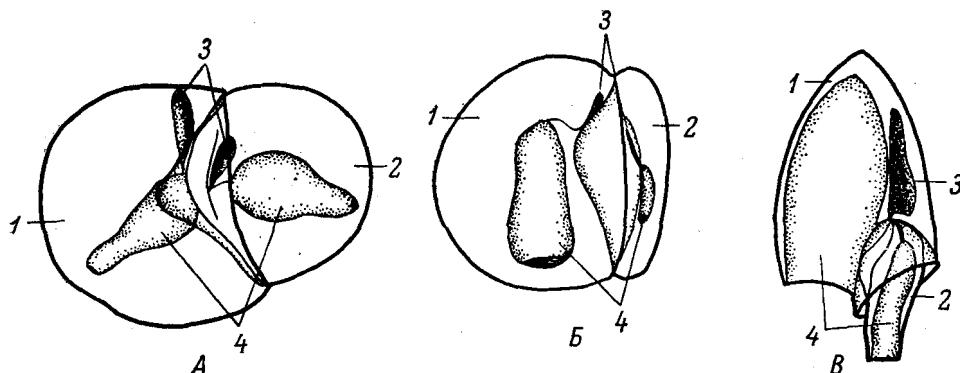


Рис. 49. Колонии различных представителей *Calycophorae* с различной степенью редукции одного из нектофоров.

A — *Maresearsia*; B — *Amphicaryon*; В — *Dimophyes*. 1 — нормально развитый нектофор; 2 — нектофор, подвергшийся частичной редукции; 3 — соматоцит; 4 — полость субумбреллы.

Редукции подвергается также число кроющих пластинок. Так, в подотряде *Physophorae* у представителей семейств *Forskalidiidae*, *Apolemidae* и *Agalmidae* число кроющих пластинок достигает 100—1000 штук. При этом у представителей *Forskalidiidae* и *Agalmidae* кроющие пластинки могут располагаться не только в кормидиях (по 20—40 штук в каждом кормидии), но и между ними. В других семействах этого подотряда число кроющих пластинок в колонии уменьшается и даже может не превышать 8 (семейство *Nectaliidae*). У представителей семейств *Physophoridae* и *Rhodaliidae* кроющие пластинки в колониях отсутствуют вовсе.

В подотряде *Calycophorae* число кроющих пластинок соответствует числу кормидиев в колонии (причем в каждом кормидии имеется не более одной кроющей пластинки).

Подотряд *Cystonectae* характеризуется полной редукцией кроющих пластинок.

Олигомеризация числа гастрозоидов и пальпонов особенно хорошо наблюдается в подотряде *Physophorae*. *Forskalidiidae* имеют 30—50, а иногда 100—500 гастрозоидов в колонии и 60—100 и даже свыше 500 пальпонов, тогда как колонии из семейства *Agalmidae* имеют не более чем по 20—50 гастрозоидов и несколько больше пальпонов. Уместно заметить, что число этих зоидов в каждом кормидии колоний различных *Physophorae* неодинаково.

В подотряде *Calycophorae* пальпона отсутствуют полностью. Число гастрозоидов, всегда соответствующее числу кормидиев в колонии, варьи-

рут от более чем 100 (*Rosacea*, *Sulculeolaria*) до 90—30 (*Amphicaryon*, *Diphyes*, *Abyla*, *Abylopsis*) и даже 20—10 (*Eudoxoides*, *Enneagonum*).

Олигомеризация гомологичных зооидов в результате неотении весьма распространена среди сифонофор и заключается в том, что половое созревание колонии происходит раньше, чем успевает выпочковаться та или иная группа особей, либо некоторые особи выпочковываются лишь частично. Так, колонии *Athyriidae* (подотряд *Physophorae*), возникшие как неотенические личинки *Agalmidae*, имеют по одному нектофору (*Melophysa*) либо вовсе лишены последних (*Athyria*). Неотенической природой *Physophora hydrostatica* (семейство *Physophoridae*) можно объяснить отсутствие в ее колониях кроющих пластинок.

Конечным результатом олигомеризации, помимо уменьшения числа гомологичных элементов, является их пространственная фиксация и увеличение размеров органов или особей, что связано с интенсификацией их функций (Догель, 1936, 1954; Наумов, 1957, 1961).

В качестве примера строгой фиксации положения органов у различных зооидов сифонант можно привести положение единственного арканчика у гастрозоида (или единственной пальпакулы у пальпона). Уменьшение числа щупалец до одного привело к интенсификации функций каждого такого органа. Очевидно, поэтому величина каждого арканчика, как правило, превышает длину щупалец гидроидных полипов.

Пространственная фиксация особей как следствие их олигомеризации прослеживается в различных колониях сифонофор также хорошо. Ствол колоний всех ныне живущих *Siphonantheae* подразделяется на участок, выпочковывающий только пневматофор и нектофоры (нектосом),¹⁴ и участок, несущий все прочие особи колонии (сифосом). Среди современных сифонофор нет форм, у которых положение пневматофора и нектофоров в пределах нектосома не было бы строго фиксировано. Но расположение зооидов на сифосоме еще не у всех сифонофор достаточно определено. Так, некоторые представители *Forskaliidae* или *Agalmidae* (из *Physophorae*) еще не имеют четко оформленных кормидиальных комплексов. Нет строгого порядка и в расположении зооидов на сифосоме большинства представителей *Hippopodiidae* (*Calycophorae*).

У прочих семейств *Physophorae*, равно как у большинства *Calycophorae* и *Cystonectae*, места расположения зооидов на сифосоме строго фиксированы и ограничены рамками кормидиев.

Возникновение кормидиальных группировок в колониях сифонофор происходит благодаря олигомеризации числа гомологичных зооидов как следствие интегрирующей роли колониального индивида.

У сифонофор наблюдается увеличение размеров особей колонии, вызванное повышением функциональной нагрузки на каждую из оставшихся после олигомеризации особей. Например, величина каждого нектофора у дифиидных колоний *Calycophorae* часто превышает в 2—3 раза величину нектофора физофорид.

Следует заметить, что иногда интенсификация функций отдельных зооидов и соответствующее увеличение их размеров происходит по причине полного исчезновения других зооидов, хотя и не гомологичных этим, но выполняющих близкие функции. Так, исчезновение нектофоров у *Phy-salia physalis* (*Cystonectae*) привело к тому, что функции пневматофора как органа пассивного движения значительно усилились. Именно поэтому

¹⁴ Исключением являются *Forskaliopsis* (сомнительный род, о котором со времен Геккеля, описавшего его в 1888 г., упоминаний в литературе не имеется) из семейства *Forskaliidae* и семейство *Apolemidae*, представители которых несут на нектосоме, помимо пневматофора и нектофоров, цистозоиды и пальпона.

длина пневматофора *Ph. physalis* составляет около 30 см, тогда как пневматофоры других сифонофор имеют в длину не более 2—20 мм.

Наконец, увеличение размеров отдельных особей у сифонофор происходит подчас еще и потому, что, помимо интенсификации собственных функций, некоторые особи колонии начинают выполнять функции исчезнувших зоидов, т. е. функциональная нагрузка на каждую из таких особей как бы усиливается вдвое.

Таким образом, среди современных сифонофор существуют примеры различной степени олигомеризации гомологичных элементов.

По отношению к большинству органов этот процесс близок к завершению. Иными словами, редукция числа органов, приводящая подчас к полному исчезновению жизненно важных для особи частей, в значительной мере способствовала утрате индивидуальности отдельными особями и соответственному повышению роли колониального целого.

Что касается олигомеризации числа особей, то она привела к сокращению числа некоторых зоидов до одного в колонии или к полной их редукции. В последнем случае, функции исчезнувших особей взяли на себя иные по происхождению зоиды, что также говорит о координирующей роли высшего колониального целого.

Все сказанное свидетельствует о том, что в эволюции сифонофор олигомеризация числа гомологичных элементов колонии сыграла немаловажную роль, будучи одним из основных путей интеграции, становления колонии на уровень индивида.

3. Смена функций у отдельных групп особей в колониях сифонофор

Как яствует из предыдущего раздела, в процессе олигомеризации числа гомологичных зоидов в колониях некоторых сифонофор могут полностью редуцироваться отдельные группы особей. И тогда под влиянием интегрирующей роли колонии какие-либо другие группы особей могут выполнять функции исчезнувших зоидов.

Иногда такая замена является полной, т. е. зоиды целиком переключаются на выполнение новых для них функций. Примером этого явления служит возникновение «специальных нектофоров» в эрсеях *Calycophorae* или в гонодендрах *Physalia physalis*. Как уже говорилось выше, «специальные нектофоры» представляют собой стерильные гонофоры, перешедшие к выполнению исключительно локомоторных функций.

В большинстве случаев смена функций происходит лишь частично. Иными словами, зоиды, заменившие исчезнувших особей, продолжают выполнять также и собственные функции. Так, кроющие пластинки у представителей семейства *Athorybiidae* (*Physophorae*), функционирующие как гребные приспособления колонии вместо отсутствующих нектофоров, выполняют также обычные для себя функции защиты колонии и играют роль опорных образований. В семействе *Physophoridae* (*Physophorae*) защитную роль вместо отсутствующих кроющих пластинок играют пальпопы, лежащие в виде короны сразу же под нектосомом колонии. Одновременно эти зоиды выполняют и свои основные функции, будучи своеобразными органами чувств в колонии. Не менее интересен пример частичной замены функций у гонофоров в эвдоксиях *Calycophorae*. Эти зоиды, выполняя половые функции, одновременно служат локомоторными приспособлениями. Гастрозоиды колоний *Calycophorae*, помимо выполнения функции питания, играют также роль выделительных, а вероятно,

и чувствительных приспособлений вместо отсутствующих в этом подотряде пальпонов и цистозоидов.

Таким образом, способность одних особей сифонофор функционально заменять другие исчезнувшие группы зооидов, т. е. переключаться на выполнение иных, обычно не свойственных им функций, также свидетельствует об интегрирующем влиянии колониального целого.

4. Физиологическая сторона вопроса о колониальной интеграции у сифонофор

Возникновение полиморфизма как следствие разделения функций между особями колонии и олигомеризация однотипных элементов в колонии есть морфологическая сторона вопроса о колониальной интеграции у сифонофор.

Способность многих зооидов переключаться на выполнение иных, не свойственных данной группе особей, функций свидетельствует о том, что физиологические процессы, протекающие у сифонофор, в том числе и распределение функций между зооидами, и смена функций находятся под контролем целой колонии. Иными словами, сифонофора не только с точки зрения морфологии, но также и в функциональном, физиологическом смысле представляет собой своеобразную единицу, стоящую на грани перехода колонии на уровень высшего порядка.

Функциональная зависимость отдельных зооидов от целой колонии нашла у сифонофор выражение в образовании кормидиев — комплексов разнородных особей, объединенных общей функциональной задачей. Таким образом, внутри главной морфо-физиологической единицы — колонии — возникают другие, более мелкие и подчиненные ей морфо-физиологические единицы — кормидии, — функции отдельных компонентов которых строго распределены. Наивысшим выражением этой зависимости является способность кормидиев у большинства *Calyptophorae* свободно существовать в виде эвдоксий и эрсей. Эти образования в определенный период жизни колонии отрываются и, ведя свободноплавающий образ жизни, осуществляют половое размножение и распространение половых продуктов.

Как известно (Наумов, 1960), продолжительность жизни отдельных зооидов *Hydrozoa* по сравнению с жизнью всей колонии невелика. Интегрирующая роль колониального целого оказывается в том, что происходит регулярная замена отмерших особей новыми. Такая замена характерна и для сифонофор. Так, постоянное число нектофоров поддерживается непрерывным выпочковыванием молодых плавательных колоколов в зоне почкования нектосома. На смену отмирающим старым зооидам сифосома или отрывающимся зрелым кормидиям у *Calyptophorae* приходят вновь выпочковывающиеся на сифосоме молодые зооиды и кормидии. Характерно, что сами по себе эвдоксии и эрсеи также имеют зону почкования, дающую новые гонофоры, заменяющие отмирающие старые. Интересно отметить, что отдельные особи, представленные в колонии единственным числом (пневматофор или дефинитивный нектофор монофиидных *Calyptophorae*), сохраняются в течение всей жизни колонии и не подлежат замене. Очевидно, это объясняется тем, что при отсутствии каждой из этих особей существование колонии было бы невозможно, даже в момент замены старой особи на новую. Поэтому и здесь оказывается интегрирующая роль колониального целого, обеспечивающая незаменимость и постоянное существование жизненно важных особей.

В колониях сифонофор, находящихся на вершине развития организменной интеграции, общая регуляторная деятельность выражена довольно

хорошо и осуществляется с помощью проводящих систем. Нервная система сифонофор несколько отличается от таковой гидроидов, и хотя ее нельзя назвать более совершенной, все же в некотором смысле она стоит на более высокой ступени, чем у *Hydroidea*, так как подчинена координирующей роли колониального целого. В основном это выражается в присутствии ганглиозных клеток в эктoderме стенок ствола колонии сифонофор (Schaeppi, 1897, Mackie, 1964), тогда как в ценосарке *Hydroidea* нервных элементов не обнаружено (Наумов, 1960). Из-за наличия слоя нервных клеток в стенках ствола, а также нервных сплетений в зооидах колонии, связанных с нервными элементами ствола, раздражение любой из особей вызывает мгновенную ответную реакцию всей колонии. При этом колония либо сильно сокращается, либо (что бывает чаще) отделяет от себя некоторых зооидов, а иногда и вся распадается на части.¹⁶ Такую защитную «самоампутацию» (автомотию) можно объяснить следующим образом. При раздражении сифонофоры в действие приходят нервная и мышечная системы. Получившие нервный импульс, сокращаются одновременно и кольцевые, и продольные мышцы ствола, при этом уменьшается объем гастральной полости ствола, а жидкость, находящаяся в ней и не способная сжиматься, как бы «взрывается» те или иные участки тела колонии, ища себе выход. В результате происходит отбрасывание частей или полное распадение колонии на части (Schaeppi, 1897).

Морфология и особенности индивидуального развития сифонофор, свидетельствуя в значительной мере о становлении колонии сифонофор на уровень индивида, говорят одновременно о том, что с точки зрения морфологии отдельных зооидов и на основании индивидуального развития последних, сифонофоры все же остаются полиморфными колониями. Большинство особей (нектофоры, гонофоры, гастrozоиды, а в какой-то мере и пневматофор, и пальпоны) сохранили несомненное морфологическое сходство с медузами или полипами. Способ закладки всех упомянутых зооидов в процессе онтогенеза колонии также является типичным способом выпочкивания полипов и медуз на колониях *Hydroidea*. Поэтому с позиций морфологии и развития упомянутые элементы — несомненные особи, и стало быть сифонофора — колония.

Что касается физиологической стороны вопроса, то функциональная специфичность отдельных зооидов ставит их на уровень органов, а функциональные особенности всей колонии в целом не только подчеркивают высокий уровень колониальной интеграции у сифонофор, но также наводят на мысль о том, что сифонофоры уже перешагнули рубеж колониальности и превратились из полиморфных колоний в самостоятельные организмы.

Таким образом, очевидна двойственная природа сифонофор. С одной стороны, они — полиморфные колонии, хотя и стоящие на вершине колониальной интеграции (о чем свидетельствуют их морфология и развитие), с другой же стороны, они уже перешли границы колониальности и встали на уровень самостоятельных организмов (что убедительно доказывает их физиология).

5. Некоторые особенности жизненного цикла и развития сифонофор

Условия жизни в планктоне, обусловившие аберрантность сифонофор и явившиеся причиной возрастания колониальной интеграции, не могли не отразиться на жизненном цикле и характере развития *Siphonanthea*.

¹⁶ Благодаря этой особенности колонии сифонофор очень редко попадают в руки исследователя в целом виде.

Поэтому не удивительно, что жизненный цикл сифонофор имеет ряд особенностей.

Прежде всего к таким особенностям относится подавление полового медузиодного поколения у всех сифонофор и полное выпадение из жизненного цикла большинства *Siphonanithae* свободноплавающих медуз.

Возникнув как следствие колониальной интеграции, замаскированный метагенез стал для некоторых групп сифонофор препятствием в расселении их половых продуктов. И тогда опять-таки как следствие колониальной интеграции в жизненном цикле *Calyptophorae* возникло правильное чередование колониальных поколений, при котором свободноплавающие эвдоксии и эрсеи взяли на себя функции полового размножения и расселения половых продуктов вместо исчезнувших свободноплавающих медуз.

Влияние колониального целого распространилось также и на ранние стадии развития личинок.

Замечателен тот факт, что в самом раннем онтогенезе колонии личинка сифонофор уже не является индивидуумом (к таковому можно отнести лишь планулу до начала почкования), а представляет собой своеобразный столон, на обоих полюсах которого последовательно, одна за другой, появляются почки зооидов будущей колонии. Такое смещение состояния колониальности на ранние личиночные стадии очень типично для онтогенеза сифонофор.

И, наконец, ранняя личинка сифонофор — не просто зародыш колонии, а зародыш полиморфной колонии, так как из ее развития выпадает стадия, характеризующаяся наличием только полипоидного поколения. На столоне личинки одновременно с первой полипоидной почкой появляется первая медузиодная особь. Следовательно, полиморфизм как признак интеграции колонии также распространился у сифонофор на ранние личиночные стадии.

II. ВЛИЯНИЕ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ НА ХАРАКТЕР ЭВОЛЮЦИИ ЗООИДОВ В КОЛОНИЯХ СИФОНОФОР

Основная тенденция в эволюции сифонофор заключается в возрастании роли колониальной интеграции. Как известно, эта особенность эволюции продиктована в основном условиями среды обитания сифонофор.

Прежде всего переход к жизни в пелагиали привел к возникновению у сифонофор ряда специфических приспособлений. Если подавление медузиодного поколения и влияние колониальной интеграции способствовали возникновению полиморфизма, а олигомеризация однотипных элементов колонии вызвала упорядочение их расположения, то среда обитания оказала непосредственное воздействие на характер полиморфизма и особенности расположения особей на стволе колонии.

Планктонный образ жизни вызвал появление тех или иных групп особей, а различные условия обитания в планктоне (на поверхности, в толще воды или на больших глубинах) оказали влияние на их функциональные особенности и морфологию.

Потребность передвигаться в воде привела к появлению специальных особей. Все эти особи располагаются в верхней части колонии, образуя целый локомоторный комплекс, обеспечивающий различные способы передвижения колонии как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении.

Пневматофор благодаря своей способности вырабатывать газ служит в большинстве случаев гидростатическим аппаратом колонии. Мускули-

стые стенки пневматофора могут увеличивать или уменьшать объем полости, содержащей газ, а последний, также увеличиваясь или уменьшаясь в объеме, способствует вертикальной миграции колонии на различные горизонты. У большинства *Physophorae*, живущих в поверхностных слоях воды и мигрирующих по вертикали в пределах 0—300 м, 0—400 м, пневматофор невелик (от 2 до 10 мм), тогда как *Rhizophysidae* из *Cystonectae* и *Rhodaliidae* из *Physophorae*, живя на больших глубинах (до 2000 м), требуют для своей миграции в верхние слои воды значительного увеличения объема газового резервуара. Потому-то у представителей упомянутых семейств пневматофор достигает иногда в длину 20 мм и более.

В семействе *Physaliidae* (*Cystonectae*) эволюция пневматофора пошла в другом направлении. Как известно, развитие самых ранних стадий *Physalia physalis* протекает на глубине и лишь по мере роста личинки поднимаются в верхние горизонты. Взрослые формы *Ph. physalis* обитают исключительно на поверхности воды. Соответствующие изменения претерпевает и пневматофор этого вида. У личинки он относительно невелик и, регулируя объем газа в своей полости, способствует вскрытию и погружению молодой колонии. У взрослой физалии огромный (до 30 см) пневматофор, заполненный газом, служит поплавком, удерживающим колонию на поверхности, и парусом, способствующим пассивному ее передвижению под действием ветра. Более того на поверхности пневматофора физалии имеется особый продольный гребень. Этот гребень вместе с самим пневматофором всегда расположен таким образом, что продольная ось пневматофора образует по отношению к направлению ветра угол около 45°. Наконец, для физалий характерно образование так называемых «правых» и «левых» форм, т. е. форм, у которых асимметричный пневматофор имеет либо правостороннюю, либо левостороннюю изогнутость. Все упомянутые особенности позволяют колонии *Ph. physalis* дрейфовать на поверхности океана, подобно парусному судну, двигаясь то левым, то правым галсом.¹⁶

Вполне понятно, что при перечисленных выше функциональных особенностях пневматофора наиболее рациональным оказалось его расположение в самой апикальной части колонии.

Нектофоры составляют основную часть локомоторного комплекса колонии сифонофор. Как известно, стенки субумбреллы нектофора обладают мощной мускулатурой, расслабление и сокращение которой способствует нагнетанию и последующему выталкиванию воды из полости нектосака. Таким образом, с помощью нектофоров колония движется по принципу реактивного двигателя: в сторону, противоположную направлению выталкиваемой нектофорами воды. Естественно, что наиболее рационально компактное расположение всех нектофоров в верхней части колонии (сразу же под пневматофором или, если последний отсутствует, на вершине колонии).

У большинства *Physophorae* в каждой колонии имеется большое количество нектофоров, которые, плотно прилегая друг к другу и придавая колонии вместе с пневматофором и последующими участками ствала удлиненно-обтекаемую форму, обеспечивают передвижение животного в различных направлениях.

У *Calyptophorae* нектофоры также эволюционируют в сторону обеспечения колонии все большими и большими скоростями движения. Так, представители семейств *Hippopodiidae* и *Prayidae*, известные как посредственные пловцы, имеют округлые нектофоры, расположенные один против

¹⁶ Галс — курс судна (а в данном случае курс колонии) относительно ветра.

другого, тогда как нектофоры быстроходных *Diphyidae*, обладающих стрелообразным движением, имеют конусовидную или пирамidalную форму и расположены один под другим.

Calycophorae, лишенные пневматофора, совершают также и вертикальные миграции с помощью своих нектофоров, иными словами, последние каким-то образом способствуют уменьшению или увеличению удельного веса колонии. Вполне возможно, что гидростатическим аппаратом при этом оказывается соматоцист нектофора. В самом деле известно, что соматоцисты верхних (а иногда и нижних) нектофоров *Calycophorae* развиты намного лучше, чем у физофорид.

Комплекс зооидов, обеспечивающих питание колонии (сифосом), всегда располагается в ее нижней части и всегда находится под водой, даже если нектосом с его пневматофором и плавательными колоколами располагается на поверхности. Причина этого явления в удельном весе сифосома, который за счет своих гастрозоидов, арканчиков, пальпонов и гонофоров тяжелее воды, а смысл в том, что любая сифонофора независимо от места ее обитания (будь то поверхность воды или ее различные глубины) находит для себя пищу в толще воды. Обеспечение максимального облова окружающего пространства достигается прежде всего длиной ствола колонии, а также тем, что ствол спирально закручен. Вследствие этого гастрозоиды, выпяченные в действительности лишь на одной из сторон ствола, оказываются повернутыми в разные стороны от него, что также увеличивает их ловчие возможности. Наконец, интенсивности облова способствуют арканчики, достигающие в длину нескольких метров. Интересно, что у *Physalia* длина арканчиков иногда превышает 10 м, благодаря чему эта сифонофора может, находясь на поверхности моря, облавливать довольно большие участки водной толщи.

Из всех зооидов сифосома кроющие пластинки и гонофоры в своей эволюции особенно заметно подчинены влиянию окружающей среды.

Кроющие пластинки, ведущие свое начало от медузиодных особей, предохраняют особи сифосома, лишенные скелета и состоящие только из мягких частей, от возможных деформаций. У физофорид многочисленные бракты каждого кормидия, тесно прилегая друг к другу, образуют подобие защитной чешуи для остальных зооидов, тогда как единственная бракта каждого кормидия каликофорид одевает последний в виде чехла. Интересно заметить, что кроющие пластинки *Calycophorae* обладают очень хорошо развитым филлоцистом. Последний, подобно соматоцисту нектофора, возможно, является гидростатическим приспособлением и также за счет скопляющихся в нем жировых капель участвует в изменении удельного веса колонии, связанного с ее вертикальными миграциями. Напротив, филлоцист кроющих пластинок *Physophorae* так же, как и соматоцист их нектофоров, развит слабо, а с функциями гидростатического аппарата у этих сифонофор вполне справляется пневматофор.

Как уже говорилось в предыдущей главе, гонофоры *Calycophorae*, участвующие в движении эвдоксий, очень напоминают свободноплавающих медуз (рис. 50, 1—3). У них имеется довольно обширная полость субумбреллы, мускулатура стенок которой прекрасно развита. Край субумбреллы этих гонофоров снабжен парусом. Более того, у некоторых каликофорид, а также у *Physalia physalis* часть гонофоров выполняет только локомоторные функции, полностью утратив способность к половому размножению (рис. 50, 4, 5).

Иначе эволюционировали гонофоры *Physophorae* и *Hippopodiidae*. У этих групп сифонофор гонофоры совсем не участвуют в движении колонии.

Выполняя только половые функции, они имеют очень разросшиеся манубриумы, при минимальном развитии умбреллярных колоколов (рис. 50, 6—8). Наконец, у некоторых физофорид половые медузоидные особи редуцировались до состояния споросаков (рис. 50, 9).

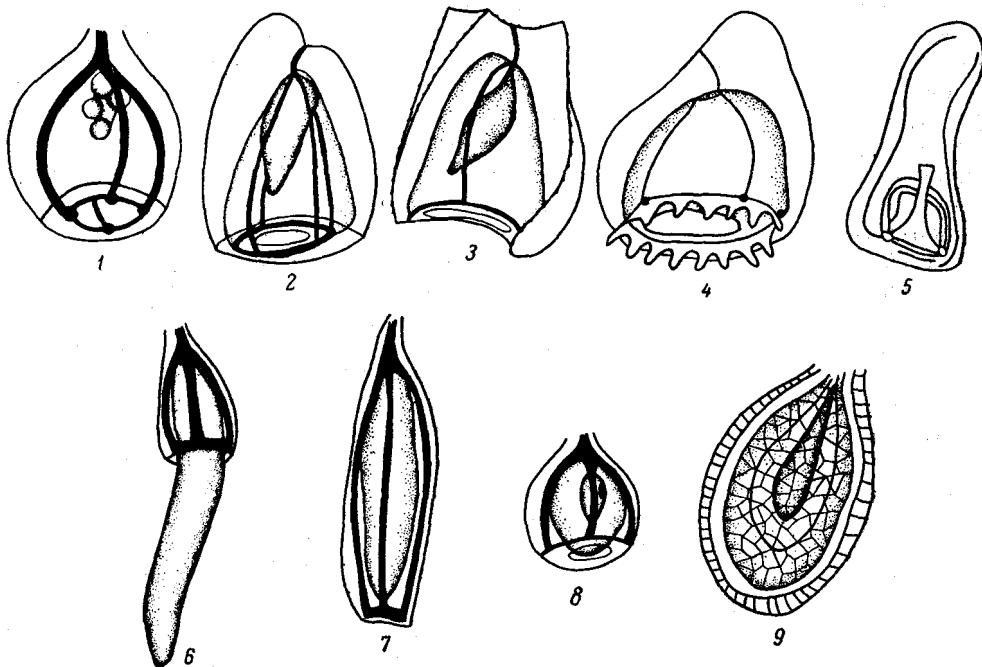


Рис. 50. Генофоры различных представлений *Siphonanthes*.

В *верхнем ряду* — генофоры, участвующие в движении колонии; в *нижнем ряду* — генофоры, выполняющие исключительно половые функции. 1—3 — генофоры *Atmorphicaryot*, *Rosacea* и *Muggiaeae*; 4, 5 — специальные нектофоры *Desmorphes* и *Physalia*; 6—8 — геммы *Vogtia* и *Agalma*; 9 — споросак *Anthemodes*.

III. НЕОТЕНИЯ КАК ОДИН ИЗ ПУТЕЙ ЭВОЛЮЦИИ СИФОНОФОР

Под неотенией (*ueōs* — молодой, *teīwō* — сохранять, растягивать) подразумевается смещение момента достижения половой зрелости на одну из более ранних стадий развития (Казас, 1936). Это явление, известное со времен Агассиса и названное «неотенией» Колманом (Kollman, 1884) применительно к аксолотлю, присуще многим группам животных.

Классическими примерами неотений считаются наблюдаемая у некоторых бесхвостых амфибий (*Pelobates* или *Alytes*) и тритонов (*Molge*) преждевременная половозрелость головастиков или раннее развитие половых органов и преждевременная готовность к размножению у личинок *Ambystoma tigrinum* (аксолотлей). Это явление может быть вызвано искусственно и возникает как реакция организма на изменение привычных для него условий существования. Такие случаи, при которых животное может стать неотеническим или развиваться нормально в зависимости от внешних условий, Казас (1936) называет факультативной неотенией.

Факультативная неотения известна также у термитов (Эшерих, 1910), пантопод (Шимкевич, 1909) и некоторых насекомых (Heymons, 1896).

Наряду с факультативной неотенией существует неотения, при которой животное окончательно утратило способность достигать полного развития, соответствующего дефинитивной стадии своих предков. Такое проявление неотении Казас называет закрепившейся неотенией.

Примеры закрепившейся неотении имеются в самых различных группах животных, в том числе и среди беспозвоночных. На неотеническую природу этих форм указывает их поразительное сходство с личинками каких-то других животных. К таковым относятся *Ctenophora* (Третьяков, 1936);¹⁷ *Acoela* (*Turbellaria*) (Graff, 1905; Захваткин, 1949; Догель, 1959); *Amphilina* (*Cestoidea*) (Janicki, 1928; Fuhrmann, 1930); *Dinophylidae* и *Histriobdellidae* (*Polychaeta*) (Ливанов, 1940; Jägersten, 1947; Lang, 1950) и некоторые другие. Вопрос о неотеничности коловраток и апPENDИкулярий в настоящее время решается отрицательно.

У *Coelenterata* также встречаются случаи неотении. Хаманн (Hamann, 1883) считает, например, неотеничным семейство *Ephydriidae* (*Ephydriidae*) из сцифомедуз *Coronata*, так как особи медузоидного поколения этого семейства морфологически очень сходны с эфирами других сцифомедуз. Ремане (Remane, 1927) описал новое семейство трахилид *Halammohydridae*, которое рассматривает как неотеническое.

Казас видит основную причину, вызывающую неотению, в изменении условий существования организма. Наряду с этим причиной неотении может послужить просто тенденция к сокращению сроков развития и к ускорению начала полового размножения. Переход от прикрепленного к свободноподвижному образу жизни мог вызвать у некоторых *Coelenterata* ускорение сроков полового созревания. С другой стороны, ускоренное созревание как одно из адаптивных приспособлений свойственно в большей степени свободноподвижным, нежели сидячим животным (Шмальгаузен, 1946). Поэтому тенденция к сокращению сроков развития у пелагических *Coelenterata* также вполне понятна.

Для *Siphonantheae* — исключительно пелагических животных — также может быть свойственна неотения. Поэтому сходство некоторых дефинитивных колоний сифонофор с личиночными колониями других видов позволяет трактовать эти дефинитивные колонии как неотенические по происхождению.

Если некоторым *Scyphozoa* и *Ctenophora* (равно как и прочим неотеническим животным) присуща неотения, заключающаяся в раннем созревании половых продуктов у одиночных особей (личинок медуз или гребневиков), то у сифонофор неотения своеобразна тем, что возникает не у индивидуумов, а у колоний. По отношению к целой колонии она заключается в раннем выпочковывании медузоидных особей, тогда как по отношению к каждой медузоидной особи (гонофору) как индивидууму она состоит в укорочении сроков его полового созревания. Принимая колонию сифонофор за своеобразный физиологический индивид (см. выше), можно говорить о неотении *Siphonantheae* в целом, заключающейся в преждевременном выпочковывании на стволе личиночной колонии медузоидных особей,

¹⁷ Наряду с неотеническим происхождением всей группы гребневиков отдельным родам *Ctenophora* свойственно особое проявление факультативной неотении. Личинки гребневиков из родов *Bolina* и *Euctiaris* на ранней стадии своего развития становятся половозрелыми, откладывая несколько оплодотворенных яиц, после чего их семенники и яичники дегенерируют. Далее следует длительный стерильный период, за которым в результате метаморфоза возникают взрослые стадии с новыми гонадами. Такую форму неотении Хун (Chun, 1880) назвал диссогонией. Таким образом, наряду с закрепленной неотенией у некоторых гребневиков наблюдается как бы повторная волна неотении, проявляющаяся в форме диссогонии.

способных в укороченные сроки производить половые продукты. В отличие от неотении одиночных особей таковую у колониальных животных можно назвать кормононешней.

Факультативная неотения у сифонофор неизвестна. Наличие ее у *Siphonantheae* крайне трудно установить в естественных условиях. Попыток же вызвать искусственно факультативную неотению у тех или иных видов *Siphonantheae* до сих пор не производилось.

Таким образом, по отношению к сифонофорам может идти речь лишь о закрепившейся неотении, т. е. о неотенических по происхождению формах сифонофор.

Прежде всего, как уже говорилось, в настоящее время очень широкое распространение получила теория неотенической природы всей группы *Siphonantheae*. По мнению Тотона (Totton, 1960), современных сифонофор (в равной мере как современных *Chondrophora*, *Myriothelidae*, *Corymorpha*, *Margellopsis* и *Pelagohydra*) следует рассматривать как актинулоподобных личинок, способных репродуцировать особей, производящих половые продукты. Оценка этой точке зрения дается в разделе о предках сифонофор.

Кроме закрепившейся неотении как одного из возможных путей возникновения всей группы *Siphonantheae*, с неотением, вероятно, связано происхождение отдельных видов, родов и даже подсемейств и семейств сифонофор. Для полной уверенности в неотенической природе тех или иных сифонант недостаточно одного только морфологического сходства их колоний с личиночными стадиями близких форм. Для этого требуются какие-то иные, экспериментальные подтверждения. Несмотря на то что, как правило, они отсутствуют, морфология и развитие указанных представителей каждого из трех подотрядов наводят на мысль о их неотенической природе.

Так, по всей вероятности, неотеническим является семейство *Athorybiidae*. Дефинитивные колонии обоих родов, принадлежащих к этому семейству (*Athorybia* и *Melophysa*), по своему строению находятся на уровне личинок *Physophorae*. Дефинитивные стадии *Athorybia*¹⁸ очень похожи на ранние личинки *Agalma elegans*¹⁹ на той стадии, когда у последних отсутствует еще нектосом и соответственно нектофоры, а сифосомальная зона развита крайне плохо. При этом кроющие пластинки взрослых *Athorybia* гомологичны ларвальным пластинкам второго порядка личинки *A. elegans*. Таким образом, можно предположить, что колонии рода *Athorybia* возникли путем неотении от личинок каких-то *Agalmidae*, напоминающих личинок современных *A. elegans*. В пользу этой точки зрения говорит также очевидное сходство самих личинок *Athorybia rosacea* (Forskal) и *Agalma elegans* (рис. 51, а, б, в).

По мнению Тотона (Totton, 1954), взрослые формы *Athorybia* гомологичны ранним личинкам *Stephanomia bijuga* (Delle Chiaje), ставшим половозрелыми. Эта связь, очевидно, менее вероятна, ибо, насколько известно развитие *S. bijuga* (см. описание жизненного цикла и развития сифонофор), ее личинка лишена ларвальных кроющих пластинок, от которых произошли кроющие пластинки взрослых колоний *Athorybia* и которые, судя по описаниям Геккеля (Haekel, 1869) и Шнайдера (Schneider, 1896а, 1896б), имеет личинка *Athorybia rosacea*.

Melophysa, по мнению Тотона, можно считать половозрелой личинкой *Agalmidae* на той стадии развития, когда у нее появляется уже отчетливая

¹⁸ Род *Athorybia* характеризуется отсутствием нектосома и нектофоров, очень коротким сифосомом и тем, что кроющие пластинки располагаются короной, непосредственно возле пневматофора.

¹⁹ Недаром эта стадия личинки *A. elegans* называется «аторибной».

нектосомальная зона и выпоковывается первый нектофор (рис. 51, σ_1). Единственный нектофор в колонии *Melophysa melo* Quoy et Gaimard своей формой и положением осей относительно друг друга очень напоминает молодых нектофоров других *Agalmidae*. Тотон предполагает, что нектофор *Melophysa* есть ранняя стадия этих зооидов (Totton, 1954 : 37).

Другим неотеническим семейством из подотряда *Physophorae* многие исследователи считают *Physophoridae* с единственным родом и видом *Physophora hydrostatica* Forskal. Этот специализированный вид, имеющий ряд вторичных особенностей (базальную пору пневматофора и корону крупных защитных пальпонов), произошел, вероятно, от еще более поздней личиночной стадии физофор, у которой нектосом достаточно развит

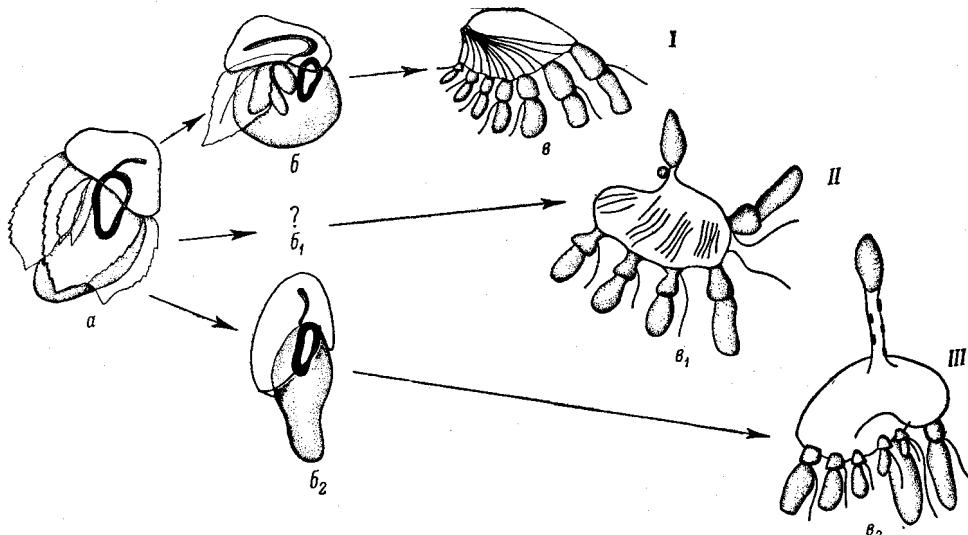


Рис. 51. Схема неотенического пути возникновения *Athorybia rosacea* (I), *Melophysa melo* (II), *Physophora hydrostatica* (III).

a — личинка *Agalmidae* (типа *Agalma elegans*); б — личинка *Athorybia rosacea*; б₁ — личинка неизвестна; б₂ — личинка *Physophora hydrostatica*; в — взрослая форма *Athorybia rosacea*; в₁ — взрослая форма *Melophysa melo*; в₂ — взрослая форма *Physophora hydrostatica*.

и на нем выпоковывается до 4 пар нектофоров, тогда как сифосом, будучи также достаточно развитым, еще не принял вертикального положения и свернут спирально в горизонтальной плоскости, образуя подобие диска (рис. 51, σ_2). Отсутствие кроющих пластинок у представителей *Ph. hydrostatica* можно объяснить по-разному. С одной стороны, утерей ларвальных кроющих пластинок личиночными стадиями предков этого вида (о чем свидетельствует личинка *Ph. hydrostatica*, рис. 51, b_2 , лишенная ларвальных бракт второго порядка) и одновременно тем, что дефинитивные бракты еще не начали выпоковываться. С другой стороны, кроющие пластинки могли быть вторично утеряны этим видом в ходе его специализации.

В подотряде *Calycophorae* также представлены неотенические формы. К ним прежде всего относится семейство *Sphaeronectidae*. Колония *Sphaeronectes* (единственного рода этого семейства) очень похожа на личинок двух других современных семейств из подотряда *Calycophorae* — *Hippopodiidae* и *Prayidae* (рис. 52). Учитывая аберрантность семейства *Hippopodiidae* правильнее будет искать корни происхождения *Sphaeronectes* среди предков *Prayidae*, т. е. производить *Sphaeronectes* от личинок предковых форм *Prayidae*.

Неотеничным по происхождению является, вероятно, и род *Nectopyramis* из подсемейства *Nectopyramidinae*, принадлежащего к семейству *Prayidae*. По мнению Тотона (Totton, 1954), *Nectopyramis* произошел от более поздней личиночной стадии предков *Prayidae*.

Наконец, род *Monophyes*, относимый раньше к семейству *Sphaeronectidae*, а многими авторами даже сводимый в синоним к роду *Sphaerone-*

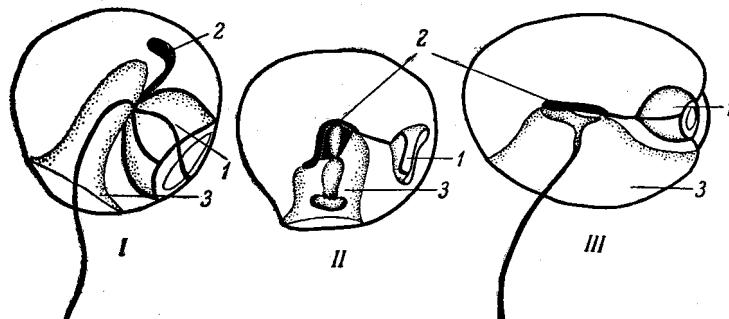


Рис. 52. Сравнение нектофора дефинитивной колонии *Sphaeronectes* (I) с ларвальными нектофорами *Rosacea* (II) и *Hippopodius* (III).

1 — полость субумбреллы; 2 — соматоцист; 3 — гидроциальная полость.

nectes (Bigelow, 1911b), следует считать, по-видимому, неотенической формой, близкой к личинкам *Diphyidae* (типа *Muggiae kochi* Will или *Sulculeolaria quadridentata*) (рис. 53). Подобно сферонектидам, представители *Monophyes* (подсемейство *Monophyinae*, семейство *Diphyidae*) имеют по одному незаменяющемуся нектофору ларвального происхождения.

Physalia physalis (*Cystonectae*, *Physaliidae*) Тотон (Totton, 1960) также относит к неотеническим формам. В самом деле эта сифонофора, обладая сильно укороченным стволом, очень напоминает личинку, правда имеющую ряд специализированных признаков в силу особенностей своего обитания. Сходство это подтверждается также и тем, что ранняя стадия физалии имеет много общего с личинкой некоторых *Physophorae* (например, *Stephanomia bijuga*, рис. 54). К сожалению, еще не известны ларвальные стадии *Rhizophysidae* (*Cystonectae* с длинным стволом), от которых ориентировочно производится *Ph. physalis*. Но описанная Геккелем дефинитивная стадия *Salacella uvaria* (= *Salacia polygastrica* Haekel, 1888b), относящаяся к семейству *Rhizophysidae*, т. е. обладающая длинным стволом, во многом похожа на *Ph. physalis* (строением гастрозоидов и арканчиков, устройством гонодендрров) (Totton. 1960 : 346). Если наличие этого вида

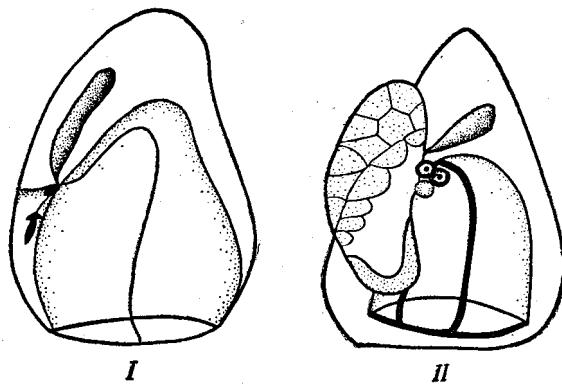


Рис. 53. Сравнение нектофора дефинитивной колонии *Monophyes irregularis* (I) с ларвальным нектофором *Sulculeolaria quadridentata* (II).

в природе подтверждается (со времен Геккеля ни одному исследователю еще не удавалось его обнаружить), то можно предположить возникновение *Ph. physalis* от форм, близких к личинкам *Salacella uvaria*.

Таким образом, морфология и развитие некоторых представителей *Siphonantheae* свидетельствует о наличии у сифонофор закрепленной неотении.

Своебразие неотении *Siphonantheae* заключается в том, что она распространяется не только на отдельные особи колонии, но и на всю колонию в целом (кормонеотения).

Возможность говорить о кормонеотении связана с высоким уровнем колониальной интеграции у *Siphonantheae*. Когда речь идет о половозрелой

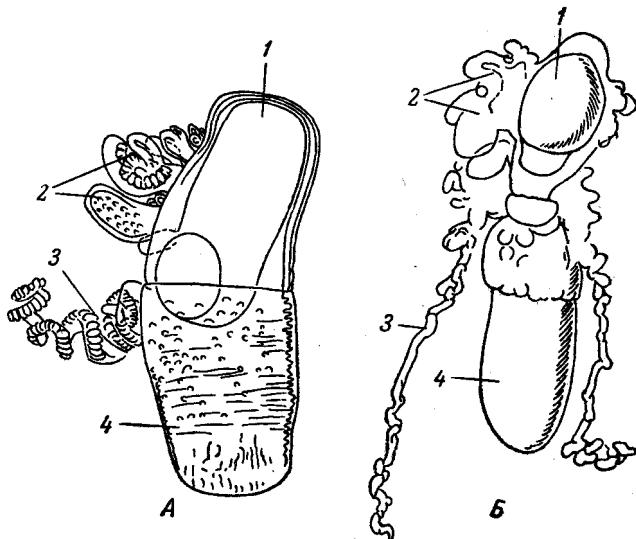


Рис. 54. Сравнение ранних личиночных стадий *Physalia physalis* (Cystonectae) (А) и *Stephanomia bijuga* (Physophorae) (Б) (по Тотону).

1 — почка пневматофора; 2 — зона почкования вторичных гастrozоидов; 3 — арканчик; 4 — первичный гастrozоид.

колонии (или личинке) сифонофор, имеется в виду половое созревание ее генофоров не только как морфологических индивидов, но и как физиологических органов единого колониального индивида.

Во всех трех подотрядах сифонофор встречаются формы, возникшие неотенически. Среди таковых могут быть как целые семейства (или подсемейства), так и отдельные роды.

Относительно большое количество неотенических форм в отряде *Siphonantheae* свидетельствует о том, что неотenia есть один из путей в эволюции сифонофор.

IV. ПРОИСХОЖДЕНИЕ СИФОНОФОР И РОДСТВЕННЫЕ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ МЕЖДУ СОВРЕМЕННЫМИ SIPHONANTHAE

Как выяснилось при изучении жизненного цикла и развития *Siphonantheae*, индивидуальное развитие всякой сифонофоры как одиночного организма кончается на стадии планулы и уже с момента появления первого медузоидного узелка и первого гастрозоида с арканчиком ли-

чинка представляет собой почкующийся столон. Иными словами, онтогенез колоний сифонофор настолько изменен, что из него нельзя извлечь данных об их ближайшем прототипе. Несмотря на это, ниже делается попытка, пользуясь данными, полученными при изучении морфологии, особенностей жизненного цикла и развития сифонофор, представить общую картину их происхождения, эволюции и установить, в какой связи между собой находятся существующие сейчас группы *Siphonantheae*.

1. Предки сифонофор

Как говорилось выше, метагенез, лежащий в основе жизненного цикла сифонофор, в большинстве случаев является замаскированным. Но, принимая во внимание, что сохранились все же формы (*Agalma elegans*), у которых происходит факультативный отрыв медузоидного поколения, можно допустить, что в жизненном цикле предков сифонофор существовало свободноплавающее медузоидное поколение. На этом основании возникает предположение, что предками сифонофор были какие-то колониальные гидрозои, также обладающие в своем жизненном цикле свободноплавающими медузами. Иными словами, сифонофоры произошли от обычных метагенетических *Leptolida* (а не от *Leptolida* с замаскированным метагенезом), т. е. замаскированный метагенез *Siphonantheae* возник самостоятельно и независимо от такового *Leptolida* (Степаньянц, 1966).

Очевидно, предков *Siphonantheae* следует искать среди *Athecata*, ибо именно у представителей этого подотряда *Leptolida* медузы, так же как генофоры *Siphonantheae*, несут гонады только на ротовом хоботке. Кроме того, большинство представителей *Athecata* обладают правильным чередованием полиплоидного и свободноплавающего медузоидного поколений.

Как уже говорилось выше, ряд исследователей (Hadzi, 1918; Garstang, 1946; Leloup, 1954) придерживается той точки зрения, что возникновение *Siphonantheae*, так же как *Pelagohydra* и *Chondrophora* из *Hydroidea*, связано с ранней половозрелостью свободноплавающей ларвальной фазы (типа актинулы) гидроидов типа *Margellopsis*, *Myriothela* либо *Corymorpha*. Тотон (Totton, 1960) идет в этой теории еще дальше, предполагая, что все упомянутые гидроиды (*Myriothela*, *Corymorpha*, *Margellopsis*, *Pelagohydra* и *Chondrophora*), в равной мере как и *Siphonantheae*, представляют собой возникший сравнительно недавно новый тип организации животных — педофору — щупальценосную личинку актинулу, у которой ранее почкование, равно как и ранняя половозрелость выпочекивающихся на ней генофоров, есть адаптация, связанная с пелагическим образом жизни.

Попытка твердо установить, какие из современных *Athecata* родственны ближайшим предкам сифонофор, вряд ли пока своевременна. Нет оснований полностью отрицать теорию педофоры, ибо отсутствуют доказательства, опровергающие положения Хаджи, Гарстанга и Тотона. В то же время их выводы, построенные на чисто внешнем сходстве и предположительных гомологиях, требуют дополнительных подтверждений. Вполне возможно, что именно *Margellopsis* или *Myriothelidae* родственники предков *Siphonantheae*. Может быть, действительно, неотенические личинки каких-то древних представителей этих семейств явились родоначальниками сифонофор; но может быть, что таковыми оказались уже взрослые колонии типа *Margellopsis*.

Наименее вероятен путь происхождения сифонофор от медузоидного поколения атекатных предков. Признавая медузоидное происхождение сифонофор, пришлось бы колокол первичной медузы считать давшим

начало пневматофору, оральный полюс которого в этом случае лежал бы у его основания. Морфология же пневматофора доказывает обратное — оральный полюс пневматофора находится у его вершины. Объяснение же пневматофора как медузы с вывернутым субумбреллой наружу колоколом представляется натяжкой.

Напротив, придерживаясь «полипоидной» теории, логичным кажется допустить, что предками сифонофор были какие-то ныне неизвестные колониальные *Athecata*. Колонии этих гидроидов, лишенные скелета (о чем свидетельствует полное отсутствие скелетных образований у сифонофор²⁰), выпоковывали на своей гидроризе многочисленных медузоидных и полипоидных особей. Трудно сказать, какой вид имели подобные колонии, но если предположить, что они были стелющимися, со слабо разветвленной гидроризой, выпоковывающей полипов и медуз только вверх, т. е. на одной из своих сторон, то можно допустить гомологию этой стороны гидроризы стелющихся колоний *Athecata* с так называемой вентральной стороной ствола колоний сифонофор. Полипоидное поколение этих *Athecata* обладало либо беспорядочно расположеннымми щупальцами, либо базальным венчиком щупалец, а медузы, отрываясь, вели свободноплавающий образ жизни.

Решающим моментом в возникновении древних сифонофор *Archisiphonanthae* явился переход их гидроидных предков в планктон.

Что же послужило причиной столь резкой смены экологических условий этими организмами?

С одной стороны, по теории педофоры, такой причиной могла оказаться неотenia. В этом случае возникновение планкtonных колоний сифонофор шло параллельно возникновению пелагических колоний *Margellopsis* и *Pelagohydra* из свободноплавающей актинулоподобной личинки предковых *Athecata*, которая начала выпоковывать полово-зрелых особей прежде чем осела и укоренилась на дне. Возможно, сифонофоры произошли от уже дефинитивных пелагических колоний типа *Margellopsis* и *Pelagohydra*, которые в свою очередь также стали планктонными путем неотении.

С другой стороны, причиной возникновения свободноплавающих колоний мог оказаться случайный отрыв прикрепленных ко дну гидроидов. Можно предположить, что какая-то слабо укрепленная на грунте колония *Athecata* в результате волнения на море оторвалась и была унесена морским течением. Первоначально она пассивно плавала и, возможно, что часть не отделившихся еще от гидроризы медузок способствовала ее удерживанию в воде, а может быть, и передвижению, не дав тем самым погибнуть неприспособленному к новой стихии организму. Таким образом, оторвавшись первоначально волей случая и выжив в новой среде, колонии этого вида гидроидов в дальнейшем могли отрываться снова, хотя и не регулярно, но уже вполне закономерно (среди современных гидроидов известны случаи — *Obelia gracilis* (M. Sars), когда временами образуются планкtonные колонии полипов, морфологически почти не отличимые от донных). Постепенно у таких колоний стали вырабатываться адаптации. Так, часть медузоидов стала выполнять функции передвижения колонии первоначально наряду с половыми, а в дальнейшем целиком утратив последние (см. ниже).

Затем, в процессе дальнейшей эволюции, подобный отрыв колоний стал неотъемлемым этапом жизненного цикла этих гидроидов, т. е. часть своей жизни они проводили в прикрепленном состоянии, тогда как другая

²⁰ Хитиноидный слой пневматофора — вторичное образование.

часть их жизни проходила в планктоне.²¹ Очевидно, в этом случае специальные локомоторные особи стали нужны колонии гораздо раньше, чем они выпошивались в процессе онтогенеза животного, будучи половыми медузиодами. Момент появления в колонии локомоторных медузиодов сместился у *Archisiphonantheae* на более ранние по сравнению с гидроидными предками стадии онтогенеза. Поэтому в онтогенезе современных сифонофор выпошивание пневматофор и нектофоров происходит почти одновременно с выпошиванием первой питающей особи, тогда как момент выпошивания половых медузиодов наступает гораздо позже.

Далее наступил окончательный переход колоний *Archisiphonantheae* в планктон. Начиная с этого момента развитие сифонофор получило общую тенденцию к подавлению медузиодного поколения. У колонии, ведущей свободноплавающий образ жизни, исчезла потребность в свободноплавающих медузах. Это привело к замаскированному метагенезу.

Переход колонии к свободноплавающему образу жизни и в значительной мере связанное с этим усиление колониальной индивидуальности, повлекли за собой постепенное подавление индивидуальности каждого зооида. Между особями колонии начало происходить разделение функций. Среди полипоидных зооидов появились питающие, выделительные и защитные особи, а часть медузиодов получила функцию движителей колонии. Вероятней всего это привело к возникновению *Archiphysophorae* — группы больше всего похожей на самых примитивных из современных сифонант — *Physophorae*. *Archiphysophorae* обладали уже плавательными колоколами (одни из которых соответствовали пневматофору *Physophorae* и, возможно, были представлены более чем по одному в каждой колонии, другие — нектофорам) и прочими особями, в порядке расположения и в количестве которых еще имела место значительная анархия. Каждая из особей этих древних сифонофор хотя и имела достаточную самостоятельность, все же выполняла уже какую-то определенную функцию.

В ходе эволюции свободноплавающих *Archiphysophorae* естественным оказалось распределение зооидов на стволе таким образом, что особи, участвующие в движении, сосредоточились в верхней части колонии, образуя локомоторный комплекс (так возник нектосом), тогда как кормящие особи находятся в нижней части колонии, составляя основу трофического комплекса (сифосома). Особи, составляющие нектосом, полностью редуцировались на сифосоме, и, наоборот, сифосомальные зооиды (за редким исключением) не представлены на нектосоме, что связано с отсутствием в них потребности на этих участках колонии.

Дальнейшее развитие, связанное со все возрастающей интеграцией колонии, шло у сифонофор по линии олигомеризации числа зооидов и упорядочения их расположения на стволе колонии (Догель, 1936, 1954; Наумов, 1957, 1960; В. Н. Беклемишев, 1964).

2. Происхождение подотрядов сифонофор

Возникнув от общего корня, *Siphonantheae* очень быстро дивергировали, распавшись на ряд групп, каждая из которых приобрела свои, очень специфические черты. Из-за общей тенденции к ускоренному раз-

²¹ Возможность подобной смены экологических условий в течение жизни колонии подтверждается наличием среди *Athecata* форм, например *Moerisia pallasi* (Derzh.), колонии которых могут чередовать прикрепленный и планктонный образ жизни.

ванию, свойственному в большей степени свободноподвижным формам (Шмальгаузен, 1946), дивергенция современных сифонофор запла так далеко и современные группы *Siphonantheae* так отличаются друг от друга (промежуточные формы, как правило, отсутствуют), что подчас связь между ними трудно установить (Степаньянц, 1966).

Однако можно предположить, что наиболее примитивны из всех современных сифонант и наиболее близки к своим предковым формам — *Physophorae*. Во-первых, только среди *Physophorae* сохранились формы с обычным, незамаскированным метагенезом. Во-вторых, представители *Physophorae* содержат наибольшее по сравнению с прочими *Siphonantheae* количество особей в колонии, что находит себе подтверждение также и в онтогенезе этой группы, ибо у личинок некоторых представителей *Physophorae* (семейство *Agalmidae*) выпочекивается значительное количество различных провизорных зоидов. В-третьих, некоторые *Physophorae* (часть *Forskaliidae* и часть *Agalmidae*) еще сохранили заметную беспорядочность в расположении некоторых особей, число которых к тому же не всегда строго фиксировано в каждом кормидии колонии. И, наконец, в-четвертых, колониальная интеграция у физофор еще не достигла того уровня, когда стало возможным чередование колониальных поколений.

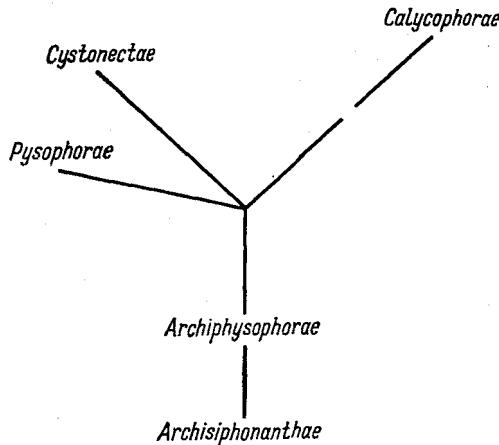
Будучи самыми примитивными, *Physophorae* в то же время несут на себе некоторые черты специализации, что в значительной мере удаляет их от *Archiphysophorae*. Единственный оставшийся пневматофор и строгое разделение колонии на локомоторный и трофический отделы говорят о длительном пути эволюции, а сильная редукция генофоров (иногда до стадии споросака) при одновременной гипертрофии манубриумов свидетельствуют об узкой функциональной направленности этих зоидов.

Другой ветвью, по-видимому, также возникшей от *Archiphysophorae*, являются *Cystonectae*. Эволюция *Cystonectae* мало понятна в основном в связи с тем, что эта группа наименее изучена (как уже говорилось, из всех *Cystonectae* лишь о *Physalia physalis* имеются достаточно подробные сведения). Тем не менее, судя по тому, что ранняя личинка *Ph. physalis* очень похожа на таковую некоторых *Physophorae* (рис. 54), можно говорить о близости этих двух подотрядов. Но и здесь дивергенция привела к ряду специфических признаков. Полная потеря нектофоров и соответственно сведение нектосома до минимальных размеров (он ограничен здесь участком, выпочекивающим пневматофор) и отсутствие кроющих пластинок отличают этот подотряд от *Physophorae*. А способность некоторых *Cystonectae* (*Ph. physalis*) образовывать свободноплавающие гоноденды свидетельствует о более высоком уровне колониальной интеграции *Cystonectae* по сравнению с *Physophorae*. Таким образом, *Cystonectae*, будучи близкими к *Physophorae*, стоят ступенью выше на эволюционной лестнице сифонант.

Calycophorae представляют собой наивысшую ступень развития сифонант. Представители этого подотряда в наибольшей степени отличаются от *Archiphysophorae*. В основе эволюции *Calycophorae* лежит олигомеризация числа однотипных зоидов. Колонии их полностью лишены пневматофора. Очевидно, у предков *Calycophorae* произошла не только редукция самого пневматофора, но дегенерировал даже участок столона, его выпочекивающий. Подавляющее большинство *Calycophorae* обладает двумя (или одним) нектофорами, а количество зоидов в каждом кормидии сведено у них до минимума. Наконец, в этом подотряде интегрирующая роль колонии достигла таких пределов, что стало возможно образование вторичного свободноплавающего колониального поколения, которое в отличие от гонодендронов *Physalia physalis* способно к длительному само-

стоятельному существованию (см. описание жизненного цикла *Caly-cophorae*).

Таким образом, эволюционные связи между подотрядами современных *Siphonantheae* могут быть изображены в следующей схеме:



Прежде чем перейти к вопросу о происхождении отдельных семейств и родов из этих подотрядов, необходимо остановиться на вопросе о месте в системе *Coelenterata* группы *Chondrophora*, ранее относимой к подклассу *Siphonophora*.

3. Систематическое положение

Chondrophora (Chamisso et Eysenhardt, 1821)

Со времен Геккеля принято было считать *Chondrophora* (синоним *Disconantheae*), так же как *Siphonantheae*, группой, принадлежащей к подклассу (или классу) *Siphonophora*. Одни авторы (Haekel, 1888b) вследствии *Chondrophora* в ранг подкласса, но большинство исследователей (Chun, 1897a; Schneider, 1898; Bigelow, 1911b; Moser, 1925, и др.) включало эту группу, состоящую из двух семейств (*Porpitidae* и *Vellidae*), в *Siphonantheae* в качестве одного из подотрядов.

В настоящее время утверждилось мнение о том, что *Chondrophora* вообще не относятся к *Siphonophora*. По мнению В. Н. Беклемишева, «сифонофоры не являются естественной группой: под этим именем объединяются два обособленных отряда свободноплавающих колониальных *Hydrozoa*: *Siphonantheae* и *Disconantheae*» (1964 : 89). Тотон (Totton, 1954) считает *Chondrophora* и *Siphonophora* двумя совершенно самостоятельными отрядами гидроидов.

При сравнении *Siphonophora* и *Chondrophora* становится очевидной принципиальная разница между ними. Прежде всего эта разница наблюдается в морфологии тех и других. Если колонии *Siphonophora* имеют билатеральную симметрию и характеризуются высокой степенью полиморфизма, то симметрия *Chondrophora* — типично радиальная, а полиморфизм их колоний сведен до минимума. Пневматофор *Chondrophora* — не особь, а орган, возникший как эктодермальное впячиваниеaborального полюса личинки (В. Н. Беклемишев, 1964) и потому не гомологичен пневматофору *Siphonophora*. Прочие элементы колоний хондрофор представлены всего двумя группами особей — единственным гастrozоидом (глав-

ным полипом) и половыми медузиодными особями (рис. 55). Имеющиеся в каждой колонии дактилозоиды не гомологичны таковым *Siphonanthalae* (смотри морфологический очерк) и, по мнению Мечникова (1870) и Маки (Mackie, 1959), должны толковаться как органы, а не как особи, ибо, располагаясь венчиком вокруг главного полипа, они очень напоминают лежащие вокруг гипостома щупальца гидроидных полипов (рис. 55). То же самое, по мнению Наумова (1961), относится к бластостилям *Chond-*

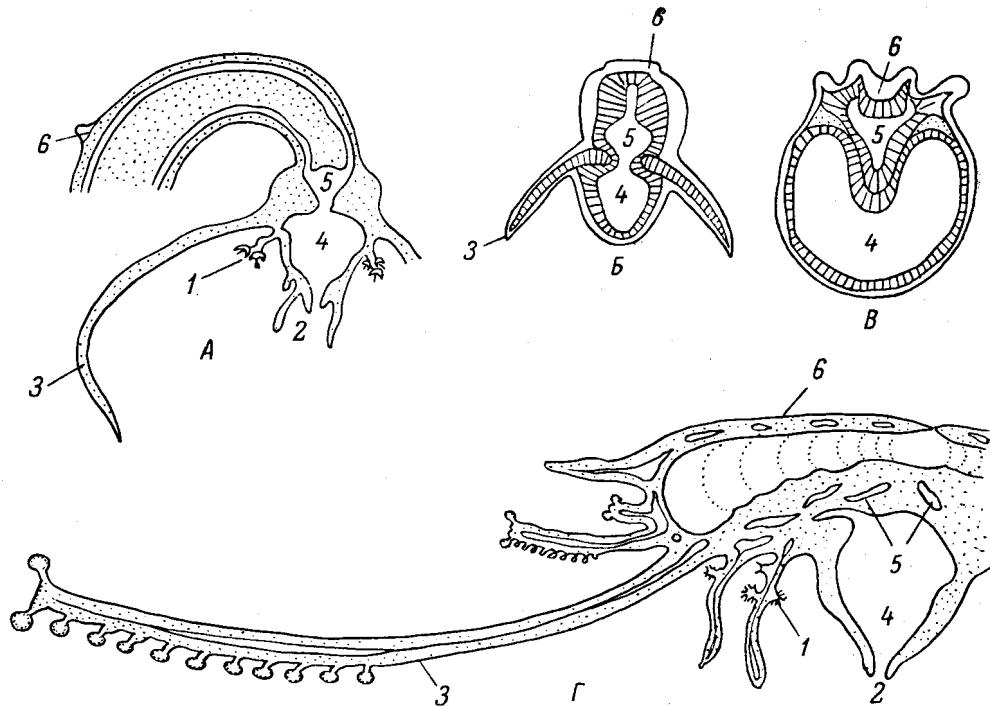


Рис. 55. Гомология строения хондрофор и тубулярий на разрезах (по Маки).

А — гипрант *Corymorpha*; Б — личинка *Corymorpha*, актинула; В — личинка *Porpita*, конария; Г — *Porpita*. 1 — медузиодные почки; 2 — ротовое отверстие; 3 — аборальные щупальца; 4 — оральная часть кишечной полости; 5 — аборальная часть кишечной полости; 6 — эктодермальные хитиноидные образования.

rophora, выпожковывающим медуз. Если бластостилии гидроидов гомологичны гоностилям сифонофор и являются особями полипоидного происхождения, развивающимися исключительно на ценосарке или стволе колонии, то бластозоиды *Chondrophora*, напротив, им не гомологичны, так как образуются на самом теле главного полипа и потому должны рассматриваться, видимо, как его выросты, т. е. органы, а не особи. Наумов гомологизирует бластозоиды *Chondrophora* с гонодендронами гидроидных полипов *Tubularia* и *Corymorpha*. Следовательно, все разнообразие особей *Chondrophora* сводится к единственному главному полипу и половым медузиодам. Следует заметить, что эти особи не сгруппированы в кормидии в отличие от сифонофор.

Материалы по развитию *Chondrophora* свидетельствуют о различии в строении их личинок (конарий) (рис. 55) и личинок *Siphonophora*.

Если в жизненном цикле *Siphonanthalae* обычен замаскированный метагенез, а свободноплавающие медузы образуются лишь у некоторых пред-

ставителей в виде исключения, то жизненный цикл *Chondrophora* характеризуется типичным чередованием полипоидного и медузионного поколений, из которых последнее так же, как и первое, ведет свободноплавающий образ жизни. Медуза *Chondrophora* — *Velellidae* (хризомитра) (рис. 56) обладает хорошо развитым колоколом, четырьмя радиальными и одним кольцевым гастральными каналами и четырьмя (или двумя) развитыми щупальцами с терминальными нематоцистными бляшками (Brinckmann, 1964). Гонады хризомитры возникают на коническом манубриуме, созревая окончательно лишь после того, как на хоботке прорывается рот. Медуза *Chondrophora* коренным образом отличается от недоразвитой

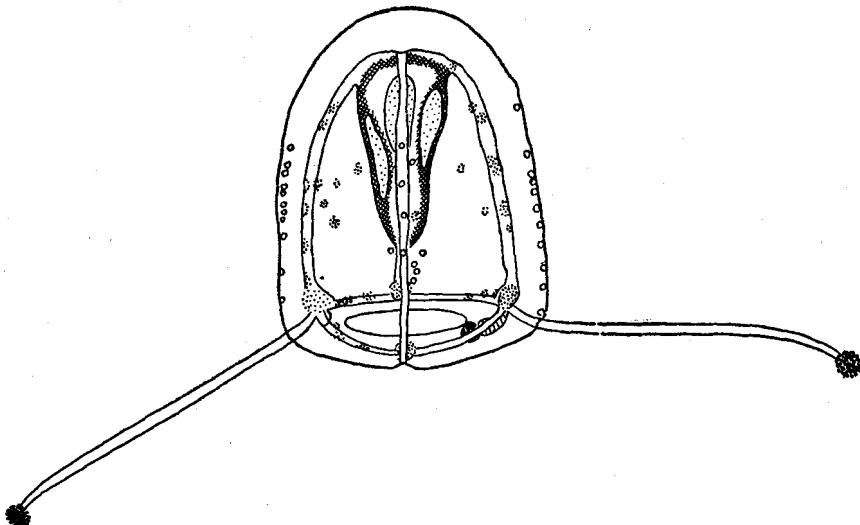


Рис. 56. Взрослая медуза *Velella* (по Бринкман).

свободноплавающей медузы *Agalma elegans*, принадлежащей к сифонофарам.

Следовательно, данные морфологии, развития и онтогенеза колоний *Siphonophora* и *Chondrophora* свидетельствуют о коренном различии этих двух групп.

Объединяясь в большинстве случаев во мнении, что различия между *Siphonophora* и *Chondrophora* очень велики, исследователи до сих пор дискутируют по вопросу о таксономической принадлежности *Chondrophora*, их месте в системе *Coelenterata* и об их филогенетических связях с другими гидроидами.

