

(возможно, некоторые Stolonifera, Xeniidae); залегание в мезогле или в медуле колонии — на вторичность. Редукцией также можно считать отсутствие отростков на части поверхности склерита. Более продвинутыми по сравнению с равнотростчатыми склеритами представляются нам склериты с пламенеющими отростками, а также со спайками и заливками. Пламенение склеритов встречается у альционарий и чаще у горгонарий, спайки, кроме того,— у пеннатулярий (трехгранные склериты). Наконец, заливки (апикальные, по крайней мере) обнаруживаются исключительно у горгонарий.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изложенная нами классификация склеритов носит предварительный характер и нуждается в дальнейшей разработке. Особенность это касается номенклатурного вопроса. Возможно, та терминология, которая сложилась, может быть в значительной своей части сохранена, но наполнена несколько иным содержанием. Детальное сравнение склеритов, возможно, увеличит список выделенных нами меронов и их модальностей.

TO THE STRUCTURAL CLASSIFICATION OF THE SCLERITS OF OCTOCORALS (Cnidaria: Anthozoa)

N. V. Slepkova

Zoological Institute Ac. Sci, USSR, Leningrad

It is suggested to use the meronomy principles for the classification to the sclerites of Octocorallia. Merons are distinguished by means of system-structural analysis. It is proposed to consider the points and the rays of growth of the 1,2 and other orders as the main structural elements of sclerits and the lines and the surfaces of growth are their derivatives. Figures 1,2 show the principles of construction of sclerits system with the center and radii of growth and system of biradial sclerits with the points and rays of growth of the 2-nd order. Basing on the above mentioned elements the following merons are distinguished: radii, branches, commissures and primings. For the main modalities of these merons see figures 3—6. A new variant of classification is proposed and some suppositions concerning primitivity and advancement of some sclerits.

ПРОИСХОЖДЕНИЕ CNIDARIA И ВОЗМОЖНЫЙ ПУТЬ ЭВОЛЮЦИИ HYDROZOA

C. D. Степаньянц

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Проблема происхождения Cnidaria обсуждается исследователями на протяжении более 130 лет. Она имеет несколько аспектов: 1) какими были самые древние книдарии, 2) какое

поколение книдарий — полипоидное или медузиодное — было первичным, 3) какие из современных книдарий ближе всего к предковым формам.

Вопрос о древнейших книдариях решается на базе представлений о том, какими были первые многоклеточные животные. Широко известна гипотеза Гастрей Геккеля [142], который производил всех современных *Metazoa* от плавающей полой флагеллятной колонии типа вольвоксов — бластеи, давшей путем инвагинации гастрею — гипотетическую предковую форму *Cnidaria*. И. И. Мечников [56, 57] полагал, что предком *Cnidaria* была некая флагеллятная паренхимелла или фагоцителла, возникшая как двуслойный организм путем иммиграции клеток. Много позже к теории Фагоцителлы Мечникова присоединилась Хаймэн [153], назвав анцестральную форму *Cnidaria* стереогаструлой.

Известны и другие теории: теория Билатерогастреи Иегерстена [155, 156], выводившего предковую книдарию как некий билатеросимметричный организм из гастреи, перешедшей от плавающего к ползающему образу жизни; Турбеллярная теория Хаджи [140, 141], производившего книдарий от предка, близкого к ресничным червям и др.

Детальный анализ всех названных и многих других теорий был сделан А. В. Ивановым [22].

Большинство исследователей, занимающихся умозрительными поисками гипотетического предка *Cnidaria*, так или иначе сходятся во мнении, что таковым мог быть пелагический (или бентопелагический) организм, покрытый ресничками, имевший окружную или уплощенно-округлую форму, центрально расположенный рот и разбросанные по всей поверхности нематоциты.

Хаймэн [153], а вслед за ней и крупнейший специалист по *Cnidaria* Рис [196] предположили, что базовая книдария должна была приобрести 4-лучевую симметрию, выраженную в возникновении 4 полых щупалец (органов защиты, нападения и движения) и квадратного в сечении желудка.

Почему именно 4 щупальца могла иметь протокнидария? Рис не дает этому четкого обоснования. Однако, разделяя точку зрения Риса, картину можно представить следующим образом. Согласно Принципу симметрии П. Кюри [86], симметрия организма должна соответствовать симметрии порождающей его среды. Симметрия предка *Metazoa*, плавающего во взвешенном состоянии в однородной среде (первоначально без активного целенаправленного движения), должна была подчиняться шаровой симметрии среды, т. е. иметь вращательную симметрию ($L_\infty \propto P$) [86]. Переход предковой формы *Cnidaria* к активному плаванию в любом направлении сопровождался развитием радиально-лучевой симметрии. Простейшим вариантом приобретения радиально-лучевой симметрии могло быть возникновение, помимо основной орально-аборальной оси, еще как минимум одной или двух осей, проходящих через 2 или 4 щупальца ($L_2 2P$, $L_4 4P$). Эти

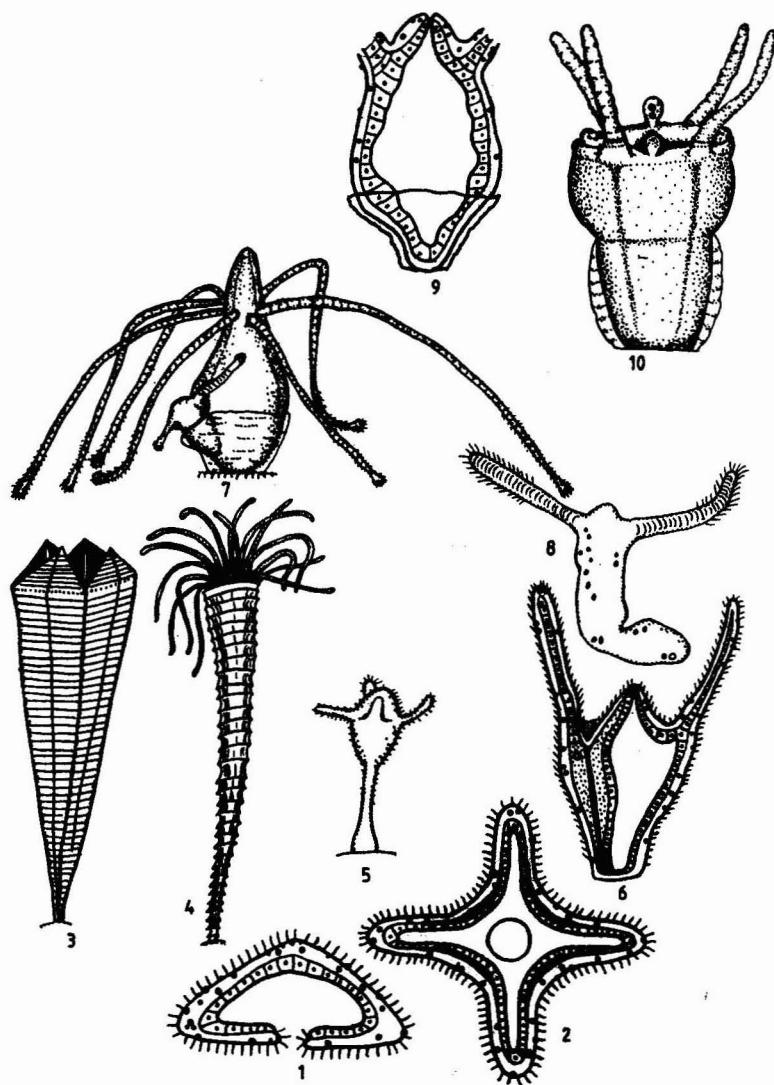


Рис. 1. Гипотетические, предковые и современные полипы кнайдарий (Scyphozoa и Hydrozoa)

1 — гипотетическая предковая форма *Cnidaria* (изменено по Рису [196]); 2 —protoактинула (изменено по Рису [196]); 3 — схематизированное изображение *Conulata*; 4 — схематизированное изображение *Stephanoscyphus*; 5 — сцифистома *Rhizostomeae*; 6 — схема продольного разреза через сцифистому *Aurelia aurita* (изменено по Вернеру [250]); 7 — полип *Tripedalia cystophora* (изменено по Вернеру [248]); 8 — полип *Charibdæa rastoni*; 9 — схема продольного разреза через полипа *Tripedalia cystophora* [250]; 10 — начальный этап метаморфоза полипа *Tripedalia cystophora* в медузу [249]

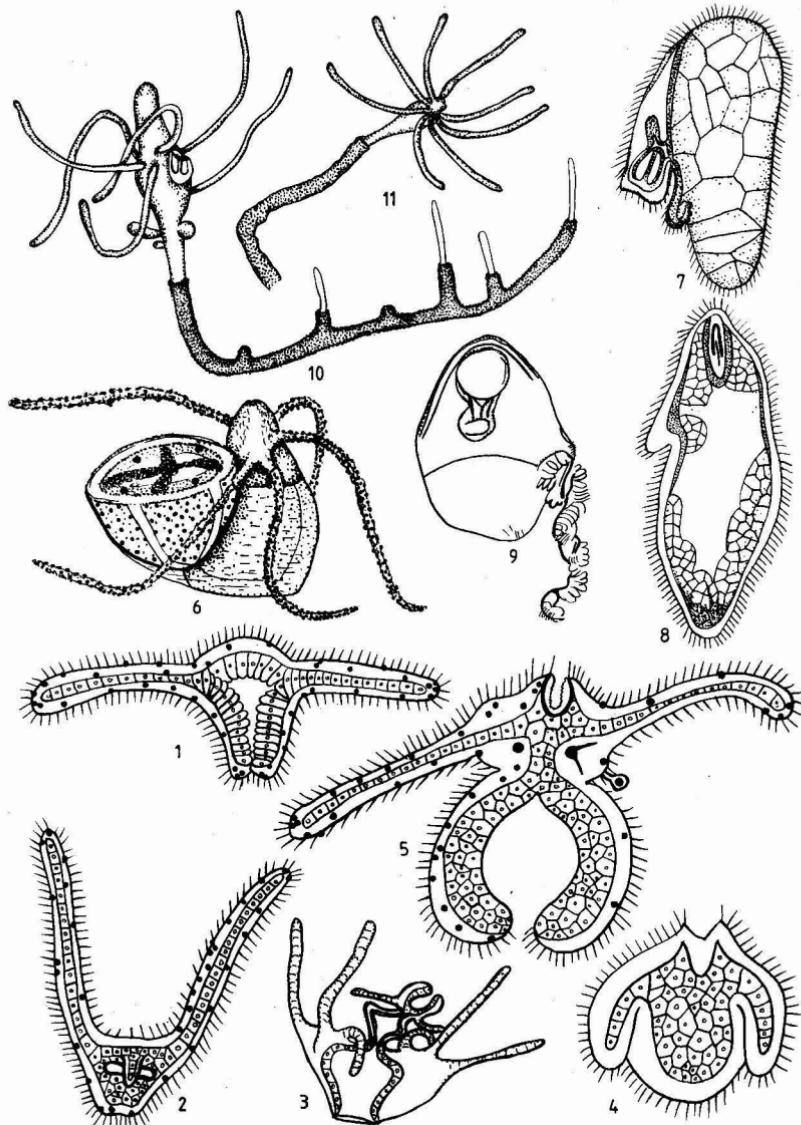


Рис. 2. Полипообразные личинки и взрослые полипы различных Hydrozoa

1 — актинулоподобный двущупальцевый полип *Solmaris leucostyla* (Trachylida); 2 — актинулоподобный полип *Solmaris leucostyla* с зачатками 3-го и 4-го щупалец [56]; 3 — актинулоподобная личинка *Pegantha rubigenosa* (Trachylida) с аборально почкающимися дочерними актинулами [56]; 4, 5 — *Halamhydrus schulzei* (4 — актинула, 5 — хальгидрула) [233]; 6 — полип *Goniometus vertens* с латерально почкающейся медузой [250]. 7—9 — актинулоподобные личинки сифонофор: каликонула *Suleculolaria quadridentata* (7), сифонула *Stephanomia bijuga* (8), физонула *Physalia physalis* (9) [56, 239]; 10 — полип *Moerisia*; 11 — полип *Meliceratum*

