

БИПОЛЯРНОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ МОРСКИХ ОРГАНИЗМОВ НА ПРИМЕРЕ РАДИОЛЯРИЙ И КНИДАРИЙ. НОВЫЙ ЭТАП ИЗУЧЕНИЯ ПРОБЛЕМЫ

¹С.Д. Степаньянц, ²С. Б. Кругликова, ³К.Р. Бьёрклунд, ⁴Дж. Кортеze

¹Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия, E-mail: sofia@vvd.usr.ru;

²Институт океанологии РАН, Москва, Россия;

³Музей естественной истории и Ботанический сад Университета Осло, Норвегия;

⁴Вегенеровский институт полярных исследований, Бремерхафен, Германия

Излагаются история представлений и основные теории, касающиеся изучения явления биполярности. Наряду с классическими взглядами на биполярные ареалы, как исключительно географический феномен, предлагается идея подхода к этому понятию как к экологически контролируемому. Именно такой подход используется в данной статье для анализа проявлений биполярности у Phaeodaria, Nassellaria, Spumellaria (Radiolaria) и Medusozoa (Cnidaria). При таком подходе авторами отмечено 32 биполярных вида радиолярий и отсутствие в этой группе биполярных таксонов более высокого ранга; у Medusozoa установлено 24 биполярных вида и 30 биполярных родов. Показана возможность разных путей возникновения биполярных ареалов в этих группах, но преимущество отдается современным миграциям. Для изучения феномена биполярности авторами привлечено большое количество таксономических, биогеографических и экологических публикаций (более 400), касающихся как ископаемой, так и современной фауны той и другой групп.

THE BIPOLAR DISTRIBUTION OF MARINE ORGANISMS WITH EMPHASIS ON RADIOLARIA AND CNIDARIA: A STEP FORWARD

¹S.D. Stepanjants, ²S.B. Kruglikova, ³Kjell Rassmus Bjorklund, ⁴Giuseppe Cortese

¹Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St-Petersburg 199034, Russia,

E-mail: sofia@vvd.usr.ru;

²P.P. Shirshov Institute of Oceanology, Russian Academy of Sciences, Moscow 117218;

³Museum of Natural History and Botanical Garden, University of Oslo, Norway;

⁴Alfred Wegener Institute for Polar and Marine Research, Bremerhaven, Deutschland

The bipolarity phenomenon, its investigation history, and its general interpretations, are discussed herein. Besides the classical view, namely that a bipolar distribution is an exceptional geographic phenomenon, we propose bipolarity to be an ecologically controlled biogeographical phenomenon. This approach was used for bipolarity assessment within the following groups: Phaeodaria, Nassellaria, Spumellaria (Radiolaria) and Medusozoa (Cnidaria). We recognized 32 bipolar species of Radiolaria, while bipolarity of higher taxa (genera, families) is absent within this group. In the Medusozoa, bipolarity is observed for 24 species and 30 genera. The different ways in which bipolarity can develop are discussed under the different groups, but preference has been given to the recent possible routes of migration. In our investigation of the bipolarity phenomenon we reviewed more than 400 articles dealing with taxonomy, ecology, and biogeography of both the fossil and modern fauna in both groups.

Первое в отечественной литературе, заслуживающее в целом очень высокой оценки учебное пособие «Морская биогеография» (Кафанов, Кудряшов, 2000), адресованное студентам-биологам, неоправданно мало, с нашей точки зрения, уделяет внимания вопросу биполярного распространения морских организмов (Stepanjants et al., 2001); явлению биполярности дается при этом весьма туманная характеристика (Кафанов, Кудряшов, 2000. С. 147). Это привело нас, по прошествии порядка десяти лет после выхода двух первых публикаций на данную тему (Степаньянц и др., 1996; Stepanjants et al., 1997), к желанию вновь

задуматься над проблемой биполярности. Поскольку понятие биполярности имеет разные толкования, мы сначала даем для него классическую формулировку, а затем, ниже (раздел «Определение феномена биполярности»), пытаемся после краткого историко-критического анализа проблемы предложить свой взгляд на данный феномен.

Биполярность – прерванное распространение тождественных или близких видов (или таксонов более высокого ранга) флоры и фауны в полярных, умеренных и субтропических зонах северного и южного полушарий, при их отсутствии в тропиках (Берг, 1947; Степаньянц и др., 1996; Stepanjants et al., 1997).

Как известно, множество работ посвящено самым разным аспектам биполярности. В предыдущих публикациях, касающихся биполярности, мы исследовали особенности распространения исключительно Medusozoa (*Cnidaria*) – очень разнообразной группы, представители которой имеют в онтогенезе донные и пелагические стадии, обитают в огромном диапазоне глубин, распространены во всех зонах океана и в континентальных водоемах. Неудобство работы с этой группой по проблеме биполярного распространения состоит в том, что в современной фауне Medusozoa почти не осталось реликтовых форм и крайне редки ископаемые остатки. Тем не менее, ранее нами было отмечено 38 биполярных видов и 30 биполярных родов Hydrozoa и Siphonophora (Степаньянц и др., 1996; Stepanjants et al., 1997). Теперь, кроме кнайдарий, мы привлекли для исследования явлений биполярности и данные по радиоляриям. Интерес к этой группе в этом случае связан, во-первых, с тем, что это – сугубо пелагические организмы, имеющие тропическое происхождение (Петрушевская, 1986). Скелетные остатки радиолярий сохраняются в осадочных породах, и, как нам казалось, есть возможность доказательно судить о времени происхождения тех или иных видов и, соответственно, о путях формирования их биполярных ареалов. Однако наши ожидания не оправдались: лишь два вида радиолярий, как будет изложено ниже, могут рассматриваться в качестве реликтовых форм.