В этом плане наиболее распространена так называемая «антомедузная концепция», по которой *Chondrophora* имеют очень близкое родство с *Anthomedusae*.²² С одной стороны, Рис (Rees, 1957) считает хондрофор специализированной группой, стоящей вне *Anthomedusae*, хотя и близко к таковым. Напротив, большинство сторонников антомедузной теории (Garstang, 1946; Leloup, 1954; Totton, 1954; Mackie, 1959; Brinckmann, 1964), сравнивая *Chondrophora* с *Athecata* (*Anthomedusae*), связывают *Porpita* и *Velella* с гидроидами типа *Tubularia* или *Corymorpha*. Маки, например,

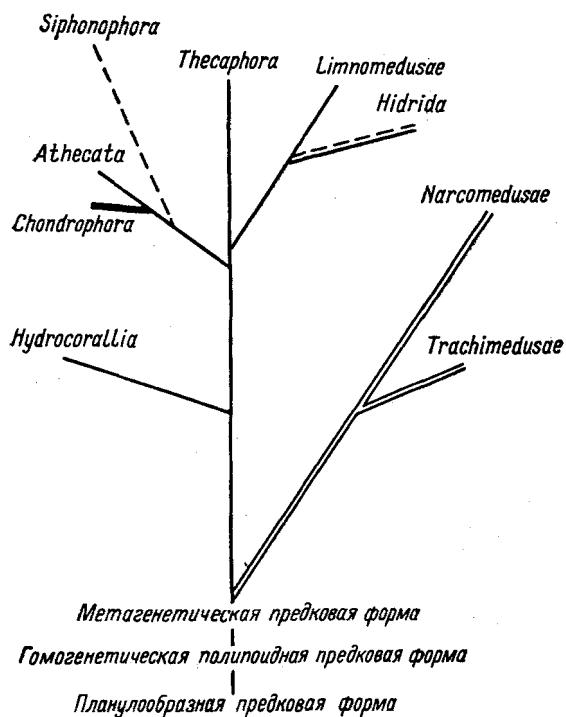
²² *Anthomedusae* — название медуз (по старой системе), вошедших в системе Наумова (1960) вместе с соответствующими полипами в подотряд *Athecata* из отряда *Leptolida*.

сравнивая общие планы строения гидранта *Corymorpha* с порштой и личинку *Corymorpha* с личинкой *Porpita* (рис. 55), устанавливает их гомологию. В результате, колония *Porpita* рассматривается как колония *Athecata*, у которой один полип получил максимальное развитие, а на его головке происходит выплочковывание половых медузиодов (типа *Tibulariidae*). Этот полип, перейдя к планктонному образу жизни, перевернулся оральным концом вниз и соответственно подошвой к поверхности пленке воды.

На основании всего сказанного можно заключить, что *Siphonophora* и *Chondrophora* — родственны друг другу лишь постольку, поскольку и те и другие родственны современным *Athecata*, но несомненно, что каждая из этих групп произошла независимо.

Очевидно, *Chondrophora* следует рассматривать как один из отрядов *Hydroidea*, ведущий свое происхождение от *Leptolida* (*Athecata*), колонии которого целиком перешли к жизни в планктоне.

В схему Наумова (1960), иллюстрирующую родственные взаимоотношения между отрядами и подотрядами *Hydroidea*, можно внести некоторые добавления:



4. Происхождение отдельных семейств и родов сифонофор

Происхождение каждого из семейств и родов сифонофор, равно как и родственные взаимоотношения между ними, пока не установлены. Тем не менее уровень развития тех или иных групп внутри каждого из подотрядов и приблизительную степень родства между ними можно заметить уже сейчас.

Из сказанного выше видно, что эволюция в каждом из подотрядов сифонофор шла по линии олигомеризации числа гомологичных зоидов, вплоть до полного исчезновения тех или других групп особей.

В подотряде *Physophorae* наибольшим количеством различных особей обладают колонии из семейства *Forskaliidae*, которые на этом основании справедливо считать наиболее примитивными. При этом характерно, что нектофоры у представителей форскалиид располагаются на стволе многорядно. Среди *Forskaliidae* род *Forskaliopsis*, пожалуй, более примитивен, нежели *Forskalia*, ибо его представители обладают относительно беспорядочным расположением особей на сифосоме и имеют пальпоны в нектосомальной части колонии (Haeschel, 1888b).

Другую ветвь физофор, обладающих двурядным расположением нектофоров, образует группа семейств, где самым примитивным, очевидно, следует считать семейство *Agalmidae*. О примитивности этого семейства, также обладающего большим количеством разнообразных зоидов в колонии, свидетельствует наличие свободноплавающих медуз в жизненном цикле его представителей (*Agalma*).

Положение *Apolemidae* не вполне ясно. С одной стороны, кажется допустимой близость этого семейства с *Forskaliidae* (через род *Forskaliopsis*), так как на нектосоме тех и других выпοчковываются пальпоны (или цистозоиды). Но с другой стороны, наличие двурядного расположения нектофоров на нектосоме приближает *Apolemidae* к *Agalmidae*. Во всяком случае это семейство стоит ступенью выше двух предыдущих, так как колонии его представителей обладают отчетливыми кормидиями, каждый из которых отстоит от соседнего на значительном расстоянии, а зоиды кормидия располагаются вокруг ствола мутовками.

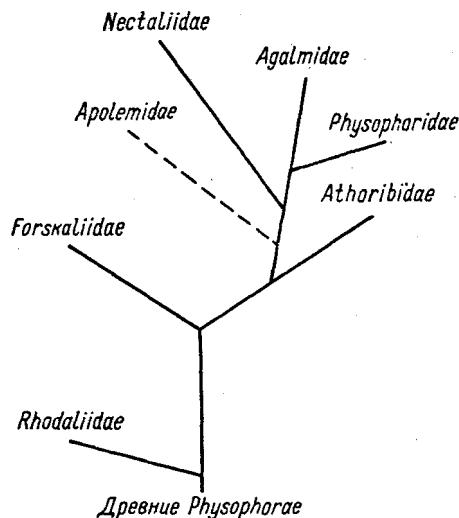
Как говорилось в главе о неотении, два семейства — *Athorybiidae* и *Physophoridae* — неотеничны и соответствуют личинкам *Agalmidae*, на разных стадиях их развития. *Physophoridae* (единственный род *Physophora*) также входят в группу семейств с двурядным расположением нектофоров, тогда как *Athorybiidae* образуют особую ветвь физофор, лишенных нектофоров. Из двух родов этого семейства *Athorybia* более всего соответствуют ранней личинке *Agalma*, а *Melophysa* чрезвычайно напоминает более позднюю личиночную стадию того же рода (см. стр. 70).

От *Agalmidae*, по-видимому, происходят и *Nectaliidae*, у которых нектофоры также располагаются в 2 ряда. Это семейство характеризуется сильно уменьшенным в числе набором зоидов и укороченным сифосомом. Специализация его представителей (единственный и монотипический род *Nectalia*) проявляется в наличии очень крупных бракт, по одной в каждом кормидии. Можно предположить также неотеническую природу *Nectaliidae*, напоминающих, как и *Physophoridae*, поздние личинки *Agalmidae* на той стадии их развития, когда начали выпοчковываться дефинитивные кроющие пластинки. Но до получения эмбриологического материала неотеническое происхождение *Nectaliidae* остается предположением.

Наименее понятным оказывается место *Rhodaliidae* в родословном древе *Physophorae*. Эти сифонофоры образуют самостоятельную ветвь, так как нектофоры колоний, относящихся к *Rhodaliidae*, расположены на укороченном нектосоме в виде короны вокруг пневматофора. Кроме того, особая форма пневматофора, отсутствие кроющих пластинок и очень своеобразная, бульбовидная форма сифосома делают это семейство наиболее обособленным от прочих *Physophorae* и свидетельствуют о наибольшей специализации его представителей. Возможно, что *Rhodaliidae* представляют собой рано обособившуюся от прочих физофор и сильно специ-

ализированную группу сифонофор. Среди *Rhodaliidae* роды *Stephalia*, *Rhodalia* и *Angelopsis*, видимо, первичны, так как нижняя часть их пневматофора (аурофор) обладает гладкой наружной стенкой, чем напоминает нижнюю часть пневматофора прочих физофор. Напротив, роды *Archangelopsis* и *Dromalia*, аурофор которых снабжен папиллами, с отверстиями на конце каждой папиллы (вторичные отверстия, подобные базальной поре пневматофора *Physophorae*), очевидно, имеют более позднее происхождение.

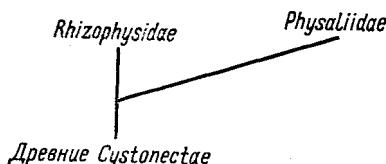
Представленная схема иллюстрирует родственные связи между современными семействами *Physophorae*:



Из двух семейств, входящих в подотряд *Cystonectae*, *Rhizophysidae* в меньшей степени отклонились от общего предка. Колонии представителей этого семейства имеют, так же как их предки, длинный ствол и линейное осевое расположение кормидальных групп особей (Totton, 1960). Напротив, *Physaliidae*, будучи сильно специализированным семейством, имеют ряд своеобразных черт как в морфологии взрослых форм, так и в онтогенезе колонии. Если подтвердится существование в природе *Salacella uvaria* (*Rhizophysidae*), то, вероятно, станет очевидной связь *Physaliidae* с *Rhizophysidae* через *Salacella*.

Возможно также удастся найти подтверждение неотенического происхождения *Physalia physalis*.

Таким образом, связь между современными семействами *Cystonectae* можно выразить следующей схемой:



Наиболее сложную картину представляет собой эволюция сифонофор внутри подотряда *Calycophorae*. Как известно, в этой группе *Siphonanthae* она выражается прежде всего в олигомеризации числа нектофоров. По-

этому каликофор, имеющих свыше двух нектофоров в колонии, с полным основанием можно считать наиболее примитивными. В настоящее время известно два семейства из *Calycophorae*, характеризующихся более чем двумя нектофорами в колонии. Одно из них — *Hippopodiidae*. Представители этого семейства действительно обладают рядом примитивных черт: помимо 8 пар нектофоров, их колонии лишены отчетливых кормидиев на сифосоме и не образуют ни эвдоксий, ни эрсей. В то же время полная редукция кроющих пластинок и геммальное состояние гонофоров у *Hippopodiidae* свидетельствуют о некотором усложнении морфологии этого семейства по сравнению с предковыми формами. Такое сочетание примитивных черт с признаками относительно высокой организации позволяет считать *Hippopodiidae* семейством, хотя и близким к предковым формам *Calycophorae*, но рано отклонившимся от них в результате специализации. Из двух родов, принадлежащих семейству *Hippopodiidae*, пожалуй, *Hippopodius* в меньшей степени отклонился от предковых форм (о чем свидетельствует овальная форма его нектофоров, напоминающая форму медуз), чем *Vogtia* (нектофоры в колониях этого рода имеют призматическую форму и несут различные зубцы и выросты).

Другим семейством являются упомянутые ранее (стр. 58) *Desmophyidae*. Наличие 3 и более пар нектофоров в колонии говорит о примитивности *Desmophyidae*, тогда как наличие кормидиев и способность образовывать эрсеи показывают на относительное совершенство этой группы. Десмопхиид можно было бы считать семейством, возникшим в результате прямого развития от древних *Calycophorae* и давших в дальнейшем семейство *Prayidae*. Действительно, форма нектофоров и кроющих пластинок, состав и строение кормидиев в колониях *Prayidae* очень похожи на таковые *Desmophyidae*. Но для колоний *Desmophyidae* характерна значительная редукция гонофоров (Наескел, 1888б) (что связано, по-видимому, с наличием специальных нектофоров, освобождающих гонофоры от участия в движении эрсей). Напротив, для представителей *Prayidae* характерно нормальное развитие половых медузиодов. Поэтому происхождение *Prayidae* непосредственно от *Desmophyidae* исключается, а последних следует считать, так же как и *Hippopodiidae*, ветвью, отделившейся от общего ствола *Calycophorae*.

Упомянутое выше семейство *Prayidae* возникло, очевидно, от каких-то других, ныне неизвестных каликофор, обладающих более чем двумя нектофорами в колонии, имеющей нормально развитые гонофоры. *Prayidae* — группа каликофор, у которых олигомеризация привела к уменьшению числа нектофоров до двух. Причем в каждой паре оба дефинитивных нектофора лежат один против другого. Очень характерной для *Prayidae* оказывается тенденция к дальнейшей олигомеризации числа нектофоров. Это выражается в существовании наряду с родами, характеризующимися парой одинаковых нектофоров в колонии, родов (подсемейство *Amphicaryoninae*), у представителей которых происходит постепенная редукция одного из нектофоров. Если в роде *Maresearsia* эта редукция едва намечается, то у колоний из рода *Amphicaryon* второй нектофор представлен дисковидной пластинкой с едва заметной полостью субумбреллы (рис. 49, Б, 2). В настоящее время не известны формы *Prayidae*, у которых эта редукция завершилась бы исчезновением второго нектофора. Однако монофизизм характерен для некоторых *Prayidae*, но возникает он не в результате редукции, а как следствие неотении. Примером тому служит подсемейство *Nectopyramidinae* (род *Nectopyramis*).

Другую ветвь образует группа семейств, также характеризующихся не более чем двумя нектофорами в колонии, но лежащими один под дру-

гим. С одной стороны, к таковым относятся *Diphyidae*, нектофоры которых в каждой колонии примерно одинаковы по величине. Трудно сказать, какие из родов этого семейства более примитивны. Можно предположить, что это *Sulculeolaria* и *Galette* (объединяющиеся в подсемейство *Galettinae*), так как для них не известны свободноплавающие моногастрические колонии и, кроме того, перечисленные роды характеризуются нормальным развитием обоих нектофоров. У представителей рода *Dimorphyes* (подсемейство *Dimorphyinae*) происходит частичная редукция второго нектофора. В подсемействе *Diphyinae* встречаются роды (*Eodoxoides*), одни виды которых имеют по 2 нектофора, тогда как для других известен лишь 1 нектофор в колонии. Наконец, в роде *Muggiaeae* произошла полная редукция второго нектофора. Другим монофидным родом из семейства *Diphyidae* является *Monophyes*. Но здесь уменьшение числа нектофоров до одного в колонии — следствие неотении.

Таким образом, монофидизм (наличие единственного нектофора в колонии) наблюдается в каждом из известных семейств *Calycophorae*. Следует заметить, что попадающиеся в пробах колонии с одним нектофором не всегда относятся к монофидным и могут иметь по одному нектофору вследствие утери данным экземпляром второго плавательного колокола. Подлинно монофидные колонии определяются, помимо отсутствия у них второго нектофора, также и тем, что в нектосомальной зоне почкования колонии отсутствуют даже почки нектофоров (последние всегда имеются у дифидных колоний).

Тенденция к монофидизму — чрезвычайно интересное явление в силу своей двойственной природы. У части каликофор (*Sphaeronectes*, *Monophyes*, *Nectopyramis*) монофидизм возник в результате неотении. В этом случае единственный нектофор колонии очень похож на ларвальные нектофоры каких-либо других, близких видов и, кроме того, в онтогенезе такой колонии не происходит выпочковывания дефинитивного нектофора, заменяющего собой ларвальный. Таким образом, если единственный нектофор (ларвальный по происхождению) сохранился в дефинитивной колонии и не был заменен другим (дефинитивным) нектофором, то можно предполагать, что в данном случае монофидизм возник благодаря неотении. Монофидизм у других каликофор (*Muggiaeae*, некоторые виды *Eodoxoides*) является следствием редукции второго дефинитивного нектофора. У таких колоний единственный нектофор морфологически соответствует верхним дефинитивным нектофорам дифидных колоний, и, кроме того, в их онтогенезе появлению дефинитивного нектофора предшествует выпочковывание ларвального нектофора. В этом случае на смену ларвальному нектофору приходит верхний дефинитивный нектофор, тогда как нижний дефинитивный нектофор, подвергшийся редукции в процессе эволюции, не выпочковывается вообще.

Не всегда можно решить, каким из описанных выше путей возник монофидизм тех или иных форм. Так, для родов *Heteropyramis*, *Thalasophyes* (подсемейство *Chuniphyinae*) и *Enneagonum* (семейство *Abylidae*) (см. ниже) подлинная природа монофидизма пока не установлена.

Подсемейство *Chuniphyinae* включает как дифидные роды (*Chuniphyes*, *Clausophyes* и *Crystallophyes*), так и роды, характеризующиеся монофидизмом (*Heteropyramis*, *Thalasophyes*). На некоторую примитивность этого подсемейства указывает наличие в нижних нектофорах его дифидных представителей соматоциста (черта, вообще не свойственная нижним нектофорам представителей прочих *Diphyidae*). Возможно, что это подсемейство, возникнув от предков *Diphyidae* раньше прочих представителей этого семейства, сильно уклонилось в результате специализации. По мне-

нию Тотона (Totton, 1954), *Chuniphyinae* следует считать формами, переходными к семейству *Abylididae* (protoабилидами) на основании морфологического сходства нектофоров этих двух групп (рис. 57).

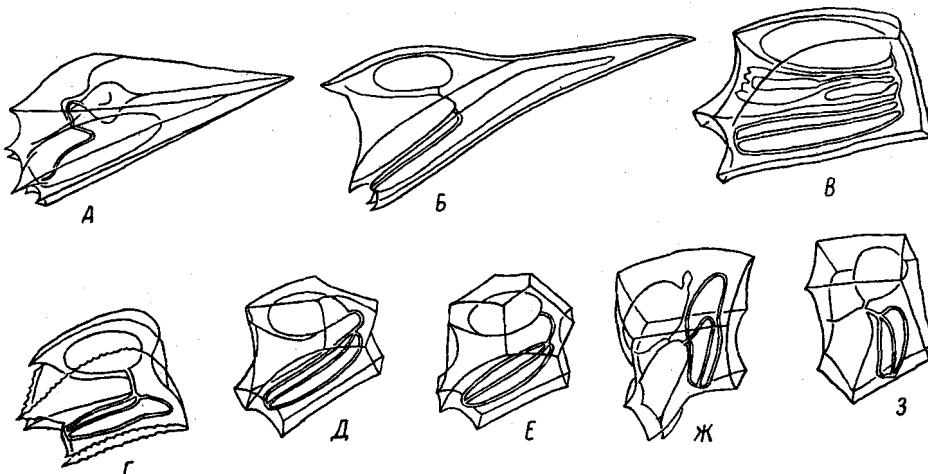


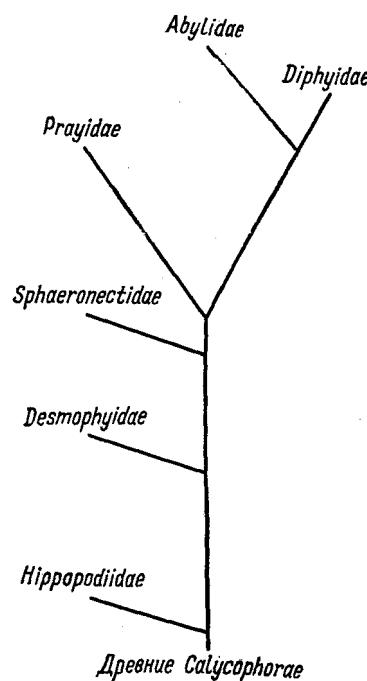
Рис. 57. Эволюция верхнего нектофора в колониях различных *Abylidae* (по Тотону).

A — *Chuniphyes multidentata*; *Б* — *Ceratocymba sagittata*; *В* — *C. leuchartii*; *Г* — *C. dentata*; *Д* — *Abyla trigona*; *Е* — *A. haecheli*; *Ж* — *Abylopsis tetragona*; *З* — *Bassia bassensis*.

В семействе *Abylidiae* 2 нектофора также располагаются один под другим, но в каждой паре верхний нектофор меньше нижнего. Сравнивая различные роды семейства *Abylidiae*, можно проследить постепенную редукцию верхнего нектофора. Если в роде *Ceratocymba* еще встречаются относительно крупные верхние нектофоры пирамидальной формы (рис. 57, *Б*), то роды *Abyla*, *Abylopsis* и *Bassia* (рис. 57, *Д—З*) характеризуются мелкими верхними нектофорами, уже призматической формы. Род *Enneagonum* имеет единственный нектофор, верхний по происхождению. Трудно сказать, каким путем пришел этот род к монофизму. Вполне возможно, что представители *Enneagonum* возникли в результате неотении, но допустима также и возможность редукции в его колониях нижнего нектофора.

Наконец, семейство *Sphaeronectidae*, характеризующееся абсолютным монофилизмом, следует рассматривать (см. выше) как возникшее в результате неотения от личинок каких-то примитивных *Caly-cophorae*.

Предлагается схема родственных взаимоотношений между семействами подотряда *Calycophorae*.



СИСТЕМА СИФОНОФОР

Первые попытки систематизировать сифонофор относятся к концу XVIII, началу XIX в. Такие исследователи, как Линней (Linné, 1758), Форскål (Forskål, 1775), Ламарк (Lamarck, 1801), Перон и Лесье (Peron et Lesueur, 1807) описывали отдельные виды и даже роды сифонофор, но относили их наряду с медузами, гребневиками, актиниями и кораллами так же, как голотурий и сальп, к червям или зоофитам. В 1829 г. Ешольц (Eschscholtz, 1829) отнес сифонофор в качестве самостоятельного отряда *Siphonophorae* к классу *Acalephae*.

Большинством последующих исследователей самостоятельность сифонофор в системе кишечнополостных была признана безоговорочно. Но таксономический ранг *Siphonophora*, так же как классификация групп, принадлежащих к сифонофорам, различными авторами рассматривались по-разному. В настоящее время известно свыше 10 различных систем *Siphonophora*, в том числе таких авторов, как Геккель (Haeckel, 1888b), Хун (Chun, 1897a), Шнайдер (Schneider, 1898) и Мозер (Moser, 1921, 1925). Необходимо заметить, что система Геккеля представляется в своей основе наиболее соответствующей естественной, так как, во-первых, в ней *Siphonantheae* и *Disconantha (Chondrophora)* возводятся в ранг самостоятельных и обособленных друг от друга единиц — подклассов;²³ во-вторых, группе *Cystonectae* Геккель придает значение отряда. Напротив, Хун и Мозер включают *Cystonectae* вместе с *Physonectae* и *Chondrophorae* в *Physophorae*. Однако недостаток системы Геккеля заключается в пере-насыщении ее искусственными семействами, родами и видами, впоследствии в значительной мере сведенными в синонимы.

Из более новых систем самые обоснованные приводятся Тотоном (Totton, 1954). Хаймен (Huiman, 1940), считая *Siphonophora* отрядом, делит его на 2 подотряда: *Calycophorae* и *Physophoridae*, включая в последний в качестве «групп» *Physonectae*, *Rhizophysaliae* и *Chondrophora*. Гарстанг (Garstang, 1946) рассматривает *Disconantha (Chondrophora)* и *Siphonantha* как два отряда, последний из которых включает две группы: А — *Physophorida* и В — *Calycophoridae*. К группе *Physophorida* Гарстанг относит *Cystonectae* и *Amphynectae* (= *Physonectae*). По системе Тотона (Totton, 1954) *Chondrophora* и *Siphonophora* — самостоятельные отряды. *Siphonophora* (= *Siphonantheae*, Totton, 1954) состоит из трех подотрядов: *Cystonectae* (= *Pneumatophoriden* Chun и *Rhizophysaliae* Chun), *Physonectae* синоним *Physophorae* Eschscholtz и *Calycophorae*.

Наумов (1960), предлагая новую систему гидроидных, придерживается мнения, что класс *Hydrozoa* состоит из двух подклассов: *Hydroidea* и *Siphonophora*. «Сифонофоры имеют вид свободноплавающей полиморфной колонии, состоящей из нескольких форм полипоидных и медузоидных особей. Гидроидные имеют характер одиночных или колониальных (в последнем случае всегда прикрепленных) полипов или же медуз» (Наумов, 1960 : 19). В систему *Hydroidea*, предлагаемую Наумовым, следует внести добавление, включив в нее в качестве отряда *Chondrophora*.

Ниже предлагается система сифонофор, которая более всего соответствует системе Тотона (с некоторыми изменениями и добавлениями).

Подкласс *Siphonophora* (Eschscholtz, 1829) (Тотон относит сифонофор к отряду) заключает в себе единственный отряд *Siphonantheae* Haeckel, 1888, характеризующийся полиморфизмом колоний и чередованием полипоидного и медузоидного поколений с подавлением последнего в жизненном цикле его представителей.

²³ Сифонофор Геккель считал самостоятельным классом.

Отряд *Siphonantheae* распадается на 3 подотряда. Таксономическими признаками подотрядов являются: строение и состав нектосома колонии (наличие или отсутствие на нем пневматофора и нектофоров) и состав сифосома (в частности, наличие или отсутствие на нем пальпонов). О принадлежности к тому или иному подотряду можно судить по взаимному расположению нектосомальной и сифосомальной зон почкования в колонии. Кроме того, в большинстве случаев наличие или отсутствие эвдоксий или эрсей также может служить таксономическим признаком подотрядов.

Подотряд *Physophorae* (Eschscholtz, 1829) характеризуется наличием нектосома, выпоковывающего один пневматофор и множество нектофоров,²⁴ а также наличием пальпонов в кормидах сифосома. Нектосом и сифосом *Physophorae* представляют собой две части единого ствола колонии, причем зоны почкования того и другого разграничены длиной нектосома. Ни эрсей, ни эвдоксий у *Physophorae* не образуется.

Подотряд *Cystonectae* Haeckel, 1888 характеризуется предельно коротким нектосомом, выпоковывающим только 1 пневматофор. Нектофоры отсутствуют. Пальпона на сифосоме выпоковываются. Эвдоксий и эрсей не образуется.

Подотряд *Calycophorae* Leuckart, 1854 характеризуется отсутствием пневматофора. Нектофоры выпоковываются на «ложном нектосоме», составленном мускулистыми отростками нектофоров. Пальпона отсутствуют. Зона почкования нектосома лежит непосредственно возле таковой сифосома. Жизненный цикл представителей *Calycophorae* характеризуется наличием в большинстве случаев эвдоксий и эрсей.

Как уже говорилось в предисловии, в настоящей системе употребляется ранг «надсемейство». Надсемейства не имеют общих таксономических признаков: в подотряде *Physophorae* за признак надсемейства принимается длина сифосома колонии, тогда как в подотряде *Calycophorae* надсемейства характеризуются количеством нектофоров на нектосоме колонии.

Для семейств, входящих в состав каждого из подотрядов, существуют следующие таксономические признаки: длина и форма нектосома и сифосома, количество и порядок расположения на нектосоме нектофоров, устройство и расположение кормидиев на сифосоме, наличие или отсутствие тентилл у арканчиков. В отдельных случаях наличие или отсутствие на нектосоме особей полипоидного происхождения, наличие или отсутствие на сифосоме кроющих пластинок.

Таксономическими признаками подсемейств можно считать следующие: соотношение величин нектофоров в пределах каждой колонии, сходство и различие формы нектофоров в пределах одной колонии,²⁵ в отдельных случаях — наличие или отсутствие соматоцистов в нижних нектофорах, наличие или отсутствие гидроциумов в верхних нектофорах, соотношение величин отдельных элементов нектофора.

Тотон не разделяет семейство *Prayidae* на подсемейства. В настоящей системе *Prayidae* состоит из трех отчетливых подсемейств: *Nectopyrami-*

²⁴ Исключение составляет семейство *Athorybiidae*, у представителей которого нектофоры либо отсутствуют полностью, либо их число не превышает одного в колонии.

²⁵ Семейство *Abylidiae* будучи сходным с *Diphyidae* в длине и форме нектосома, равно как в количестве и порядке расположения нектофоров в колонии, отличается от последнего различием в величине нектофоров и различием в их форме в пределах одной колонии. Этую группу сифонофор скорее следовало бы рассматривать как подсемейство семейства *Diphyidae*. Но резкое отличие формы нектофоров *Abylidiae* от та-кой у *Diphyidae* и значительная разница в величине между нектофорами одной колонии у *Abylidiae* (в колонии *Diphyidae* эта разница, если и имеется, то не столь резко выражена) указывают на четкую обособленность этой группы сифонофор и позволяют считать *Abylidiae* самостоятельным семейством.

dinae, *Prayinae*, *Amphicaryoninae*. В семействе *Diphyidae* вводится новое подсемейство *Monophyinae*. Роды *Sulculeolaria* и *Galetta* (за последним оставляется право самостоятельного существования) объединяются в подсемейство *Galettinae*. Данное название подсемейства должно быть сохранено по правилам приоритета (Тотон заменяет его новым названием — *Sulculeolariinae*). Род *Dimophyes* не включается в подсемейство *Diphyinae* (как это сделано у Тотона). Единственный вид этого рода *D. arctica* образует самостоятельное подсемейство, названное Мозер (Moser, 1925) *Dimophyinae*.

Таксономические признаки родов: форма нектофоров, скульптура поверхности мезоглеи нектофоров — наличие или отсутствие ребер (их количество), зубцов и выростов, форма радиальных каналов нектосака, наличие или отсутствие у них ветвления, форма гидроциума, строение его стенок, в отдельных случаях форма кроющих пластинок и устройство тентилл.

Таксономические признаки видов: величина и форма соматоцистов и нектосаков, соотношение величин этих образований в пределах одного нектофора, наличие или отсутствие ножки у соматоциста и величина таковой, наличие или отсутствие анастомозов у радиальных каналов, степень развития мезоглеальных ребер и зубцов нектофоров, ориентация ребер относительно поверхности нектофора и относительно друг друга, места расположения поверхностных зубцов нектофоров, наличие или отсутствие пильчатости поверхностных ребер, наличие или отсутствие различных клапанов, лопастей и выростов по краю и внутри полостей нектофора, их величина и форма, в отдельных случаях строение кроющих пластинок, форма их филлоцистов, строение и форма гонофоров и гастровиц, а также количество и строение кнidoцист в тентиллах.

В отдельных случаях относительная бедность таксономических признаков и ограничение их рамками отдельных зоидов объясняются бедностью сведений о тех или иных сифонофорах. Это следует отнести к недостаткам данной системы и, возможно, в дальнейшем по мере накопления новых сведений кое-что в системе сифонофор придется пересмотреть.

В настоящую систему включены 1 новый род и 3 новых вида сифонофор.

В приведенном ниже списке даны все ныне известные виды мировой фауны сифонофор, что сделано для удобства последующей работы с этой группой животных.²⁶

Подкласс SIPHONOPHORA (Eschscholtz, 1829)

Отряд SIPHONANTHA Haeckel, 1888

Подотряд PHYSOPHORAE (Eschscholtz, 1829)

Надсемейство Brachistelloidea Stepanyants, superfam. nov.

Семейство Physophoridae (Eschscholtz, 1829)

Род *Physophora* Forskal, 1775

1. *Ph. hydrostatica* Forskal, 1775

Семейство Nectaliidae Haeckel, 1888

Род *Nectalia* Haeckel, 1888

2. *N. loligo* Haeckel, 1888

²⁶ Звездочкой отмечены семейства, роды и виды, существование которых в природе вызывает некоторое сомнение.

Семейство Athorybiidae Huxley, 1859

Род *Athorybia* Eschscholtz, 1829

3. *A. formosa* Fewkes, 1882
 4. *A. rosacea* (Forskal, 1775)

Род *Melophysa* Haeckel, 1888

5. *M. melo* (Quoy et Gaimard, 1827)

Семейство Rhodaliidae Haeckel, 1888

Род *Angelopsis* Fewkes, 1886

6. *A. dilata* Bigelow, 1911
 7. *A. globosa* Fewkes, 1886

Род *Rhodalia* Haeckel, 1888

8. *Rh. miranda* Haeckel, 1888

Род *Stephalia* Haeckel, 1888

9. *S. corona* Haeckel, 1888

Род *Archangelopsis* Lens et Van Riemsdijk, 1908

10. *A. tipica* Lens et Van Riemsdijk, 1908

Род *Dromalia* Bigelow, 1911

11. *D. alexandri* Bigelow, 1911

Надсемейство Macrostelloidea Stepanyants superfam. nov.

Семейство Forskaliidae Haeckel, 1888

Род *Forskalia* Kölliker, 1853

12. *F. contorta* Milne-Edwards
 13. *F. edwardsii* Kölliker, 1853
 14. *F. formosa* Keferstein et Ehlers, 1861
 15. *F. hydrostatica* Delle Chiaje, 1829*
 16. *F. leuckarti* Bedot, 1893*
 17. *F. tholoides* Haeckel, 1888

Род *Forskaliopsis* Haeckel, 1888*

18. *F. magnifica* Haeckel, 1888
 19. *F. ofiura* Delle Chiaje, 1829

Род *Erenna* Bedot, 1904

20. *E. bedoti* Lens et Van Riemsdijk, 1908
 21. *E. richardi* Bedot, 1904

Семейство Agalmidae Brandt, 1835

Род *Agalma* Eschscholtz, 1825

22. *A. clausi* Bedot, 1888
 23. *A. elegans* (Sars, 1846)
 24. *A. haeckeli* Bigelow, 1911
 25. *A. okeni* Eschscholtz, 1825.

Род *Anthemodes* Haeckel, 1888*

26. *A. ordinata* Haeckel, 1888

Род *Linchnagalma* Haeckel, 1888

27. *L. utricularia* (Claus, 1879)

Род *Cordagalma* Totton, 1932

28. *C. cordiformis* Totton, 1932

Род *Halistemma* Huxley, 1859

29. *H. rubra* (Vogt, 1852)

Род *Stephanomia* Peron et Lesueur, 1807

30. *S. amphitridens* Peron et Lesueur, 1807

31. *S. bijuga* (Delle Chiaje, 1842)

32. *S. convoluta* Moser, 1925*

Род *Nanomia* A. Agassiz, 1865

33. *N. cara* A. Agassiz, 1865

Род *Pyrostephos* Moser, 1925*

34. *P. vanhoffeni* Moser, 1925

Род *Marrus* Totton, 1954

35. *M. antarcticus* Totton, 1954

36. *M. orthocanna* (Kramp, 1942)

37. *M. orthocannoides* Totton, 1954

Род *Bargmannia* Totton, 1954

38. *B. elongata* Totton, 1954

Семейство *Apolemidae* Huxley, 1859

Род *Apolemia* Eschscholtz, 1829

39. *A. uvaria* (Lamarck, 1816)

Род *Ramosia* Stepanyants gen. nov.

40. *R. vitiasi* Stepanyants sp. nov.

Подотряд CYSTONECTAE Haeckel, 1888

Семейство *Rhizophysidae* Brandt, 1835

Род *Rhizophysa* Peron et Lesueur, 1807

41. *Rh. eysenhardtii* Gegenbaur, 1860

42. *Rh. filiformis* (Forskal, 1775)

Род *Epibulia* Haeckel, 1888

43. *E. chamissonis* Eysenhardt, 1821*

44. *E. erythrophysa* Brandt, 1835*

45. *E. ritteriana* Haeckel, 1888

Род *Bathophysa* Studer, 1878

46. *B. abyssorum* Studer, 1878

47. *B. sibogae* Lens et Van Riemsdijk, 1908

Род *Pterophysa* Fewkes, 1886

48. *P. conifera* (Studer, 1878)*

49. *P. grandis* Fewkes, 1886

50. *P. grimaldii* (Bedot, 1893)

51. *P. studeri* Lens et Van Riemsdijk, 1908

Род *Salacella* Delage et Herouard, 1901*

52. *S. uvaria* (Fewkes, 1886)

Семейство Physaliidae Brandt, 1835

Род *Physalia* Lamarck, 180153. *Ph. physalis* (Linne, 1758)

Подотряд CALYCOPHORAE Leuckart, 1854

Надсемейство Polynectoidea Stepanyants superfam. nov.

Семейство Hippopodiidae Kölliker, 1853

Род *Hippopodius* Quoy et Gaimard, 182754. *H. hippopus* (Forskal, 1776)Род *Vogtia* Kölliker, 185355. *V. cuspidata* Moser, 1925*56. *V. glabra* Bigelow, 191857. *V. pentacantha* Kölliker, 185358. *V. serrata* (Moser, 1925)59. *V. spinosa* Keferstein et Ehlers, 1861

Семейство Desmophyidae Haeckel, 1888 *

Род *Desmophyes* Haeckel, 188860. *Desmophyes annectes* Haeckel, 1888

Надсемейство Dinectoidea Stepanyants superfam. nov.

Семейство Prayidae Kölliker, 1853

Подсемейство Nectopyramidinae Bigelow, 1911

Род *Nectopyramis* Bigelow, 191161. *N. diomedea* Bigelow, 191162. *N. natans* (Bigelow, 1911)63. *N. spinosa* Sears, 195264. *N. thetis* Bigelow, 1911

Подсемейство Prayinae Haeckel, 1888

Род *Rosacea* Quoy et Gaimard, 182765. *R. cymbiformis* Delle Chiaje, 1827*66. *R. plicata* Quoy et Gaimard, 1827Род *Lilyopsis* Chun, 188567. *L. rosea* Chun, 1885Род *Stephanophyes* Chun, 189168. *S. superba* Chun, 1891Род *Praya* Blainville, 183469. *P. dubia* (Quoy et Gaimard, 1834)70. *P. reticulata* (Bigelow, 1911)

Подсемейство *Amphicaryoninae* Chun, 1897

Род *Amphicaryon* (Chun, 1888)

- 71. *A. acaule* Chun, 1888
- 72. *A. ernesti* Totton, 1954
- 73. *A. peltifera* (Haeckel, 1888)

Род *Maresearsia* Totton, 1954

- 74. *M. praeclaris* Totton, 1954
- 75. *M. sphaera* Stepanyants sp. nov.

Семейство *Sphaeronectidae* Huxley, 1859

Род *Sphaeronectes* Huxley, 1859

- 76. *S. köllikeri* Huxley, 1859

Семейство *Diphyidae* Quoy et Gaimard, 1827

Подсемейство *Monophyinae* Stepanyants superfam. nov.

Род *Monophyes* Claus, 1873

- 77. *M. irregularis* Claus, 1873
- 78. *M. japonica* Stepanyants sp. nov.

Подсемейство *Galettinae* Stechow, 1921

Род *Sulculeolaria* Blainville, 1830

- 79. *S. monoica* (Chun, 1888)
- 80. *S. quadridentata* Quoy et Gaimard, 1834
- 81. *S. quadrivalvis* Blainville, 1830

Род *Galette* Stechow, 1921

- 82. *G. angusta* Totton, 1954
- 83. *G. australis* Quoy et Gaimard, 1834
- 84. *G. biloba* (M. Sars, 1846)
- 85. *G. chuni* Lens et Van Riemsdijk, 1908

Подсемейство *Diphyniae* Moser, 1925

Род *Diphyes* Cuvier, 1817

- 86. *D. antarctica* Moser, 1925
- 87. *D. bojani* (Eschscholtz, 1925)
- 88. *D. chamissonis* Huxley, 1859
- 89. *D. dispar* Chamisso et Eysenhardt, 1821

Род *Lensia* Totton, 1932

- 90. *L. achilles* (Totton, 1954)
- 91. *L. ajax* Totton, 1941
- 92. *L. campanella* (Moser, 1925)
- 93. *L. challengerii* Totton, 1954
- 94. *L. conoidea* Keferstein et Ehlers, 1861
- 95. *L. cossack* Totton, 1941
- 96. *L. exeter* Totton, 1941
- 97. *L. fowleri* (Bigelow, 1911)
- 98. *L. hardyi* Totton, 1941
- 99. *L. hotspur* Totton, 1941
- 100. *L. hunteri* Totton, 1941
- 101. *L. leloupi* Totton, 1941
- 102. *L. lelouvetteau* Totton, 1941
- 103. *L. meteori* (Leloup, 1934)

104. *L. multicristata* Moser, 1925
 105. *L. reticulata* Totton, 1954
 106. *L. subtilis* Chun, 1886
 107. *L. subtiloides* Lens et Van Riemsdijk, 1908

Род *Muggiaeae* Busch, 1851

108. *M. atlantica* Cunningham, 1892
 109. *M. bargmannae* Totton, 1954
 110. *M. delsmani* Totton, 1954
 111. *M. havock* (Totton, 1941)
 112. *M. kochi* Will. 1844

Род *Eudoxoides* Huxley, 1859

113. *Eu. mitra* (Huxley, 1859)
 114. *Eu. spiralis* Bigelow, 1911

Род *Chelophyes* Totton, 1932

115. *Ch. appendiculata* Eschscholtz, 1929
 116. *Ch. contorta* (Lens et Van Riemsdijk, 1908)

Подсемейство D i m o p h y i n a e Moser, 1925

Род *Dimophyes* Moser, 1925

117. *D. arctica* (Chun, 1897)

Подсемейство C h u n i p h y i n a e Moser, 1925

Род *Chunifies* Lens et Van Riemsdijk, 1908

118. *Ch. moserae* Totton, 1954
 119. *Ch. multidentata* Lens et Van Riemsdijk, 1908

Род *Clausophyes* Lens et Van Riemsdijk, 1908

120. *Cl. galeata* Lens et Van Riemsdijk, 1908
 121. *Cl. ovata* (Keferstein et Ehlers, 1861)

Род *Crystallophyes* Moser, 1925

122. *Cr. amygdalina* Moser, 1925

Род *Thalasophyes* Moser, 1925

123. *Th. crystallina* Moser, 1925

Род *Heteropyramis* Moser, 1925

124. *H. maculata* Moser, 1925

Семейство A b y l i d a e Totton, 1932

Подсемейство A b y l i n a e L. Agassiz, 1861

Род *Abyla* Quoy et Gaimard, 1827

125. *A. bicarinata* Moser, 1925
 126. *A. brownia* Sears, 1953
 127. *A. carina* Haekel, 1888
 128. *A. haekeli* Lens et Van Riemsdijk, 1908
 129. *A. ingeborgae* Sears, 1953
 130. *A. peruana* Sears, 1953
 131. *A. schmidti* Sears, 1953
 132. *A. tottoni* Sears, 1953
 133. *A. trigona* Quoy et Gaimard, 1827

Род *Ceratocymba* Chun, 1888

134. *C. dentata* Bigelow, 1918
 135. *C. intermedia* Sears, 1953
 136. *C. leuckartii* Huxley, 1859
 137. *C. sagittata* Quoy et Gaimard, 1827

Подсемейство *Abylopsinae* Totton, 1954Род *Abylopsis* Chun, 1888

138. *A. eschscholtzii* (Huxley, 1859)
 139. *A. tetragona* (Otto, 1823)

Род *Bassia* Quoy et Gaimard, 1827

140. *B. bassiensis* (Quoy et Gaimard, 1834)

Род *Enneagonum* Quoy et Gaimard, 1827

141. *E. hyalinum* Quoy et Gaimard, 1827

Таким образом, предлагаемая система сифонофор содержит 3 подотряда, 15 семейств, 60 родов и 141 вид.²⁷ В целом для сифонофор характерно небольшое число видов в каждом роде и даже известно 29 монотипических родов. Однако в подотряде *Calycophorae*, заключающем в себе более половины общего числа видов, имеются роды, содержащие 9 (*Abyla*) и даже 17 (*Lensia*) видов.

ЗООГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СИФОНОФОР ФАУНЫ МОРЕЙ СССР И СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

Сифонофоры встречаются почти во всех северных и во всех дальневосточных морях Советского Союза. Отсутствие их в Белом, Балтийском, Черном, Азовском, Каспийском и Аральском морях связано с низкой соленостью этих водоемов (сифонофоры могут жить и размножаться лишь при нормальной океанической солености: 33—35%). То, что сифонофоры до сих пор не были обнаружены в Восточно-Сибирском море, можно объяснить, с одной стороны, также его низкой соленостью, а с другой стороны — недостаточной изученностью этого водоема.

В настоящей работе рассматриваются сифонофоры не только морей Советского Союза, но и Советского сектора Арктического бассейна и северной части Тихого океана. За южную границу исследуемого района условно принято 35° с. ш., т. е. исследованы арктическая, умеренная и частично тропическая области северной Пацифики, а также зона смешения теплых вод Курноско и холодных Ойасио, приходящаяся на 40—42° с. ш. (последняя, по терминологии Богорова (1958) и Зенкевича (1963), называется зоной смешения, тогда как Бродский (1957) придает ей значение переходной провинции северотихоокеанской умеренной области).

Зоогеографическая характеристика видов, обнаруженных в исследуемых районах, равно как и зоогеографический состав сифонофор отдельных водоемов, даются в самом общем виде. Это связано с неравномерной и подчас недостаточной степенью изученности рассматриваемых водоемов, а также с тем, что количество имеющегося материала и гидрологические данные далеко не достаточны для детального анализа зоогеографии и экологии сифонофор.

²⁷ Необходимо иметь в виду, что указанное число семейств, родов и видов может быть слегка завышенным, если окажется, что часть из них следует свести в синонимы.

В дальнейшем при получении большего сравнительного материала не только из исследуемого района, но и из других акваторий, можно будет уточнить границы ареалов отдельных видов.

Виды сифонофор, встречающиеся в исследуемых районах, по характеру их распространения могут быть разбиты на 10 групп (табл. 1).

К первой группе (А) относится единственный арктический вид — *Marrus orthocanna* Крамп. Этот вид, помимо Арктического бассейна, обнаружен также в Баффиновом заливе и в Баренцевом, и Норвежском морях.²⁸

Вторую группу составляют формы северотихоокеанской умеренной области (ПУ). Таковых немного (5), все они описаны впервые, причем 3 из них являются подвидами ранее известных видов: *Ramosia vitiazii* Stepaniants sp. nov., *Maresearsia sphaera* Stepaniants sp. nov., *Marrus antarcticus pacifica* Stepaniants subsp. nov., *Lensia achilles bigelowi* Stepaniants subsp. nov., *L. conoidea pacifica* Stepaniants subsp. nov.

Muggiaeae bargmannae Totton — биполярный вид (ПА), так как обитает в северных морях и в Арктическом бассейне, в умеренной области Тихого океана (не южнее 44° с. ш.), а в южном полушарии неоднократно отмечался южнее зоны антарктической конвергенции.

К четвертой группе (ПТ) относятся тропические тихоокеанские виды. Таких видов 2: *Praya dubia* (Q. et G.) и *P. reticulata* Bigelow. В основном они обитают в тропической Пацифике, а в северной части Тихого океана отмечены впервые для 40 и 47° с. ш. (несколько экземпляров).

Особое место (ЯТ) занимает новый вид *Monophyes japonica* Step., дважды обнаруженный в южной части Японского моря.

Из 9 батипелагических видов сифонофор, встреченных в исследуемых акваториях, 8 является широко распространенными, обладающими разорванным ареалом (ШГ): *Bargmannia elongata* Totton, *Nectopyramis thetis* Bigelow, *N. diomedea* Bigelow, *N. natans* (Bigelow), *Chuniphyes multidentata* L. et Van Riems., *Ch. moserae* Totton, *Muggiaeae havock* (Totton), *Lensia reticulata* Totton.

Clausephyes galeata L. et Van Riems.— тихоокеанский батипелагический вид (ПГ).

К восьмой группе относятся широко распространенные, эвритермные виды (ШЭ), из которых типично эвритермные: *Vogtia serrata* Moser, *Rosacea plicata* Q. et G. и *Lensia subtilis* Chun.

Особое место занимает *Dimophyes arctica* (Chun). Этот вид, считавшийся долгое время холодноводным, высокоарктическим, судя по новым данным, встречен в теплых водах не только северного полушария (южная часть Японского моря, Атлантика южнее 39° с. ш.), но и в южном полушарии (до 30° ю. ш. в Атлантике, юго-восточное побережье Африки, юго-восточная часть Индийского океана). Диапазон температур, при которых был обнаружен *D. arctica*, лежит между —1 и 22°. Однако, по данным Тотона (Totton, 1954), Биджелоу и Сирса (Bigelow and Sears, 1937), оптимальные температуры, необходимые для жизни и размножения *D. arctica*, соответствуют —1—+6° и не выше 12°.

Для уточнения зоогеографической и экологической характеристики *D. arctica* необходимо пересмотреть большее число лотов с этим видом во все времена года и с различных горизонтов. В настоящей работе *D. arctica* условно считается видом, обладающим некоторой эвритермностью, но предпочтитающим относительно низкие температуры (ШЭ-Х).

²⁸ Принадлежность нектофоров из Баренцева и Норвежского морей к *M. orthocanna* вызывает у Тотона и Фрэзера (Totton and Fraser, 1955g) некоторое сомнение.

И, наконец, основную массу (23 вида) составляют широко распространенные тепловодные виды (ШТ). Ареалы этих видов чрезвычайно широки. Они обнаружены в тропических (реже бореальных, куда их заносит с теплыми течениями) водах Тихого, Атлантического и Индийского океанов, а также в Средиземном море. Как было сказано выше, дальнейшие исследования должны вестись в плане сравнения большого количества материала из различных акваторий мирового океана, что, возможно, позволит выделить подвиды и формы этих видов, обладающие более конкретными и узкими границами ареалов.

В табл. 1 дается географическое распространение сифонофор в морях СССР и в исследуемых районах северной части Тихого океана. Слева от жирной вертикальной линии помещены районы арктических и умеренных вод, тогда как справа от этой линии даны районы зоны смешения и самой северной части тропических вод.

Анализируя табл. 1, можно прийти к следующим выводам.

1. Среди видов сифонофор, встречающихся в исследуемых акваториях, 50% занимают тепловодные формы (23 широко распространенных тепловодных, 2 тихоокеанских тепловодных и 1 тепловодный из Японского моря).

2. Умеренная фауна сифонофор исследуемого района довольно бедна и представлена исключительно новыми видами или подвидами. Возможно, что дальнейшие исследования расширят ареалы и изменят зоогеографические характеристики части из этих форм.

3. Бедна в видовом отношении и холодноводная фауна сифонофор: 1 арктический и 1 биполярный (сюда же можно отнести и *Dimophyes arctica* — эвритермный вид, преобладающий в диапазоне от -1 до $+12^{\circ}$).

4. Особую группу образуют холодноводные батипелагические виды — таковых в исследуемых районах 8 (7 широко распространенных и 1 тихоокеанский).

5. Наименьшим количеством видов представлены типичные эвритермные, широко распространенные формы — их всего 3.

В табл. 2 и 3 анализируется состав фауны сифонофор каждого из морей СССР и отдельных участков северной части Тихого океана.

Баренцево море по своему географическому положению и гидрологическому режиму значительно отличается от прочих северных морей СССР. Близость Атлантического океана и проникновение вод теплого Нордкапского течения не могут не отразиться на фауне сифонофор этого бассейна: наряду с арктическим видом *Marrus orthocanna* и эвритермным широко распространенным, но также встречающимся преимущественно в диапазоне холодных температур *Dimophyes arctica*, здесь встречается тепловидная *Physophora hydrostatica*, заносимая сюда в периоды усиления пульсаций теплого Нордкапского течения (Наумов, 1951). Не исключено, что в дальнейшем в Баренцевом море могут быть обнаружены и другие виды, не свойственные прочим северным морям СССР, но встреченные, по данным Тотона и Фрезе (Totton and Fraser, 1955a, 1955b, 1955g), в Норвежском море, например *Agalma elegans*, *Lensia conoidea conoidea*, *Chelophyes appendiculata* (Eschscholtz). Обнаружение этих видов в Норвежском море, по-видимому, также можно объяснить их заносом водами теплого течения (Норвежского или Шпицбергенского).

Все три вида сифонофор, встречающиеся в Баренцевом море, принадлежат к трем различным семействам.

Фауна сифонофор остальных северных морей СССР изучена очень мало. Влияние теплых атлантических вод оказывается в этих морях значительно меньше, поэтому здесь уже не встречается *Physophora hydro-*

Географическое распространение сифонофор в морях СССР и в северной части Тихого океана

Таблица 1

Таблица 1 (продолжение)

Таблица 1 (продолжение)

Таблица 2

Зоогеографический состав сифонофор морей СССР и отдельных районов северной части Тихого океана

Зоогеографическая характеристика видов или подвидов	Баренцево море	Карское море	Море Лаптевых	Восточно-Сибирское море	Чукотское море	Арктический бассейн	Берингово море	Охотское море	Японское море		Северная часть Тихого океана (к северу от 42° с. ш.)	Зона смешения	Северная часть Тихого океана (к югу от 40° с. ш.)	
									Северная часть	Южная часть				
Арктические виды (А)	1	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—
Виды умеренной северотихоокеанской области (ПУ)	—	1	1	1	?	?	1	3	4	1	—	4	3	1
Биполярные виды (ПА)	—	1	1	1	?	?	1	1	1	—	—	1	—	—
Тропические тихоокеанские виды (ПТ)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	2	1
Широко распространенные батипелагические виды (ШГ) . . .	—	—	—	—	—	—	1	4	2	—	—	6	4	6
Батипелагические тихоокеанские виды (ПГ)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	1
Тепловодные япономорские виды (ЯТ)	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—
Широко распространенные эвритермные виды (ШЭ)	—	—	—	—	—	—	1	2	2	2	1	2	2	3
Эвритермный вид, преобладающий в диапазоне холодных температур (ШЭ-Х)	1	1	1	?	1	1	1	1	1	1	—	1	1	1
Широко распространенные, тепловодные виды (ШТ)	1	—	—	—	—	—	—	—	—	3	1	17	21	
Всего в бассейне видов	3	2	2	?	1 + ?	5	11	10	4	6	17	30	34	

statica. Однако еще в Карском море можно ожидать проникновения бореальных атлантических видов. Помимо *Dimophyes arctica*, в северных морях встречается *Muggiaea bargmannae* — холодноводный биполярный вид (отсутствие находок этого вида в Восточно-Сибирском и Чукотском морях связано, очевидно, с малой степенью изученности этих бассейнов). То, что в северных морях не обнаружен *Marrus orthocanna*, отмеченный для Баренцева моря и встреченный в Арктическом бассейне, можно объяснить мелководностью Карского, Лаптевых, Восточно-Сибирского и Чукотского морей (*M. orthocanna* встречен на глубинах, превышающих 300 м). Последней причиной объясняется также отсутствие в северных морях батипелагического вида *Nectopyramis diomedea*, обнаруженного в Центральном Полярном бассейне.

Оба вида из северных морей СССР принадлежат к одному семейству *Diphyidae*.

В Арктическом бассейне отмечено 5 видов, принадлежащих к 3 семействам, помимо упомянутых выше *Marrus orthocanna*, *Dimophyes arctica* и *Muggiaea bargmannae*, здесь обнаружен 1 батипелагический вид — *Nectopyramis diomedea* и 1 широко распространенный эвритермный вид — *Lensia subtilis* (последний найден американскими полярными станциями, т. е. не в наших территориальных водах).

Таблица 3

Количество видов сифонофор различных семейств в морях СССР и в отдельных районах северной части Тихого океана

Семейство	Баренцево море		Карское море		Море Лаптевых		Восточно-Сибирское море		Чукотское море		Арктический бассейн		Японское море								
	северная часть	южная часть	северная часть	южная часть	северная часть	южная часть	северная часть	южная часть	северная часть	южная часть	северная часть	южная часть	северная часть	южная часть	Северная часть Тихого океана (к югу от 40° с. ш.)	Зона смешения	Северная часть Тихого океана (к югу от 40° с. ш.)	Число видов в фауне СССР	Число видов в северных морях и Арктическом бассейне	Число видов в северной части Тихого океана	Общее число видов в исследуемых районах
<i>Physophoridae</i> . . .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	1	—	4	
<i>Agalmidae</i> . . .	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	3	1	—	5	
<i>Apolemididae</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	1	
<i>Hippopodiidae</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	3	—	—	3	
<i>Prayidae</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5	3	1	8	
<i>Diphyidae</i> . . .	1	2	2	?	1?	3	1	2	5	2	5	2	1	1	4	14	19	7	3	24	24
<i>Abylididae</i> . . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	4	4	1	—	4	4
Всего в бассейне видов . . .	3	2	2	?	1?	5	11	10	4	6	17	30	34	17	6	44	46				

Следует заметить, что фауна сифонофор Арктического бассейна изучена еще меньше, чем таковая северных морей.

В целом о фауне сифонофор северных морей и Арктического бассейна можно сказать, что она крайне бедна в видовом отношении (6 видов) и состоит преимущественно из холодноводных или широко распространенных эвритермных форм (исключение составляет тепловодный вид — *Physophora hydrostatica*). Единственным арктическим эндемиком является *Marrus orthocanna*.

Ввиду отсутствия в Арктическом бассейне и северных морях тихоокеанских форм можно предположить, что обмен между тихоокеанской и арктической фаунами сифонофор осуществляется очень слабо. Из Арктики в Берингово, Охотское моря и северную часть Тихого океана проникают отдельные виды — *Muggiaeae bargmannae* и *Dimophyes arctica*, — способные подниматься в верхние горизонты моря (до 50 м) и преодолевать мелководья Берингова пролива.

Что же касается батипелагического вида *Nectopyramis diomedea*, то его проникновение в Арктический бассейн через Берингов пролив мало вероятно. Очевидно, либо *N. diomedea* живет в глубинах Полярного бассейна (реликтовая форма), но в силу малой их изученности встречен здесь впервые, либо (что также возможно) он проник в Арктику с атлантическими водами (Степаньянц, 1963).

Состав фауны сифонофор Берингова моря весьма разнообразен. Здесь представлены как типично холодноводные формы (биполярная *Muggiaeae bargmannae*), так и *Dimophyes arctica*, а также батипелагические виды: *Muggiaeae havocki*, *Nectopyramis diomedea*, *Bargmannia elongata*; представители умеренной фауны: *Marrus antarcticus pacifica* Stepanyants, *Ramosia vitiazii* и *Lensia achilles bigelowi* Stepanyants и типично эвритермные широко распространенные виды: *Vogtia serrata* и *Rosacea plicata*. Всего

в Беринговом море обнаружено 11 видов сифонофор, принадлежащих к пяти различным семействам.

В Охотском море встречено 10 видов сифонофор, тоже принадлежащих к 5 семействам. Характер фауны сифонофор Охотского моря мало чем отличается от такового Берингова моря. Но видовой состав сифонофор здесь несколько иной. Общими для обоих морей являются *Muggiaeae bargmannae* и *Dimophyes arctica*, *Vogtia serrata* и *Rosacea plicata*, а также умеренные северотихоокеанские виды *Marrus antarcticus pacifica*, *Ramosia vittiasi*, *Lensia achilles bigelowi*, к которым добавляется эндемик Охотского моря — *Maresearsia sphaera* Stepaniants. Батипелагических видов в Охотском море 2, причем, кроме *Muggiaeae havock* (общего с Беринговым морем) здесь встречен *Chuniphyes moserae*.

Состав и характер фауны сифонофор Японского моря отличается некоторым своеобразием, причем различными по фауне оказываются даже северная (к северу от зал. Посыт) и южная части Японского моря. Если северная часть Японского моря характеризуется наличием одного умеренного вида — *Lensia achilles bigelowi* и трех широко распространенных эвритермных — *Vogtia serrata*, *Rosacea plicata* и *Dimophyes arctica*, всего 4 вида, принадлежащих к трем различным семействам, то состав фауны сифонофор южной части Японского моря характеризуется проникновением туда трех тепловодных широко распространенных форм — *Lensia subtiloides* (Lens et Van Riems.), *Eudoxoides spiralis* Bigelow и *Muggiaeae atlantica* (Cunningham), а также наличием эндемичного вида — *Monophyes japonica*. Кроме перечисленных тепловодных форм в южной части Японского моря встречаются широко распространенные эвритермные *Lensia subtilis* и *Dimophyes arctica*. Таким образом, южная часть Японского моря оказывается более богатой (по видовому составу) сифонофорами (6 видов в отличие от 4 видов северной части) за счет проникновения туда тепловодных форм.

В целом своеобразие фауны сифонофор Японского моря по сравнению с другими дальневосточными морями заключается в отсутствии здесь типично холодноводных форм и минимальном количестве представителей умеренной фауны (1 вид). Большинство составляют тепловодные виды — их 4.

Из всех исследуемых в настоящей работе бассейнов северная Пацифика наиболее богата сифонофорами (40 видов), причем по характеру фауны и ее видовому составу различные районы северной части Тихого океана заметно отличаются друг от друга.

Самая северная часть северной Пацифики (к северу от 42—43° с. ш.) так же, как Охотское и Берингово моря, характеризуются преобладанием холодноводных и умеренно водных форм (вместе с батипелагическими 12 видами), а также широко распространенных эвритермных видов (3). Сюда почти не заходят тепловодные формы, исключение составляют единичные находки *Abylopsis tetragona* в северо-западной Пацифика (у юго-восточного побережья Камчатки) и *Praya reticulata* в северо-восточной Пацифика. Всего в этом районе обнаружено 17 видов, принадлежащих к шести различным семействам. Интересно отметить, что фауны северо-западной и северо-восточной частей Тихого океана также несколько отличаются одна от другой. Если в северо-западной Пацифика обнаружено 14 видов сифонофор, то в северо-восточной части их только 9, причем из них 6 общих для того и другого районов, а 3 (*Praya reticulata*, *Chuniphyes multidentata* и *Lensia conoidea pacifica*) не встречены в северо-западной части. Напротив, из 14 видов северо-западной части 8 не встречено в северо-восточной. В значительной степени подобное различие в фауне

указанных районов северной Пацифики связано с их малой изученностью (особенно это относится к северо-восточной части).

Как сказано выше, различные авторы по-разному трактуют зону, лежащую между теплыми водами Куросио и холодными Ойасио ($40-42^{\circ}$ с. ш.). Богоров (1958) и Зенкевич (1963) называют ее зоной смешения, где встречаются представители тропической и умеренной фауны, и не придают ей самостоятельного значения ввиду отсутствия здесь форм, свойственных только этому району. Напротив, Бродский (1957) рассматривает этот район как переходную провинцию северотихоокеанской умеренной области со свойственной ей группировкой, характеризующейся обединением тропическими и субтропическими видами и появлением видов умеренной области.

Фауна сифонофор до некоторой степени подтверждает наличие в северной Пацифике (примерно между 43 и 39° с. ш.) такой промежуточной зоны, где встречаются формы умеренной области (*Marrus antarcticus pacifica*, *Lensia achilles bigelowi*, *L. conoidea pacifica*) и куда проникают также тепловодные виды (уже не единично, а в массовом количестве). Здесь обнаружены оба вида *Praya* (тропические тихоокеанские) и 17 видов широко распространенных тепловодных. В общем, в зоне смешения отмечено 30 видов сифонофор, принадлежащих к 6 различным семействам. Однако о постоянстве видового состава сифонофор в этом районе пока судить трудно.

Наконец, самая южная часть исследуемого района северной Пацифики (к югу от $40-39^{\circ}$ с. ш.) заметно отличается от северной преобладанием тепловодных форм (22 вида). Но наряду с этим здесь встречаются boreальные (*Lensia achilles bigelowi*) и широко распространенные эвритермные виды (*Vogtia serrata*, *Rosacea plicata*, *L. subtilis* и даже *Dimophyes arctica*), а также 7 батицелагических видов. Всего в этом районе известно 34 вида, принадлежащих к шести различным семействам.

В целом о фауне сифонофор дальневосточных морей и северной части Тихого океана можно сказать, что она намного богаче и разнообразнее фауны сифонофор северных морей и Центрального Полярного бассейна — в ней насчитывается 44 вида. В основном это происходит вследствие проникновения в воды северной Пацифики теплых течений и соответственно форм тропического происхождения. Если в самой южной части северной Пацифики это сказывается очень заметно, то по мере удаления на север влияние теплых течений ослабевает и уже севернее 45° с. ш. оно почти не ощущимо (здесь за исключением отдельных находок нельзя встретить представителей тепловодной фауны).

Итак, в исследуемых районах (северные моря СССР, Арктический бассейн, дальневосточные моря и северная часть Тихого океана) встречено 46 видов *Siphonophora*, принадлежащих к 7 различным семействам. Из этих видов 17 найдено в наших территориальных водах (5 видов в Арктике и 15 на Дальнем Востоке).

МЕТОДИКА СБОРА, ОБРАБОТКИ И ИЗУЧЕНИЯ СИФОНОФОР

Сифонофоры добываются обычными способами, применяемыми при планктонных и отчасти ихтиологических сборах. Орудиями лова служат планктонные и ихтиологические сети различных систем.²⁹ Так как размеры колоний сифонофор колеблются от нескольких миллиметров до

²⁹ Наибольшей уловистостью сифонофор обладают Метровая сеть, Ихтиопланктонная сеть $d=113$, трап Исаакса-Кидда, рингтрап и сети Джеди (большая и малая).

нескольких метров (иногда даже до 10—20 м), то размеры ячей газа, равно как диаметр входных отверстий сетей должны быть различными. Газ может употребляться от №№ 7, 15 до №№ 23, 38,³⁰ а диаметр входного отверстия сетей варьировать от 50 см до 2 м. Учитывая нежное строение сифонофор, при сборе их (так же, как при сборе медуз) следует употреблять стаканы для сетей со свинчивающейся нижней частью и достаточно большим диаметром крана.

Часто в гидробиологических сборах применяется поверхностный лов сачком. Так вылавливаются сифонофоры, обнаруженные в верхних слоях воды и на ее поверхности.

Сифонофоры при прикосновении к ним посторонних предметов сбрасывают свои зооиды или целиком распадаются на части. Поэтому применение обычных методов лова для их поимки не всегда дает желаемый результат. Пока не разработана специальная методика сбора сифонофор приходится довольствоваться имеющимися способами, что в большинстве случаев дает исследователю неполноценный, фрагментарный материал.

Для решения вопросов вертикального распределения и вертикальной миграции сифонофор, их экологии и зоогеографии необходимо производить вертикальные ловы закрывающимися сетями, причем диапазон глубин соответствует обычно стандартным горизонтам планктонных сборов.

Для фиксации и консервации сифонофор применяется несколько способов.

Метод Ло Бианко (Митенс, 1916) заключается в приготовлении фиксирующей жидкости, состоящей из 10% раствора медного купороса ($CuSO_4$) с примесью 1% насыщенного раствора сулемы ($HgCl_2$). Пойманное животное помещается в кристаллизатор с небольшим количеством воды и поливается фиксирующей жидкостью (количество фиксирующей смеси должно быть таким, чтобы при разбавлении морской водой получился примерно 70—80% основной крепости раствора). По прошествии 1 минуты содержимое кристаллизатора выливается в сосуд с пресной водой (возможное помутнение воды ликвидируется добавлением нескольких капель уксусной или хромовой кислоты). Для хранения зафиксированная таким способом колония переводится в узкий стеклянный сосуд.³¹ К одному из концов колонии привязывается нитка, а к противоположному подводится отверстие узкого сосуда. Затекая в сосуд, вода увлекает за собой свободный конец ствола, а затем и всю колонию. Сосуд вынимается из воды; узкой трубочкой, опущенной до дна, из сосуда извлекается вода, после чего из нее же в сосуд вводится другая жидкость, состоящая из 1% хромовой кислоты (H_2CrO_4) и 5—10% слабой смеси Флемминговой жидкости.³² По прошествии 24 час. с помощью трубки эта жидкость отсасывается, колония промывается проточной водой, а затем фиксируется спиртом возрастающей крепости (до 70°).

Можно после обработки смесью медного купороса и сулемы перевести сифонофору в раствор хромата калия (K_2CrO_4) и осмииевой кислоты, а оттуда в спирт (хромат калия может заменяться хромовой кислотой).

Иногда колония помещается сразу из смеси медного купороса и сулемы в спирт, но при этом сильно сокращается ствол и обрываются кор-

³⁰ Номер газа обозначает количество ячеек в 1 см². Размер каждой ячейки газа соответственно указанным номерам варьирует от 1.364 до 0.168 мм (Богоров, 1947).

³¹ Указанный способ применим для колоний, обладающих длинным стволом.

³² Состав слабой смеси Флемминговой жидкости следующий: хромовая кислота 1%-я — 25 см³, осмииевая кислота 2%-я — 5 см³, уксусная кислота 1%-я — 10 см³, вода дистиллированная — 60 см³ (Иванов, Полянский, Стрелков, 1958).

мидии. Этого можно избежать, если предварительно выдержать объект 10—20 мин. в растворе медного купороса и лишь затем прибавлять насыщенный раствор супелмы в морской воде (с примесью 5% ледяной уксусной кислоты). После промывки водой объект заливается спиртом. Но при этом способе фиксации могут сжиматься и мутнеть нектофоры.

Наконец применяется фиксация формалином. При этом либо до фиксации животное подвергается анестезирующему воздействию хлористого магния ($MgCl_2$), либо фиксация производится без предварительной анестезии.

В первом случае (Митенс, 1916) животное предварительно помещается в кристаллизатор с водой (до полного расправления). После этого в кристаллизатор добавляется 7%-й раствор хлористого магния в пресной воде. Для наступления полной анестезии разным сифонофорам требуется разное количество времени: от 10—15 мин. (*Sulculeolaria*) до 4—5 час. (*Forskalia*, *Rosacea*). После завершения анестезии в жидкость по каплям добавляется формалин (в течение 1—2 час.). Затем фиксирующая жидкость оттягивается и вводится закрепляющий раствор 5%-го формалина в морской воде и Флемминговой жидкости в равных количествах. В этой жидкости объект выдерживается в течение 24—48 час. потом (после промывки водой) заливается 5%-м раствором формалина в пресной воде.

В качестве анестезирующих веществ, помимо хлористого магния, могут применяться также сернокислый магний и хлоралгидрат.

В другом случае (Давыдов, 1896) только что выловленное животное помещается под водой в пробирку, отверстие которой затыкается ватой. Пробирка вынимается из воды и ставится закрытым концом в 6—8%-й раствор формалина. Формалин диффузно проникает через вату внутрь пробирки, растворяется в воде и постепенно убивает заключенное в ней животное. По прошествии часа диффузия заканчивается, а зафиксированная колония остается в 5—8%-м формалине.

Все перечисленные способы фиксации сифонофор сложны методически (требуют большой затраты времени) и нерентабельны (предполагают использование дорогостоящих фиксаторов). Поэтому описанная методика не пригодна для первичной обработки проб с сифонофорами, а может применяться лишь для приготовления отдельных (музейных) препаратов. Массовая фиксация материала производится способом, обычным для планктонных проб.

Для обработки сифонофор необходимо иметь то же оборудование, те же инструменты и те же реактивы, что и для обработки медуз (Наумов, 1960). Помимо рисовального аппарата, приспособленного к изготовлению рисунков через микроскоп и штативную лупу (РА-4), для изображения сифонофор очень удобным оказывается рисовальный аппарат фирмы «E. Leitz», приспособленный для рисования с его помощью объектов до нескольких сантиметров величиной.

Разборка и определение фиксированных сифонофор ведется преимущественно в фиксирующей жидкости. Обрабатываемый материал помещается в простоквашницу, кристаллизатор или чашку Петри. Принадлежность колонии к тому или иному семейству определяется чаще всего невооруженным глазом и лишь определение до рода и вида требует изучения объекта под бинокуляром, реже под микроскопом.