вторичные оси могли возникнуть одновременно или последовательно друг за другом: сначала появились два, а вскоре еще два щупальца. Такую картину можно видеть в онтогенезе некоторых *Trachylida*: у ранних актинул *Solmaris leucostyla* (наркомедуза) и *Aglaura hemistoma* (трахимедуза) [56] и др. (Рис. 2, 1, 2),

О том, что у полипа одновременно появляется не менее двух щупалец и, соответственно, двух антимер, после чего пара повторяется ($2 \times n$) говорят наблюдения К. С. Мережковского: «оно (число щупалец) будет четное и все эти щупальца располагаются правильно вокруг главной оси, причем каждая пара противоположных щупалец образует одну вторичную ось. И этот закон в гидроидах замечательно постоянен» [55, с. 63]. На это же указывает развитие ранних стадий кубополипов. Что касается 4-лучевой симметрии, то она четко прослеживается не только в устройстве сцифо-, кубо- и гидромедуз, но также в морфологии сцифополипов и ранних стадий развития многих гидрополипов. На исходность 4-лучевой симметрии указывают и ранние стадии дробления яиц книдарий: чаще всего за первыми 2 бластомерами возникает стадия 4 бластомеров, а затем число бластомеров удваивается.

Итак, вслед за возникновением у предковой формы 4 щупалец, вероятней всего, нематоцисты стали концентрироваться именно на них и вокруг рта. Из недифференцированных клеток, возможно, между кино- и фагоцитобластом протокнидарии начали формироваться половые клетки, и, таким образом, она приобрела способность к половому размножению. Рис назвал такой организмprotoактинулой и справедливо предположил, что именно protoактинула могла стать исходной формой всех ныне известных классов *Cnidaria* (рис. 1, 1, 2).

Признание у предковой формы радиальной симметрии позволило сторонникам классического представления рассматривать направление эволюции *Cnidaria* по схеме: *Hydrozoa* → *Scyphozoa* → *Anthozoa*. Однако идея исходности симметрии *L₄4P* наводит на мысль о возможности иной интерпретации филогенеза. Но об этом несколько позже.

Представления о дальнейшей эволюции протокнидарии развивались в двух направлениях и базировались либо на идеи сохранения ею подвижного образа жизни, либо на мнении о переходе ее к седентарности.

Многие специалисты, начиная с Клауса [117], считали, что протокнидария с самого начала имела медузоподобный тип организации, и ее дальнейшая эволюция шла в направлении развития толстого слоя мезоглеи, радиальных каналов, органов чувств в виде статоцистов, т. е. комплекса признаков, связанных с жизнью в планктоне. Такой же точки зрения придерживались и Хаймэн, и Рис (последний — в первую половину своей деятельности). Как мы уже видели, позже Рис отошел от идеи первичности медузы и присоединился к сторонникам ее модификации [105,

107] — «теории Актинулы», согласно которой первичной считается не медуза, а все же организм, находящийся на уровне полипоидной организации.

Сторонники первичности медузоидного типа строения, рассматривая полипа только как личинку дефинитивной медузы, полагают, что такая личинка могла прикрепиться к донному субстрату и превратиться в сидячего полипа, приобретшего далее способность к почкованию, т. е. образованию себе подобных полипов. Последующая эволюция шла по линии совершенствования и усложнения полипоидного и медузоидного поколений. Сложилось мнение, что эволюция полипов и медуз могла идти независимо и неравномерно (из-за различных условий обитания), что одними исследователями названо «мозаичной эволюцией» [195, 196], а другими — «несогласованностью эволюции» [61].

Другая точка зрения, выдвинутая Лейкартром [165] и развиваемая многими последующими исследователями [135, 151, 160, 241], основана на идее первичности полипоидного поколения. Согласно этой гипотезе одиночный полип, перешедший к седентарному образу жизни, приобрел способность к почкованию, что со временем привело к образованию колоний. Иногда эту теорию называют «теорией разделения труда», потому что некоторые из выпочекивающихся полпов, будучи фертильными, стали отрываться, вести свободноподвижный образ жизни и превратились в медуз, взявшись на себя функции полового размножения. Хексли [151] вообще рассматривал медуз только как генеративные органы колоний. Как считал Гроббен [139], такие фертильные медузы могли, еще не оторвавшись, дегенерировать в разной степени, дав половые зоиды (почти органы) от эумедузоидов до споросаков. Эти типы медузоидной организации можно видеть в колониях многих современных *Athecata* и *Thecaphora*, а в крайнем выражении редукции — у *Hydrida*. Напротив, медуза могла стать доминирующим способом существования, что наблюдается, например, у *Trachylida*.

В настоящее время идеи первичности полипоидного поколения придерживается большинство исследователей, в том числе такие известные отечественные зоологи как В. А. Догель [18], В. Н. Беклемишев [3], Н. А. Ливанов [38], Д. В. Наумов [61], А. В. Иванов [22] и др. Следует подчеркнуть — большинство из них полагает, что предками книдарий (во всяком случае *Hydrozoa*) были сидячие полипы.

В пользу первичности полипоидного поколения В. А. Догель, В. Н. Беклемишев и Д. В. Наумов выдвигают ряд доводов.

1. Медузоидное поколение появилось вторично как средство распространения половых продуктов.

2. Способ передвижения медуз по принципу реактивного двигателя, осуществляемый сокращением мускулатуры — вторичен.

3. Если бы медузы были более древними, то их адаптивные признаки (например, статоцисты) сохранились бы у полипов, хотя бы вrudиментарном виде.

4. У медуз отсутствует первичный аборальный орган чувств, а вторичные чувствительные элементы сосредоточены по краю колокола.

5. Возникновение метагенеза путем бесполого размножения явилось следствием прикрепленного образа жизни полипоидного поколения.

Представляется, что с позиций признания «медузоидного пути» эволюции перечисленным выше доводам можно найти возражения.

1. Медуза возникла из уже способной размножаться протоактинулы прямым метаморфозом, т. е., по-видимому, как более активно передвигающийся и потому расселяющийся на большие расстояния организм.

2. Способ передвижения медузы по принципу реактивного двигателя безусловно вторичен. Но медузиодный предок — протоактинула — двигался первоначально с помощью ресничек, а с момента появления у него щупальц, по-видимому, путем сокращения таковых.

3. Адаптивные признаки медузы совсем не обязательно должны сохраняться у полипа, так как, если полип и возник из медузообразного организма, то, скорее всего, на его личиночной стадии, т. е. тогда, когда многие специализированные органы медузы еще не сформировались.

4. Аборальный чувствительный орган у медуз действительно отсутствует. Но его нет и у полипов... Предполагается, что у полипа он исчез потому, что планула закрепляется на дне аборальным полюсом — как раз тем, на котором у нее располагается этот орган. У пелагического предка медузы, скорее всего, аборального органа просто не было, либо он исчез вместе с исчезновением ресничного покрова у медузы, как только у нее появился более рациональный способ передвижения.

5. Известно немало примеров бесполого размножения у неприкрепленных, свободноплавающих полипов (*Margelopsis*, *Clymacocodon* и др.) и медуз (*Rathcea*, *Eleutheria* и др.). Кроме того, оседание личинки и ее закрепление на субстрате тоже могло возникнуть вторично, как путь закрепления популяции в данном месте, так сказать, в виде оставляемого «следа».

Исходя из сказанного, представляется, что, даже признавая «полипоидное» происхождение книдариев, полностью исключать возможность такого эволюционного пути, как превращение предкового пелагического организма непосредственно в медузу, нельзя. Если представить, что плавающий в толще воды полипообразный организм не имеет подходящего субстрата для оседания, то легко понять, что он, обитая в пелагиали, может приобрести свойства медузы. Последняя, передвигаясь реактивным путем, оказывается более надежным приспособлением для расселения половых продуктов, нежели передвигающийся с помощью ресничек фертильный полип.

Давно доказано, что и полип, и медуза имеют по существу один и тот же план строения, а последняя — всего лишь вариант первого, поэтому нет нужды спорить, к чему ближе книдарный предок. Жизненные циклы современных Trachylida, как уже говорилось, свидетельствуют о том, что ранние стадии развития многих видов, безусловно, больше напоминают полип, нежели медузу, так как лишены органов, типичных для последней. Лишь в ходе индивидуального развития личинка трахилид, имеющая вид полипа, испытывает прямой метаморфоз в медузу. Схема жизненного цикла Trachylida показывает нам лишь один из простейших и возможных вариантов эволюции Cnidaria. Однако нет достаточных оснований считать Trachylida (безусловно одних из самых примитивных Hydrozoa) основополагающей группой всех Cnidaria.

Итак, анализируя «медузионную» и «полипоидную» гипотезы происхождения Cnidaria, нетрудно заметить, что в них нет принципиальной разницы. Обе они сводятся не столько к тому, какое из поколений (медузионное или полипоидное) было первичным, сколько к тому, какой образ жизни предка был первичным — активно подвижный или сидячий. И в этом аспекте становится очевидным, что каждая точка зрения все же исходит из того, что самым древним предком был активно передвигающийся организм. Данные онтогенезов ряда современных книдарий указывают на то, что таковой в большей степени напоминал полипа.

Взгляды сторонников названных гипотез расходятся по сути дела только на то, как шла дальнейшая эволюция протокнидарий: либо пелагический организм превратился в медузу, либо осел, и эволюция пошла в направлении почкования стерильных и fertильных особей, последние из которых отрывались, превращаясь в медуз.

Палеонтологических подтверждений сказанному мы, естественно, не имеем, так как отпечатков бесскелетных полипов не найдено. Первые обнаружения медуз, только предположительно близких к Trachylida, Athecata и Thecaphora, известны из венда [85].

Принимая точку зрения, что самыми древними предками Cnidaria были пелагические организмы, имеющие 4-лучевую симметрию, и не имея прямых доказательств тому, какие группы книдарий ближе всего к исходным, я не вижу достаточных оснований для утверждения, что таковыми можно считать Hydrozoa. Хорошо известно, что полип этих книдарий характеризуется многолучевой радиальной симметрией (L_nnP), мешкообразной гастральной полостью и лишь у гидромедуз проявляется четкая тетramerная симметрия (с. 134).

В последние десятилетия широкое распространение получила гипотеза Д. Чапмэна-Вернера [114, 115, 116, 247, 248, 249], по которой традиционной идее о первичности Hydrozoa противопостав-

ляется мнение, что основополагающим классом всех Cnidaria были Scyphozoa *.

