

ная клеточная подвижность представляет собой ничуть не менее реальный механизм формообразования, чем регионализация пролиферативных зон или те изменения формы клеток и их взаимной адгезивности, на которых основаны традиционные представления о морфогенетических процессах.

GROWTH PULSATIONS IN HYDROID POLYPES

L. V. Belousov, Ju. A. Labas, N. I. Kazakova, L. A. Badenko

Moscow State University; Institute of Evolutionary Morphology and Animal Ecology
Acad. Sci. USSR, Moscow; Leningrad Academy of Forestry

The paper reviews the morphogenetical role and cytophysiological mechanisms of growth pulsations (GPs) in hydroid polypes. The cellular basis of GP is the periodical vacuolization — devacuolization of the tip cells correlated with their reorientations. The direct correlation between the rudiment's shape and the shapes of GP «profiles» have been revealed. It is assumed that the osmotic forces serve as the main executive mechanism of GP.

The field of an ascending external current (→ at the rudiment's tip) stabilizes GP at the height of the upwards phase, whereas that of the descending current at the downwards phase. The concentration of free cytoplasmic Ca^{2+} appeared to be the greatest at the downwards phase and the lowest at the upwards phase. A tentative scheme of the ionic-osmatal GP regulation is suggested.

СОВРЕМЕННЫЕ ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О КЛАССИФИКАЦИИ СТРЕКАТЕЛЬНЫХ КАПСУЛ CNIDARIA

О. В. Боженова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Одной из наиболее характерных особенностей типа Cnidaria является наличие стрекательных капсул (нематоцист, книд). По сложности и разнообразию строения, а также по широте выполняемых функций эти клеточные органеллы не имеют себе равных во всем животном царстве. Однако использование характеристик нематоцист в систематике и филогенетических построениях затруднено, ввиду отсутствия единой общепринятой классификации книд. Наиболее широко употребляемая и, на наш взгляд, в принципе удачная система нематоцист Вейла [244] нуждается в существенной перестройке в соответствии с накопившимися в литературе экспериментальными данными и критическими замечаниями, касающимися классификации стрекательных капсул отдельных групп Книдариев.

В настоящей работе мы попытаемся, основываясь на литературных данных и результатах собственных исследований немато-

цист у более чем 70 видов — представителей всех классов Ciliaria, привести классификацию Вейла в соответствие с современным уровнем знаний о стрекательных капсулах.

СТРОЕНИЕ СТРЕКАТЕЛЬНЫХ КАПСУЛ. ТЕРМИНОЛОГИЯ

Термины, употребляемые для описания морфологии стрекательных капсул, зачастую неоднозначны. Различные авторы употребляют одни и те же названия для обозначения разных частей и, наоборот, разные названия для одних и тех же частей клетки, поэтому для ясности дальнейшего изложения кратко остановимся на строении нематоцист и дадим определения основных терминов.

Нематоциста состоит из капсулы и отходящей от нее трубки (французское — tube; немецкое — Schlauch, Faden; английское — tube, thread) (рис. 1). Отверстие капсулы, через которое проходит трубка при выстреливании, закрыто крышечкой, или трехстворчатым клапаном, или каким-то другим образованием. Капсула располагается в стрекательной клетке (книдоците, нематоците). На внешней поверхности книдоцита имеется книдиль, или ресничный конус, или кольцо микровиллей, которые, как предполагают, являются хемо- и механорецепторами, запускающими механизм выстреливания нематоцист.

В покоящемся состоянии трубка уложена витками внутри капсулы. Стенка ввернутой трубы большинства книд образует 3 складки, идущие по левой стороне спирали (рис. 2). Это делает трубку более компактной и часто позволяет уместить очень длинную трубку в относительно небольшую капсулу. При выстреливании трубка выворачивается, спиральные складки расправляются, увеличивая ее диаметр и длину.

У большинства книд трубка имеет вооружение в виде шипов. Шипы, как правило, располагаются тремя правыми спиральами. Форма шипов, их размеры, шаг спиралей варьируют в широких пределах. Часто трубка делится на 2 отдела, различающихся характером вооружения и обычно также диаметром. В таком случае проксимальный отдел называется рукояткой (фр.— hampe; нем.— Schaft, Halsstück, Axenkörge; англ.— shaft, butt). Он обычно оснащен более крупными шипами и часто имеет больший диаметр. Дистальный отдел трубы называется нитью (фр.— tube terminal; нем.— Faden, Nesselschlauch; англ.— thread, tubule). Нить либо покрыта короткими шипами, либо невооружена. Длина нити варьирует в широких пределах, но, как правило, значительно превосходит длину рукоятки.

Иногда рукоятка, в свою очередь, подразделяется на 2 отдела: проксимально расположенную складчатую часть (нем.— Faltstück) и дистальную главную часть (нем.— Hauptstück). Складчатая часть имеет более слабое вооружение или совсем лишена шипов [209].

Строение трубки, ее форма, вооружение и подразделение на отделы служат основой для выделения различных типов, или категорий, книд. Обычно книдарии имеют несколько типов капсул. Набор стрекательных капсул, которыми обладает особь, вид или любой другой таксон, называется книдомом. Правда, первоначально термин «книдом» был введен для обозначения совокупности нематоцист особи [244]. Позднее Вернер [246] предложил называть книдомом совокупность стрекательных капсул, свойственных определенному виду. Однако в последнее время термин все чаще употребляется для обозначения набора книд таксона любого ранга. В этом смысле термин и будет использоваться в дальнейшем.