Следует заметить, что, так как в большинстве случаев в руки исследователя попадают не целые колонии, а лишь их фрагменты (особенно нектофоры), то в настоящей работе определительные таблицы для родов и видов сифонофор построены исходя из особенностей строения нектофоров. Таким образом, наличия нектофоров вполне достаточно для опре-

деления родов и видов *Siphonantheae* и, напротив, отсутствие их в значительной мере затрудняет, а подчас и исключает возможность определения родовой и видовой принадлежности экземпляра.

Когда объект находится в консервирующей жидкости, скульптура мезоглеи нектостора не видна. Для ее обнаружения объект вынимается из жидкости и обливается слабым раствором эозина или квасцового кармина. Краска, скапливаясь в неровностях мезоглеи, дает картину строения ее поверхности.

Иногда для определения родовой и видовой принадлежности экземпляра требуются дополнительные данные. Например, может оказаться необходимым узнать устройство тентиллы арканчика. В этом случае (если у объекта сохранились арканчики гастrozоидов) приготавляется препарат тентиллы. Изготовление препатата производится способом, описанным Наумовым (1960) для гидроидов. В качестве красителей употребляется обычно квасцовый кармин или эозин.

Микротомирование при определении сифонофор применяется довольно редко. Чаще всего гистологической обработке подвергается пневматофор, реже гастrozоиды или ствол колонии. Заливка и окраска указанных элементов колонии производится обычным способом, также описанным Наумовым.

ЛИТЕРАТУРА

Общие руководства

- Беклемишев В. Н. 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд. «Сов. наука», М. : 1—492.
- Беклемишев В. Н. 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд. 2-е. Изд. «Сов. наука», М. : 1—698.
- Беклемишев В. Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, I. Изд. 3-е. Изд. «Наука», М. : 1—432.
- Гартман М. 1936. Общая биология. Гос. изд. биол. мед. лит., М.—Л. : I—XVI, 1—747.
- Догель В. А. 1947, 1959. Зоология беспозвоночных. Изд. «Сов. наука», М., 4-е изд.: 1—527; 1959, 5-е изд. : 1—511.
- Догель В. А. 1954. Олигомеризация гомологичных органов, как один из главных путей эволюции животных. Изд. Ленингр. унив. : 1—368.
- Захваткин А. А. 1949. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. Изд. «Сов. наука», М. : 1—395.
- Зенкевич Л. А. 1963. Биология морей СССР. Изд. АН СССР, М. : 3—739.
- Иванов А. В., Ю. И. Полянский, А. А. Стрелков. 1958. Большой практикум по зоологии беспозвоночных, I. Изд. «Сов. наука» : 1—558.
- Delage J. et E. Hergouard. 1901. Traité de zoologie concrète. Les Coelenterés, II, 2. Paris : 23—210.
- Human L. 1940. The Invertebrates, I. New York—London : 467—485.
- Korschelt E. und K. Heideg. 1910. Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Wirbellosen Tieren, IV, 2. Jena : 472—896.
- Linné K. 1758. Systema nature, ed. X : 799—821.
- Moser F. 1924. Ordnung: *Siphonophora*. Handbuch der Zoologie, I. Berlin u. Leipzig: 485—531.

Специальная литература

- (Давыдов К.) Dawydoff C. 1937. Observations sur la faune pelagique des eaux indochinoises de la mer de Chine meridionale (note préliminaire). Bull. Soc. zool. Fr., LI : 461—484.
- (Давыдов М.) Dawydoff M. 1896. Ueber die Conservierung einiger Siphonophoren in Formol. Anat. Anz., XI : 505—507.
- (Ивацов Н. А.) Iwantzov N. A. 1928. Beiträge zur Kentniss der Histologie der Siphonophoren. I. Das platt Epithel der Siphonophoren. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, XXXVII, 1, 2 : 1—36.

- (К о р о т н е в А.) К о r o t n e f f A. 1884. Pneumatophore der Siphonophoren. Zool., Anz., VII : 327—328.
- (И л ь и н П.) I l y i n P. 1901. Die Rolle des hydrostatischen Bläschens bei den Siphonophoren. Centrbl. Physiol., XIV : 301—303.
- Л и н к о А. К. 1907. Исследование над составом и жизнью планктона Баренцева моря. Эксп. научно-практ. исслед. Мурмана. СПб. : 1—245.
- Л и н к о А. К. 1913. Зоопланктон сибирского Ледовитого океана по сборам Русской полярной экспедиции 1900—1903 гг. Зап. Акад. наук, XXIX, 4 : 1—53.
- Мечников И. (M e t s c h n i k o f f E.). 1870. Материалы к познанию сифонофор и медуз. Собр. соч., I, Изд. АН СССР, М.—Л., 1955 : 127—188.
- Мечников И. (M e t s c h n i k o f f E.). 1871a. О развитии некоторых кишечно-полостных (сифонофоры). Собр. соч., I, Изд. АН СССР, М.—Л., 1955 : 377—379.
- Мечников И. (M e t s c h n i k o f f E.). 1871b. Материалы к истории развития некоторых низших животных. Собр. соч., II, Изд. АН СССР, М.—Л., 1955 : 381—382.
- Мечников И. (M e t s c h n i k o f f E.). 1874. Исследования о развитии медуз и сифонофор. Собр. соч., II, Изд. АН СССР, М.—Л., 1955 : 440—473.
- М и т е н с Г. 1916. О консервировании сифонофор. Русск. зоол. журн., I, 9, 10 : 297—304.
- На у м о в Д. В. 1951. Массовое появление теплолюбивой сифонофоры в планктоне Баренцева моря. Природа, XI : 62, 63.
- На у м о в Д. В. 1955. Тип кишечно-полостные — *Coelenterata*. Атлас беспозвоночных Дальневосточных морей СССР. Изд. АН СССР, М.—Л. : 51—68.
- На у м о в Д. В. 1960. Гидроиды и гидромедузы морских солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. Изд. АН СССР, М.—Л. : 1—585.
- На у м о в Д. В. 1961. Метагенетические кишечно-полостные фауны СССР. Дисс. на соиск. уч. степени докт. биол. наук. Л. : 1—817.
- С т е п а н' я н ц С. Д. 1963. Обнаружение сифонофоры *Nectopyramis diomedea* Bigelow, 1911 в Арктическом бассейне. Зоол. журнал, XLII, 12 : 1866—1870.
- С т е п а н' я н ц С. Д. 1965. Олигомеризация гомологичных элементов в колониях сифонофор как один из признаков колониальной интеграции у *Siphonanthea*. Докл. АН СССР, CLXIII, 2 : 519—522.
- С т е п а н' я н ц С. Д. 1966. Особенности жизненного цикла и развития сифонофор в связи с некоторыми вопросами эволюции этой группы животных. Зоол. журнал, XLV, 11 : 1617—1627.
- Я ш н о в В. А. 1948. Определитель фауны и флоры Северных морей СССР. Под ред. Н. С. Гаевской. Подкласс *Siphonophora* — сифонофоры. Изд. «Сов. наука», М. : 74, 75.

- A g a s s i z A. 1863. On *Nanomia cara*. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., IX : 180.
- A g a s s i z A. 1865. North American Acalephae. Catal. Zool. Harvard Coll. Cambridge, II : I—XIV, 1—234.
- A g a s s i z A. and A. G. M a y e r. 1899. Acaleps from the Fiji Islands. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll., XXXII : 157—189.
- A g a s s i z A. and A. G. M a y e r. 1902. Reports on the scientific results of the expedition to the tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U. S. fish commission steamer «Albatross», from August 1899 to March 1900, commander Jefferson F. Moser, U. S. N. C., commanding. III. *Medusae*. Mem. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll., XXVI, 3 : 137—176.
- A g a s s i z L. 1862. Contributions to the natural history of the United States of America. Hydrodidae, IV. Boston : III—VIII, 1—380.
- B ä u e r V. 1928. Das Tierleben auf den Seegraswiesen des Mittelmeers. Zool. Jahrb. Jena Syst., LVI : 1—42.
- B e d o t M. 1882. Sur la faune des Siphonophores du Golfe de Naples. Mitth. Zool. stat. Neapol., III : 121—123.
- B e d o t M. 1888. Sur l'*Agalma clausi* n. sp. Recueil zool. Suisse, V : 73—91.
- B e d o t M. 1893. *Bathyphysa grimaldii* n. sp. Siphonophore bathypelagique de l'Atlantique Nord. Res. Camp. Sci., Monaco, V : 1—9.
- B e d o t M. 1896. Les Siphonophores de la Baie, d'Amboine. Etude suivie d'une revision de la famille des Agalmidae. Rev. Suisse Zool., III : 367—414.
- B e d o t M. 1904. Siphonophores provenant des campagnes du Yacht «Princesse Alice» (1892—1902). Res. Camp. Sci., Monaco, XXVII : 1—27.
- B e r n s t e i n T. 1934. Zooplankton des nördlichen Teiles des Karischen Meeres. Trans. Arctic Inst., IX : 1—58.
- B e r r i l l N. J. 1930. On the occurrence and habits of the Siphonophore, *Stephanomia bijuga* (Delle Chiaje). Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth, XVI : 753—755.

- B igelow H. B. 1904. Medusae from the Maldives Islands. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll., XXXIX : 245—269.
- B igelow H. B. 1909. Coelenterates from Labrador and Newfoundland, collected by Mr. Owen Bryant from July to October, 1908. Washington D. C. Smithsonian Inst. Proc. U. S. Nation. Mus., XXXVII : 301—320.
- B igelow H. B. 1911a. Biscayan Plankton collected during a Cruise of H. M. S. Research, 1900. XIII. The Siphonophora. Trans. Linn. Soc. Zoöl., London, X : 337—358.
- B igelow H. B. 1911b. The Siphonophorae. (Reports on the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific, in charge of Alexander Agassiz, by the U. S. Fish. commission steamer «Albatross», from October, 1904, to March, 1905). Mem. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll., XXXVIII, 2 : 171—401.
- B igelow H. B. 1913. Medusae and Siphonophorae collected by the U. S. Fisheries steamer «Albatross» in the north-western Pacific, 1905. Proc. U. S. Nat. Mus., XLIV, 1946 : 119.
- B igelow H. B. 1918. Some Medusae and Siphonophorae from the Western Atlantic. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll., LXII, 8 : 365—442.
- B igelow H. B. 1919. Hydromedusae, Siphonophores and Ctenophores of the «Albatross» Philippine Exp. Bull. U. S. Nat. Mus., C, I, 5 : 279—362.
- B igelow H. B. 1931. Siphonophorae from the Arcturus Oceanographic Expedition. Zoologica New York, VIII, 11 : 525—592.
- B igelow H. B. and M. L eslie. 1930. Coelenterates. Reconnaissance of the waters and Plankton of Monterey Bay July 1928. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll., LXX, 5 : 550—552.
- B igelow H. B. and M. S ears. 1937. Siphonophorae. Rep. Danish Oceanogr. Exp. Mediter. Adjacent Seas, II, Biol. : 3—144.
- B igelow H. B. and M. S ears. 1939. Studies of the waters of the continental shelf, Cape Cod to Chesapeake Bay. II. A volumetric study of the Zooplankton. Mem. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll., LIV : 181—378.
- B lainville H. M. 1830. Zoophytes. Dictionnaire des sciences naturelles. Paris : 1—6.
- B lainville H. M. 1834. Manuel d'actinologie ou de zoophytologie, I. Paris : 1—694.
- B oone L. 1933. Scientific results of the Cruises of the yachts «Eagle» and «Ara» 1921—1928. Coelenterata, Echinodermata and Mollusca. Bull. Vanderbilt Mar. Mus. Huntington, IV : 207.
- B oone L. 1938. The Marine Algae, Coelenterata of the World Cruises of the yachts «Ara» 1928—1929, and «Alva», 1931—1932, «Alva», Mediterranean Cruise, 1933, and «Alva» South American Cruise, 1935, William K. Vanderbilt, Commanding. Bull. Vanderbilt Mar. Mus. Huntington, VII : 27—76.
- B r a n d t K. 1835. Prodromus descriptionis animalium ab H. Mertensio in orbis terrarum circumnavigatione observatum. Mem. Acad. St. Petersb., VI, Ser. Sc. nat., II : 1—76.
- B r i nckmann A. 1964. Observations on the structure and development of the Medusa of *Velella velella* (Linne, 1758). Vidensk. Medd. Dansk. Nat. For. København, CXXVI : 327—336.
- B roch H. 1908. Die Verbreitung von *Diphyes arctica*, Chun. Ark. Zool. Stockholm, IV, 20 : 1—6.
- B roch H. 1928. Hydrozoa, II. (Siphonophora). Tierwelt Nord-Ostsee, Leipzig, XIII, 3 : 1—8.
- B rooks W. K. and E. G. Conklin. 1891. On the structure and development of the gonophores of a certain Siphonophore belonging to the order *Auronectae* (Haeckel). Johns Hopkins Univ. Circulars, X, 88 : 87—89.
- B rowne E. T. 1904. Hydromedusae, with a revision of the Willidae and Petasidae. Fauna and Geograph. Maldives and Laccadive Archipel., Cambridge, II, 3 : 722—749.
- B rowne E. T. 1926. The Percy Sladen Trust Expedition to the Indian Ocean in 1905. Siphonophorae from the Indian Ocean. Trans. Linn. Soc. Zoöl. London, XIX, 2 : 55—86.
- B usch W. 1851. Beobachtungen über Anatomie und Entwicklung einiger wirbellosen Seethiere. Berlin : 1—143.
- C andeias A. 1929. Note sur quelques Siphonophores Calycophorae de Madère. Bull. Soc. portug. Sci. Nat., X, 23 : 269—284.
- C andeias A. 1932. Contribuição para o conhecimento dos Coelenterados plânéticos das Costas portuguesas. Mem. Est. Mus. zool. Univ. Coimbra, LVII : 1—11.
- C hamiss o A. et C. G. E yse n h a r d t. 1821. De Animalibus quibusdam e Classe vermium Linneana... Fasc. 2. Acqd. Caes. Leop. Nova Acta, X : 343—374.

- Chun C. 1882. Ueber die cyklische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren. SB. Akad. Wiss. Berlin : 1155—1179.
- Chun C. 1885. Ueber die cyklische Entwicklung der Siphonophoren. SB. Akad. Wiss. Berlin, XXVI : 264—280; 511—529.
- Chun C. 1886. Ueber Bau und Entwicklung der Siphonophoren. SB. Akad. Wiss. Berlin, XXXV : 681—688.
- Chun C. 1887a. Die pelagische Tierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zur Oberflächenfauna. Bibl. Zool. Stuttgart, I, 1 : 12—17.
- Chun C. 1887b. Zur Morphologie der Siphonophoren. Zool. Anz., X : 511—515; 529, 530.
- Chun C. 1888. Bericht über eine nach den Canarischen Inseln im Winter 1887—1888 ausgeföhrte Beise. SB. Akad. Wiss. Berlin, XLIV : 1—33 [1141—1173].
- Chun C. 1891. Die Canarischen Siphonophoren in monographischen Darstellung. I. Stephanophyes superba und die Familie Stephanophyiden. Abh. Senckenb. Nat. Ges., XVI, 3 : 523—627.
- Chun C. 1892. Die Canarischen Siphonophoren in monographischen Darstellung. II. Die Monophyiden nebst Bemerkungen über Monophyiden des pacifischen Ocean. Abh. Senckenb. Nat. Ges., XVIII : 81—168.
- Chun C. 1897a. Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. Ergeb. Plankton-Exp. Kiel, Leipzig, II : 1—126.
- Chun C. 1897b. Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges., VII : 48—111.
- Chun C. 1897c. Über den Excretionsporus an der Pneumatophore von Physophora. Zool. Anz., XXI : 309—313.
- Chun C. 1913. Ueber den Wechsel der Glocken bei Siphonophoren. Ber. Mathem. Physik, kl. Kgl. Sächs. Ges. Wiss. Leipzig, LXV : 27—41.
- Claus C. 1860. Über *Physophora hydrostatica* nebst Bemerkungen über andere Siphonophoren. Zeitschr. wiss. Zool., X : 295—332.
- Claus C. 1863. Neue Beobachtungen über Structur und Entwicklung der Siphonophoren. Zeitschr. wiss. Zool., XII : 536—563.
- Claus C. 1873. Ueber die Abstammung der Diplophysen und über eine neue Gruppen von Diphysiden. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen : 257—261.
- Claus C. 1874. Die Gattung *Monophyes* und ihr Abkömmling *Diplophysa*. Schrift. Zool. Inhalts, Wien I : 27—33.
- Claus C. 1878. Ueber *Halistemma tergestinum* sp. n. nebst Bemerkungen über der feinen Bau der Physophoriden. Arb. Zool. Inst. Wien, I : 1—56.
- Claus C. 1879. *Agalmopsis utricularia* sp. n. Eine neue Siphonophore des Mittelmeers. Arb. Zool. Inst. Wien, II : 199—202.
- Cleve 1904. Bulletin des Résultats aequis pendant des Courses periodiques. Conseil Permanent Intern. pour l'Explor. de la Mer, Copenague, LXXXIV : 118, 156.
- Costa O. G. 1836. Fauna del Regno di Napoli. Medusari. Napoli, VIII : 1—20; 1—18; 1—14, 1—10; 1—12.
- Cunningham J. T. 1892. On a species of Siphonophore observed at Plymouth. Journ. Mar. Biol. Assoc., II : 212—215.
- Cuvier G. 1817. Le Régne animal, IV. Paris : 1—255.
- Dakin W. J. et A. Colfax. 1933. Marine plankton of the coastal waters of N. S. Wales. Proc. Lin. Soc. New South Wales, LVIII : 186—222.
- Damas D. and E. Koefoed. 1907. Le Plankton de la Mer du Grönland. Duc d'Oreans's Croisiere oceanographique accomplie a bord de la Belgica dans la Mer du Grönland, 1905; Bruxelles : 348—453.
- Dana J. 1858. On a new species of Medusa related to Stephanomia, *Crystallomia polygonata*: Mem. Amer. Acad., new ser., VI : 459—460.
- Delle Chiaje S. 1822—1829. Memoria sulla stona e notomia degli animali Senza vertebre del Regno di Napoli. Napoli, IV : 1—11.
- Delle Chiaje S. 1841. Descriziene e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore. Napoli, IV : 1—148; V : 1—165; Atlas.
- Delsman H. C. 1939. Preliminary plankton investigations in the Java Sea. Treubia, XVII : 139—181.
- Dubar M. J. 1942. Marine macroplankton from the Canadian Eastern Arctic. II. *Medusae, Siphonophora, Ctenophora, Pteropoda and Chaetognatha*. Canad. Journ. Res. Ottawa, 20 D, 3 : 71—77.
- Eschscholtz Fr. 1825. Bericht über die zoologische Ausbeute während der Reise von Kronstadt bis St. Peter und Paul. Oken's Isis, XVI : 733—747.
- Eschscholtz Fr. 1829. System der Acalephen. Eine ausführliche Beschreibung aller medusenartigen Strahlthiere. Berlin : I—IV, 1—190.
- Fewkes J. W. 1879. The tubes in the larger nectocalyx of *Abyla pentagona*. Proc. Boston Soc. Nat. Hist., XX : 318—324.

- Fewkes J. W. 1880a. Contributions to a knowledge of the tubular Jelly-fishes. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll., VI, 7 : 127—146.
- Fewkes J. W. 1880b. The Siphonophores. I. The anatomy and development of *Agalma*. Amer. Nat., XIV, 9 : 617—630.
- Fewkes J. W. 1881a. Studies of the Jelly-fishes of Narraganset Bay. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll., VIII : 141—182.
- Fewkes J. W. 1881b. The Siphonophores. II. The anatomy and development of *Agalma* (continued). Amer. Nat., XV : 186—195.
- Fewkes J. W. 1882a. Notes on the Acalephae from the Tortugas, with a description of new genera and species. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard Coll., IX : 251—289.
- Fewkes J. W. 1882b. On the Acalephae of the East Coast of New England. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., IX : 291—310.
- Fewkes J. W. 1882c. The Siphonophores. IV. Anatomy and development of *Diphyes*. Amer. Nat., XVI : 89—101.
- Fewkes J. W. 1883. The Siphonophores. V. The *Diphyes*. Amer. Nat., XVIII : 833—845.
- Fewkes J. W. 1886. Report on the Medusae collected by the U. S. Fish Commission Steamer «Albatross» in the region of the Gulf Stream in 1885—1886. Rep. U. S. Fish. Comm. for 1886, Washington : 513—536.
- Fischer P. H. 1948. Observation d'un essaim de *Physalia utriculus* sur la côte du Kenya. Bull. Lab. marit. Dinard Fasc. XXX : 7.
- Forskål P. 1775. Descriptiones Animalium, Avum, Amphibiorum, Piscium, Insectorum, Vermium quae in itinere orientali Observavit. Hauniae : 1—164.
- Forskål P. 1776. Icones rerum naturalium quas in itinere orientali depingi curavit Petrus Forskal. Post morten editit Carsten Niebuhr. Hauniae : 1—15.
- Gamulin T. 1948. Prilog poznavanju Zooplanktona Srednjedalmatinskog Otočnog Prudručja. Acta Adriatica, 3 (7) : 1—38.
- Garstang W. 1894. Faunistic notes on Plymouth during 1893—1894. I. Mar. Biol. Ass., III : 211—229.
- Garstang W. 1946. Morphology and relations of the Siphonophora. Quart. J. Micr. Sci. London, LXXXVII, 2 : 103—193.
- Gegenbaur C. 1854a. Beiträge zur näheren Kentniss der Schwimmpolypen (Siphonophoren). Zeitschr. wiss. Zool., V : 285—344.
- Gegenbaur C. 1854b. Ueber *Diphyes turgida* n. sp., nebst Bemerkungen über Schwimmpolypen. Zeitschr. wiss. Zool., V : 442—484.
- Gegenbaur C. 1860. Neue Beiträge zur näheren Kentniss des Siphonophoren. Acad. Caes. Leop. Nova Acta XXVII : 331—424.
- Gough L. H. 1905. On the distribution and the migrations of *Muggiae atlantica* Cunningham, in the English Channel, the Irish Sea, and off the South and West Coasts of Ireland, 1904. Pub. Circ. Cons. Explor. Mer., Kjöbenhavn, XXIX : 3—13.
- Graeffe E. 1860. Beobachtungen über Radiaten und Würmer. Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges. Zurich, VII : 54.
- Gudger E. W. 1942. *Physalia*, the Fish-eater. Bull. New York Zool. Soc., XLV, 3 : 62—66.
- Günther K. et K. Decker. 1950. Wunderwelt der Tiefsee. Berlin : 240.
- Hadzi J. 1918. Shvacanje sifonofora. Rad. Jugoslav. Akad. Znan. Umjet. Zagreb, CCXIX : 195—277.
- Hadzi J. 1954. Die morphologische Bedeutung der Pneumatophore by Siphonophoren. Razpr. Akad. Ljubljana, IV, 2 : 75—138.
- Haeckel E. 1869. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Utrechtter Gesell. Kunst. Wiss., Utrecht : 119.
- Haeckel E. 1888a. System der Siphonophoren auf phylogenetischer Grundlage entworfen. Jena Zeitschr. Naturwiss., XXII : 1—46.
- Haeckel E. 1888b. Siphonophorae of the Challenger. Rep. Sci. Results. . . H. M. S. Challenger. Zoology, XXVIII : 1—379.
- Hardy A. C. et E. R. Guntner. 1935. The plankton of the South Georgia Whaling grounds and adjacent waters 1926—1927. Discovery Rep., XI : 1—456.
- Hartmann O. and K. O. Emery. 1956. Bathypelagie Coelenterates. Limnol. and Oceanogr., I, 4 : 304—312.
- Huxley T. H. 1859. A description of the *Calycophoridae* and *Physophoridae* with a general introduction. The Oceanic Hydrozoa, London : 1—144.
- Hyndman G. C. 1841. Note on the occurrence of the genus *Diphyia* on the coast of Ireland. Ahn. Mag. Nat. Hist. London, ser. 1, VII : 164—166.
- Jacobs 1962. Siphonophore structures help colonies maintain specific depth. Natur. History, LXXI, 7 : 23—27.

- J e s p e r s e n P. 1940. Investigations on the quantity and distribution of zooplankton in Icelandic waters. Medd. Kommis. Danmark. fiskeri havunders. Ser. Plankt., København, III, 5 : 1—76.
- K a t o K. 1933. Is *Nameus* a harmless inquilinus of *Physalia*? Proc. Imp. Acad. Tokyo, IX : 537—538.
- K a w a m u r a T. 1910. Bozumira to Katsuonoboshi. [On *Rhizophysa* and *Physalia*]. Dobuts. Z. Tokyo, XX : 445—454.
- K a w a m u r a T. 1911. «Schidarezakura Kurage» to «Nagayoraku Kurage». *Cupulita picta* Metsch. and *Agalmopsis elegans* Sars. Dobuts. Z. Tokyo, XXIII : 358—363.
- K a w a m u r a T. 1915. [Caliconectid *Siphonophorae* (V.)]. Dobutz. Z. Tokyo, XXVII : 577—586.
- K e f e r s t e i n W. and E. E h l e r s. 1861. Zoologische Beiträge gesammelt in Winter 1859—60 in Neapel und Messina. I. Beobachtungen über die Siphonophoren von Neapel und Messina. Leipzig : 1—34.
- K i e l h o r n W. 1952. The biology of the surface zone zooplankton of a boreo-arctic, Atlantic Ocean area. Journ. Fish. Res. Board, Canada, IX, 5 : 248.
- K ö l l i k e r A. 1853. Die Schwimmpolypen oder Siphonophoren von Messina. Leipzig : 1—96.
- K r a m p P. L. 1939. *Medusae, Siphonophora* and *Ctenophora*. Zool. Iceland, Copenhagen, II, (5b) : 1—37.
- K r a m p P. L. 1942. The Godthaab Expedition 1928. *Siphonophora*. Meddel. Grønland, LXXX, 9 : 3—19.
- K r a m p P. L. 1943. The zoology of East Groenland *Medusae, Siphonophora* and *Ctenophora*. Meddel. Grønland, CXXI, 12 : 1—20.
- K r a m p P. L. 1949. *Medusae* and *Siphonophora*. Sci. Res. Norweg. Antarctic. Exp. 1927—1928. Oslo, XXX : 1—8.
- K r a m p P. L. 1950. Polypdyr. Vort Lands Dyreliv, Kobenhavn, II : 500—517.
- L a m a r c k J. 1801. Système des animaux sans vertèbres. Paris : 1—432.
- L e g e n d r e R. 1940. La faune pelagique de l'Atlantique au large du golfe de Gascogne recueillie dans des estomacs de Germons, 3 ème partie — Invertébrés parasites du Germon. Ann. Inst. Oceanogr., Monaco, XX, 4 : 142—148.
- L e l o u p E. 1932. Contribution à la répartition des Siphonophores Calycophores. Bull. Mus. Hist. Nat. Belg., VIII, 11 : 1—30.
- L e l o u p E. 1933a. Contributions à l'étude de la faune Belge. III. Sur la présence du siphonophage calycophoride *Galette australis* (Lesueur) dans la zone littorale belge. Bull. Mus. Hist. Nat. Belg., IX, 38 : 1—30.
- L e l o u p E. 1933b. Siphonophores Calycophorides provenant des campagnes du Prince Albert Ier de Monaco. Res. Camp. Sci. Monaco, LXXXVII : 1—66.
- L e l o u p E. 1934a. Siphonophores Calycophorides de l'Océan Atlantique Tropical et Austral. Bull. Mus. Hist. Nat. Belg., X, 6 : 1—87.
- L e l o u p E. 1934b. Siphonophores de Madras (Inds. Anglaises). Bull. Mus. Hist. Nat. Belg., X, 9 : 1—5.
- L e l o u p E. 1935. Les Siphonophores de la rade de Villefranche-sur-mer (Alpes Maritimes, France). Bull. Mus. Hist. Nat. Belg. XI, 26 : 1—11.
- L e l o u p E. 1936a. Siphonophores Calycophorides (suite) et Physophorides provenant des campagnes du Prince Albert Ier de Monaco. Res. Camp. Sci. Monaco, XCIII : 3—36.
- L e l o u p E. 1936b. Hydropolypes calyptoblastiques et Siphonophores recoltes au cours de la croisière (1934—1935) du navire-école belge «Mercator». Bull. Mus. Hist. Nat. Belg., XI, 34 : 1—6.
- L e l o u p E. 1936c. Siphonophores recoltes dans la région de Monaco. Bull. Inst. Oceanogr. Monaco, CCCMIII : 1—15.
- L e l o u p E. 1937. Resultats scientifiques des croisières du navire-école belge «Mercator». VI. *Hydroidea, Siphonophora, Ceriantharia*. Mem. Mus. Hist. Nat. Belg. (II), IX : 91—127.
- L e l o u p E. 1941a. A propos du pneumatophore de *Physophora hydrostatica* (Forskal, 1775). Bull. Mus. Hist. Nat. Belg., XVII, 31 : 1—11.
- L e l o u p E. 1941b. A propos des Siphonophores du genre *Anthophysa* Brandt, 1835. Bull. Mus. Hist. Nat. Belg., XVII, 47 : 1—7.
- L e l o u p E. 1954. A propos des Siphonophores. Bruxelles, II : 641—699.
- L e l o u p E. 1955. Siphonophores. Rep. Sci. Res. «M. Sars» N. Atl. Deep-Sea Exp., Bergen, V, 11 : 1—24.
- L e l o u p E. und E. H e n t s c h e l. 1935. Die Verbreitung der Calycophoren Siphonophoren im Südatlantischen Ozean. Wiss. Ergeb. Deutsch. Atlant. Exped. «Meteor». 1925—1927, Berlin, Leipzig, XII, 2 : 1—31.
- L e n s A. D. and T. Van R i e m s d i j k. 1908. The *Siphonophora* of the Siboga Expedition. «Siboga» Exp., XXXVIII, 9 : 1—130.

- Lesson R. P. 1826. Zoophytes. Voyage autor du monde exécuté par Ordre du Roi sur la Corvette de sa Majeste, La Coquelle pendant les années 1822, 1823, 1824 et 1825, Paris, Atlas : XIV—XVIII.
- Lesson R. P. 1830. Voyage Autor du Monde. Zoologie, II, 2 : 1—135.
- Lesson R. P. 1843. Histoire naturella des Zoophytes. Acalephes. Paris, VIII : 1—596.
- Lesueur C. A. 1813. Mémoire sur quelques nouvelles espèces de mollusques et radiaires. Bull. Soc. Philom. Paris, III : 281—285.
- Leuckart R. 1853. Zoologische Untersuchungen. I. Siphonophoren. Gießen : 1—95.
- Leuckart R. 1854. Zur näheren Kentniss der Siphonophoren von Nizza. Arch. Naturgesch., XX, 1 : 249—377.
- Lochmann L. 1914. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Zeitschr. Wiss. Leipzig, CVIII : 258—289.
- Mackie G. O. 1959. The evolution of the *Chondrophora* (Siphonophor Disconant-hae): new evidence from behavioural studies. Trans. Roy. Sci. Canada, ser. 3, III : 1—20.
- Mackie G. O. 1963. Siphonophores, bud colonies, and superorganisms. The Lower Metazoa. Comp. Biol. Phylog. California : 329—337.
- Mackie G. O. 1964. Analysis of locomotion in a Siphonophore colony. Proc. Roy. Soc. Biol. Sci., CLIX, B, 975 : 366, 391.
- Mackintosh N. A. 1934. Distribution of the macroplankton in the Atlantic sector of the Antarctica. Discovery Rep., IX : 65—160.
- Mayer A. G. 1895. Cruise of the steam yacht «Wild Duck» in the Bahamas, January to April, 1893, in charge of Alexander Agassiz. III. An account of some Medusae obtained in the Bahamas. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., XXV : 235—242.
- Mayer A. G. 1900a. Some Medusa from the Tortugas, Florida. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., XXXVII : 1—82.
- Mayer A. G. 1900b. Descriptions of new and little-known Medusae from the Western Atlantic. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., XXXVII : 1—9.
- Mattey M. et M. Hamon. 1950. Contribution à l'étude histologique du gastrozoïde d'*Abylopsis tetragona* Otto. Arch. Anat. micr. Morph. exper. Paris, XXXVIII, 4 : 267—304.
- McCrady J. 1857. Gymnophthalmata of Charleston Harbour. Proc. Elliott Soc. Nat. Hist. Charleston. South Carolina, I : 103—294.
- Meyen F. J. F. 1834. Über das Leuchten des Meeres und Beschreibung einiger Polypen und anderen niederer Tiere. Acad. Caes. Leop. Nova Acta, XVI : 209—216.
- Milne-Edwards H. 1840. Observations sur la structure des Acalephes hydrostatiques. C. R. Acad. Sci., Paris, X : 780, 781.
- Mohr J. L. 1959a. The Trachymedisa, *Botrynema ellionorae* an Indicator planctoner of Arctic Water. Inter. Oceanogr. Congr., Washington : 166.
- Mohr J. L. 1959b. Marine biological work. Sci. Stud. Fletch. Ice Island, «T-3» (1952—1955), I, Geophys. Res. Pap., 63, Massachusetts : 83—103.
- Moore H. B. 1949. The zooplankton of the upper waters of the Bermuda Area of the North Atlantic. Bull. Bingham Oceanogr. Collect., XII, 2 : 1.
- Moser F. 1911. Ueber Monophyiden und Diphyiden. Zool. Anz., XXXVIII : 430—432.
- Moser F. 1912a. Die Hauptglocken, Spezialschwimmglocken und Geschlechtsglocken der Siphonophoren, ihre Entwicklung und Bedeutung. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. Leipzig, XXII : 320—333.
- Moser F. 1912b. Über eine festsitzende Ctenophore und eine rückgebildete Siphonophore. SB. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, X : 522—544.
- Moser F. 1912c. Über die verschiedenen Glocken der Siphonophoren und ihre Bedeutung. Zool. Anz., XXXIX : 408—410.
- Moser F. 1915a. Zur geographischen Verbreitung der Siphonophoren nebst andern Bemerkungen. Zool. Anz., XLI : 145—149.
- Moser F. 1915b. Neue Beobachtungen über Siphonophoren. SB. Kgl. Preuß. Akad. Wiss. Physik.-Mathem. Kl., XXIX : 652—660.
- Moser F. 1917. Die Siphonophoren der Adria und ihre Beziehungen zu denen des Weltmeeres. SB. Akad. Wiss. Wien, I, CXXVI, 9 : 703—763.
- Moser F. 1921. Die Siphonophoren in neuer Darstellung. SB. Bayer. Akad. Wiss., München : 245—253.
- Moser F. 1924. Die larvalen Verhältnisse der Siphonophoren in neuer Beleuchtung. Zoologica Stuttgart, XXVIII, 1, 73 : 1—52.
- Moser F. 1925. Die Siphonophoren der Deutschen Südpolar Expedition, 1901—1903. Deutsch. Südpol. Exp. Berlin, Leipzig, XVII, Zoologie, IX : 1—541.
- Müller P. E. 1870—1871. Jagtagelser over nogle Siphonophorer. Nat. Tidsskrift, Kopenhagen, VII : 261—332.

- Münter H. 1912. Morphologie und Histologie von *Hippopodius hippopus* Forskal nebst entwicklungsgeschichtlichen Bemerkungen. Dissert. : 1—89.
- McNeill F. A. 1937. The Blue-Bottle-Terror of the Surf Bather. Austral. Mus. Mag. Sydney, VI, 7 : 223—226.
- Okada Yō K. 1932. Development post-embryonale de la Physalie. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ. VIII, B : 1—20.
- Okada Yo. K. 1935. Les jeunes Physalies. Note supplementaire sur le developpement postembryonnaire de la Physalie. Mem. Coll. Sci. Kyoto Imp. Univ., X, B, 5 : 407—410.
- Otto A. W. 1823. Beschreibung einiger neuer Mollusken und Zoophyten. Acad. Caes. Leop. Nova Acta, XI : 273—314.
- Perez C. 1929. Division directe des noyaux dans le spadice des gonophores chez la Physalie. Arch. Anat. Micr. Paris, XXV : 548—554.
- Péron F. and C. A. Lé sueur. 1807. Voyage de Decouvertes aux Terres Australes executé sur les Corvettes le Géographe, le Naturaliste et la Goelette le Casuarina, pendant les années, 1800—1804. Paris : 1—496.
- Philippi R. A. 1843. Über den Bau der Physophoriden, und eine Art derselben. Arch. Anat. Phys. Berlin : 58—67.
- Quoy J. R. C. et J. P. Gaimard. 1824. Voyage autour du monde sur les corvettes. L'Uranie et la Physicienne, pendant les années 1817—20. Zoologie, Paris, 2 : 371—712.
- Quoy J. R. C. et J. P. Gaimard. 1827. Observations zoologiques faites abord de l'Astrolabe mai 1826, dans de detroit de Gibraltar. Ann. Sci. nat. Paris, X : 1—21, 172—193.
- Quoy J. R. C. et J. P. Gaimard. 1833. Zoologie; in Voyage de decouvertes de l'Astrolabe, exécuté 1826—1829 sous le commandement de M. J. Dumont D'Urville. Paris, IV : 1—390.
- Rees W. J. 1957. Evolutionary trends in the classification of capitata hydroids and medusae. Bull. British Mus. Nat. Hist. Zool. London, IV, 9 : 455—534.
- Rennie J. 1908. Coelenterata. III. Tentacles of a Siphonophore. Nation. Antarct. Exp. Nat. Hist. London, III : 1—3.
- Richter W. 1907. Die Entwicklung der Gonophoren einiger Siphonophoren. Zeitschr. wiss. Zool., LXXXVI : 557—618.
- Römer F. 1902. Die Siphonophoren. Fauna Arctica, Jena, II : 171—176.
- Römer F. und F. Schaudinn. 1899. Vorläufiger Bericht über zoologische Untersuchungen im nördlichen Eismeer im Jahr 1898. Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. Hamburg : 227.
- Römer F. und F. Schaudinn. 1900. Einleitung zur «Fauna Arctica». Jena, I : 55.
- Rose M., M. Hamon et M. Mettey. 1948. Les éléments glandulaires du gastrozoïde d'*Abylopsis tetragona* (Siphonophore calycophoride). C. R. Acad. Sci., Paris, CCXXVII, 4 : 299—301.
- Runnström S. 1932. Eine Übersicht über das Zooplankton des Herdla- und Hjeltefjordes. Bergens Mus. Aarbok, Bergen, II, 7 : 1—67.
- Russell F. S. 1934. On the occurrence of the Siphonophores *Muggiae atlantica* Cunningham and *Muggiae kochi* (Will) in the English Channel. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth, N. S., XIX, 2 : 555—558.
- Russell F. S. 1938a. On the development of *Muggiae atlantica* Cunningham. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth, XXII, 2 : 441—456.
- Russell F. S. 1938b. On the Nematocysts of Hydromedusae. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth, XXIII, 1 : 145—165.
- Russell F. S. 1939. On the Nematocysts of Hydromedusae. II. Journ. Mar. Biol. Assoc. Plymouth, XXIII, 2 : 347—359.
- Russell F. S. and J. S. Colman. 1935. The Zooplankton. IV. The occurrence and seasonal distribution of the Tunicata, Moollusca and Coelenterata (Siphonophora). Sci. Rep. Gt. Barrier. Reeph Exped. London, II, 7 : 203—276.
- Sars M. 1846. Fauna littoralis Norvegiae. Christiania : 1—94.
- Sars M. 1850. Beretning om eni Sommern 1849, foretagen Zoologisk reise i lofoten of Finmarken. Nyt. Mag. Nat. Christiania, VI : 121—211.
- Sars M. 1857. Bidrag til Kundskaben om Middelhavets Littoral-Fauna Reisebemaerkninger fra Italien. Nyt. Mag. Nat. Christiania, X (1) : 1—99.
- Sars M. 1877. Fauna littoralis Norvegiae. III Heft : Nye og mindre kjendte Coelenterater, Bergen : 1—48.
- Schaeppi T. 1898. Untersuchungen über das Nervensystem der Siphonophoren. Jena, Zeitschr., XXXII : 483—500.
- Schaeppi T. 1906. Ueber die Selbstverstümmelung der Siphonophoren. Winterthur. Mitt. Naturwiss. Ges., Wien, VI : 145—170.

- Schloesing T. and J. Richard. 1897. Recherche de l'argam dans les gas de la vessie natatoire des poissons et des physaliés. C. R. Acad. Sci. Paris, CXXII : 615—617.
- Schneider K. C. 1896a. Mitteilungen über Siphonophoren. II Grundriss der Organisation der Siphonophoren. Zool. Jahrb. Anat., IX : 571—664.
- Schneider K. C. 1896b. Entgegung auf Chun's Bemerkungen zu meiner Mittheilung, II. Über Siphonophoren. Zool. Anz., XIX : 500, 501.
- Schneider K. C. 1898. Mitteilungen über Siphonophoren. III. Systematische und andere Bemerkungen. Zool. Anz., XXI : 51—57; 73—95; 114—133; 153—173; 185—200.
- Schneider K. C. 1899. Mitteilungen über Siphonophoren. IV. Nesselknöpfe. Arb. Zool. Inst. Wien, XI : 65—116.
- Schneider K. C. 1900. Mitteilungen über Siphonophoren. V. Nesselzellen. Arb. Zool. Inst. Wien, XII : 133—242.
- Sears M. 1950. Notes on Siphonophores. I. Siphonophores from the Marshall Islands. Journ. Mar. Res. New Haven, IX, 1 : 1—16.
- Sears M. 1953. Notes on Siphonophores. II. A revision of the Abylinae. Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll., CIX, 1 : 1—119.
- Spagnolini A. 1870. Catalogo degli Aculefi del golfo di Napoli. Atti Soc. Ital., XIV, 3 : 83.
- Steche O. 1907. Die Genitalanlagen der Rhizophysalien. Zeitschr. wiss. Zool., LXXXVI : 134—171.
- Steche O. 1910. Das Knospungsgesetz und der Anhangsgruppen von Physalia. Festschr. 60. Geburtstag R. Hertwigs, II : 355—372.
- Stechow E. 1921. Neue Genera und Species von Hydrozoen und anderen Evertebraten. Arch. Naturgesch., LXXXVII A, 2 : 248—265.
- Studer T. 1877. Ueber Siphonophoren des tiefen Wassers. Mitt. Natur. Ges., Bern : 87—96.
- Totton A. K. 1925. Note on some little-known *Siphonophora* from the Atlantic Ocean. Ann. Mag. Nat. Hist., London, (9), XVI : 446—448.
- Totton A. K. 1932. *Siphonophora*. Sci. Rep. Gt. Barrier Reef Exped., London, IV, 10 : 317—374.
- Totton A. K. 1936. Plankton of the Bermuda Oceanographic Expeditions. VII. *Siphonophora* taken during the year 1931. Zoologica, New York, XXI, 4 : 231—240.
- Totton A. K. 1941. New species of the Siphonophoran Genus *Lensia* Totton, 1932. Ann. Mag. Nat. Hist., (11), VIII : 145—168.
- Totton A. K. 1949. Pneumatocyst of the Physophores. Nature, London, CLXIV, 4177 : 877.
- Totton A. K. 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related specimens from other oceans. Discovery Rep., XXVIII : 1—162.
- Totton A. K. 1956. Development and metamorphosis of the larva of *Agalma elegans* (Sars) (*Siphonophora: Physonectae*). Pap. Mar. Biol. Oceanogr. Deep-Sea Research, III : 239.
- Totton A. K. 1960. Studies on *Physalia physalis* (L.). I. Natural history and Morphology. Discovery Rep., XXX : 301—367.
- Totton A. K. 1965. A synopsis of the *Siphonophora*. Trust. British Mus. Nat. Hist., London : 1—227.
- Totton A. K. and J. H. Fraser. 1955a. *Siphonophora*. Sub-order: *Calycophorae*. Family: *Diphyidae*. Genera: *Dimophyes*, *Muggiae*, *Sulculeolaria*, *Chelophyes*, *Eudoxoides*. Conseil Intern. Explor. Mer, Zoopl. Sheet LV : 1—4.
- Totton A. K. and J. H. Fraser. 1955b. *Siphonophora*. Sub-order: *Calycophorae*. Family: *Diphyidae*. Genus: *Lensia*. Conseil Intern. Explor. Mer, Zoopl. Sheet LVI : 1—4.
- Totton A. K. and J. H. Fraser. 1955c. *Siphonophora*. Sub-order: *Calycophorae*. Family: *Chuniphyidae*. Conseil Intern. Explor. Mer, Zoopl. Sheet LVII : 1—4.
- Totton A. K. and J. H. Fraser. 1955d. *Siphonophora*. Sub-order: *Calycophorae*. Family: *Prayidae*. Conseil Intern. Explor. Mer, Zoopl. Sheet LVIII : 1—4.
- Totton A. K. and J. H. Fraser. 1955e. *Siphonophora*. Sub-order: *Calycophorae*. Family: *Hippopodiidae*. Conseil Intern. Explor. Mer, Zoopl. Sheet LIX : 1—4.
- Totton A. K. and J. H. Fraser. 1955f. *Siphonophora*. Sub-order: *Calycophorae*. Family: *Abylidiae*. Conseil Intern. Explor. Mer, Zoopl. Sheet LX : 1—4.
- Totton A. K. and J. H. Fraser. 1955g. *Siphonophora*. Sub-order: *Physonectae*. Family: *Agalmidae*. Conseil Intern. Explor. Mer, Zoopl. Sheet LXI : 1—4.
- Totton A. K. and J. H. Fraser. 1955h. *Siphonophora*. Sub-order: *Physonectae*. Families: various. Conseil Intern. Explor. Mer, Zoopl. Sheet LXII : 1—4.

- Tregouboff G. 1957. Siphonophores. Manuel Planct. Mediter., Paris, I, II : 335—377, pl. 75—84.
- Vanhöffen E. 1906. Siphonophores. Nord. Plankton, VI : XI 9 — XI 39.
- Vogt C. 1851. Zoologischen Briefe, II. Frankfurt : 138—141.
- Vogt C. 1852. Ueber die Siphonophoren. Zeit wiss. Zool., III : 522—525.
- Vogt C. 1854. Sur les Siphonophores de la Mer de Nice. Mem. Inst. Geneva, I : 1—164.
- Weilli R. 1934. Contribution à l'étude des Cnidaires et de leurs Nematocysts. I. Recherches sur les nematocysts (Morphologie—Physiologie—Developpement). II. Valeur Taxonomique on cnidome. Trav. St. Zool. Wimeveux. Paris, X : 1—347; XI : 349—701.
- Weilli R. 1947. Une invasion de Physaliæ, durant l'été 1946, sur les côtes francaises du Sud-Ouest. Bull. Soc. Zool. France, LXXI : 164—165.
- Weismann A. 1883. Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen, zugleich ein Beitrag zur Kenntnis des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe. Jena : 1—295.
- Will F. 1844. Horae Tergestinae . . . der im Herbste 1843 bei Triest beobachteten Akalephen. Leipzig : 10, 86.
- Wille V. 1894. La structure des palpons de *Apolemia uvaria* Esch., et les phenomenes de l'absorption dans ces organs. Bull. Acad. Roy. Belg., XXVII : 354—363.
- Wilson D. P. 1947. The Portuguese man-of-war, *Physalia physalis* L. in British and adjacent seas. Journ. Mar. Biol. Assoc., Plymouth, XXVII, 1 : 139—172.
- Wittenberg J. B. 1958. Carbon monoxide in the float of *Physalia*. Bull. Biol. Woods Hole, CXV, 2 : 371.
- Woltereck R. 1905. Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks mit Anhang zur Entwicklungsphysiologie der Agalmiden. Zeitschr. wiss. Zool., LXXXII : 611—637.
- Woodcock A. H. 1944. A theory of surface water motion deduced from the wind-induced motion of the *Physalia*. Journ. Mar. Res. New Haven, V, 3 : 196—206.
- Woodcock A. H. 1956. Dimorphism in the Portuguese man-of-war. Nature, CLXXVIII, 4527 : 253—255.

Дополнительная литература

- Беклемишев В. Н. 1950. К проблеме индивидуальности в биологии колоний у двустороннесимметричных животных. Усп. совр. биол., XXIX, 1 : 91—120.
- Беклемишев К. В. 1964. Эхолотная регистрация скоплений макропланктона и их распределение в Тихом океане. Тр. Инст. океанолог., LXV : 197—229.
- Богоров В. Г. 1947. Инструкция для проведения гидробиологических работ в море (планктон и бентос). Изд. Главсевморпути, М.—Л. : 1—123.
- (Богоров В. Г.) Богоров V. G. 1958. Biogeographical regions of the plankton of the North-Western Pacific Ocean and their influence on the deep sea. Deep-Sea Research, 5, 2 : 149—161.
- Бродский К. А. 1957. Фауна веслоногих раков (*Calanoida*). Изд. АН СССР, М.—Л. : 3—222.
- Бродский К. А. 1962. К фауне и распределению веслоногих раков *Calanoida* поверхностных вод северо-западной части Тихого океана. Исслед. дальневост. морей СССР, VIII : 91—166.
- Догель В. А. 1936. Олигомеризация гомологичных органов, как один из процессов эволюции животных. Арх. анат., гистол., эмбриол., XV, 3 : 101—114.
- (Зенкевич Л. А.) Zenkevith L. A. 1949. Evolution des structures morphologiques chez les animaux. Compt. rend. XIII Congr. intern. Zool., 1948: 432—437.
- Казас О. М. 1936. Неотения. Природа, VIII : 57—67.
- Ливанов Н. А. 1940. Класс полихет (*Polychaeta*). Руководство по зоологии, II. М.—Л. : 10—136.
- Наумов Д. В. 1957. Роль процессов олигомеризации и полимеризации в эволюции колониальных гидроидов. Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., LXXIII, 4 : 38—42.
- Степанов Д. А. 1957. Неотенические явления и их значение для эволюции. Вестн. Ленингр. унив., 18 : 14—28.
- Третьяков Д. 1936. Неотенический характер ктенофор. Зоол. журнал, XV, 2 : 252—258.
- (Шимкевич В.). Schimkewitsch W. 1909. Ueber die Pantopoden von St. Vaast-la-Hougue und Roscoff. Ann. Mus. Zool. St.-Petersb., XIII : 427—436.
- Шимкевич В. 1918. Биологические основы зоологии. I. Нгр.—М. : 1—403.
- Шмальгаузен И. И. 1946. Факторы эволюции. Изд. АН СССР, М.—Л. : 3—395.

- Эшерих К. 1910. Термиты или Белые муравьи. СПб. : 1—222.
- Barham E. G. 1963. Siphonophores and the deep scattering layer. Science, CXL, № 3568.
- Boas J. 1896. Über Neotenie, II. Leipzig : 3—20.
- Chun C. 1880. Die Ctenophoren des Golfs von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Fauna und Flora des Golfs von Neapel, Leipzig, I : 1—75.
- Fuhrmann O. 1930—1931. Vermes Amera. Handbuch der Zoologie, VII, II : 129—256; 257—413.
- Graff L. 1905. *Turbellaria*, I. *Acoela*. Tierreich, XXIII. Berlin : 1—34.
- Hammann O. 1883. Beiträge zur Kenntnis der Meduseen. Zeitschr. wiss. Zool., XXXVIII, 3 : 419—428.
- Heymons 1896. Flügelbildung bei der Larve von *Tenebrio molitor*. Sb. Ges. naturf., Berlin : 142—144.
- Jägersten G. 1947. On the structure of the pharynx of the Archannelida with special reference to there occurring muscle cells of aberrant type. Zool. Bidr., Uppsala, XXV : 551—570.
- Janicki C. 1928. Die Lebensgeschichte von *Amphilina foliacea* G. Wag., Parasiten des Wolga-Sterlets nach Beobachtungen und Experimenten. Arbeit Biol. Wolgastat, Saratow, X, 2 : 101—134.
- Kollmann J. 1884. Die Anpassungsbreite der Batrachier und die Correlation der Organe. Zool. Anz. Leipzig, VII, 157—184 : 266—270.
- Lang K. 1950. A contribution to the morphology of *Stratiotrilus platensis* Cordeio (*Histiobdellidae*). Arkiv zool., Stockholm, XLII, 4 : 1—30.
- Nordgaard O. und P. Jørgensen. 1905. Hydrographique and Biological Investigations in Norwegian Fjords. Bergens. Mus. : 156—159.
- Perrier Ed. 1881. Les Colonies animales et la formation des organismes. Paris : 1—798.
- Remane A. 1927. *Halammohydra*, ein eigenartiges Hydrozoon der Nord- und Ostsee. Zeitschr. Morph. Ökol. Tiere, Berlin, VII : 643—667.
- Seliskar A. und H. Pehani. 1935. Limnologische Beiträge zum Problem der Amphibienneotenie. Verh. Inter. Ver. Limnol., VII, 1 : 263—271.
- Schulze P. 1917. Neue Beiträge einer Monographia der Gattung *Hydra*. Arch. Biontol. Ges. Naturf. Freunde, Berlin, IV, 3 : 33—119.

СИСТЕМАТИЧЕСКАЯ ЧАСТЬ

Подкласс SIPHONOPHORA

Отряд SIPHONANTHAE

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДОТРЯДОВ, НАДСЕМЕЙСТВ И СЕМЕЙСТВ ОТРЯДА SIPHONANTHAE

- 1 (6). Пневматофор имеется. Нектофоры сердцевидной (правильной или неправильной) формы, с латеральными крыльями. Иногда форма нектофоров округлая или удлиненно-ланцетовидная Подотряд **Physophorae**.
2 (3). Сифосом укорочен. Форма нектофоров только сердцевидная. (Надсемейство **Brachystelloidea**) I. Семейство **Physophoridae** (стр. 122).
3 (2). Сифосом развит нормально. Форма нектофоров может быть сердцевидной, удлиненно-ланцетовидной и даже окружной. (Надсемейство **Macrostelloidea**).
4 (5). На нектосоме имеются только пневматофор и нектофоры. Кормидии сифосома располагаются близко друг от друга. Арканчики гастrozоидов ветвятся. Нектофоры средцевидные либо удлиненно-ланцетовидные II. Семейство **Agalmidae** (стр. 124).
5 (4). На нектосоме, кроме пневматофора и нектофоров, имеются цистозоиды. Кормидии сифосома располагаются друг от друга на значительном расстоянии. Арканчики гастrozоидов не ветвятся. Нектофоры имеют окружлый контур III. Семейство **Apolemidae** (стр. 130).
6 (1). Пневматофор отсутствует. Нектофоры овальной, окружной, цилиндрической, призматической, конической, пирамидальной формы либо асимметричны. Латеральные крылья отсутствуют Подотряд **Calyscophorae**.
7 (8). На нектосоме выпичковывается более двух нектофоров. Нектофоры окружные или призматические; имеют, как правило,entralный синус. (Надсемейство **Polynectoidea**) IV. Семейство **Hippopodiidae** (стр. 133).
8 (7). На нектосоме выпичковывается не более двух нектофоров. Форма нектофоров может быть овальной, цилиндрической, призматической, конусовидной, пирамидальной или асимметричной. Вентральный синус отсутствует. (Надсемейство **Dinectoidea**).
9 (10). В колонии 2 нектофора располагаются один против другого. Если нектофор один, то его гидроциум щелевиден и открывается на вентральной стороне нектофора. Форма нектофора овальная, цилиндри-

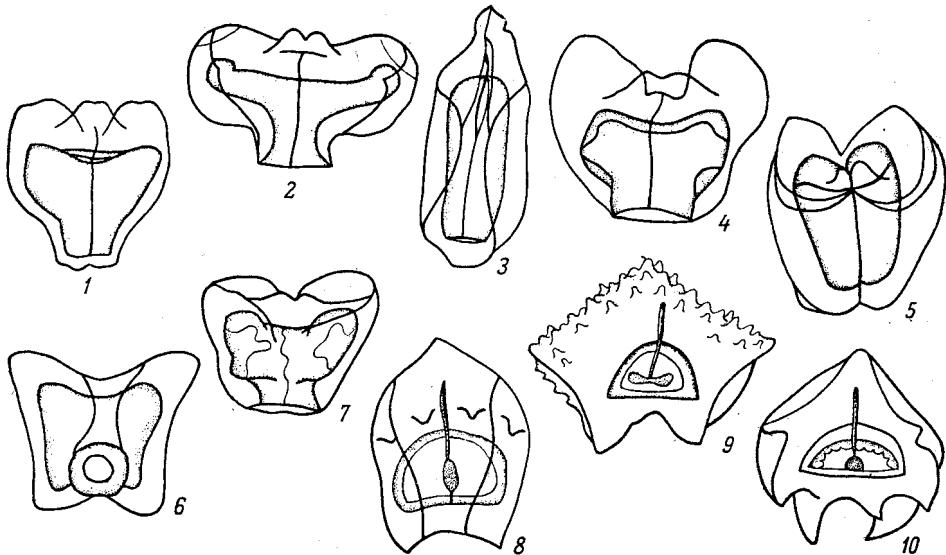


Рис. 58. Нектофоры.

Lophophorae. 1 — *Marrus orthocanna*; 2 — *M. antarcticus pacifica*; 3 — *Bargmannia elongata*; 4 — *Halistemma rubra*; 5 — *Ramosia vitiazii*; 6 — *Stephanomia bijuga*; 7 — *Physophora hydrostatica*. *Calycophorae*, *Hippopodiidae*. 8 — *Hippopodius hippopus*; 9 — *Vogtia spinosa*; 10 — *V. serrata*.

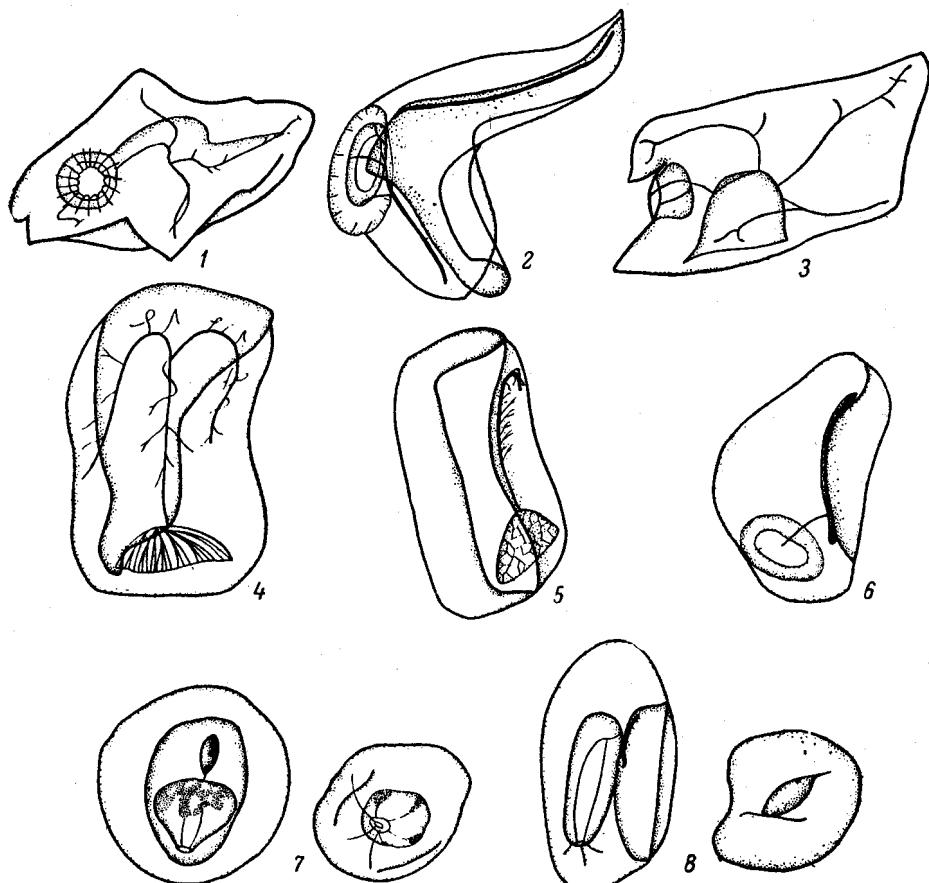


Рис. 59. Нектофоры.

Calycophorae, *Prayidae*. 1 — *Nectopyramis thetis*; 2 — *N. natans*; 3 — *N. diomedea*; 4 — *Praya dubia*; 5 — *P. reticulata*; 6 — *Rosacea plicata*; 7 — *Maresearsia sphaera*; 8 — *Amphicaryon acaule*.

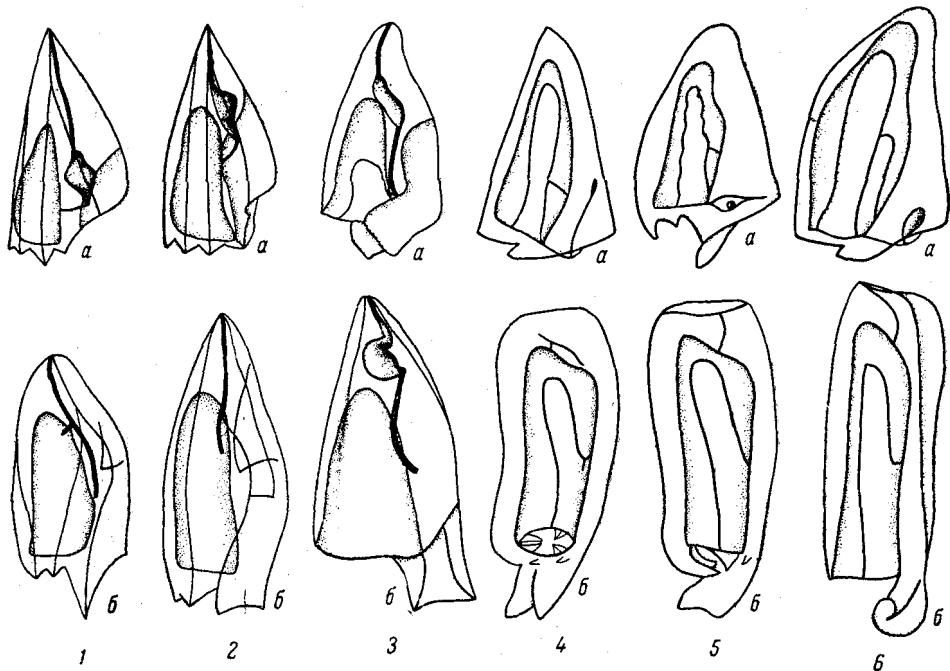


Рис. 60. Нектофоры.

Calycophorae, Diphyidae, Chuniphyinae. Здесь и для рис. 61—63: а — верхний нектофор; б — нижний нектофор. 1 — *Chuniphyes multidentata*; 2 — *Ch. moserae*; 3 — *Clausophryes galeata*. *Galettinae*. 4 — *Sulculeolaria quadridentata*; 5 — *S. monoica*; 6 — *Galetta biloba*.

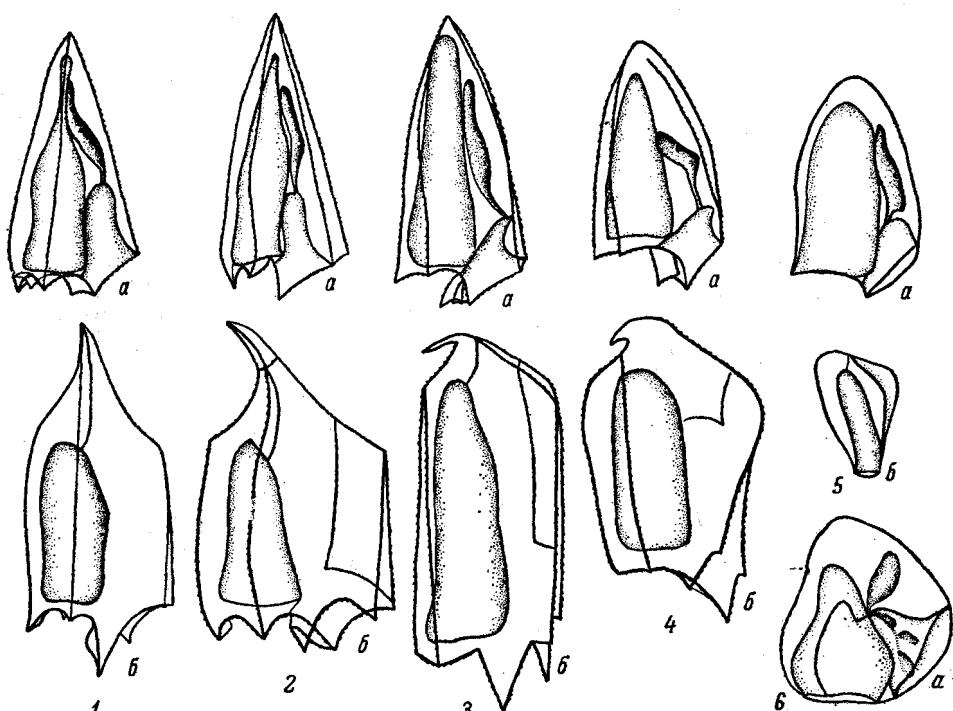


Рис. 61. Нектофоры.

Calycophorae, Diphyidae, Diphyinae. 1 — *Diphyes dispar*; 2 — *D. bojani*; 3 — *Chelophyses appendiculata*; 4 — *Ch. contorta*. *Dimophyinae*. 5 — *Dimophyses arctica*. *Monophyinae*. 6 — *Monophyses japonica*.

- ческая или округлая, реже призматическая
 V. Семейство Prayidae (стр. 140).
 10 (9). В колонии 2 нектофора располагаются один под другим. Если нектофор один, то его гидроциум представляет собой полость, от-

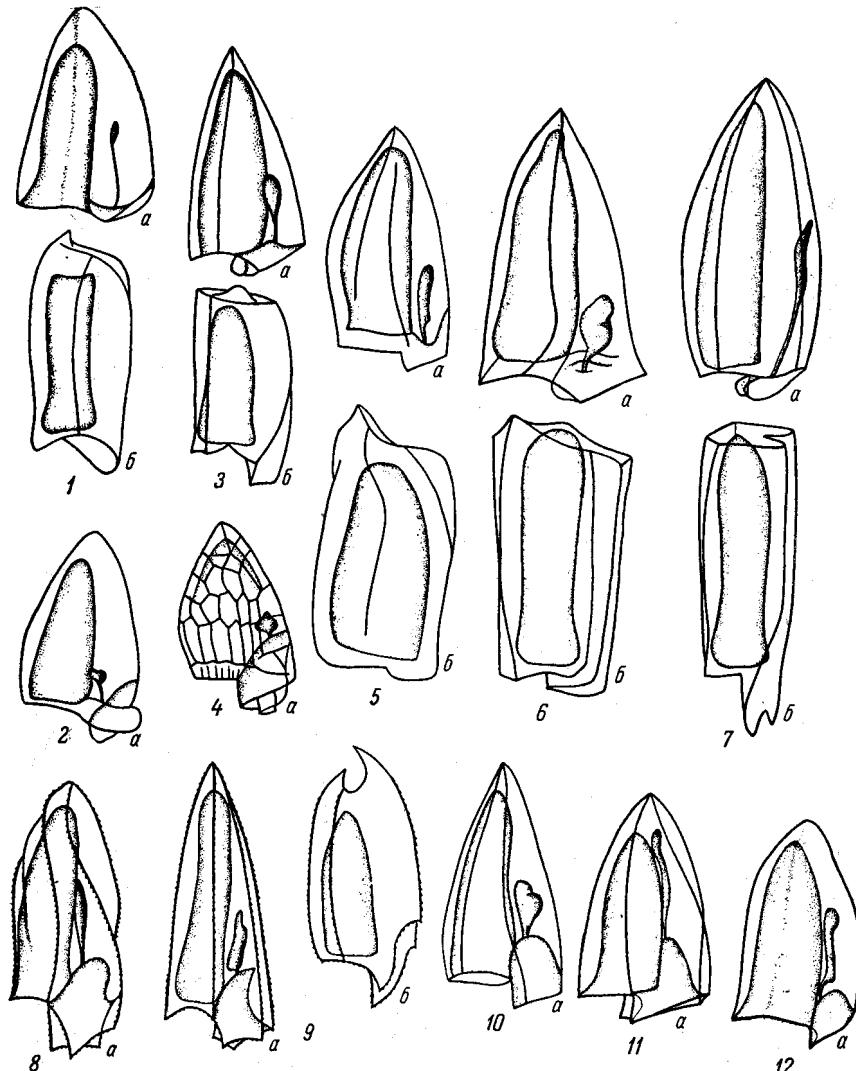


Рис. 62. Нектофоры.

Calycophorae, Diphyidae, Diphynae. 1 — *Lensia subtilis*; 2 — *L. meteori*; 3 — *L. subtiloides*; 4 — *L. reticulata*; 5 — *L. multicristata*; 6 — *L. achilles bigelowi*; 7 — *L. conoidea pacifica*; 8 — *Eudoxoides spiralis*; 9 — *Eu. mitra*; 10 — *Muggiae havoch*; 11 — *M. atlantica*; 12 — *M. bargmannae*.