В результате, в свете новых данных, наша оценка феномена биполярности несколько отличается от ранее сформулированной.

История развития представлений о биполярности (от капитана сэра Джеймса Росса до наших дней).

Контр-адмирал Джеймс Кларк Росс (James Clark Ross), участвовавший во многих экспедициях и в Арктике, и в Антарктике, и, будучи совсем не биологом, лично собирая и обрабатывая зоологические коллекции, имел возможность сравнить некоторые фаунистические особенности обоих полярных регионов. Результаты этих наблюдений были обобщены в двухтомнике, изданном по материалам и сборам, сделанным во время возглавляемых им антарктических экспедиций на судне «Эребус» (1839–1843). В первом томе этого труда (Ross, 1847) и была высказана идея о биполярном распространении некоторых морских организмов. Дж. Росс принадлежал к числу приверженцев представления о глубинном пути миграций холодноводных видов из северного полушария в южное. Но об этом – несколько позже. Сейчас для нас важно лишь одно –

автором гипотезы биполярного распространения путем глубинных миграций ряда таксонов морских организмов следует считать именно капитана Джеймса Кларка Росса (Андряшев, 1978).

Участник экспедиции Дж. Росса Дж. Гукер (Hooker, 1847) в своем отчете о наземных растениях, изученных во время этих антарктических путешествий, подтверждает гипотезу Росса фактом обнаружения на Огненной Земле видов, известных для Великобритании и не встреченных в тропиках. Альфонс Декандоль в своей «Ботанической географии» (Candolle, 1855) также касается «des espèces disjointes» (видов с разорванным распространением), из которых 32 вида известны для умеренных зон обоих полушарий. На сходство состава родов десятиногих ракообразных Новой Зеландии и Великобритании указывал и Дана (Dana, 1854), но представлениям которого эффект близости фаун умеренных поясов обоих полушарий создают лишь конвергентно возникшие в сходных условиях морфологически сходные виды.

Подчеркнем, что все первооткрыватели феномена биполярности анализировали сходные или одни и те же виды умеренных и даже субтропических зон обоих полушарий, с разрывом их распространения в тропиках, что, конечно, позволило ставить знак равенства между понятиями «биполярное» и «антитропическое» распространение (как это и сделано Кафановым и Кудряшовым (2000)). Посвящая этому вопросу самостоятельное исследование, Берг (1920, 1947) обращает внимание на то, что в «Происхождении видов» Ч. Дарвина (Darwin, 1859) указывает на существование высоко в горах тропической зоны, равно как Южной Австралии и Новой Зеландии, европейских видов (или подвидов одного вида) растений, типичных для равнинных частей умеренных зон северного и южного полушарий, отсутствующих в низменных частях тропиков. Берг рассматривает это сообщение Дарвина как факт, подтверждающий наличие в тропической и субтропической зонах «умеренных форм», а, стало быть, возможность характеризовать ареалы таких видов как «биполярные» (Берг, 1947. С. 128, 129). Если это признавать, то с точки зрения биogeографии биполярное и антитропическое распространение – несколько разные понятия (первое – скорее эколого-биogeографическое) и знака равенства между ними лучше не ставить. При всем этом Берг, анализируя имеющиеся к тому времени литературные данные о близких видах одного рода, встреченных, например, в районах Новой Зеландии, Южной Африки и Южной Америки, с одной стороны, и Англии, Норвегии или Камчатки – с другой, но отсутствующих в тропиках, писал, что «этой своеобразной и загадочной особенности географического распространения было дано название биполярности» (Берг, 1947, с. 128; выделено автором). Рассуждения Берга касались в первую очередь «тождественных форм или подвидов или близких видов» водных млекопитающих и морских рыб, общих «умеренным широтам севера и юга» (Берг, 1947. С. 131).

В фундаментальном исследовании «Фауна Кольского залива и условия ее существования» Дерюгин (1915) посвящает проблеме биполярности отдельную главу «Космополитизм и биполярная теория», в которой преимущественно на морских беспозвоночных анализирует фаунистическое сходство «арктическо-

субарктическо- boreальных» и «антарктическо-субантарктическо-нотальных» зон, в которых встречаются «одни и те же или очень близкие виды», отсутствующие в «тропическо-субтропических водах»¹. Глава эта изобилует примерами, многие из которых в свете новейших исследований устарели, но в отношении некоторых видов, гидроидных, в частности, сохранился их статус «биполярных» (пояснения см. ниже).

Хотя существование биполярных дизьюнкций ныне признается практически всеми биогеографами, тем не менее на протяжении ста с лишним лет вопрос продолжает дискутироваться, находя своих сторонников и противников как по факту наличия феномена, так и по поиску объяснения его причин. Попробуем классифицировать имеющиеся точки зрения.

Идея биполярности решительно отвергается, что аргументируют: а) недостаточной надежностью идентификации видов (Thompson, 1897-1898; Knudsen, 1970; Пастернак, 1973)²; б) полным несходством фаун сравниваемых зон в рамках известных авторам групп организмов (Ortmann, 1896, частично; Dollo, 1904; Stiasny, 1934).