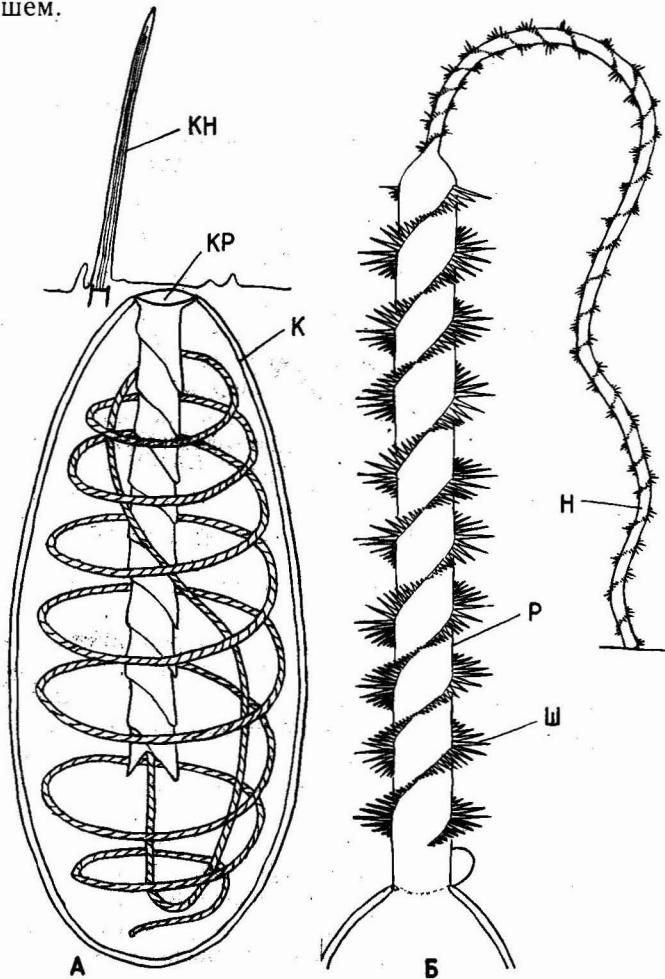


Рис. 1. Схема строения стрекательной капсулы:
 А — в покоящемся состоянии; Б — после выстреливания; к — капсула; кр — крышка;
 кн — книдоциль; р — рукоятка; н — нить; ш — шипы

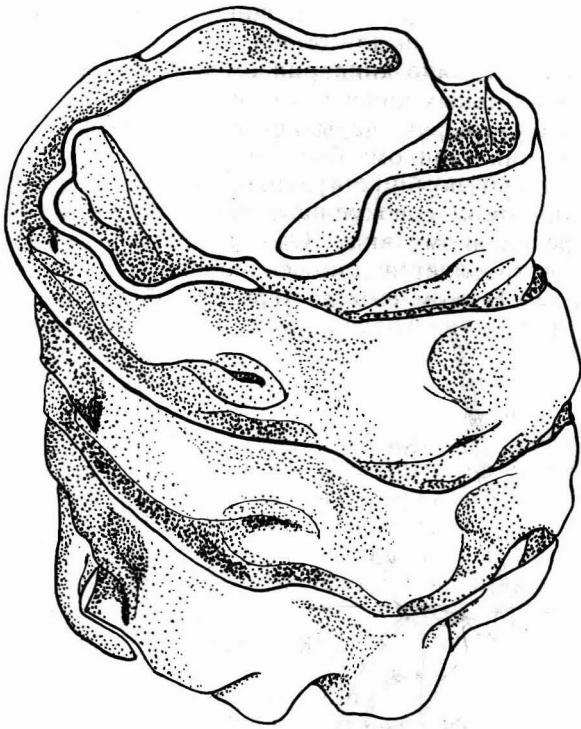


Рис. 2. Модель укладки невыстреленной стрекательной трубы изоризы голотрихи *Corynactis viridis* (Anthozoa)
[219]

КЛАССИФИКАЦИЯ СТРЕКАТЕЛЬНЫХ КАПСУЛ

Первые попытки разобраться в многообразии книд, классифицировать их были предприняты еще во второй половине XIX—начале XX веков [137, 95, 266, 238, 216]. Предлагаемые системы основывались на форме, размерах, строении, распределении в организме нематоцист. Главным недостатком этих классификаций было то, что они охватывали книды небольших групп животных или даже одного вида и строились на основе несопоставимых и незначимых признаков; поэтому системы названных авторов не получили распространения.

Заслуживает внимания, пожалуй, только система Шульце [214, 215]. Она представляет интерес по двум причинам: во-первых, это — единственная система, в основу которой положены функции книд, а во-вторых, она до сих пор иногда используется [61, 19]. Шульце, исследуя нематоцисты нескольких видов гидры, разделил их на 4 типа: пенетранты, или пронзающие капсулы (стенотелы по системе Вейла, см, ниже), вольвенты, или опутывающие капсулы (десмонемы по Вейлу) и две разновидности

глютинант, или клейких капсул — более крупные с шипами на трубке — стрептолины (изоризы голотрихи по Вейлу) и мелкие, невооруженные стереолины (изоризы атрихи по Вейлу). Разницы в функциях стрептолин и стереолин автор найти не смог и был вынужден выделить эти типы на основании строения. Таким образом, уже на примере гидры видно, что разнообразие функций не может служить основой для классификации книд, так как морфологически разные капсулы могут выполнять сходные функции. При попытках применить систему Шульце к другим книдариям возникают дополнительные трудности, так как капсулы, сходные с глютинантами гидры морфологически, оказываются иногда пенетрантами по функции. Неправильно поэтому называть большими глютинантами изоризы голотрихи в общей классификации нематоцист книдарий, как это делает, например, Марискал [169]. В целом система Шульце, как и другие ранние системы, могла успешно применяться лишь при работе с той небольшой группой животных, для которых она была разработана.