Эта теория базируется на идее первичности полипоидного поколения и исходности 4 лучевой симметрии. Детальное изучение Чапмэном и Вернером строения и функциональных особенностей сцифистом — полипов *Semaestomeae* и *Rhizostomeae* (Scyphozoa) — позволило заключить, что сцифополипы — простейший вариант полипов Cnidaria (рис. 1, 5, 6). Сцифистома имеет гастральную полость с 4 карманами, отделенными друг от друга септами, и перицермальную чашечку в своей базальной части (рис. 1, 6). Было высказано мнение, что сцифистома должна происходить от каких-то полипов, полностью погруженных в перицермальную трубку. Подтверждением этому оказался тот факт, что при раздражении сцифистома *Aurelia aurita* сокращается примерно на 1/3 своей длины, как бы прячась в несуществующую трубку.

Предковую форму сцифистомы Чапмэн и Вернер видели в ископаемых *Conulata*, предположительно обитающих еще в венде (Conomedusites) и имевших расцвет в кембрии—триасе. Как известно, *Conulata* характеризовались 4 лучевой симметрией и наружным скелетом из хитина (рис. 1, 3).

Исследования, касающиеся морфологии и анатомии полипов *Coronatae* (*Stephanoscyphus*), показали, что эти полипы имеют хитиновую трубку, полностью в нее погружаясь, (рис. 1, 4), и гастральную полость, разделенную на 4 камеры. Морфологическое сходство *Stephanoscyphus* и *Conulata* выражается также в наружном рельфе перицермальных трубок, в наличии 4 интеррадиальных мускульных тяжей (возможных дериватов продольных мышц, обеспечивавших работу оперкулярного аппарата у *Conulata*) и внутренних перицермальных утолщений в базальной части трубы. Сказанное позволило авторам этой гипотезы считать полипов *Coronatae* наиболее близкими из известных книдарий к ископаемым предкам («живыми ископаемыми» по Вернеру), и рассматривать *Coronatae* как основополагающую группу всех современных книдарий.

Особо следует остановиться еще на одной уникальной особенности сцифополипов. Известно, что стефаносцифус имеет в своей оральной части систему гастральных каналов, состоящую из кольцевого и коротких радиальных каналов. При стробилиации полип *Stephanoscyphus* как бы передает эти каналы медузе, а его дегенерирующая во время стробилиации верхушка восстанавливается вместе с кольцевым и радиальными каналами. У сцифистом эти каналы отсутствуют. Однако отверстия в их гастральных септах, возможно, могут рассматриваться как дериваты кольцевого канала. Иными словами, самые примитивные сцифополипы обладают тем признаком, который принято считать характерным

* Известны также теории первичности билатеральных полипов Anthozoa, базой для которых послужили упомянутые выше гипотезы Хаджи и Иегерстена (с.).

только для медуз. Это обстоятельство крайне важно по двум причинам. Во-первых, оно свидетельствует о том, что система радиальных и кольцевого каналов возникла на ранних этапах эволюции кнайдарий и у сидячих форм может иногда сохраняться, возможно, как некое гидростатическое приспособление. Во-вторых, наличие системы каналов у сидячих особей кнайдарий лишний раз указывает на отсутствие принципиальной разницы между полипом и медузой.

К сказанному уместно добавить, что и другие признаки, характерные якобы исключительно для медуз, в действительности могут быть встречены и у сидячих форм: статоцисты у *Halammo-hydra* и *Euphypha ruthae*, статические папиллы у *Siphonohydra adriatica* и *Meiorhopalon areniculum* (Hydrozoa), глазки у *Stylocornella riedli*, *St. variabilis* (Scyphozoa). У медуз остается, таким образом, только одно уникальное свойство — сильно развитая мезоглея. Медуза, как представляется, может рассматриваться главным образом как экологическая форма существования кнайдарного полипа.

Согласившись с тем, что медуза — метаморфизированный полип, приспособившийся к свободноплавающему образу жизни, интересно рассмотреть жизненный цикл и особенности морфологии таких современных кнайдарий, у которых четко прослеживается прямое превращение полипа в медузу. Наибольший интерес может представлять в этом смысле группа кубомедуз. Как показали исследования *Tripedalia cystophora* [114, 115, 247, 248, 249], а позже *Chironex fleckeri* [265], кубополипы обладают симметрией $L_{nn}P$, лишены гастральных карманов и септ, имеют головчатые щупальца и обладают способностью к латеральному почкованию (рис. 1, 7, 8, 9). Эти признаки, равно как наличие в кнайдоме стенотел и гаструляция по типу деляминации, делают кубополипов похожими на гидроидных полипов в большей степени, чем на сцифополипов.

Как сказано выше, кубополип испытывает прямой метаморфоз в медузу — его щупальца становятся рапалиями медузы и последняя в процессе превращения приобретает 4 лучевую симметрию (рис. 1, 10). Интересно, что смещение процесса в ту или иную сторону (превращение полипа в медузу или почкование полипом дочерних латеральных особей) зависит от незначительных колебаний температуры воды, что очень напоминает процесс почкования или гонадообразования у гидры.

Как видно, кубоидные, считавшиеся до последнего времени одним из отрядов Scyphozoa, имеют много признаков, отличающих их от последних, но сближающих с Hydrozoa, поэтому нельзя согласиться с идеей Чапмэна и Вернера о том, что кубомедузы заслуживают выделения их в самостоятельный класс Cubozoa. Это признается в настоящее время большинством специалистов.

Имея многие признаки, сближающие их с гидроидами, кубоидные в то же время характеризуются рядом особенностей, общих

со Scyphozoa. Это — закладка гонад в гастродерме, отсутствие интерстициальных клеток, роль которых выполняют амебоциты. устройство медуз, в том числе их ропалиев. Поэтому представляется убедительной идея о том, что предки Cubozoa отделились от ранних 4 лучевых Scyphozoa, сохранив в онтогенезе тенденцию к прямому превращению полипа в медузу, и эволюировали в сторону упрощения полипоидной формы, определив тем самым путь возникновения Hydrozoa.

Ископаемых полипов Cubozoa не известно. Медуза (*Kimberella*), которую палеонтологи ориентированно относят к кубоидным, найдена в венде. Судить о времени возникновения Cubozoa и Hydrozoa можно лишь предположительно. Во всяком случае произошло это, по-видимому, не в относительно поздний геологический период, как полагают некоторые исследователи [193], а, напротив, в достаточно раннюю геологическую эпоху. Уже в венде известны представители Hydrozoa, многие из которых близки к современным отрядам.

Как уже говорилось (с. 137), полипы Hydrozoa имеют многолучевую радиальную симметрию (L_nnP). Отсутствие у них гастральных септ свидетельствует о вторичном упрощении. Напротив, многообразие форм и размеров полипов *, множественное и беспорядочное расположение щупалец у ряда представителей, появление головчатых щупалец с апикальными скоплениями нематоцист, закладка медузы в виде медузоидного узелка (эмбрионизация развития медуз), появление у медуз статоцистов не-щупальцевого происхождения, наконец, книдом, состоящий из 22 типов нематоцист (у Scyphozoa — 3, у Cubozoa — 5) — все это свидетельствует о вторичном усложнении гидроидов по сравнению с предковыми формами.

Ввиду отрывочности палеонтологических материалов пролить свет на происхождение recentных отрядов Hydrozoa ** может сравнение морфологии полипов, характера образования медуз, особенностей строения ранних личиночных стадий, соотношения полюсов первичного организма и почекующихся на нем вторичных особей, а также характер книдома. Следует подчеркнуть, что имеющиеся на сегодняшний день знания по составу нематоцист в пределах каждого из отрядов позволяют использовать этот признак как для уточнения системы группы, так и для филогенетических построений (с. 57—71, 71—74).

* Все полипы Scyphozoa имеют очень небольшие размеры и настолько похожи друг на друга, что их зачастую нельзя идентифицировать не только до вида, но и часто даже до семейства.

** Критический анализ всех известных данных по системе Hydrozoa позволяет с большей или меньшей уверенностью говорить о том, что класс Hydrozoa включает 2 подкласса, 7 отрядов, 79 семейств, примерно 360 родов и около 1800 видов.

Как сказано выше (с. 137), среди современных отрядов Hydrozoa прямое превращение полипа в медузу наблюдается в онтогенезе Trachylida. Это позволяет сопоставить жизненный цикл трахилид с таковым Cubozoa. Сходство двух названных групп состоит также в наличии гастродермальной оси у щупалец полипов и гастродермальном происхождении органов чувств (статоцистов у Trachylida и ропалиев у Cubozoa) из щупалец полипов. Полипы некоторых трахилид (*Pegantha rubigenosa*) могут почковаться вторичных полипов (рис. 2, 3), испытывающих в дальнейшем прямое превращение в медуз. Есть также мнение, что медузы Narcomedusae (один из подотрядов трахилид) более других гидромедуз похожи на таковые Cubozoa (например, по наличию периферийных карманов желудка) [193].

Примитивные актинулоподобные полипы отряда Limnomedusae имеют один венчик щупалец (*Gonionemus* (рис. 2, 6)) или вовсе лишены таковых (*Limnocnida*). Они имеют очевидное сходство с полипами Cubozoa: и те, и другие имеют гастродермальную ось в щупальцах. Однако образование медуз Limnomedusae происходит путем закладки медузионного узелка, а полип при этом может фрустулировать [100]. У Limnomedusae оральные части полипа и медузы направлены в разные стороны, тогда как у Cubozoa они соответствуют одна другой. Можно, тем не менее, допустить, что у Limnomedusae метаморфоз в медузу стала претерпевать вторичная почка полипа, а закладка на ней медузионного узелка есть следствие эмбрионизации.

Таким образом, полипы в виде одиночных актинулоподобных зоонид Trachylida и Limnomedusae сходны с таковыми Cubozoa. Это дает основание считать названные отряды весьма примитивными, сохранившими значительное сходство с Cubozoa.

У представителей Actinulida личинка актинула в процессе онтогенеза превращается в хальгиондуру, более всего похожую на полипа Trachylida (рис. 2, 4, 5). Взрослые интерстициальные организмы *Halamtohydra* и *Otohydra* покрыты ресничным эпителием, имеют гастродермальную ось в щупальцах, статоцисты гастродермального происхождения и гонады в стенке оральной части тела. Сходство Actinulida с актинулоподобными полипами Trachylida и наличие у них статоцистов, связанных с нервным кольцом, позволяет согласиться с мнением о том, что это — неотенические актинулоподобные организмы, не завершившие прямой метаморфоз в медуз, близкие к Trachylida [233]. Если же представить себе, что клейкий орган халлумогидр, расположенный на аборальном полюсе животного, гомологичен редуцированной субумбрелле медузы, можно заметить сходство этого организма с личинкой сифонофор.

Отсутствие у трех названных групп десмонем (книд, обладающих способностью опутывать жертву, с. 68—70) позволяет говорить о том, что этот тип стрекательных капсул возник позднее — после того как сформировались примитивные отряды Trachylida, Limnomedusae и Actinulida.