Наличие феномена биполярности поддерживается (здесь приведена лишь часть авторов - таксономистов, фаунистов и биогеографов: Ross, 1847; Dana, 1854; Theel, 1886; Pfeffer, 1891; Murray, 1896; отчасти Ortmann, 1897; Дерюгин, 1915; Берг, 1920, 1947; Bergh, 1933; Зенкевич, 1948, 1960; Hubbs, 1952 [«antitropical», «bitemperate» distribution]; Eckman, 1953; Hubbs et al., 1953; Виноградова, 1955, 1969, 1977; Виноградов, 1959, 1965; Бирштейн, 1960, 1963; Андрияшев, 1964, 1987; Andriashev, 1965; Кусакин, 1967; Петрушевская, 1967; Степаньянц, 1967, 1979; Беклемишев, 1969; Mead, 1970; Аверинцев, 1972; Dunbar, 1979; Расс, 1980; Семенов, 1982; Грузов, 1985; Briggs, 1987; Stepanjants, 1989, 1997а, б; Степаньянц и др., 1996; Воронов и др., 2002; и мн. др.). Ниже приведены наиболее распространенные и используемые объяснения биполярности. Перечисление этих объяснений отнюдь не означает, что авторы принимают их все без исключения³.

Политопное происхождение (1)

Одной из первых была идея независимого происхождения отдельных тождественных видов – «original local creations», обеспеченного сходными услови-

¹ Отметим здесь близость взглядов Берга и Дерюгина (отв. ред.).

² Эта точка зрения полностью опровергается существованием биполярных надвидовых таксонов (отв. ред.).

³ Еще одной, не рассматриваемой авторами гипотезой является гипотеза Еськова [Еськов, К.Ю. Дрейф континентов и проблемы исторической биогеографии // Фауногенез и филоценогенез / Отв. ред. Ю.И. Чернов. М.: Наука, 1984. С. 24-92]. Критически оценивая концепцию континентального дрейфа для объяснения происхождения дизьюнктивных ареалов, он полагает, что возникновение, например, тихоокеанских биполярных ареалов могло происходить внутри исходно единых циркумпацических ареалов за счет вымирания популяций в тропической части Тихого океана. В какой-то мере эта гипотеза близка «ледниковой теории» Л.С. Берга (отв. ред.).

ями среди холодных и умеренных океанических вод в обоих полушариях (Dana, 1854). Dana отметил присутствие ряда родов десятиногих раков – например *Cancer*, *Palaemon* и др., а также очень сходных видов – *Palemon squilla* (Великобритания) и *P. affinis* (Новая Зеландия), – возле Великобритании и Новой Зеландии и отсутствие их в тропической зоне, что позволило ему говорить о тождественности видов с независимым происхождением (Степаньянц и др., 1996; Siepanjants et al., 1997а, б).

Конвергентное происхождение (2)

Близка к первой гипотезе независимого возникновения тождественных или близких видов в умеренных зонах обоих полушарий из тепловодных и даже тропических форм. Основоположником такой трактовки возникновения биполярности считается Гессе (Hesse, 1924). В качестве примера он рассматривает распространение фораминифер рода *Globigerina*, среди которых *G. pachyderma* считается биполярной (Дерюгин, 1915; Берг, 1947). По мнению Гессе, в действительности, это – два тождественных вида, возникших от тепловодного *G. dutertrei* в сходных условиях умеренных вод обоих полушарий. Эта гипотеза перекликается с мнением Бrintтона (Brinton, 1962) и К.В. Беклемишева (1969) – «правилом гомологичности биотопов», высказанным гораздо раньше в отношении распространения медуз (Maas, 1897, 1906, 1909; Vanhoffen, 1906) (см. также далее о теории экологической биполярности).

Реликтовая теория (3)

Самая ранняя, наиболее широко распространенная и по сей день находящая сторонников теория происхождения биполярности может быть условно названа «реликтовой». Основоположниками этой теории были Тиль, Пфеффер и Мёррей (Theel, 1886; Pfeffer, 1891; Мигтуй, 1896), исходившие из представлений об универсальности морской фауны в третичное время, когда климат был достаточно теплым и равномерно распределялся по земному шару, а распространение видов приближалось к всесветному (приведено по: Steuer, 1910; Дерюгин, 1915, Берг, 1947). В период более поздних похолоданий ближе к полюсам морская фауна либо вымерла, либо адаптировалась к холодным водам обоих полушарий и может быть охарактеризована как реликтовая. Напротив, в тропиках, где шла интенсивная конкуренция, реликтовые виды эволюционировали, образовав новую молодую фауну. Берг (1947) категорически отвергал эту позицию, объясняя это тем, что и в дотретичное время были ярко выражены фаунистические зоны, а эволюционировать скорее могла как раз приполярная фауна в резко изменившихся условиях, тогда как тропическая сохранилась почти неизменной. При всем этом Берг терпимо воспринимал позицию Дерюгина (1915), производившего биполярность из космополитизма. Уместно подчеркнуть, что гидроидные (*Cnidaria*, *Hydrozoa*) в силу их пластичности и соответственноши-

рого распространения впервые были предложены Дерюгиным как группа, удобная для изучения феномена биполярности. Примеры Дерюгина убедительны: такие виды как *Filellum serpens*, *Lafoea dumosa*, *Halecium beani*, *Sertularella polyzonias f. gigantea* и др. оказываются переходными от космополитных к биполярным (Степаньянц и др., 1996; Stepanjants et al., 1997).

Среди биогеографов прошедшего столетия реликтовую теорию поддерживает также Бриггс (Briggs, 1987), который, анализируя новейшие взгляды на прерывистое распространение организмов («antitropical disjunction») – концепции «викарионизма», «гологенеза», «островной интеграции» и др., приходит к признанию реликтовой теории в качестве решающей для объяснения механизма «антитропических дизъюнкций». Близкие взгляды высказывают Джармс и Мюленхард-Зигель (Jarms, Mühlenhardt-Siegel, 1998), приближающиеся к представлениям своих предшественников (Crame, 1974, 1996; Van der Spoel, 1991; Dayton et al., 1997).