Первая и практически единственная попытка классифицировать нематоцисты всех книдарий была предпринята Вейлом [244]. В основу системы им были положены особенности строения стрекательной трубки. Вейл выделил 18 категорий нематоцист, причем не включил в свою систему спироцисты, считая данные об их строении недостаточными для определения места этого типа книд в системе. В последующие годы было описано еще несколько категорий: микробазические *b*- и *p*-мастигофоры [111]; микробазические *q*-мастигофоры [121]; макробазические *p*-мастигофоры [121]; биропалоиды [245]; полиспиры атрихи [224]; изоризы апотрихи [167]; изоризы меротрихи [246]; макробазические эврители голотрихи [246]; микробазические эврители семиофоры [124]; тумители [223]; микробазические эврители телотрихи [101]; спиротели и аспиротели [161]; анизоризы атрихи [162]; птихоцисты [176]. Необоснованность выделения ряда категорий (*q*-мастигофор, тумител, полиспир атрих) была показана вскоре после их описания [146, 209, 109]. Остальные категории были внесены в систему Вейла [169, 250], и в настоящее время система имеет вид, представленный в табл. 1. Все стрекательные капсулы книдарий здесь делятся на три основных типа — нематоцисты, спироцисты и птихоцисты. Такое деление нам представляется необоснованным.

Поводом для отделения спироцист от нематоцист первоначально послужило укоренившееся в литературе в конце прошлого века предположение о принципиально ином механизме выстреливания спироцист [95, 26]. Считалось, что трубка спироцист не выворачивается, а просто отрывается и выбрасывается из капсулы. Это обстоятельство казалось вполне убедительным аргументом в пользу особой природы спироцист. Позднее, однако, было показано, что спироцисты выстреливают так же, как остальные книды. Тем не менее их продолжают противопоставлять немато-

цистам на основании ряда признаков: способности краситься кислыми красителями, тонкостенности и поперечной исчерченности внутренней поверхности капсулы, отсутствия крышечки, клапана и ресничного конуса, наличия в невыстреленной трубке палочковидных гранул секрета, которые образуют после выстреливания слизистый тяж, идущий по левой спирали вокруг трубы [209, 127, 175, 178, 172]. Анализ литературного материала, однако, показывает, что большинство этих признаков характерно не только для спироцист, но и для некоторых нематоцист. Структура стенки капсулы спироцист отличается не больше, чем у разных категорий нематоцист между собой [253, 219]. К тому же поперечная исчерченность внутренней стороны стенки капсулы имеется, например, у голотрих изориз *Corynactis viridis* [219, 174]. Не подтверждается и предположение о разном химическом составе стенки капсулы спироцист и нематоцист [173]: данные рентгеноспектрального анализа показывают их принципиальное сходство [171, 172].

Таблица 1

**Классификация стрекательных капсул по Вейлу
(с дополнениями ряда авторов, см. текст)**

Нематоцисты

Группа I. Астомокниды — трубка без терминального отверстия

А. Ропалонемы — трубка невооруженная, булавовидная

I. Анакрофоры — трубка без апикального выроста (1)

II. Акрофоры — трубка с апикальным выростом (2)

В. Спиронемы — трубка вооруженная, не булавовидная

I. Гаплонемоиды — трубка не делится на рукоятку и нить

1. Десмонемы — трубка закручена спирально (3)

II. Гетеронемоиды — трубка делится на рукоятку и нить

1. Спиротелы — имеется нить, закрученная спирально (4)

2. Аспиротелы — нить отсутствует (5)

Группа II. Стомокниды — трубка с терминальным отверстием

А. Гаплонемы — трубка без хорошо выраженной рукоятки

I. Изоризы — трубка на всем протяжении одного диаметра

1. Атрихи — хорошо развитые шипы отсутствуют (6)

2. Базитрихи — шипы хорошо развиты только в основании трубы (7)

3. Меротрихи — шипы только на участке трубы, несколько отстоящем от основания (8)

4. Апотрихи — шипы хорошо развиты только в дистальной части трубы (9)

5. Голотрихи — шипы хорошо развиты по всей длине трубы (10)

II. Анизоризы — трубка слегка расширена в основании

1. Атрихи — трубка без шипов (11)

2. Гомотрихи — трубка с шипами, шипы одного размера (12)

3. Гетеротрихи — трубка с шипами, шипы крупнее у основания трубы (13)

В. Гетеронемы — трубка с хорошо выраженной рукояткой

I. Рабдоиды — рукоятка одного диаметра

1. Мастигофоры — рукоятка продолжается в нить

а. Микробазические — длина рукоятки не превышает трех длин капсулы

аа. Микробазические *b*-мастигофоры — в невыстреленной капсule отсутствует воронковидное углубление в месте перехода рукоятки в нить (14)

ба. Микробазические *p*-мастигофоры — в невыстреленной капсule имеется воронковидное углубление в месте перехода рукоятки в нить (15)

б— Макробазические — длина рукоятки больше четырех длин капсулы (16)

2. Аместигофоры — рукоятка не продолжена в нить

а. Микробазические — длина рукоятки не превышает трех длин капсулы (17)

б. Макробазические — длина рукоятки больше четырех длин капсулы (18)