У представителей всех трех подотрядов сифонофор личинки на самых ранних стадиях их развития оказываются актинулоподобными организмами, имеющими вид полипчиков (рис. 2, 7, 8, 9). На латеральной стороне такого организма возникает зародыш, интерпретируемый как будущее щупальце (арканчик), а на стороне, противоположной рту, происходит закладка плавательного пузыря, или нектофора, т. е. медузиодной почки [112, 113]. У личинок сифонофор (как и у *Limnomedusae*) оральный полюс полипа не соответствует оральному полюсу выпуклывающейся медузы. Однако достаточно вспомнить, что среди *Trachylida* известны формы, чьи личинки почекуют на столоне с аборальной стороны маленьких вторичных полипчиков, направленных своими оральными концами в сторону, противоположную оральному полюсу материнского организма. Если предположить, что дочерние актинулы не отрываются и метаморфизуются в медуз, легко найти сходство между ларвальной колонией *Trachylida* и таковой сифонофор. При этом так называемый арканчик отличается по строению от щупалец полипов трахилид, лимномедуз и актинулид: он полый, как правило, очень длинный, часто ветвится и располагается в основании полипа. Это обстоятельство и то, что арканчик у ранней личинки всегда один, т. е. не отвечает правилу Мережковского ($2 \times n$, с. 134), установленному для гидрополипов, позволяет поставить под сомнение ранее высказанную мысль о щупальцевой природе этого образования. В настоящее время я склонна рассматривать арканчик как самостоятельное образование — особь, возникающую на первичном зоиде путем латерального почкования.

Ископаемых сифонофор не известно *. Представляется, что сифонофоры, как и актинулиды, могли произойти от актинулоподобных предков, близких к таковым *Trachylida*. В какой-то степени это согласуется с теорией Педофоры Тоттона [239, 240]. Тоттон рассматривает предковую форму — Педофору — как новый тип организации, возникший от сидячих полипов в виде вторично подвижных неотенических личинок актинул, перешедших к раннему почкованию гонозоидов. Однако Тоттон связывал направление эволюции сифонофор с гидроидами *Corynophydae*, *Myriothelidae*, *Margelopsidae*, последние из которых имеют пелагических полипов. Однако современные представители названных семейств — высокоспециализированные организмы, чьи актинулы также несут признаки специализации, в частности, упорядоченное расположение щупалец в 2 венчика, не отмеченное у сифонофор.

Надо думать, что предка сифонофор следует искать гораздо ближе к основанию филогенетического дерева *Hydrozoa*.

* Ранее [241] возникновение сифонофор датировалось докембрием, по обнаружению в эту геологическую эпоху предков *Porpita* и *Velella*, в действительности принадлежащих не сифонофорами, а капитатным гидроидам отряда *Athecata*.

Сифонофоры, помимо десмонем, имеют три типа нематоцист — акрофоры, анакрофоры и булофоры — уникальные для этого специализированного отряда. Выше была рассмотрена возможная картина происхождения пелагических Hydrozoa и групп, чье полипоидное поколение представлено одиночными, сидячими, бесскелетными организмами.

Вторая линия эволюции, как представляется, шла в направлении развития седентарных колониальных гидроидных полипов и формирования у них скелета.

Наиболее примитивными сидячими колониальными гидроидными полипами можно считать современное семейство *Moerisiidae* (рис. 2, 10). Его представители бывают в виде одиночных гидрантов с прикрепительными педальными дисками, имеющими хитиновую оболочку, либо в виде стеляющихся колоний, чьи столоны также покрыты перисарком, или образуют подвижные «биполярные» колонии из двух полипов. Разные исследователи относят *Moerisiidae* либо к *Limnomedusae*, либо к *Athecata*. Сходство полипов и медуз *Moerisiidae* с таковыми названных отрядов очевидно: полые щупальца медуз, 4-гранный манубриум с 4 ротовыми лопастями, тенденция к обитанию в опресненных водоемах — признаки, сближающие это семейство с лимномедузами. Однако наличие в кнайдоме десмонем, отсутствие статоцистов у медуз — признаки, позволяющие поместить *Moerisiidae*, скорее, в *Athecata*.

Из двух подотрядов *Athecata* — *Filifera* и *Capitata* — *Moerisiidae* в равной мере могут быть отнесены к тому и другому. Они обладают полипами с нитевидными щупальцами (признак *Filifera*), и в то же время их медузы выпочекиваются на головке гидранта между щупальцами, а в их кнайдоме есть стенотелы (признаки *Capitata*). Возможно, есть резон в выделении *Moerisiidae* в качестве самостоятельного подотряда и рассматривать его как промежуточную ступень между *Athecata* и *Limnomedusae*, а также как базовое семейство в развитии *Filifera* и *Capitata*. Эти две группы, скорее всего, возникли от моеризиидного предка самостоятельно, и эволюция в каждом из названных подотрядов шла независимо и параллельно в направлении упорядочения в расположении щупалец полипов [193] и формирования колоний от стеляющихся до древовидных и корковидных [49].

От моеризиидного предка, возможно, произошли и *Hydrida*, переход которых в пресные водоемы сопровождался исчезновением скелета и глубоко зашедшей эмбрионизацией в развитии медуз (до состояния гонад).

Отсутствие актинулоподобных личинок, одиночных полипов, высокий уровень организации колоний с хорошо развитым скелетом затрудняют выяснение филогенетических связей *Thecaphora* с другими гидрозойными отрядами. Нитевидные щупальца и отсутствие в кнайдоме стенотел позволяет сближать *Thecaphora* с *Filifera*. Наиболее примитивными *Thecaphora* можно считать семейство *Melicertidae*, ввиду отсутствия у его представителей

теки вокруг полипов (рис. 2.11). Появление у медуз Thecaphora статоцистов эпидерmalного происхождения и значительное упрощение книдома у представителей этого отряда — вторичные признаки. Эволюция Thecaphora, по-видимому, была направлена в сторону образования мощного скелета с теками вокруг зооидов, возникновения билатеральной симметрии у полипов и появления сложных приспособлений вокруг гонотек.

Представления о филогенетических связях между классами и отрядами Cnidaria отражены в схеме (рис.) к статье О. В. Боженовой, С. Д. Гребельного и С. Д. Степаньянц в данном сборнике.

CNIDARIA ORIGIN AND THE POSSIBLE WAY OF THE HYDROZOA EVOLUTION

S. D. Stepanjants

Zoological Institute Ac. Sci, USSR, Leningrad

There are some aspects in this problem: 1) what kind of oldest Cnidaria were, 2) which of the Cnidaria generations — polyps or medusae we must consider as primary, 3) which of recent Cnidaria are nearest to the ancestors, 4) what is the possible way of the Hydrozoa evolution.

New suggestion about the possible way of the basic tetramerous symmetry origin is advanced.

All theories about the Cnidaria origin and evolution came to point whether ancestors mode of living was primary — pelagic (bento-pelagic) or sedentary. It is supposed that the pelagic mode of living was initial. It is evident that Scyphozoa are basic group of Cnidaria. Hydrozoa are much more advanced group, which get simplified secondary. Trachylida and Limnomedusae are most primitive orders of Hydrozoa.

ЛИТЕРАТУРА

1. Айзенштадт Т. Б., Полтева Д. Г. Происхождение половых клеток и ранние стадии обогенеза у морского гидроидного полипа *Obelia* // Онтогенез. 1981. Т. 12. № 3. С. 243—249.
2. Баденко Л. А., Белоусов Л. В., Зелинченок Р. И., Лабас Ю. А., Летунов В. Н. Анализ ростовых пульсаций гидроидных полипов *Obelia longissima* // Биофизика. 1984. Т. 29. Вып. 6. С. 1014—1017.
3. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных М.: Наука, 1964. Т. 1. 432 с.
4. Белоусов Л. В. Прижизненные наблюдения над клеточными перемещениями у гидроидного полипа *Obelia flexuosa* // Докл. АН СССР. 1961. Т. 136. № 6. С. 1490—1493.
5. Белоусов Л. В. (*Belousov L. V.*) Growth and morphogenesis of some marine Hydrozoa according to histological data and time-lapse studies. // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1973. Vol. 20. P. 315—366.
6. Белоусов Л. В., Дорфман Я. Г. Механизмы роста и морфогенеза гидроидных полипов по данным цейтрафферной микрокиносъемки. // Онтогенез. 1974. Т. 5. № 5. С. 437—445.
7. Белоусов Л. В., Лабас Ю. А., Баденко Л. А. Ростовые пульсации и форма зачатков у гидроидных полипов. // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. № 6. С. 796—806.
8. Белоусов Л. В., Баденко Л. А., Качурин А. Л., Курило Л. Ф. (*Belousov L. V., Badenko L. A., Katchurin A. L., Kurilo L. P.*) Cell movements in mor-

34. Лабас Ю. А., Белоусов Л. В., Баденко Л. В., Летунов В. Н. Методика регистрации линейного роста и перемещения клеточных масс у многоклеточных животных и растений // Цитология. 1982. Т. 24. № 8. С. 973—980.
35. Лабас Ю. А., Белоусов Л. В., Казакова Н. И., Баденко Л. А. Реакции на электрические поля как показатель связи между общеорганизменной и клеточной полярностью у гидроидных полипов // Онтогенез. 1987. Т. 18. № 2. С. 154—168.
36. Лабас Ю. А., Зинченко В. П., Белоусов Л. В., Казакова Н. И. Динамика свободного кальция в авторитмических ростовых пульсациях клеток развивающегося побега у колониальных гидроидных полипов // Журн. общ. биол. 1988. Т. 49. Вып. 6. С. 735—749.
37. Ливанов Н. А. Пограничные образования у *Polychaeta* и общее морфологическое значение таких образований // Тр. О-ва естествоисп. имп. Казанск. ун-та. 1913. Т. 46. Вып. 2. С. 1—286.
38. Ливанов Н. А. Пути эволюции животного мира. М.: Сов. наука, 1955. 399 с.
39. Липин А. Н. (*Lipin A. N.*) Die Morphologie und Biologie von *Polyodium hydriforme* Uss. // Zool. Jahrb. Abt. Anat. 1911. Bd 31. S. 317—426.
40. Липин А. Н. Половозрелая форма, филогения и систематическое положение *Polyodium hydriforme* Uss. // Тр. О-ва естествоисп. имп. Казанск. ун-та. 1915. Т. 47. Вып. 4. С. 1—146.
41. Липин А. Н. (*Lipin A. N.*) Geschlechtliche Form, Phylogenie und systematische stellung von *Polyodium hydriforme* Uss. // Zool. Jahrb. Abt. Anat. 1925. Bd 47. S. 543—635.
42. Лосева Л. М. Новые данные по развитию северных актиний // Автореф. канд. дис. Л.: изд. ЛГУ. 1978. 18 с.
43. Макаренкова Е. П., Серавин Л. Н. Клеточные контакты и их расположение в гидрантной почке *Obelia loveni* // Citologiq. 1986. Т. 28. № 7. С. 677—682.
44. Марфенин Н. Н. Морфология роста в колонии гидроидного полипа *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Leptolida) // Журн. общ. биол. 1973. Т. 34. № 5. С. 727—737.
45. Марфенин Н. Н. Морфология колонии и распределительная система у двух видов герматипных кораллов рода *Acropora* // Зоол. журн. 1983. Т. 62. Вып. 1. С. 5—13.
46. Марфенин Н. Н. Влияние скорости течения воды на рост колониальных гидроидов (Hydrozoa, Thecaphora) // Докл. АН СССР. 1984. Т. 278. № 6. С. 1507—1510.
47. Марфенин Н. Н. Морфофункциональный анализ организации моноподиальных колоний гидроидов с терминально расположенными зооидами на примере *Tubularia larynx* Ell. et Sol. // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1985а. № 2. С. 238—247.
48. Марфенин Н. Н. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов // Журн. общ. биол. 1985б. Т. 46. № 2. С. 153—164.
49. Марфенин Н. Н. Колониальная организация у гидроидов. // Автореф. докт. дис. изд. МГУ. 1986. 49 с.
50. Марфенин Н. Н., Косевич И. А. Морфология колонии у гидроида *Obelia loveni* (Allm.) (Campanulariidae) // Вестник МГУ. Сер. 16. Биол. 1984. № 2. С. 37—46.
51. Марфенин Н. Н., Косевич И. А. Основные этапы возрастания скорости роста колоний у гидроидов. // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Архангельск: 1985. С. 144—145 (Тез. докл. регион. конф.).
52. Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 465—508.
53. Мейен С. В., Шрейдер Ю. А. Методологические аспекты теории классификации // Вопр. философии. 1976. № 12. С. 67—79.
54. Мейер К. И. Размножение растений. М.: Сельхозгиз, 1937. 284 с.
55. Мережковский К. С. Исследования о губках Белого моря. С.-П.: 1879. 82 с.

phogenesis of hydroid polypes // Journ. Embryol. exp. Morph. 1972. Vol. 27. P. 317—337.