Современные миграции (4)

Как уже отмечалось, Ортман (Ortmann, 1896) в целом размышлял о преувеличении доказательности примеров явления биполярности. Однако, проанализировав особенности распространения десятиногих раков и не обнаружив среди них ни одного биполярного вида, роды *Crangon*, *Pandalus* и *Pontophilus* с некоторым допущением он склонен считать биполярными. Например по Ортману (Ortmann, 1897. S. 581), несколько видов *Pontophilus* встречены в северном и южном полушариях в холодных и умеренных районах [«...auf der nordlichen als auch auf der südlichen Halbkugel in den gemessigten und kalten Gegenden...»]. Другие виды этого рода обитают на больших глубинах в тропической зоне. На мелководье в тропиках представители этого рода не известны (Ortmann, 1897). Приведенный факт позволяет рассматривать *Pontophilus* как биполярный род, если следовать рассуждениям Ч. Дарвина о наличии европейских видов в горах тропиков (см. выше). Ортман предлагает свою концепцию происхождения биполярного распространения – путем современных миграций с прибрежными или глубинными холодными течениями*. При этом он отдает предпочтение направлению миграций из южного полушария в северное.

Миграционная теория происхождения биполярности имела и имеет широкую поддержку как у классиков-флюнистов, так и у современных биогеографов. Применительно к распространению ряда пелагических организмов она анализировалась на примере радиолярий (Popofsky, 1908), птеропод (Meisenheimer, 1905), некоторых других групп (Chun, 1897; Steuer, 1910).

* Вариантом этой концепции является «адрифтовая теория» Ч. Лайеля, предполагающая возможность миграций морских и наземных организмов с айсбергами и морскими льдами. В качестве вероятной эту концепцию рассматривает Ч. Дарвин (отв. ред.).

Антропогенный перенос (4а)

Среди гидроидных справедливость миграционной теории может быть прослежена на примере эпибионтных видов-обрастателей и видов, дрейфующих с макрофитами, что подробно рассмотрено далее. Из числа планктонных организмов эта теория применима для медуз, чьи полипы, как обрастатели, расселяются с дрейфующими субстратами или судами. Такой же путь допустим и для форм, имеющих пелагические личинки (Theel, 1911, цит. по: Дерюгин, 1915; Милейковский, 1977). Несмотря на то, что по мнению Дерюгина (1915), миграции с помощью личинок мало вероятны, поскольку личинки живут очень недолго (от нескольких часов до нескольких месяцев), а перемещение взвешенных частиц с водами Гольфстрима, например, от норвежского Сигни-Фиорда до Лофотенских островов, занимает около года (Helland-Hansen, Nansen, 1909, цит. по: Дерюгин, 1915). Однако новые данные по времени оседания планул у некоторых гидроидных (Орлов, 1994, 1996) показывают, что и этот путь миграций с поверхностными течениями полностью исключить нельзя.

Глубинные пути миграции (4б)

Глубинные пути миграции как один из вариантов происхождения биполярного распространения следует выделить в самостоятельную концепцию. Впервые ее высказал Дж. Росс в качестве предположения. Не отрицал такой путь и Берг (1947. С. 146), приводящий в качестве типичного примера ареал удильщика *Lophius piscatorius*, распространенного в северной Атлантике к югу до Азорских островов и островов Зеленого Мыса, а в южной Атлантике – к северу до м. Доброй Надежды и опускающегося до глубин более 700 м. Берг предполагает, что этот вид можно найти и на глубинах тропической зоны океана. Однако, в отличие от Ортмана (см. выше), Берг предполагает, что миграции могли идти из северного полушария в южное: «активны обычно северяне» (Берг, 1947. С. 155).

Идея глубинного пути миграций была поддержана и позже – Бирштейном (1963), который полагал, что свойственные некоторым предковым мелководным видам биполярные ареалы сохранились и после их исчезновения у глубоководных потомков; Андрияшевым (1964, 1987), рассматривающим ареалы некоторых рыб (сем. Zoarcidae, Liparididae) явно северотихоокеанского происхождения, мигрировавших, по его мнению, через глубины вдоль западных окраин Северной и Южной Америки в Антарктическую область и создавших здесь вторичный центр видеообразования с большим количеством не только видов, но и родов. По мнению Андрияшева, биполярные виды этих семейств рыб образовались даже раньше, чем в ледниково четвертичное время, и дали в нотальных и полярных водах Южного океана специфическую мелководную фауну. Известна и другая концепция (Виноградов, 1968), объясняющая проникновение пелагических холодноводных видов из одного полушария в другое с глубинными

меридиональными холодными течениями, усиливавшимися в периоды похолоданий.

Ледниковая теория (5)

Один из ведущих апологетов феномена биполярности в прошедшее столетие – Берг, не отвергая полностью большинство из перечисленных выше концепций, рассматривает в качестве основной собственную, так называемую «ледниковую» теорию. По его мнению (Берг, 1947. С. 137), в четвертичную ледниковую эпоху «охлаждением были затронуты не только арктические и умеренные широты, но и тропики». Тогда же многие северные формы проникли в экваториальные воды, а затем – в южное полушарие. В послеледниковые времена, когда температура в тропиках опять повысилась, холдиноводные виды здесь либо вымерли, либо оттеснились к северу и югу. У них была также возможность заселить большие глубины подобно тому, как, согласно Дарвину, наземные растения высоких широт проникли в тропические высокогорья.