II. Ропалоиды — рукоятка не одного диаметра

1. Моноропалоиды — рукоятка с одним расширением

а. Эврители — рукоятка расширена в дистальной части

аа. Микробазические — длина рукоятки меньше трех длин капсулы

аа1. Гомотрихи — шипы на рукоятке одного размера (19)

аа2. Гетеротрихи — шипы на рукоятке разного размера, на нити нет большого шипа (20)

аа3. Семиофоры — шипы на рукоятке разного размера, нить с большим плоским шипом в средней части (21)

аа. Макробазические — длина рукоятки больше четырех длин капсулы

аа1. Телотрихи — шипы только на дистальной части рукоятки (22)

аа2. Меротрихи — шипы только на средней части рукоятки (23)

аа3. Голотрихи — шипы по всей длине рукоятки (24)

в. Стенотелы — рукоятка расширена в основании, три шипа особенно хорошо развиты (25)

2. Биропалоиды — рукоятка с двумя расширениями (26)

Спироцисты (27)

Птихоцисты (28)

Отсутствие крышечки или клапана также свойственно многим нематоцистам Anthozoa [212]. Ресничного конуса нет, например, у голотрих изориз цериантарий и кораллиморфарий. На поверхности их кнidoцитов так же, как у спироцист, имеется кольцо микровилей [177]. Способность краситься кислыми красителями

также в разной степени присуща многим нематоцистам [216, 228, 218]. Единственным признаком, действительно отличающим спироцисты, является наличие палочковидных гранул секрета внутри невыстреленной трубы [127, 178]. Однако вряд ли этого достаточно для противопоставления спироцист всем остальным кнайдам, тем более, что пока не известно, как уложен секрет в клейких изоризах атриях. Что касается левой спирали, которую образует секрет вокруг трубы после выстреливания, в отличие от правой спирали, образуемой шипами нематоцист, то здесь разница возникает именно из идентичности упаковки невыстреленной трубы тех и других капсул. Трубка спироциста, как и нематоцист, имеет 3 складки, идущие по левой спирали (см. рис. 2). При выстреливании складки расправляются, поворачивая трубку против часовой стрелки (если смотреть от основания трубы) [219]. Это раскручивание трубы в направлении, обратном ходу спирали шипов, приводит у нематоцист к увеличению расстояния между спиралями (рис. 3, А). У спироцистов поворот трубы приводит к закручиванию прилипающего к ней секрета в направлении поворота, т. е. против часовой стрелки, или в левую спираль (рис. 3, Б).

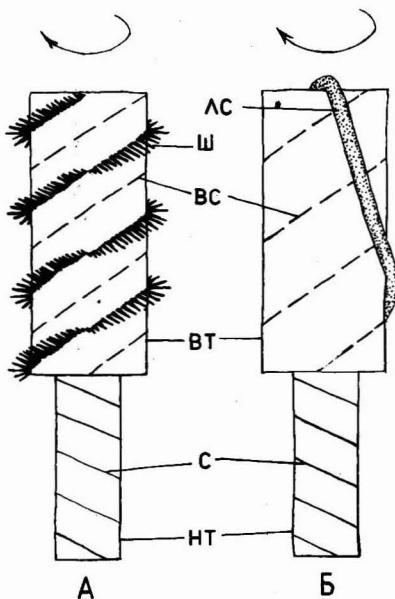


Рис. 3. Схема процесса выстреливания нематоцисты и спироцисты:

A — нематоциста; Б — спироциста; вс — места, соответствующие вершинам спиральных складок невыстреленной трубы; вт — выстреленная трубка, лс — тяж липкого секрета; нт — невыстреленная трубка; с — спиральные складки невыстреленной трубы; ш — шипы (стрелками обозначено направление вращения трубы при расправлении спиральных складок)

Все сказанное, на наш взгляд, свидетельствует о том, что нет веских оснований для отделения спироцист от нематоцист.

Неубедительным представляется и противопоставление всем остальным кнайдам птихоцист-капсул, из которых строят свои жилые домики цериантарии. Птихоцисты отличаются от нематоцист, во-первых, отсутствием трех спиральных складок на невы-

стреленной трубке. Вместо них образуется несколько продольных складок. Во-вторых, трубка не имеет терминального отверстия, тогда как все остальные киды Anthozoa считаются стомокнидными (с отверстием). В-третьих, невыстреленная трубка птихоцист красится и кислыми, и основными красителями [176]. Наиболее серьезным представляется первое отличие. Однако мы склонны рассматривать отсутствие спиральных складок как явление вторичное и считать это результатом приспособления капсул к выполнению необычной функции. Кроме того, среди нематоцист также имеются киды, лишенные типичной трехскладчатой упаковки трубы — ропалонемы сифонофор [218]. На втором признаке мы остановимся ниже. Что касается окраски, то ранее уже отмечалось, что многие нематоцисты способны краситься как кислыми, так и основными красителями.

Таким образом, мы считаем, что все киды должны рассматриваться как одна большая группа — нематоцисты.