9. Белоусов Л. В., Лабас Ю. А., Баденко Л. А., Казакова Н. И., Зинченко В. П. Цитофизиология пульсационного морфогенеза гидроидных полипов // Тез. X Всесоюзн. эмбриол. совещания. М.: изд. МОИП, 1986. Ч. II. С. 140.

10. Браун Ф. Реснички // Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1978. Т. 3. С. 324—345.

11. Бурыкин Ю. Б. Регулирующая роль некоторых экологических факторов в процессе роста колониальных гидроидов // Автореф. канд. дис. М.: изд. МГУ, 1979. 22 с.

12. Вологдин А. Г. Земля и жизнь // Эволюция среды и жизнь на земле. М.: Наука, 1963. 170 с.

13. Вологдин А. Г. О древнейших формах жизни северной Евразии // Абиогенез и начальные стадии эволюции жизни. М.: Л.: Наука, 1967. С. 130—136.

14. Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. Л.: изд. ЛГУ, 1982. 263 с.

15. Грант В. Видеообразование у растений. М.: Мир, 1984. 528 с.

16. Дементьев А. Э., Миничев Ю. С. Особенности дробления гидроидного полипа *Obelia loveni* (Hydrozoa, Leptolida) // Зоол. журн. 1985. Т. 64. № 8. С. 1133—1139.

17. Дингл Д. Лизосомы. Методы исследования. М.: Мир, 1980. 181 с.

18. Догель В. А. Тип кишечнополостных (Coelenterata) // Руководство по зоологии. М.: Л.: Биомедгиз, 1937. Т. I. С. 268—396.

19. Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М.: Высшая школа, 1981. 606 с.

20. Дубинин Н. П. Общая генетика. М.: Наука, 1976. 590 с.

21. Зарайский А. Г., Белоусов Л. В., Лабас Ю. А., Баденко Л. А. Исследование клеточных механизмов ростовых пульсаций у гидроидных полипов // Онтогенез. 1984. Т. 15. № 2. С. 163—169.

22. Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Л.: Наука, 1968. 287 с.

23. Иванова К. П. Дробления яйца *Aurelia aurita* из Белого моря // Докл. АН СССР. 1949. Т. 65. № 4. С. 589—591.

24. Иванова-Казас О. М. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Новосибирск: Наука, 1975. 372 с.

25. Иванова-Казас О. М. Бесполое размножение животных. Л.: изд. ЛГУ, 1977. 240 с.

26. Иванцов Н. (Iwanzoff N.). Ueber den Bau, die Wirkungsweise und die Entwicklung der Nesselkapseln der Coelenteraten. // Bull. Soc. Imper. Naturalistes de Moscou. 1896. Т. 10. Р. 95—161, 323—355.

27. Кагановская Э. А. Электронно-микроскопическое исследование эпителия желудка, средней кишки полихеты *Arenicola marina* в процессе поглощения пероксидазы хрена и кармина из полости пищеварительного тракта // Цитология. 1983. Т. 25. № 8. С. 896—903.

28. Карлсен А. Г., Марфенин Н. Н. Перемещение гидроплазмы в колониях гидроидов на примере *Dynamena rutila* (L.) и некоторых других видов // Журн. общ. биол. 1984. Т. 45. № 5. С. 670—680.

29. Кауфман З. С. Роль углеводов в метаморфозе личинки сцифомедузы *Cyanea capillata* // Онтогенез. 1970. Т. I. № 4. С. 416—420.

30. Ковалевский А. О. Наблюдения над развитием Coelenterata // Изв. о-ва любят. естествозн., антропол. и этногр. 1873. Т. 10. № 2. С. 1—36.

31. Косяевич И. А. Перемещение колоний *Obelia loveni* (Allm.) (Hydrozoa, Thecaphora, Campanulariidae) по субстрату // Актуальные проблемы океанологии. М.: ИОАН СССР. 1984. С. 92—93.

32. Лабас Ю. А. О световой сигнализации у гребневиков // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л.: изд. ЗИН АН СССР, 1980. С. 41—49.

33. Лабас Ю. А., Белоусов Л. В., Баденко Л. А., Летунов В. Н. О пульсационном росте у многоклеточных организмов // Докл. АН СССР. 1981. Т. 257. № 5. С. 1247—1250.

56. Мечников И. И. Исследования о развитии медуз и сифонофор. // Собрание сочинений. М.: изд-во Акад. медиц. наук, 1953 (1874). Т. 2. С. 425—473.
57. Мечников И. И. Эмбриологические исследования над медузами. // Избран. биологич. произведения. М.; Л.: изд-во АН СССР, 1950 (1886). С. 271—472.
58. Мещеряков В. Н., Белоусов Л. В. Пространственная организация дробления. М.: депон. ВИНИТИ, 1978. 100 с.
59. Наумов Д. В. Общие вопросы метагенеза в связи с установлением первичного поколения у метагенетических гидроидов // Тр. Зоол. ин-та Акад. наук СССР. 1953. Т. 13. С. 70—90.
60. Наумов Д. В. О несогласованности направления и скорости эволюционного процесса у разных поколений метагенетических животных // Докл. АН СССР. 1956. Т. 108. № 3. С. 558—561.
61. Наумов Д. В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.; Л.: изд. АН СССР. 1960. 626 с. (Определитель по фауне СССР. № 70).
62. Наумов Д. В. Сцифоидные медузы морей СССР. М.; Л.: изд. АН СССР. 13961. 97 с. (Определитель по фауне СССР. № 75).
63. Панова Н. С., Шредер Ю. А. Принцип двойственности в теории классификации // Научн.-техн. информ. 1975. Сер. 2. № 10. С. 3—10.
64. Полтева Д. Г. Дифференциация клеток и формирование плана строения у гидры и гидроидов // Онтогенез. 1983. Т. 14. № 2. С. 117—128.
65. Полтева Д. Г., Айзенштадт Т. Б. Ультраструктура личинок морского гидроидного полипа *Obelia*. Обособление *i*-клеток в раннем личиночном развитии // Цитология. 1980. Т. 22. № 3. С. 271—280.
66. Преображенский Б. В. Морфология и палеоэкология табулятоморфных кораллов. М.: Наука, 1982. 157 с.
67. Райков И. Б. (*Raikov I. B.*) Ultrastructure du cytoplasma et des nematocystes du cilie *Remanella multinucleata* Kahl (Gymnostomata, Loxodidae). Existence de nematocystes chez les ciliés. // Protistologica. 1978. Т. 14. Р. 413—432.
68. Райкова Е. В. Жизненный цикл *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) // Зоол. журн. 1958. Т. 37. Вып. 3. С. 345—358.
69. Райкова Е. В. (*Raiкова E. V.*) Life cycle and systematic position of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata), a cnidarian parasite of the eggs of Acipenseridae // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1973. Vol. 20. P. 165—173.
70. Райкова Е. В. (*Raiкова E. V.*) Morphology, ultrastructure and development of the parasitic larva and its surrounding trophamnion of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata) // Cell. Tissue Rec. 1980. Т. 206. Р. 487—500.
71. Райкова Е. В. Цитологические парадоксы в цикле развития кишечно-полостного *Polypodium hydriforme* — внутриклеточного паразита из ооцитов осетровых рыб // Цитология. 1985. Т. 27. № 4. С. 391—401.
72. Райкова Е. В. Цитологическое исследование внутриклеточного паразита ооцитов осетровых рыб *Polypodium hydriforme* (Coelenterata) и вызываемых им нарушений оогенеза // Автореф. докт. дис. Л.: изд. ЦИН АН СССР. 1986. 38 с.
73. Райкова Е. В. (*Raiкова E. V.*) Peculiarities of the embryonic development of *Polypodium hydriforme* Ussov (Coelenterata), a parasite of acipenserid oocytes // Gegenbaurs morphol. Jahrb. Leipzig. 1987. Bd 133. 99—121.
74. Сахарова Н. Ю. Вариабельность развития *Dynamena pumila* // Биол. науки. 1965. № 4. С. 48—51.
75. Серавин Л. Н. Вариабельность процесса гаструляции у *Aurelia aurita* // Закономерности индивидуального развития. М.: Наука, 1986. Т. I. С. 68.
76. Серавин Л. Н. Свободноживущие стадии *Polypodium hydriforme* Ussov (тип Cnidaria) являются полипами. 1988 (в печати).
77. Серавин Л. Н., Гудков А. В. Новый парасексуальный процесс у саркодовых — паракопуляция // Современные проблемы протозоологии. Вильнюс. 1982. С. 327.
78. Серавин Л. Н., Гудков А. В. Основные типы и формы агамных слияний клеток у простейших // Цитология. 1984. Т. 26. С. 123—131.
79. Степаньянц С. Д. Колонии гидроидов подотряда *Thecaphora* в морском планктоне // Зоол. журн. 1972. Т. 51. Вып. 3. С. 325—331.