Как сказано выше, Берг считал, что расселение происходило в основном с севера на юг. Согласно другому мнению, напротив, в ряде групп могло происходить распространение и с юга на север: рыбы из семейств Clupeidae (Светovidов, 1949) и Liparidae, род *Pseudos* (Андряшев, 1993); большая часть трахимедуз и наркомедуз (Van der Spoel, Heyman, 1983; Van der Spoel, 1991); гидроиды рода *Monobrachium* (Jarms, Mühlenhardt-Siegel, 1998); голотурии рода *Elpidia* (Беляев, 1989).

Плейстоценовый Атлантический хребет (6)

Обмен наземными флорами и фаунами между северным и южным полушариями мог происходить через подводный Атлантический хребет, возвышавшийся, по мнению ряда исследователей, в плейстоцене до 2000 м над уровнем моря (Malaise, 1945. Р. 34; 1972^{*}). Мелазе обнаружил на Огненной Земле представителя европейских пилильщиков рода *Pseudotropophadnus* (Tenthredinoidea) и на этом построил названную концепцию. Если ее принять, то можно использовать как один из вариантов пути происхождения биполярных ареалов ряда видов фауны континентальных водоемов (например, гидр и краспедакуст). В этом случае перенос из одного пресного водоема в другой, из одного полушария в другое мог осуществляться с водными растениями.

Очевидно, что термин «биполярность» этимологически предполагает сравнение полярных флор и фаун. Однако, как видно из предшествующих рассуждений и ссылок, в классическом понимании этого феномена речь идет о поляр-

* Эта экзотическая концепция, к сожалению, не имеет каких-либо убедительных геологических обоснований [см., например: Лавров В.М. Геология Срединно-Атлантического хребта. М.: Наука, 1979. 144 с.] (отв. ред.).

ных, умеренных и даже субтропических типах ареалов. Тем не менее, в понимании ряда исследователей понятие биполярности применимо только к арктической и антарктической биотам, реже к таковым присоединяются boreальные (нотальные) ареалы. Вероятно, такое ограничение в трактовке понятия многие фаунисты и таксономисты, работающие с отдельными группами, ставили себе по незнанию существующей обширной литературы. Достаточно вспомнить здесь монографии по радиоляриям, гидроидам, полихетам, изоподам и др. (Петрушевская, 1967; Степаньянц, 1979; Аверинцев, 1972; Кусакин, 1967; и др.). Семенов (1982. С. 193), занимающийся общими вопросами морской биогеографии и разработавший оригинальную схему широтно-зональной номенклатуры ареалов, называет биполярным «распространение в холодных водах Арктики и Антарктики». В значительной мере так же понимают биполярность некоторые современные западные фаунисты (Piertot-Bults, Van der Spoel, 1979; Jarms, Mühlenhardt-Siegel, 1998) и биогеографы (Dunbar, 1979. Р. 116). У последнего биполярность – это «присутствие очевидно идентичных видов в Арктике и Антарктике без их нахождения в промежуточных умеренных и тропических регионах» [«the presence in the Arctic and the Antarctic of apparently identical species without their presence in the intervening temperate and tropical regions»].

Во второй половине XX в. сформировался новый аспект концепции биполярности, названный «биономической биполярностью» (Андрияшев, 1986, 1987), при исследованиях которого требуется как раз анализ полярных биот^{*}. Следует сказать, что Андрияшев (1987. С. 65) в этом вопросе считает себя в первую очередь последователем Зенкевича, видя в явлении «биономической биполярности» частный случай концепции «широтной симметрии в биологической структуре океана» (Зенкевич, 1948). Тем не менее, в основу трактовки явления биономической биполярности Андрияшевым положена идея Берга (1977) о преобразующем отбирающем воздействии географического ландшафта на организмы. Собственно говоря, речь идет о сходстве абийотических факторов среды. И в этом смысле особенно показательными оказываются близкие экологические характеристики полярных регионов. Совокупное действие сходных определяющих факторов среды, особенно таких как низкие температуры воды, сильно развитая ледовитость морей, короткий период инсоляции для гидробионтов, ограниченный вегетационный период, определяющий характер репродукционных процессов, пролонгированный эмбриогенез, слабая пищевая специализация самих гидробионтов и т. д., создает условия для параллельного возникновения сходных признаков у неродственных видов. Развивая эти положения Берга, Андрияшев (1987) показал независимое происхождение в одинаковых условиях не только неродственных, но морфологически сходных видов, но также ценозов, развивающихся на разных полюсах земли. Наиболее показательным в этом смысле оказывается возникновение криопелагических сооб-

* «Биономический» в первую очередь предполагает анализ не биот, а жизненных форм и биоценозов (отв. ред.).

ществ, таксоценов и отдельных видов со сходными морфологическими признаками (Андряшев, 1967, 1978; Andriashev, 1970). Ряд биологических адаптивных признаков был впервые установлен для рыб Арктики (Расс, 1941; Андряшев и др., 1980), а затем и Антарктики (Андряшев, 1964; White, 1977; White, North, 1985). Особое значение имеют специфические органические вещества антифризного действия, обнаруженные в крови рыб Арктики и Антарктики (De Vries, 1970; De Vries, Lin, 1977; Schneppenheim, Theede, 1982; Андряшев, 1986, 1987). Такая особая морфозоологическая категория жизненных форм рыб была названа криопелагической. К криопелагическим рыбам отнесены активноплавающие формы, постоянно живущие при температуре воды, близкой к замерзанию, и при постоянном контакте с припайным или дрейфующим льдом (Eastman, De Vries, 1985; Андряшев, 1987). В Арктике это в основном виды семейства тресковых, а в Антарктике – широколобики (сем. Nototheniidae, род *Pagothenia*).