- крышающимся базальным или вентро-базальным отверстием. Форма нектофоров призматическая, цилиндрическая, конусовидная, пирамидальная или асимметричная.
 11 (12). Оба нектофора в пределах одной колонии мало отличаются по величине друг от друга (исключение составляет *Dimophyes arctica*, у которого нижний нектофор намного меньше верхнего). Нектофоры

конической, пирамидальной, цилиндрической формы либо асимметричны VI. Семейство Diphyidae (стр. 154).
 12 (11). Оба нектофора в пределах одной колонии значительно отличаются по величине друг от друга, нижний нектофор намного больше верх-

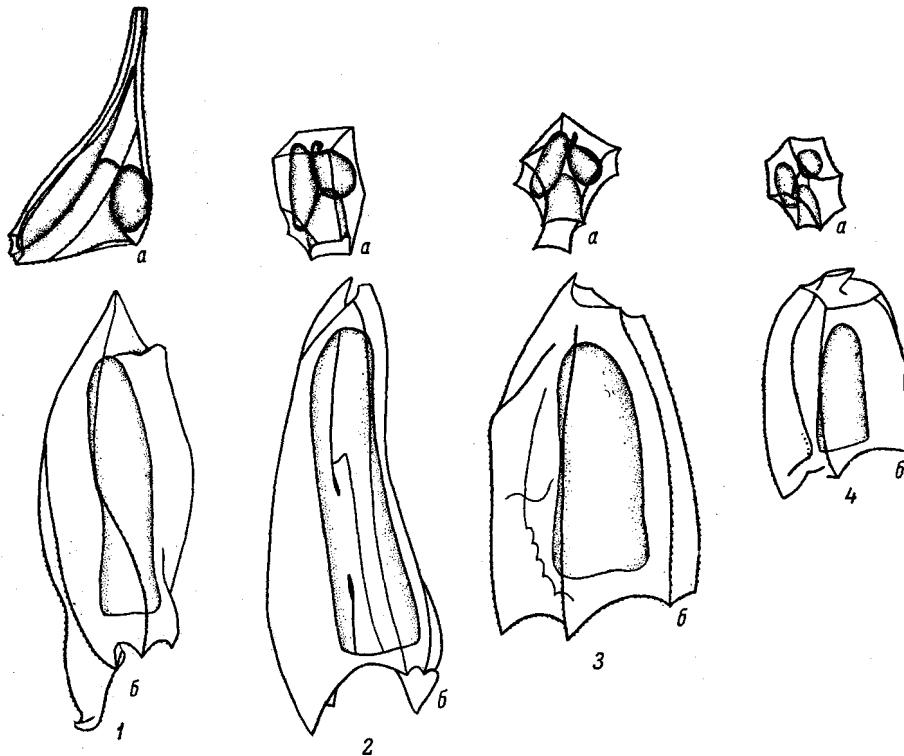


Рис. 63. Нектофоры.

Calyculophorae, Abylidiae, Abylinae. 1 — *Ceratocymba sagittata*. *Abylopsinae.* 2 — *Abylopsis tetragona*; 3 — *A. eschscholtzii*; 4 — *Bassia bassensis*.

него. Нектофоры призматической, пирамидальной формы либо асимметричны VII. Семейство Abylidiae (стр. 197).

Подотряд *RHYSPORHORA*

Siphonantheae, колонии которых имеют пневматофор. Нектосом и сифосом, развитые в большей или меньшей степени, представляют собой две части единого ствола колонии. Зоны почкования нектосома и сифосома разграничены длиной нектосома. Нектосом, если он хорошо развит, несет многочисленные нектофоры, расположенные в 2 и более продольных ряда. Сифосом несет полиморфные кормидии, состоящие из гастрозоидов с арканчиками, пальпонов с пальпакулами, гонодендров и кроющих пластинок (иногда последние отсутствуют). У некоторых *Physophorae* на сифосоме (изредка и на нектосоме) выпочекиваются цистозоиды.

Ни эвдоксий, ни эрсей не образуется.

Надсемейство *BRACHYSTELLOIDEA* Stepanyants superfam. nov.

Physophorae, колонии которых имеют укороченные сифосомы.

I. Семейство PHYSOPHORIDAE

Physophorae с овальным пневматофором, лишенным пневматопоры. Нектосом хорошо развит и несет 2 продольных ряда нектофоров. Короткий сифосом, изгинаясь, образует подобие плоской площадки, несущей расположенные концентрическими кругами зоиды. Кормидии лишены кроющих пластинок. Арканчики ветвятся.

Всего один род.

1. Род PHYSOPHORA Forskal, 1775

Forskål, 1775 : 114; Quoy a. Gaimard, 1833 : 53; Blainville, 1834 : 123 (*Rhodophysa*); Huxley, 1859 : 78; Haekel, 1888b : 262, 263 (*Discolabe*); Vanhoffen, 1906 : XI, 31; Bigelow, 1911b : 292; Tregouboff, 1957 : 350, 360.

Physophoridae, пневматофоры которых имеют по базальной поре. Нектофоры сердцевидны. Тентиллы щупальца одноветвисты и одеты инволюкрой.

Монотипический род.

Тип рода: *Physophora hydrostatica* Forskal 1775.

1. *Physophora hydrostatica* Forskal, 1775 (рис. 64—66).

Forskål, 1775 : 114; 1776 : tab. 33, fig. e; Régon et Léveillé, 1807 : 43, pl. 29, fig. 4 (*muzonema*); Quoy a. Gaimard, 1824 : 583, pl. 87, fig. 6 (*forskål*); 1827 : 179, pl. 5, B, figs. 1—3 (*Rhizophysa discoidea*); 1833 : 59, pl. 1, figs. 22—24 (*discoidea*); Lesson, 1826 : pl. 16, fig. 3 (*disticha*); 1830 : 49 (*disticha*); Escholtz, 1829 : 145, 156 (*Discolabe mediterranea*); Blainville, 1830 : 112 (*Rhodophysa discoidea*); Brandt, 1835 : 32 (*ambigua*); Costa, 1836 : 7—12, taf. 3 (*musonema*); Della Chiare, 1841 : tab. 33, fig. 2 (*rosacea*); Philipp, 1843 : 58, taf. 5 (*tetrasticha*); Sars, 1850 : 158 (*glandifera*); 159 (*vesiculosus*); 1877 : 32, pl. 5, 6, figs. 1—8 (*borealis*); Kölliker, 1853 : 19, Taf. 5 (*philippi*); Gegebaeur, 1860 : 382, Taf. 30; Taf. 33, Fig. 53—56; Taf. 67 (*Stephanospira insignis*); Claus, 1860 : 295, Taf. 25—27; Haekel, 1869 : 36, Taf. 3 (*magnifica*); 1888 : 263 (*Discolabe mediterranea*); Chun, 1888 : 32 (*magnifica*); 1897a: Taf. 2, 3, Fig. 3—8; Schneider, 1898 : 126; Vanhoffen, 1906 : XI, 31, fig. 48—55; Lensa, 1908 : 86, pl. 16, figs. 120—122; Bigelow, 1911b : 293, pl. 16; 1931 : 576, 577; Leloup, 1936a : 14; 1941a : 1; 1955 : 44; Bigelow a. Sears, 1937 : 63, 123, fig. 78; 1939 : fig. 42a; Dawyddoff, 1937 : 470; Grampp, 1939 : 17; 1942 : 13; Jespersen, 1940 : 23; Яшнов, 1948 : 74; Наумов, 1951 : 62, 63; Kielhorn, 1952 : 249; Totton, 1954 : 42—46, text-figs. 10, 11; 1965 : 83—85; Totton a. Fraser, 1955h : 62, 2, 3, figs. 1, 6; Tregouboff, 1957 : 350, 360, pl. 77, figs. 2—5; Степаньянц, 1963 : 1869.

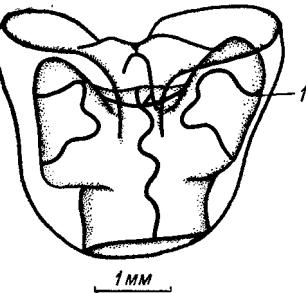


Рис. 64. Нектофор *Physophora hydrostatica* Forskal.

1 — радиальные каналы.

Колония может достигать в расправленном состоянии 17 см, в сокращенном — 5—7 см. Пневматофор овальной формы. Апикальная часть пневматофора имеет коричнево-красную пигментацию. Нектосом (10—15 см) несет до 6 пар нектофоров. Каждый нектофор (6—7 мм в высоту) сердцевидной формы (рис. 64). Латеральные крылья нектофора округлые, срединный клапан располагается ниже уровня крыльев. Нектосак занимает $\frac{2}{3}$ общей высоты нектофора и почти повторяет его форму. Латеральные радиальные каналы нектосака петлевидно изгибаются, дорзальный

Рис. 65. Общий вид колонии *Physophora hydrosatica* Forskal (по Банхоффену).

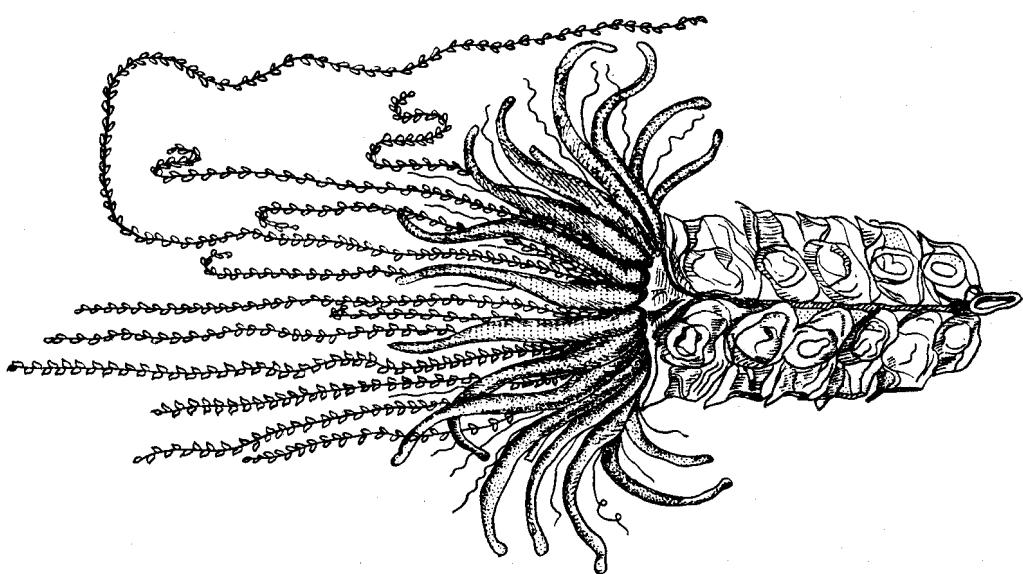
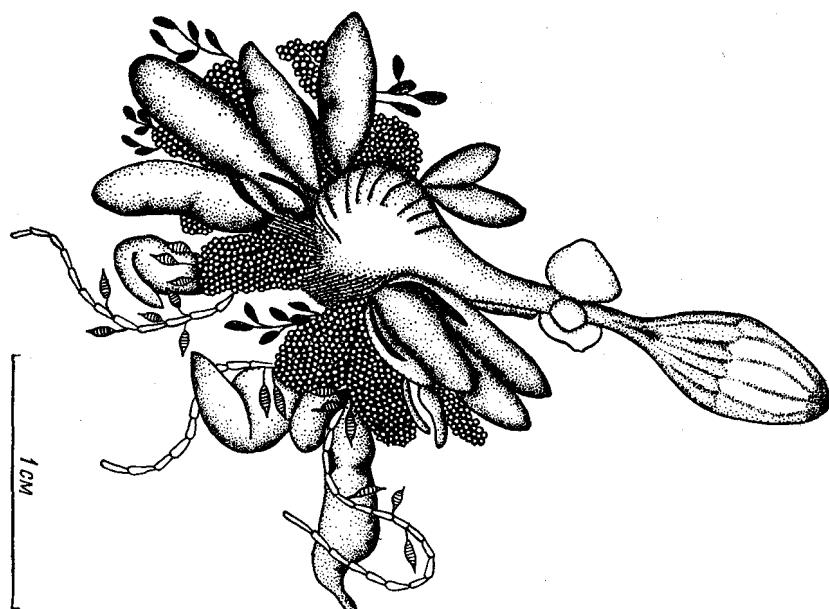


Рис. 66. Молодая колония *Physophora hydrosatica* Forskal.



и вентральный радиальные каналы волнистые. На укороченном сифосоме концентрическими кругами располагаются: 2 ряда красно-оранжевых пальпонов (величина каждого пальпона из наружного ряда может достигать 40 мм); под ними лежат гоноденды (грозди мелких округлых гинофоров и грозди более крупных, яйцевидных андрофоров); еще ниже — гастrozоиды с длинными, четковидными щупальцами. Длинные, пальцевидные пальпона наружного ряда прикрывают все находящиеся под ними образования за исключением свешивающихся гирляндами щупалец (рис. 65).

Распространение. Баренцево море; тропическая Пацифика (в Тихом океане не обнаружен севернее 15° с. ш.); северная и тропическая Атлантика (на севере Атлантики доходит до Лафонтиенских островов и Нордкапа); Средиземное море; Индийский океан (северо-западная часть и юго-восточное побережье Африки).

Теплолюбивая форма, обитающая преимущественно в верхних горизонтах моря. Отдельные находки на глубинах 200, 400 и даже 900 м состоят главным образом из фрагментов колоний.

В коллекциях ЗИН АН СССР имеется довольно большое количество молодых колоний *Ph. hydrostatica* (рис. 66) из Баренцева моря.

Надсемейство ***MACROSTELLOIDEA*** Stepanyants superfam. nov.

Physophorae, колонии которых имеют нормально развитые сифосомы.

II. Семейство AGALMIDAE

Physophorae с небольшим, овальным пневматофором. Пневматопора имеется (но может и отсутствовать). Нектосом хорошо развит и несет 2 продольных ряда нектофоров. Длинный, стеблевидный сифосом несет многочисленные кормидии, расположенные на незначительном расстоянии друг от друга. Кроющие пластиинки имеются. Арканчики ветвятся.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СЕМЕЙСТВА AGALMIDAE

- 1 (6). Форма нектофора сердцевидная (исключение составляет *Stephanomia bijuga*, у которой сердцевидная форма нектофора нарушена). Латеральные крылья нектофора отчетливо выражены.
- 2 (3). Латеральные радиальные каналы нектосака прямые, не петлевидные 1. *Marrus* Totton.
- 3 (2). Латеральные радиальные каналы нектосака петлевидные.
- 4 (5). Сердцевидная форма нектофора нарушена уплощением его в апико-базальном направлении. Тентилла с инволюкрой 2. *Stephanomia* Per. et Les.
- 5 (4). Форма нектофора нормально сердцевидная. Тентилла лишена инволюкры 3. *Halistemma* Huxley.
- 6 (1). Форма нектофора удлиненно-ланцетовидная. Латеральные крылья не выражены 4. *Bargmannia* Totton.

1. Род MARRUS Totton, 1954

Totton, 1954: 55.

Agalmidae с сердцевидными нектофорами. Вертикальные латеральные грани нектофора, хотя и имеются, но выражены менее отчетливо, чем в роде *Agalma*. Латеральные каналы нектосака не образуют петель. Тен-

тиллы арканчиков оканчиваются единственной терминальной нитью и лишены инволюкры.

Тип рода: *Stephanomia orthocanna* Kramp, 1942.

**ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА
MARRUS TOTTON**

- 1 (2). Нектофоры 13—15 мм в размахе латеральных крыльев. Латеральные грани нектофора почти не выражены 1. *M. orthocanna* (Kramp.).
- 2 (1). Нектофоры 16—18 мм в размахе латеральных крыльев. Латеральные грани нектофора выражены отчетливо 2. *M. antarcticus pacifica* Stepanyants.

1. *Marrus orthocanna* (Kramp, 1942) (рис. 67, 68).

К r a m p , 1942 : 17—20, figs. 4, 5 (*Stephanomia*); T o t t o n , 1954 : 37, 55, 59; 1965 : 65, 66; text-fig. 30; T o t t o n a. F r a s e r , 1955g : 61, 2—4, fig. 5.

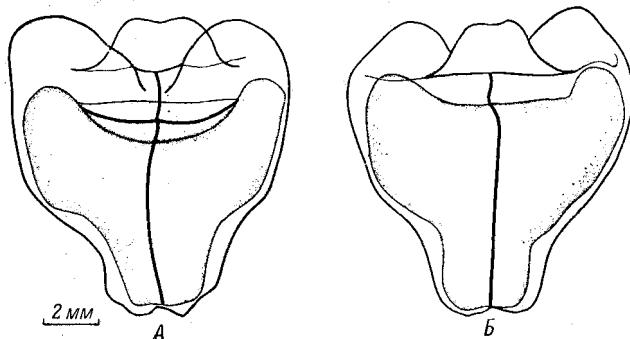


Рис. 67. Нектофор *Marrus orthocanna* (Kramp.).

A — с вентральной стороны; *Б* — с дорзальной стороны.

Колония с ярко-красным стволов увенчана бутылковидным пневматофором, имеющим 4.5—5 мм в длину. Нектосом короткий. Нектофоры 13—15 мм в ширину и 10—13 мм в высоту. Широко расставленные латеральные крылья округлы в своей апикальной части. Центральный клапан оканчивается на одном уровне с латеральными крыльями и раздвоен на вершине. Нектосак занимает $\frac{2}{3}$ общей высоты нектофора и также имеет 2 латеро-апикальных крыла (рис. 67). Длинный сифосом достигает 15 мм в длину. Гастрозоиды (до 15 мм длиной) веретеновидны или бутылкообразны (рис. 68, *A*). Их стенки усажены мелкими железистыми клетками. Пальпоны неизвестны. Гонофоры не описаны. В нашем материале гонофоры представлены слаборазвитыми почками. Кроющие пластинки (4—7 мм в длину и 3—4 мм в ширину) листовидны (рис. 68, *B*) (в молодом возрасте они слегка усечены с одного из концов, тогда как, будучи зрелыми, они вытянуты с обоих концов).

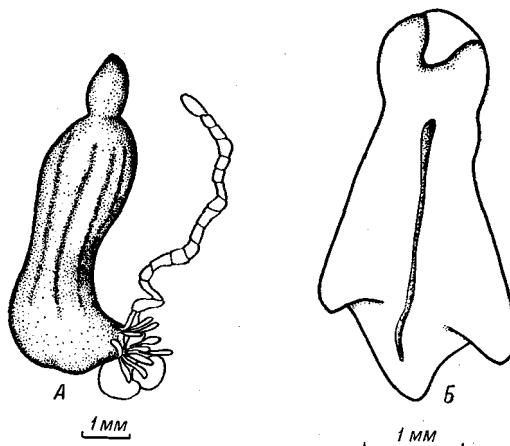


Рис. 68. Гастрозоид (*A*) и кроющая пластина (*B*) *Marrus orthocanna* (Kramp.).

Распространение. Баренцево море; Баффинов залив, Норвежское море;¹ Арктический бассейн (в секторе Чукотского моря).

Высокоарктический вид, обнаруженный от 300 до 2000 м при температурах ниже 0°.

В коллекциях ЗИН АН СССР имеется небольшое количество фрагментов колоний этого вида из Чукотского сектора Арктического бассейна.

2. *Marrus antarcticus pacifica* Stepanyants subsp. n. (рис. 69).

Нектофоры 16—18 мм в своей широкой части и 14—15 мм в высоту. Каждое латеральное крыло имеет характерную латеральную грань (рис. 69, 2). Центральный клапан раздвоен. Изящный, вазоподобный нек-

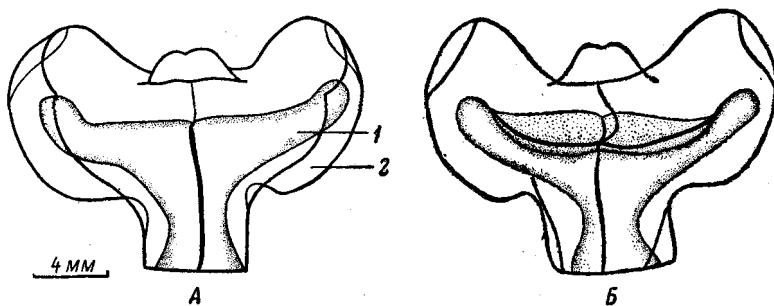


Рис. 69. Нектофор *Marrus antarcticus pacifica* Stepanyants.

А — с дорзальной стороны; Б — с вентральной стороны: 1 — нектосак; 2 — латеральная грань нектофора.

тосак составляет около $\frac{2}{3}$ общей высоты нектофора (рис. 69, 1). Остальные элементы колонии в нашем материале отсутствуют.

Нектофоры из нашего материала очень похожи на изображенные и описанные Тотоном (Totton, 1954 : 55) как *M. antarcticus*. Это сходство выражается как в форме нектофоров и их нектосаков, так и в соотношении высоты нектосака и нектофора. Однако имеются и различия: наши нектофоры несколько крупнее (судя по описанию Тотона, величина нектофора *M. antarcticus* $17 \times 15 \times 9$ мм). Центральный клапан нашего нектофора составляет примерно $\frac{1}{5}$ от общей ширины нектофора (в области его латеральных крыльев), тогда как, судя по рисунку Тотона, центральный клапан нектофора, принадлежащего *M. antarcticus*, составляет около $\frac{1}{3}$ ширины нектофора.

Учитывая указанные различия и несовпадение районов обнаружения наших экземпляров и материала, описанного Тотоном как *M. antarcticus*, следует отнести нектофоры, обнаруженные в северо-западной Пацифики, к *M. antarcticus pacifica*.

Распространение. Берингово, Охотское моря, Тихоокеанское побережье Курильских островов.

Батипелагический вид.

В коллекциях ЗИН АН СССР имеется значительное количество нектофоров *M. antarcticus pacifica* из указанных районов. Тип: «Витязь», ст. 892.

¹ Факт обнаружения *M. orthocanna* в Баренцевом и Норвежском морях вызывает у Тотона и Фрезе (Totton a. Fraser, 1955g) сомнение.

2. Род STEPHANOMIA Peron et Lesueur, 1807

Péron et Lésueur, 1807: 45; Quoy a. Gaimard, 1833: 74; Huxley, 1859: 72; Haekel, 1888a: 21; Lens a. Van Riemsdijk, 1908: 84; Bigelow, 1911b: 283, 284; Moser, 1925: 429; Bigelow a. Sears, 1937: 63; Totton, 1954: 46, 53 (*Nanomia*, частью); Tregouboff, 1957: 351, 362 (*Nanomia*, частью).

Agalmidae с нектофорами, сердцевидная форма которых нарушена. Нектофор сплющен в направлении, параллельном основной оси колонии, и отверстие его нектосака слегка смещено на дорзальную сторону.

Петлевидные латеральные каналы начинаются ниже верхнего края нектосака. Тентилла оканчивается единственной терминальной нитью. Инволюкра имеется.

Тип рода: *Stephanomia amphitridens* P. et L.

1. *Stephanomia bijuga* (Delle Chiaje, 1842) (рис. 70).

Delle Chiaje, 1841: tab. 181, fig. 3—6 (*Physophora*); Sars, 1846: 32, tab. 5, 6 (? *Agalmopsis elegans*); Haekel, 1869: 36, Taf. 1 (*Anthemodes canariensis*); 1888a: 40 (*A. canariensis*); 40 (*A. picta*); 40 (*Halistemma fragile*); 1888b: 367 (*Cupulita picta*); 367 (*C. tergestina*); 367 (*C. canariensis*); Мечников, 1870: 136—141, табл. XIV, рис. 1—11 (*Halistemma pictum*); 1874: 461—464 (*Anthemodes canariensis*),

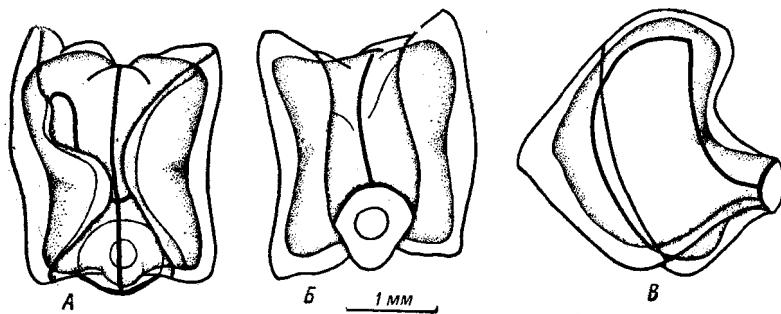


Рис. 70. Нектофор *Stephanomia bijuga* (Delle Chiaje).

А — с вентральной стороны; Б — с дорзальной стороны; В — вид сбоку.

pictum; Claus, 1878: 1, Taf. 1, 2 (*Halistemma tergestinum*); 38 (? *Agalmopsis elegans*, частью); Fewkes, 1882a: 267, pl. 5, fig. 2; pl. 6, figs. 16, 17, 23—25 (*Agalmopsis fragile*); Chun, 1888: 1170 (*Anthemodes canariensis*); 1167 (*Halistemma pictum*); 1897a: 86, fig. 19 (*Cupulita picta*); Bedot, 1896: 407 (*C. picta*); 408 (*C. canariensis*); Schneider, 1898: 123 (*Cupulita*); Agassiz a. Mayeur, 1902: 167, pl. 12 (*Anthemodes moseri*); Bigelow, 1911b: 284—286, pl. 19, figs. 5—11; pl. 20, figs. 1—3; Totton, 1932: 324, 325, text-figs. 5, 6; 1954: 52—55, text-fig. 19 (*Nanomia*); 1965: 68—72; pl. X, figs. 1—10; pl. XIV, fig. 9; text-figs. 32—36 (*Nanomia*); Totton a. Fraser, 1955g: 61, 2, 3, fig. 2 (*Nanomia*); Tregouboff, 1957: 351, 362, pl. 75, fig. 7, 8; pl. 78, fig. 3—7 (*Nanomia*).

Пневматофор сливово-синего цвета, 1—3 мм в высоту. Нектосом несет до 12 пар нектофоров. Основная продольная ось каждого нектофора изогнута таким образом, что отверстие нектосака смещено на дорзальную сторону нектофора (рис. 70). Поверхность живых нектофоров покрыта красными пятнами. Кроющие пластинки листовидны. Тентиллы окрашены в огненно-красный цвет.

Распространение. Северо-восточная Пацифика (40° с. ш. и 125 — 130° з. д.); тропическая Пацифика; Атлантический океан (заходит

на север Атлантики до северо-западного побережья Ирландии); Средиземное море; Индийский океан.

Теплолюбивая форма, встречающаяся в поверхностных горизонтах и в ловах с 600—0 м.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется незначительное количество нектофоров из указанного выше района северо-восточной Пацифики.

Некоторые исследователи (Totton, 1954; Tregouboff, 1957) относят данный вид к роду *Nanomia*, вместе с описанной Агассисом (Agassiz, 1865) *Nanomia cara*.

Отсутствие в нашем распоряжении экземпляров *N. cara* не позволяет провести тщательного сравнения, но по описаниям Тотона и Фрезе (1955g) нектофоры этих двух видов существенно отличаются друг от друга: нектофоры *N. cara* сплющены в направлении, перпендикулярном главной оси колонии, тогда как нектофоры *S. bijuga* сплющены в направлении, параллельном ее главной оси. Если к этому добавить, что в основании пальпонов *N. cara* имеются выросты, содержащие жировые включения, а пальпоны *S. bijuga* лишены этих выростов, можно сказать, что оба эти вида принадлежат разным родам.

Таким образом, придерживаясь ранее существующей точки зрения (Bigelow, 1911b), следует относить данный вид к роду *Stephanomia*.

3. Род HALISTEMMA Huxley, 1859

Huxley, 1859 : 129; Haeske, 1888b : 233; Tregouboff, 1957 : 351, 362.

Agalmidae с сердцевидными нектофорами. Дорзальная и вентральная поверхности нектофоров имеют сложный рельеф благодаря множеству складок и ребер. Петлевидные латеральные каналы нектосака проходят ниже верхнего края последнего: их начало смешено на вентральную стенку нектосака. Тентилла оканчивается единственной терминальной нитью и лишена инволюкры.

Монотипический род.

Тип рода: *Agalma rubra* Vogt, 1852.

1. *Halistemma rubra* (Vogt, 1852) (рис. 71, 72).

Vogt, 1852 : 522 (*Agalma*); 1854 : 62, pl. 7—11 (*Agalma*); Köllicker, 1853 : 15, Taf. 4 (*Agalmopsis punctata*); Leuckart, 1853 : 3 (*Agalmopsis*); 1854 : 321, pl. 12, figs. 12—20 (*Agalma*); Graeffe, 1860 : 15, pl. 2, 3 (*Agalma minimum*); Huxley, 1859 : 70; Haeske, 1888b : 367; Schneider, 1898 : 123 (*Agalmopsis*); 1899 : 27, Taf. 4, Fig. 34—52 (*Agalmopsis*); Bedot, 1896 : 407; Wolterstorff, 1905 : 612; Bigelow, 1911b : 348 (*Stephanomia*); Lebour, 1936a : 12; 1936b : 3 (*Stephanomia*); 1955 : 13 (*Stephanomia*); Dawyduff, 1937 : 470; Totton, 1954 : 47—52, text-figs. 12—18 (*Stephanomia*); 1965 : 56—58, pl. XII, text-figs. 21, 22; Totton, A. Fraser, 1955h : 61, 2, 3, fig. 4; Tregouboff, 1957 : 351, 362, pl. 77, figs. 6—8; pl. 78, figs. 1, 2.

Колония, маленький пневматофор которой лишен пигментации, несет до 30 пар нектофоров. Нектофор 9—11 мм шириной. Латеральные крылья весьма вариабильны как по своей высоте, так и по ширине размаха. Центральный клапан может достигать уровня латеральных крыльев, может превышать этот уровень, но может быть и ниже такового. В хорошо сохранившихся экземплярах отчетливо видны две латеральные грани с каждой стороны нектофора и по середине каждой базальной грани проходит ребро

(рис. 71). Нектосак также крыловиден. Между длинными тонкими гастроэпидами располагается от 4 до 8 пальпонов и гонодендрсы. Кроющие пластинки листовидны и, как правило, имеют не более 3 терминальных зубцов. В своей средней части кроющая пластинка слегка вогнута и имеет более

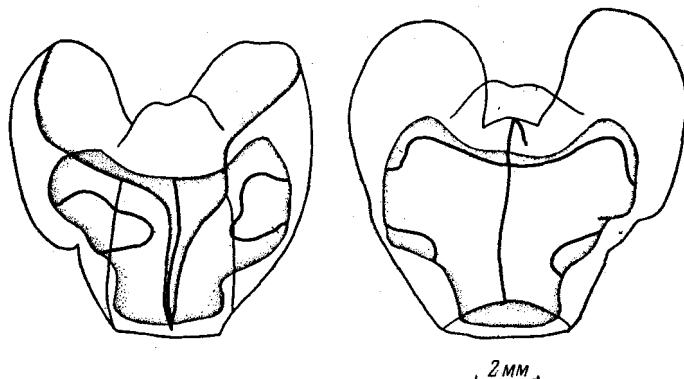


Рис. 71. Нектофор *Halistemma rubra* (Vogt).

толстую мезоглею, чем по бокам. Филлоцист представлен срединным каналом, идущим вдоль всей пластинки и расширяющимся терминально в трубковидный канал, несущий скопление нематоцистов (рис. 72). Это терминальное утолщение особенно хорошо выражено у молодых кроющих пластинок.

Распространение. Северо-восточная Пацифика ($40^{\circ}20'$ с. ш., и $135^{\circ}49'6$ з. д.); тропическая Пацифика; Атлантический океан (заходит

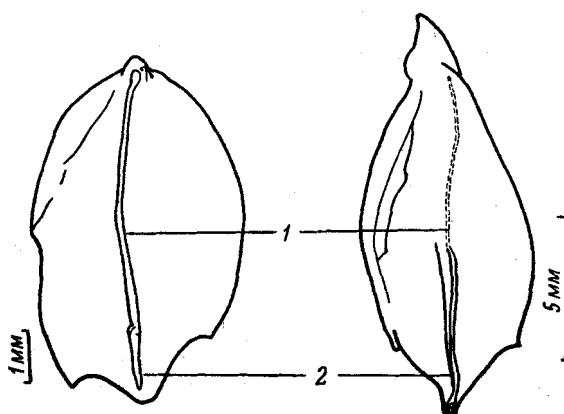


Рис. 72. Кроющие пластинки *Halistemma rubra* (Vogt) (по Тотону).

1 — филлоцист; 2 — скопление нематоцистов.

на север Атлантики до юго-западного побережья Ирландии); Средиземное море; Красное море; Индийский океан.

В цианых водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется обрывок колонии с пневматофором, нектосомом и частью сифосома и несколько нектофоров *H. rubra*.

4. Род BARGMANNIA Totton, 1954

T otton, 1954 : 69; L elo u p, 1955 : 13.

Agalmidae с удлиненными, почти ланцетовидными нектофорами. Латеральные крылья нектофора не выражены. Радиальные латеральные каналы почти цилиндрического нектосака прямые.

Монотипический род.

Тип рода: *Bargmannia elongata* Totton, 1954.

1. *Bargmannia elongata* Totton, 1954 (рис. 73).

T otton, 1954 : 69; 1965 : 82—83, text-fig. 45; L elo u p, 1955 : 13.

Нектофоры (8—17 мм в высоту и 4.5—8.5 мм в ширину) имеют сильно заостренный апикальный конец и раздвоенный, с округлыми краями, базальный (рис. 73). Поверхность дорзальной и вентральной стенок нектофора имеет правильные, слегка изогнутые гребни. Гидроциальная выемка снабжена внутренним клапаном на левой лопасти. Удлиненный, почти цилиндрический нектосак, составляет $\frac{3}{4}$ общей длины нектофора и апикально вдавлен. Соматопист имеет булавовидно вздутую вершину.

Остальные элементы колонии в нашем материале отсутствуют и не описаны в литературе.

Распространение. Берингово море; северная часть Тихого океана ($47^{\circ}18.9'$ с. ш. и $175^{\circ}57'$ в. д.; $37^{\circ}35'$ с. ш. и $139^{\circ}59'$ з. д.); южная Атлантика и юго-западная часть Индийского океана.

Рис. 73. Нектофоры *Bargmannia elongata* Totton.

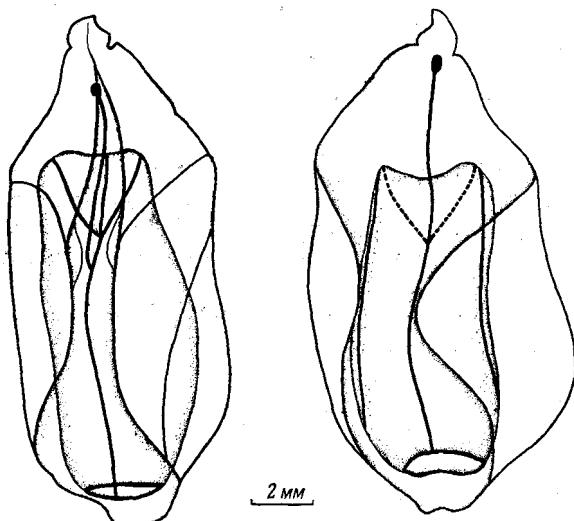
Батипелагический вид.

В коллекциях ЗИН АН СССР имеется незначительное количество нектофоров из Берингова моря и указанных выше районов северной части Тихого океана.

III. Семейство APOLEMIDAE Huxley, 1859

Physophorae с небольшим овальным пневматофором, лишенным пневматопоры. Нектосом хорошо развит и несет 2 продольных ряда нектофоров. Между нектофорами на нектосоме помещаются лишенные щупалец цистозиды. Длинный сифосом несет кормидии, располагающиеся на значительном расстоянии друг от друга. Кроющие пластинки имеются и покрыты нематоцистами. Арканчики не ветвятся.

В исследуемом районе обнаружен только один род — *Ramosia* gen. nov.



1. Род RAMOSIA Stepanyants gen. nov.

Apolemidae, у которых кормидии располагаются на небольших ветвях, отходящих от сифосома.

Описываемый род очень близок к роду *Apolemia*, также принадлежащему к *Apolemidae*. Представители *Ramosia* и *Apolemia* имеют близкие по форме нектофоры, между которыми на нектосоме располагаются цистозоиды. Но *Ramosia* существенно отличается от *Apolemia* прежде всего расположением кормидиев на ветвях. Кроме того, цистозоиды нектосома у *Ramosia* крупнее, чем у *Apolemia*, и лежат лишь по одному между двумя нектофорами левого ряда нектосома (у *Apolemia* цистозоиды располагаются по 2—4 между двумя нектофорами).

Тип рода: *Ramosia vitiazi* Stepanyants sp. nov.

1. *Ramosia vitiazi* Stepanyants sp. nov. (рис. 74—78).

Тип вида хранится в ЗИН АН СССР. «Витязь», ст. 917. Молодая колония (рис. 74), общая длина которой неизвестна из-за сильно сократившего

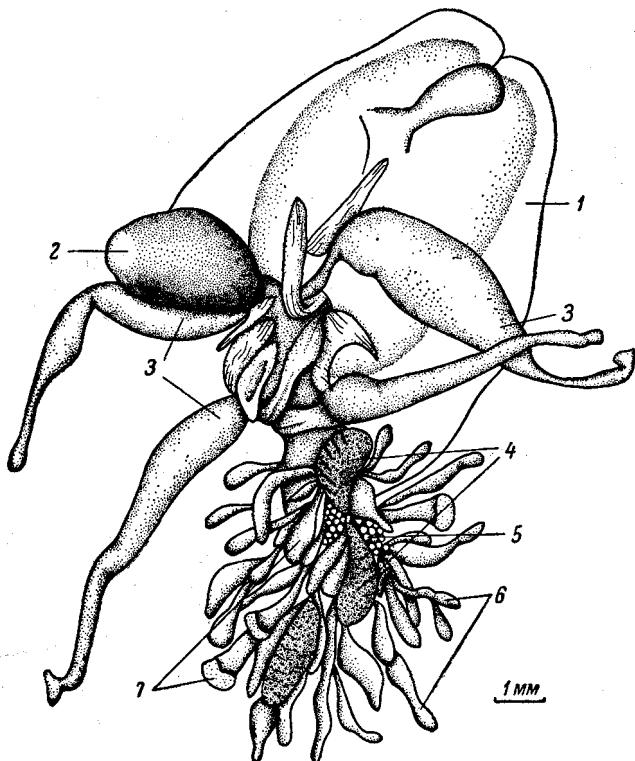


Рис. 74. Общий вид сократившейся колонии *Ramosia vitiazi* Stepanyants.

1 — нектофор; 2 — пневматофор; 3 — цистозоиды; 4 — крючие пластинки; 5 — гоноденды; 6 — пальпоны; 7 — гастро-зоиды.

ствола, несет овальный пневматофор (1—3 мм высотой). Пневматофор лишен апикальной поры и окрашен в коричнево-красный цвет. Коричнево-красный нектосом (также сократившийся) несет следы прикрепле-

ния 7 пар взрослых нектофоров и 4—5 пар нектофорных почек. Между двумя нектофорами левого ряда располагается по 1 цистозоиду. Способ прикрепления цистозоида таков, что основание каждого лежит на отростке, также дающем начало ламелле, соединяющей нектофор с нектосомом (рис. 75). Коричнево-красные нектофоры (11—14 мм в высоту и 9—12 мм в ширину) имеют плотную и толстую

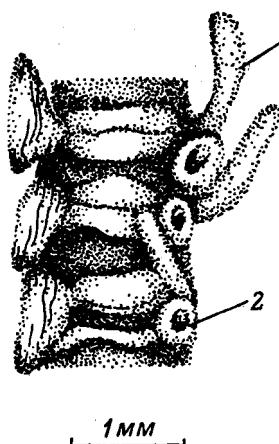


Рис. 75. Участок нектосома
Ramosia vitiazzi Stepa-
nyants.

1 — место прикрепления некто-
фора; 2 — место прикрепления
цистозоида.

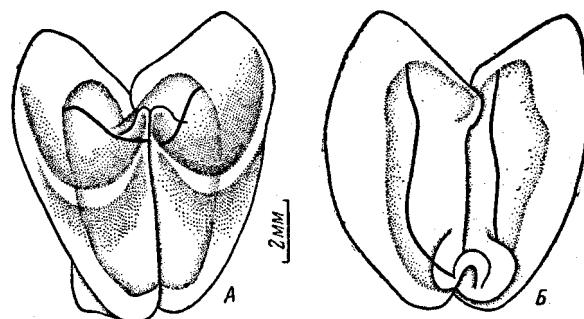


Рис. 76. Нектофор *Ramosia vitiazzi* Stepanyants.
А — вентральная сторона нектофора; Б — дорзальная
сторона нектофора.

мезоглею, округлый контур и крылья, направленные вверх (рис. 76). Вентральная стенка нектофора вогнутая, тогда как дорзальная, напротив, выпуклая. Нектосак, занимающий большую часть высоты нектофора, повторяет его форму. Латеральные радиальные каналы делают очень незначительный изгиб и часто образуют корот-

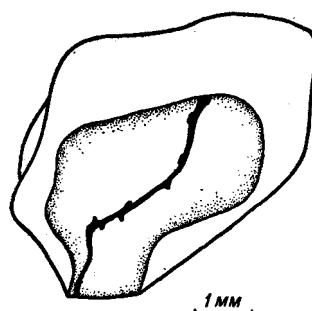


Рис. 77. Нектофор *Ramosia vitiazzi* Stepanyants.
Вид сбоку.

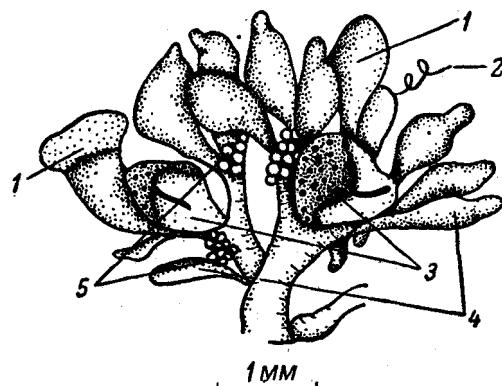


Рис. 78. Кормидий *Ramosia vitiazzi*
Stepanyants.

1 — гастрозоиды; 2 — щупальце; 3 — кроющие
пластинки; 4 — пальпоны; 5 — генофоры.

кие боковые выросты (рис. 77). Кормидии располагаются на ветвях (рис. 78): каждая ветвь, дающая веточки второго порядка, несет гастрозоиды (1) с неветвящимися щупальцами (2), кроющие пластинки (3) и пальпоны (4), у основания которых располагаются генофоры (5). Вслед-

ствие сокращения ствola, величину расстояния между кормидиями установить невозможно.

Распространение. Охотское и Берингово моря; Тихоокеанское побережье Курильских островов.

Встречен в ловах, горизонты которых лежат в пределах от 0 до 2000 м. Ввиду поимки одного экземпляра на поверхности в июне можно предположить, что в летние месяцы этот вид обитает в верхних горизонтах.

R. vitiasi похож на единственный вид рода *Apolemia* — *A. uvaria* — формой и величиной нектофоров и формой кроющих пластинок, но отличается цветом колонии и ее частей (пневматофор, нектофоры и прочие зооиды *A. uvaria* бесцветны), рельефом мезоглеальной поверхности нектофоров и характером ветвления радиальных каналов (у *A. uvaria* короткие веточки отходят от апикальной части латеральных каналов, в том месте, где таковые делают петлеобразный изгиб, тогда как латеральные каналы нектофоров *R. vitiasi* могут давать короткие отростки на протяжении всей своей нисходящей части).

Подотряд CALYCOPHORAE

Siphonantheae, колонии которых лишены пневматофора. Нектофоры выпοчковываются на «ложном нектосоме», составленном мускулистыми отростками нектофоров. Зона почкования нектосома лежит непосредственно возле таковой сифосома. Нектосом несет от 1 до 8 пар дефинитивных нектофоров. Сифосом выпοчковывает полиморфные кормидии, состоящие из гастrozоидов с арканчиками, гонофоров и кроющих пластинок (последние иногда отсутствуют). Пальпоны с пальпакулами и цистозоиды отсутствуют.

Эвдоксии (либо эрсеи), как правило, образуются. Исключение составляет семейство *Hippopodiidae*.

Надсемейство POLYNECTOIDEA Stepanyants superfam. nov.

Calycophorae, на нектосоме которых выпοчковывается более двух дефинитивных нектофоров.

IV. Семейство HIPPOPODIIDAE

Calycophorae со значительным количеством дефинитивных нектофоров (до 8 пар в одной колонии). Каждый нектофор сплющен в дорзо-центральном направлении и имеет весьма характерную призматическую или овальну форму с большим или меньшим количеством зубцов. Центральный канал нектосака образует «центральный синус».

Сифосом не имеет четких кормидиев. Кроющих пластинок нет. Гонофоры сильно редуцированы.

Ни эвдоксий, ни эрсеи не образуется.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ РОДОВ СЕМЕЙСТВА HIPPOPODIIDAE

- 1 (2). Нектофоры овальные. Тентиллы (0.20—0.30 мм каждая) на всех стадиях своего развития представляют книдосак 1. *Hippopodius* Q. et G.

2 (1). Нектофоры в большей или меньшей степени призматической формы. Молодые тентиллы представляют собой спирально скрученный книдосак. Величина тентилл 0.70—1.05 мм 2. *Vogtia Kölliker.*

1. Род *HIPPOPODIUS* Quoy et Gaimard, 1827

Forskål, 1776 : 14 (*Gleba*); Otto, 1823 : 309 (*Gleba*); Quoy a. Gaimard, 1827 : 172; Eschscholtz, 1829 : 140; Kölliker, 1853 : 28; Vogt, 1854 : 144; Leuckart, 1854 : 50; Gegenbaur, 1860 : 88; Keferstein a. Ehlers, 1861 : 22; Claus, 1863 : 19; Haekel, 1888b : 177, 178, 179 (*Polyphyes*); Chun, 1897a : 33; Schneider, 1898 : 82—83; Bigelow, 1911b : 207, 208; 1913 : 66; Moseg, 1925 : 409 (частью); Bigelow a. Sears, 1937 : 13; Leloup, 1955 : 6.

Дефинитивные нектофоры овальные, в своей базальной части несут по 2 зубца. Тентиллы на всех стадиях развития мешковидны.

Монотипический род.

Тип рода: *Gleba hippopus* Forskal, 1775.

1. *Hippopodius hippopus* (Forskal, 1776) (рис. 79).

Forskål, 1775 : 14, 1776 : tab. 143, fig. E (*Gleba*); Otto, 1823 : 309, Taf. XLII, Fig. 3, a—d (*Gleba excisa*); Quoy a. Gaimard, 1827 : 172, pl. IV A, figs. 1—12 (*luteus*); 1833 : 67—69, pl. II, figs. 13—21 (*Stephanomia hippopoda*); Delle Chiaye, 1828 : 64 (*excisus*); 1841 : 122, tab. 92, fig. 7; tab. 149, fig. 1, 2 (*luteus*); Eschscholtz, 1829 : 146 (*luteus*); Blainville, 1830 : 110; 1834 : 121, pl. II, fig. 4 (*Protomedea lutea*, *P. uniformis*, *P. calceolaria*, *P. notata*); Costa, 1836 : 3—5, tab. II (*mediterraneus*); Lesson, 1843 : 473 (*luteus*, *Elephantopus neapolitanus*); Leuckart, 1853 : 3—40, Taf. II, Fig. 24, 25 (*Gleba*); 1854 : 51—61, Taf. XII, Fig. 1—4 (*Gleba*); Kölliker, 1853 : 28—31, Taf. VI, Fig. 1—5 (*neapolitanus*); Gegenbaur, 1854 : 58 (*neapolitanus*); Vogt, 1854 : 93—97, Taf. XIV, Fig. 7—12; Taf. XV, Fig. 1, 2 (*luteus*); Keferstein a. Ehlers, 1861 : 22, 23, pl. 1, figs. 7, 8; pl. III, figs. 11, 12; pl. V, figs. 18—21 (*gleba*); Claus, 1863 : 551, 552, Taf. XLIII, Fig. 27 (*gleba*); Müller, 1870—1871 : 78—82, Taf. III, Fig. 1—8 (*luteus*); Мечников, 1874 : 449, 450, табл. LIX, рис. 5—8 (*gleba*); Fewkes, 1882b : 304, pl. I, figs. 31—33 (*gleba*); Weissman, 1883 : 194—198, Taf. XX, XXI, Fig. 9—13 (*luteus*); Chun, 1887a : 13 (*luteus*); 1888 : 1165 (773); 1150—1151 (758, 759); fig. 115 (*luteus*); 1892 : 90—92, Fig. 3 (*luteus*); 1897a : 34, 35 (*luteus*), 103 (*ungulatus*); 1897b : 63—65, text-figs. 6, a—c, 7 (*luteus*); 1913 : 34—41, text-figs. 5—8; Haekel, 1888b : 178 (*gleba*); 179—181, pl. XXIX, figs. 1—8 (*Polyphyes unguilata*); Schneider, 1898 : 82—84; Vanhoffen, 1906 : 22, 23, Text-fig. 26—30 (*luteus*); Richter, 1907 : 589—606, Taf. XXVIII, Fig. 27—34; Taf. XXIX; Lenssen a. Van Riemsdijk, 1908 : 62 (*luteus*); Bigelow, 1911a : 350, 351; 1911b : 208—210; 1913 : 66; 1918 : 406; Münter, 1912 : 1—89; Moseg, 1925 : 409—416 (*luteus*); Leloup, 1933 : 15; 1934b : 5; 1935a : 6; 1935b : 5; 1936a : 7, 1955 : 6; Weill, 1934 : 508—509, figs. 338, 340 (*neapolitanus*); Leloup a. Hentschel, 1935 : 376, fig. 57; Totton, 1936 : 232; 1954 : 99—100; 1965 : 139, 140, pl. XXVIII, figs. 1, 2; pl. XXIX, figs. 1—3; Bigelow a. Sears, 1937 : 14—17, text-figs. 15—19; Boopne, 1938 : 40; Moore, 1949 : 12, figs. 12—15; Totton a. Fraser, 1955e : 59, fig. 1, a, b, c.

Ларвальный нектофор овальной или шаровидной формы, до 7 мм в диаметре. Узкая гидроциальная щель, занимающая серединуentralной стороны нектофора, ведет в глубокий карман гидроциума. Небольшой овальный нектосак с помощью педикулярного канала соединяется с восходящим каналом соматоциста (рис. 79, A).

Дефинитивных нектофоров обычно 8. Нектофор (3—21 мм высотой) своеобразной формы, больше всего в профиль напоминающий копыто (рис. 79, Г). В фас каждый нектофор овальный (рис. 79, В), но в базальной своей части имеет два зубца. Дорзальная стенка нектофора выше отверстия субумбреллы несет 4 мезоглеальных выроста. Нектосак неглубокий,

округлый. Радиальные каналы субумбреллы неравной длины. Овальный вентральный синус у молодых нектофоров значительной величины; у взрослых он сужается и едва превышает ширину вентрального канала. Гидроциальная выемка неглубока. Неветвящийся соматоцист имеет форму столбика.

Тентиллы (рис. 79, *Б*) (0.20—0.25 мм) мешковидны и состоят из анакрофор, десмонем, аизориз равноресничных и мастигофор микробазальных.

Распространение. Северо-западная часть Тихого океана (40° с. ш.); тропическая Пацифика; Северная Атлантика (отмечен для

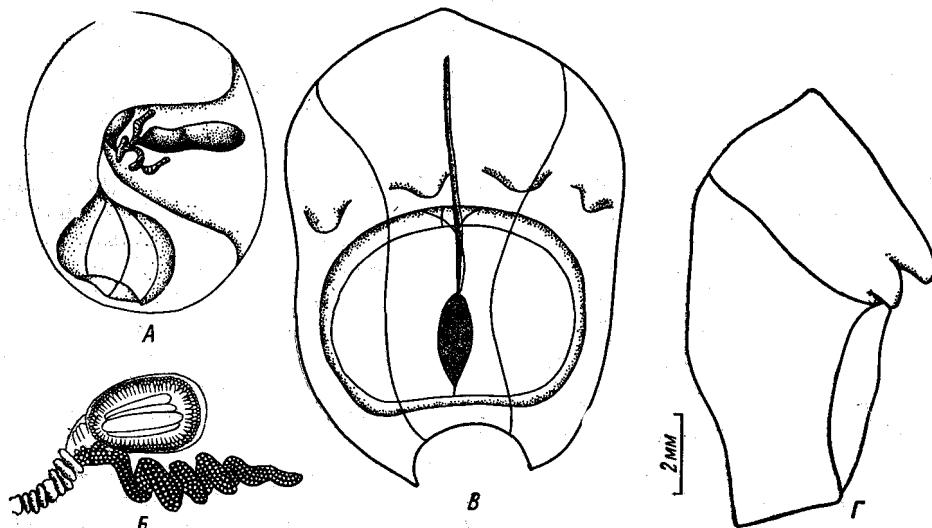


Рис. 79. *Hippopodius hippocampus* (Forskal, 1776).

A — ларвальная колония (по Мозер); *Б* — тентиля арканчика (по Геккелю); *В* — нектофор с дорзальной стороны; *Г* — нектофор сбоку.

Северного и Норвежского морей); тропическая Атлантика; Средиземное море; Индийский океан.

Теплолюбивая форма, обнаруженная на различных глубинах. Часто встречается на поверхности.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется очень небольшое количество дефинитивных нектофоров из северо-западной Пацифики.

2. Род VOGTIA Kölliker, 1853

Кölliker, 1853 : 28; K e f e r s t e i n u. E h l e r s, 1861 : 23; V o g t, 1854 : 144; Ha e c k e l, 1888b : 182; Ch u n, 1897a : 35; Bi g e l o w, 1911b : 210; 1913 : 66; 1918 : 405; M o s e r, 1925 : 409 (*Hippopodius*, частью); Bi g e l o w a. S e a r s, 1937 : 17; T o t t o n, 1954 : 100; L e l o u r, 1955 : 7.

Дефинитивные нектофоры призматической формы. Каждый нектофор имеет 5 основных зубцов. Тентиллы по мере своего развития проходят стадии от кнайдобанда до кнайдосака.

Тип рода: *Vogtia pentacantha* Kölliker, 1853.

**ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА
*VOGTIA KÖLLIKER***

- 1 (2). Ребра, грани и вся мезоглеальная поверхность нектофора несут многочисленные выросты мезоглеи. Вентральный синус имеет характерные латеральные крылья 1. *V. spinosa* Keferstein et Ehlers.
- 2 (1). Ребра, грани и поверхность нектофора мезоглеальных выростов не имеют. Лишь у молодых нектофоров ребра несут легкую зубчатость. Вентральный синус крыльев не имеет . . . 2. *V. serrata* (Moser).

1. *Vogtia spinosa* Keferstein et Ehlers, 1861 (рис. 80).

Keferstein et Ehlers, 1861 : 24, pl. 5, fig. 16; *Haacke*, 1888b : 364; 182, pl. XXIX, figs. 9—14 (*köllikeri*); *Bigelow*, 1911b : 210, pl. XV, figs. 5—12; 1931 : 537; *Moser*, 1925 : 419 (*Hippopodius spinosus*); *Leloup*, 1933b : 19; *Bigelow et Sears*, 1937 : 18, 19; *Totton et Fraser*, 1955e : 59, fig. 3; *Totton*, 1965 : 140—142, text-fig. 81, 3.

Ларвальный нектофор неизвестен. Дефинитивные нектофоры (до 6 пар в одной колонии) достигают 3—20 мм в высоту. Каждый нектофор в форме пятиугольной призмы напоминает таковой *V. pentacantha* и *V. serrata*. Отличительной чертой этого вида является наличие большого числа мощных мезоглеальных выростов как на ребрах и гранях, так и на стенках нектофоров. Вентральный синус имеет характерные латеральные крылья (рис. 80).

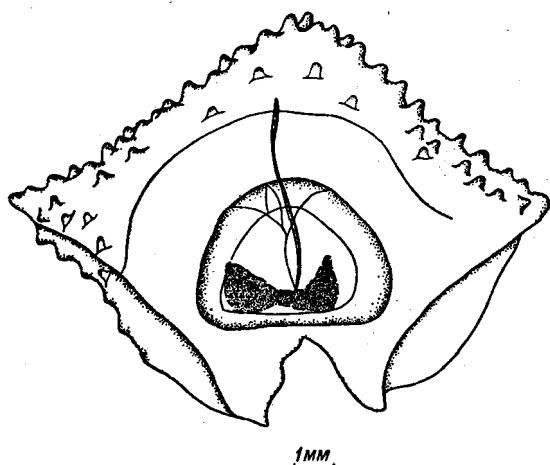


Рис. 80. Нектофор *Vogtia spinosa* Keferstein et Ehlers, 1861.

Батипелагический вид. Иногда встречается на поверхности, но предпочитает глубины 300—400 м.

В нашей фауне этот вид не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР представлен несколькими нектофорами из северо-восточной части Тихого океана (40° с. ш. и $127^{\circ}39'$ з. д.).

2. *Vogtia serrata* (Moser, 1925) (рис. 81—87).

He Kölleger, 1853 : 31 (*pentacantha*); *Moser*, 1912a : 329 (*pentacantha*); 1915b : 653 (*Hippopodius serratus*); 1925 : 420, pl. 27, fig. 6—8; pl. 28, fig. 4—9 (*H. serratus*); *Bigelow*, 1913 : 66, pl. 5, figs. 7—9, pl. 6, fig. 6 (*pentacantha*); 1918 : 405; 1931 : 538; *Leloup*, 1933b : 18; 1955 : 7; *Hardy et Gunther*, 1935 : 106; *Bigelow et Sears*, 1937 : 19; *Kramper*, 1942 : 5, fig. 1; *Наумов*, 1955 : 62, табл. X, рис. 1 (*pentacantha*); *Totton et Fraser*, 1955e : 55, fig. B; *Totton*, 1965 : 142, pl. XXVII, fig. 3.

Гладкий ларвальный нектофор овальной формы (3—11 мм в высоту), несколько сплющен дорзо-вентрально. Гидроциальное впячивание занимает почти всю вентральную поверхность нектофора. Края гидроциальной выемки образуют подобие лопастей. Нектосак конической формы; по краю его отверстия проходит велум, значительно сужающийся у вентральной стенки нектосака. Педикулярный канал нектосака впадает в простой языковидный соматоцист (рис. 81). Дефинитивные нектофоры, число которых достигает 11 в одной колонии, призматической формы. Нектофор (от 1 до 28 мм в высоту) имеет по 5 отчетливых уголобразных выростов, с ребрами между ними (рис. 82). Ребра молодых нектофоров зазубрены. У взрослых нектофоров зубчатость исчезает, а ребра, грани и углы выражены менее отчетливо (рис. 83, 84). Лопасти мезоглеи на вентральной стороне некто-

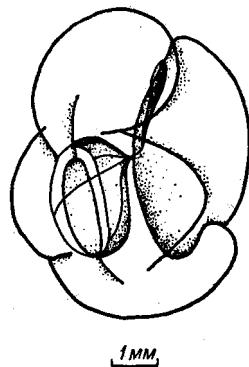


Рис. 81. Ларвальный нектофор *Vogtia serrata* (Moser, 1925).

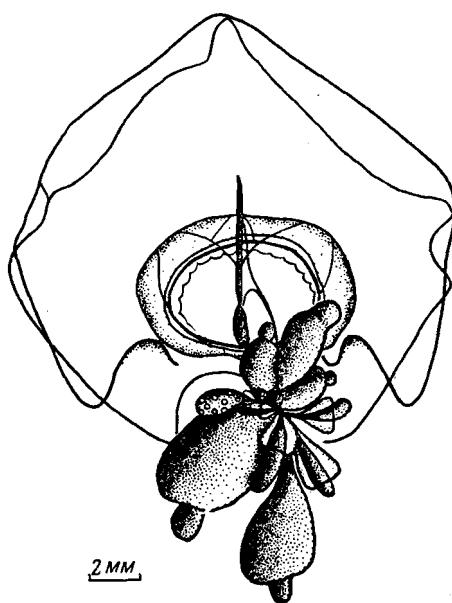


Рис. 82. Нектофор и участок сокращающейся колонии *Vogtia serrata* (Moser, 1925).

фора ограничивают гидроциальный желоб, который у более старых нектофоров почти не выражен. Соматоцист неветвящийся, имеет в большей или меньшей степени выраженную языковидную форму. С помощью короткого педикулярного канала соматоцист соединяется с системой каналов нектосака. Радиальные каналы нектосака неравной длины: короткий дорзальный, более длинный вентральный и 2 петлевидных латеральных каналов. Вентральный синус, треугольный у молодых нектофоров, значительно сужается у более старых. Нектофоры одинакового возраста подвержены сильной изменчивости как в форме, так и в величине колоколов (рис. 83, 84, 85). Гастрозоиды с хорошо выраженным желудками, бутылковидной формы или почти шаровидны (в зависимости от степени их сокращения) (рис. 82). Тентиллы могут достигать в длину 1 мм и по мере своего развития проходят стадии от спирально скрученного книдобанда до книдосака (рис. 86). Геммальные гинофоры и андрофоры обладают очень сильно развитыми манубриумами (рис. 87).

Распространение. Берингово, Охотское, Японское моря, Тихоокеанское побережье Курильских о-вов; восточное и западное побережье Японии, Восточно-Китайское море; Атлантический океан (от юго-западной Ирландии на севере Атлантики, до 35° ю. ш.); Индийский океан

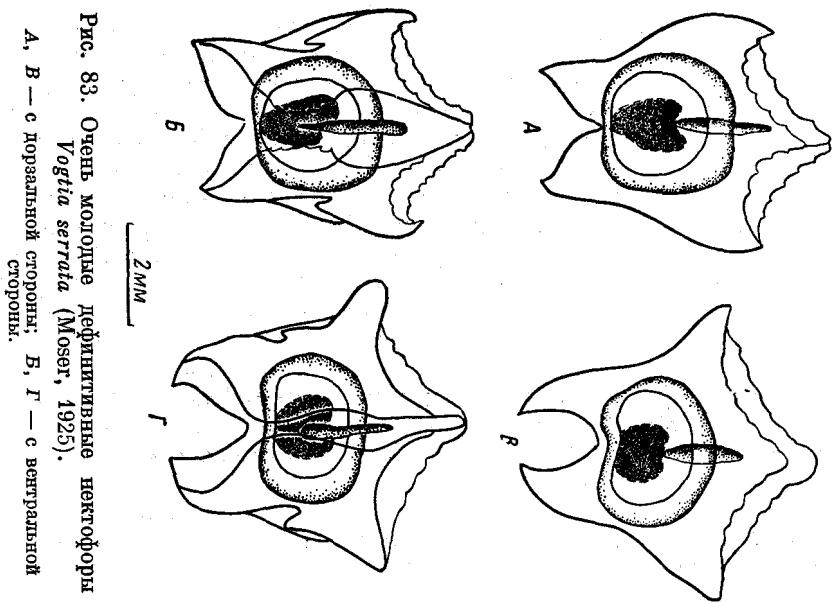


Рис. 83. Очень молодые дефинитивные нектофоры *Vogtia serrata* (Moser, 1925).

A, B — с дорзальной стороны; *Б, Г* — с вентральной стороны.

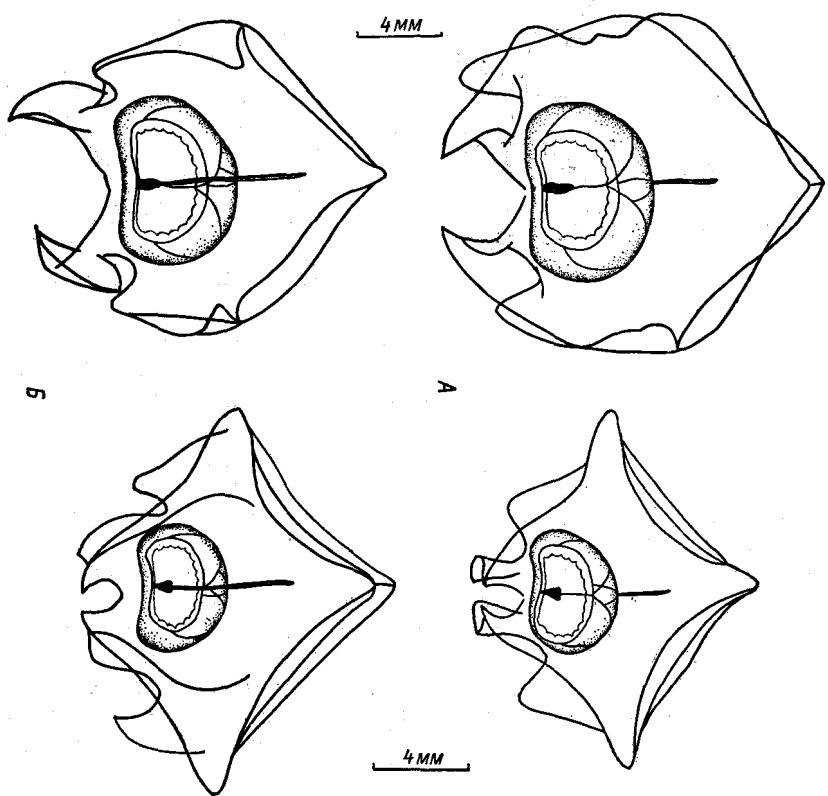


Рис. 84. Дефинитивные нектофоры *Vogtia serrata* (Moser, 1925).

A — с дорзальной стороны; *Б* — с вентральной стороны.

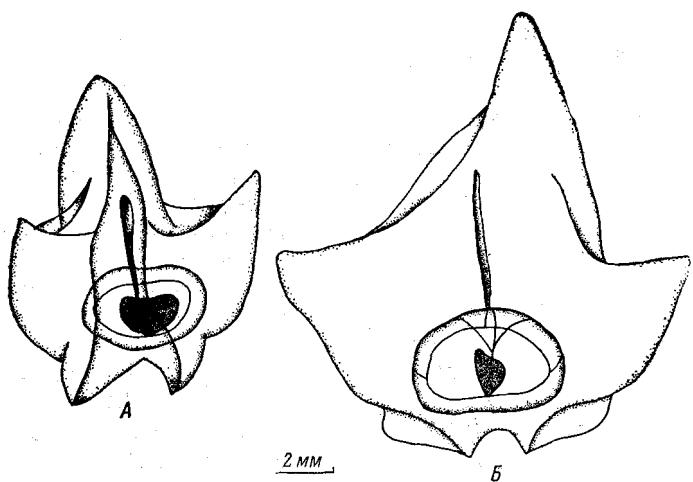


Рис. 85. Дефинитивные нектофоры *Vogtia serrata* (Moser, 1925).

A — с вентральной стороны; *B* — с дорзальной стороны.

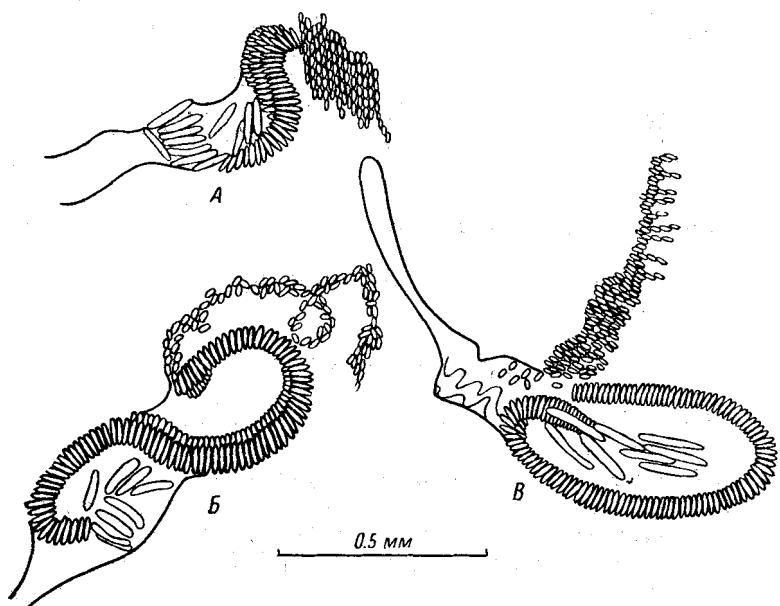


Рис. 86. Тентаклы *Vogtia serrata* (Moser, 1925).

A — книдобанд; *B*, *B'* — книдосак.

(районы Мадагаскара и юго-восточного побережья Африки). Антарктические воды (68° ю. ш. и 80° в. д.).

Широко распространенный вид, обнаруженный на различных горизонтах, преимущественно глубже 200 м (иногда встречается на поверхности).

В коллекциях ЗИН АН СССР представлен в большом количестве.

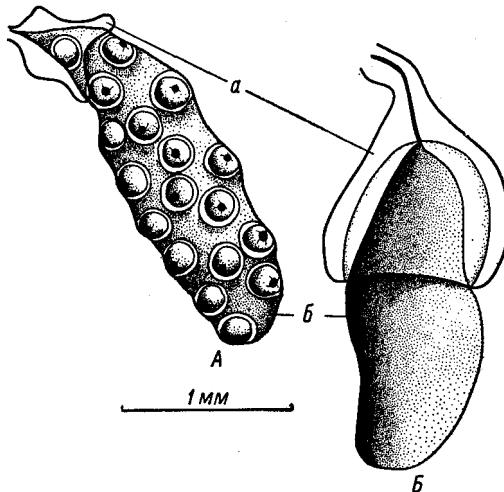


Рис. 87. Гонофоры *Vogtia serrata* (Moser, 1925).
А — гинофор; Б — андрофор. а — колокол гонофора; б — манубриум.

нуса у старых нектофоров, в то время как у *V. serrata*entralный синус имеется. У молодых нектофоров *V. pentacantha*entralный синус меньше, чем у *V. serrata*.

Надсемейство DINECTOIDEA Stepanyants superfam. nov.

Calycoiphora, на нектосоме которых выпачковывается не более двух дефинитивных нектофоров.

V. Семейство PRAYIDAE

Calycoiphora с 1—2 дефинитивными нектофорами. Каждый нектофор имеет овальную, цилиндрическую или пирамидальную, редко ланцетовидную форму и более или менее сплющен в дорзо-вентральном направлении (или латерально). Гидроциальная выемка представлена узкой щелью, идущей вдоль вентральной стороны нектофора.

Если нектофоров два, то они лежат друг против друга.

Особи сифосома образуют кормидии. Кроющие пластинки имеются. Гонофоры развиты нормально.

Образуются либо эвдоксии, либо эрсеи.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДСЕМЕЙСТВ И РОДОВ СЕМЕЙСТВА PRAYIDAE

1 (2). Дефинитивный нектофор всегда один. Отсутствуют даже почки других нектофоров. Форма нектофора пирамидальная или ланцетовидная. (Подсемейство Nectopyramidinae) . . . 1. *Nectopyramis* Bigel.