80. Урманцев Ю. А. Что может дать биологу представление объекта как системы в системе объектов того же рода // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 5. С. 698—718.
81. Усов М. М. *Polypodium hydriforme* — новая форма пресноводных целенерат // Тр. Казанск. о-ва естествоисп. 1885. Т. Вып. 6. С. 1—24.
82. Успенская А. В. Ультраструктура стрекательного аппарата миксоспоридии *Shpaeromyxa cottidarum* // Цитология. 1972. Т. 14. № 6. С. 779—782.
83. Успенская А. В. Новые данные о жизненном цикле и биологии миксоспоридий (Protozoa) // Докл. АН СССР. 1982. Т. 262. С. 503—507.
84. Успенская А. В. Особенности жизненного цикла миксоспоридий. Л.: депон. ВИНИТИ. 1983. 21 с.
85. Федонкин М. А. Органический мир венда // Итоги науки и техники. Серия Stratigraphy, Palaeontology. М.: изд-во ВИНИТИ. 1983. Т. 12. 128 с.
86. Шафрановский И. И. Симметрия в природе. Л.: Недра, 1985. 168 с.
87. Шимкевич В. М. очерк современного состояния вопроса о развитии Hydrozoa // Вестник естествозн. 1890. № 4. С. 171—176.
88. Шмагина А. П. Мерцательное движение. М.: Медгиз, 1948. 239 с.
89. Шмидт-Ниельсен К. Физиология животных. Приспособление и среда. М.: Мир. 1982. Т. 2. С. 421—800.
90. Щелкановцев И. (*Stschelkanowzew J.*) Die Entwicklung von *Cunina proboscidea* Metschn. // Mitteilung. Zool. Stat. Neapol. 1906. Bd 17. S. 433—486.
91. Abramson D. R., Powers A., Rodewald R. Intestinal absorption of immune complexes by neonatal rats: a route of antigen transfer from mother to young // Science. 1979. Vol. 206. P. 567.
92. Adams G. K. Heavy metal intensification of DAB-based RPP reaction product // Journ. Histochem. Cytochem. 1981. Vol. 29. P. 775.
93. Alcolado P., Corvea A., Gonzales A. Variaciones morphologicas internas y externas de los abanicos de mar (*Gorgia sp.*) y su valer adaptativo // Ciencias biologicas. 1980. N 5. P. 47—56.
94. Allman G. I. A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. London. 1871. Vol. 1—2. 450 p.
95. Bedot M. Observations sur les nematocystes // Arch. Sci. Phys. Nat. Genève. 1890. T. 22. P. 606—608.
96. Berrill N. J. Developmental analysis of Scyphomedusae // Biol. Rev. 1949. Vol. 24. P. 393—410.
97. Berrill N. J. Development and Medusa-bud formation in the Hydro-medusae // Quart. Review Biol. 1950. Vol. 25. No 3. P. 292—316.
98. Bode H., Dunne I., Heimfield S., Huang L., Javois L., Koizumi O., Westerfield I., Yaross M. Transdifferentiation occurs continuously in adult *Hydra* // Curr. Top. Dev. Biol. 1986. Vol. 20. P. 257—280.
99. Boero F. The ecology of marine hydroids and effects of environmental factors: a review // Publ. Stat. Zool. Mar. Ecol. 1984. Vol. 5. N 2. P. 93—118.
100. Bouillon J. Etude monographique du genre *Limnocnida* (Limnomedusae) // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1956—1957. T. 87. Fasc. 2. P. 253—500.
101. Bouillon J. Revision de la famille des Ptilocodiidae avec la description d'une nouvelle espèce // Bull. Acad. Roy. Belg. 1967. Ser. 5. T. 53. P. 1106—1131.
102. Bouillon J. Introduction to Coelenterates // Chem. Zool. 1968. T. 2. P. 81—147.
103. Bouillon J. Origine et phylogénèse des Cnidaires et des Hydropolypes — Hydromedusae // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1981. T. III. Fasc. 1—4. P. 45—96.
104. Bouillon J. Essai de classification des Hydropolypes — Hydromedusae (Hydrozoa—Cnidaria) // Indo-Malayan Zoology. 1985. T. I. P. 29—243.
105. Böhm R. Helgoländer Leptomedusae // Jena Zeitschr. Naturwiss. 1878. Bd 12. S. 68.
106. Brock M. A. Ultrastructure studies on the life cycle of a short lived metazoan *Campanularia flexuosa* II. Structure of the old adult // Journ. Ultrastruct. Res. 1970. Vol. 32. P. 118—411.

107. *Brooks W. K.* The life history of the hydromedusae: a discussion of the origin of the medusae, and the significance of metagenesis // Mem. Boston Soc. Nat. Hist. 1886. Vol. 3. N 12. P. 359—430.
108. *Burighel P.* Peroxidase absorption in the ascidian gut // Journ. Exp. Zool. 1979. Vol. 207. P. 131—142.
109. *Calder D. R., Peters E. C.* Nematocysts of *Chiropsalmus quadrumanus* with comments on the systematic status of the Cubomedusae // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1975. Bd 27. S. 364—369.
110. *Campbell A. K.* Intracellular Calcium. N. Y.: Chichester Wiley, 1985. 556 p.
111. *Carlgren O.* A contribution to the knowledge of the structure and distribution of the cnidae in the Anthozoa // Lunds. Univ. Arsskrift. N. F. Avd. 2. 1940. Vol. 36. P. 1—62.
112. *Carrière C.* Le développement larvaire d'*Abylopsis tetragona* Otto, 1823 (Siphonophore, Calyphophore, Abylidæ) // Cah. Biol. Mar. 1967. T. 8. P. 185—193.
113. *Carrière C.* Sur le genre *Lilyopsis* Chun, 1885, avec une redescription de l'espèce *Lilyopsis rosea* Chun, 1885 (Siphonophoré, Prayinae) et une description de la phase calyconula // Cah. Biol. Mar. 1968. T. 10. P. 71—81.
114. *Chapman D.* Evolution of the Scyphistoma // The Cnidaria and their evolution. London; N. Y.: Acad. Press., 1966. P. 51—75. (ed. W. J. Rees).
115. *Chapman D.* Microanatomy of the cuboplyp, *Tripedalia cystophora* (class Cubozoa) // Helgoländ. Wiss. Meeresuntersuch. 1978. Bd 31. S. 128—168.
116. *Chapman D., B. Werner.* Structure of a solitary and a colonial species of *Stephanoscyphus* (Scyphozoa, Coronatae) with observations on periderm repair // Helgoländ. Wiss. Meeresunters. 1972. Bd 23. S. 393—421.
117. *Claus C.* Hydroidea // Grundzüge der Zoologie. Marburg; Leipzig, 1880. Bd 1. S. 173—1785.
118. *Claus C.* Über die Entwicklung des Scyphostoma von *Cotylorhiza* und *Chrysaora* // Arb. Zool. Inst. Wien. 1890. Bd 9. S. 1—44.
119. *Claus C.* Ueber die Entwicklung des Scyphostoma von *Cotylorhiza*, *Aurelia* und *Chrysaora*, sowie über die systematische Stellung der Scyphomedusen // Arb. Zool. Inst. Wien. 1892. Bd 1. S. 85—94.
120. *Cormier M. J., Heri K., Karkhanis J.* Evidence for similar biochemical requirements for bioluminescence among the coelenterates // Journ. Cell. Physiol. 1973. Vol. 81. P. 291—298.
121. *Cutress C.* An interpretation of the structure and distribution of the cnidae in Anthozoa // Syst. Zool. 1955. Vol. 4. P. 120—137.
122. *David C. N.* A quantitative method for maceration of hydra tissue // Roux. Arch. 1973. Vol. 171. P. 259—358.
123. *De Luca M. A.* Bioluminescence and Chemiluminescence (Methods in Enzymology. Vol. LVII). N. Y.: Acad. Press, 1978. 653 p.
124. *Deroux G.* Un nouveau type de nématoctyes rhopaloïdes (R. Weill 1934): les eurytéles microbasiques (hétérotriches) semiophores // C. R. Acad. Sci. 1966. T. 263. P. 760—763.
125. *Desser S. S., Paterson W. B.* Ultrastructural and cytochemical observations on sporogenesis of *Myxobolus* sp. (Myxosporidia: Myxobolidae) from the common chiner *Notropis cornutus* // Journ. Protozool. 1978. Vol. 25. P. 314—326.
126. *Donaldson S.* Terminal motility in elongating stolons of *Proboscidactyla flavicirrata* // Amer. Zool. 1974. Vol. 14. P. 735—744.
127. *Doumenç D.* Aspects morphologiques de la dévagination du spirocyste chez *Actinia equina* L. // Journ. Microscopie. 1971. T. 12. P. 263—270.
128. *Edds K. T.* Dynamic aspects of filopodial formation by reorganization of microfilaments // Journ. Cell. Biol. 1977. Vol. 73. P. 479—491.
129. *Ellinger A., Pavelka M.* Colchicine induced tubular-vesicular and cisternal organelle aggregates in absorptive cell of the small intestine of the rat. II. Endocytosis studies // Biol. Bull. Cell. 1986. Vol. 58. P. 31—42.
130. *England K. W., Robson E. A.* A new sea anemone from South Africa (Anthozoa, Ptychodactaria) // Ann. S. Afr. Mus. 1984. Vol. 94. P. 305—329.
131. *Freeman G., Reynolds G. T.* The development of bioluminescence in the ctenophore *Mnemiopsis leidyi* // Develop. Biol. 1973. Vol. 31. P. 61—70.

132. Freje H. A. Zoologie. Jena: Verlag G. Fischer, 1985. 420 s.
133. Fulton C. Rhythmic movements in *Cordylophora* // Journ. Cell Comp. Physiol. 1963. Vol. 61. N 1. P. 39—51.
134. Gauthier G. F., Landis S. C. The relationship of ultrastructure and cytochemical features to absorptive activity in the goldfish intestine // Anat. Rec. 1972. Vol. 172. P. 675—702.
135. Gegenbaur C. Zur Lehre von Generationswechsel und der Fortpflanzung bei Medusen und Polypen // Verh. Phys. Med. Ges. Würzburg. 1854. Bd 4. S. 154—221.
136. Goette A. Entwicklungsgeschichte der *Aurelia aurita* und *Cotylorhiza tuberculata* // Abh. Entwickl. Tiere. Hamburg und Leipzig 1887. Bd 4. S. 1—79.
137. Gosse R. H. British sea-anemones and corals (Actinologia Britanica). London: 1860. 362 p.
138. Gracham R. C., Karnovsky N. J. The early stages of absorption in injected horseradish peroxidase in the proximal tubules of the mouse urea kidney: ultrastructural cytochemistry by a new technique // Journ. Histochem. 1966. Vol. 14. P. 291—302.
139. Grobben C. Doliolum und sein Generationswechsel der Acalephen, Cestoden und Trematoden // Arbeit. Zool. Inst. Univers. Wien. 1882. Bd 4 (2). S. 1—98.
140. Hadži J. Turbelarijska teorija Knidarijev // Razpr. Mat. Prirod. Akad. Ljubljana. 1944. T. 3. N 1. 239 s.
141. Hadži J. The evolution of the Metazoa. London: Pergamon Press, 1963. 499 p.
142. Haeckel E. Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreiches und die Homologie des Keimblätter // Jena Zeitschr. Naturwiss. 1874. Bd 8. S. 1—55.
143. Haeckel E. Metagenesis und Hypogenesis von *Aurelia aurita* // Jena: Verlag G. Fischer, 1881. 36 s.
144. Hale L. J. Contractility and hydroplasmic movements in the hydroid *Clytia johnstoni* // Quart. Journ. Microscop. Sci. Vol. 101. Part 3. P. 339—350.
145. Hale L. J. Cell movements, cell division and growth in the hydroid *Clytia johnstoni* // Journ. Embryol. Exp. Morphol. 1964. Vol. 12. P. 517—538.
146. Hand C. Present state of nematocyst research: types, structure and function // The biology of Hydra. Florida: Univ. Miami Press, 1961. P. 187—202.
147. Hargitt C. W., Hargitt G. T. Studies in the development of Scyphomedusae // Journ. Morphol. 1910. Vol. 21. P. 217—262.
148. Hartog J. C. Den. Caribbean shallow water Corallimorpharia // Zool. Verh. Leiden. 1980. Vol. 176. P. 1—83.
149. Harvey E. N. Bioluminescence. N. Y.: Acad. Press, 1952. 649 p.
150. Hein W. Untersuchungen über die Entwicklung der *Aurelia aurita* // Zeitschr. Wiss. Zool. 1900. Bd 67. S. 401—438.
151. Huxley T. H. A Manual of the Anatomy of Invertebrate Animals. London: 1877. 511 p.
152. Hyde J. H. Entwicklungsgeschichte einiger Scyphomedusen // Zeitschr. Wiss. Zool. 1894. Bd 58. S. 531—565.
153. Hyman L. H. The Invertebrates. Vol. I. Protozoa through Ctenophora. N. Y.: London: McGraw-Hill Book Comp., 1940. 726 p.
154. Illustrated trilingual glossary of morphological and anatomical terms applied to Octocorallia. Leiden: 1983. 75 p. (ed. Bayer F. M., Grasshoff M., Versteveldt J.).
155. Jägersten G. On the early phylogeny of the Metazoa. The bilaterogastraea theory // Zool. Bidr. Uppsala. 1955. Vol. 30. P. 321—354.
156. Jägersten G. Further remarks on the early phylogeny of the Metazoa // Zool. Bidr. Uppsala. 1959. Vol. 33. P. 79—108.
157. Jennings J. B. Feeding, digestion and assimilation in animals. London: Macmillan Press, 1973. 244 p.
158. Kinzie R. A. The zonation of West Indian gorgonians // Bull. Mar. Sci. 1973. N 23. P. 93—155.