Нам представляется неоправданным и деление нематоцист на астомокниды и стомокниды (см. табл. 1). Прямых доказательств существования терминального отверстия, насколько нам известно, нет. Вейл судил о его наличии на том основании, что содержимое капсулы выделяется на кончике полностью вывернутой трубы [244]. Сомнения в существовании отверстия возникают, если вспомнить, что нить стомокнид обычно очень длинная и редко выстреливает до конца. Это недавно экспериментально подтверждено выстреливанием нематоцист в вязкой среде, сравнимой по плотности с тканями жертвы [235]. Следовательно, концевое отверстие, даже если оно имеется, может использоваться в очень редких случаях. Напротив, неоднократно отмечалось, что какие-то вещества выделяются на трубке по всей ее длине уже при частичном выворачивании [255, 181, 209, 235]. Не удалось обнаружить концевого отверстия и при тщательном электронно-микроскопическом исследовании типичных стомокнид — стенотел гидры [235]. Что касается выделения содержимого на кончике трубы, то не исключено, что при полном выстреливании трубка может прорываться на конце под действием давления внутрикапсуллярной жидкости. Но даже если это отверстие все-таки имеется у стомокнид и отсутствует у астомокнид, это не может служить достаточным основанием для объединения в одну группу астомокнид морфологически различных капсул явно разного происхождения. Эта группа должна быть расформирована. Десмонемы мы предлагаем отнести к изоризам, спиротелы и аспиротелы — к микробазическим эврителам, а акрофоры и анакрофоры — к аизоризам. В пользу последнего говорит и точка зрения Рассела [205], что это своеобразные киды являются остановившимися в своем развитии аизоризами гомотрихами.

Нам представляется также неправильным отнесение биропалоидов к гетеронемам (см. табл. 1). Наши исследования на *Tottonia contorta* и *Apolemia uvaria* показали, что трубка биро-

палоидов не делится на рукоятку и нить, и, следовательно, это — гаплонемы анизоризы. В пользу отнесения этой категории к анизоризам гаплонемам говорит и сходство вооружения трубы (за исключением крупных шипов на расширениях) с анизоризами гомотрихами других сифонофор. Кроме того, у *Ramosia vitiazii* найдены биропалоиды с тремя расширениями. Все это требует изменения диагноза и названия категории. Мы предлагаем называть эти капсулы булофорами (от лат. *bulla* — пузырь, выпуклость).

Нам кажется оправданной ликвидация категории изориз базитрих, идентичность которых *b*-рабдоидам была убедительно показана как для книд Anthozoa [121, 252, 253, 209], так и для Hydrozoa [191, 192].

Мы считаем, что изоризы меротрихи также нужно отнести к *b*-рабдоидам, так как это — просто рабдоиды, рукоятка которых имеет складчатую часть, что нередко встречается у рабдоидов и не может служить основанием для выделения новых категорий [209, 210].

Нам кажется неправильным и сохранение группы амстигофор. Еще в 1955 г. Кутресс [121] обнаружил, что амстигофоры имеют короткую нить, и предложил ликвидировать эту категорию. Ряд авторов, однако, считает, что короткая нить достаточно хорошо отличает амстигофоры от мастигофор, имеющих длинную нить [146, 246, 169]. Несостоятельность этой точки зрения, на наш взгляд, убедительно доказана исследованиями Шмидта [209, 210, 211]. Он показал, что разница между отдельными подкатегориями *r*-рабдоидов зачастую больше, чем между амстигофорами и некоторыми *r*-рабдоидами. Это представляется достаточным основанием для отнесения амстигофоров к *r*-рабдоидам.

Нуждается в перестройке и часть системы, включающая мастигофоры (см. табл. 1). Однако здесь данные, накопившиеся по классификации рабдоидов Anthozoa, не могут быть приведены в соответствие с общей системой нематоцист и вынуждают отделить классификацию книд Anthozoa от таковой остальных классов. Разница в строении их нематоцист позволяет предположить, что в целом многообразие книд складывалось в процессе филогенеза независимо в этих основных стволах Книдарий — у Anthozoa, с одной стороны, и у Scyphozoa, Cubozoa, Hydrozoa, с другой. На это указывает наличие крышечки и книдоциля у всех книд последних трех классов [253]. У Anthozoa нет этих образований, а вместо них имеются трехстворчатый клапан и различные по строению рецепторы — ресничные конусы, кольца микровиллей и др. [170, 177]. На независимость эволюции книдома в этих стволах указывает и то, что основное многообразие книд образуется здесь на основе разных типов капсул: у Anthozoa на основе рабдоидов, а у остальных классов — на основе ропалоидов. То, что Вейлу удалось классифицировать все нематоцисты

вместе, обусловлено общими тенденциями развития нематоцист и независимым возникновением сходных капсул в этих стволах. Отделение классификации книд Anthozoa придает системе более естественный характер, и, кроме того, делает системы в пределах каждого ствола менее громоздкими.

Остановимся вначале на мастигофорах Anthozoa. Сходство макробазических амастигофоров с микробазическими *p*-мастигофорами, отмеченное выше, не позволяет подразделять их на основании длины рукоятки [209, 210], поэтому все рабдоиды здесь делятся на *b*- и *p*-рабдоиды. Разработанная Шмидтом система подкатегорий *p*-рабдоидов кажется не достаточно ясной и нуждается, на наш взгляд, в доработке. В частности, трудно согласиться в объединении в одну подкатегорию *A* очень своеобразных рабдоидов *Antipatharia* и некоторых рабдоидов актиний; недостаточно ясны различия между некоторыми подкатегориями. Пока же мы считаем целесообразным разделить *p*-рабдоиды на гоплотельные (с вооруженной нитью) и аноплотельные (не имеющие шипов на нити), как это неоднократно предлагалось ранее [244, 209]. В целом система книд Anthozoa представлена в табл. 2. Изображения разных типов книд приведены на рис. 4.