- 2 (1). Дефинитивных нектофоров два. Если имеется только один нектофор, то в колонии можно обнаружить почку другого нектофора. Форма нектофора овальная, бобовидная или цилиндрическая.
- 3 (6). Оба дефинитивных нектофора развиты нормально, т. е. имеют примерно одинаковую величину и форму. (Подсемейство *Prayinae*).
- 4 (5). Нектофоры (до 50 мм длиной) овальные или бобовидные. Соматоцист нектофора простой. Радиальные каналы нектосака не ветвятся, их всегда 4 2. *Rosacea* Q. et G.
- 5 (4). Нектофоры цилиндрические, до 70 мм в длину. Соматоцист нектофора ветвится. Радиальные каналы нектосака (в числе более 4) всегда ветвятся 3. *Praya* Blainv.
- 6 (3). Один из дефинитивных нектофоров более или менее редуцирован, т. е. нектофоры разной величины и формы. (Подсемейство *Amphicaryoninae*).
- 7 (8). Меньший из двух дефинитивных нектофоров редуцирован до состояния дисковидной пластиинки; его субумбрелла либо отсутствует, либо развита очень слабо. Соматоцист обоих нектофоров состоит из восходящего и нисходящего стволов . . . 4. *Amphicaryon* Chun.
- 8 (7). Меньший из двух дефинитивных нектофоров не редуцирован до состояния дисковидной пластиинки; он только слегка уплощен в дорзо-вентральном направлении. Субумбрелла меньшего нектофора развита хорошо. Соматоцист обоих нектофоров представлен только восходящим каналом, с большим головчатым впадением на конце 5. *Maresearsia* Totton.

Подсемейство N E C T O P Y R A M I D I N A E Bigelow, 1911

Prayidae с единственным, бессменным нектофором. В колонии нет даже почек других нектофоров.

1. Род NECTOPYRAMIS Bigelow, 1911

Bigelow, 1911a: 338; 1911b: 191; 1913: 63; Moser, 1925: 113; Bigelow a. Sears, 1937: 5; Totton, 1954: 77; Leloup, 1955: 5.

Крупный дефинитивный нектофор пирамидальной формы, или вытянут ланцетовидно. Соматоцист, состоящий из восходящего и нисходящего каналов, разветвлен.

Тип рода: *Nectopyramis theitis* Bigelow, 1911.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА
NECTOPYRAMIS BIGELOW

- 1 (4). Нектофор пирамидальной формы.
- 2 (3). Радиальные каналы субумбреллы нектофора сливаются в один педикулярный канал, впадающий в соматоцист . . . 2. *N. diomedea* Bigel.
- 3 (2). Радиальные каналы субумбреллы не сливаются в один педикулярный канал. Каждый из радиальных каналов непосредственно впадает в соматоцист 1. *N. thetis* Bigel.
- 4 (1). Нектофор ланцетовидной формы 3. *N. natans* (Bigel.).

1. *Nectopyramis thetis* Bigelow, 1911 (рис. 88).

Bigelow, 1911a: 338—340, pl. XXVIII, figs. 1—4; Moser, 1925: 115; Leloup, 1932: 1, fig. 1—5; 1933a: 10, pl. 1, fig. 11—15; 1955: 5; Bigelow a. Sears, 1937: 5—7, figs. 2—5; Totton, 1954: 78—82; text-figs. 35—37; 1965: 135, text-figs. 76, 77; Totton a. Fraser, 1955d: 58, 2, 3, figs. 4, 5.

Полигастрическая стадия. Единственный дефинитивный нектофор (10—13 мм в высоту) в форме пирамиды с 4 тупыми углами и закругленными ребрами между ними. Мелкая дисковидная субумбрелла имеет волнистый край и соединяется с нисходящей ветвью соматоциста непосредственно своими четырьмя радиальными каналами (рис. 88). Гидроциум неглубокий. Соматоцист представлена системой слабо разветвленных восходящих, нисходящих и поперечных каналов. Ствол колонии начинается от соматоциста «центральным органом».

Эрсея. Треугольная кроющая пластинка (до 9 мм высотой) имеет закругленные края и ветвящийся филлоцист. Гонофор пирамидальной формы; полость его субумбреллы тоже имеет 4 радиальных канала, каждый из

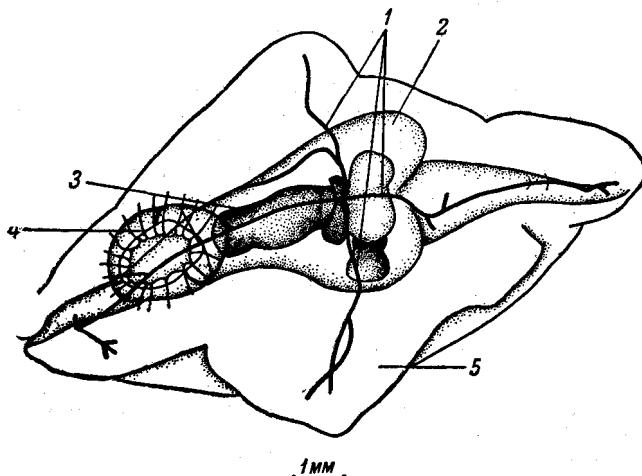


Рис. 88. Колония *Nectopyramis thetis* Bigelow, 1911.

1 — ветви соматоциста; 2 — гидроциальная щель; 3 — гастроозоид;
4 — нектофор; 5 — нектофор.

которых впадает в педикулярный канал гонофора, за пределами субумбреллы. Имеются специальные нектофоры.

Распространение. В северной Пацифики обнаружен единственный раз (38° с. ш. и 144° в. д.); Атлантический океан (районы Азорских и Канарских о-вов, Бискайский залив и Гибралтарский пролив, на север Атлантики заходит до северной части Северного моря и юго-западной Ирландии); Индийский океан (восточное побережье Африки и юго-восточная часть Индийского океана).

Батипелагический вид.

В наших водах не встречен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется единственный экземпляр полигастрической стадии *N. thetis*, обнаруженный э/с «Витязь» в северной части Тихого океана.

2. *Nectopyramis diomedea* Bigelow, 1911 (рис. 89).

Bigelow, 1911b : 191, pl. 1, figs. 1—6; 1913 : 63, 64; 1931 : 528, 529; Moseley, 1925 : 116; Totton, 1954 : 83—85, text-fig. 39, pl. V, figs. 2, 3; 1965 : 131—134, pl. XXIII, fig. 5, text-fig. 75; Totton a. Fraser, 1955d : 2, 3, figs. 6, 7.

Полигастрическая стадия. Единственный дефинитивный нектофор колонии (рис. 89, A) (38—39 мм в высоту и 26 мм в ширину) сплющен латерально, на дорзо-апикальном углу имеет гребень и по краям мелкого

округлого нектосака два притупленных выроста. Нектофор в поперечном сечении треугольной формы. Глубокий гидроциум открывается узкой щелью на вентральной стороне нектофора. Четыре канала субумбреллы сливаются в один педикулярный канал, дающий начало сложному соматоцисту, представленному системой восходящих и нисходящих ветвей. Ствол, лишенный резервных почек и следов прежнего прикрепления других нектофоров, несет отчетливые гастрозоиды. Кроющие пластинки тре-

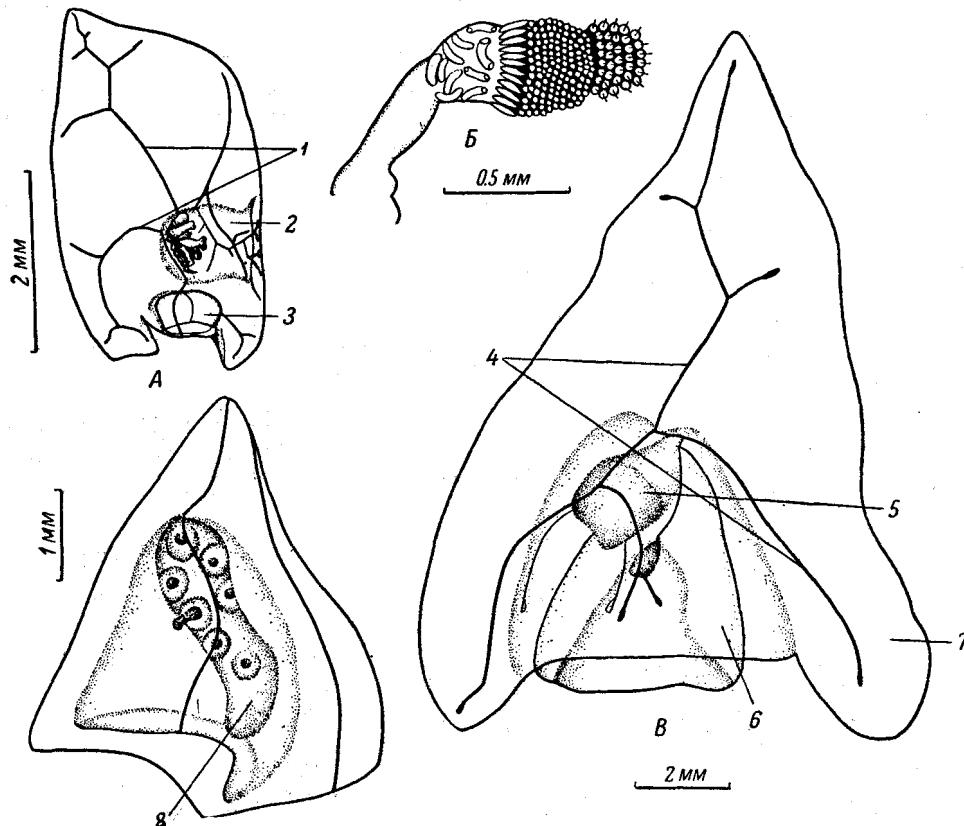


Рис. 89. *Nectopyramis diomedea* Bigelow, 1911.

A — полигастрическая колония (по Биджелоу); *Б* — тентилла; *В* — эвдоксия; *Г* — генофор. 1 — ветви соматоциста нектофора; 2 — гидроциум нектофора; 3 — нектосак нектофора; 4 — ветви филлоциста; 5 — гастрозоид; 6 — генофор; 7 — кроющая пластинка эвдоксии; 8 — манубриум генофора.

угольной формы, сплющенны латерально и имеют характерное ветвление филлоциста (см. описание эвдоксии), позволяющее установить принадлежность соответствующих эвдоксий к данному виду. На стволе располагаются почки генофоров разной степени зрелости и щупальца, дающие многочисленные тентиллы.

Эвдоксия. Кроющая пластинка (23—36 мм высотой и 19 мм шириной) треугольной формы, сплющена латерально и по краям гидроциальной выемки имеет два базальных выроста. Гидроциальная выемка занимает примерно $\frac{1}{3}$ высоты кроющей пластинки. Филлоцист представляет систему каналов, состоящую из четырех основных ветвей: 1 — апикальной, непарной, слабоветвящейся; 2 — непарной ветвящейся базальной; 3, 4 —

ветвящихся базальных, идущих над и под гидроциальной выемкой. Боковые ветви вилообразно разветвлены на концах (рис. 89, *B*). Генофор с глубокой полостью субумбреллы имеет на дорзальной стороне две крыловидные складки (рис. 89, *G*). Тентиллы щупалец представляют собой небольшие нити с двумя, расположенными одна на другой, шаровидными головками (большой 0.4—0.3 мм в диаметре, меньшей 0.25—0.10 мм), представляющими скопления нематоцитов разного строения (рис. 89, *B*).

Распространение. Арктический бассейн (в секторе Чукотского моря); Берингово море, восточное побережье Курильских о-вов; северо-восточная Пацифика (Уналашка, Сан-Франциско); тропическая Пацифика; Атлантический океан (юго-западная Ирландия и побережье Шотландии; Бермудские о-ва; район Южной Георгии); Индийский океан (восточное побережье Африки).

Батипелагический вид.

В коллекциях ЗИН АН СССР имеются эвдоксии *N. diomedea* из Арктического бассейна (сектор Чукотского моря) и из Берингова моря.

3. *Nectopyramis natans* (Bigelow, 1911) (рис. 90).

Bigelow, 1911b : 266—267, pl. XX, fig. 6 (*Archisoma*); 1919 : 344 (*Archisoma*); 1931 : 569—575, figs. 210—216 (*Archisoma*); Moseg, 1925 : 383 (*Archisoma*); Totton, 1954 : 82, 83, text-fig. 38; 1965 : 135—137, pl. XXVII, fig. 4.

Полигастрическая стадия. Единственный дефинитивный нектофор почти ланцетовидной формы (20—37 мм в длину и 8 мм в ширину), заострен с одной стороны и усечен с другой (рис. 90, *A*). Дорзальная по-

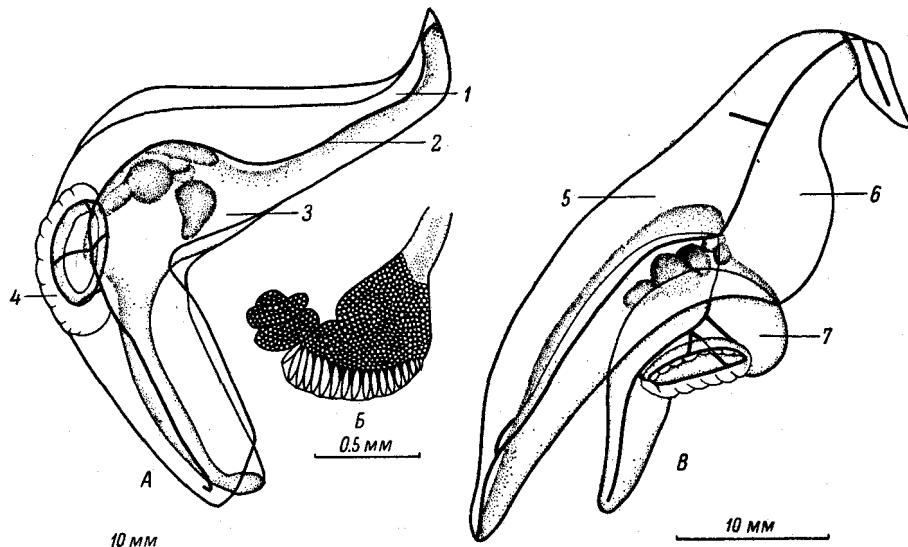


Рис. 90. *Nectopyramis natans* (Bigelow).

A — полигастрическая стадия; *B* — тентилла; *C* — эвдоксия. 1 — нектофор; 2 — соматоцит; 3 — гидроциум нектофора; 4 — нектосак нектофора; 5 — кроющая пласзинка; 6 — филлоцист; 7 — генофор.

верхность нектофора имеет 3 продольные борозды, идущие от вершины колокола до нектосака. Несколько латеральных борозд идет от вершины нектофора до его усеченного конца. Всю центральную поверхность некто-

фора занимает гидроциальная щель, расширяющаяся в своей середине. Соматоцист, проходя вдоль дорзальной стенки гидроциума и повторяя ее изгибы, слабо ветвится. В нектосак продолжаются 3 проксимальные ветви соматоциста, две из которых непосредственно переходят в дорзальный и вентральный радиальные каналы субумбреллы, а третья, раздваиваясь, дает 2 латеральные. Нектосак неглубок и имеет волнистый край субумбреллы. Ствол начинается от соматоциста «центральным органом».

Эвдоксия. Форма кроющей пластинки (44—35 мм в длину и 6—12 мм в высоту) тоже близка к ланцетовидной. Гидроциальная выемка занимает нижнюю половину вентральной стороны бракты. Филлоцист в виде каналов, из которых апикальный дает одну дорзальную ветвь, два других спускаются вниз, огибая гидроциальную выемку, и заканчиваются параллельно друг другу, либо сливаются в непарный канал. Ствол эвдоксии с единственным гастрозоидом начинается «центральным органом». Тентиллы щупальца (рис. 90, *B*) имеют по одной вытянутой головке с асимметрично расположеными нематоцистами и заканчиваются спирально закрученной терминальной нитью. Гонофор похож по форме на кроющую пластинку, но апикально срезан и притуплен (рис. 90, *B*). Наличие специальных нектофоров точно не установлено.

Распространение. Северо-западная часть Тихого океана (между 30° и 50° с. ш. и 150° и 180° в. д.); тропическая Пацифика (южнее Галапagosских островов); тропическая Атлантика (Бразильское побережье, юго-западная Африка); Индийский океан.

Батипелагический вид.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется 1 полигастрическая стадия и 3 эвдоксии из указанных выше районов северо-западной Пацифики.

Подсемейство PRAYINAE Haeckel, 1888

Prayidae с двумя дефинитивными нектофорами, имеющими примерно одинаковую величину и форму.

2. Род ROSACEA Quoy et Gaimard, 1827

Quoy a. Gaimard, 1827 : 176; Delle Chiaje, 1841 : 117 (*Physalia*); Vogt, 1852 : 144 (*Praya*); Leuckart, 1854 : 38 (*Praya*); Geenbergaur, 1854b : 453 (*Praya*); Chun, 1885 : 18 (*Praya*, *Lilyopsis*); 1897a : 12 (*Praya*, *Lilyopsis*); Haeckel, 1888b : 14, 15 (*Praya*); 145, 150 (*Lilyopsis*); Schneider, 1898 : 78 (частично); Bigelow, 1911b : 200 (*Praya*), 201; 1913 : 64; Moseg, 1925 : 373 (*Praya*); Bigelow a. Sears, 1937 : 10; Totton, 1954 : 87, 88.

Два дефинитивных нектофора (до 50 мм длиной) бобовидной или овальной формы. Соматоцист простой. Радиальные каналы нектосака не ветвятся, их всегда 4.

Тип рода: *Rosacea plicata* Q. et G., 1827.

1. *Rosacea plicata* Quoy et Gaimard, 1827 (рис. 91—93).

Quoy a. Gaimard, 1827 : 176, pl. 4b, figs. 2, 3; 177, pl. 4b (*ceutensis*); Delle Chiaje, 1829 : tab. 50, fig. 3 (? *Rhizophysa filiformis*); 1841 : 135, tab. 149, fig. 3 (*Rh. filiformis*); Vogt, 1851 : 140 (*Diphyes braga*); 1854 : 99, pl. 16, 17 (*Praya diphyses*); Köllicker, 1853 : 33, Taf. 9 (*P. diphyses*); Chun, 1885 : 280 (*Lilyopsis diphyses*); Haeckel, 1888b : 150 (*Lilyopsis diphyses*); Bigelow, 1911a : 341—343; 1911b : 197—201, pl. 2, figs. 7—9; 1913 : 64, 65, pl. 5, figs. 10, 11; Moseg, 1925 : 377 (*Praya diphyses*); Lehoup, 1933a : 8; 1955 : 6; Bigelow a. Sears, 1937 : 11, 76, figs. 9—14, 56; Sears, 1950 : 3; Totton, 1954 : 89—92, figs. 32, 41—43; 1965 : 116—118; text-figs. 65—67; Totton a. Fraser, 1955d : 2, 3, figs. 10, 11.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор (7—12 мм в диаметре) шарообразной формы, с узким отверстием гидроциума (рис. 91, Б). Соматоцист короткий, состоящий из восходящего и нисходящего каналов, отходит от «центрального органа»; в последний впадает и педикулярный канал нектосака.

Два дефинитивных нектофора бобовидной формы прилегают друг к другу вентральными сторонами (рис. 92, А). Один из них (лежащий чуть апикальнее второго) 7—30 мм длиной и 4—17 мм шириной, другой (дистальный) 12—32 мм длиной и 7—17 мм шириной. Овальный нектосак

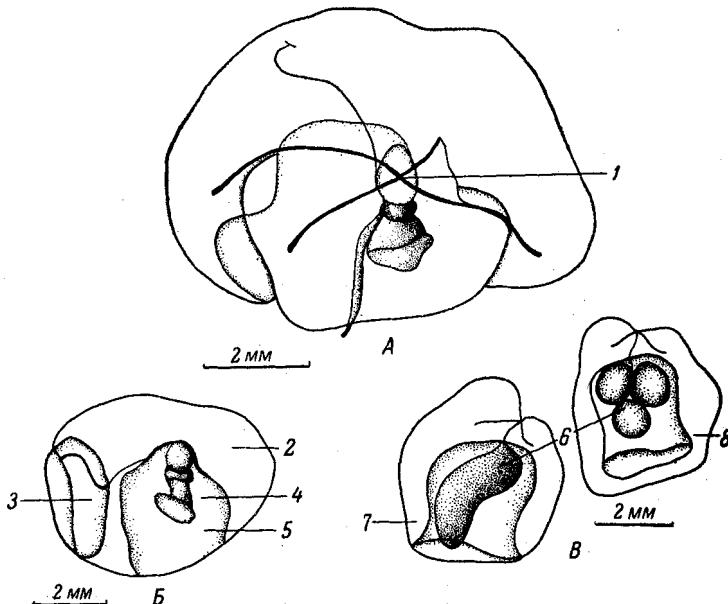


Рис. 91. *Rosacea plicata* Quoy et Gaimard.

А — кроющая пластинка эвдохсии; Б — ларвальная колония; 1 — гидрофоры; 2 — филлоцист; 3 — нектосак нектофора; 4 — гастроцист; 5 — гидроциум; 6 — манубриум гонофоров; 7 — андрофор; 8 — гинофор.

неглубок (2—4 мм в высоту) и имеет 4 субумбреллярных канала: два коротких (дорзальный и вентральный) и два длинных латеральных, изогнутых сигмовидно. Субумбреллярные каналы нектосака сливаются в общий педикулярный канал, впадающий в соматоцист нектофора. Соматоцист неразветвлен и состоит из коротких восходящего и нисходящего стволов (рис. 92, Б). Глубокий гидроциум располагается на вентральной стороне нектофора, занимая $\frac{2}{3}$ — $\frac{1}{3}$ ее поверхности. Узкая гидроциальная щель ведет в довольно широкий мешок, заключающий в себе начало ствола колонии (рис. 93, А). Гастроциоиды бутылковидной формы, тентиллы содержат анакрофоры, аизоризы равноресничные и мастигофоры микробазальные (рис. 93, Б).

Эвдохсия. Кроющая пластинка (8—20 мм в длину и 6—15 мм в высоту) шапковидна и характеризуется тремя лопастями (двумя латеральными и одной вентральной) (рис. 91, А). В лопасти заходят каналы начинающегося «центральным органом» филлоциста: два латеральных канала неравной длины, непарный вентральный и непарный дорзальный, отходящий от меньшего латерального канала. Концы ветвей филлоциста слегка вздуты.

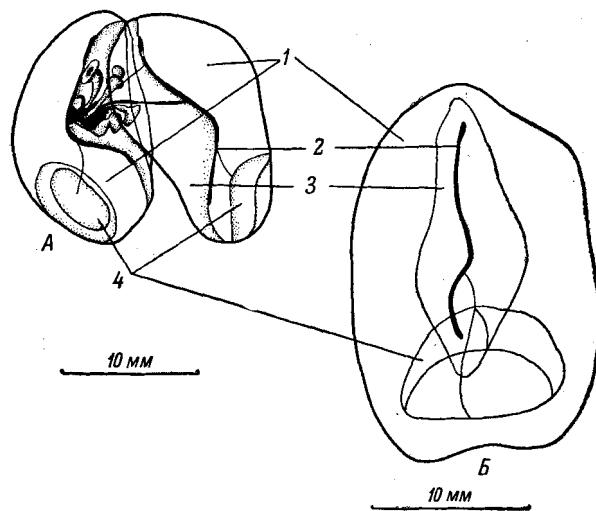


Рис. 92. *Rosacea plicata* Quoy et Gaimard.

A — колония; *Б* — один из нектофоров колонии с вентральной стороны. 1 — нектофоры; 2 — соматоцисты нектофоров; 3 — гидроциумы; 4 — нектосаки.

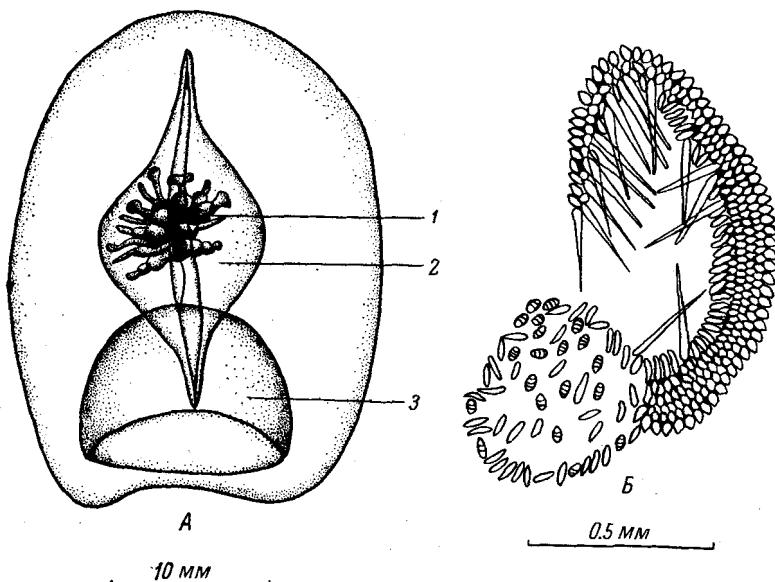


Рис. 93. *Rosacea plicata* Quoy et Gaimard.

A — нектофор колонии с вентральной стороны; *Б* — тентилла. 1 — сократившийся ствол колонии; 2 — гидроциум; 3 — нектосак.

Гонофоры (андрофоры и гинофоры) апикально имеют по две неравновеликие лопасти (рис. 91, B).

Распространение. Берингово, Охотское, Японское моря; северо-западная часть Тихого океана; восточная часть тропической Пацифики; Атлантический океан (на север Атлантики заходит почти до 60° с. ш.); Средиземное море; Индийский океан.

Таблица 4

Сравнение морфологических признаков *Rosacea plicata* и *R. cymbiformis*

Признак	<i>R. plicata</i>	<i>R. cymbiformis</i>
Форма и величина нектофоров.	Овальный, бобовидный; апикальный: 7—30 мм дл., 4—17 мм шир.; дистальный: 12—32 мм дл. и 7—17 мм шир.	Бобовидный или цилиндрический; апикальный: 40 мм дл. и 25 мм шир.; дистальный: 50 мм дл. и 35 мм шир.
Форма и величина нектосака.	Овальный, мелкий, с сигмовидными сагитальными каналами.	Колокольчатый, овальный, более глубокий, с сигмовидными сагитальными каналами.
Форма и величина гидроциума.	Короткий и широкий; занимает $\frac{2}{3}$ — $\frac{1}{3}$ длиныentralной поверхности нектофора.	Длинный и узкий; занимает большую часть centralной поверхности нектофора.
Форма и величина соматоциста.	Неветвящийся, короткий, состоит из восходящего и нисходящего каналов; концы слегка вздуты.	Неветвящийся, более длинный, состоит из восходящего и нисходящего каналов; концы вздуты или нет.
Строение тентиллы.	Прямая и слегка изогнутая, содержит анакрофоры, анизоризы равноресничные и мастигофоры микробазальные.	Прямая или изогнутая, содержит анакрофоры, анизоризы равноресничные и мастигофоры микробазальные.
Форма и величина кроющей пластинки эвдоксии.	Шапковидна, имеет 3 лопасти; 8—20 мм дл., 6—15 мм выс.	Шапковидна, имеет 3 лопасти; 10—12 мм дл., 8—11 мм в выс. (по Геккелю).
Ветвление филлокиста.	4 канала, непарный апикальный прикрепляется дистальнее отростка латерального канала.	4 канала, непарный апикальный прикрепляется проксимальнее отростка меньшего латерального канала.
Наличие специального плавательного нектофора.	?	Нет.

Обнаружен на самых различных глубинах: от поверхности до 3000 м. В коллекциях ЗИН АН СССР представлен в большом количестве.

R. plicata несомненно близок к *R. cymbiformis* Delle Chiaje, виду, с которым его очень легко спутать. О сходстве этих двух видов свидетельствует табл. 4.

Из табл. 4 видно, что форма нектофоров, форма и величина их нектосаков, форма соматоцистов, форма тентилл, так же, как величина и форма кроющих пластинок у *R. plicata* и *R. cymbiformis*, почти не отличаются.

Рознятся эти два вида величиной нектофоров, формой гидроциумов и их величиной относительно величины нектофоров, а также характером ветвления филлоциста.

3. Род PRAYA Blainville, 1834

Quoy a. Gaimard, 1833 : 83 (*Diphyes*, частично); Blainville, 1834 : 137; Bigelow, 1911b : 204 (*Nectodroma*); 1913 : 65 (*Nectodroma*); 1931 : 531; Moseg, 1925 : 381 (*Nectodroma*).

Два дефинитивных нектофора цилиндрической формы, до 70 мм каждый. Соматоцист нектофора ветвится. Многочисленные радиальные каналы нектосака разветвлены.

Род *Nectodroma*, введенный Биджелоу (Bigelow, 1911b) для *Diphyes dubia* Q. et G. и нового вида *N. reticulata*, впоследствии им же был сведен в синоним к роду *Praya*, так как автор последнего (Blainville, 1834) считал типом рода *P. praya* (*Diphyes dubia* Q. et G.).

Тип рода: *Diphyes dubia* Q. et G., 1834.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА PRAYA BLAINVILLE

- | | | |
|--------|--|-----------------------------------|
| 1 (2). | Восходящий канал соматоциста в своей апикальной части дает две ветви. Радиальные каналы нектосака ветвятся, но не дают анастомозов | 1. <i>P. dubia</i> (Q. et G.). |
| 2 (1). | Восходящий канал соматоциста в своей апикальной части не дает двух ветвей. Радиальные каналы нектосака ветвятся и анастомозируют между собой | 2. <i>P. reticulata</i> (Bigel.). |

1. *Praya dubia* (Quoy et Gaimard, 1834) (рис. 94).

Quoy a. Gaimard, 1833 : 106, 107, atl. pl. 5, figs. 37, 38 (*Diphyes*); Blainville, 1834 : 137, 646, pl. 6, fig. 4; Bigelow, 1911b : 204—206, pl. 3, figs. 8, 9 (*Nectodroma*); 1931 : 531, 532; Moseg, 1925 : 381—383, Text-fig. 55 (*Nectodroma*); Totton, 1965 : 122, 123, pl. XXIII, figs. 6, 7, text-fig. 70.

Полигастрическая стадия. Парвальный нектофор неизвестен. Два дефинитивных нектофора цилиндрической или несколько уплощенной формы. Каждый нектофор 46—57 мм в длину и 33—40 мм в ширину. Нектосак неглубокий, его многочисленные радиальные каналы разветвлены, но не дают анастомозов. Глубокий гидроциум занимает в длину всю центральную поверхность нектофора. Соматоцист образует восходящий и нисходящий стволы. Нисходящий ствол очень слабо ветвится; восходящий дает многочисленные отростки и апикально распадается на две ветви, которые идут к вершине колокола, затем поворачивают назад и на всем своем протяжении многократно ветвятся (рис. 94).

Эвдоксия. Неизвестна.

Распространение. Северо-восточная часть Тихого океана (40°01' с. ш. и 127°39' з. д.); тропическая Пацифика (от Галапагосских островов, на юг вдоль побережья Южной Америки до Вальпараисо; побережье Австралии).

Обнаружен на глубинах от 0 до 900 м.

В наших водах не встречен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется 1 нектофор колонии, обнаруженный в северо-восточной Пацифике, в пределах 396—675 м.

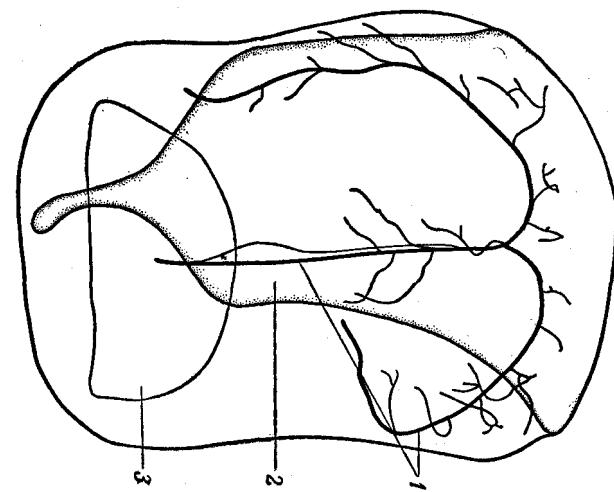


Рис. 94. Нектофор *R. dubia* Quoy et Gaimard.
1 — ветви соматоплеста; 2 — гидромедиальная щель нектофора; 3 — нектозак нектофора.

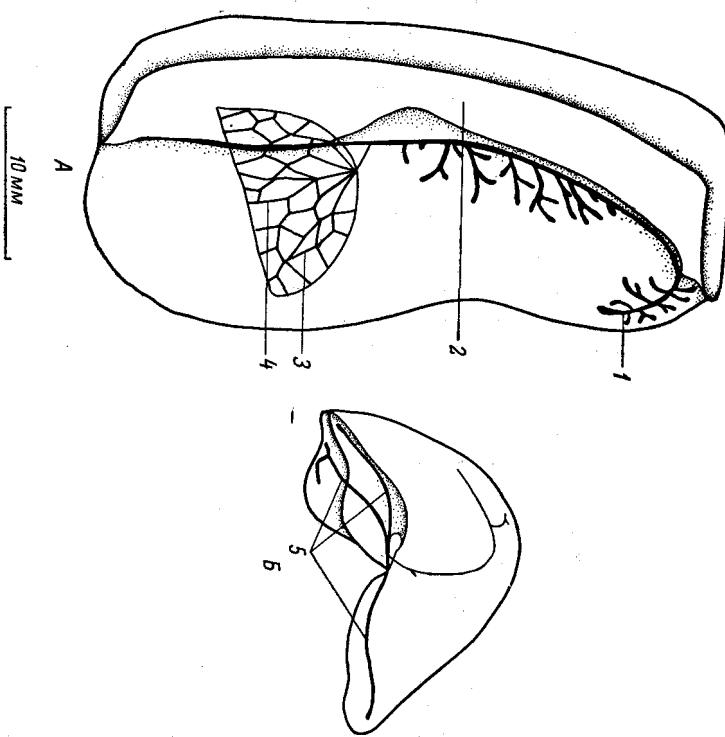


Рис. 95. *R. reticulata* (Bigelow).
А — нектофор; Б — кирюльная пластинка автоксии. 1 — соматоплест; 2 — гидрониум; 3 — нектозак; 4 — ветви радиальных каналов нектофора; 5 — филоплест.

2. *Praya reticulata* (Bigelow, 1911) (рис. 95).

Bigelow, 1911b : 206, pl. 1, figs. 7, 8; pl. 3, figs. 1—7 (*Nectodroma*); 1913 : 65, 66 (*Nectodroma*); 1931 : 532—536, figs. 185—188; Moseg, 1925 : 383 (*Nectodroma*); Tottton, 1965 : 124, pl. XXIII, figs. 1—4.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Каждый из двух дефинитивных нектофоров (55—72 мм в длину и 20—40 мм в ширину) цилиндрической формы. Нектосак неглубокий, его многочисленные радиальные каналы ветвятся и анастомозируют, покрывая поверхность субумбреллы густой, неравномерной сеточкой. Глубокая гидроциальная выемка проходит вдоль всейentralной поверхности нектофора; края ее образуют две налегающие друг на друга лопасти (рис. 95, A). Соматоцист, состоящий из восходящего и нисходящего стволов, проходит вдоль всего колокола, его нисходящее колено слабо ветвится, восходящее же дает многочисленные латеральные и дорзо-вентральные отростки, в свою очередь ветвящиеся. Апикальный конец соматоциста дает поворот в дорзальном направлении и здесь многократно ветвится.

Эвдоксия. Кроющая пластинка (16—25 мм в длину и 9—13 мм в высоту) латерально сплющена и имеет 3 лопасти (две латеральные и одну непарную вентральную). 4 канала филлоциста (два латеральных, непарный дорзальный и непарный вентральный) слабо ветвятся (рис. 95, B). Гонофоры (андрофор около 7 мм, гинофор около 13 мм в высоту) слегка асимметричны. Педикулярный канал каждого гонофора дает апикально три небольшие веточки.

Распространение. Северо-восточная Пацифика (от 47° с. ш. до Калифорнии); тихоокеанское побережье южной Японии, район Галапагосских о-вов, побережье Панамы и Перу.

Обнаружен в пределах 0—1090 м.

В наших водах не встречен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется 4 дефинитивных нектофора колоний (40°20' с. ш. и 46°52' с. ш.; 144°04' з. д. и 135°49' з. д.) с глубины 302—326, 410 м и несколько эвдоксий (44°58' с. ш. и 128°50' з. д.) с глубины 348 м.

Подсемейство AMPHICARYONINAE Chun, 1897

Prayidae с двумя дефинитивными нектофорами, один из которых более или менее редуцирован.

4. Род AMPHICARYON Chun, 1888

Chun, 1888 : 770; 1892 : 12, 102; 1897a : 12, 102 (*Mitrophyes*); Haeckel, 1888a : 34 (*Mitrophyes*); 1888b : 131 (*Mitrophyes*); Schneider, 1898 : 78; Bigelow, 1911b : 195; Moseg, 1925 : 399, 401 (*Mitrophyes*); Leloup, 1933a : 10 (*Mitrophyes*); 1955 : 5 (*Mitrophyes*); Tottton, 1936 : 231; 1954 : 92; Bigelow a. Sears, 1937 : 7.

Два дефинитивных нектофора разной величины и формы. Большой нектофор овальный или цилиндрический; его соматоцист простой. Нектосак глубокий; 4 радиальных канала субумбреллы простые или ветвящиеся. Меньший нектофор дисковидный, его соматоцист простой или разветвленный. Субумбрелла меньшего нектофора либо отсутствует, либо сильно редуцирована и имеет 4 слабо развитых радиальных канала.

Различия между *Amphicaryon* и *Mitrophyes*, описанными Геккелем (Haeckel, 1888a, 1888b), настолько незначительны, что не могут быть приняты как родовые. Поэтому следует присоединиться к мнению Тотона

(Totton, 1954), оставляющего за родом название *Amphicaryon*, хотя и введенное на несколько месяцев позже *Mitrophyes*, но значительно чаще употребляемое.

Тип рода: *Amphicaryon acaule* Chun, 1888.

1. *Amphicaryon acaule* Chun, 1888 (рис. 96, 97).

Chun, 1888 : 770, 771; Bigelow, 1911b : 195, pl. IV, figs. 1—8; 1948 : 403; 1919 : 530; Moseg, 1912b : 529; 1925 : 399; Brown, 1926 : 60; Totton, 1932 : 330; 1965 : 112, pl. XXI, fig. 6; Leloup, 1933a : 9; 1955 : 5; Bigelow a. Sears, 1937 : 7.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Из двух дефинитивных нектофоров колонии больший (15—9 мм в высоту) овальный, иногда скорее цилиндрический. Глубокий нектосак (5 мм в высоту)

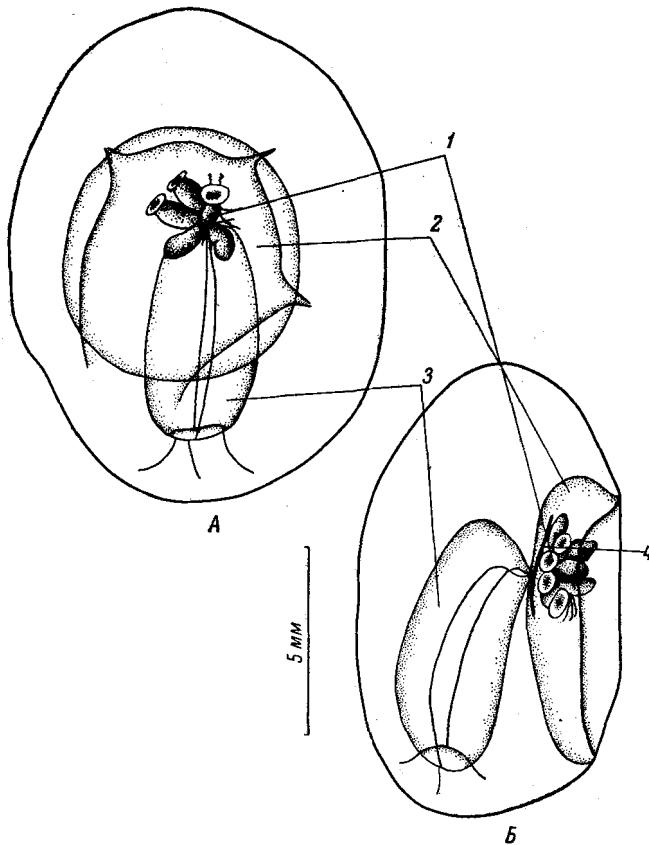


Рис. 96. *Amphicaryon acaule* Chun.

А — больший нектофор колонии с вентральной стороны.
Б — больший нектофор колонии сбоку. 1 — сократившаяся колония; 2 — гидроциум нектофора; 3 — нектосак, 4 — соматоцист нектофора.

цилиндрической формы, с очень узким отверстием субумбреллы. Ни один из 4 радиальных каналов нектосака не ветвится (рис. 96). Гидроциальная щель, ведущая в неглубокий гидроциум, занимает значительную часть вентральной поверхности большего нектофора. Простой соматоцист состоит

из коротких восходящего и нисходящего стволов. Меньший нектофор (3—6 мм в диаметре) почти дисковидной формы. Потеря плавательных функций этим нектофором привела к значительной его редукции до состояния своеобразной кроющей пластинки. Нектосак сильно редуцирован и представляет собой небольшую, очень узкую полость с едва заметным отверстием. Отчетливо сохранились 4 неветвящихся радиальных канала нектосака (рис. 97, А). Гидроциум отсутствует. Соматоцист очень короткий и состоит из восходящего и нисходящего стволов.

Эвдоксия. Кроющая пластинка шлемовидна. Филлоцист состоит из двух нисходящих ветвей (рис. 97, Б). Гонофоры округлые, с четырьмя отчетливыми радиальными каналами, впадающими в кольцевой.

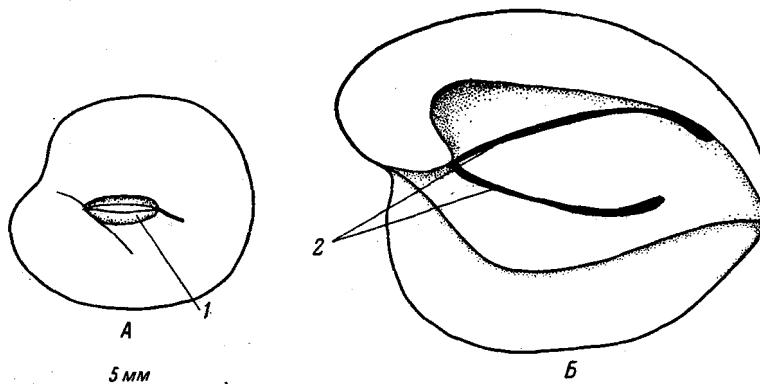


Рис. 97. *Amphicaryon acaule* Chun.

А — меньший нектофор колонии; Б — кроющая пластинка эвдоксии. 1 — нектосак; 2 — филлоцист.

Распространение. Широко распространен в тропических и субтропических водах Тихого, Атлантического и Индийского океанов. Обнаружен в Гибралтарском проливе и в Средиземном море, близ Мессины.

Встречается на глубинах от 450—500 до 40—50 м и никогда не выходит на поверхность (Bigelow and Sears, 1937).

В наших водах отсутствует. В коллекциях ЗИН АН СССР имеются большой и маленький нектофоры этого вида ($38^{\circ}03'5''$ с. ш. и $144^{\circ}12'6''$ в. д.), с горизонта 3000—0 м.

5. Род MARESEARSIA Totton, 1954

Totton, 1954 : 97.

Два дефинитивных нектофора более или менее шаровидной формы. Один из нектофоров развит больше другого. Соматоцист простой, головчато вздутый. Нектосак глубокий; радиальные каналы частично гипертрофированы.

Тип рода: *Maresearsia praecleara* Totton, 1954.

1. *Maresearsia sphaera* Stepanyants sp. nov. (рис. 98).

Тип вида хранится в ЗИН АН СССР. «Витязь», ст. 129.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Большой дефинитивный нектофор шаровидной формы (12 мм в диаметре), слегка сплющен дорзо-вентрально. Глубокая гидроциальная выемка занимает

почти $\frac{2}{3}$ вентральной поверхности нектофора. Нектосак (3.5 мм высотой) имеет форму луковицы; отверстие субумбреллы очень узкое. 4 радикальных канала нектосака гипертрофированы в своей апикальной части, причем наименее гипертрофирован дорзальный канал. Педикулярный канал впадает в простой соматоцист, оканчивающийся крупным головчатым вздутием (рис. 98, А). Меньший овальный нектофор (9 мм в диаметре) значительно уплощен в дорзо-вентральном направлении и имеет очень мелкое гидроциальное втячивание. Его нектосак (3 мм в высоту) также луковицеобразный, его радикальные каналы гипертрофированы в своей срединной части (рис. 98, Б). Педикулярный канал впадает в головчато вздутый неветвящийся соматоцист.

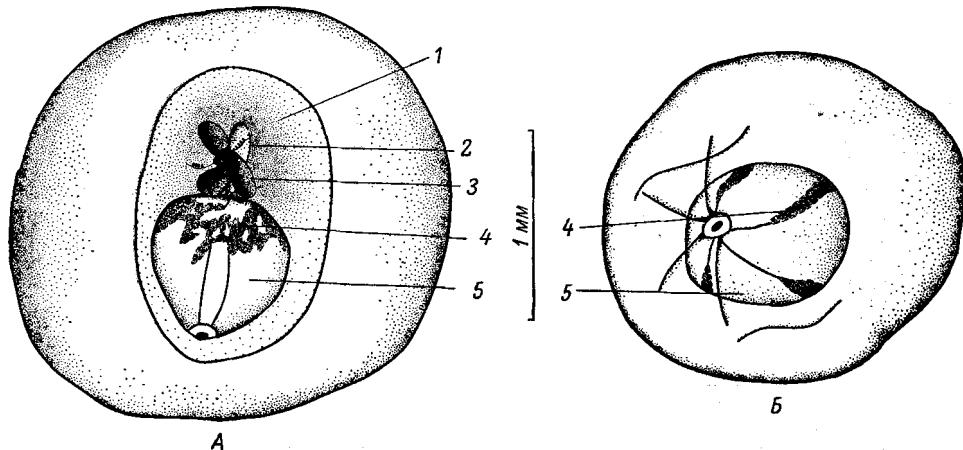


Рис. 98. *Maresearsia sphaera* Stepanyants sp. n.

А — больший нектофор; Б — меньший нектофор. 1 — гидроциум; 2 — соматоцист; 3 — гастровиозиды колонии; 4 — гипертрофированные участки радиальных каналов нектосака; 5 — нектосак.

Эвдоксия. Неизвестна.

Распространение. Вид обнаружен один раз в Охотском море, в пределах 0—1200 м.

О близости *M. sphaera* и *M. praeclara* говорят следующие моменты: сходство формы больших нектофоров, сходство формы их соматоцистов и сходство характера гипертрофии радиальных каналов больших нектофоров у обоих видов. Однако существуют и отличия: большой нектофор *M. sphaera* вдвое меньше такового *M. praeclara*; форма меньшего нектофора *M. sphaera* более овальная, чем таковая у *M. praeclara*; нектосаки обоих нектофоров *M. sphaera* луковицеобразны, тогда как у *M. praeclara* они более удлиненные; наконец, у меньшего нектофора *M. sphaera* гипертрофии подвергается средняя часть каждого из 4 радиальных каналов, а радиальные каналы меньшего нектофора *M. praeclara* гипертрофированы начиная с самой апикальной своей части.

VI. Семейство DIPHYIDAE

Calycophorae с 1—2 дефинитивными нектофарами. Если нектофоров два, то они располагаются один под другим. Оба нектофора в пределах одной колонии мало отличаются по величине друг от друга. Верхние нектофоры пирамидальной или конической формы; гидроциум верхнего некто-

фора представляет собой полость, открывающуюся на вентро-базальной стороне нектофора. Нижние нектофоры могут быть конической, пирамидальной, цилиндрической или асимметричной формы; их гидроциум представляет собой щель, открывающуюся на вентральной стороне нектофора.

Особи сифосома образуют кормидии. Кроющие пластинки имеются. Гонофоры в большинстве случаев развиты нормально.

Как правило, образуются либо эвдоксии, либо эрсеи (исключение составляет подсемейство *Galettinae*).

**ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДСЕМЕЙСТВА
И РОДОВ СЕМЕЙСТВА DIPHYIDAE**

- 1 (2). Дефинитивный нектофор всегда 1. Отсутствуют даже почки прочих нектофоров. Поверхность нектофора гладкая. (Подсемейство *Monophyinae*). 1. *Monophyes* Claus.
- 2 (1). Дефинитивных нектофоров, как правило, 2. Если имеется только 1 нектофор, то либо его поверхность ребристая (*Muggiaeae*), либо, даже если нектофор гладкий, в колонии легко обнаружить почки других нектофоров.
- 3 (6). Соматоцист верхнего дефинитивного нектофора значительно превосходит в высоту нектосак. (Подсемейство *Chuniphyinae*).
- 4 (5). Верхний дефинитивный нектофор пирамидальный и имеет 5—8 ребер, сливающихся близ вершины нектофора попарно 4. *Chuniphyes* Moser.
- 5 (4). Верхний дефинитивный нектофор конусовидный и лишен ребер 5. *Clausophyes* Lens et Van Riems.
- 6 (3). Соматоцист верхнего нектофора не превышает в высоту нектосак (как правило, меньше его и редко лежит на уровне его вершины).
- 7 (10). Верхний дефинитивный нектофор лишен гидроциума и сплющен латерально. (Подсемейство *Galettinae*).
- 8 (9). Верхний дефинитивный нектофор имеет в основании субумбреллы зубцы 2. *Sulculeolaria* Blainv.
- 9 (8). Верхний дефинитивный нектофор лишен в основании субумбреллы зубцов 3. *Galetta* Stech.
- 10 (7). Верхний дефинитивный нектофор имеет гидроциум и не сплющен латерально.
- 11 (20). Верхний дефинитивный нектофор пирамидальной формы и имеет ребра. Если нижний нектофор имеется, то он развит нормально. (Подсемейство *Diphyinae*).
- 12 (13). Край отверстия субумбреллы верхнего дефинитивного нектофора имеет несколько отчетливых зубцов. Дорзальная стенка гидроциума сплошная 6. *Diphyes* Cuvier.
- 13 (12). Край отверстия субумбреллы верхнего дефинитивного нектофора лишен зубцов либо имеет всего один дорзальный вырост. Дорзальная стенка гидроциума раздвоена.
- 14 (15). Гидроциум верхнего дефинитивного нектофора едва превышает уровень отверстия нектосака, а иногда лежит ниже этого уровня 7. *Lensia* Totton.
- 15 (14). Гидроциум верхнего дефинитивного нектофора значительно превышает уровень отверстия нектосака.
- 16 (17). Дефинитивный нектофор всегда 1. Вершина гидроциума не повернута к вентральной стенке нектофора 8. *Muggiaeae* Busch.

- 17 (16). Дефинитивных нектофоров большей частью 2 (исключение составляет *Eodoxoides spiralis*, у колоний которого второй нектофор неизвестен). Вершина гидроциума повернута кentralной стенке нектофора.
- 18 (19). Верхний дефинитивный нектофор несет 5 поверхностных ребер, из которых дорзальное ребро развито хорошо 9. *Eodoxoides* Huxley.
- 19 (18). Верхний дефинитивный нектофор несет 5 поверхностных ребер, из которых дорзальное ребро развито слабо 10. *Chelophyes* Totton.
- 20 (11). Верхний дефинитивный нектофор конической формы и лишен ребер. Нижний дефинитивный нектофор сильно редуцирован. (Подсемейство *Dimorphinae*) 11. *Dimophyes* Moser.

Подсемейство М О Н О Р Н Й И Н А Е *Stepanyants* subfam. nov.

Diphyidae с единственным, бессменным нектофором. Нектофор конусовидной (реже округлой) формы. Поверхность нектофора гладкая. Гидроциум и соматоцист нектофора лежат с kentralной стороны нектосака.

Подсемейство включает единственный род *Monophyes* Claus.

Большинством исследователей *Monophyes* включается в семейство *Sphaeronectidae* либо в качестве самостоятельного рода, либо как синоним рода *Sphaeronectes*.

При сравнении колоний, принадлежащих родам *Monophyes* и *Sphaeronectes*, между ними легко обнаружить принципиальную разницу. Помимо формы нектофоров, в колониях этих родов различным является взаимное расположение нектосака, гидроциума и соматоциста в нектофоре. У нектофоров *Sphaeronectes* гидроциум и соматоцист лежат с апикальной стороны нектосака (у его вершины), и при этом все 4 радиальных канала нектосака равной длины, т. е. сливаются в общий педикулярный канал также близ вершины нектосака. Этим (а также формой нектофора) колония *Sphaeronectes* очень похожа на личиночную колонию *Hippopodiidae* или *Prayidae*. В нектофоре *Monophyes* гидроциум и соматоцист лежат с kentralной стороной нектосака. Четыре радиальных канала нектосака неравной длины и потому сливаются в педикулярный канал на kentralной стороне нектосака, где и происходит соединение педикулярного канала с соматоцистом. Благодаря этой особенности, а также по форме нектофора колония *Monophyes* похожа на личиночные колонии других *Diphyidae* — *Muggiaeae*, *Sulculeolaria*, *Diphyes*.

Учитывая сказанное, в данной работе предлагается исключить из ранее известного семейства *Sphaeronectidae* род *Monophyes*, отнести его к семейству *Diphyidae* в качестве самостоятельного подсемейства *Monophyinae* (на основании морфологического сходства его дефинитивных колоний с личинками других *Diphyidae*). В семействе *Sphaeronectidae*, таким образом, остается единственный род — *Sphaeronectes*. Это семейство филогенетически стоит далеко от *Monophyinae* и гораздо ближе к *Hippopodiidae* и *Prayidae*, о чем свидетельствует морфологическое сходство его дефинитивных колоний с личинками указанных семейств.

1. Род MONOPHYES Claus, 1873

Claus, 1873 : 257 (частично); 1874 : 29 (частично); Chunn, 1885 : 4; 1888 : 761, 762; 1892 : 10; 1897a : 9; Haeckel, 1888b : 128, 129; Schneider, 1898 : 75, 78 (частично, *Sphaeronectes*); Bigelow, 1911b : 182—184 (частично, *Sphaeronectes*).

Единственный нектофор конусовидной, реже округлой формы, 2—6 мм высотой. Радиальные каналы нектосака неравной длины, латераль-

ные и вентральный каналы короче дорзального. Соматоцист пузыревидной или овально-удлиненной формы, располагается с вентральной стороны нектосака.

Тип рода: *Monophyes irregularis* Claus, 1873.

1. *Monophyes japonica* Stepanyants sp. nov. (рис. 99).

Тип вида хранится в коллекциях ЗИН АН СССР. «Витязь», ст. 331. Полигастрическая стадия. Единственный дефинитивный нектофор 2.8—3.5 мм в высоту, конической формы, переходящей в округлую. Глубокая полость субумбреллы (2—2.6 мм в высоту) конусовидна. Воронкообразный гидроциум составляет $\frac{1}{2}$ общей высоты нектосака. Пузыревидный соматоцист (0.20—0.60 мм высотой) сидит на ножке почти перпендикулярно к гидроциуму, но у некоторых экземпляров он отклоняется от полости субумбреллы под незначительным углом.

Эвдоксия. Неизвестна.

Распространение. Колонии этого вида были обнаружены в Японском море ($39^{\circ}21'$ с. ш. и $134^{\circ}36'$ в. д.), в пределах 100—0 м и 200—100 м.

От известного *M. irregularis* описываемый вид отличается размерами нектофоров, их формой и характером изгиба радиальных латеральных каналов нектосака.

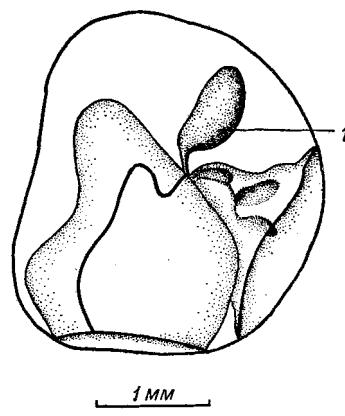


Рис. 99. Колония *Monophyes japonica* Stepanyants sp. n.

1 — соматоцист.

Подсемейство G A L E T T I N A E Stechow, 1921

Diphyidae с двумя дефинитивными нектофорами, из которых верхний конусовидный, нижний близкий к цилиндрической форме, причем оба нектофора слегка сплющены латерально. Нектофоры гладкие, с зубцами или без таковых вокруг отверстия субумбреллы. Каждый нектофор несет в своем основании особую пластинку (ламеллу) — вырост вентральной стенки колокола. Верхний нектофор лишен гидроциума; его соматоцист может быть очень мелким, почти незаметным при малых увеличениях, либо представлен тоненькой трубочкой. Соматоцист нижнего нектофора редуцирован. Субумбрелла обоих нектофоров имеет дуговидно изогнутые латеральные каналы, в верхних нектофорах связанные с вентральными каналами комиссурами.

Эвдоксии у представителей этого подсемейства неизвестны.

2. Род SULCULEOLARIA Blainville, 1830

Blainville, 1830: 126 (*Galeolaria*); 1834: 138; 139 (*Galeolaria*); Quooy a. Gaimard, 1833: 43 (*Galeolaria*); Chunn, 1888: 765 (1157) (*Epibulia*); 1897a: 16, 7 (*Galeolaria*); Haeske, 1888b: 150, 151 (*Galeolaria*); Vanhoffen, 1906: 15 (*Galeolaria*); Lens a. Van Riemsdijk, 1908: 56, 57 (*Galeolaria*); Bigelow, 1911b: 233—236 (*Galeolaria*); Moseley, 1925: 135 (*Galeolaria*); Totton, 1932: 340; 1954: 100 (частью); Bigelow a. Sears, 1937: 29; Leloup, 1955: 8.

Верхний нектофор до 20 мм в высоту. Основание нектофора снабжено 2—5 зубцами и несет ламеллу, состоящую из двух лопастей, спускающихся ниже отверстия субумбреллы. Соматоцист либо очень мелкий, овальный,

либо вытянут в тонкую трубочку. Нижний нектофор (до 26 мм в высоту) так же, как верхний, несет в основании от 2 до 5 зубцов и ламеллу. Последняя может быть сплошной и раздвоенной.

Тип рода: *Galeolaria quadrivalvis* Blainville, 1830.

**ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА
SULCULEOLARIA BLAINVILLE**

- 1 (2). Верхний и нижний нектофоры имеют по 4 базальных зубца (два латеральных и два дорзальных); мезоглеальные выросты отсутствуют. Соматоцист верхнего нектофора представляет собой тонкую трубочку, занимающую нижнюю треть колокола. Ламелла нижнего нектофора состоит из двух лопастей 1. *S. quadridentata* (Q. et G.).
- 2 (1). Верхний и нижний нектофоры имеют по 3 базальных зубца (все 3 дорзальные) и 2 более мелких и тупых латеральных мезоглеальных выроста. Соматоцист верхнего нектофора представляет собой очень маленькое, овальное образование, занимающее примерно $\frac{1}{20}$ общей длины нектофора. Ламелла нижнего нектофора сплошная 2. *S. monoica* (Chun).

1. *Sulculeolaria quadridentata* (Quoy et Gaimard, 1833) (рис. 100—103).

Quoу a. Gaimard, 1833: 45, pl. 5, figs. 32, 33 (*Galeolaria*); Keferstein a. Ehlers, 1861: 18, pl. 5, fig. 26E (*Diphyes quadrivalvis*); Мечников, 1874: 443—449, табл. XLIX—L (*Epibulium aurantica*); Lochmann, 1914: 262, pl. 7, figs. 1—3 (*Galeolaria aurantica*); Bigelow, 1918: 417, pl. 8, figs. 1, 2 (*Galeolaria*); 1931: 556, text-figs. 201—203 (*Galletta*); Moser, 1925: 139 (*Galeolaria quadrivalvis*, частью); Brown, 1926: 67 (*Galeolaria*); Totton, 1932: 340; 1954: 109 (*quadrivalvis*, частью); Leopold, 1932: 4 (*Galeolaria quadrivalvis*, частью); 1933a: 26 (*quadrivalvis*, частью); 1955: 9 (*quadrivalvis*, частью); Bigelow a. Sears, 1937: 31; Totton, 1965: 143—145; pl. XXIX, fig. 4; pl. XXX, figs. 1—4; pl. XXXI, figs. 1—3; text-fig. 82 (частью).

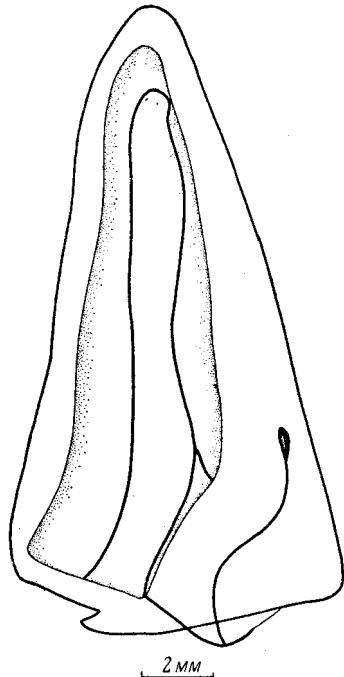


Рис. 100. Верхний нектофор *Sulculeolaria quadridentata* (Quoy et Gaimard).

Полигастрическая стадия. Парвальный нектофор конической формы, лишен поверхностных ребер. Радиальные каналы нектосака неравной длины. Педикулярный канал соединяется с соматоцистом с вентральной стороны нектофора (рис. 103, А). Верхний дефинитивный нектофор (6—20 мм в высоту) конической формы. Поверхность нектофора гладкая, лишенная ребер. Основание нектофора несет 4 мощных трехгранных зубца (2 дорзальных и 2 латеральных), располагающихся параллельно отверстию субумбреллы (рис. 101). Лопасти ламеллы округлые и раздвоенные. Нектосак, занимающий почти всю высоту колокола, имеет слегка изогнутую ось. Латеральные каналы, образующие высокие (почти во всю длину нектосака) петли, соединяются с вентральным каналом комиссурами, впадающими в вентральный канал на уровне нижней четверти нектофора (причем чаще всего левая комиссюра впадает чуть выше правой или одновре-

менно с ней). Соматоцист представляет собой тонкую, слегка изогнутую трубочку (иногда головчато расширенную на конце), вершина которой лежит на уровне нижней трети нектосака или несколько выше. Педикулярный канал продолжается за основание соматоциста приблизительно на $\frac{1}{3}$ своей длины (рис. 100). Нижний нектофор (6—26 мм в высоту) формы, близкой к цилиндрической. Основание нижнего нектфора также несет 4 мощных зубца (2 латеральных и два дорзальных) и ламеллу, состоящую из двух округлых лопастей, в основании каждой из которых располагается по одному зубовидному выросту (рис. 102). Нектосак занимает почти всю высоту нектофора, его латеральные каналы, делая двойную петлю, соединяются с педикулярным каналом в апикальной части нектосака. Нижняя петля, как правило, несет короткий отросток.

Ствол, обычно сильно сокращенный в результате фиксации, содержит несколько

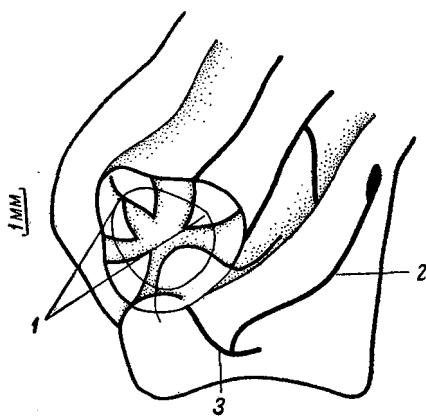


Рис. 101. Базальная часть верхнего нектофора *Sulculeolaria quadridentata* (Quoy et Gaimard) (вид снизу).

1 — базальные зубцы; 2 — соматоцист; 3 — педикулярный канал.

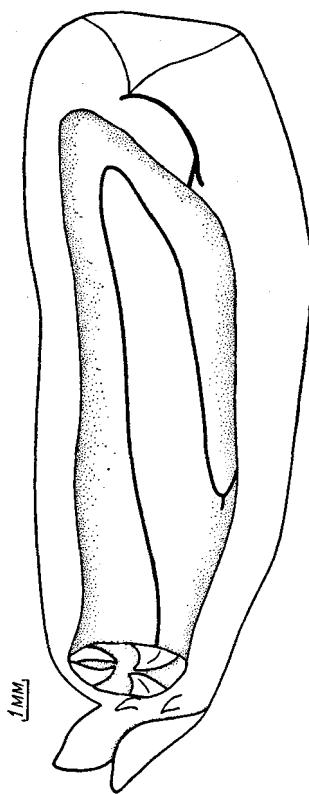


Рис. 102. Нижний нектофор *Sulculeolaria quadridentata* (Quoy et Gaimard).

почек резервных нектофоров; почки эти часто имеют вполне дифференцированные признаки колоколов (оральные зубцы, дуговидно изогнутые латеральные каналы, латеро-вентральные комиссуры). Кроющая пластинка в виде чехла одевает участок ствола, соответствующий каждому кормидию. Она имеет зубчатый край и глубокий вырез на своей правой стороне (рис. 103, Б). Филлоцист представлен двумя восходящими каналами. Половые колокола (до сих пор известны только гинофоры) овальной формы; они выпочекиваются на ножке гастрозоида. Последний обычной формы.

Распространение. Северная часть Тихого океана (39—45° с. ш. и 160—170° в. д.); тропическая Пацифика, район Большого Барьерного Рифа, побережье Австралии; Атлантика (районы Азорских

и Канарских о-вов, побережье Испании, Гибралтарский пролив); Средиземное море; Индийский океан.

Обычно встречается в верхних горизонтах.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется значительное количество верхних и нижних колоколов этого вида из северной части Тихого океана.

Несмотря на значительное сходство в строении нектофора *S. quadridentata* и *S. quadrivalvis* следует признать самостоятельное существование каждого из этих видов, так как нектофоры первого из них имеют 4 базаль-

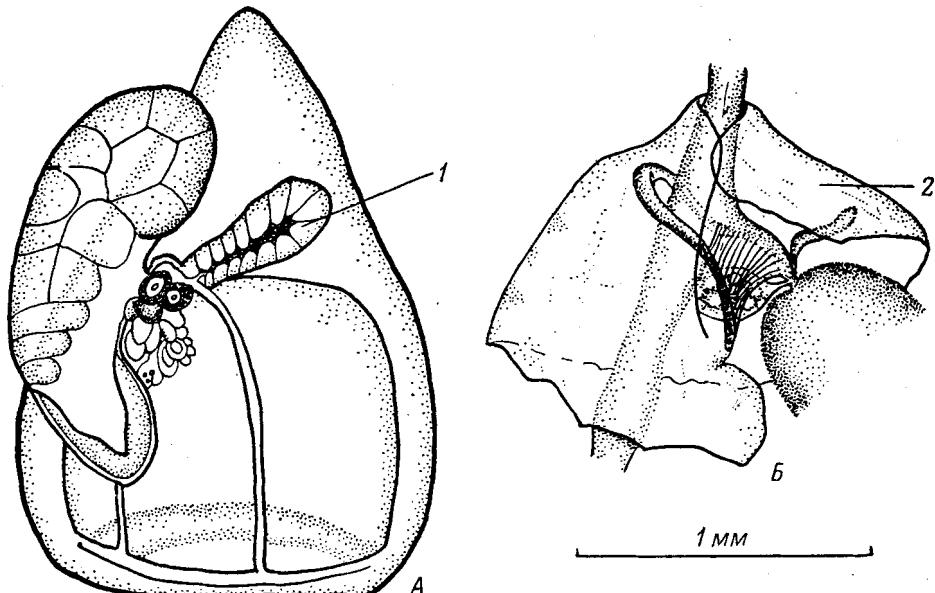


Рис. 103. *Sulculeolaria quadridentata* (Quoy et Gaimard).

А — ларвальная колония (по Мечникову); Б — участок колонии с кроющей пластинкой (по Биджелоу). 1 — соматоцист; 2 — кроющая пластинка.

ных зубца, тогда как у нектофоров второго базальных зубцов всего два. Что касается небольших латеро-базальных выростов, встречающихся у некоторых нектофоров *S. quadrivalvis*, то они морфологически отличаются от мощных латеро-базальных зубцов *S. quadridentata*.

2. *Sulculeolaria monoica* (Chun, 1888) (рис. 104).

Chun, 1888 : 1157 (765) (*Epibulia*); 1897а : 17 (*Galeolaria*); Schneider, 1898 : 86 (*Diphyes biloba*, частью); Lens a. Van Riemsdijk, 1908 : 60, 61, pl. IX, figs. 76, 77 (*Galeolaria*); Bigelow, 1911b : 239, 240, pl. VI, figs. 4—9 (*Galeolaria*); 1913 : 70 (*Galeolaria*); 1918 : 418, 419 (*Galeolaria*); 1931 : 558—559 (*Galette*); Moseg, 1925, 145 (*Galeolaria*); Crowne, 1926 : 69; Totton, 1932 : 342; 1954 : 16; 1965 : 132, pl. XXXI, figs. 5—7, 10, 12; Leloup, 1933a : 25; 1937 : 122; 1955 : 8, 9; Russell a. Colman, 1935 : 201; Moore, 1949 : 22, fig. 50; Sears, 1950 : 3.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (6—20 мм в высоту) конической формы (рис. 104, А). Поверхность нектофора гладкая, без ребер и граней. Основание нектофора имеет 3 оральных зубца (дорзальные), каждый из которых слегка раз-

двоен у своей вершины и 2 латеральных выроста. Ламелла имеет 2 округлых лопасти, из которых правая чуть налегает на левую, и 2 мезоглеальных выроста в основании лопастей (рис. 104, Б). Ось высокого нектосака слегка изогнута. Восходящие ветви петлевидных латеральных каналов субумбреллы впадают вentralный канал в месте отхождения от него педикулярного канала. Латеральные каналы соединяются с ventralным комиссурой на уровне нижней трети нектосака. Часто латеральные каналы бывают волнообразно изогнуты, а петля комиссур несет короткий

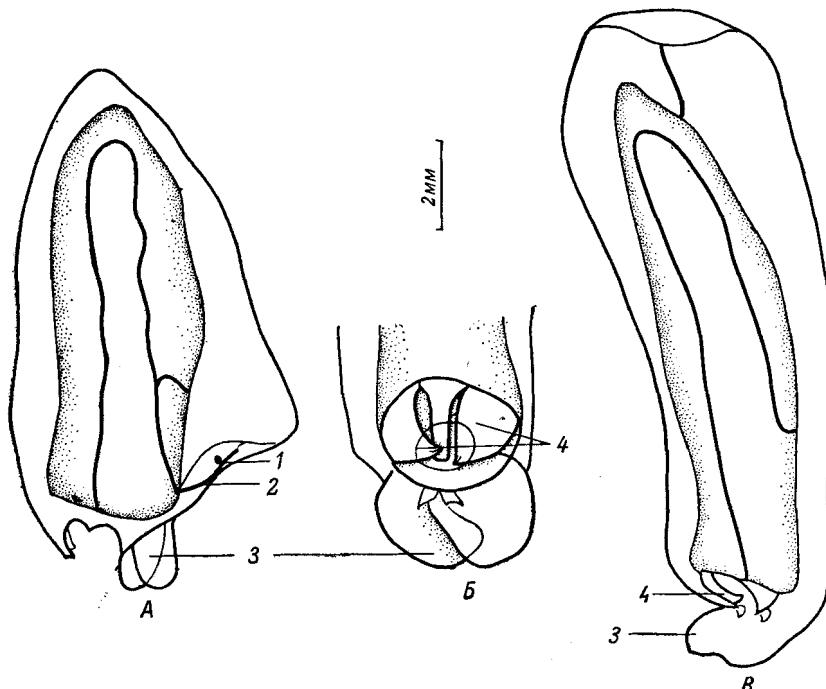


Рис. 104. *Sulculeolaria monoica* (Ghun).