Помимо отдельных видов криопелагических рыб, в полярных морях обнаружены и изучены криопелагические ихтиоцены и биоценозы рыб и беспозвоночных в Арктике (McGinitie, 1955; Barnard, 1959; Голиков, Аверинцев, 1977; Мельников, 1980; Mel'nikov 1989) и в Антарктике (Грузов и др., 1967; Андряшев, 1967) и показано сходство между таковыми как на видовом, так и на ценотическом уровнях (Ушаков, 1958; Андряшев, 1987; Svoboda et al., 1995; Stepanjants et al., 2003).

Характер возникновения биономической биполярности было бы интересно проанализировать с позиций эпигенетической теории эволюции, согласно ряду положений которой в условиях некоторых изолированных экосистем – островов, водоемов и ряда экологических ниш эволюционные процессы могут происходить быстрее обычного, что приводит к возникновению особых форм (Шварц, 1980; Левушкин, 1982; Расницын, 1987). На современном уровне представлений это вполне согласуется с гипотезой (как автор выразился – «метафорой») «адаптивного компромисса» (Расницын, 2002). Как мы ее понимаем, суть этой гипотезы исходит из весьма противоречивой потребности в оптимизации адаптаций организма. В особых условиях среды неизбежны компромиссы между этими противоречиями, урегулирование которых ведет к ускоренным эволюционным процессам, приводящим к образованию особых форм (видов) с закрепленными генетически и сходными в одинаковых условиях признаками.

Заканчивая исторический обзор формирования мнений и подходов к проблеме биполярного распространения организмов, сейчас возможно, как нам кажется, предложить новую формулировку феномена биполярности.

Заслуживает внимания современный взгляд на особенности биполярных ареалов ряда фораминифер, при объяснении происхождения которых речь идет о генетическом обмене в рамках одного и того же субполярного вида из Арктики и Антарктики (Norris, Vargas, 2000; Darling et al., 2000).

Определение феномена биполярности. Биполярность – широкое распространение одних и тех же или близкородственных или даже далеких по происхождению таксонов (видов, родов или единиц более высокого ранга) флоры и

фауны со сходными морфологическими признаками и приуроченных к сходным условиям среды холодных и умеренных зон обоих полушарий.

Представители биполярных таксонов встречаются в полярных и умеренных зонах Земли, характеризующихся определенным комплексом внешних факторов среды. Эти организмы могут быть встречены также в субтропической и даже в тропической зонах, но на соответствующих глубинах, с теми же или близкими условиями среды. По отношению к ареалам морских организмов, рассматриваемых как «биполярные», но встреченных на глубинах в тропической зоне, предлагается понятие «подныривающие»¹ биполярные виды. Иными словами, биполярность нельзя рассматривать как чисто биогеографическое понятие, а его следует считать в равной мере экологическим феноменом². Мы полагаем, что нельзя смешивать понятия «биполярное» и «антитропическое» распространение, поскольку второе – как раз чисто биогеографический термин. Антитропические ареалы имеют виды, полностью отсутствующие в тропической зоне. Также, по нашему мнению, биполярное распространение нельзя считать, в отличие от «антитропического», «прерванным» (дизъюнктивным), поскольку точки обнаружения того или иного биполярного вида, будучи нанесенными на карту, характеризуют вид как почти всесветный³.

Особенности биполярного распространения радиолярий

В данной работе под *Radiolaria* понимается группа протист (ранг класса), включающая подкласс *Euradiolaria* Lawrence, 1931 с надотрядами *Phaeodaria* Haeckel, 1879 и *Polycystina* Ehrenberg, 1838. В рамках последнего рассматриваются отряды *Spiromellaria* и *Nassellaria* (Петрушевская, 1984, 1986). Здесь не обсуждаются *Acantharia* Müller, 1855, поскольку многие систематики оспаривают их принадлежность к радиоляриям (Levine et al., 1980; Решетняк, 1981; Page, 1984). Исследования особенностей распространения радиолярий стали возможными в настоящее время, благодаря совершенствованию точности идентифи-

¹ Термин «подныривающие» предложен А.Ф. Емельяновым (личное сообщение.), что с благодарностью принимают авторы данной статьи.

² Странным образом авторы статьи в сборнике, посвященном общим вопросам биогеографии, предпочитают использовать это двойственное понятие, но не сугубо биогеографическое (см. ниже) понятие «антитропичность» (отв. ред.).

³ Более отчетливо эту мысль выразил Городков (1991. С. 20) [Городков К.Б. Проблема симметрии в хорологии // Теоретические аспекты зоогеографии и систематики // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. / Отв. ред. Ю.А. Песекко. 1991. Т. 234. С. 3-47]: «Берг (1947. С. 129), Экман (Ekman, 1953) и Андрющик (1987) подчеркивают условность этого термина [биполярность], поскольку он в первую очередь применяется к таксонам умеренных поясов, поэтому удачен термин «антитропический», предложенный взамен Хаббом (Hubb, 1952). По-видимому, более корректно считать собственно биполярное, бигемператное и бисубтропическое распространение типами антитропического». Что касается дизъюнктивности биполярных ареалов, то все, конечно, зависит от степени картографической генерализации. В любом случае, в соответствии с номенклатурой, предложенной Городковым (I.c.), биполярные ареалы можно называть «антитропическими космополитными» [но не «космополитическими,» как у Городкова] (отв. ред.).