Таблица 2

Классификация нематоцист Anthozoa

Нематоцисты

А. Гаплонемы — трубка не делится на рукоятку и нить

I. Изоризы — трубка примерно одного диаметра

1. Атрихи — трубка без шипов, в невыстреленном состоянии имеет три спиральные складки, после выстреливания не образуется левой спирали из липкого секрета (1)

2. Спироцисты — трубка без шипов, в невыстреленном состоянии имеет три спиральные складки, после выстреливания образуется левая спираль из липкого секрета (2)

3. Птихоцисты — трубка без шипов, в невыстреленном состоянии уложена в несколько продольных складок, после выстреливания не образуется левой спирали из липкого секрета (3)

4. Голотрихи — трубка с шипами (4)

II. Анизоризы — трубка заметно расширена у основания

1. Гетеротрихи — размер шипов постепенно уменьшается от основания к концу трубки (5)

В. Гетеронемы — трубка делится на рукоятку и нить

I. Рабдоиды — рукоятка на всем протяжении одного диаметра

1. *b*-рабдоиды — в невыстренной капсule нет воронковидного углубления в месте перехода рукоятки в нить (6)

2. *p*-рабдоиды — в невыстреленной капсule имеется воронковидное углубление в месте перехода рукоятки в нить (7)

а. Гоплотельные — нить вооружена (7a)

б. Аноплотельные — нить не вооружена (7b)

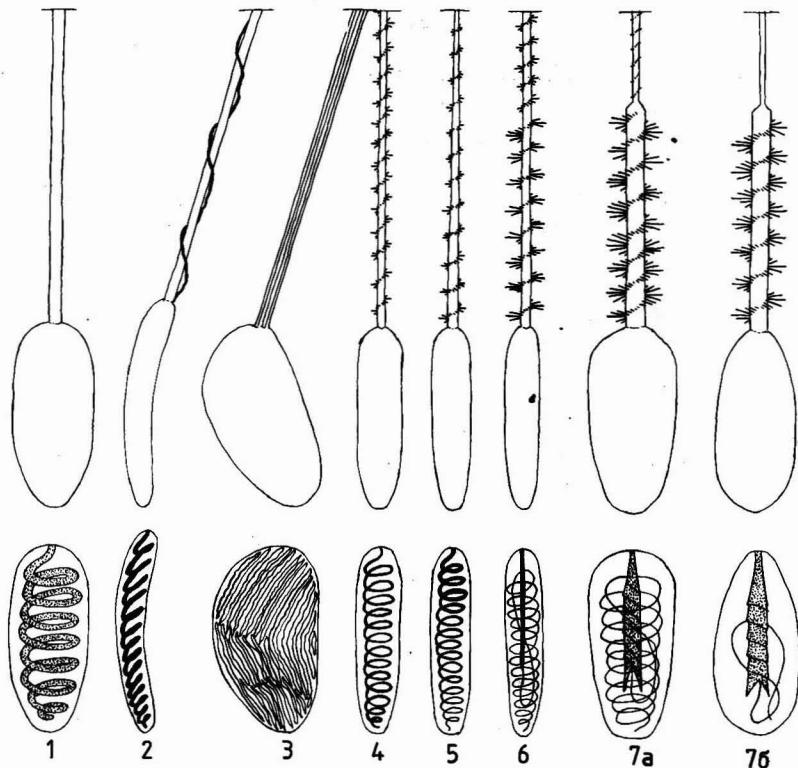


Рис. 4. Нематоцисты Anthozoa:

1 — изориза атриха; 2 — спироциста; 3 — птихоциста; 4 — изориза голотриха; 5 — анизориза гетеротриха; 6 — b-рабдоид; 7а — голоплеточный р-рабдоид, 7б — аноплоторный р-рабдоид

Рабдоиды Cubozoa и Hydrozoa изучены менее основательно. Пока кажется оправданным сохранение здесь категории макробазических рабдоидов и деление микробазических рабдоидов на «*b*» и «*r*». При этом *b*-рабдоиды объединяют бывшие базитрихи, меротрихи и часть микробазических мастигофоров. Отметим, что у Hydrozoa не всегда удается рассмотреть воронковидное втячивание на конце рукоятки. В таких случаях достаточно отнести эти капсулы к рабдоидам. В целом классификация книд Scyphozoa, Cubozoa и Hydrozoa представлена в табл. 3, а изображения отдельных категорий нематоцист — на рис. 5.

Несмотря на проведенные изменения, обе системы по-прежнему носят искусственный характер. В дальнейшем представляется целесообразным по мере накопления данных о книдоме подразделять категории, объединяющие капсулы явно разного происхождения (например, *r*-рабдоиды, микробазические эврители гетеротрихи) на подкатегории, что облегчит использование характеристик книдома в систематике и филогенетических построениях.