159. *Kölliker A.* Icones histological oder Atlas der vergleichenden Gewebelehre. II. Der feinere Bau der höheren Thiere. Von den Geweben der Bindesubstanz. Leipzig: Verlag Engelmann, 1865. S. 87—181.
160. *Kramp P. L.* On development through alternating generations, especially in Coelenterata // Vidensk. Meddr. dansk. naturh. Foren. 1943. Vol. 107. P. 13—32.
161. *Lacassagne M.* Deux nouveaux types de nématocystes astomocnides chez les actinulides (hydrozoaires): les euryteloides spirotèles et aspirotèles // C. R. Hebd. Séanc. Acad. Sci., Ser. D. 1968. T. 266. P. 892—894.
162. *Lacassagne M.* Les anisorhizes atriches, nouveau type de nématocystes stomocnides présents chez deux formes d'*Halammohydra* (hydrozoaires, actinulides) // C. R. Hebd. Séanc. Acad. Sci., Ser. D. 1968. T. 266. P. 2090—2092.
163. *Lenhoff H. M.* On the mechanism of action and evolution of receptore associated with feeding and digestion // Coelenterate Biology. N. Y.: Acad. Press, 1974. P. 211—244. (ed. Muscatine L., Lenhoff H. M.).
164. *Lentz T. L.* The cell biology of *Hydra* // North Holland Publ. Comp. Amsterdam: 1966. 199 p.
165. *Leuckart R.* Ueber den Polymorphismus der Individuen oder die Erscheinung der Arbeitsteilung in der Natur. Giessen: 1851. 38 S.
166. *Lunger P. D.* Fine structural aspects of digestions in a colonial hydroid // Journ. Ultrastruct. Res. 1963. Vol. 9. P. 362—380.
167. *Mackie G. O., Mackie G. V.* Systematic and Biological notes on living Hydromedusae from Puget Sound // Nat. Mus. Can. Bull. 1964. Vol. 199. P. 63—84.
168. *Macklin G. O., Westbrock G.* Ionic requirements of transepithelial potentials in isolated cell layers of hydra // Coelenterate ecology and behaviour. Toronto; London, N. Y.: Plenum Press, 1976. P. 715—727. (ed. Mackie G. O.)
169. *Mariscal R. N.* Nematocysts // Coelenterate Biology. N. Y.: Acad. Press, 1974. P. 129—178. (ed. Muscatine L., Lenhoff H. M.).
170. *Mariscal R. N.* Scanning electron microscopy of the sensory epithelia and nematocysts of corals and a corallimorpharian sea anemone // Proc. Second Internation. Coral Reef Symp. Brisbane: Great Barrier Reef Committee, 1974. P. 519—532.
171. *Mariscal R. N.* The elemental composition of nematocysts as determined by x-ray microanalysis // Developmental and cellular biology of Coelenterates. Elsevier, North Holland: Biomedical Press, 1980. P. 337—342.
172. *Mariscal R. N.* Cnidaria / Cnidae // Biol. Integument. Berlin: Springer Verlag, 1984. Vol. 1. P. 57—68.
173. *Mariscal R. N., Lenhoff H. M.* Effect of a disulfide reducing agent on coelenterate nematocyst capsules // Experientia. 1969. Vol. 25. P. 330.
174. *Mariscal R. N., Mc Lean R. B.* The form and function of cnidarian spirocysts. 2. The ultrastructure of the capsule tip and wall and mechanism of discharge // Cell Tissue Res. 1976. Vol. 169. P. 313—321.
175. *Mariscal R. N., Bigger C. H., Mc Lean R. B.* The form and function of cnidarian spirocysts. I. Ultrastructure of the capsule exterior and relationship to the tentacle sensory surface // Cell Tissue Res. 1976. Vol. 168. P. 465—474.
176. *Mariscal R. N., Concllin E. J., Bigger C. H.* The ptychocyst, a major new category of cnida used in tube construction by a cerianthid anemone // Biol. Bull. 1977. Vol. 152. P. 392—405.
177. *Mariscal R. N., Concllin E. J., Bigger C. H.* The putative sensory receptors associated with the cnidae of cnidarians // Scanning electron microscopy. 1978. Vol. 11. P. 959—966.
178. *Mariscal R. N., Mc Lean R. B., Hand C.* The form and function of cnidarian spirocysts. 3. Ultrastructure of the thread and the function of spirocysts // Cell Tissue Res. Vol. 178. P. 427—433.
179. *Mc Kenna J. A.* Cyclic membrane flow in the ingestive-digestive system of peritrich protozoans // Journ. Cell Sci. 1973. Vol. 13. P. 677—686.
180. *McMurrich J. P.* The development of *Cyanea arctica* // Amer. Natur. 1891. Vol. 25. P. 321—327.
181. *Mergner H.* Unsere Kenntnisse über Bau und Funktion der Nesselzellen bei Hydroiden // Natur. Mus. 1964. Bd 94. S. 15—32.

182. Morin J. G. Coelenterate bioluminescence // Coelenterate Biology. N. Y.: Acad. Press. 1974. P. 397—438. (ed. Muscatine L., Lenhoff H. M.).
183. Morin J. G. Probable function of bioluminescence in the pennatulacea // Coelenterate ecology and behaviour. Toronto; London; N. Y.: Acad. Press, 1976. P. 629—636.
184. Morin J. G., Cooke I. M. Behavioural physiology of the colonial hydroid *Obelia*: III. Characteristics of the bioluminescent system // Journ. Exp. Biol. 1971. Vol. 54. P. 723—735.
185. Morin J. G., Hastings J. W. Biochemistry of the bioluminescence of colonial hydroids and other coelenterates // Journ. Cell. Physiol. 1971. Vol. 77. P. 305—312.
186. Morin J. G., Reynolds G. T. Luminescence and related fluorescence in coelenterates // Biol. Bull. 1970. Vol. 139. P. 430—431.
187. Nathanson D. L. The relationship of regeneration ability to the regression of the hydranth of *Campanularia* // Biol. Bull. 1955. Vol. 109. P. 350.
188. Nevorotin A. J. Coated vesicles in different cells types: some functional implication // Coated vesicles. Cambridge: Univ. Press, 1980. P. 25—54. (ed. Ockelford C. J., Whyte A.).
189. Nicol J. A. C. The regulation of light emission in animals // Biol. Rev. 1950, vol. 35, N. 1. P. 1—42.
190. Orr J., Thorpe J. P., Carter M. A. Biochemical genetic confirmation of the asexual reproduction of brooded offspring in the sea anemone *Actinia equina* // Mar. Ecol. 1982. Vol. 7. P. 227—229.
191. Östman C. Two types of nematocysts in Campanulariidae (Cnidaria, Hydrozoa) studied by light and scanning electron microscopy // Zool. Scr. 1979. Vol. 8. P. 5—12.
192. Östman C. Nematocysts in the *Phialidium* medusae of *Clytia hemisphaerica* (Hydrozoa, Campanulariidae) studied by light and scanning electron microscopy // Zool. 1979. Vol. 7. P. 125—142.
193. Petersen K. W. Development of Coloniality in Hydrozoa // Biol. and Systematics of Colonial Organisms. London; N. Y.: Acad. Press, 1979. P. 105—139. (ed. Larwood G., Rosen B. R.).
194. Ralph P. M. *Tetraplatia*, a coronate scyphomedusen // Proc. Roy. Soc. 1960. Ser. B. Vol. 152, N. 947. P. 263—280.
195. Rees W. J. Evolutionary trends in the classification of capitate hydroids and medusae // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. 1957. Vol. 4. N. 9. P. 455—534.
196. Rees W. J. The evolution of the Hydrozoa // The Cnidaria and their evolution. London; N. Y.: Acad. Press, 1966. P. 199—222 (ed. Rees W. J.).
197. Reimann-Zürneck K. *Sagartia troglodytes* (Anthozoa). Biologie und Morphologie einer schlückbewohnenden Actinie // Veröff. Inst. Meeresforsch. Bremenhaven, 1969. Bd 12. S. 169—230.
198. Remane A. *Halammohydra*, ein eigenartiges Hydrozoon der Nord- und Ostsee // Zeitschr. Morphol. Ökol. Tiere. 1927. Bd 7. N. 4. S. 643—677.
199. Revel J. P., Karnovsky M. J. Hexagonal array of subunits in intercellular juctions of the mouse heart and liver // Journ. Cell Biol. 1967. Vol. 33. P. 7.
200. Reynolds G. T. Image intensification applied to biological problems // Quart. Rev. Biophys. 1972. Vol. 5. P. 295—347.
201. Riedl R. Water movement. 5. 3. Animals // Mar. Ecol. A comprehensive integrated treatise on life in oceans and coastal waters. London. 1971. Vol. I. P. 1123—1156. (ed. Kinne O.).
202. Rifkin J., Endean R. The structure and function of the nematocysts of *Chironex fleckeri* Southcott, 1956 // Cell Tissue Res. 1983. Vol. 233. P. 563—577.
203. Robertson A. Waves propagated during vertebrate development observation and comments // Journ. Embryol. exp. Morph. 1979. Vol. 50. P. 155—167.
204. Rose R. G., Burnett A. L. An electron microscopic and histochemical study of secretory cell in *Hydra viridis* // Wilhelm Roux. Arch. Entwicklungsmech. Organismen. 1968. Vol. 161. P. 192—216.
205. Russel F. S. On the nematocysts of hydromedusae // Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 1939. Vol. 23. P. 347—359.