А — верхний дефинитивный нектофор; Б — базальная часть верхнего дефинитивного нектофора (вид снизу); В — нижний дефинитивный нектофор. 1 — соматоцист; 2 — педикулярный канал; 3 — ламелла; 4 — базальные зубцы.

апикальный отросток. Соматоцист очень маленький ($1/_{20}$ высоты нектофора), овальный. Педикулярный канал продолжается за основание соматоциста на $1/_{3}$ своей длины. Нижний дефинитивный нектофор (10—27 мм в высоту) не отличается формой от такового *S. quadridentata*. Основание нектофора несет 3 дорзальных зубца и 2 латеральных выроста. Ламелла сплошная (не имеет лопастей) и несет близ своего основания (со стороны отверстия субумбреллы) два зубовидных выроста (рис. 104, Б). Система каналов субумбреллы и характер их соединения друг с другом не отличаются принципиально от таковых *S. quadridentata*. О стволе и его придатках нет никаких данных. В нашем материале стволы отсутствуют.

Распространение. Северная часть Тихого океана (восточное побережье Японии и между $30-35^{\circ}$ с. ш. и 155° в. д. и 166° з. д.); восточная часть тропической Пацифики; Атлантический океан (к югу от Бермудских о-вов, до 10° с. ш.); юго-восточная, южная и северно-западная части Индийского океана.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР представлен несколькими верхними и нижними нектофорами из северной части Тихого океана.

3. Род *GALETTA* Stechow, 1921

S te ch o w , 1921 : 261; B i g e l o w a. S ea r s , 1937 : 33; L e l o u p , 1955 : 9.

Верхний дефинитивный нектофор не превышает в высоту 17 мм (в большинстве случаев не более 10—13 мм). Формой и строением своих элементов он почти не отличается от такового *Sulculeolaria*. То же самое можно сказать и про нижние нектофоры *Galetta*, которые не превышают 20 мм, но, как правило, не более 15 мм в высоту.

Черной, отличающей *Galetta* от *Sulculeolaria*, является отсутствие базальных зубцов у нектофоров рода *Galetta*.

Тотон (Totton, 1954) считает наличие или отсутствие базальных зубцов у нектофоров подсемейства *Galettinae* непостоянным признаком. Полагая, что, если количество зубцов у нектофоров может варьировать в пределах одного вида (он объединяет виды *Sulculeolaria quadrivalvis*, с двумя базальными зубцами, и *S. quadridentata*, с четырьмя базальными зубцами в один вид — *S. quadrivalvis*), то в пределах одного рода зубцы у нектофоров могут быть или отсутствовать вовсе. На этом основании Тотон объединяет роды *Galetta* (без базальных зубцов у нектофоров) и *Sulculeolaria* (с базальными зубцами у нектофоров) в один род *Sulculeolaria*.

Чтобы согласиться с подобными положениями, необходимо иметь достаточно большое количество сравнительного материала, в котором были бы представлены различные переходные формы: от нектофоров с двумя зубцами к нектофорам с четырьмя зубцами; от нектофоров, полностью лишенных зубцов, к нектофорам, у которых таковые развиты хорошо. В нашем материале такие переходные формы отсутствуют. Все наши экземпляры *S. quadridentata* имеют по 4 отчетливых базальных зубца, размеры которых вполне постоянны, а все экземпляры, относимые к роду *Galetta*, полностью лишены зубцов. Так называемые «коzyрьки», описываемые Тотоном для некоторых экземпляров *G. biloba*, отличаются от настоящих зубцов тем, что лежат в иной плоскости (перпендикулярно отверстию субумбреллы) и представляют собой не имеющие четких форм нежные выросты мезоглеальной стенки нектофора.

В настоящей работе *Galetta* и *Sulculeolaria* рассматриваются как самостоятельные роды. Однако, учитывая все высказанное, самостоятельность рода *Galetta* признается лишь условно, до получения дополнительного материала.

Виды, входящие в состав рода *Galetta*: *G. australis* (Q. et G.), *G. biloba* (M. Sars), *G. chuni* Lens et Van Riems. и *G. angusta* Totton, очень близки друг к другу. Отличия между ними настолько незначительны, что в дальнейшем (при получении дополнительного материала) право каждого из них на самостоятельное существование необходимо пересмотреть.

Несмотря на то что в исследуемых районах обнаружен только один вид — *G. biloba*, ниже дается определительная таблица и приводятся сравнительно-морфологические данные (вместе с рисунками) по всем видам рода *Galetta* (табл. 5).

Тип рода: *Galeolaria australis* Q. et G. 1834.

Таблица 5

Сравнение морфологических признаков видов рода *Galetta* (рис. 105, 106)

Признак	<i>G. australis</i>	<i>G. chuni</i>	<i>G. angusta</i>	<i>G. biloba</i>
Высота верхнего нектофора.	3—17 мм	4.5—7 мм	8 мм	4.5—13 мм
Форма соматоциста.	Пузырьвидный или трубковидный.	В форме извитой трубочки.	Овальный.	Овальный пузырек.
Величина соматоциста.	$\frac{1}{10}$ общей высоты нектофора.	$\frac{1}{2}$ общей высоты нектофора.	$\frac{1}{14}$ общей высоты нектофора.	$\frac{1}{7}$ общей высоты нектофора.
Характер комиссуруальных соединений радиальных каналов нектосака.	Комиссуры отходят от латеральных каналов на уровне $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ высоты нектофора и впадают в вентральный канал близ основания последнего.	Комиссуры отходят от латеральных каналов на уровне низней трети нектофора. Правая комиссюра впадает выше левой.	?	Комиссуры отходят от латеральных каналов на уровне $\frac{1}{2}$ общего уровня комиссуры. Правая комиссюра впадает выше левой.
Высота нижнего нектофора.	3—21 мм	8 мм	16 мм	14 мм
Строение ламеллы.	Сплошная, с ровным краем, выростов на дорзальной стороне нет.	Имеет вогнутый нижний край, вогнутость делит нижнюю часть ламеллы на 2 лопасти, из которых правая больше левой. Выростов на дорзальной стороне нет.	Имеет вогнутый нижний край, вогнутость делит нижнюю часть ламеллы на 2 лопасти, равные по величине. Имеется 1 вырост на дорзальной стороне, в районе когтевого ламелла утолщен.	Ламелла имеет продолговатый срединный якорь на своей дорзальной стороне. Выросты на дорзальной стороне есть.
Величина лопастей гидродромиальной щели.	Лопасти равны по величине.	Лопасти равны по величине.	?	Левая лопасть гидродромиума выше правой.

**ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА
*GALETTA STECHOW***

1 (2). Ламелла нижнего нектофора сплошная и имеет ровный край.
Соматоцист верхнего нектофора составляет в высоту не более $\frac{1}{10}$ общей высоты нектофора *G. australis* Q. et G.

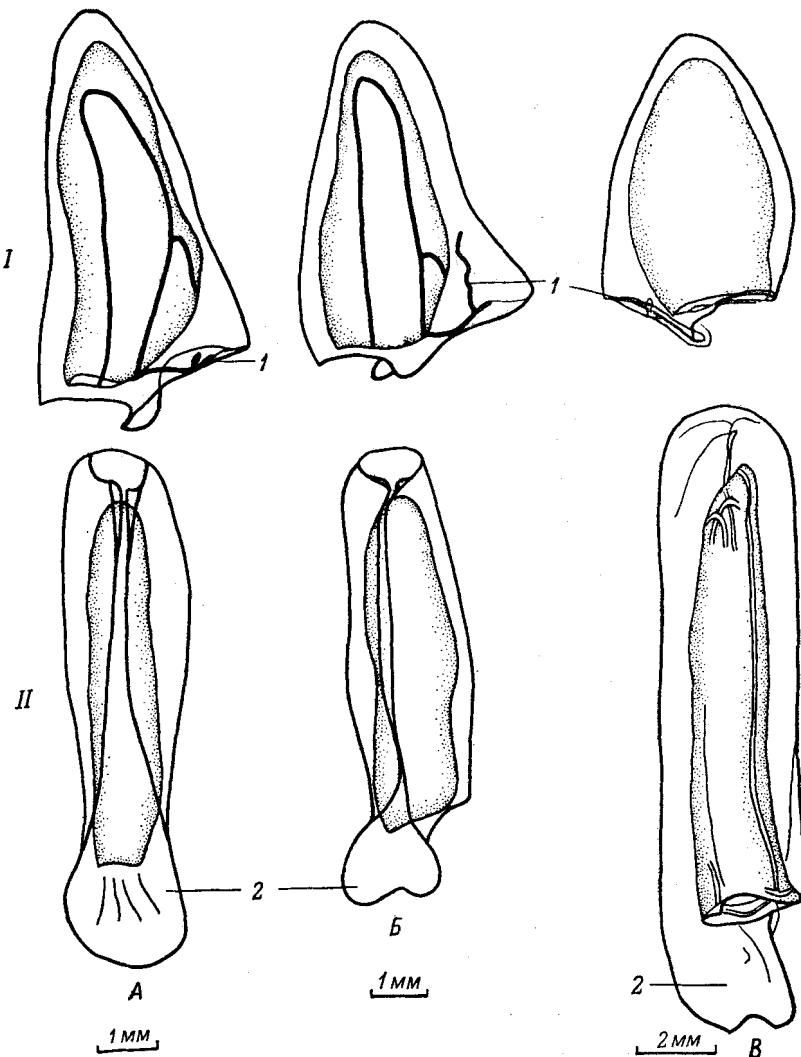


Рис. 105. Верхние (I) и нижние (II) нектофры трех видов, относимых к роду *Galetta*.

A — *Galetta australis* Quoy et Gaimard; Б — *G. chuni* Lens et Van Riemsdijk;
B — *G. angusta* Totton (по Тотону). 1 — соматоцист; 2 — ламелла.

- 2 (1).** Ламелла нижнего нектофора не сплошная. Она имеет вогнутый нижний край. Соматоцист верхнего нектофора составляет в высоту от $\frac{1}{2}$ до $\frac{1}{14}$ общей высоты нектофора.
3 (4). Ламелла нижнего нектофора имеет желобовидное углубление в срединной линии своей дорзальной стороны . . . *G. biloba* (M. Sars).

- 4 (3). Ламелла нижнего нектофора лишена желобовидного углубления по срединной линии своей дорзальной стороны.
- 5 (6). Вогнутость края ламеллы нижнего нектофора расположена таким образом, что делит нижнюю часть ламеллы на две равновеликие лопасти. Соматоцист верхнего нектофора очень мал и составляет примерно $\frac{1}{14}$ или чуть больше общей высоты нектофора G. angusta Totton.
- 6 (5). Вогнутость края ламеллы нижнего нектофора расположена таким образом, что делит нижнюю часть ламеллы на две лопасти, из которых правая несколько больше левой. Соматоцист верхнего нектофора составляет примерно $\frac{1}{2}$ общей высоты нектофора G. chuni L. et Van Riems.

1. *Galetta biloba* (M. Sars, 1846) (рис. 106).

Sars, 1846: 45, 46, Taf. 7, Fig. 16—21 (*Diphyes*); Haeckel, 1888b: 151 (*Galeolaria*); Chunn, 1897a: 17 (*Galeolaria*); Römer, 1902: 173 (*Galeolaria*); Van Oeffelen, 1906: 16 (*Galeolaria*); Lens a. Van Riemsdijk, 1908: 59, pl. 9, fig. 75 (*Galeolaria*); Bigelow, 1911b: 238, pl. 5, figs. 8, 9; pl. 6, figs. 1—3 (*Galeolaria australis*, частью); Moseley, 1925: 145—149 (*G. australis*, частью); Canadas, 1929: 273, fig. 3 (*G. australis*); Totton, 1954: 104—107, text-figs. 49—51 (*Sulculeolaria*); 1965: 145—148, text-figs. 83—86 (*Sulculeolaria*); Totton a. Fraseg, 1955a: 1—4, fig. 4 (*Sulculeolaria*).

Полигастрическая стадия.
Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (4.5—13 мм высотой) не отличается по форме от нектофоров других видов этого подсемейства. Округлые лопасти ламеллы налегают одна на другую. Петлевидные латеральные каналы соединяются с вентральными комиссурами, каждая из которых отходит от латерального канала на уровне $\frac{1}{2}$ общей высоты нектофора, причем правая латеральная комиссура всегда впадает в вентральный канал несколько выше левой. Восходящая ветвь латерального канала впадает также в вентральный канал на уровне отхождения от него пептикулярного канала. Соматоцист небольшой (примерно $\frac{1}{7}$ высоты нектофора) в неповрежденном виде представляет собой овальный пузырек (рис. 106, А). Нижний дефинитивный нектофор (до 14 мм высотой) также не отличается формой от таковых других видов. Левая лопасть гидроциума располагается несколько выше правой. Ламелла раздвоена не полностью и имеет посередине желобовидное углубление (рис. 106, Б).

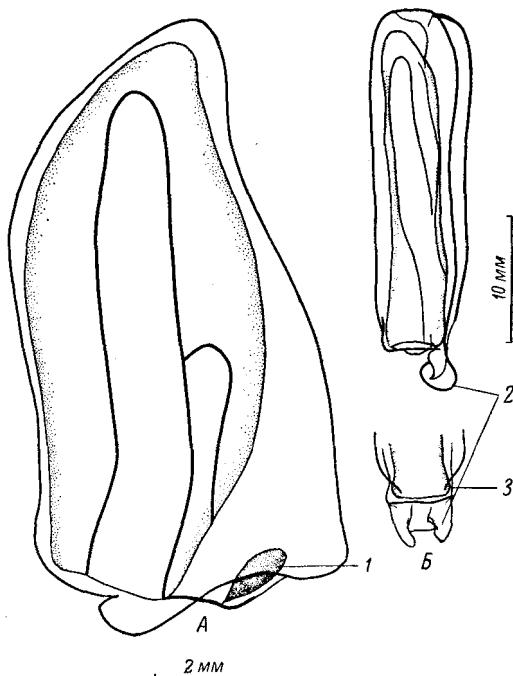


Рис. 106. *Galetta biloba* (M. Sars).

A — верхний дефинитивный нектофор; Б — нижний дефинитивный нектофор (по Тоттону). 1 — соматоцист; 2 — ламелла; 3 — базальная часть нектофора с дорзальной стороны.

Распространение. Северная часть Тихого океана (38° с. ш. и $152^{\circ}26'$ в. д.); тропическая Пацифика; Атлантический океан (районы Бермудских и Богемских о-вов, северная Атлантика в районах юго-западной Ирландии, Шотландии, Северного моря, Норвежского моря, побережья Норвегии и Гренландии); Индийский океан.

Обнаружен в пределах 0—100 мм.

В наших водах не встречен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется несколько нектофоров этого вида из северной части Тихого океана.

Подсемейство **C H U N I P H Y I N A E** Moser, 1925

Diphyidae с 2 дефинитивными нектофорами конусовидной или пирамидальной формы. Нектофоры гладкие или несут до 8 граней (иногда слабопильчатых). Основание нектофоров имеет зубцы (до 6), но часто лишено таковых. Соматоцист имеется в обоих нектофорах и, как правило, пре-восходит в высоту нектосак. Соматоцист верхнего нектофора состоит из широкой проксимальной части и нитевидных восходящего и иногда нисходящего стволов.

Ни эвдоксии, ни эрсеи у представителей этого подсемейства неизвестны.

4. Род **CHUNIPHYES** Lens et Van Riemsdijk, 1908

Lens a. Van Riemsdijk, 1908 : 13; Bigelow, 1911a : 348; 1911b : 201; Moser, 1925 : 357; Bigelow a. Sears, 1937 : 60; Totton, 1954 : 131.

Верхний нектофор (10—35 мм в высоту) пирамидален и имеет от 5 до 8 ребер, ближе к вершине сливающихся попарно. Ребра большей частью гладкие, но иногда слабопильчатые. Основание нектофора снабжено 5—6 зубцами. Гидроциум, составляющий $\frac{1}{2}$ высоты нектофора, имеет характерное утолщение мезоглеи для прикрепления нижнего нектофора. Нижний нектофор пирамидальной формы (до 45 мм в высоту), имеет 6 попарно сливающихся близ вершины ребер (иногда слабопильчатых) и 6 зубцов в основании. Соматоцист нижнего нектофора нитевидный и состоит из восходящего и нисходящего стволов.

Тип рода: *Chuniphyes multidentata* Lens et Van Riemsdijk, 1908.

**ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА
CHUNIPHYES L. ET VAN RIEMS.**

- 1 (2). Ребра верхнего нектофора попарно сливаются у самой его вершины. Тупые дорзо-базальные зубцы верхнего нектофора одинаковой величины. Соматоцист верхнего нектофора имеет ретортобразно утолщенную проксимальную часть, лишенную латеральных крыльев. Вентрально-базальные зубцы нижнего нектофора одинаковой величины 2. *Ch. moserae* Totton.
- 2 (1). Ребра верхнего нектофора попарно сливаются в его верхней четверти. Острые дорзо-базальные зубцы верхнего нектофора разной величины (латеральные больше дорзальных). Соматоцист верхнего нектофора имеет утолщенную проксимальную часть не ретортобразной формы, снабженную латеральными крыльями. Вентрально-базальные зубцы нижнего нектофора разной величины (правый зубец больше левого) 1. *Ch. multidentata* L. et Van Riems.

1. *Chuniphyes multidentata* Lens et Van Riemsdijk, 1908 (рис. 107—109).

Lens a. Van Riemsdijk, 1908 : 13, pl. I, figs. 9—11; pl II, figs. 12—15; Bigelow, 1911a : 348; 1911b : 262, pl. 8, fig. 9; pl. 10, fig. 7; pl. 12, fig. 6; 1913 : 73; 1918 : 425; 1919 : 344; 1931 : 566—569, figs. 208, 209; Moser, 1925 : 357—360, Taf. XXIII, Fig. 1—4; Taf. XXIV, Fig. 1, 2; Leloup, 1932 : 26; 1933a : 39; 1934a : 44; Bigelow a. Sears, 1937 : 60—62, fig. 48; Grampp, 1942 : 8—9; Totton, 1954 : 131, text-fig. 66 B; 1965 : 194—196, text-fig. 132 B; Totton a. Fraser, 1955c : 557, 1—5, fig. 3.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (14—25 мм в высоту) пирамидальной формы, с косо срезанным основанием (рис. 107, A). 8 ребер верхнего нектофора (отчетливо пильчатых в базальной части) попарно сливаются в верхней четверти нектофора, давая 4 апикальных ребра. Дорзальные ребра переходят в 4 базальных зубца (из которых 2 латеральных крупнее, чем 2 дорзальных), окружающих вместе с 2 вентральными зубцами отверстие субумбреллы. 4 вентральных ребра несколько короче дорзальных. Нектосак составляет в высоту чуть больше $\frac{1}{2}$ общей высоты нектофора. Педикулярный канал отходит от нектосака на уровне его нижней трети. Широкая часть соматоциста образует 2 латеральных крыла, которые придают ей вид бабочки; располагается это крыловидное утолщение соматоциста на уровне верхней трети нектосака. Нитевидная часть соматоциста представлена длинным восходящим и коротким нисходящим (ножкой) каналами. Гидроциум занимает нижнюю треть (или половину) нектофора. Нижний дефинитивный нектофор (20—32 мм в высоту) пирамидальной формы (рис. 108, A); имеет 6 пильчатых ребер, сливающихся близ вершины попарно в 3 апикальных ребра. Основание нектофора несет 6 зубцов (4 дорзо-базальных и 2 более крупных и острых — вентро-базальных). Правый вентро-базальный зубец больше левого (рис. 108, B). Внутри гидроциальной щели нижнего нектофора располагаются мезоглеальные клапаны. Нитевидный соматоцист состоит из восходящей и нисходящей ветвей. На коротком стволе одного из наших экземпляров найдены очень молодые кроющие пластинки (рис. 109).

Принадлежность *Eudoxia foliata* к эвдоксиям *Ch. multidentata* (Moser, 1925) требует дополнительной проверки.

Распространение. Северная часть Тихого океана (тихоокеанское побережье Японии, районы Уналашки и побережья Северной Америки у Сан-Франциско); тропическая Пацифика (Восточно-Китайское море, Малайский архипелаг, Филиппинские о-ва); Атлантический

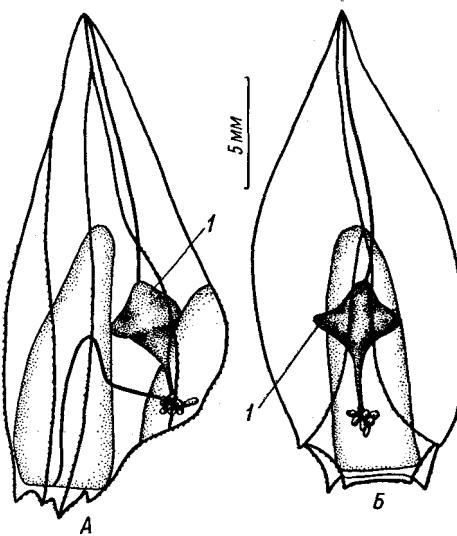


Рис. 107. Верхний дефинитивный нектофор *Chuniphyes multidentata* Lens et Van Riemsdijk.

А — вид сбоку; Б — с вентральной стороны.
1 — соматоцист.

океан (Северное море, побережье южной и западной Ирландии и Исландии, Бискайский залив, Гибралтарский пролив, побережье Португалии, Азорские и Канарские о-ва); Индийский океан.

Батипелагический вид, обнаруженный преимущественно глубже 300—400 м и очень редко встречающийся в верхних горизонтах.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется небольшое количество верхних и нижних колоколов из северной части

Тихого океана между 30 и 60° с. ш.; 120—150° з. д. и 145—180° в. д.

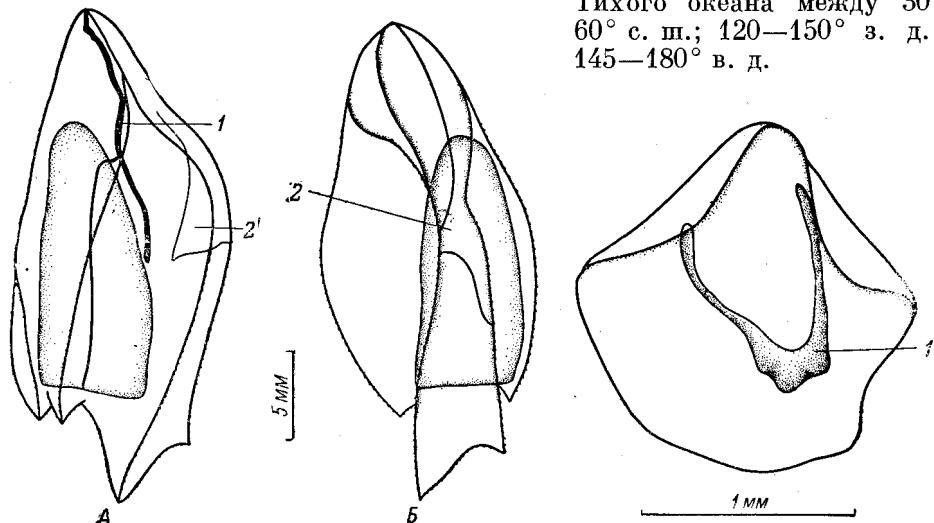


Рис. 108. Нижний дефинитивный нектофор *Chuniphyes multidentata* Lens et Van Riemsdijk.

A — вид сбоку; *B* — с вентральной стороны.
1 — соматоцист; 2 — мезоглеальный клапан.

Рис. 109. Кроющая пластинка *Chuniphyes multidentata* Lens et Van Riemsdijk.

1 — филлоцист.

2. *Chuniphyes moserae* Totton, 1954 (рис. 110, 111).

Totton, 1954 : 132, 133, text-fig. 66 A; 1965 : 196, 197, text-fig. 132 A; Totton a. Fraser, 1955b : 557, 1—5, fig. 6.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (20—35 мм в высоту) формой почти не отличается от такового *Ch. multidentata* (рис. 110). 8 гладких или очень слабопильчатых ребер верхнего нектофора попарно сливаются у самой вершины, давая 4 коротких апикальных ребра. 4 дорзальных ребра переходят в 4 тупых дорзо-вентральных зубца, располагающихся вместе с 2 вентро-базальными зубцами вокруг отверстия нектосака. 4 вентральных ребра несколько короче дорзальных. Нектосак составляет примерно $\frac{2}{3}$ общей высоты нектофора. Педикулярный канал, отходящий на уровне срединной линии (или чуть выше) нектосака, не впадает в соматоцист, а соединяется с началом ствола колонии. Базальная часть соматоциста ретортовидна и превышает уровень вершины нектосака. Нитевидный восходящий канал соматоциста иногда дает короткие боковые ответвления. Нижний дефинитивный нектофор (20—45 мм в высоту) очень похож на таковой *Ch. multidentata* (рис. 111). Вентро-базальные зубцы основания нижнего нектофора менее острые, чем таковые у *Ch. multidentata*, причем равны по величине между собой. Нитевидный соматоцист состоит из более длинной восходящей и более короткой нисходящей ветвей.

Распространение. Берингово, Охотское моря, тихоокеанская сторона Курильских о-вов, северо-восточное побережье Японии; северная Атлантика (южное и западное побережье Ирландии); Индийский океан (побережье Африки: Занзибар, Сомали).

Батипелагический вид, обнаруженный и на абиссальных глубинах.

В коллекциях ЗИН АН СССР имеется большое количество верхних и нижних нектофоров *Ch. moserae* из Берингова и Охотского морей и северной части Тихого океана.

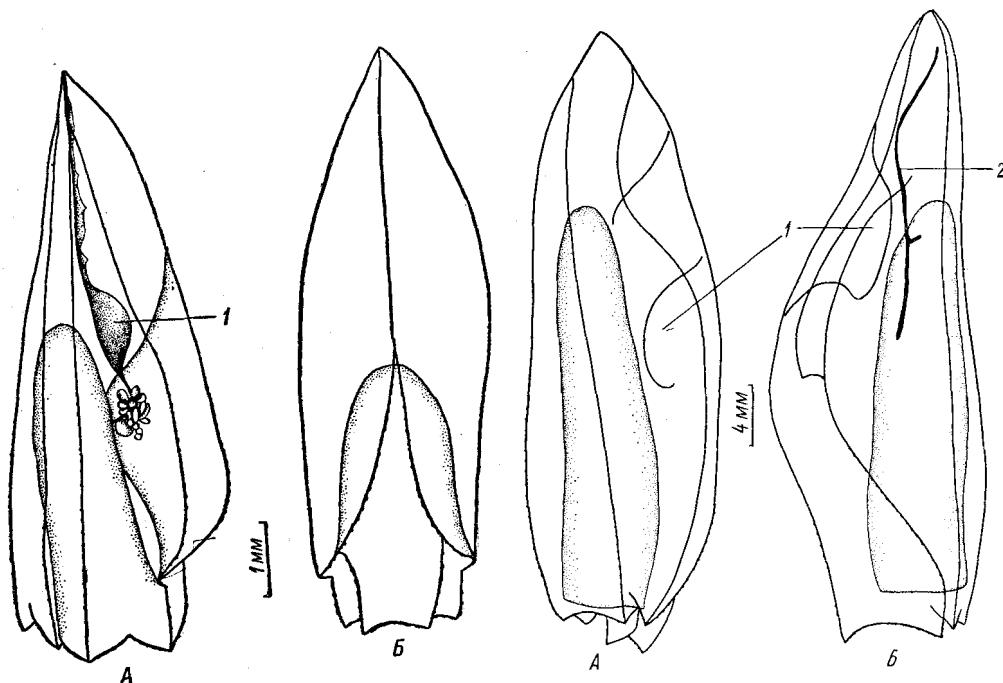


Рис. 110. Верхний дефинитивный нектофор *Chuniphyes moserae* Totton, 1954.
А — вид сбоку; Б — с вентральной стороны.
1 — соматоцист.

Рис. 111. Нижний дефинитивный нектофор *Chuniphyes moserae* Totton, 1954.
А — вид сбоку; Б — с вентральной стороны.
1 — мезоглеальные клапаны; 2 — соматоцист.

5. Род CLAUSOPHYES Lens et Van Riemsdijk, 1908

Lens a. Van Riemsdijk, 1908 : 12; Bigelow, 1913 : 70; Moser, 1925 : 362; Totton, 1954 : 133.

Верхний нектофор (до 20 мм в высоту) конусовидный, гладкий, лишен ребер и несколько сплющен латерально. Основание нектофора со стороны дорзальной стенки гидроциума имеет 2 вентральных округлых выроста. Гидроциум составляет $\frac{1}{2}$ высоты нектофора и так же, как у *Chuniphyes*, имеет мезоглеальный вырост для прикрепления нижнего нектофора. Последний (до 35 мм в высоту) пирамидальной формы; имеет, помимо двух вентральных лопастей, 2 слабо намечающиеся дорзальные борозды и вентральный лопатовидный вырост. Соматоцист обоих нектофоров с проксимально вздутым участком.

Тип рода: *Diphyes ovata* Chun, 1897.

1. *Clausophyes galeata?* Lens et Van Riemsdijk (рис. 112).

Lens a. Van Riemsdijk, 1908: 12, pl. I, figs. 6—8; Bigelow, 1913: 71—73, pl. VI, figs. 1, 2 (*galatea*); Tottow, 1954: 134; 1965: 194, pl. XXXV, fig. 11.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (10—20 мм в высоту) конической формы (рис. 112, А). Гидроциум неглубок. Мезоглеальный вырост располагается

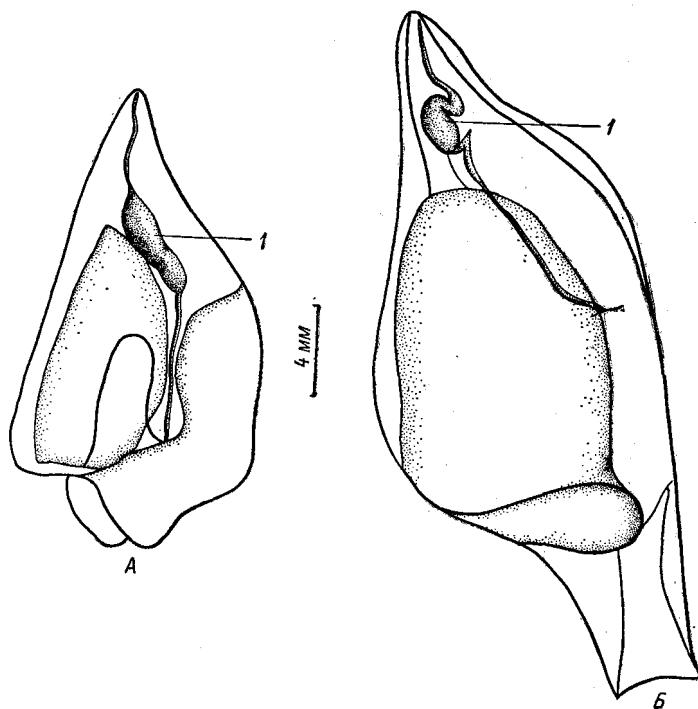


Рис. 112. *Clausophyes galeata?* Lens et Van Riemsdijk.

А — верхний дефинитивный нектофор; Б — нижний дефинитивный нектофор. 1 — соматоцист.

на уровне нижней трети нектосака. На этом же уровне входит в гидроциум и педикулярный канал. Овальные лопасти, ограничивающие гидроциум, спускаются несколько ниже уровня отверстия субумбреллы, их дорзальная стенка образует 2 довольно крупных, округлых выроста (судя по литературным данным, превышающих длиной таковые *Cl. ovata*). Проксимальное вздутие соматоциста варьирует по форме от просто овального до удлиненно извитого. Дистальная часть соматоциста нитевидна и продолжается почти до конца вершины нектофора. Базальный конец соматоциста имеет нитевидную ножку. Нижний дефинитивный нектофор (15—35 мм в высоту) пирамидальной формы (рис. 112, Б). Дорзальная стенка нектофора несет 2 дорзо-латеральных ребра, отчетливых в апикальной части и переходящих в бугристую выпуклую поверхность ближе к основанию нектофора. Центральные лопасти, ограничивающие неглубокий, щелевидный гидроциум, несут на внутренней поверхности базальные клапаны (1 на правой и 2 на левой). Дорзальная стенка гидроциума переходит в удлиненный лопатовидный вырост, опускающийся ниже

отверстия субумбреллы. Широкий мешковидный нектосак занимает $\frac{3}{4}$ высоты нектофора. Расширенная часть соматоциста располагается проксимально, но может продолжаться почти до самой вершины нектофора. Нитевидные части соматоциста (восходящая и нисходящая ветви) варьируют по своей длине.

Распространение. Тихоокеанское побережье Камчатки, северо-западное побережье Америки (район о. Ванкувер) между 30 и 45° с. ш. и 145 и 165° в. д.; Восточно-Китайское море, восточное побережье Японии, Филиппинские о-ва, Малайский архипелаг.

Обитает на больших глубинах и лишь несколько раз был обнаружен в пределах 0—300 м.

В коллекциях ЗИН АН СССР имеется небольшое количество верхних и нижних колоколов из северной части Тихого океана.

Несмотря на несомненную близость *Cl. galeata* и *Cl. ovata*, следует присоединиться к мнению Тотона (Totton, 1954) о самостоятельности этих видов. При сравнении нектофоров *Cl. galeata* и *Cl. ovata* обращают на себя внимание следующие отличия: дорзо-базальные выросты гидроциума верхнего нектофора *Cl. galeata* спускаются ниже уровня отверстия субумбреллы, тогда как таковые *Cl. ovata* лежат на том же уровне; в гидроциуме верхнего нектофора *Cl. galeata* отсутствуют 2 выемки, характерные для *Cl. ovata*; на правой лопасти гидроциума нижнего нектофора *Cl. galeata* отсутствует второй внутренний клапан (отсутствие его прослеживается на всех экземплярах и не является, по-видимому, возрастной особенностью), а на левой лопасти гидроциума нижнего нектофора *Cl. galeata* имеется 2 внутренних клапана (чего нет у *Cl. ovata*). Тотон отмечает, что лопатообразный вырост дорзальной стенки гидроциума нижнего нектофора у *Cl. galeata* больше подобного выроста у *Cl. ovata* и что правая лопасть гидроциума нижнего нектофора *Cl. galeata* толще левой и имеет трехграниную форму, чего нет у *Cl. ovata*.

Во всех просмотренных экземплярах описываемого вида лопатообразный вырост имеет ровный базальный край, тогда как Биджелоу (Bigelow, 1913), а также Ленц и Ван Ремдайк (Lens and Van Riemsdijk, 1908) отмечают два одинаковых зубца на конце этой лопасти. Это отличие ставит под некоторое сомнение принадлежность имеющихся экземпляров к *Cl. galeata*.

Подсемейство DIPHYINAЕ Moser, 1925

Diphyidae с 1—2 дефинитивными нектофарами. Верхний нектофор пирамидальной формы, с 5—7 ровными или слегка зазубренными ребрами. Край отверстия субумбреллы имеет зубцы или лишен таковых. Гидроциум верхнего нектофора развит нормально и может быть различной высоты (от очень мелкого до довольно глубокого, достигающего более $\frac{1}{2}$ высоты нектофора). Форма и величина соматоцистов верхних нектофоров самая различная. Нижний нектофор, если он имеется, развит нормально. Он преимущественно пирамидальной формы, но может быть и асимметричным. Соматоцист в нижнем нектофоре отсутствует.

Для подсемейства *Diphyinae* характерны эвдоксии (или эрсеи), пока что известные не для всех его представителей.

6. Род DIPHYES Cuvier, 1817

Cuvier, 1817: 61; Haęckel, 1888b: 145, 151, 152; 1888b: 145, 152, 153 (*Diphyopsis*); Chun, 1888: 14 (*Dormasia*); 1892: 115 (*Dormasia*); 1897a: 18, 19; 1897a: 18, 19, 26 (*Diphyopsis*); Lens a. Van Riemsdijk, 1908: 39, 49 (*Diphyopsis*); Bigelow, 1911b: 248; 257 (*Diphyopsis*); Moser, 1925: 166—170; Totton, 1932: 346; Bigelow a. Sears, 1937: 37—39, 40; Leloup, 1955: 10,

Diphyinae с 2 нектофорами. Верхний дефинитивный нектофор (до 35 мм высотой) пирамидальной формы, с 5 поверхностными, как правило, зубчатыми ребрами. Дорзальное ребро развито хорошо. Край отверстия субумбреллы несет зубцы. Дорзальная стенка гидроциума сплошная (исключение составляет *D. antarctica*). Нижний нектофор, до 30 мм высотой, асимметричен.

Род характеризуется наличием эрсей.

Описываемый Мозер (Moser, 1925) *D. antarctica* — не типичный представитель рода *Diphyes* и, возможно, вообще принадлежит к другому роду. Помимо наличия лишь двух зубцов по краю субумбреллы верхнего нектофора *D. antarctica*, своеобразной чертой последнего оказывается раздвоенность дорзальной стенки его гидроциума. Отсутствие специального нектофора у свободноплавающего кормидия (эвдоксия, а не эрсея) и открытый (без клапанов) гидроциум нижнего нектофора также отличают *D. antarctica* от прочих представителей рода *Diphyes*.

Тип рода: *Diphyes dispar* Chamisso et Eysenhardt, 1821.

**ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА
DIPHYES CUVIER**

- 1 (2). Апикальная часть некtosака верхнего дефинитивного нектофора заужена, но не оканчивается булавовидной головкой. Она составляет примерно $1/6 - 1/5$ общей высоты некtosака. Дорзальная стенка гидроциума верхнего дефинитивного нектофора имеет медиальный зубец 2. *D. bojani* (Eschscholtz).
- 2 (1). Апикальная часть некtosака верхнего дефинитивного нектофора заужена и оканчивается булавовидной головкой. Она составляет примерно $1/4 - 1/3$ общей высоты некtosака. Дорзальная стенка гидроциума верхнего дефинитивного нектофора лишена медиального зубца 1. *D. dispar* Chamisso et Eysenhardt.

1. *Diphyes dispar* Chamisso et Eysenhardt, 1821 (рис. 113, 114).

Chamisso et Eysenhardt, 1821: 365, pl. 33, fig. 4; Eschscholtz, 1825: 743, Taf. V, Fig. 16 (*angustata*); 1829: 137, 138, Taf. XII, Fig. 6 (*campanulifera*); 136, 137, Taf. XII, Fig. 6 (*angustata*); 126, 127, Taf. XII, Fig. 2 (*Eodoxia lessoni*); Quoy a. Gaimard, 1827: 7, pl. I, fig. 7; 1833: 83—86, pl. IV, figs. 1—6 (*boryi*); 92—94, pl. IV, figs. 21—23 (*cucullus*); Blainville, 1830: 123, pl. I, fig. 1 (*boryi*); 1834: 135, pl. V, fig. 1—1a (*boryi*); 131, pl. VI, fig. 1 (*Cucullus doreyamus*); Meyen, 1834: 209—216, pl. XXXVI (*regularis*); Brandt, 1835: 31; Huxley, 1859: 30—34, pl. I, figs. 1, 1a—1e, 57—59; pl. III, figs. 6, 6a (*Eodoxia lessoni*); Gegeenbaug, 1860: 359—363 (*Eu. bojani*); 366—369, pl. XXIX, figs. 23—26 (*campanulifera*); Keferstein a. Ehlers, 1861: 19 (*campanulifera*); Fewkes, 1881a: 166, pl. VI, figs. 8, 9 (*Eu. bojani*); 166 (*Eu. lessoni*); Chun, 1888: 1159 (19) (*Diphyopsis campanulifera*); 1154—1155 (*Dormasia picta*); 1892: 115—132, pl. VIII, figs. 3—5; pl. IX, figs. 5—10; pl. X, figs. 1—9 (*D. picta*); 1897a: 9, 10 (*D. picta*); 1897a: 27 (*Diphyopsis*); 26, 27 (*Diphyopsis campanulifera*), 26, 27, 103 (*Ersea lessoni*—*E. campanulifera*); Haacke, 1888b: 152, 153 (*Diphyopsis*); 153 (*Diphyopsis campanulifera*); 135—155, pl. XXXIII, XXXIV (*D. compressa*); 110 (*Cucullus lessoni*); 122—124, pl. XXXIV (*Ersea compressa*); Schneider, 1898: 84, 85, 88 (*Muggiaebojani*); 85 (*Eodoxia lessoni*); Agassiz a. Mayeur, 1899: 179, 180, pl. XVII, fig. 54 (*Diphyopsis angustata*); 1902: 162, 163, pl. VIII, IX, figs. 37, 41, 42 (*D. angustata*); 163, pl. X, figs. 41, 42 (*Ersea angustata*); 161, pl. IX, fig. 40 (*E. appendiculata*); Mayeur, 1900a: 75 (*Diphyopsis picta*); 75, pl. XXVIII, figs. 93—95 (*D. campanulifera*), 75, pl. XXVIII, figs. 26, 27 (*Ersea lessoni*); Brownne, 1904: 743 (*Diphyopsis campanulifera*); 743 (*Eodoxia lessoni*); Vanhoffen, 1906: 20, 21, Fig. 23—25 (*Diphyopsis campanulifera*); Lens a. Van Rensdijk, 1908: 42, pl. VI, figs. 51, 52; 43, pl. VII, fig. 53 (*nierstraszi*); 49—51, pl. VIII, fig. 63 (*Diphyopsis campanulifera*); 54, pl. VIII, fig. 69; pl. IX, fig. 70 (*D. anomala*); 50, 51, pl. VIII, fig. 64 (*Ersea lessoni*); Bigelow, 1909: 316

(*Diphyopsis*); 1911b: 257, 258, pl. X, fig. 1; pl. XI, fig. 2 (*Diphyopsis*); 265 (*Dormasia picta*); 1913: 77, 78 (*Diphyopsis*); 1931: 564; Moser, 1925: 170—207, Taf. V, VI, VII, VIII, Fig. 1, 2; Totton, 1932: 346—348, text-fig. 21; 1936: 233; 1965: 153—155; pl. XXXIII, fig. 3; Leloup, 1933a: 28; 1937: 22; 1955: 10; Bigelow, Sears, 1937: 40—44; Moore, 1949: 13; Sears, 1950: 3.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (2—35 мм высотой) пирамидальной формы,

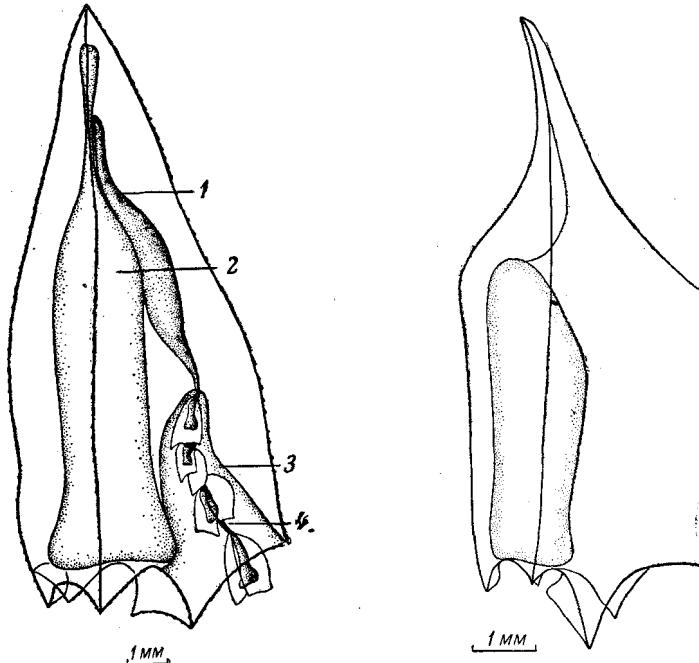


Рис. 113. Верхний дефинитивный нектофор *Diphyes dispar* Chamisso et Eysenhardt.

1 — соматоцист; 2 — нектосак;
3 — гидроциум; 4 — участок
ствола колонии.

Рис. 114. Нижний дефинитивный нектофор *Diphyes dispar* Chamisso et Eysenhardt.

с 5 поверхностными ребрами, имеющими пильчатый край (рис. 113). Верхняя треть субумбреллы сильно заужена и имеет булавовидное окончание. Основание субумбреллы имеет 3 крупных зубца. Гидроциум, составляющий $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ высоты субумбреллы, заужен апикально, и его вершина несколько отогнута к вентральной стенке нектофора. Соматоцист оканчивается чуть выше основания зауженной части субумбреллы и начиная от верхней $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ высоты последней плотно прилегает к вентральной стенке нектосака, повторяя ее изгибы. Нижний дефинитивный нектофор (3—30 мм высотой) асимметричен. Он имеет 5 поверхностных ребер и узкий, длинный апикальный вырост (рис. 114). Отверстие субумбреллы снабжено тремя зубцами (одним дорзальным и двумя латеральными). Гидроциальная щель заканчивается четырьмя зубцами, из которых 2 дорзальных развиты сильнее, причем левый дорзальный меньше правого.

Длинный ствол несет оранжево-красные гастрозоиды, генофоры и асимметричные, с двумя базальными зубцами, кроющие пластинки.

Эрсея. Кроющая пластинка в форме каски, базальная часть которой с двумя отчетливыми зубцами. Филлоцист несколько вздут. Гонофор имеет 4 ребра и 4 широких базальных зубца. Имеется специальный нектофор.

Распространение. Вид широко распространен в теплых водах Тихого, Индийского и Атлантического океанов. На север Тихого океана заходит до тихоокеанского побережья северной Японии; с теплыми водами Гольфстрима доходит до 50° с. ш. в Атлантике. Отмечен для Средиземного моря.

Найден в поверхностных слоях воды, но часто попадается и в пределах 3000—400 м.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется небольшое количество верхних колоколов из северной части Тихого океана (между 30 и 40° с. ш. и 150—160° в. д.).

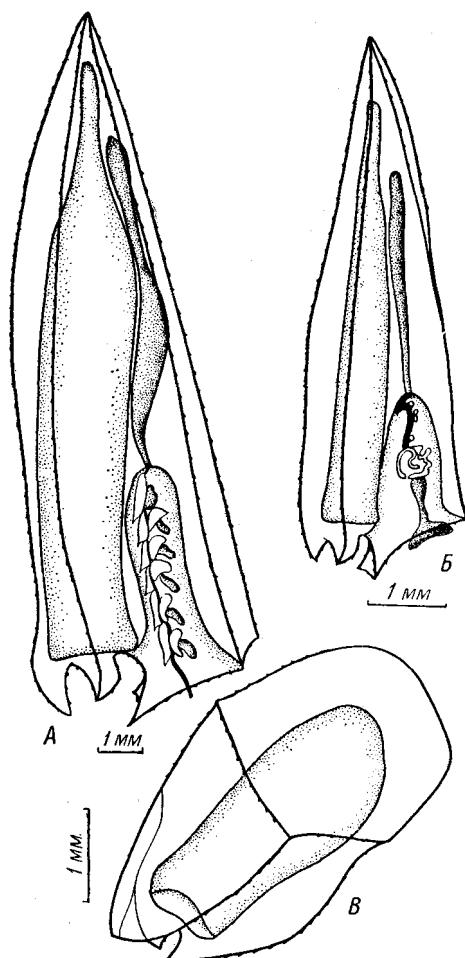
2. *Diphyes bojani* (Eschscholtz, 1825) (рис. 115, 116).

Eschscholtz, 1825: 743, Taf. V, Fig. 13 (*Eodoxia*); 1829: 125, 126, Taf. XII, Fig. 1; Huxley, 1859: 59, pl. III, figs. 7, 7a (*Eodoxia*); Gegenbaur, 1860: 369, 372, Taf. XXVIII, Fig. 27, 28; Taf. XXIX, Fig. 29 (*steenstrupi*); Chun, 1888: 14 (1154) (*Ersea*); 1892: 122—134, Taf. X, Fig. 1—9; Taf. IX, Fig. 10; Taf. VIII, Fig. 4, 5 (*Ersea picta*); 132—134 (*Ersea*); 132—134 (*Dormasia*); 1897a: 9—16 (*Ersea picta*); Haacke, 1888b: 122 (*Eodoxia*); 110 (*Cucullus gracilis*); Schneider, 1898: 88 (*Muggiaeae*, *Eodoxia*); Mayer, 1900a: 77, pl. XXIX, fig. 100 (*Ersea hispaniana*); Lens a. Van Riemsdijk, 1908: 3—5, pl. I, fig. 1 (*Dormasia pictoides*); 44—46, pl. VII, figs. 54—58; pl. XIII, fig. 58 (*gegenbauri*, *malajana*, *indica*); 5—7 (*Ersea*); Bigelow, 1911b: 251—254, pl. VII, figs. 2, 3; pl. VIII, fig. 6; pl. IX, figs. 1, 2; pl. X, figs. 2, 3; pl. XI, fig. 5; pl. XII, fig. 1; 1914b: 264—266, pl. XI, fig. 7, 8 (*Ersea*); 1931: 565, 566; Moseley, 1925: 208—216, Taf. XIII, Fig. 1; Bone, 1926: 80; Totton, 1932: 349, 350; 1965: 155, 156, text-fig. 92; Leloup, 1933a: 30; 1937: 122; 1955: 10; Leloup a. Hentschel, 1935: 9, carte 6; Russel, 1938; 41; Moore, 1949: 15, fig. 22; Sears, 1950: 3.

Рис. 115. *Diphyes bojani* (Eschscholtz).
A — старый верхний дефинитивный нектофор;
B — молодой дефинитивный нектофор;
B — гонофор.

schele, 1935: 9, carte 6; Russel, 1938; 41; Moore, 1949: 15, fig. 22; Sears, 1950: 3.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Молодой дефинитивный нектофор (до 8 мм высотой) пирамидальной формы, с 5 зубчатыми ребрами (рис. 115, B). Узкая субумбреллярная полость имеет трубковидно вытянутую апикальную часть. Отверстие субумбреллы снабжено 3 зубцами, одним дорзальным и двумя латеральными. Гидроциум составляет $\frac{1}{3}$ общей высоты нектофора; основания его латеральных и



вентральной стенок вогнуты. Вершина веретеновидного соматоциста граничит с местом сужения субумбреллы. Ствол молодой колонии несет в зоне почкования отчетливые почки нижних нектофоров. Старый дефинитивный нектфор (8—15 мм высотой) отличается от молодого, кроме своих размеров, более коротким трубковидным концом субумбреллы, наличием медиального зубца на дорзальной стенке гидроциума и прямыми краями латеральных и вентральной стенок основания гидроциума (рис. 115, A). Нижний дефинитивный нектфор (4—10 мм высотой) асимметричен

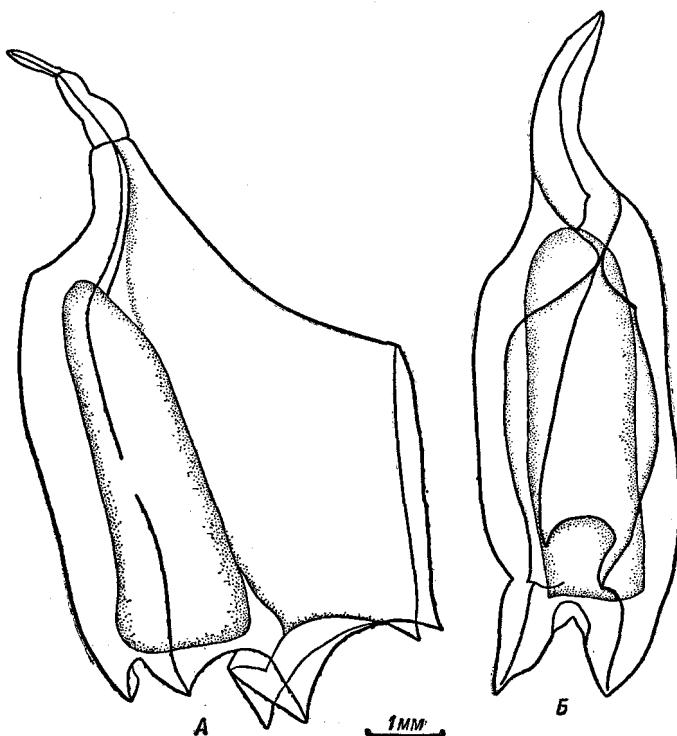


Рис. 116. Нижний дефинитивный нектфор *Diphyes bojanii* (Eschscholtz).

A — вид сбоку; Б — с вентральной стороны.

(рис. 116). Из поверхностных ребер два латеральных выражены довольно слабо. Апикальный вырост узкий и длинный. Край отверстия субумбреллы снабжен так же, как у *D. dispar*, тремя зубцами (одним дорзальным и двумя латеральными). Гидроциальная щель также заканчивается четырьмя зубцами, из которых 2 дорзальных развиты сильнее, причем правый и левый дорзальные зубцы одинаковой величины. Левая гидроциальная лопасть имеет хорошо развитый клапан. Длинный ствол колонии несет розово-красные гастрозоиды и слаборазвитые кроющие пластинки.

Эрсея. Кроющая пластинка щитовидной формы, с яйцевидным филлокистом. Генофор имеет на дорзальной стенке уплощенную апикальную площадку и 2 отчетливых вентро-базальных зубца. В нашем материале найден 1 генофор, соответствующий описанному в литературе (рис. 115, B). Имеется специальный нектфор.

Распространение. Северная часть Тихого океана (южнее 40° с. ш., тихоокеанское побережье Японии, побережье Центральной Америки); тропическая Пацифика; в Атлантическом океане от Канарских о-вов и Кап-Вердена до 20—28° ю. ш.; Индийский океан (южнее Мадагаскара).

Обнаружен в поверхностных слоях воды, но встречается и в пределах 3000—400 м. Судя по литературным данным, характерен для теплых течений.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется довольно большое количество верхних и нижних нектофоров *D. bojani* из северной части Тихого океана.

7. Род *LENSIA* Totton, 1932

Totton, 1932: 363; 1955: 110; Bigelow a. Sears, 1937: 46, 47; Totton a. Fraser, 1955b: 56, 3; Leloup, 1955: 11.

Diphyinae с 2 дефинитивными нектофорами. Верхний дефинитивный нектофор, редко достигающий в высоту 23 мм, имеет форму пирамиды с 5—7 поверхностными ребрами. Основание нектофора лишено зубцов. Гидроциум верхнего нектофора едва превышает уровень отверстия нектосака, а иногда лежит ниже этого уровня. Дорзальная стенка гидроциума верхнего нектофора представлена двумя, налегающими друг на друга, небольшими лопастями. Соматоцист различной высоты и формы. Нижний дефинитивный нектофор, до 20 мм высотой, слегка сплющен латерально.

Эвдоксии известны не для всех видов рода *Lensia*.

Тип рода: *Diphyes subtiloides* Lens et Van Riemsdijk, 1908.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА *LENSIA*

- 1 (10). Верхний дефинитивный нектофор имеет 5 поверхностных ребер.
- 2 (9). Гидроциум верхнего дефинитивного нектофора слегка превышает уровень отверстия нектосака.
 - 3 (4). Длина ножки соматоциста верхнего дефинитивного нектофора в несколько раз превышает диаметр его головки 3. *L. subtilis* Chun.
 - 4 (3). Длина ножки соматоциста почти равна или меньше диаметра его головки.
 - 5 (6). Длина соматоциста достигает $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{7}$ общей длины верхнего дефинитивного нектофора 4. *L. meteori* (Leloup).
 - 6 (5). Длина соматоциста достигает $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{3}$ общей длины верхнего дефинитивного нектофора.
 - 7 (8). Ножка соматоциста составляет примерно $\frac{1}{7}$ его общей длины. Вентральная стенка гидроциума верхнего дефинитивного нектофора вогнута 2. *L. achilles bigelowi* Stepanyants subsp. n.
 - 8 (7). Ножка соматоциста составляет примерно $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ его общей длины. Вентральная стенка гидроциума не вогнута 1. *L. subtiloides* L. et Van Riems.
 - 9 (2). Гидроциум верхнего дефинитивного нектофора лежит на уровне отверстия нектосака или ниже его 5. *L. conoidea pacifica* Stepanyants subsp. n.
 - 10 (1). Верхний дефинитивный нектофор имеет более 5 поверхностных ребер.

- 11 (12). Верхний дефинитивный нектофор имеет неопределенное множество ребер, образующих на его поверхности подобие сетки
 7. *L. reticulata* Totton.
 12 (11). Верхний дефинитивный нектофор имеет 7 ребер, не образующих подобия сетки 6. *L. multicristata* Moser.

1. *Lensia subtiloides* Lens et Van Riemsdijk, 1908 (рис. 117).

Lens a. Van Riemsdijk, 1908 : 46, pl. 7, figs. 59—61 (*Diphyes*); Bigelow, 1911b : 244, 247 (*Diphyes*); 1913 : 73—76 (*Diphyes truncata*, частью); Moseg, 1925 : 154—162 (*Galeolaria truncata*, частью); Gowde, 1926 : 76 (*Diphyes*); Totton, 1932 : 364, figs. 31—33; 1954 : 16, 112, fig. 55 D; 1965 : 159—161, text-figs. 95, 96, 97B; Bigelow a. Sears, 1937 : 58, 59, figs. 45—47; Sears, 1950 : 3.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (2—8 мм в высоту) пирамидальной формы, с 5 поверхностными ребрами (рис. 117). Гидроциум неглубокий, его вентральная стенка ровная. Соматоцист верхнего дефинитивного нектофора состоит из овальной головки и ножки, длина которой варьирует, но не превышает длины головки. Головка соматоциста плотно прилегает к стенке нектосака и достигает иногда $\frac{1}{3}$ общей высоты нектофора. Нижний дефинитивный нектофор (около 3 мм в высоту) с 5 поверхностными ребрами. Ламелла сплошная.

Эвдоксия. Шлемовидная кроющая пластинка, похожая на таковую *Mugiaea atlantica*, может достигать 1.5—2 мм в высоту. Простой трубковидный филлоцист вздут в апикальной части. Генофоры имеют по 4 ребра и лишены базальных зубцов.

Распространение. Южная часть Японского моря; Восточно-Китайское море, Малайский архипелаг, район Большого Барьерного Рифа; северная Атлантика (между 50 и 30° с. ш. и 40—10° з. д., Бискайский залив); Индийский океан (юго-восточное побережье Африки, северо-западная часть Индийского океана, Красное море, залив Агаба).

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется несколько экземпляров верхних нектофоров и кроющих пластинок эвдоксий *L. subtiloides* из южной части Японского моря.

Следует заметить, что из нектофоров, обнаруженных в сборах «Альбатроса» и относимых Биджелоу (Bigelow, 1913) к *L. truncata* (синоним *L. conoidea*), небольшую часть (большая их часть должна быть отнесена к *L. achilles bigelowi*, см. ниже) следует отнести к *L. subtiloides*, так как их величина и строение целиком соответствуют данному виду.

2. *Lensia achilles bigelowi* Stepanyants subsp. n. (рис. 118, 119).

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (15—20 мм в высоту) пирамидальной формы, с заостренной вершиной. Из пяти поверхностных ребер 2 латеральных

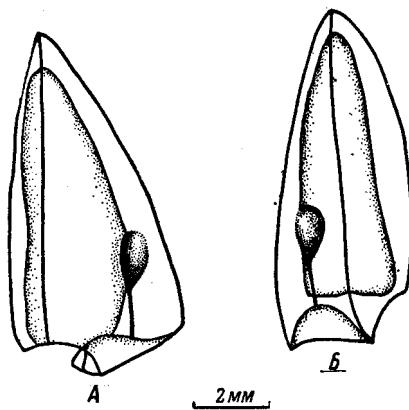


Рис. 117. *Lensia subtiloides* Lens et Van Riemsdijk.

A — вид сбоку; B — с вентральной стороны.

делают базальный изгиб (рис. 118). Край субумбреллы ровный, но вырост дорзальной стенки нектофоров у некоторых экземпляров выражен довольно отчетливо (рис. 118, Б). Неглубокий гидроциум едва превышает уровень отверстия нектосака, но в отличие от описанных *L. achilles achilles* (Totton, 1941) имеет два дорзо-апикальных бугра. Вентральная стенка гидроциума вогнутая (рис. 118, В). Лопасти дорзальной стенки гидроциума невелики. Соматоцист верхнего дефинитивного нектофора (до 4 мм в высоту) представлен веретеновидной или шишковидной головкой, сидящей на маленькой, тоненькой ножке; он целиком расположен выше уровня отверстия нектосака и достигает подчас половины его высоты. Нижний

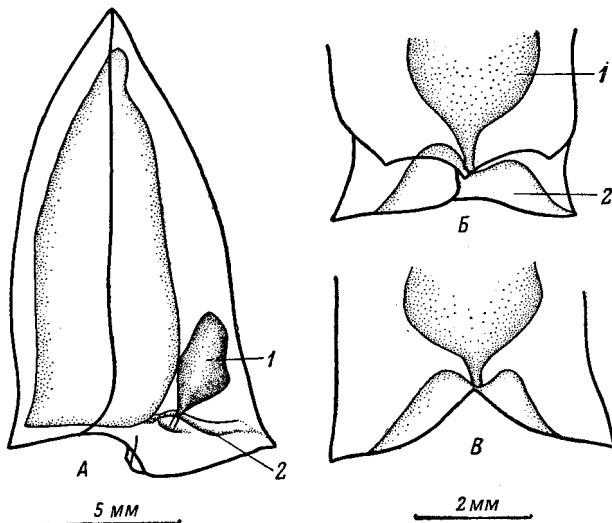


Рис. 118. *Lensia achilles bigelowi* Stepanyants subsp. n.

А — верхний дефинитивный нектофор; Б — базальная часть верхнего дефинитивного нектофора с дорзальной стороны (нектосак не изображен); В — базальная часть верхнего дефинитивного нектофора с вентральной стороны. 1 — соматоцист; 2 — гидроциум.

дефинитивный нектофор (15—20 мм в высоту) сплющен латерально и имеет 5 поверхностных ребер. Апикальная часть нектофора шире базальной. Ламелла нижнего нектофора сплошная, закругленная (рис. 119, А).

Эвдоксия. Эвдоксии *L. achilles* до сих пор не были описаны. В нашем материале найдена шлемовидная кроющая пластинка (рис. 119, Б), похожая на бракту *L. subtiloides*, но имеющая две грани на своей вентральной стороне. Поскольку в данной пробе отсутствовали другие виды *Lensia* (кроме *L. achilles bigelowi*) или близких родов, можно предположить, что эта кроющая пластинка принадлежит эвдоксии *L. achilles bigelowi*. Другие элементы эвдоксий этого вида неизвестны.

Распространение. Берингово, Охотское, Японское моря, северо-западная и северо-восточная части Тихого океана.

В коллекциях ЗИН АН СССР имеется большое количество верхних и нижних нектофоров *L. achilles bigelowi* из вышеописанных районов. Тип: «Витязь», ст. 535.

Описанные Тотоном (Totton, 1941) и обнаруженные позже в северной Атлантике и Индийском океане экземпляры, так же как найденные в северной Пацифике, принадлежат, видимо, к одному виду *L. achilles*. Но вследствие указанных выше различий в строении гидроциума, тихоокеан-

ских представителей следует рассматривать как подвид *L. achilles bigelowi*.¹

Нектофоры из Охотского и Берингова морей (сборы «Альбатроса»), отнесенные Биджелоу (Bigelow, 1913) к *L. truncata* (синоним *L. conoidea*), в действительности не являются таковыми, так как отличаются от типичных *L. conoidea* более глубоким гидроциумом (с выемкой на вентральной стенке), латеральными ребрами, изогнутыми в базальной части, и соматоцистом, состоящим из овальной головки и ножки. Эти нектофоры несомненно принадлежат к *L. achilles*, а так как их гидроциумы имеют по 2 дорзо-апикальных бугра, то должны быть отнесены к *L. achilles bigelowi*.

3. *Lensia subtilis* Chun, 1886 (рис. 120, A).

Chun, 1885: 6—11 (271), Taf. II, Fig. 3—7 (ларвальные нектофоры *Monophyes irregularis* и *M. gracilis*); 1888: 766 (*Diphyes*); 1897a: 103 (*Diphyes*); Schneideг, 1898: 57, 85, 86 (*D. elongata*); Lens a. Van Riemsdijk, 1908: 47, 48 (*Diphyes*); Bigelow, 1911b: 337, 343, 344 (*Diphyes*); Moseley, 1925: 162—165, Fig. 29; Taf. IV, Fig. 5—8 (*Galeolaria*); Totton, 1932: 367, 368, text-fig. 34; 1954: 114—116, text-figs. 57—59; 1965: 168, 169, text-figs. 104, 105; Lebour, 1934a: 31—33; 1955: 12; Totton a. Fraser, 1955b: 56, 2, 3, fig. 8; Mohr, 1959a: 166; Степаньян Янц., 1963: 1869.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (2—5 мм в высоту) пирамидальной формы, с 5 поверхностными ребрами. Вершина нектофора (так же, как апикальная часть нектосака) слегка закруглена. Две овальные лопасти, образующие вентральную стенку очень неглубокого гидроциума, не налегают друг на друга, тогда как лопасти дорзальной стенки заострены и левая налегает на правую. Гидроциум расположен таким образом, что образует угол, один луч которого идет вертикально, другой — в плоскости отверстия нектосака. Соматоцист, занимающий нижнюю половину нектофора, представлен очень тонкой и длинной ножкой, увенчанной маленькой шаровидной головкой. Нижний дефинитивный нектофор (2—6 мм в высоту) имеет 4 поверхностных ребра. Крылья гидроциальной щели довольно узкие, сходящие на нет в нижней половине нектофора. Сплошная ламелла нижнего нектофора слегка закруглена в своей базальной части.

Эвдоксия. Кроющая пластинка, гастроцид и гонофоры очень напоминают эти образования *Muggiae atlantica* Cunnig. (см. Totton, 1954: 116, text-fig. 59).

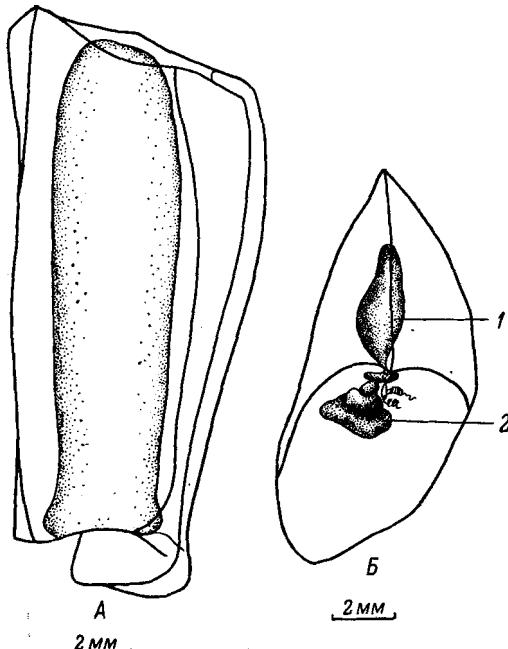


Рис. 119. *Lensia achilles bigelowi* Stepanyants subsp. n.

А — нижний дефинитивный нектофор; Б — кроющая пластинка. 1 — филлоцит; 2 — гастроцид.

¹ Название дается по имени автора (Bigelow), впервые отметившего представителей данного подвида из Охотского и Берингова морей.

Распространение. Арктический бассейн (в районе работ американских полярных станций); южная часть Японского моря, северная часть Тихого океана ($36^{\circ}28'$ с. ш. и $175^{\circ}57'$ з. д.); тропическая Пацифика; Атлантический океан (между 50° с. ш. и 35° ю. ш.); Средиземное море, Индийский океан (кроме его южной части).

Обнаружен от 0 до 3000 м, но преимущественно отмечается для горизонтов 400—0 м.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется небольшое количество плохо сохранившихся верхних нектофоров *L. subtilis* из северной части Тихого океана.

4. *Lensia meteori* (Leloup, 1934) (рис. 120, Б).

Leloup, 1934a : 15—18, fig. 6 (*Galettea*); Bigelow a. Sears, 1937 : 34 (*Galettea*); Totton, 1954 : 117, text-fig. 60; 1965 : 170, 171, text-fig. 107; Totton a. Fraser, 1955b : 56, 2, 3, fig. 7.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (2—5 мм в высоту) очень близок по форме к таковому *L. subtilis*. Отличается от последнего формой гидроциума, вытянутого почти вертикально. Вентральные лопасти гидроциума почти сведены на нет, тогда как дорзальные несколько длиннее, чем у *L. subtilis* (рис. 120, Б). Соматоцист верхнего дефинитивного нектофора *L. meteori* занимает $\frac{1}{10}$ общей высоты нектофора. Он представлен овальной или крыловидно расширенной головкой, сидящей на очень короткой ножке. Нижний нектофор также похож на таковой *L. subtilis*.

Ствол с придатками и эвдоксии неизвестны.

Распространение. Северная часть Тихого океана ($36^{\circ}28'$ с. ш. и $175^{\circ}57'$ з. д.); северная Атлантика (юго-западное побережье Ирландии и побережье Исландии); Индийский океан, Красное море, залив Агаба.

Отмечается в пределах горизонтов 1500—0 м, но преимущественно не глубже 500 м.

В наших водах не встречен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется единственный экземпляр из северной части Тихого океана.