кации видов современными таксономистами (известно около 4 000 современных и много тысяч ископаемых видов), исследованиям фауны радиолярий практически из всех регионов Мирового океана и благодаря наличию у авторов данной статьи больших коллекций, позволяющих лично удостоверяться в видовой принадлежности встреченных форм и в валидности видов, содержащихся в таксономических списках. Следует подчеркнуть, что в стандартных планктонных ловах представители *Polycystina* попадаются крайне редко из-за их размеров, существенно меньших, чем размеры ячеи сит, которыми оборудованы стандартные планктонные сети. Напротив, относительно крупные раковины *Phaeodaria*, как правило, хорошо и в полном объеме представлены в планктонных пробах. Другой информативный и достоверный путь изучения фауны радиолярий – сбор материала из донных отложений Мирового океана. Особенно богатый материал из донных осадков начал поступать в результате комплексных геологических исследований океана, начавшихся в 1950-е гг. (DSDP). Регулярные сборы поверхностного (современного) слоя осадков в разных районах океана позволяют получить средние многолетние данные о распространении радиолярий.

Для работы по данной тематике нами использовано большое количество таксономических и фаунистических публикаций, как классических, так и новых (Bailey, 1856; Ehrenberg, 1862, 1872; Haeckel, 1862, 1881, 1887; Brandt, 1895; Cleve, 1899, 1900, 1901; Jørgensen, 1900, 1905; Borger, 1901; Popofsky, 1908, 1913; Haecker, 1908; Догель, Решетняк, 1952; Решетняк, 1955, 1966, 1981; Riedel, 1958, 1971; Riedel, Sanfilippo, 1970, 1971; Riedel et al., 1985; Hülsemann, 1963; Hays, 1965; Петрушевская, 1966, 1971, 1972, 1979, 1981, 1986; Nigrini, 1967, 1970, 1971; Кругликова, 1969, 1975, 1977, 1988, 1995; Casey et al., 1971; Ling et al., 1971; Kling, 1973, 1976, 1977; Bjorklund, 1974, 1984; Ling, 1974; Chen, 1975; Renz, 1976; Weaver, 1976; Johnson, Nigrini, 1980, 1982; Takahashi, Honjo, 1981; Nakaseko, Nishimura, 1982; Blueford, 1983; Bjorklund, Goll, 1984; Kruglikova, 1989а, б, 1999; Kruglikova, Bjorklund, 2001; Takahashi, 1991; Abemann, 1992а, б; Boltovskoy et al., 1993; Abemann, Gowing, 1996; Boltovskoy et al., 1996; Cortese, Bjorklund, 1996; Nishimura et al., 1997; Bjorklund, Kruglikova, 1998, 2003; Bjorklund et al., 1998; Dolven, Bjorklund, 2001; и др.).

Приступая к изучению особенностей распространения радиолярий, авторы статьи располагали многими сотнями проб современного планктона и палеоген-голоценовых донных осадков из различных районов Мирового океана – из Гренландского и Норвежского морей; прибрежий Исландии; из норвежских фиордов; из евразийских арктических морей; из высоких широт Арктического бассейна; из разных областей Атлантического, Индийского и Тихого океанов, включая тропическую зону; из российских дальневосточных морей, а также из Атлантического и Индийского секторов Антарктики.

Суммируя литературные и собственные данные, мы имеем в настоящее время возможность оценить примерное число видов радиолярий в некоторых зонах океана, подчеркивая при этом, что нас в основном интересует относительно холодноводная фауна (обитание в основном при температурах $-2 - +5^{\circ}\text{C}$ и до

+13° С, – по данным Петрушевской (1971, 1986).

В Арктическом бассейне известно около 70 видов; в Охотском море – около 100; в Беринговом – около 80; во всей аркто-бореальной зоне Тихого океана – более 200; в Норвежском море – более 70; в Антарктике – около 70. Поскольку радиолярии – группа тропического происхождения, основная их масса представлена тепловодными видами (несколько тысяч), обитающими в тропической зоне (субповерхностные слои: 50-500 м). Очевидно, что эти виды в рамках данной статьи не анализировались.

В Прил. 1 дан список видов радиолярий, ареалы которых в той или иной форме можно квалифицировать как биполярные (в принятом нами смысле). Чтобы было понятно, из чего, по нашим представлениям, слагается биполярный тип распространения каждого вида, приведены характеристики распространения видов в северном и южном полушариях. Как видно из списка, к биполярным отнесено 32 вида феодарий, спрумеллярий и насселярий. Приходится отметить, что на уровне сегодняшних знаний для радиолярий не отмечено биполярных родов или таксонов более высокого ранга.

Из числа названных видов специального внимания заслуживает *Seihopyllum meunieri* Schroeder, 1914 (№ 27, Прил. 1) (рис. 1). Ареал этого вида полностью соответствует корневому значению термина «биполярность» – он известен только из высокой Арктики (Bjørklund, Kruglikova, in press) и гляциальной Антарктики (Кругликова. Атлас микроорганизмов..., 1977). Вполне возможно, что единичные обнаружения этого вида в Карском море и в водах Центрального По-