206. *Saint-Hilaire K.* Morphogenetische Untersuchungen die nichtzellularen Gebilde bei Tieren // Zool. Jahrb. Abt. Allg. Zool. Physiol. Tiere. 1930. Bd 47. S. 512—622.
207. *Sars M.* Fauna littoralis Norvegiae I. Über die Fortpflanzungweise der Polypen. Christiania, 1846. S. 1—94.
208. *Schaap P., Pinas J. E., Mei Wang.* Patterns of cell differentiation in several cellular slime molds species // Develop. Biol. 1985. Vol. III. P. 51—61.
209. *Schmidt H.* Die Nesselkapseln der Aktinien und ihre differentialdiagnostische Bedeutung // Helgoland. Wiss. Meeresuntersuch. 1969. Bd 19. S. 284—317.
210. *Schmidt H.* Die Nesselkapseln der Anthozoen und ihre Bedeutung für die phylogenetische Systematik // Helgoland. Wiss. Meeresuntersuch. 1972. Bd 23. S. 422—458.
211. *Schmidt H.* Prodromus zu einer Monographie der mediterranen Aktinien // Zoologica Stuttgart, 1972. Hf. 121. S. 1—146.
212. *Schmidt H.* On evolution in the Anthozoa // Proc. Second Internation. Coral Reef Symp. Brisbane: Great Barrier Reef Committee, 1974. P. 533—560.
213. *Schmidt T., Cn. David.* Gland cells in hydra cell cycle kinetics und development // Journ. Cell Sci. 1986. Vol. 85. P. 197—215.
214. *Schulze P.* Bestimmungstabellen der deutschen Hydraarten // Sitzber. Ges. Naturf. Fr. Berlin, 1914. Bd 9. S. 397—398.
215. *Schulze F.* Cnidaria. Nesseltiere // Biol. Tiere Deutschlands. Lief. I. Teil 3. Berlin: Verlag Gebrüder Borntraeger, 1922. S. 1—31.
216. *Seifert R.* Die Nesselkapseln der Zoantharien und ihre differential-diagnostische Bedeutung // Zool. Jahrb. Abt. Syst. 1928. Bd 55. Hf. 3. S. 419—500.
217. *Seembrat K.* Experimental analysis of the early developmental stages of the sea anemone *Sagartia leucolena* // Verr. Zool. Polon. 1956. Bd 7. S. 129—153.
218. *Skaer R. J.* The secretion and development of nematocysts in a siphonophore // Journ. Cell Sci. 1973. Vol. 13. P. 371—393.
219. *Skaer R. J., Picken L. E. R.* The structure of the nematocysts thread and the geometry of discharge in *Corynactis viridis* Allman // Phil. Trans. Roy. Soc. (B). 1965. Vol. 250. P. 131—164.
220. *Slauterback D. R.* Coated vesicles in absorptive cells of *Hydra* // Journ. Cell Sci. 1967. Vol. 2. P. 563—572.
221. *Smith F.* Gastrulation of *Aurelia flavidula* // Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 1891. Vol. 22. P. 115—124.
222. *Snowdowne K. W.* The effect of stretch on sarcoplasmic free calcium of frog skeletal muscle at rest // Biochim. Biophys. acta: «Biomembranes». 1986. 862 (M 143). N 2. P. 441—444.
223. *Southcott R. V.* Revision of some Carybdeidae (Scyphozoa: Cubomedusae) including a description of the jellyfish responsible for the «Irukandji Syndrome» // Austral. Journ. Zool. 1967. Vol. 15. P. 651—671.
224. *Spangenberg D. B.* New observations on *Aurelia* // Trans. Amer. Microsc. Soc. 1964. Vol. 83. P. 448—455.
225. *Spaulding J. G.* Embryonic and larval development in sea anemones (Anthozoa: Actiniaria) // Development. Biology of the Cnidaria. Amer. Zool. 1974. Vol. 14. P. 511—520.
226. *Steenstrup J.* Über den Generationswechsel, oder die Fortpflanzung und Entwicklung durch abwechselnden Generationen. Copenhagen, 1842. S. 1—140.
227. *Steinberg S. N.* The regeneration of whole polyps from ectodermal fragments of scyphistoma larvae of *Aurelia aurita* // Biol. Bull. 1963. Vol. 124. N 3. P. 337—343.
228. *Stephenson T. A.* On the nematocysts of sea anemones // Journ. Mar. Biol. Ass. U. K. 1929. Vol. 16. P. 173—201.
229. *Stern C. D.* A simple model for early morphogenesis // Journ. Theor. Biol. 1984. Vol. 107. P. 229—242.
230. *Straus W.* Occurrences of phagosomes and phagolysosomes in different segment of the nephron in relation to the reabsorption, transport and digestion and extrusion of intravenously injected horseradish peroxidase // Journ. Cell Biol. 1964. Vol. 21. P. 295—308.

231. *Swedmark B., Teissier C.* Organisation et développement des *Halammohydra* (Hydrozoaires) // C. R. Acad. Sci. Paris. 1957. T. 244. N 4. P. 501—504.
232. *Swedmark B., Teissier G.* *Halammohydra vermiciformis* n. sp. et la famille des Halammohydrae Remane // Bull. Soc. Zool. France. 1957. T. 82. N 1. P. 38—49.
233. *Swedmark B., Teissier G.* The actinulida and their evolutionary significance // The Cnidaria and their evolution. London; N. Y.: Acad. Press, 1966. P. 119—133. (ed. Rees W. J.).
234. *Tardent P.* Coelenterata, Cnidaria // Morphogenese der Tiere. Jena: G. Fischer Verlag, 1978. S. 69—415.
235. *Tardent P., Holstein T., Weber J., Klug M.* The morphodynamics and actions of stenotele nematocysts in *Hydra* // Arch. Sci. 1985. Vol. 38. P. 401—418.
236. *Teissier G.* La croissance embryonnaire de *Chrysaora hysocella* (L.) // Arch. Zool. Exp. Gen. 1929. T. 69. P. 137—142.
237. *Thacher H. F.* Absorption of the hydranth in hydroid polyps // Biol. Bull. 1903. Vol. 5. P. 295—303.
238. *Toppe O.* Untersuchungen über Bau und Funktion der Nesselzellen der Cnidarier. I. Der feinere Bau der Nesselzellen sowie systematische Beiträge zur Kenntnis des Genus *Hydra* // Zool. Jahrb. (Morph.). 1910. Bd 29. S. 191—280.
239. *Totton A. K.* Studies on *Physalia physalis* (L.). Part I. Natural history and morphology // Discovery Rep. 1960. Vol. 30. P. 301—367.
240. *Totton A. K.* A Synopsis of the Siphonophora // Brit. Mus. (Nat. Hist.). 1965. 230 p.
241. *Uchida T.* The Systematic Position of the Hydrozoa // Japan Journ. Zool. 1963. Vol. 14. N 1. P. 1—14.
242. *Utinomi H.* On some alcionarians from the West-Pacific islands (Palau, Ponape, Bonins) // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1956. Vol. 5. N 2. P. 479—487.
243. *Welder E.* Ökologische Untersuchungen an Hydroiden des Feilslitorals von Santa Marta (Kolumbien) // Helgoland. Wiss. Meeres untersuch. 1975. Bd 27. N 3. S. 324—363.
244. *Weil R.* Contribution à l'étude des Cnidaries et le leurs nematocysts // Trav. Stat. Zool. Wimereux. 1934. Parts 10—11. P. 1—701.
245. *Weil R.* Une nouvelle catégorie de nèmatocystes: existence, chez *Apolemia uvaria* Eschsch, de nèmatocystes birhopaloïdes // C. R. Hebd. Seanc. Acad. Sci. 1964. T. 258. P. 4343—4344.
246. *Werner B.* Die Nesselcapseln der Cnidaria, mit besonderer Berücksichtigung der Hydroidea. I. Klassification und Bedeutung für die Systematik und Evolution // Helgoland. Wiss. Meeresuntersuch. 1965. Bd 12. S. 1—39.
247. *Werner B.* Neue Beiträge zur Evolution der Scyphozoa und Cnidaria // Acta saltmant (Cienç.). 1971. N 36. S. 223—224.
248. *Werner B.* New Investigations on Systematics and evolution of the Class Scyphozoa and the phylum Cnidaria // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1973. Vol. 20. P. 35—61.
249. *Werner B.* Bau und Lebensgeschichte des Polypen von *Tripedalia cystophora* (Cubozoa, class nov., Carybdeidae) und seine Bedeutung für die Evolution der Cnidaria // Helgoland. Wiss. Meeresuntersuch. 1975. Bd 27. S. 461—504.
250. *Werner B.* Stamm Cnidaria, Nesselstiere // Lehrbuch der Speziellen zoologie. Jena: G. Verlag Fischer, 1984. Bd I. Teil 2. S. 11—305.
251. *Westblad E.* Neue Beobachtungen über *Protohydra* // Zool. Anz. 1935. Bd III. S. 152—158.
252. *Westfall J. A.* Nematocysts of the sea anemone *Metridium* // Amer. Zool. 1965. Vol. 5. P. 377—393.
253. *Westfall J. A.* The differentiation of nematocysts and associated structure in the Cnidaria // Zeitschr. Zellforsch. Mikros. Anat. 1966. Bd 75. S. 381—406.
254. *Wietrzykowski W.* Recherches sur le développement de l'*Edwardsia beautempsii* // Bull. Intern. Acad. Crakovie Cl. Sci. Math. Natur. Ser. B. 1914. N 7. P. 782—816.
255. *Will L.* Die Klebkapseln der Aktinien und der Mechanismus ihrer Entladung // Sber. Abh. Naturf. Ges. Rostock. 1909. Bd I. S. 65—103.

256. *Willingham M. C., Pastan J.* Endocytosis and exocytosis current concepts of vesicle traffic in animal cell // Int. Rev. Cytol. 1984. Vol. 92. P. 51—85.
257. *Wilson E. B.* Development of *Renilla* // Phil. Trans. Roy. Soc. L. 1883. Vol. 174. P. 723—815.
258. *Wood R. L.* Intercellular attachment in the epithelium of *Hydra* as revealed by electron microscopy // Journ. Biophys. Biochem. Cytol. 1959. Vol. 6. P. 343—348.
259. *Wulpert J.* Embrionalentwicklung von *Gonothyrea loveni* Allm. // Zeitschr. Wiss. Zool. 1902. Bd 71. S. 296—326.
260. *Wytttenbach C. R.* The dynamics of stolon elongation in the hydroid *Campanularia flexuosa* // Journ. Exp. Zool. 1968. Vol. 167. N 3. P. 333—352.
261. *Wytttenbach C. R.* Genetic variations in the mode of stolon growth in the hydroid *Campanularia flexuosa* // Biol. Bull. 1969. Vol. 137. P. 547—556.
262. *Wytttenbach C. R.* The role of hydroplasmic pressure in stolonic growth movements in the hydroid *Bougainvillia* // Journ. Exp. Zool. 1973. Vol. 186. N 1. P. 79—90.
263. *Wytttenbach C. R.* Cell movements associated with terminal growth in colonial hydroids // Amer. Zool. 1974. Vol. 14. P. 699—717.
264. *Wytttenbach C. R., Crowell S., Suddith R. L.* The cyclic elongation of stolons and uprights in the hydroid *Campanularia* // Biol. Bull. 1965. Vol. 129. P. 429.
265. *Yamaguchi M., Hartwick R.* Early life history of the Sea Wasp *Chironex fleckeri* (Class Cubozoa) // Developmental and Cellular Biology of Coelenterates. Amsterdam N. Y.; Oxford: Elsevier/North-Holland Biomedical Press, 1980. P. 11—16 (ed. Tardent P. Tardent R.).
266. *Zoja R.* Alcune ricerche morphologishe et fisiologishe sull'*Hydra* // Boll. Sci. 1891. T. 13. P. 1—20.