5. *Lensia conoidea pacifica* Stepanyants subsp. nov. (рис. 121).

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (13—23 мм в высоту) пирамидальной формы, с 5 поверхностными ребрами и заостренной вершиной (рис. 121, А). Край отверстия субумбреллы ровный, но дорзальная стенка образует небольшой тупой вырост. Очень маленький гидроциум не превышает уровня отверстия нектосака, но в отличие от такового *L. conoidea conoidea* (Kef. et Ehl.) все же несколько глубже его. Вентральная стенка гидроциума имеет совершенно ровный край (рис. 121, Б). Лопасти дорзальной стенки гидроциума невелики. Соматоцист (до 12 мм в высоту) — тонкое веретеновидное или бичевидное образование (иногда с короткими тупыми выростами),

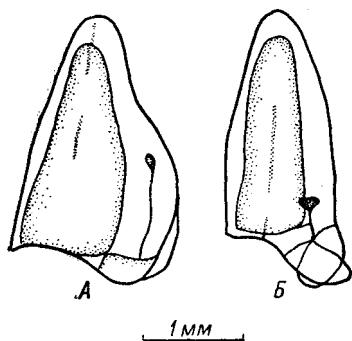


Рис. 120. *Lensia subtilis* Chun (А), *L. meteori* (Leloup) (Б).

сидящее на короткой ножке. Нижний дефинитивный нектофор (8—16 мм в высоту) сплющен латерально и имеет 5 поверхностных ребер. Довольно глубокая гидроциальная щель ограничена двумя широкими лопастями. Ламелла раздвоена, причем правая лопасть шире левой (рис. 121, *B*).

Эвдоксия. Неизвестна.

Распространение. Северо-восточная часть Тихого океана (40—60° с. ш. и 150—120° з. д.).

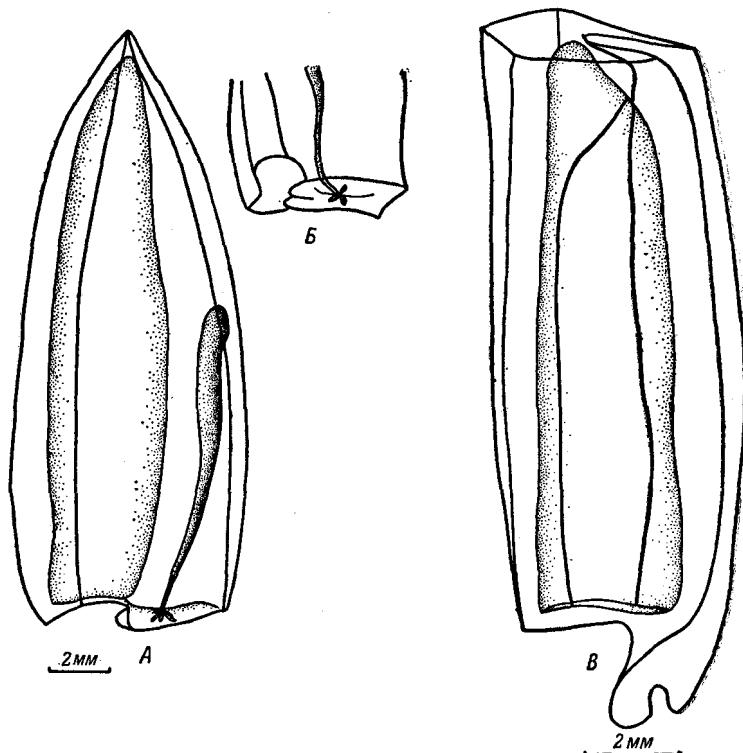


Рис. 121. *Lensia conoidea pacifica* Stepanyants subsp. n.

A — верхний дефинитивный нектофор; *Б* — базальная часть верхнего дефинитивного нектофора (вид снизу); *В* — нижний дефинитивный нектофор.

Обнаружен в пределах 500—0 м.

В наших водах не встречен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется большое количество верхних и нижних нектофоров из вышеуказанного района. Тип: «Витязь», ст. 4179.

От *L. conoidea conoidea* наши экземпляры отличаются большей величиной верхних и нижних нектофоров, более глубоким гидроциумом верхнего нектофора и отсутствием морщинистости в основании верхнего нектофора. Указанные отличия позволяют отнести экземпляры из северо-восточной части Тихого океана к подвиду *L. conoidea pacifica* в отличие от атлантических и средиземноморских *L. conoidea conoidea*.

6. *Lensia multicristata* Moser, 1925 (рис. 122).

Bigelow, 1911b : 188, pl. 12, figs. 2—4 (*Muggiae kochi*); Moser, 1925 : 165, 166, pl. III, fig. 9; Grawe, 1926 : 77 (*Diphyes bigelowi*); Totton, 1932 : 364;

1954 : 16; 1965 : 164, text-fig. 99B; Leloup, 1933a : 36; 1934a : 33—36, fig. 8; 1955 : 11, 12; Bigelow & Sears, 1937 : 55—58, figs. 40—44; Totton & Fraser, 1955b : 56, 2—3, fig. 4.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (4—14 мм высотой) пирамидальной формы, с 7 поверхностными ребрами, из которых только 3 (одно дорзальное и два вентральных) идут от вершины до основания колокола. Два дорзо-латеральных ребра, начинаясь у вершины нектофора, оканчиваются несколько выше его основания. Два вентро-латеральных ребра начинаются ниже

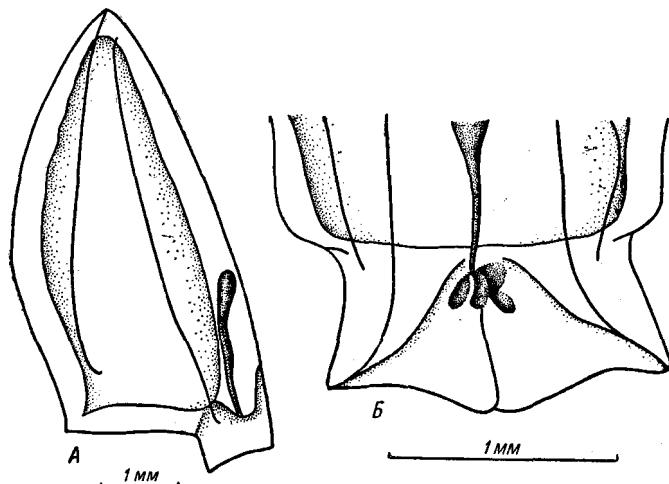


Рис. 122. *Lensia multicristata* Moser.

А — верхний дефинитивный нектофор; Б — базальная часть верхнего дефинитивного нектофора (с вентральной стороны).

вершины и кончаются выше основания нектофора (рис. 122, А). Край субумбреллы ровный, лишенный выростов и зубцов. Неглубокий гидроциум не превышает уровня отверстия нектосака. Его вентральная стенка как бы отсутствует вовсе (рис. 122, Б). Соматоцист булавовидной или веретено-видной формы и сидит на тонкой ножке, длина которой может варьировать. В высоту соматоцист достигает $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ общей длины нектофора. Нижний дефинитивный нектофор имеет 4—20 мм в высоту. Из пяти поверхностных ребер 2 латеральных оканчиваются несколько выше основания нектофора. Очень широкая и короткая ламелла нижнего нектофора имеет почти прямоугольную форму.

Эвдоксия. Неизвестна.

Распространение. Северо-восточная часть Тихого океана (30° — 45° с. ш. и 120° — 130° з. д.); восточная часть тропической Пацифики; северная Атлантика (южное и западное побережье Ирландии и Бискайский залив); южная Атлантика (30° с. ш.— 10° ю. ш. и 50° — 20° з. д.); Средиземное море (главным образом его юго-западная часть и Гибралтарский пролив); Индийский океан.

Обнаружен в пределах от 0 до 800 м. В поверхностных ловах встречается крайне редко.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется 2 верхних нектофора из северо-восточной части Тихого океана.

7. *Lensia reticulata* Totton, 1954 (рис. 123).

Totton, 1954 : 118, text-fig. 61; 1965 : 172, 173, text-fig. 110.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (2.5—3.5 мм высотой) пирамидальной формы. Поверхностные ребра нектофора, число которых неопределенно велико, образуют подобие сетки. Мезоглея нектофора недалеко от основания субумбреллы образует ступень, ниже которой поверхность ребра имеют исключительно вертикальное положение (рис. 123). Край субумбреллы ровный. Неглубокий гидроциум незначительно превышает уровень отверстия нектосака. Его дорзальная стенка образует две лопасти, тогда как вентральная имеет глубокий вырез. Соматоцист, сидящий на короткой ножке, имеет округлую головку.

Нижний дефинитивный нектофор и эвдоксия неизвестны.

Распространение. Берингово море, Индийский океан (южное и восточное побережья Африки).

Встречен на горизонтах 1500—0 м. Обнаружение этого вида в пределах 1400—700 м позволяет считать его батипелагическим.

В коллекциях ЗИН АН СССР имеется 2 верхних нектофора из Берингова моря.

8. Род MUGGIAEA Busch, 1851

Will, 1844 : 77 (*Diphyes*); Busch, 1851 : 46, 48 (*Diphyes*); Chun, 1882 : 1156—1146; 1888 : 15 (1153); 1892 : 113, 117; Haeckel, 1888b : 128, 136; Schneider, 1898 : 87; Bigelow, 1911b : 185; Moser, 1925 : 100; Bigelow, Sears, 1937 : 39; Leloup, 1955 : 9.

Diphyinae с единственным, бессменным дефинитивным нектофором (2—7 мм в высоту) пирамидальной формы. Поверхность нектофора несет 5—7 ребер (иногда последние слабо выражены). Край отверстия субумбреллы лишен зубцов. Гидроциум не превышает $\frac{1}{3}$ высоты нектофора. Соматоцист имеет различную высоту и разнообразен по форме.

Тип рода: *Diphyes kochi* Will, 1844.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА
MUGGIAEA BUSCH

- 1 (4). Ребра нектофора выражены отчетливо.
- 2 (3). Нектофор с семью ребрами. Вентральная стенка гидроциума имеет глубокий вырез. Соматоцист достигает $\frac{1}{2}$ высоты нектосака 2. *M. havock* (Totton).
- 3 (2). Нектофор с пятью ребрами. Вентральная стенка гидроциума лишена вырезки. Соматоцист достигает вершины нектосака 1. *M. atlantica* Cunningham.
- 4 (1). Ребра нектофора выражены очень слабо . . 3. *M. bargmannae* Totton.

1. *Muggiae atlantica* Cunningham, 1892 (рис. 124, 125).

Haeckel, 1888b : 137 (*pyramidalis*); 109 (*Cucubalus pyramidalis* — эвдоксия); Cunningham, 1892 : 212—215, fig. 1, 2; Garstang, 1894 : 211—219; Gough, 1905 : 1; Vanhoffen, 1906 : 13, Fig. 8, 9; Groch, 1908 : 13—14; text-figs. 8, 9;

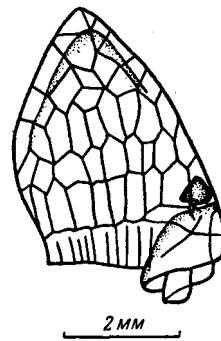


Рис. 123. Верхний дефинитивный нектофор *Lensia reticulata* Totton.

Bigelow, 1911b : 187, 188, pl. VII, fig. 1; pl. IX, fig. 7, 8; Moser, 1925 : 106—108, Taf. I, Fig. 5; Bigelow a. Leslie, 1930 : 550; Russell, 1934 : 555; 1938a : 441, figs. 1—6; Leloup a. Hentschel, 1935 : 8; Bigelow a. Sears, 1937 : 39, 99, fig. 71; 1939 : 367, fig. 42A; Totton, 1954 : 120; 1965 : 181—183; pl. XXXII, fig. 3; Totton a. Fraser, 1955a : 55, 23, fig. 3; Leloup, 1955 : 9.

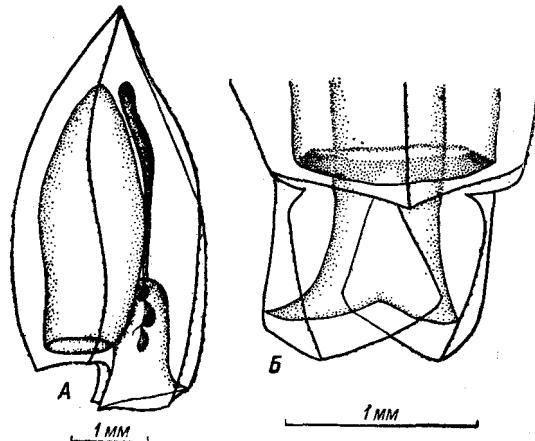


Рис. 124. *Muggiaeae atlantica* Cunningham.
A — дефинитивный нектофор; B — базальная часть
дефинитивного нектофора (с дорзальной стороны).

стоит из двух налегающих друг на друга краев зубчатость (рис. 124, B). Очень тонкий соматоцист, как правило, оканчивается возле вершины нектосака, но иногда не доходит до вершины или еще реже превышает ее. Апикальный конец соматоциста часто расширен булавовидно и содержит каплю масла.

Эвдоксия. Эвдоксии *M. atlantica* до сих пор не были описаны. В нашем материале в пробах вместе с полигастрическими стадиями *M. atlantica* были обнаружены шлемовидные кроющие пластинки (рис. 125, A), гинофоры и андрофоры (рис. 125, B). Эти обрывки эвдоксий очень похожи на *Eudoxia eschscholtzii* Busch, упомянутых также Vanhoffenом (Vanhöffen, 1906). Поскольку в пробах не было других, близких этому видов, можно предположить, что указанные эвдоксии скорее всего принадлежат *M. atlantica*.

Распространение. Южная часть Японского моря, западное и восточное побережья Японии, северо-западная часть Тихого океана (между 35 и 45° с. ш.); восточная часть тропической Пацифики; северная Атлантика (Ламанш, южное и западное побережья Ирландии, Шотландия, Бискайский залив, Гибралтар); южная Атлантика (западное побережье Африки); Средиземное море (море Альборан, побережье Туниса); Индийский океан.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор конусообразной формы. Радиальные каналы нектосака неравной длины. Педикулярный канал соединяется с соматоцистом с вентральной стороны нектофора. Единственный дефинитивный нектофор (2—8 мм в высоту) пирамидальной формы, с 5 поверхностными ребрами, часто имеющими легкую зубчатость. Край отверстия субумбреллы, как правило, ровный, но иногда имеет с дорзальной стороны вырост (рис. 124, A). Гидроциум составляет $\frac{1}{3}$ высоты нектофора. Дорзальная стенка гидроциума спускается ниже края отверстия субумбреллы и со-

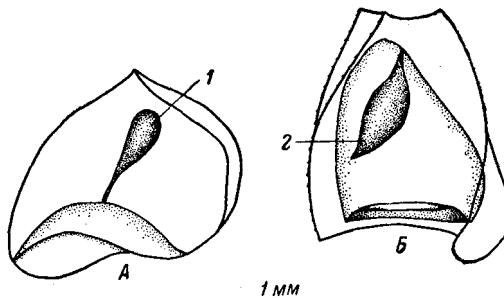


Рис. 125. *Muggiaeae atlantica* Cunningham.
A — кроющая пластина; B — генофор. 1 — филлопист; 2 — манубриум.

Представители этого вида, по-видимому, обитают в близких к поверхности горизонтах и спускаются (за редким исключением) не глубже 200 м.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется значительное количество представителей *M. atlantica* из северной части Тихого океана и южной части Японского моря.

2. *Muggiaeae havock* (Totton, 1941) (рис. 126).

T o t t o n , 1941 : 159, 160, figs. 17—19 (*Lensia*); 1965 : 175, 176, text-fig. 114 (*Lensia*).

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Единственный дефинитивный нектофор (6—8 мм в высоту) пирамидальной формы (рис. 126, A). Поверхность нектофора несет 7 ребер, из которых 2 латеро-вентральных делают изгиб на уровне гидроциума. Край субумбреллы без зубцов. Неглубокий гидроциум занимает около $\frac{1}{4}$ высоты нектофора и тупо закруглен в своей апикальной части. Края гидроциума косо срезаны. Дорзальная стенка гидроциума, опускаясь несколько ниже отверстия субумбреллы, представлена двумя округлыми лопастями, имеющими зубчатый край. Вентральная стенка гидроциума с глубоким вырезом (рис. 126, B). Шишковидно вздутый соматоцист (1.4 мм высотой) сидит на короткой ножке. Полость субумбреллы глубокая (6 мм высотой). На стволе колонии отсутствуют почки других нектофоров.

Эвдоксия. Неизвестна.

Распространение. Тихоокеанское и охотоморское побережья Курильских о-вов, южная часть Охотского моря, район Командорских о-вов; Атлантический океан (Бермудские о-ва, южная Атлантика); юго-западная часть Индийского океана.

Горизонты обнаружения этого вида весьма широки: от 0 до 3400 м, но так как его представители преимущественно встречены в пределах 500—3000 м, можно предположить, что взрослые формы *M. havock* предпочитают достаточные глубины.

Описываемый вид следует отнести к роду *Muggiaeae*, так как наличие единственного нектофора (без резервных почек других нектофоров) и сравнительно глубокий гидроциум исключают его принадлежность к роду *Lensia* (Totton, 1941).

3. *Muggiaeae bargmannae* Totton, 1954 (рис. 127, 128).

T o t t o n , 1954 : 121—123, text-fig. 63; 1965 : 183, text-fig. 120.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Единственный дефинитивный нектофор (3—6 мм высотой) пирамидальной формы.

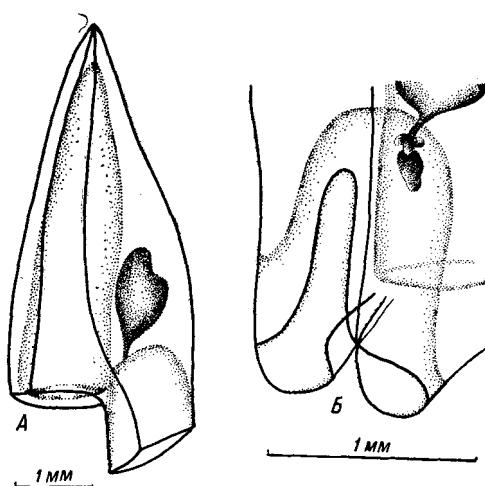


Рис. 126. *Muggiaeae havock* (Totton).

A — дефинитивный нектофор; B — базальная часть дефинитивного нектофора (с вентральной стороны).

Поверхность нектофора фактически лишена ребер. Последние бывают выражены на некоторых экземплярах в виде тупых гребней (но не одинаково отчетливо на всем протяжении нектофора). Гидроциум, занимающий $\frac{1}{4}$ высоты нектофора, довольно тупой в своей апикальной части. Свободная часть дорзальной стенки гидроциума раздвоена, тогда как вентральная стенка имеет небольшой вырез (рис. 127). Соматоцист, достигающий верхней $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ нектосака, почти булавовидной формы; он имеет в своем основании тупой вентральный вырост и сидит на тонкой ножке, соединяясь со стволом колонии с дорзальной стороны гидроциума. В апикальной части соматоциста, как правило, заключена капля масла.

Эвдоксия. В одной пробе из Охотского моря, содержащей

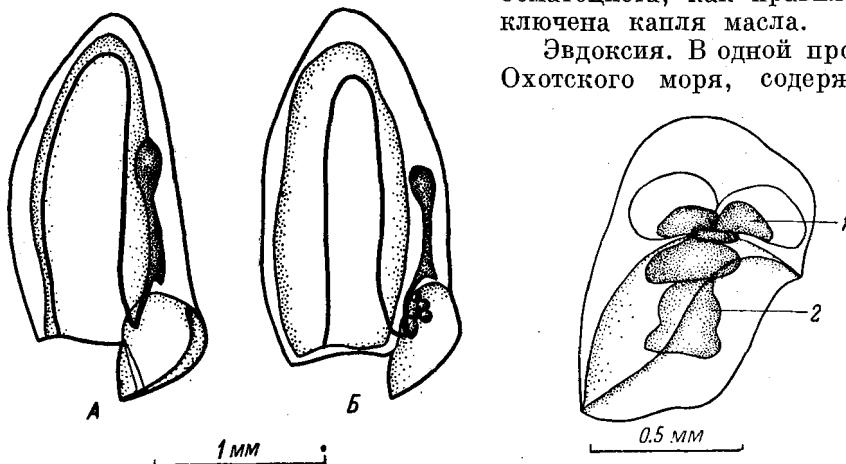


Рис. 127. Дефинитивный нектофор *Muggiaeae bargmannae* Totton.
А — тихоокеанская форма; Б — арктическая форма.

Рис. 128. Кроющая пластинка эвдоксии *Muggiaeae bargmannae* Totton.
1 — филлоцист; 2 — гастрапозид.

M. bargmannae, были обнаружены кроющие пластинки, принадлежащие эвдоксиям неизвестного происхождения. Поскольку в этой пробе, кроме *M. bargmannae*, находились только экземпляры *Ditophyes arctica*, эвдоксии которого хорошо известны, указанные кроющие пластинки ориентировочно могут быть отнесены к *M. bargmannae*. Будучи 1—2 мм длиной, они щелевидны. Базальный вырост кроющей пластинки не столь удлинен, как у таковой *D. arctica* (рис. 128). Филлоцист состоит из двух долей и лишен выростов.

Распространение. Арктический бассейн, Карское море, море Лаптевых, Охотское, Берингово моря, тихоокеанское побережье Камчатки и Курильских о-вов. Самая южная точка обнаружения *M. bargmannae* в Тихом океане находится возле 44.5° с. ш. и 144.5° в. д., в южном полушарии *M. bargmannae* неоднократно отмечался южнее зоны Антарктической конвергенции и лишь 1 раз встречен у 36° ю. ш.

Типичный холодноводный вид, встречающийся преимущественно глубже 200 м и лишь иногда в пределах 100—50 м. Для горизонтов обнаружения *M. bargmannae* зарегистрированы температуры от -1.45 до 4° и солености от 33.5 до $34.9^{\circ}/_{\text{oo}}$.

В коллекции ЗИН АН СССР имеется значительное количество плавательных колоколов *M. bargmannae* из Арктического бассейна и северной Пацифики.

При сравнении экземпляров *M. bargmannae* из Карского моря и моря Лаптевых с таковыми из Тихого океана намечаются две формы, из которых арктическая отличается от тихоокеанской (помимо величины нектофоров) соотношением длины соматоциста и нектосака (табл. 6) (рис. 127, A, B). Большее количество сравнительного материала, возможно, позволит установить и другие отличия в этих формах.

9. Род EUDOXOIDES Huxley, 1859

Huxley, 1859: 59; Totton, 1932: 358; Bigelow a. Sears, 1937: 44; Leloup, 1955: 11.

Diphyinae с 1—2 дефинитивными нектофорами. Верхний дефинитивный нектофор (до 12 мм высотой) пирамидальной формы, с 5 пильчатыми ребрами. Дорзальное ребро развито хорошо. Край отверстия субумбреллы либо лишен зубцов, либо дорзальное ребро нектофора (*Eu. mitra*) продолжается в образование, являющееся скорее зубцом, чем просто выростом дорзальной стенки. Дорзальная стенка гидроциума верхнего дефинитивного нектофора раздвоена и образует две ланцетовидные лопасти. Нижний дефинитивный нектофор, там, где он известен, похож на таковой у представителей рода *Diphyes*, но гидроциум его гораздо более открытый.

У представителей рода *Eudoxoides* образуются эвдоксии.

Тип рода: *Diphyes mitra* Huxley, 1859.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА EUDOXOIDES HUXLEY

- 1 (2). Поверхностные ребра верхнего дефинитивного нектофора закручены по спирали
2. *Eu. spiralis* Bigelow.
- 2 (1). Поверхностные ребра верхнего дефинитивного нектофора не закручены по спирали
1. *Eu. mitra* (Huxley).

Таблица 6

Сравнение величин нектофора и его частей *Muggiaea bargmannae* из Арктического бассейна и Тихого океана

Район	Высота нектофора, в мм	Ширина нектофора в его широкой части, в мм	Диаметр отверстия субумбреллы, в мм	Высота соматоциста, в мм	Высота нектосака, в мм	Высота гидроциума, в мм	Высота нектосака на уровне которой кончается соматоцист	Свободная часть гидроциума, в мм	Преимущественно $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{5}$, редко $\frac{3}{4}$ — $\frac{1}{2}$	0.4—0.8
Охотское и Берингово моря	3.0—4.5	1.0—2.6	0.6—1.2	1.3—2.5	2.8—4.3	1.0—1.4	Преимущественно $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{5}$, редко $\frac{3}{4}$ — $\frac{1}{2}$	0.4—0.8		
Тихий океан (побережье Камчатки и тихоокеанская сторона Курильских островов)	4.2—4.6	1.7—2.6	0.6—1.6	2.0—2.4	4.0—4.5	1.0—1.4	$\frac{2}{3}$	0.5—0.8		
Центральный Полярный бассейн	4.0—5.5	1.6—3.0	0.7—2.0	1.4—2.1	3.7—5.0	1.4—1.6	Преимущественно $\frac{1}{2}$, редко $\frac{3}{5}$ — $\frac{2}{3}$	0.5—0.9		

1. Eudoxoides mitra (Huxley, 1859) (рис. 129).

Huxley, 1859 : 36, 37, pl. I, fig. 4 (*Diphyes*); 59, 60, pl. IV, fig. 1 (*sagittata*); Haeckel, 1888b : 133, 134 (*Cymbonectes*); Chun, 1892 : 89 (*Muggiaeae*); Lensa, Van Riemsdijk, 1908 : 51—53, pl. VIII, figs. 65, 66 (*Diphyopsis diphycoides*); 55, 56, pl. IX, figs. 71—73 (оторванный задний нектофор *Diphyopsinae*); 48, 49, pl. VIII, fig. 62 (*Eodoxia campanula*); Bigelow, 1911b : 258—261, pl. VII, fig. 9; pl. IX, fig. 4; pl. X, fig. 4, 5; pl. XI, fig. 6; pl. XII, fig. 5; 248, 249, pl. XI, fig. 9 (эвдоксия *Diphyopsis appendiculata*); 1913 : 78 (*Diphyopsis*); Moseir, 1925 : 256, 266, Taf. VIII,

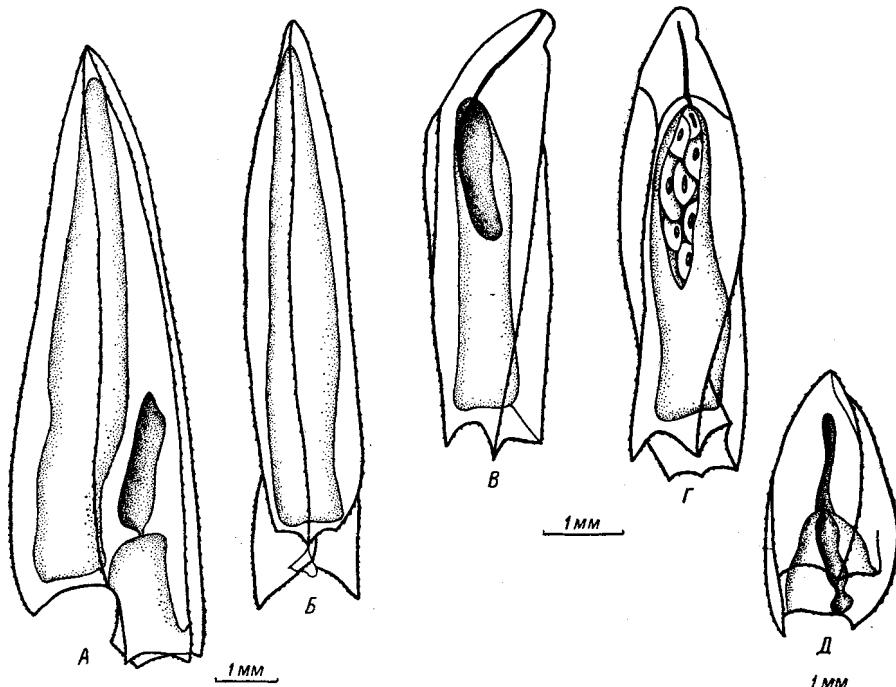


Рис. 129. *Eudoxoides mitra* (Huxley).

А — верхний дефинитивный нектофор (вид сбоку); Б — верхний дефинитивный нектофор (с дорзальной стороны); В — андрофор; Г — гинофор; Д — кроющая пластинка эвдоксии.

Fig. 6—8; Taf. XIII, Fig. 8—11; Taf. XIV; Totton, 1932 : 358—360; text-figs. 28, 29; 1936 : 234; 1965 : 188, 189, pl. XXXIII, figs. 4, 5; Leloup, 1934a : 28; 1937 : 123; Leloup a. Hentschel, 1935 : 12, carte 10; Russell a. Craman, 1935 : 265; Mooge, 1949 : 17, figs. 30—36; Sears, 1950 : 3.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (3—12 мм высотой) пирамидальной формы, с 5 пильчатыми ребрами, отходящими от самой вершины нектофора. Край основания субумбреллы несет один дорзальный зубец. Гидроциум, занимающий $\frac{1}{4}$ общей высоты нектофора, имеет чуть усеченную вершину, слегка смещенную к вентральной стенке нектофора. Дорзальная стенка гидроциума образована двумя ланцетовидными лопастями, из которых правая снабжена внутренним клапаном (рис. 129, Б); латеральные и вентральная стенки гидроциума имеют вогнутый базальный край. Таким образом, основание гидроциума имеет 4 зубца (рис. 129, А). Соматоцист, достигающий иногда $\frac{1}{2}$ высоты нектосака, большей частью ланцетовидный, но бывает и веретеновидной формы. Нижний нектофор (3—5 мм вы-

сотой) асимметричен и напоминает эту особь у представителей рода *Diphyes*, но имеет более открытый гидроциум, лишь частично прикрытый кла-паном правой гидроциальной лопасти. Молодые кроющие пластинки, гастровоиды со щупальцами и генофоры составляют плотно сидящие на стволе кормидии.

Эвдоксия. Кроющая пластинка представляет собой шлемовидное образование, головная часть которого вытянута и снабжена вентральным ребром, причем левая латеральная стенка кроющей пластинки вогнута, тогда как правая ровная (рис. 129, A). Базальный щит кроющей пластинки короткий, широкий и имеет в основании 2 характерных зубца. Почти цилиндрический филлоцист перпендикулярен к довольно глубокой полости кроющей пластинки. Гинофоры и андрофоры имеют по 4 пильчатых ребра, по 4 окологорловых зубца и усеченную апикальную часть (рис. 129, B, Г).

Распространение. Тихий океан (восточное побережье Японии, 30° с. ш., район Новой Гвинеи); северная Атлантика (между 30 и 40° с. ш.); южная Атлантика (Вест-Индия и между 29° с. ш. и 18° ю. ш.); Средиземное море; по всему Индийскому океану (кроме залива Агаба и Красного моря).

Характерен для теплых течений.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется небольшое количество нектофоров из северной Пацифики (30° с. ш.).

2. *Eudoxoides spiralis* Bigelow, 1911 (рис. 130).

Bigelow, 1911b : 249, pl. 7, fig. 4; pl. 8, figs. 1, 2; pl. 9, fig. 3; pl. 11, fig. 4 (*Diphyes*); 1913 : 76 (*Diphyes*); Moseg, 1925 : 108—114, Taf. I, Fig. 6—11 (*Muggiaeae*); Totton, 1932 : 360—363, text-fig. 30; 1936 : 234; 1965 : 189—191, pl. XXXII, figs. 5, 6, text-figs. 128, 129; Leloup a. Hentschel, 1935 : 12, carte 9; Russel a. Colman, 1935 : 265, fig. 27; Leloup, 1936b : 5; 1936c : 9; 1937 : 123; Moore, 1949 : 16; figs. 23—29, Sears, 1950 : 3; Totton a. Fraser, 1955a : 55, 2—3, fig. 6.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (2—11 мм высотой) в форме закрученной по спирали пирамиды, с 5 пильчатыми ребрами, идущими от вершины до самого основания колокола (рис. 130, A). Основание субумбреллы лишено зубцов. Гидроциум, занимающий $\frac{1}{3}$ общей высоты нектофора, имеет овальную, несколько смещенную к вентральной стенке нектофора вершину. Дорзальная стенка гидроциума образована двумя ланцетовидными лопастями, из которых правая чуть длиннее левой (рис. 130, B). Соматоцист, достигающий середины нектофора, веретеновидной формы. Нижний нектофор неизвестен.

В нашем материале имеется 1 экземпляр нектофора, принадлежащего, видимо, *Eu. spiralis*, так как его поверхностные ребра закручены по спирали (рис. 130, Г). Этот колокол имеет иное строение, чем верхний нектофор *Eu. spiralis*, и мог бы быть принят за нижний нектофор указанного вида, если бы не его гидроциум, полностью закрытый с вентральной стороны (известно, что гидроциум нижнего нектофора всех *Diphyidae* представляет собой щель, открытую с вентральной стороны). Трудно сказать, каково происхождение описываемого экземпляра. Решение этого вопроса следует отложить до получения дополнительного материала.

Эвдоксия. Кроющая пластинка очень похожа на таковую *Eu. mitra*, но у нее отсутствуют базальные зубцы. Генофор, имеющий 4 пильчатых ребра, также закручен по спирали (рис. 130, B).

Распространение. Южная часть Японского моря, север Тихого океана (между 30 и 40° с. ш.); восточная часть тропической Пацифики, Большой Барьерный Риф, побережье Австралии; северная Атлантика (южная и западная Ирландия, побережье Шотландии, тропическая и субтропическая часть северной Атлантики); южная Атлантика (южнее 45° ю. ш.); Средиземное море; Индийский океан (всюду, кроме Аденского залива, Красного моря и залива Агаба).

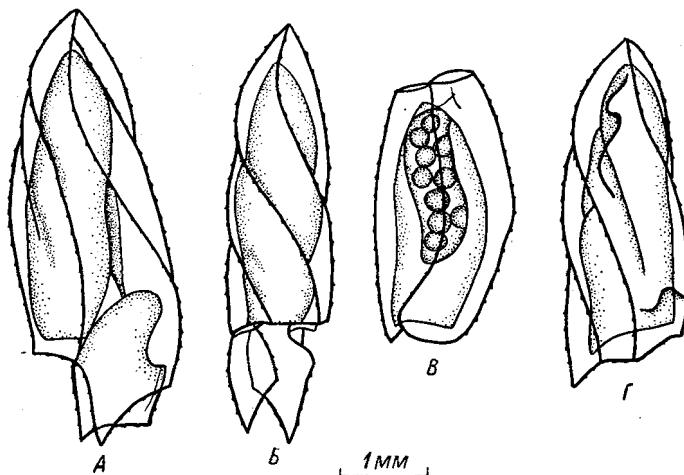


Рис. 130. *Eudoxoides spiralis* Bigelow.

А — верхний дефинитивный нектофор (вид сбоку); Б — верхний дефинитивный нектофор с дорзальной стороны; В — гонофор; Г — нектофор неизвестного происхождения.

Наиболее часто встречается на глубинах 0—100 м, обнаружен в поверхностных слоях воды, но иногда отмечается и для горизонтов в пределах 800—400 м.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется небольшое количество верхних нектофоров и гонофоров *Eu. spiralis* из северной части Тихого океана.

Биджелоу (Bigelow, 1911b : 251) относит замеченные им на стволах некоторых колоний *Eu. spiralis* почки к зачаткам нижних нектофоров. Наличие таковых, судя по описаниям последующих авторов, в дальнейшем не подтвердилось.

10. Род *CHELOPHYYES* Totton, 1932

Totton, 1932 : 354; Bigelow a. Sears, 1937 : 41; Le Loup, 1955 : 10; Totton a. Fraser, 1955a : 55, 3.

Diphyinae с 2 дефинитивными нектофорами. Верхний дефинитивный нектофор (до 20 мм высотой) пирамидальной формы, с 5 поверхностными ребрами, из которых дорзальное развито очень слабо. Ребра верхнего нектофора пильчатые. Край отверстия субумбреллы обоих нектофоров лишен зубцов. Дорзальная стенка гидроциума верхнего дефинитивного нектофора раздвоена. Нижний дефинитивный нектофор (до 15 мм высотой) асимметричен, его центральные лопасти оканчиваются двумя крупными базальными зубцами.

У представителей рода *Chełophyes* образуются эвдоксии.

Тип рода: *Diphyes appendiculata* Eschscholtz, 1829.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА CHELOPHYES TOTTON

- 1 (2). Из пяти ребер верхнего дефинитивного нектофора у самой его вершины начинаются два вентральных и правое латеральное, тогда как левое латеральное ребро берет начало ниже вершины нектофора. Соматоцист верхнего дефинитивного нектофора веретеновидной формы и оканчивается на уровне верхней трети нектосака 1. *Ch. appendiculata* Eschscholtz.
- 2 (1). Из пяти ребер верхнего дефинитивного нектофора у самой его вершины начинаются два латеральных и левое вентральное ребро, тогда как правое вентральное ребро берет начало ниже вершины нектофора. Соматоцист верхнего дефинитивного нектофора представлен овальной головкой и длинной ножкой и доходит до уровня $\frac{1}{2}$ нектосака 2. *Ch. contorta* (Lens et Van Riems.).

1. *Chelophyes appendiculata* (Eschscholtz, 1829) (рис. 131, 132).

Eschscholtz, 1829: 138, pl. 12, fig. 7 (*Diphyes*); Costa, 1836: 4, Taf. 4 (*Diphyes bipartita*); Hyndman, 1841: 165, figs. 1—4 (*D. elongata*); Leuckart, 1853: 61, Taf. 3, Fig. 11—20 (*D. acuminata*); Kölle, 1853: 36, Taf. II, Fig. 1—8 (*D. sieboldii*); Gegenbaur, 1854a: 309, Taf. 16, Fig. 5—7 (*D. gracilis*); 285 (эвидоксия *Eudoxia messanensis*); 1854b: 453 (*Diphyes sieboldii*); 1860: 375 (*D. acuminata*); McCrady, 1857: 172, pl. 8, figs. 9, 10 (эвидоксия *Eudoxia alata*); 174 (? *Diphyes pusilla*); Huxley, 1859: 59, pl. 4, fig. 1 (эвидоксия *Eudozooides sagittata*); 34, pl. 1, fig. 2 (*Diphyes*); Kefersstein, Ehlers, 1861: 15 (*D. sieboldii*); Müller, 1870: 71, Taf. 11, Fig. 1—4; Taf. 13, Fig. 10 (эвидоксия *Eudoxia campanula*); Chun, 1888: 1158 (*Diphyes bipartita*); 1897a: 24 (*D. bipartita*); Haacke, 1888b: 110 (эвидоксия *Cucullus gegenbauri*); 110 (эвидоксия *C. elongatus*); 111 (эвидоксия *C. campanula*); Schneide, 1898: 85 (*Diphyes*); Mayeur, 1900a: 74, pl. 34, fig. 114 (*Diphyes bipartita*); Römer, 1902: 175 (*D. bipartita*); Neagassiz, Mayeur, 1902: (эрсея); Bigelow, 1904: 265 (*Diphyes*); 1911a: 344 (*Diphyes*); 1911b: 248, 249, pl. 7, figs. 5, 6; pl. 8, figs. 7, 8; pl. 9, fig. 6; pl. 10, fig. 6; pl. 11, fig. 1 (*Diphyes*); 1913: 76 (*Diphyes*); 1931: 564, 565 (*Diphyes*); Lens, a. Van Riemsdijk, 1908: 48, pl. 7, fig. 62 (эвидоксия *Eudoxia campanula*); Mose, 1925: 231, Taf. XI, Fig. 4; Taf. XIII, Fig. 3, 4 (*Diphyes sieboldii*); Brown, 1926: 71 (*Diphyes*); Totton, 1932: 354—357 (+*Eudoxia russelli?*); 1936: 233; 1954: 127—130, pl. IV, figs. 1—3; Canadeias, 1932: 9, 10, pl. 11, figs. 7, 8 (*Diphyes sieboldii*); Leloup a. Hentschel, 1935: 9, carte 7; Russell a. Colman, 1935: 264; Leloup, 1936b: 5; 1936c: 5, 1937: 123; 1955: 10, 11; Bigelow a. Sears, 1937: 41, 101, fig. 72; 1939: fig. 42 B; Gram, 1939: 16; Legendre, 1940: 145, fig. 3; Moore, 1949: 18, fig. 37—40; Sears, 1950: 3; Totton a. Fraser, 1955a: 55, 2, 3, fig. 5; Totton, 1965: 185—187, pl. XXXII, fig. 4; pl. XXXIII, fig. 6, text-figs. 123, 124.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (3—19 мм высотой) пирамидальной формы, с заостренной вершиной. Из пяти поверхностных ребер верхнего дефинитивного нектофора два вентральных и правое латеральное начинаются от самой его вершины (причем правое вентральное не всегда доходит до основания гидроциума), тогда как левое латеральное ребро берет начало несколько ниже вершины. Дорзальное ребро верхнего дефинитивного нектофора фактически неразвито и едва намечается у его основания (рис. 132, A). Гидроциум, занимающий $\frac{1}{5}$ высоты нектофора, в профиль треугольной формы со смещенной вправо вершиной; он спускается ниже основания нектосака. Дорзальные лопасти гидроциума имеют по базальному зубцу каждая (рис. 131, 132, A). Соматоцист веретеновидной формы; его вершина лежит на уровне верхней трети (или четверти) нектосака. Нижний дефинитивный нектофор асимметричен, с 4 поверхностными ребрами и имеет 1.5—14 мм в высоту (рис. 131). Лопасти гидроциальной щели нижнего нектофора оканчиваются двумя зубцами, из которых правый крупнее левого.

Гидроциальная щель ограничена от внешней среды клапаном, край которого лежит на уровне нижней трети нектофора. Апикальный вырост нектофора длинный и узкий (рис. 132, B).

Эвдоксия. Кроющая пластинка (1.5—4 мм в высоту) очень похожа на таковую *Lensia subtiloides*, но отличается от последней своими зубчатыми краями, легкой раздвоенностью длинного базального выроста и более глубокой внутренней полостью (рис. 132, B).

Распространение. Широко распространен во всех океанах (кроме Арктического бассейна). На север Тихого океана доходит лишь до 45° с. ш., тогда как в северной Атлантике отмечен для Норвежского и Северного морей. Обычен в Средиземном море.

Горизонты обнаружения *Ch. appendiculata* 1300—0 м, но характерно преобладание в пределах 200—10 м.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется большое количество верхних и нижних колоколов *Ch. appendiculata* из северной части Тихого океана.

Следует присоединиться к мнению авторов, считающих *Diphyes sieboldii*, описанный Келликером (Kölliker, 1853), синонимом *Ch. appendiculata*. В то же время, экземпляры, описанные Мозер (Moser, 1925) под названием *D. sieboldii*, не идентичны представителям *D. sieboldii* Kölliker и, следовательно, *Ch. appendiculata* (Eschscholtz). Экземпляры, описанные Мозер, отличаются иной формой верхних дефинитивных нектофоров и их гидроциумов, а также иначе устроенным клапаном левой гидроциальной лопасти нижнего дефинитивного нектофора. По всей вероятности, эти экземпляры принадлежат к какому-то другому виду.

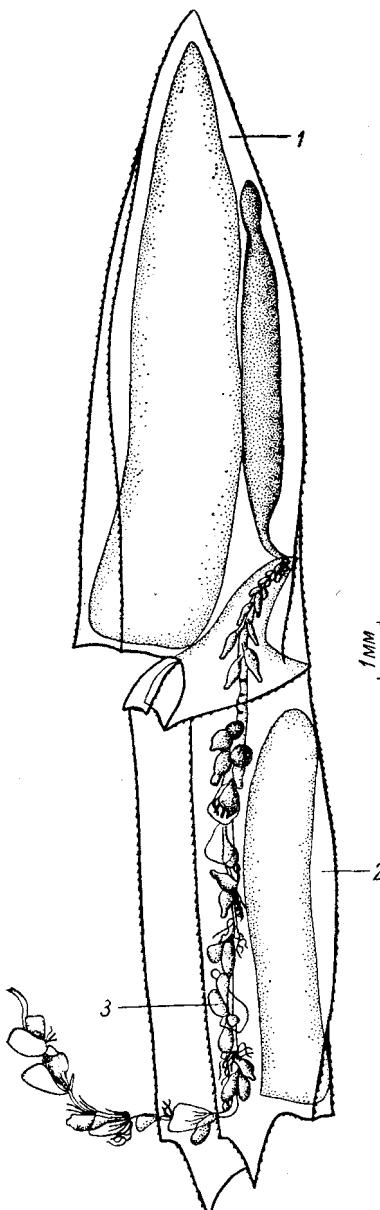
2. *Chelophyes contorta* (Lens et Van Riemsdijk, 1908) (рис. 133).

Lens a. Van Riemsdijk, 1908. 39, pl. 6, figs. 48—50 (*Diphyes*); *Bigelow*, 1911b : 254, 255, pl. 7, figs. 7, 8; pl. 8, fig. 3; pl. 11, fig. 2 (*Diphyes*); 1913 : 76 (*Diphyes*); *Moser*, 1925 : 252—255, Taf. XIII, Fig. 5—7 (*Diphyes*); *Totton*, 1932 : 357, 358, text-fig. 27; 1954 : 130, text-fig. 65; 1965 : 187, 188, pl. XXXII, figs. 7, 8, text-figs. 125, 126.

Рис. 131. Колония *Chelophyes appendiculata* (Eschscholtz).

1 — верхний дефинитивный нектофор;
2 — нижний дефинитивный нектофор;
3 — ствол колонии.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (3—10 мм высотой) в форме пирамиды, вер-



шина которой менее острая, чем таковая *Ch. appendiculata*. Из пяти поверхностных ребер верхнего дефинитивного нектофора от его вершины

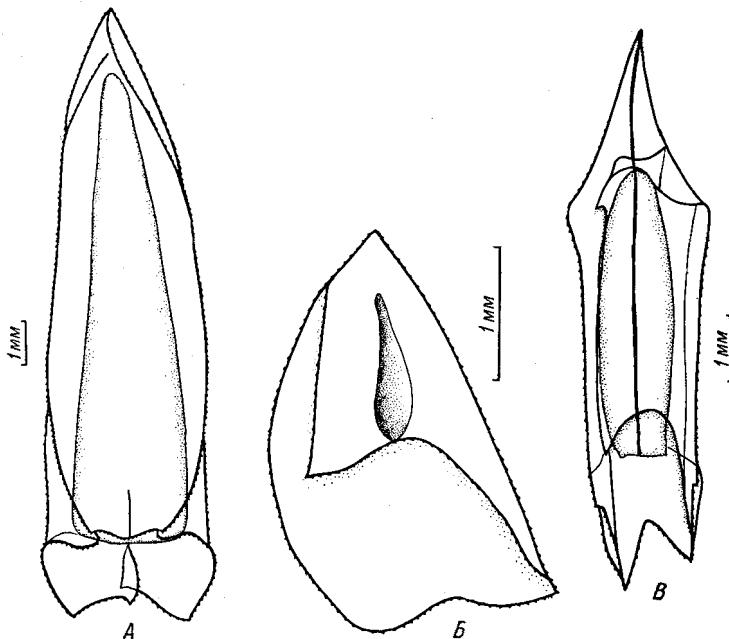


Рис. 132. *Chelophyes appendiculata* (Eschscholtz).

A — верхний дефинитивный нектофор (вид с дорзальной стороны);
B — кроющая пластинка; *B* — нижний дефинитивный нектофор (вид с дорзальной стороны).

начинаются оба латеральных и левое вентральное ребро, тогда как правое вентральное ребро начинается чуть ниже вершины нектофора, а оканчивается несколько выше основания его гидроциума. Дорзальное ребро развито несколько больше, чем у *Ch. appendiculata*, и достигает примерно $\frac{1}{2}$ общей высоты нектофора (рис. 133, *B*). Гидроциум занимает около $\frac{1}{3}$ общей высоты нектофора и в профиль похож на таковой *Ch. appendiculata*, но имеет более затупленную вершину. Соматоцист, доходящий до $\frac{1}{2}$ нектосака, представлен овальной головкой и тоненькой ножкой, достигающей примерно половины общей высоты соматоциста. Часто головка соматоциста повернута вправо и прилегает к вентральной стенке нектосака (рис. 133, *A*). Нижний дефинитивный нектофор (2.5—8 мм высотой) асимметричен и имеет 4 поверхностных ребра. Напоминая нижний дефинитивный нектофор *Ch. appendiculata*, он короче и шире последнего. Гидроциальный клапан нижнего дефинитивного нектофора *Ch. contorta* лежит в его верхней трети. Апикальный вырост короче и шире, чем у нектофора *Ch. appendiculata*.

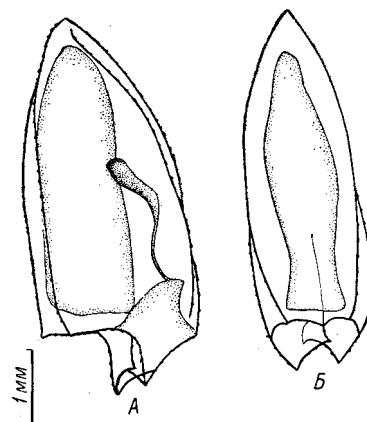


Рис. 133. *Chelophyes contorta* (Lens et Van Riemsdijk).

A — верхний дефинитивный нектофор (вид сбоку); *B* — верхний дефинитивный нектофор (с дорзальной стороны).

Эвдоксия. Судя по литературным данным (Moser, 1925), эвдоксии *Ch. contorta* очень похожи на таковые *Ch. appendiculata*.

Распространение. Северная часть Тихого океана (южнее 40° с. ш.), Восточно-Китайское море; тропическая Пацифика; южная Атлантика (между 0 и 30° с. ш.); Индийский океан (кроме его южной части).

Обнаружен в пределах 3000—400 м.

В наших водах не встречен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется несколько верхних и нижних нектофоров из северной части Тихого океана.

Подсемейство DIMORHYNIAE Moser, 1925

Diphyidae с 2 дефинитивными нектофорами. Верхний дефинитивный нектофор конической формы, лишен поверхностных ребер и зубцов по краю отверстия субумбреллы. Нижний дефинитивный нектофор сильно редуцирован.

Для представителей подсемейства *Dimorphyniae* характерно образование эвдоксий.

Всего один род.

11. Род DIMOPHYES Moser, 1925

Moser, 1925 : 389.

Dimorphyniae, верхний дефинитивный нектофор которых достигает 10—12 мм высоты. Дорзальная стенка гидроциума верхнего дефинитивного нектофора сплошная. Соматоцит конусовидной формы.

Монотипический род.

Тип рода: *Diphyes arctica* Chun.

1. *Dimophyes arctica* (Chun, 1897) (рис. 134—136).

Chun, 1897a : 19—24, 36, 98, 99, pl. I, figs. 1—10 (*Diphyes*); 22, 23, 99 (*Diphyes borealis*); Schneider, 1898 : 55, 57 (*Muggiae*); Römmer, Schaudinn, 1900 : 245 (*Diphyes*); Römmer, 1902 : 174, 175 (*Diphyes*); Cleve, 1904 : 84, 118, 156 (*Muggiae atlantica*); Vanhoffen, 1906 : 17, 18, Text-fig. 16—18 (*Diphyes*); Lincko, 1907 : 154, 155 (*Diphyes*); 1913 : 11, 12 (*Diphyes*); Damast Koefoed, 1907 : 412, 413 (*Diphyes*); Broch, 1908 : 1—6 (*Diphyes*); 1928 : III, c3; Bigelow, 1911b : 247, 347, 369, 370 (*Diphyes*); 1913 : 76, 77 (*Diphyes*); Moser, 1925 : 389—397; Bernstein, 1934 : 22; Kunström, 1932 : 32; Leloup, 1933b : 35, 36; 1934a : 29, 31; 1935 : 9; Makintosch, 1934 : 72, 86, 90, 98, 125, 127, 134, fig. 26, 20, tabl. I—VIII; Leloup, Hentschel, 1935 : 266; Russell, Collmann, 1935 : 266; Grampp, 1942 : 9—12; 1943 : 9, fig. 2; 1949 : 7, fig. 3; Яшнов, 1948 : 75; Sears, 1950 : 3; Kielhorn, 1952 : 248; Totton, 1954 : 123—127; 1965 : 184, 185, pl. XXXIII, figs. 1, 2, 7, text-fig. 122; Totton, 1955a : 55, 1—4, fig. 1; Степаньянц, 1963 : 1867.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (4—12 мм в высоту) конусовидной формы. По-верхность нектофора лишена граней, а по краю субумбреллы отсутствуют зубцы. Глубокий нектосак больше или меньше заужен к вершине и несет мощную мускулатуру, наличие которой придает нектофору упругость и стройность (рис. 134, Г, Д). В пробах *D. arctica* часто встречаются экземпляры, стенки субумбреллы которых лишены мускулатуры. Мезоглея таких нектофоров более рыхлая, а сами нектофоры несколько короче и имеют более закругленную вершину, чем снабженные мускулатурой экземпляры (рис. 134, А, Б). Причину такого различия в нектофорах *D. arctica* пока что установить трудно. Можно лишь с уверенностью сказать,

что это не возрастное явление, ибо в пробах имеются снабженные мускулатурой и лишенные ее нектофоры различного возраста (рис. 135, A, B). Неглубокий гидроциум ($\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{4}$ высоты нектофора) имеет нераздвоенную дорзальную стенку и значительную вогнутость вентральной стенки (рис. 134, B). Соматоцист, сидящий на очень короткой ножке, начинается из желобка на вершине гидроциума, причем левая сторона желобка не-

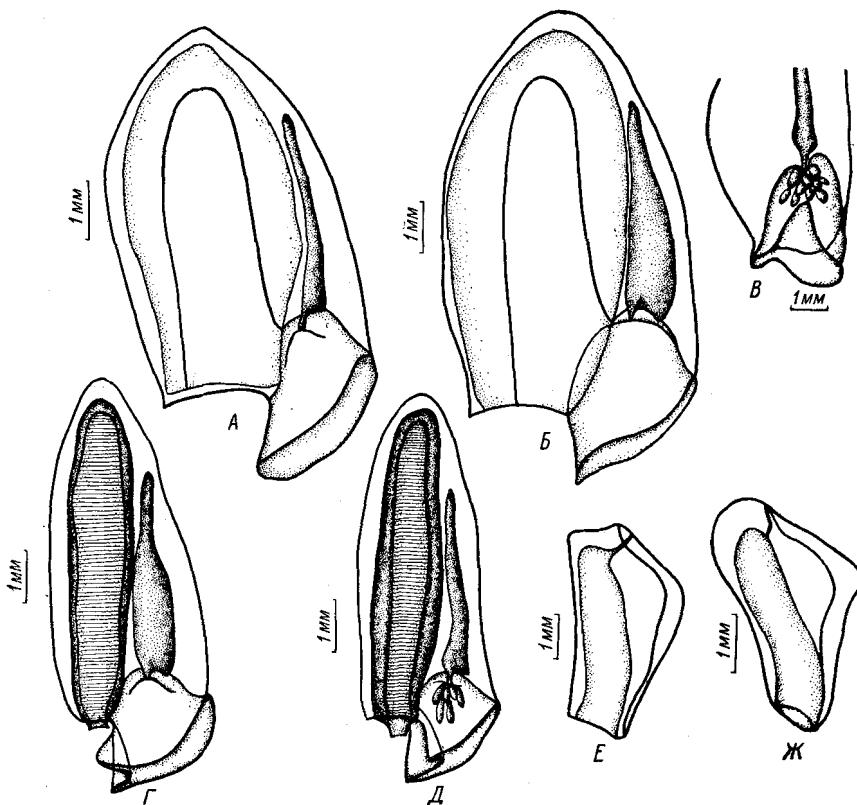


Рис. 134. *Dimophyes arctica* Chun.

A, B — верхние дефинитивные нектофоры, стеник нектосаков которых лишены мощной мускулатуры; В — базальная часть верхнего дефинитивного нектофора с вентральной стороны; Г, Д — верхние дефинитивные нектофоры, стеник нектосаков которых имеют мощную мускулатуру; Е, Ж — нижние нектофоры.

сколько выше правой. У основания соматоциста имеется вентральный слепой вырост, не одинаково выраженный у всех экземпляров. Соматоцист конусовидный, более или менее заострен к вершине и доходит до уровня верхней трети или четверти нектосака. Нижний дефинитивный нектофор (3—5 мм в высоту) сильно редуцирован. Его узкая, несколько изогнутая у основания субумбрелла почти цилиндрической формы, с очень узким отверстием. Мелкий гидроциум нижнего дефинитивного нектофора ограничен двумя лопастями, заметно расширенными в апикальной части (рис. 134, Е, Ж).

Эвдоксия. Кроющая пластинка (5—10 мм высотой) шлемовидна (рис. 136). Филлоцист представлен большим пузырем и двумя ветвями: одной восходящей (короткой) и одной нисходящей (длинной). Желтый гастрозоид

со щупальцем и цилиндрический гонофор составляют остальные элементы эвдоксии.

Распространение. Западное побережье Гренландского моря, Баренцево море, район Шпицбергена, Карское море, море Лаптевых, Северная часть Чукотского моря и Арктический бассейн; Берингово, Охотское, Японское моря, центральная и северо-восточная части Тихого океана, южное побережье Японии (отдельные находки); северная Атлантика, Северное море, район Гибралтарского пролива; южная Атлантика (между 30° с. ш. и 30° ю. ш.) (отдельные находки); Индийский океан (юго-восточное побережье Африки, юго-восточная часть Индийского океана, район Кергелена и побережье Антарктики, море Дэвиса).

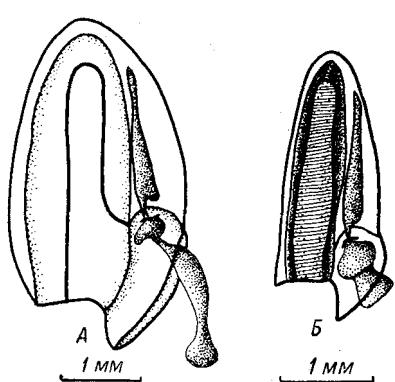


Рис. 135. Молодые дефинитивные нектокоры *Dimophyes arctica* Chun.
А — нектокор, стеники нектосака которого лишены мускулатуры; Б — нектокор, стеники нектосака которого имеют мощную мускулатуру.

A — нектокор, стеники нектосака которого лишены мускулатуры; Б — нектокор, стеники нектосака которого имеют мощную мускулатуру.

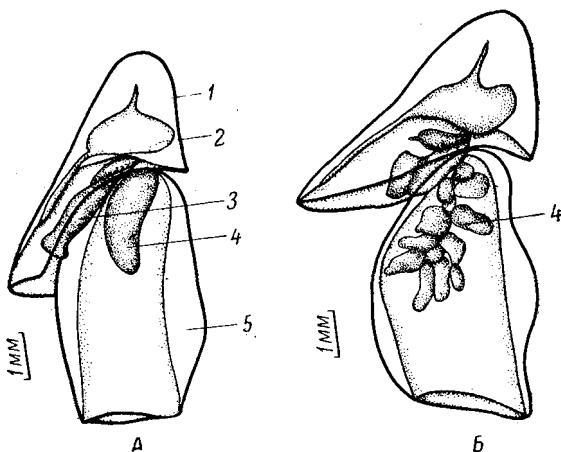


Рис. 136. Эвдоксии *Dimophyes arctica* (Chun).
А — с андрофором; Б — с гинофором. 1 — кроющая пластинка; 2 — филлоцист; 3 — гастрозоид; 4 — манубриум; 5 — гонофор.

Эвритермный вид: диапазон температур, в пределах которого экземпляры *D. arctica* были обнаружены, лежит между -1 и 22° (Totton, 1954), но сюда включаются и единичные находки с горизонтов, характеризующихся высокими температурами. Судя по литературным данным, наиболее типичным является диапазон от -1 до $+6^{\circ}$ и не выше 12° (Bigelow a. Sears, 1937). На основании просмотренного материала из Центрального Полярного бассейна, дальневосточных морей и северной части Тихого океана можно заключить, что оптимальные для жизни и размножения *D. arctica* условия соответствуют солености $33.5-35\%$ и температуре от 1.5 до $+10^{\circ}$, что в различных районах земного шара и в различные сезоны соответствует различным горизонтам. Обнаружение в пределах 400—200 м в Карском море эвдоксий со зрелыми гонофорами (рис. 136) говорит о том, что температура 2.5° , соответствующая этому горизонту в северной части Карского моря, пригодна для размножения *D. arctica*. Таким образом, обладая некоторой эвритермностью, *D. arctica* предпочитает относительно низкие температуры, необходимые ему для размножения. Очевидно, поэтому в Средиземном море, где все слои водной массы хорошо прогреваются, *D. arctica* не живет.

Нами просмотрен весь имеющийся в коллекциях ЗИН АН СССР материал *D. arctica*. Промеры не дали видимых различий в морфологии верх-

Таблица 7

Сравнение величин нектофора и его частей *Dimorphyes arctica* из Арктического бассейна и Тихого океана

Район	Высота нектофора, в мм	Ширина нектофора в его широкой части, в мм	Диаметр отверстия субумбреллы, в мм	Высота соматоциста, в мм	Наличие вентрального выроста у соматоциста	Высота нектосака, в мм	Высота гидроциума, в мм	Высота нектосака, на уровне, на котором кончается соматоцист	Свободная часть гидроциума, в мм
Японское море	8—10	3—6	1.1—1.7	4.4—5.2	+	7.4—8.8	2.0—3.3	3/4	1.0—1.8
Тихий океан и Охотское, Берингово моря	8—10.5	4—5	1.0—1.9	4.6—5.0	+	7.6—8.6	2.0—2.8	3/4	1.3—1.8
Карское море	8—10	4—5	1.0—1.9	4.2—4.6	+	7.5—8.3	2.2—2.7	2/3—3/4	1.5—1.8

них нектофоров из Центрального Полярного бассейна и Тихого океана (табл. 7). Дальнейшее изучение дополнительного материала из указанных районов, возможно, позволит выделить отдельные формы *D. arctica*, свойственные каждому из этих районов Мирового океана.

VII. Семейство ABYLIDAE

Calycophorae с 1—2 дефинитивными нектофорами. Если нектофоров 2, то они располагаются один под другим. Оба нектофора в пределах одной колонии, как правило, значительно отличаются друг от друга по величине, причем нижний дефинитивный нектофор намного больше верхнего. Верхние нектофоры пирамидальной или призматической формы. Гидроциум верхнего дефинитивного нектофора представляет собой полость, открывающуюся на базальной стороне нектофора. Нижние дефинитивные нектофоры имеют пирамидальную или асимметричную форму; их гидроциум всегда в виде щели, открывающейся на вентральной стороне нектофора.

Особи сифосома образуют кормидии. Кроющие пластинки имеются. Генофоры развиты нормально.

У представителей семейства *Abylidae* образуются эвдоксии.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОДСЕМЕЙСТВ И РОДОВ СЕМЕЙСТВА ABYLIDAE

- 1 (2). Продольные оси обоих дефинитивных нектофоров совпадают (как бы продолжают одна другую). Форма верхнего дефинитивного нектофора может быть пирамидальной и призматической. Щелевидный гидроциум нижнего дефинитивного нектофора не прикрыт с вентральной стороны клапанами, т. е. не имеет форму трубы. (Подсемейство *Abylinae*). 1. Род *Ceratocymba* Chun.

- 2 (1). Продольные оси обоих дефинитивных нектофоров не совпадают (как бы лежат под углом друг к другу). Форма верхнего дефинитивного нектофора только призматическая. Щелевидный гидроциум нижнего дефинитивного нектофора прикрыт сentralной стороны клапанами, так что имеет форму трубки. (Подсемейство *Abylopsinae*).
 3 (4). Соматоцист верхнего дефинитивного нектофора имеет апикальный вырост и оканчивается на одном уровне с вытянутым нектосаком 2. Род *Abylopsis* Chun.
 4 (3). Соматоцист верхнего дефинитивного нектофора лишен апикального выроста и лежит выше уровня овального по форме нектосака 3. Род *Bassia* Quoy et Gaim.

Подсемейство A B Y L I N A E L. Agassiz, 1861

Abylidae с 2 дефинитивными нектофорами, продольные оси которых продолжают одна другую. Верхний (меньший) дефинитивный нектофор призматической или удлиненно-пирамidalной формы и имеет 7—12 граней с пильчатыми ребрами. Нижний (больший) дефинитивный нектофор асимметричен, его гидроциум не ограничен от внешней среды клапанами, т. е. он не имеет форму трубки; базальная часть гидроциума имеет 2 вентральных зубца. Дорзальная стенка большего дефинитивного нектофора имеет 3 ребра (2 латеральных и 1 дорзальное), больше или меньше развитых и переходящих у основания субумбреллы в 3 зубца.

1. Род CERATOCYMBIA Chun, 1888

Quo y a. Gaimard, 1827 : 10, 334 (*Cymba*); 1833 : 95 (*Diphyes*); Escholtz, 1829 : 133 (*Cymba*); Chun, 1888 : 768 (1160); 1897a : 33; Lens a. Van Riemsdijk, 1908 : 36 (*Diphyabyla*); Bigelow, 1911b : 231 (*Diphyabyla*); Moseg, 1925 : 268; Bigelow a. Sears, 1936 : 28; Sears, 1953 : 54; Leopold, 1955 : 8.

Верхний дефинитивный нектофор (5—30 мм высотой) призматической или удлиненно-пирамidalной формы и имеет не более 7 граней. Вершины шаровидного соматоциста, гидроциума и нектосака лежат либо на одном уровне (*Ceratocymba leuckartii*), либо сильно вытянутый нектосак значительно превышает уровень соматоциста и гидроциума (*C. sagittata*). Нижний дефинитивный нектофор (до 60 мм в высоту) асимметричен. Дорзальное ребро нижнего дефинитивного нектофора развито очень слабо; правое и левое латеральные ребра развиты хорошо. Правая вентральная лопасть гидроциума нижнего дефинитивного нектофора имеет не вполне развитое пильчатое ребро.

Тип рода: *Ceratocymba sagittata* Quoy et Gaimard, 1827.

1. *Ceratocymba sagittata* Quoy et Gaimard, 1827 (рис. 137, 138).

Quo y a. Gaimard, 1827 : 16, 17, pl. 2c, figs. 1—9; 1833 : 95—97 (*Diphyes cymba*); pl. 5, figs. 12—17 (*D. nacelle*); Blainville, 1830 : 120 (*Nacella*); 1834 : 131, pl. 4, fig. 2 (*Nacella*); Chun, 1888 : 1160—1162 (*Spectabilis*); 1162; 1897a : 33; Schneider, 1898 : 92, 93 (*Enneagonum sagittatum*); Agassiz a. Mayer, 1902 : 165 (частью); Bedot, 1904 : 5, pl. 1, figs. 1—3; Lens a. Van Riemsdijk, 1908 : 36—39, text-figs. 46—51, pl. 6, fig. 47 (*Diphyabyla hubrechti*); Bigelow, 1911b : 231—233, pl. 12, fig. 7 (*D. hubrechti*); 1918 : 411, 415, pl. 5; pl. 6, figs. 1—3; pl. 7, figs. 1—5; 1931 : 548, 549; Moseg, 1911 : 431 (*D. hubrechti*); 431; 1912c : Fig. 22, 23; 1925 : 269—283, Text-fig. 40, Taf. 15, 16, Fig. 1—5; Totton, 1925 : 446; 1932 : 332 (*D. hubrechti*), 335; 1936 : 233; 1954 : text-fig. 79; 1965 : 206, 207,

pl. XXXVII, figs. 1—4, text-figs. 140, 141 A, C; Bigelow a. Sears, 1937 : 28, 29; Moore, 1949 : 13 (*Abyla*); Sears, 1953 : 63—66; Leloup, 1955 : 8; Totton a. Fraser, 1955a : 2, 3, fig. 4.

Полигастрическая стадия. Парвальный нектофор неизвестен. Верхний дефинитивный нектофор (5—30 мм высотой) удлиненно-пирамидальной формы (рис. 137, А). Апикальная часть верхнего дефинитивного нектофора сильно заужена и имеет 4 грани; число граней в базальной части верхнего нектофора увеличивается до 6. Узкий, слегка изогнутый нектосак почти вдвое превышает высоту гидроциума; последний расположен на уровне шаровидного соматоциста и открывается в базальной части нектофора широким отверстием. Отверстие субумбреллы окружено четырьмя небольшими зубцами. Нижний дефинитивный нектофор (30—60 мм в высоту) асимметричен. Правый вентральный зубец трехгранный и намного длиннее всех остальных базальных зубцов. Левая вентральная лопасть снабжена 6—7 внутренними зубчиками (рис. 137, Б). Кроющие пластинки ствола полностью соответствуют таковым эвдоксий и отличаются от последних лишь тем, что меньше их по величине и они более прозрачны. Гастрозоиды темно-коричневого цвета.

Эвдоксия. Кроющая пластина (6—22 мм в высоту) асимметрична, с характерными апикальными рожками (рис. 138, А, Б). Апикальная стенка кроющей пластины имеет треугольный контур и значительно вдавлена. На дорзальной поверхности кроющей пластины проходит пильчатый гребень. Филлоцист представлен овальным пузырем, с дорзально загнутым хвостиком и двумя тонкими восходящими ветвями (рис. 138, Б). Гонофоры (гинофоры и андрофоры) (5—25 мм в высоту) асимметричны и очень напоминают по форме нижние нектофоры полигастрических стадий этого вида (рис. 138, В).

Распространение. Северо-западная часть Тихого океана (между 30 и 40° с. ш. и 140 и 160° в. д.); южная Пацифика (западное побережье Южной Америки); район островов Малайского архипелага; Атлантический океан (от южного и западного побережья Ирландии на юг, побережье Португалии, Гибралтарский пролив, Азорские и Канарские о-ва, Кап Верден, южнее о. Святой Елены); Средиземное море (море Альборан); Индийский океан.