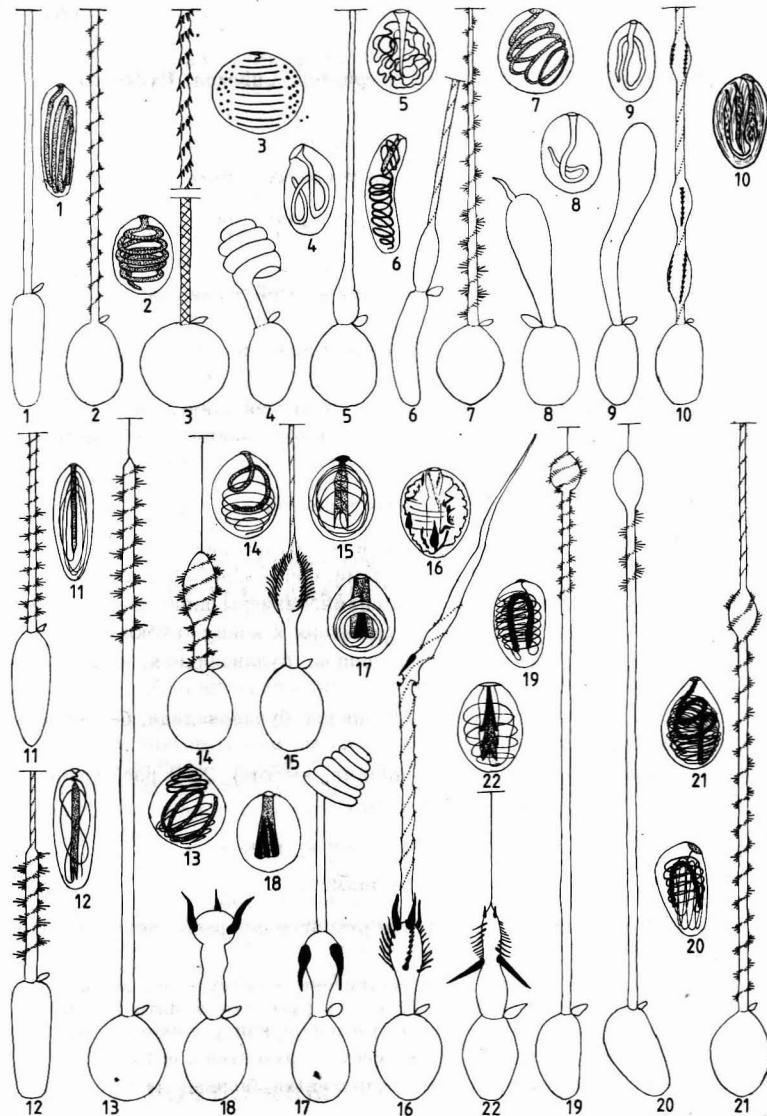


Рис. 5. Нематоцисты Scyphozoa, Cubozoa и Hydrozoa:

1 — изориза атриха; 2 — изориза голотриха; 3 — изориза апотриха; 4 — десмонема; 5 — анизориза атриха; 6 — анизориза гомотриха; 7 — анизориза гетеротриха; 8 — акрофор; 9 — анакрофор; 10 — булофор; 11 — в-раблонд; 12 — р-раблонд; 13 — макробазический раблонд; 14 — микробазическая эвритела гомотриха; 15 — микробазическая эвритела гетеротриха; 16 — микробазическая эвритела семиофора; 17 — спиротела; 18 — аспиротела; 19 — макробазическая эвритела телотриха; 20 — макробазическая эвритела меротриха; 21 — макробазическая эвритела голотриха; 22 — стенотела

Таблица 3

Классификация нематоцист Scyphozoa, Cubozoa, Hydrozoa

Нематоцисты

A. Гаплонемы — трубка не делится на рукоятку и нить

I. Изоризы — трубка примерно одного диаметра

1. Атрихи — трубка без шипов (1)
2. Голотрихи — трубка с шипами по всей длине, шипы располагаются тремя рядами (2)
3. Апотрихи — трубка с шипами в апикальной части, шипы располагаются тремя рядами (3)
4. Десмонемы — трубка с шипами по всей длине, шипы располагаются в один ряд; трубка после выстреливания скручивается в спираль (4)

II. Анизоризы — трубка не одного диаметра

1. Атрихи — трубка без шипов, не булавовидная (5)
2. Гомотрихи — трубка с шипами, шипы одного размера (6)
3. Гетеротрихи — трубка с шипами, размеры шипов постепенно уменьшаются в направлении от основания к концу трубки (7)
4. Акрофоры — трубка без шипов, булавовидная, с апикальными выростами (8)
5. Анакрофоры — трубка без шипов, булавовидная, без апикального выроста (9)
6. Булофоры — трубка с шипами, имеются 2—3 расширения, несущие более крупные шипы (10)

B. Гетеронемы — трубка делится на рукоятку и нить

I. Рабдоиды — рукоятка одного диаметра

1. Микробазические — длина рукоятки не превышает трех длин капсулы
 - a. *b*-рабдоиды — в невыстреленной капсуле нет воронковидного углубления в месте перехода рукоятки в нить (11)к
 - b. *p*-рабдоиды — в невыстреленной капсуле имеется воронковидное углубление в месте перехода рукоятки в нить (12)
2. Макробазические — длина рукоятки больше четырех длин капсулы (13).

II. Ропалоиды — рукоятка не одного диаметра

I. Эврители — рукоятка расширена дистально

- a. Микробазические — длина рукоятки меньше трех длин капсулы
 - a1. Гомотрихи — шипы на рукоятке многочисленные, одного размера (14)
 - a2. Гетеротрихи — шипы на рукоятке многочисленные, разных размеров, нить без плоского шипа (15)

- a3. Семиофоры — шипы на рукоятке многочисленные, разного размера, нить с большим плоским щипом посередине (16)
- a4. Спиротели — рукоятка несет три больших шипа, нить после выстреливания закручивается в спираль (17)
- a5. Аспиротели — рукоятка несет три больших шипа, нити нет (18)
- b. Макробазические — длина рукоятки больше четырех длин капсулы
 - b1. Телотрихи — шипы только в дистальной части рукоятки (19)
 - b2. Меротрихи — шипы только в средней части рукоятки (20)
 - b3. Голотрихи — шипы по всей рукоятке (21)
- 2. Стенотели — рукоятка расширена проксимально, три шипа особенно хорошо развиты (22)

PRESENT VIEWS ON THE CLASSIFICATION OF THE NEMATOCYSTS OF CNIDARIA

O. V. Bozhenova

Zoological Institute Ac. Sci. USSR, Leningrad

Study of the literature and the author data on nematocysts of the 70 species of all classes of Cnidaria showed, that the most conventional Weil's classification of the nematocysts (1934) must be changed. The division of cnidae into spirocysts, nematocysts and ptychocysts seems to be groundless. All cnidae must be regarded as nematocysts. The group of astomocnidae is abolished because it includes morphologically different and unrelated nematocysts. The birhopaloides are haplonemes and have 2—3 broadenings of the tube, so their name is replaced by bulophores. Basitriches, merotriches and microbasic *b*-mastigophores are united in *b*-rhabdoides; amastigophores and microbasic *p*-mastigophores — in *p*-rhabdoides. The classification of the nematocysts of Anthozoa are separated from the classification of the nematocysts of Scyphozoa, Cubozoa and Hydrozoa.

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ СТРЕКАТЕЛЬНЫХ КАПСУЛ CNIDARIA

О. В. Боженова, С. Д. Гребельный, С. Д. Степаньянц

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Стрекательные капсулы *Cnidaria* явились предметом большого числа исследований [244, 111, 246, 169, 212]. Накопившиеся к настоящему времени данные о строении нематоцист и о кнайдоме

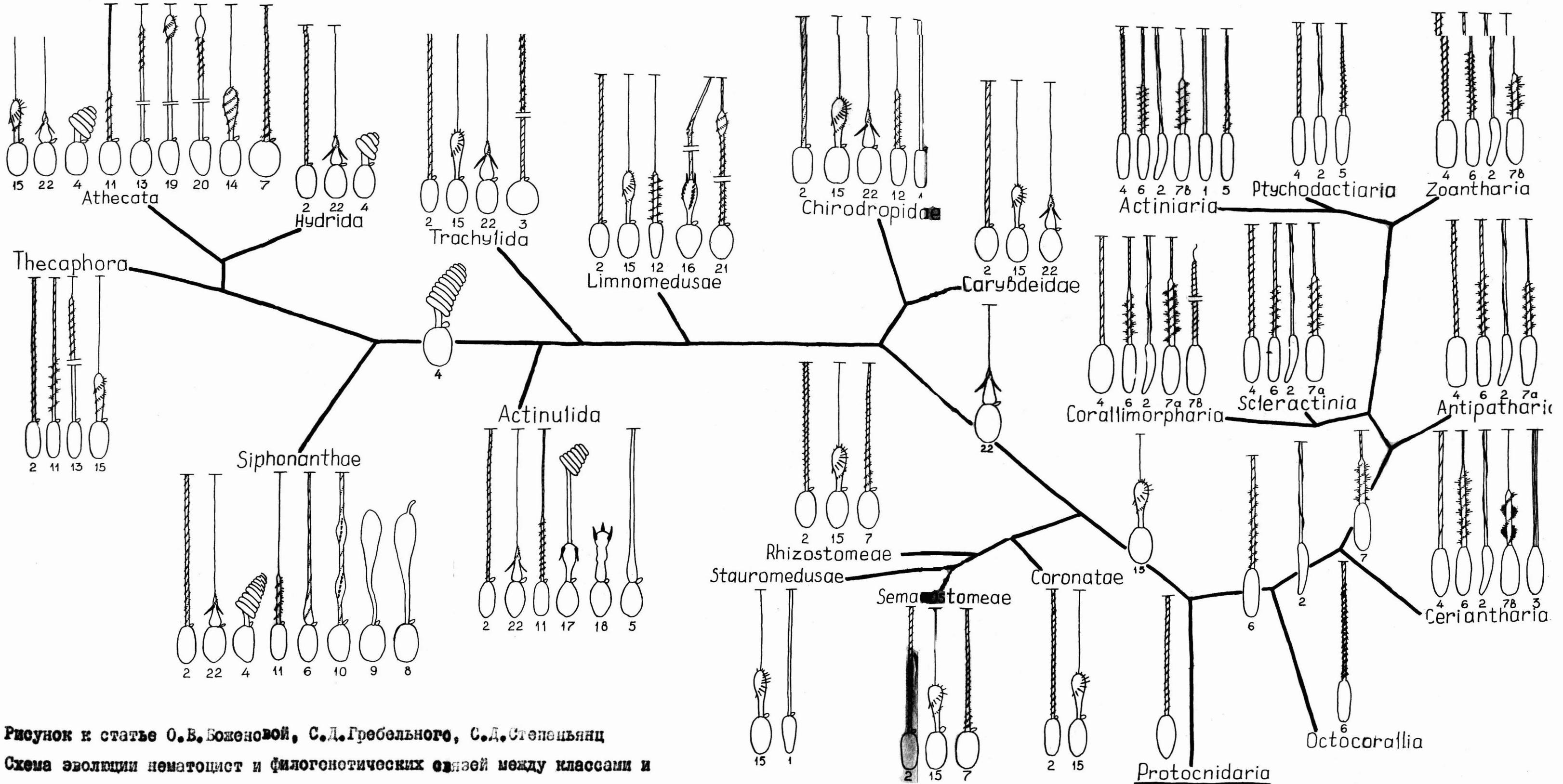


Рисунок к статье О.В.Боженовой, С.Д.Гребельного, С.Д.Степаньянц
Схема эволюции нематоид и филогенетических связей между классами и
отрядами Cnidaria.