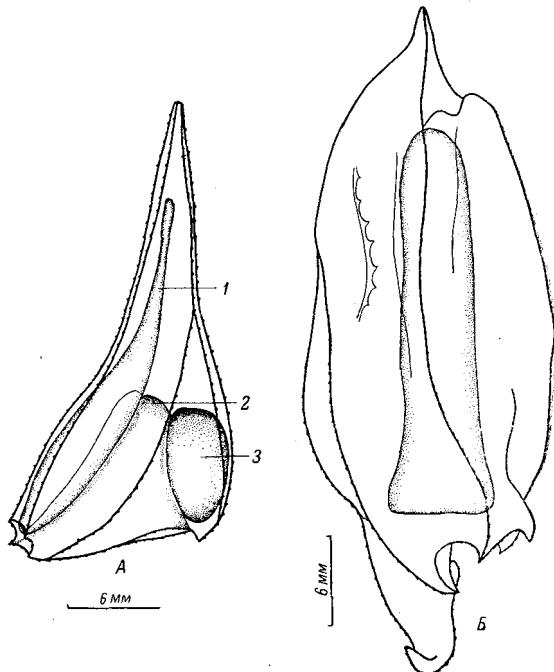


Рис. 137. *Ceratocymba sagittata* Quoy et Gaimard.

А — верхний дефинитивный нектофор; Б — нижний дефинитивный нектофор. 1 — нектосак; 2 — гидроциум; 3 — соматоцист.

Представители этого вида отмечены на различных глубинах (от поверхности до 3000 м). Причем полигастрические стадии, видимо, предпочитают большие глубины, эвдоксии же встречены и на поверхности, и на глубинах.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется 1 верхний нектофор, 2 нижних, несколько эвдоксий и половых колоколов из северо-западной части Тихого океана.

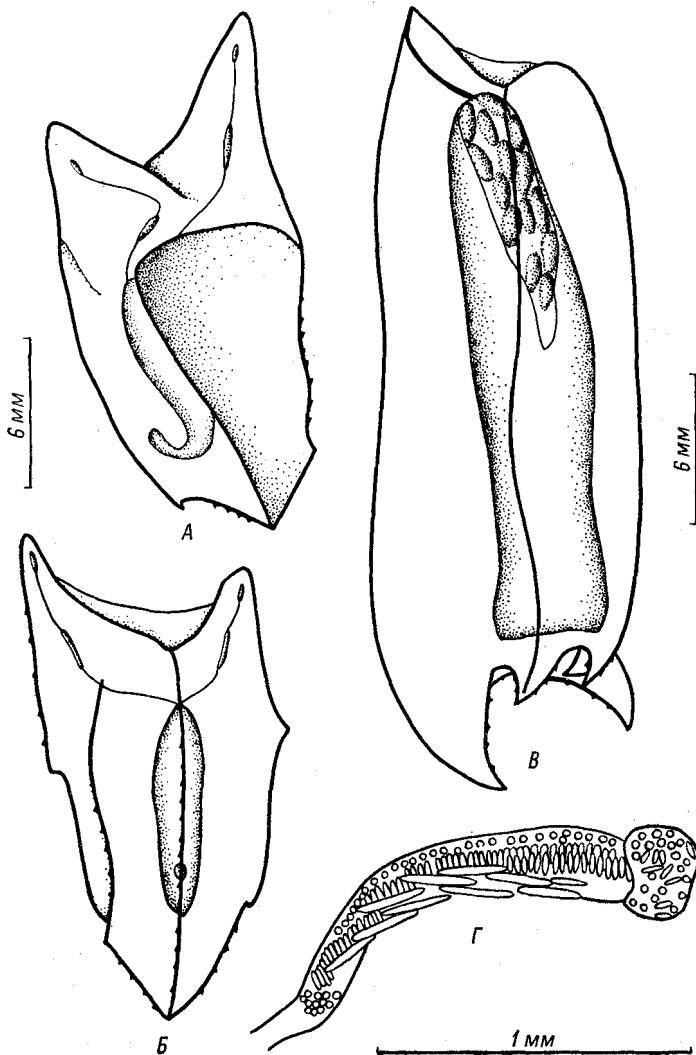


Рис. 138. *Ceratocymba sagittata* Quoy et Gaimard.

А — кроющая пластинка эвдоксии с вентральной стороны; Б — кроющая пластинка эвдоксии с дорзальной стороны; В — гинофор; Г — тентиля.

Подсемейство A B Y L O P S I N A E Totton, 1954

Abylidæ с 1—2 дефинитивными нектофорами. Если нектофоров 2, то их продольные оси лежат под углом друг к другу. Верхний (меньший) дефинитивный нектофор призматической формы и имеет 6—7 граней

с пильчатыми ребрами. Нижний (больший) дефинитивный нектофор пирамидальной формы или асимметричен. Гидроциум его имеет трубковидную форму, образующуюся за счет особых клапанов, которыми снабжены вентральные лопасти, и оканчивается двумя вентральными зубцами. Дорзальная стенка нижнего дефинитивного нектофора имеет 2 или 3 ребра (1 дорзальное и 1 или 2 латеральных).

2. Род ABYLOPSIS Chun, 1888

Eschscholtz, 1825 : 743 (*Aglaya*); 1829 : 129 (*Aglaisma*); 130 (*Abyla*, частью); Quoy a. Gaimard, 1827 : 11 (*Calpe*); Chun, 1888 : 1160 (768); 1897a : 29; Haeckel, 1888b : 163, 164 (*Calpe*); Bigelow, 1911b : 216; 1918 : 68; Mose r, 1925 : 319; Bigelow a. Sears, 1937 : 23; Sears, 1953 : 76; Leloup, 1955 : 7.

Верхний дефинитивный нектофор (1—8 мм в высоту) призматической формы и имеет 7 граней. Между вытянутым нектосаком и соматоцистом, лежащим примерно на одном уровне, залегает гидроциум, достигающий лишь $\frac{1}{2}$ высоты нектосака. Снизу гидроциум удлинен и открывается на вытянутом участке базальной стороны нектофора. Соматоцист шаровидный, с апикальным выростом. Нижний дефинитивный нектофор (4—29 мм в высоту) асимметричен. Латеральные и дорзальные ребра развиты хорошо.

Тип рода: *Pyramis tetragona* Otto, 1823.

ТАБЛИЦА ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ВИДОВ РОДА ABYLOPSIS CHUN

- 1 (2). Ребра меньшего дефинитивного нектофора слабопильчатые или совсем гладкие. Вентральная грань меньшего дефинитивного нектофора намного больше дорзальной. Большой дефинитивный нектофор в высоту вдвое больше, чем в ширину. Правый латеральный субумбреллярный канал большего дефинитивного нектофора прерывается в своей базальной части . . . 1. *A. tetragona* (Otto).
- 2 (1). Ребра меньшего дефинитивного нектофора отчетливо пильчатые. Вентральная грань меньшего дефинитивного нектофора равна по величине дорзальной. Ширина большего дефинитивного нектофора составляет примерно $\frac{2}{3}$ его длины. Правый латеральный субумбреллярный канал большего дефинитивного нектофора развит нормально 2. *A. eschscholtzii* (Huxley).

1. *Abylopsis tetragona* (Otto, 1823) (рис. 139, 140).

O t t o, 1823 : 306, Taf. 42, Fig. 2a—e (*Pyramis*); Eschscholtz, 1825 : 743, Taf. 5, Fig. 14 (*Aglaya baerii*); 1829 : 129, Taf. 12, Fig. 5 (*Aglaisma baerii*); 132 (*Abyla pentagona*); Lesson, 1826 : pl. 4, fig. 2 (*Plethosoma crystalloides*); 1843 : 449 (*Calpe pentagona*); Quoy a. Gaimard, 1827 : 11—13, pl. 2a, figs. 1—7 (*Calpe pentagona*); 1833 : 89, pl. 4, figs. 7—11 (*Diphyes calpe*); Blainville, 1830 : 132 (*Calpe pentagona*); 1834 : pl. 4, fig. 3 (*C. pentagona*); Leuckart, 1853 : 56, Taf. 3, Fig. 1—6 (*Abyla pentagona*); 150, Taf. 3, Fig. 7—11 (*Aglaisma pentagonum*); 54, Taf. 8, Fig. 7—10 (*Eudoxia cuboides*); 1854 : 259—273; Taf. 11, Fig. 1—10 (*Abyla pentagona*); Kölle, 1853 : 41—46, Taf. 10 (*A. pentagona*); Gegenbaur, 1854a : 292, 293, Taf. 16, Fig. 1—2 (*A. pentagona*); Vogt, 1854 : 121, pl. 15, fig. 4; pl. 20, figs. 4—7; pl. 21, figs. 3—6, 10—13 (*A. trigona*); Sars, 1857 : 13 (*A. pentagona*); Huxley, 1859 : 40—44, pl. 2, fig. 2 (*A. pentagona*); 61, pl. 4, fig. 3 (*Aglaismoides elongata*); Kefstein a. Ehlers, 1861 : 14, 15, pl. 3, figs. 5, 6 (*Abyla pentagona*); Spagnoletti, 1870 : 21 (*A. pentagona*); Mülliger, 1871 : 264—266, pl. 11, figs. 6, 7; pl. 13,

fig. 9 (*Eudoxia cuboides*); F e w k e s , 1879 : 31 — 324, pl. 3, fig. 1 (*Abyla pentagona*); 1883 : 835—837, figs. 1—4 (*A. pentagona*); C h u n , 1885 : 525, pl. 2, fig. 11 (*A. pentagona*); pl. 2, fig. 11 (*Eudoxia cuboides*); 1888 : 1160 (*Eudoxia cuboides*); 1897a : 30 (*Abyla pentagona*); 30 (*Aglaisma cuboides*); H a e c k e l , 1888a : 36 (*Calpe huxleyi*); 1888b : 164 (*C. huxleyi*); 1888b : 119—121, pl. 40 (*Aglaisma gegebauri*); 1888b : 164—

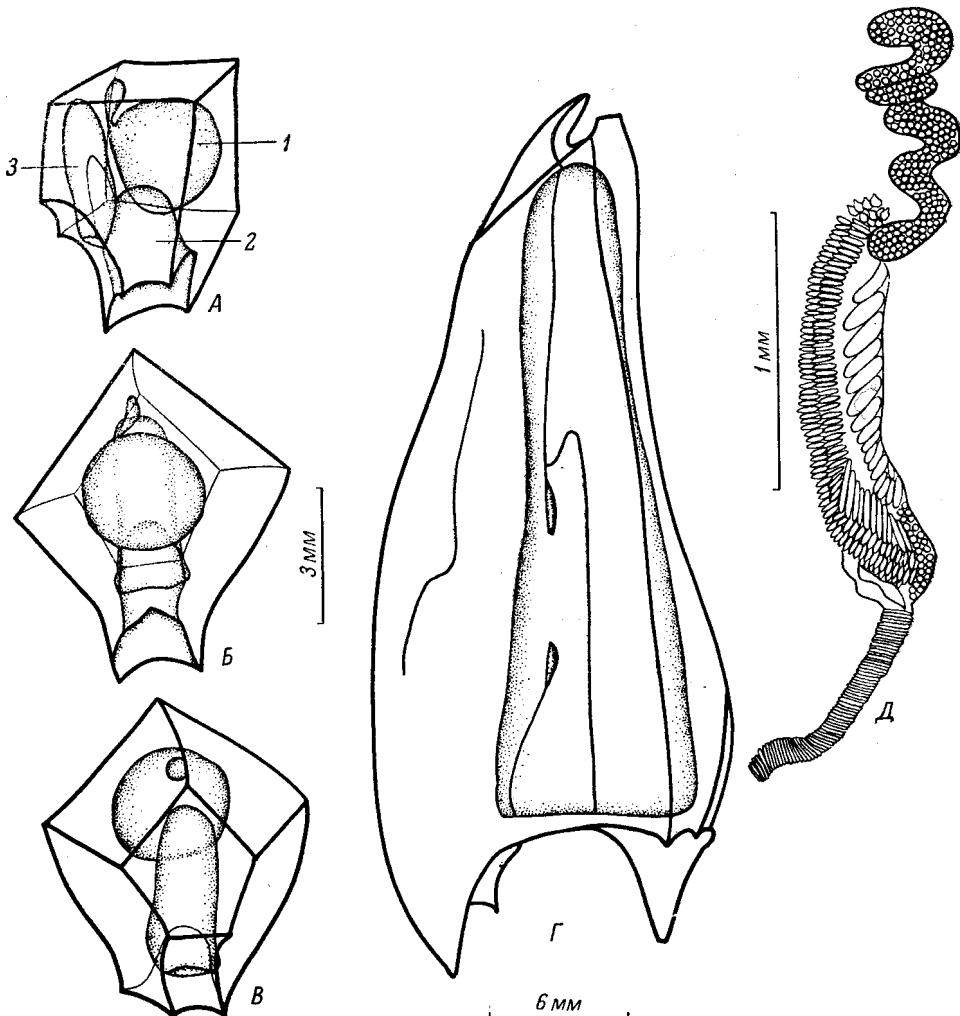


Рис. 139. *Abylopsis tetragona* (Otto).

A — верхний дефинитивный нектофор сбоку; *Б* — с дорзальной стороны; *В* — с вентральной стороны; *Г* — нижний дефинитивный нектофор; *Д* — тентиля. *1* — соматоцист; *2* — гидроцист; *3* — нектосак.

167, pl. 39, 40 (*Calpe gegenbauri*); B e d o t , 1896 : 375, 376 (*Eudoxia cuboides*); S c h n e i d e r , 1898 : 89, 90, 197 (*Abyla*); не M a y e r , 1900a : 77, pl. 30, figs. 101—103 (*Abyla pentagona*); 77, pl. 30, fig. 104 (*Aglaisma cuboides*); A g a s s i z a M a y e r , 1902 : 166, pl. 11, fig. 48 (*Abyla huxleyi*); L e n s a V a n R i e m s d i j k , 1908 : 17—19, pl. 2, figs. 17—20 (*Abyla pentagona*); 19, pl. 2, fig. 21 (*Aglaisma cuboides*); M o s e r , 1911 : 431 (*Abyla pentagona*); 1912b : 531, Fig. 13 (*A. pentagona*); 1912c : 408 (*A. pentagona*); 1917 : 732 (*A. pentagona*); 1925 : 320—334, Text-fig. 52, 53, Taf. 20, Fig. 1—4; Taf. 21, Fig. 3, 4 (*pentagona*); B i g e l o w , 1911b : 224—226, pl. 14, figs. 6—8; pl. 15, fig. 2; 1913 : 68, 69; 1918 : 411; 1919 : 334, 335; 1931 : 544—546,

figs. 191, 192; Kawamura, 1915: 581—584, pl. 15, figs. 32—36; Rowne, 1926: 63, 64; Totton, 1932: 333—335, figs. 14B, 15B, 17C; 1936: 233; 1954: 155—157; 1965: 216—218, pl. XL, figs. 1, 3, text-figs. 149, 150; Leloup, 1932: 23, 24 (*pentagona*); 1934a: 55—57, fig. 14; 1936c: 6, 7; 1955: 8; Boone, 1933: 36; Russell a. Colman, 1935: 259; Leloup a. Hemtschel, 1935: 19, carte 7; Bigelow a. Sears, 1937: 23—26; 1939: 307, fig. 42B; Dawidoff, 1937: 40 (*quincunx*); Gamulin, 1948: 9; Moore, 1949: 13; Sears, 1950: 3; 1953: 80—84, figs. 25A, C, D, 2C, 2D; Totton a. Fraser, 1955e: 2, 3, fig. 1a, b.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Меньший дефинитивный нектофор (1—8 мм в высоту) призматической формы. Края ребер или совсем гладкие, или очень слабопильчатые в базальной части нектофора. Пятиугольные дорзальная и вентральная грани разной величины (вентральная больше дорзальной) (рис. 139, *B*, *B'*). Латеральные каналы некtosaka меньшего дефинитивного нектофора делают довольно высокий изгиб прежде, чем впадают в педикулярный канал. Больший дефинитивный нектофор (4—29 мм в высоту и 10—15 мм в ширину) асимметричен (рис. 139, *Г*). Апикальный вырост большего дефинитивного нектофора меньше такого у *A. eschscholtzii*. Дорзальный зубец основания большого дефинитивного нектофора заметно меньше латеральных. Особенно выдаются по величине левый вентральный и правый латеральный зубцы. Клапан левой вентральной лопасти снабжен 9—10 зубчиками. Правый латеральный канал некtosaka большего дефинитивного нектофора прерывается в своей базальной части и в месте разрыва от него вниз отходит изогнутый дополнительный канал, впадающий в кольцевой канал некtosaka. Длинный сифосом несет небольшие (до 3 мм) трубковидные гастрозоиды. Тентиллы содержат анакрофоры (20×8 мк); десмонемы (30×13 мк); анизоризы равноресничные (62×10 мк) и мастигофоры микробазальные (195×17 мк).

Эвдоксия. Кроющая пластинка (2—6 мм в высоту) имеет примерно кубическую форму. Дорзальная грань несколько длиннее вентральной и имеет форму, близкую к пятиугольнику. Филлоцист состоит из основного двудольчатого вздутия, дающего апикальный вырост и нисходящий хвостообразный отросток (рис. 140). Гонофоры напоминают по форме нижние дефинитивные нектофоры, но имеют 4 базальных зубца и 4 грани, ребра между которыми либо гладкие, либо очень слабопильчатые. Апикальный вырост хорошо развит.

Распространение. В северной части Тихого океана обнаружен у восточного побережья Японии и между 30° и 40° с. ш. и 140° и 160° в. д., интересна единственная находка *A. tetragona* у тихоокеанского побережья Камчатки (52° с. ш.); в северной Атлантике отмечен для южного и западного побережья Ирландии; типичен для Средиземного-

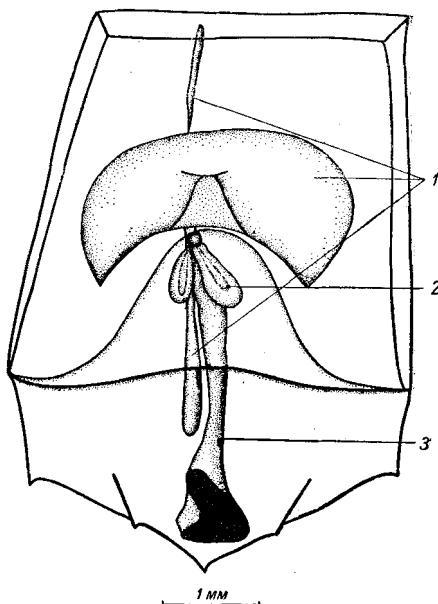


Рис. 140. Кроющая пластинка эвдоксии *Abylopsis tetragona* (Otto).

1 — филлоцист; 2 — почки гонофоров;
3 — гастрозоид.

моря; обычен для тропических областей Тихого, Атлантического и Индийского океанов.

Обнаружен от поверхностных горизонтов до глубин свыше 1000 м, но предпочитает верхние горизонты.

В коллекциях ЗИН АН СССР имеется несколько целых экземпляров и фрагменты колоний указанного вида из северной части Тихого океана и тихоокеанского побережья Камчатки.

2. *Abylopsis eschscholtzii* (Huxley, 1859) (рис. 141—144).

Huxley, 1859 : 60, pl. 4, fig. 2 (*Aglaismooides*); Gegenbaur, 1860 : 363, 364, Taf. XXVII, Fig. 13—16 (*Eudoxia prismatica*); Скин, 1888 : 1160 (*Aglaismooides*); 1160 (*quincunx*); 1897а : 29 (*Abyla quincunx*); 29, 30 (*Aglaismooides quincunx*); Bedot, 1896 : 375 (*Aglaismooides*); 375 (*quincunx*); Schneideг, 1898 : 89 (*Abyla tetragona*, частью); Agassiz. Mauer, 1899 : 180 (? *A. quincunx*); 1902 : 163, pl. 11, figs. 46,

47 (*A. quincunx*); Mauer, 1900а : 77, 78, pl. 30, fig. 104 (*Aglaisma cuboides*); 78, pl. 34, figs. 115—117 (*Abyla quincunx*); 78, 79, pl. 27, fig. 90 (*Chunia capillaria*); не Mauer, 1900а : 77, pl. 30, figs. 101—103 (*Abyla pentagona*); Lensa. Van Riemsdijk, 1908 : 25, 26, pl. 3, figs. 28—31 (*Aglaismooides*); 21—25, pl. 3, figs. 22—27 (*quincunx*); Mose, 1911 : 431 (*quincunx*); 1925 : 334—347, Taf. 20, Fig. 5, 6; Taf. 21, Fig. 1, 2, 5; Bigelow, 1911b : 226—229, pl. 14, figs. 1—5; pl. 15, fig. 1; 1913 : 69; 1918 : 411; 1919 : 335; 1931 : 546—548, figs. 193, 194; Kawamura, 1915 : 584, 585, pl. 15, figs. 37, 38; Browne, 1926 : 65; Totton, 1932 : 338, fig. 17E; 1936 : 223; 1965 : 218, 219, pl. XL, figs. 2, 4, 6; Leloup, 1932 : 24, 25; 1936b : 5; 1937 : 123; 1955 : 7, 8; Boone, 1933 : 35, 36; Leloup. Hentschel, 1935 : 20, carte 5; Russell. Colman, 1935 : 259, fig. 23; Moore, 1949 : 13; Seagars, 1950 : 3; 1953 : 84—87.

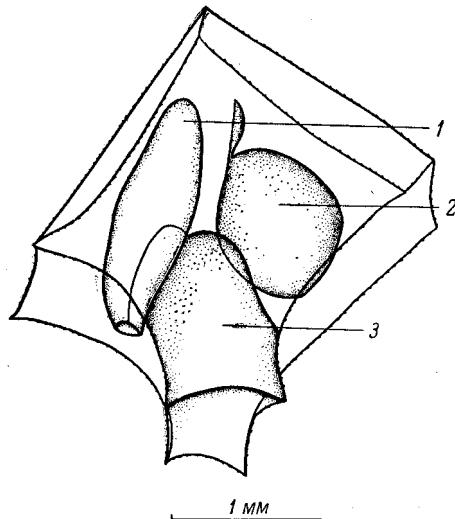


Рис. 141. Верхний дефинитивный нектофор *Abylopsis eschscholtzii* (Huxley) (вид сбоку).

1 — нектофак; 2 — соматоцит; 3 — гидроподиум.

очень похож на таковой *A. tetragona* (рис. 141). Края ребер отчетливо пильчатые. Пятиугольные дорзальная и вентральная грани одинаковой величины и формы. Латеральные каналы нектофака делают очень небольшой изгиб прежде, чем впадают в педикулярный канал (рис. 142). Большой дефинитивный нектофор (2—7 мм в высоту и 1.5—4 мм в ширину). Апикальный вырост большего дефинитивного нектофора гораздо более мощный, чем таковой у *A. tetragona*. Дорзальный и латеральные зубцы основания нектофора и соответствующие грани нектофора хорошо развиты. Правый вентральный зубец заметно больше остальных. Клапан правой вентральной лопасти большего дефинитивного нектофора в своей базальной части несет 6—7 зубчиков, клапан левой вентральной лопасти гладкий, но снабжен в базальной части крупным тупым зубцом (рис. 143). Радиальные каналы субумбреллы большего дефинитивного нектофора развиты нормально. Длинный сифосом с кормидиями похож на таковой *A. tetragona*.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Меньший дефинитивный нектофор (1—7 мм в высоту) призматической формы,

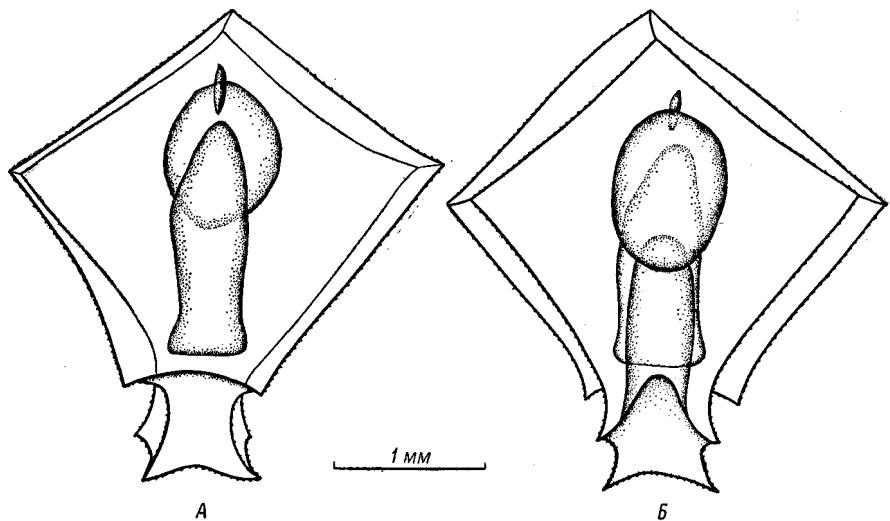


Рис. 142. Верхний дефинитивный нектофор *Abylopsis eschscholtzii* (Huxley).

А — вид с дорзальной стороны; *Б* — вид с вентральной стороны.

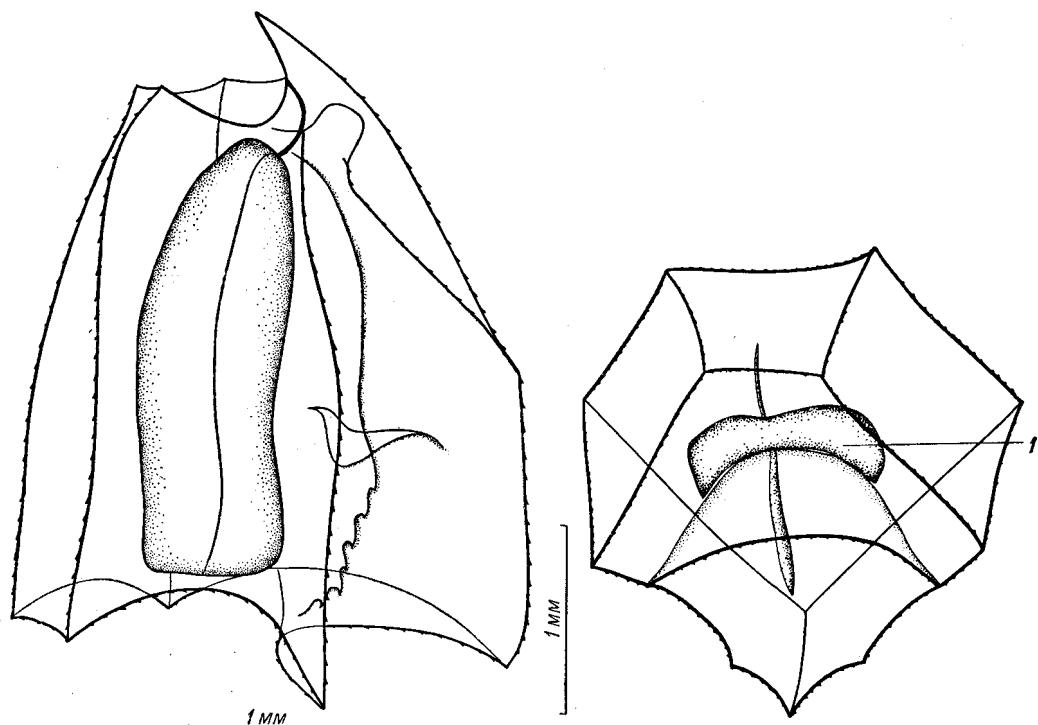


Рис. 143. Нижний дефинитивный нектофор *Abylopsis eschscholtzii* (Huxley).

Рис. 144. Кроющая пластинка *Abylopsis eschscholtzii* (Huxley).

1 — филиоцист.

Эвдоксия. Кроющая пластинка (1—5 мм в высоту) призматической формы, имеет 7 граней. Дорзальная грань по величине равнаентральной, она пятиугольной формы (рис. 144). Филлоцист похож на таковой у кроющей пластинки *A. tetragona*. Гонофоры также похожи на таковые *A. tetragona*.

Распространение. Северная часть Тихого океана (между 30 и 40° с. ш. и 175 и 130° з. д., тихоокеанское побережье Японии); Восточно-Китайское море, район о-вов Фиджи и Новой Гвинеи; Атлантика (на север до 42° с. ш., район Бермудских и Багамских о-вов, Бискайский залив, Канарские о-ва, на юг до 33° ю. ш.).

Обнаружен от поверхности горизонтов до глубины 3000 м.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется несколько фрагментов колоний этого вида из северной части Тихого океана.

3. Род BASSIA Quoy et Gaimard, 1827

Quoy a. Gaimard, 1827: 10; Blainville, 1830: 123; Agassiz L., 1862: 371; Chun, 1888: 1160 (768); 1897a: 32; Haeckel, 1888b: 160; Bigelow, 1911b: 16, 229; Moseley, 1925: 347; Bigelow a. Sears, 1937: 26; Le Loup, 1955: 8.

Верхний дефинитивный нектофор (1.5—12 мм в высоту) призматической формы, с семью гранями. Шаровидный соматоцист верхнего дефинитивного нектофора располагается выше уровня овального нектосака. Гидроциум доходит почти до $\frac{1}{2}$ высоты нектосака, снизу он удлиняется и открывается на особом выросте базальной части нектофора (этот вырост значительно шире, чем таковой у представителей рода *Abylopsis*). Соматоцист верхнего дефинитивного нектофора лишен апикального выроста. Нижний дефинитивный нектофор (1.5—16 мм в высоту) пирамидальной формы и имеет 4 ребра и 4 базальных зубца.

Монотипический род.

Тип рода: *Diphyes bassensis* Quoy et Gaimard, 1834.

1. Bassia bassensis (Quoy et Gaimard, 1834) (рис. 145).

Blainville, 1830: 123 (*Abyla quadrilatera*); Quoy a. Gaimard, 1833: 91, pl. 7, figs. 18—20 (*Diphyes*); Lesson, 1843: 451 (*Calpe*); Huxley, 1859: 45, 46, pl. 2, fig. 1 (*Abyla*); 62, pl. 4, fig. 4 (*Sphenoides australis*); Geenbaug, 1860: 356—359, Taf. 29, Fig. 20, 21 (*Abyla perforata*); Agassiz L.: 1862: 372 (*perforata*); Haeckel, 1888b: 160 (*Abyla quadrilatera*); 116, 160 (*Abyla*); 360 (*Sphenoides australis*); 160 (*Abyla perforata*); 116 (*perforata*); 160—163, pl. 37, 38 (*obeliscus*); 116—118, pl. 38 (*Sphenoides obeliscus*); 160 (*quadrilatera*); Chun, 1888: 1160 (*Sphenoides australis*); 1160 (*perforata*); 1897a: 32 (*Sphenoides perforata*); 32 (*Abyla perforata*); Schneider, 1898: 91, 197 (*Abyla*); Bedot, 1896: 375 (*Sphenoides australis*); 374 (*perforata*); 376, pl. 12, figs. 2, 3 (*Parasphenoides amboinensis*); Mauer, 1900a: pl. 30, fig. 101 (*Abyla pentagona*); не Mauer, 1900a: pl. 30, figs. 102, 103 (*A. pentagona*); Lensa Van Riemsdijk, 1908: 26—28, pl. 4, fig. 32 (*Abyla*); 27, 28, pl. 4, fig. 33 (*Sphenoides australis*); Bigelow, 1911b: 229—231, pl. 12, fig. 8; pl. 14, fig. 9; 1913: 69; 1918: 411; 1919: 336; 1931: 548; Kawamura, 1915: 585—587, pl. 15, figs. 39, 40; Moseley, 1917: 733; 1925: 347—356, Taf. 21, Fig. 7, 8; Taf. 22; Brown, 1926: 65; Le Loup, 1932: 25, 26; Totton, 1932: 339, 340, text-figs. 17F, 18; 1965: 219, 220, pl. XL, fig. 5, text-fig. 151; Bigelow a. Sears, 1937: 26—28; Delsman, 1939, figs. 32—36; Gamulin, 1948: 9; More, 1949: 13; Sears, 1953: 94—98; figs. 28B, C, 2; Totton a. Fraser, 1955e: 2, 3, figs. 2a, b.

Полигастрическая стадия. Ларвальный нектофор неизвестен. Меньший дефинитивный нектофор 1.5—12 мм в высоту и имеет пильчатые края граней. Дорзальная и вентральная грани меньшего дефинитивного

нектофора одинаковой величины. Пятиугольную форму имеют латеральная, вентральная и латеробазальные грани, тогда как апиколатеральные грани прямоугольные. Характерно, что соматоцит и нектосак не вплотную примыкают к гидроциуму (рис. 145, A). Большой дефинитивный нектофор (1.5—16 мм в высоту) очень похож на таковой *Abylopsis eschscholtzii*, но имеет лишь 4 ребра (две вентральные лопасти, левое латеральное и дорзальное ребра и соответственно 4 базальных зубца; рис. 145, B).

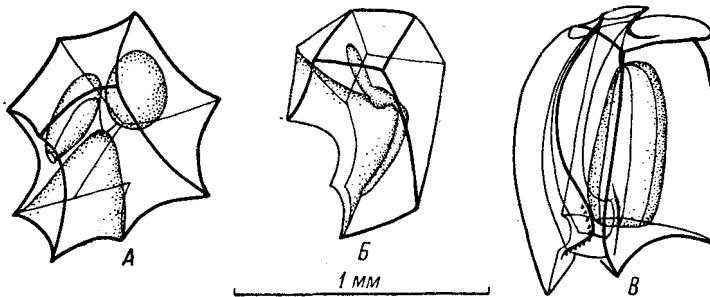


Рис. 145. *Bassia bassensis* (Quoy et Gaimard) (по М. Сирс).

A — верхний дефинитивный нектофор; *Б* — кроющая пластинка эвдоксии; *В* — нижний дефинитивный нектофор.

Эвдоксия. Кроющая пластинка (1—6 мм в высоту) призматическая, имеющая 7 граней и очень напоминает это образование у *A. eschscholtzii*, но дорзальная грань ее четырехугольная. Филлоцист имеет нисходящую ветвь, довольно крупный апикальный вырост, но лишен двудольчатой центральной части (рис. 145, *B*).

Распространение. На север в Тихом океане доходит до 40° с. ш.; в северной Атлантике обнаружен у южной и западной Ирландии, у побережья Шотландии и фрагменты колоний этого вида встречены в северной части Северного моря; Средиземном море. Обычен для тропических районов Тихого, Атлантического и Индийского океанов.

Встречен от поверхностных горизонтов до глубин в 4800 м, но наиболее часто отмечается в пределах 200—0 м.

В наших водах не обнаружен. В коллекциях ЗИН АН СССР имеется несколько верхних нектофоров из северной части Тихого океана.

СЛОВАРЬ ТЕРМИНОВ

Акрофора — тип кнidoциста.

Актинула — полипообразная личинка некоторых *Hydroidea*.

Анакрофора — тип кнidoциста.

Андрофор — мужской генофор.

Анзориза равноресничная — тип кнidoциста.

Арканчик — тонкое, длинное щупальце (часто ветвящееся); располагается в проксимальной части гастрозоида.

Атриха — тип кнidoциста.

Ауродукт — канал внутри аурофора.

Аурониле — отверстие, ведущее из ауродукта в полость пневматофора.

Ауростигма — отверстие, ведущее из внешней среды в полость аурофора.

Аурофор — видоизмененная нижняя часть пневматофора, характерная для представителей семейства *Rhodaliidae*.

Бластостиль — (см. гоностиль).

Бракта — (см. кроющая пластинка).

Вентральный синус — гипертрофированный участок вентрального канала у нектофолов *Hippopodiidae*.

Воронка — (см. трихтер).

Гастрозоид — полипоидная особь, служащая для питания колонии.

Гемма — редуцированный генофор.

Гидроциум — особое влагалище нектофора, заключающее в себе весь ствол либо участок ствола колонии.

Гинофор — женский генофор.

Гонодендр — простая или ветвящаяся гроздь, несущая группу генофоров.

Гонопальпон — пальпон, входящий в состав гонодендра.

Гоностиль — ножка генофора.

Генофор — медузоидная особь, производящая половые продукты.

Дактилизоид — особый орган у полипоидного поколения *Chondrophora*, гомологичный щупальцу гидроидного полипа.

Десмонема — тип кнidoциста.

Желудок гастрозоида — основная часть гастрозоида, обладающая железистыми клетками — «печеночной железой».

Инволюкра — эктодермальная складка, одевающая тентиллу арканчика.

Каликонула — личинка *Calysiphora*, обладающая зачатками ларвального нектофора, первого гастрозоида и арканчика.

Книдобанд — центральная часть тентиллы, представляющая собой скопление кнidoцист.

Книдосак — центральная часть тентиллы в виде мешочка, заполненного кнidoцистами.

Кнidoцист — стрекательная клетка.

Кормидий — группа зооидов на сифосоме колонии. Состоит из определенного и характерного для каждого вида набора особей.

Кормоносетия — неотения у колониальных животных.

Кроющая пластинка (=бракта) — сильно измененная медузоидная особь, выполняющая защитные и опорные функции.

Ламелла — особая мезоглеальная пластинка в основании нектофора (вырост вентральной стенки колокола).

Ложный нектосом — участок ствola колонии *Calycophorae*, несущий нектофоры (не гомологичен нектосому *Physophorae*).

Манубриум (=хоботок) гонофора — образование, гомологичное ротовому хоботку медузы.

Мастигофора микробазальная — тип книдоциста.

Мембранный — тонкий слой, лежащий между эктодермой и энтодермой пневматофора.

Нектосак — субумбреллярная полость нектофора.

Нектосом — участок ствola колонии, несущий пневматофор и нектофоры.

Нектостиль — ребро, к которому прикрепляется кроющая пластинка.

Нектофор — медузиная особь, осуществляющая активное движение колонии.

Неотения — сменение момента достижения половой зрелости на одну из более ранних стадий развития организма.

Ножка гастрозоида — самая проксимальная часть гастрозоида.

Ножка тентиллы — проксимальный участок тентиллы.

Пальпакула — щупальце, располагающееся в основании пальпона.

Пальпон — полиподиальная особь, лишенная рта; выполняет защитные функции и является своеобразным органом чувств колонии.

Педикулярный канал — участок гастральной системы нектофоров и гонофоров, вдающийся в мезоглею в виде отростка, отходящего от места перекреста радиальных каналов нектосака.

Печеночная железа — комплекс железистых клеток в желудке гастрозоида.

Пневматодения — газовая железа пневматофора.

Пневматодон — наружная стенка пневматофора.

Пневматопиле — отверстие, соединяющее воронку и пневматоцит пневматофора.

Пневматопора — отверстие в апикальной части пневматофора.

Пневматосак — внутренняя стенка пневматофора.

Пневматофор — медузиная особь, служащая для пассивного передвижения колонии и играющая роль гидростатического аппарата.

Пневматоцит — верхняя часть воздушного мешка пневматофора.

Преджелудочная часть гастрозоида — толстостенный участок гастрозоида, расположенный дистальнее ножки.

Сифонула — личинка *Physophorae*, имеющая зачатки пневматофора, гастрозоида и арканчика.

Сифосом — участок ствola колонии, несущий гастрозоиды, пальпона, кроющие пластинки и гонофоры.

Соматоцит — особая ветвь гастроваскулярной системы ствola колонии, вдающаяся в мезоглею нектофора.

Специальный нектофор — стерильный гонофор, играющий роль локомоторного приспособления.

Стенотела — тип книдоциста.

Стигма — базальная пора пневматофора.

Субумбрелла — внутренняя стенка нектофора или гонофора.

Тентилла — ветвь арканчика, на которой располагаются стрекательные элементы.

Терминальная ампула — дистальное образование у тентиллы.

Терминальная нить тентиллы — дистальный участок тентиллы, несущий книдоциты.

Трихтер (=воронка) — нижняя часть воздушного мешка пневматофора.

Физонула — личинка *Physalia physalis*, имеющая зачаток пневматофора, первичный гастрозоид и арканчик.

Филлоцит — канал гастроваскулярной системы бракты.

Хоботок (см. манубриум)

Хоботок гастрозоида — самый дистальный участок гастрозоида.

Хризомитра — медузиная особь *Vellellidae*.

Ценосарк — ствол колонии.

Центральная часть тентиллы — участок тентиллы, эктодерма которого продуцирует большое количество стрекательных клеток.

Центральный орган — образование неясного происхождения, встречающееся в ларвальных нектофорах *Prayidae* и сохраняющееся у дефинитивных нектофоров некоторых представителей этого семейства.

Центральный клапан — мезоглеальный вырост между латеральными крыльями нектофора (у представителей подотряда *Physophorae*).

Цистозоид — разновидность пальпона, отличающаяся наличием дистального отверстия.

Эвдоксия — кормидий *Calycophorae*, плавающий свободно с помощью своего фертильного гонофора.

Эксумбрелла — наружная стенка нектофора и гонофора.

Эрсея — кормидий *Calycophorae*, плавающий свободно с помощью специального нектофора.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ¹

- Abyla* 60, 85, 93, 94
Abyla 201
Abylidae 9, 15, 17—22, 31, 33, 35, 39, 84, 85, 87, 93, 99, 101, 114, 121, 197, 198, 200, 202, 204, 206
Abylinae 9, 17, 18, 93, 121, 197, 198
Abylopsinae 9, 17, 18, 20, 94, 124, 198, 200
Abylopsis 9, 60, 85, 94, 198, 201, 203, 206
abyssorum, *Bathyphysa* 90
Acalephae 86
acaule, *Amphicaryon* 8, 92, 98, 118*, 152*, 153*
achilles, *Lensia* 92, 178, 179
achilles achilles, *Lensia* 178
achilles bigelowi, *Lensia* 9, 95, 99, 101—103, 120*, 176, 177, 178*, 179*
Acoela 68, 116
acuminata, *Diphyes* 191
Agalma 12*, 15, 17, 18, 25, 67*, 81, 89, 110, 124
Agalmidae 7, 10, 12, 15, 16*, 23, 29, 30, 37, 39—41, 45, 58—60, 69, 70, 76, 81, 82, 89, 97, 101, 114, 117, 124, 126—128, 130
Aglaisma 201
Aglaya 201
ajax, *Lensia* 92
alata, *Eudoxia* 191
alexandri, *Dromalia* 89
Alutes 67
ambigua, *Physophora* 122
amboinensis, *Parasphenoides* 206
Amera 116
Amphicaryon 8, 15, 17, 59*, 60, 67*, 83, 92, 141, 151, 152
Amphicaryoninae 8, 17, 83, 92, 141, 151
Amphilina 68
amphitridens, *Stephanomia* 90, 127
Amphynectae 86
amygdalina, *Crystallophyses* 93
Angelopsis 13, 82, 89
angusta, *Galletta* 92, 162, 163, 164*, 165.
angustata, *Diphyes* 172
angustata, *Diphyopsis* 172
annectes, *Desmophyses* 58, 91
anomalia, *Diphyopsis* 172
antarctica, *Diphyes* 92, 172
antarcticus, *Marrus* 90, 126
antarcticus pacifica, *Marrus* 7, 95, 97, 101—103, 118*, 125, 126*
Anthemodes 67*, 89
Anthomedusae 79
Anthophysa 111
Apolemia 30, 32, 40, 90, 131, 133
Apolemidae 7, 11, 15, 24, 30, 37, 39, 41, 59, 60, 81, 82, 90, 97, 101, 117, 130, 131
appendiculata, *Chelophyses* 9, 93, 96, 99, 119*, 191, 192*, 193*, 194
appendiculata, *Diphyes* 190, 191
appendiculata, *Diphyopsis* 188
appendiculata, *Ersea* 172
Archangelopsis 13, 82, 89
Archiannelidae 116
Archiphysophorae 75—77
Archisiphonanthae 74, 75, 77
Archisoma 144
arctica, *Dimophyses* 9, 21*, 34*, 88, 93, 95, 96, 99—103, 108, 119*, 120, 186, 194, 195*, 196*, 197
arctica, *Diphyes* 194
Athecata 73—75, 79, 80
Athorybia 13, 15, 25, 45, 60, 69, 81, 89
Athorybiidae 33, 37—39, 60, 61, 69, 81, 82, 87, 89
atlantica, *Muggiaeae* 9, 21*, 34*, 93, 99, 102, 110, 113, 120*, 177, 179, 183, 184*, 185
atlantica, *Muggiaeae* 194
aurantica, *Epivilia* 47, 158
aurantica, *Galeolaria* 158
Auronectae 108
australis, *Galletta* 92, 111, 162, 163, 164*
australis, *Galeolaria* 162, 165
australis, *Sphenoides* 206
baerii, *Aglaisma* 201
baerii, *Aglaya* 201
bargmannae, *Muggiaeae* 9, 18, 93, 95, 99—102, 120*, 183, 185, 186*, 187
Bargmannia 7, 17, 90, 124, 130
bassensis, *Abyla* 206
bassensis, *Bassia* 9, 85*, 94, 99, 121*, 206, 207*
bassensis, *Diphyes* 206

¹ Синонимы всех таксономических рангов выделены курсивом, названия прочих групп животных (не кишечнополостных) — разрядкой; жирные цифры обозначают страницы с диагностическими данными, звездочкой при цифре отмечены страницы с рисунком; цифра, выделенная курсивом, указывает на страницы с распространением.

- Bassia 9, 24*, 85, 94, 198, 206, 207
Bathypysa 90
bedoti, *Erenna* 89
bicarinata, *Abyla* 93
bigelowi, *Diphyes* 181
bijuga, *Cupulita* 127
bijuga, *Nanomia* 127
bijuga, *Stephanomia* 7, 27*, 44, 45*, 69, 71, 72*, 90, 97, 107, 118*, 124, 127*, 128
biloba, *Diphyes* 160, 165
biloba, *Galeolaria* 165
biloba, *Sulculeolaria* 165
bipartita, *Diphyes* 191
bojani, *Diphyes* 9, 34*, 92, 99, 119*, 172, 174*, 175*, 176
bojani, *Dormasia* 174
bojani, *Ersea* 174
bojani, *Eudoxia* 172, 174
bojani, *Muggiae* 172, 174
Bolina 68
borealis, *Diphyes* 194
borealis, *Physophora* 122
bory, *Diphyes* 172
Brachystelloidea 7, 39, 41, 88, 117, 121
bragae, *Diphyes* 145
brownia, *Abyla* 93
- Calanoida* 115
calceolaria, *Protomedea* 134
Calpe 201
calpe, *Diphyes* 201
Calycophorae 5, 8, 10, 15, 17, 20—26, 29, 31—34, 38—41, 43, 47, 48, 51—53, 58—66, 70, 76, 77, 82—87, 91, 94, 114, 118—121, 133, 140, 154, 197, 208—210
Calycophoridae 86, 110
campanella, *Lensia* 92
campanula, *Eudoxia* 188, 191
campanulifera, *Diphyes* 172
campanulifera, *Diphyopsis* 172
campanulifera, *Ersea* 172
canariensis, *Anthemodes* 127
canariensis, *Cupulita* 127
capillaria, *Chunia* 204
cara, *Nanomia* 90, 107, 128
carina, *Abyla* 93
Ceratocymba 9, 85, 94, 197, 198, 199
Ceriantharia 111
Cestoidae 68
ceutensis, *Rosacea* 145
Chateognatha 109
challengeri, *Lensia* 92
chamissonis, *Diphyes* 92
chamissonis, *Epibulia* 90
Chelophyes 9, 93, 114, 156, 190
Chondrophora 5, 29, 69, 73, 77—80, 86, 208
chuni, *Galette* 92, 162, 163, 164*, 165
Chuniphyes 9, 19, 84, 93, 155, 166, 169
Chuniphyidae 114
Chuniphyinae 8, 17, 21, 84, 85, 93, 119, 155, 166
Cladocoryne 57
Cladonema 57
clausi, *Agalma* 89, 107
Clausophyes 9, 84, 93, 155, 169
Coelenterata 68, 77, 79, 107, 108, 113
compressa, *Diphyopsis* 172
compressa, *Ersea* 172
conifera, *Pterophysa* 90
conoidea, *Lensia* 92, 177, 179
conoidea conoidea, *Lensia* 96, 180, 181
conoidea pacifica, *Lensia* 9, 95, 99, 102, 103, 120*, 176, 180, 181*
contorta, *Diphyes* 192
contorta, *Chelophyes* 9, 93, 99, 119*, 191, 192, 193*, 194
contorta, *Forskalia* 89
convoluta, *Stephanomia* 90
Cordagalma 90
cordiformis, *Cordagalma* 90
corona, *Stephalia* 36*, 89
Coronata 68
Corymorpha 69, 73, 78—80
cossack, *Lensia* 92
crystallina, *Thalassophyes* 93
crystalloides, *Plethosoma* 201
Crystallophyses 84, 93
Ctenophora 68, 109, 110, 111
cuboides, *Aglaisma* 202, 204
cuboides, *Eudoxia* 201, 202
cucullus, *Diphyes* 172
cuspitata, *Vogtia* 91
Cymba 198
cymbia, *Diphyes* 198
cymbiformis, *Rosacea* 91, 148
Cystonectae 5, 10—12, 15, 21, 22, 24, 25, 27, 29, 31—33, 35, 38—40, 45, 53, 58, 60, 65, 71, 72, 76, 77, 82, 86, 87, 90
delsmani, *Muggiae* 93
dentata, *Ceratocymba* 85*, 94
Desmophyes 91
Desmophyidae 58, 59, 83, 85, 91
 dilata, *Angelopsis* 42*, 89
Dimophyes 9, 59*, 67*, 84, 88, 114, 156, 194, 195
Dimophyinae 9, 17, 84, 88, 93, 119, 156, 194
Dinectoidea 5, 8, 47, 49, 91, 140
Dinophyliidae 68
diomedea, *Nectopyramis* 8, 34*, 91, 95, 98, 100, 101, 107, 118*, 141, 142, 143*, 144
Diphyia 110
Diphyabyla 198
Diphyes 149, 183, 198
Diphyes 9, 19, 24*, 60, 92, 110, 155, 156, 171, 172, 173, 175, 187, 189
diphyses, *Lilyopsis* 145
diphyses, *Praya* 145
Diphyidae 5, 8, 15, 16*, 17—20, 21*, 22*, 31, 33, 35, 39, 41, 43, 66, 71, 84, 85, 87, 88, 98, 100, 101, 114, 119, 120*, 121, 154, 155—158, 160, 162, 164, 166, 168, 170—172, 174, 176, 178, 180, 182, 184, 186, 188, 190, 192, 194, 196
Diphyinae 9, 17, 84, 88, 92, 119, 120, 155, 171, 172, 176, 183, 187, 190
diphyoides, *Diphyopsis* 188
Diphyopsinae 188
Diphyopsis 171
Diplopysa 109
discoidea, *Physophora* 122

- discoidea*, *Rhizophysa* 122
discoidea, *Rhodophysa* 122
Discolabe 122
Disconantha 77, 86
dispar, *Diphyes* 9, 92, 98, 119*, 172, 173*, 175
dispar, *Diphyopsis* 172, 173
disticha, *Physophora* 122
doreyamus, *Cucullus* 172
Dormasia 171
Dromalia 13, 82, 89
dubia, *Diphyes* 149
dubia, *Praya* 8, 19*, 91, 95, 98, 118*, 149, 150*
- Echinoderma* 108
edwardsii, *Forskalia* 17*, 89
elegans, *Agalma* 27*, 33, 35*, 45, 46*, 50, 51*, 53*, 56, 69, 70*, 73, 79, 89, 96, 114
elegans, *Agalmopsis* 111, 127
ellionorae, *Botrynema* 112
elongata, *Aglaisoides* 201
elongata, *Bargmannia* 7, 15, 90, 95, 97, 101, 118*, 130
elongata, *Diphyes* 179, 191
elongatus, *Cucullus* 191
Enneagonum 59, 60, 84, 85, 94
Ephydidae 68
Ephyropsidae 68
Epibulia 90
Erenna 89
ernesti, *Amphicaryon* 20, 92
erythrophysa, *Epibulia* 90
eschscholtzii, *Abylopsis* 9, 19*, 34*, 94, 99, 121*, 201, 203, 204, 205*, 207
eschscholtzii, *Aglaisoides* 204
eschscholtzii, *Eudoxia* 184
Euctiaris 68
Eudoxoides 9, 60, 84, 93, 114, 156, 187, 189
excisa, *Gleba* 134
excisus, *Hippopodium* 134
exeter, *Lensia* 92
eysenhardtii, *Rhizophysa* 40*, 90
- filiformis*, *Rhizophysa* 13, 90
filiformis, *Rhizophysa* 145
foliacea, *Amphilina* 116
foliata, *Eudoxia* 167
formosa, *Athorybia* 11, 89
formosa, *Forskalia* 89
forskal, *Physophora* 122
Forskalia 11, 24*, 27, 28, 81, 89, 105
Forskaliidae 10, 15—17*, 23, 24, 29, 30, 37—40, 43, 58—60, 76, 81, 82, 89
Forskaliopsis 60, 81, 89
fowleri, *Lensia* 92
fragile, *Agalmopsis* 127
fragile, *Halistemma* 127
- galatea*, *Clausophyes* 170
galeata, *Clausophyes* 9, 93, 95, 98, 119*, 170*, 171
Galeolaria 157
Galetta 8, 84, 88, 92, 155, 162—165
Galettinae 8, 17, 20, 84, 88, 92, 119*, 155, 157
gegenbauri, *Aglaisma* 202
- gegenbauri*, *Calpe* 202
gegenbauri, *Cucullus* 191
gegenbauri, *Diphyes* 174
glabra, *Vogtia* 18, 20, 58, 91
glandifera, *Physophora* 122
Gleba 134
gleba, *Hippopodium* 49, 134
globosa, *Angelopsis* 89
gracilis, *Cucullus* 174
gracilis, *Diphyes* 191
gracilis, *Monophyes* 179
gracilis, *Obelia* 74
grandis, *Pterophysa* 90
grimaldii, *Bathyphysa* 107
grimaldii, *Pterophysa* 90
- haeckeli*, *Abyla* 85*, 93
haeckeli, *Agalma* 11, 89
Halammohydra 116
Halammohydridae 68
Halistemma 7, 15, 17, 90, 124, 128, 129
hardy, *Lensia* 92
havock, *Lensia* 185
havock, *Muggiaeae* 9, 21*, 93, 95, 99, 101, 102, 120*, 183, 185*
Heteropyramis 84, 93
hippopoda, *Stephanomia* 134
Hippopodiidae 8, 15—21, 31—33, 38—41, 58, 60, 65, 66, 70, 83, 91, 97, 101, 114, 117, 118, 133, 134, 136, 156, 208
Hippopodium 8, 24*, 71*, 83, 91, 133, 134, 135
hippopus, *Gleba* 134
hippopus, *Hippopodium* 8, 18, 44, 49*, 56, 91, 97, 113, 118*, 134, 135*
hispaniana, *Ersea* 174
Histrobeldidae 68, 116
hotspur, *Lensia* 92
hubrechti, *Diphyabyla* 198
hunter, *Lensia* 92
huxleyi, *Abyla* 202
hyxleyi, *Calpe* 202
hyalinum, *Enneagonum* 94
Hydra 116
Hydrida 53, 80
Hydrocorallia 80
Hydroidea 5, 26, 50, 51, 53, 63, 73, 80, 86, 111, 208
hydrostatica, *Forskalia* 89
hydrostatica, *Physophora* 7, 11*, 13*, 27, 41, 42*, 58, 60, 70*, 88, 96, 97, 101, 109, 111, 118*, 122*, 123*, 124
Hydrozoa 5, 7, 10, 49, 53, 57, 62, 77, 108
indica, *Diphyes* 174
- ingeborge*, *Abyla* 93
insignis, *Stephanospira* 122
intermedia, *Ceratocymba* 94
irregularis, *Monophyes* 71*, 92, 157
irregularis, *Monophyes* 179
- japonica*, *Monophyes* 8, 19*, 92, 95, 98, 102, 119*, 157*
- kochi*, *Diphyes* 183
kochi, *Muggiaeae* 71, 93, 113
kochi, *Muggiaeae* 181
köllikeri, *Sphaeronectes* 92
köllikeri, *Vogtia* 136

- larvalis, *Athora* 11*
 leloupi, *Lensia* 92
 lelouvetau, *Lensia* 92
Lensia 9, 92, 94, 114, 155, 176—178, 181, 185
 Leptolida 50, 55, 58, 73, 79, 80
lessoni, *Cucullus* 172
lessoni, *Ersea* 172
lessoni, *Eudoxia* 172
 leuckartii, *Ceratocymba* 85*, 94, 198
 leuckarti, *Forskalia* 89
Lilyopsis 91
Lilyopsis 145
 Limnomedusae 80
Linchnagalma 25, 90
loligo, *Nectalia* 11, 35*, 41, 88
lutea, *Protomedea* 134
luteus, *Hippopodius* 134
Macrostelloidea 7, 39, 89, 117, 124
maculata, *Heteropyramis* 34*, 93
magnifica, *Forskaliopsis* 89
magnifica, *Physophora* 122
malajana, *Diphyes* 174
Maresearsia 8, 15, 17, 20, 59*, 83, 92, 141, 153
Margellopsis 69, 73, 74
Marrus 7, 15, 17, 18, 24*, 90, 124, 125
mediterranea, *Discolabe* 122
mediterraneus, *Hippopodius* 134
Medusae 107, 109, 111
melo, *Melophysa* 70*, 89
Melophysa 15, 37, 60, 69, 70, 81, 89
messanensis, *Eudoxia* 191
 Metazoa 54
meteori, *Galette* 180
meteori, *Lensa* 9, 92, 99, 120*, 176, 180
minimum, *Agalma* 128
miranda, *Rhodalia* 89
mitra, *Cybonectes* 188
mitra, *Diphyea* 187, 188
mitra, *Eudoxoides* 9, 93, 99, 120*, 187, 188*, 189
mitra, *Muggiae* 188
Molge 67
molitor, *Tenebrio* 116
Mollusca 108
monoica, *Epibulia* 160
monoica, *Galette* 160
monoica, *Galeta* 160
monoica, *Sulculeolaria* 8, 19, 92, 98, 119*, 158, 160, 161*
Monophyes 5, 8, 48, 71, 84, 92, 109, 155, 156, 157
Monophinae 5, 8, 17, 71, 88, 92, 119, 155, 156
moserae, *Chuniphyes* 8, 93, 95, 98, 102, 119*, 166, 168, 169*
moseri, *Anthemodes* 127
Muggiae 9, 15, 48, 59, 67*, 84, 93, 114, 155, 156, 183, 185
multicristata, *Lensa* 9, 93, 99, 120*, 177, 181, 182*
multidentata, *Chuniphyes* 9, 85*, 93, 95, 98, 102, 119*, 166, 167*, 168*
musonema, *Physophora* 122
Myriothela 57, 73
Myriothelidae 57, 69
Mytrophyes 151, 152
Nanomia 90, 128
Nanomia 127
Narcomedusae 80
natans, *Nectopyramis* 8, 19*, 20, 34*, 91, 95, 98, 118*, 141, 144*
neapolitanus, *Elephantopus* 134
Nectalia 15, 39, 81, 88
Nectaliidae 15, 33, 40, 41, 59, 81, 82, 88
Nectodroma 149, 151
Nectopyramidinae 8, 19, 20, 33, 71, 83, 88, 91, 140, 141
Nectopyramis 8, 15, 21, 71, 83, 84, 91, 140, 141, 143
nierstraszii, *Diphyes* 172
No me us 111
notata, *Protomedea* 134

obeliscus, *Bassia* 206
obeliscus, *Sphenoides* 206
ocellata, *Athorybia* 29*, 30
ofiura, *Forskaliopsis* 89
okeni, *Agalma* 35*, 89
ordinata, *Anthemodes* 33, 35*, 89
orthocanna, *Marrus* 7, 90, 95—97, 100, 101, 118*, 125*, 126
orthocanna, *Stephanomia* 125
ortocannoides, *Marrus* 90
ovata, *Clausophyes* 93, 170, 171
ovata, *Diphyes* 169

pallasi, *Moerisia* 75
Pelagohydra 57, 69, 73, 74
Pelobates 67
peltifera, *Amphicaryon* 92
Pennariidae 57
pantacantha, *Vogtia* 91, 135, 136, 140
pentagona, *Abyla* 109
pentagona, *Abyla* 201, 202, 204
pentagona, *Calpe* 201
pentagona, *Abylopsis* 202, 203
pentagonum, *Aglaisma* 201
perforata, *Abyla* 206
perforata, *Bassia* 206
perforata, *Sphenoides* 206
peruana, *Abyla* 93
Physalia 11*, 24, 25, 28*, 66, 67*, 91, 110, 111, 115
Physalia 145
Physaliidae 39, 40, 45, 65, 71, 82, 91
physalis, *Physalia* 11*, 15, 21, 22, 23*, 24, 26*, 38*, 40, 45, 47*, 53, 60, 61, 65, 71, 72*, 82, 91, 114, 115, 209
Physonectae 86, 114
Physophora 7, 12, 15, 17, 25, 33, 39, 81, 88, 122
Physophorae 5, 7, 10—12, 14, 15, 17—27, 29, 31—33, 35, 37, 38, 39*, 40, 41*, 44, 45, 50*, 58—61, 65, 66, 69—72, 75—77, 81, 82, 86—88, 117, 118*, 121, 122, 124, 209, 210
Physophorida 86
Physophoridae 7, 15, 23, 29, 37, 39—41, 59—61, 70, 81, 82, 86, 88, 97, 101, 117, 122
picta, *Anthemodes* 127
picta, *Cupulita* 127
picta, *Diphyopsis* 172

- picta*, *Dormasia* 173
picta, *Ersea* 174
pictum, *Anthemodes* 127
pictum, *Halostemma* 127
pictum, *Stephanomia* 44
platensis, *Stratiotidrilus* 116
placata, *Rosacea* 8, 19*, 34*, 91, 95, 98,
 101—103, 118*, 145, 146*, 147*, 148
Pneumatophoriden 86
Polychaeta 68, 115
polygastrica, *Salacia* 71
polygonata, *Crystalloma* 109
Polynectoidea 8, 48, 58, 91, 117, 133
Polyphyes 134
Porpita 78*—80
praeclarata, *Maresearsia* 92, 153, 154
Praya 8, 17, 21, 58, 91, 103, 141, 149
Praya, 145
praya, *Praya* 149
Prayidae 8, 15, 16*, 17—21, 33, 35, 39,
 41, 65, 70, 71, 83, 85, 87, 91, 98, 101,
 114, 118*, 120, 140, 141, 142, 144—
 146, 148, 151, 152, 156, 210
Prayinae, 8, 15, 17—19, 88, 91, 141, 145
prismaticata, *Eudoxia* 204
Pterophysa 90
Pteropoda 109
punctata, *Agalmopsis* 128
pusilla, *Diphyes* 191
pyramidalis, *Cucubalus* 183
pyramidalis, *Muggiaeae* 183
Pyrostephos 90
quadridentata, *Galeolaria* 158
quadridentata, *Galetta* 158
quadridentata, *Sulculeolaria* 8, 44*, 47,
 48*, 71*, 92, 98, 119*, 158*, 159*,
 160*—162
quadriavalvis, *Diphyes* 158
quadriavalvis, *Galeolaria* 158
quadriavalvis, *Sulculeolaria* 92, 160, 162
quadriavalvis, *Sulculeolaria* 158
quincunx, *Abyla* 204
quincunx, *Abylopsis* 203, 204
quincunx, *Aglaismoides* 204
quadrilatera, *Abyla* 206
quadrilaterata, *Bassia* 206
Ramosia 7, 30, 90, 130, 131
regularis, *Diphyes* 172
reticulata, *Lensia* 9, 93, 95, 99, 120*,
 177, 183*
reticulata, *Nectodroma* 149, 151
reticulata, *Praya* 8, 19*, 20, 34*, 91, 95,
 98, 102, 118*, 150*, 151
Rhizophysa 12*, 13, 90, 111
Rhizophysalia 86
Rhizophysidae 39, 40, 45, 65, 71, 82, 90
Rhodalia 13, 24*, 37, 82, 89
Rhodaliidae 11—15, 16*, 17, 24, 32, 33,
 37—39*, 40, 41, 43, 59, 65, 81, 82,
 89, 208
richardi, *Erenna* 89
ritteriana, *Epibulia* 90
Rosacea 8, 17, 21, 60, 67*, 91, 105, 141, 145
rosacea, *Athorybia* 11*, 37*, 69, 70*, 89
rosacea, *Physopora* 122
rosea, *Lilyopsis* 91
rubra, *Agalma* 128
rubra, *Agalmopsis* 128
rubra, *Halostemma* 7, 19*, 90, 97, 118*,
 128, 129*
rubra, *Stephanomia* 128
russelli, *Eudoxia* 191
sagittata, *Abyla* 199
sagittata, *Ceratocymba* 9, 34*, 85*, 94,
 99, 121*, 198, 199*, 200*
sagittata, *Eodoxoides* 188
sagittata, *Eodoxoides* 191
sagittata, *Nacella* 198
sagittata, *Spectabilis* 198
sagittatum, *Enneagonum* 198
Salacella 41, 82, 90
sarsii, *Agalma* 45
schmidti, *Abyla* 93
Scyphozoa 68
serrata, *Vogtia* 8, 19*, 91, 95, 97, 101—
 103, 118*, 136, 137*, 138*, 139*, 140*
serratus, *Hippopodius* 136
sibogae, *Bathyphysa* 90
sieboldii, *Diphyes* 191, 192
Siphonanthae 5, 7, 10, 37, 39, 49—51, 53—
 58, 60, 63, 64, 67—69, 72, 73, 75—78,
 82, 86—88, 106, 107, 117, 121, 133
Siphonophora 5—7, 10, 54, 77—80, 86, 88,
 103, 107—109, 111, 113, 114, 117
sphaera, *Maresearsia* 8, 19, 92, 95, 98,
 102, 118*, 153, 154*
Sphaeronectes 15, 17, 19*, 48, 70, 71*,
 84, 92, 156
Sphaeronectidae 5, 16*, 18, 21, 22*, 70,
 71, 85, 92, 156
spinosa, *Nectopyramis* 18, 91
spinosa, *Vogtia* 8, 18, 91, 97, 118*, 136*,
 140
spinosus, *Hippopodius* 136
spiralis, *Diphyes* 189
spiralis, *Eodoxoides* 9, 26, 28*, 93, 99,
 102, 120*, 156, 187, 189, 190*
spiralis, *Muggiaeae* 189
steenstrupi, *Diphyes* 174
Stephalia 13, 37, 82, 89
Stephanomia 7, 15, 25, 90, 124, 127, 128
stephanomia, *Circalia* 11*
Stephanophyes 91
studerii, *Pterophysa* 90
subtilis, *Diphyes* 179
subtilis, *Galeolaria* 179
subtilis, *Lensia* 9, 93, 95, 99, 100, 102,
 103, 120*, 176, 179, 180*
subtiloides, *Diphyes* 176, 177
subtiloides, *Lensia* 9, 93, 99, 102, 120*,
 176, 177*, 178, 192
Sulculeolaria 8, 20, 32, 49, 60, 84, 88,
 92, 105, 114, 155, 156, 157, 158, 159, 162
Sulculeolariinae 88
superba, *Stephanophyes* 91
tergestina, *Cupulita* 127
tergestinum, *Halostemma* 109, 127
tetragona, *Abyla* 202, 204
tetragona, *Abyla* 204
tetragona, *Abylopsis* 9, 19*, 26, 28*,
 85*, 94, 99, 102, 112, 121*, 201, 202*,
 203*, 204, 206

- tetragona, *Pyramis* 201
 tetrasticha, *Physophora* 122
 Thalasophyes 84, 93
 Thecaphora 50, 80
 thetis, *Nectophyramis* 8, 20, 91, 95,
 98, 118*, 141, 142*
 tholoides, *Forskalia* 11, 17*, 30*, 31, 89
 тигринум, *Ambylystoma* 67
 tipica, *Archangelopsis* 14*, 89
 tottoni, *Abyla* 93
 Trachylidae 53*
 Trachymedusae 80
 trigona, *Abyla* 85, 93
 trigona, *Abyla* 201
 truncata, *Galeolaria* 177
 truncata, *Lensia* 177, 179
 Tubularia 78, 79
 Tubulariidae 80
 Turbellaria 68, 116
 turgida, *Diphyes* 110
 ungulata, *Polyphyses* 134
 ungulatus, *Hippopodius* 134
 uniformis, *Protomedea* 134
 utricularia, *Agalmopsis* 109
 utricularia, *Linchnagalma* 11*, 13, 25,
 27*, 90
 utriculus, *Physalia* 110
 uvaria, *Apolemia* 20, 33, 35*, 90, 115, 133
 uvaria, *Salacella* 31, 40, 42*, 71, 72, 82, 90
 vanhoffeni, *Pyrostephos* 90
 Velella 79*
 velella, *Velella* 108
 Vellidae 77, 79, 209
 vesiculosa, *Physophora* 122
 vitiasi, *Ramosia* 7, 19*, 20, 90, 95, 97,
 101, 102, 118*, 131*, 132*, 133
 Vogtia 8, 17, 67*, 83, 91, 134, 135—137

София Давидовна Степаньянц

СИФОНОФОРЫ МОРЕЙ СССР И СЕВЕРНОЙ ЧАСТИ ТИХОГО ОКЕАНА

Утверждено к печати Зоологическим институтом
Академии наук СССР

Редактор издательства А. А. Гельфанд. Технический редактор Л. М. Семенова.
Корректоры Р. Г. Гершинская и А. И. Кау

Сдано в набор 30/I 1967 г. Подписано к печати 23/VI 1967 г. РИСО АН СССР № 55-78В.
Формат бумаги 70×108¹/₁₆. Бум. л. 63¹/₄. Печ. л. 13¹/₂=18.90 усл. печ. л. Уч.-изд. л. 18.3.
Изд. № 3166. Тип. зак. № 74. М-22770. Тираж 1000. Бумага типографская № 2

Цена 1 р. 33 к.

Ленинградское отделение издательства «Наука»
Ленинград, В-164, Менделеевская лин., д. 1

1-я тип. издательства «Наука». Ленинград, В-34, 9 линия, д. 12

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

<i>Стра- ница</i>	<i>Строка</i>	<i>Напечатано</i>	<i>Должно быть</i>
83	25 сверху	<i>Pryaidae.</i>	<i>Prayidae.</i>
98	Таблица 1, графа 2 слева, 10 сверху	D r p h y i d a e	D i p h y i d a e
141	15 снизу	<i>theitis</i>	<i>thetis</i>
166	6 сверху	0—100 мм.	0—100 м.
177	6 снизу	<i>L. subtidoides,</i>	<i>L. subtiloides,</i>
215	Левый столбец, 32 и 33 снизу	quadridentata,	quadridentata,

С. Д. Степаньянц