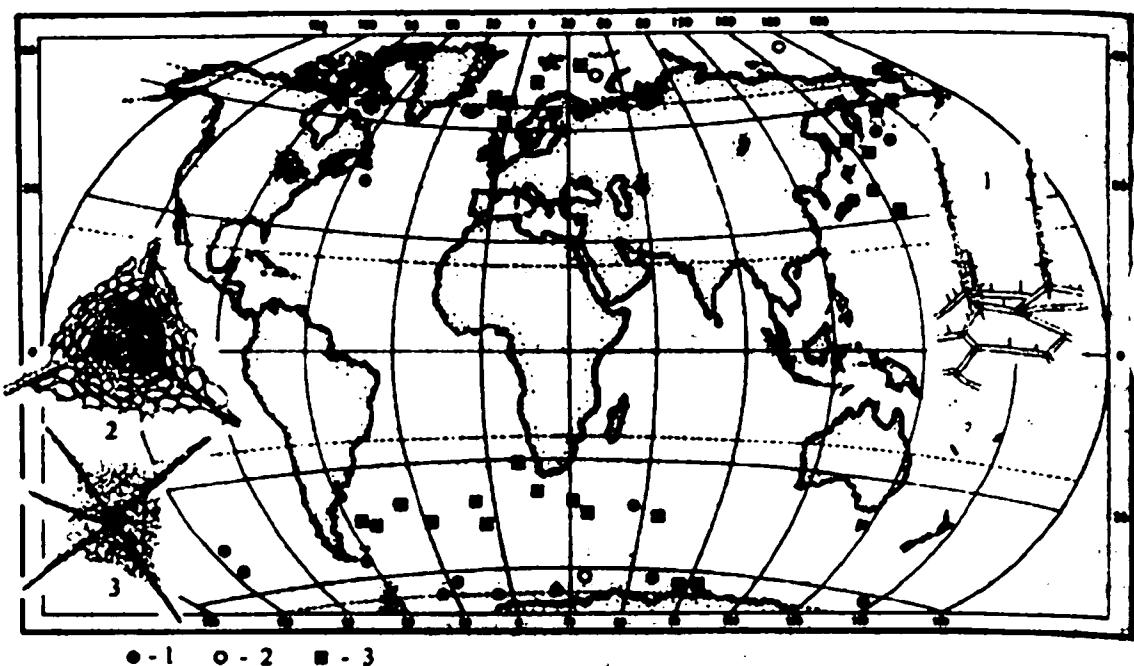


Рис. 1. Карта-схема биполярного распространения трех видов радиолярий:

1 – *Amastigum spinosum* (Borgert, 1901) (№ 5; здесь и на рис. 2 указаны номера видов в Прил. 1); 2 – *Rhisoplecta boreale* (Cleve, 1899) (№ 12); 3 – *Seihopyllum meunieri* (Schroeder, 1914) (№ 27)

лярного бассейна, равно как в гляциальной подобласти Южного океана, свидетельствуют о возможном появлении сходных видов в особых ледовых условиях (см. выше), т.е. речь идет об одном из проявлений экологической биполярности.

Близки к ареалу *Sethophyllum meunieri* ареалы еще 8 видов: из *Phaeodaria* – *Aulocantha laevissima* Haeckel, 1887 (№ 1), *Aulastrum spinosum* Borgert, 1901 (№ 5) (рис. 1), *Sagenoscena irmmingeriana* Borgert, 1901 (№ 8), *Coelographis antarcticus* Haecker, 1907 (№ 9); из *Spongillaria* – *Spongotrochus glacialis* Popofsky, 1908 (№ 18) (рис. 2); из *Nassellaria* – *Plectacantha oikiscos* Joergensen, 1905 (№ 24), *Lophophora clevei* Petrushevskaya, 1971 (№ 25), *Mitracalpis araneasera* Popofsky, 1908 (№ 26). На сегодня есть данные о распространении этих видов в арктических и высокобореальных водах Атлантики и Пацифики или только Пацифики, равно как в гляциальной подобласти Антарктики.

Представители *Spongurus pylomaticus* (Riedl, 1958) (№ 14) и *Stylochlamidium venustum* (Bailey, 1856) (№ 17) заметно различаются морфологически в северном и южном полушариях (Кругликова, 1969, 1977), но, тем не менее, каждый из них пока рассматривается как один и тот же вид в обоих акваториях. Не исключено, что и в данном случае речь может идти о близких видах со сходными признаками, т. е. возникших независимо, под действием одинаковых условий (экологическая биполярность).

Actinomma leptoderma leptoderma (Joergensen, 1900) (№ 10) также может рассматриваться в свете представлений об экологической биполярности. По мнению С.Б. Кругликовой (неопубликованные данные), *A. leptoderma leptoderma* (трехсферная) – неотенический вид, произошедший в полярных условиях Арктики от высокобореального северного, четырехсферного *Crotynechinus borealis* (Joergensen, 1905). В Антарктике же обитает очень морфологически сходный с северным, также трехсферный и, вероятно, ошибочно идентифицируемый как *A. leptoderma leptoderma*, другой вид, происходящий в сходных условиях неотеническим путем от близкородственного *Crotynechinus antarcticus*.

Значительная часть биполярных видов среди *Spongillaria* – *Echinomma delicatulum* (Dogiel, 1952) (№ 11), *Rhisoplegma boreale* (Cleve, 1899) (№ 12) (Рис. 1.), *Stylactactus pyriformis* (Bailey, 1856) (№ 13) и *Nassellaria* – *Enneaphormis rotula* Haeckel, 1881 (№ 19), *E. enneastrum* Haeckel, 1887 (№ 20), *Protoscenium simplex* (Cleve, 1899) (№ 21), *Ceratocyrtis hystericosa* Jorgensen, 1905 (№ 22), *Phormacantha hysirix* Joergensen, 1899 (№ 23), *Mitracalpis araneasera* Popofsky, 1908 (№ 26), *Androcyclas gamphonycha* (Joergensen, 1900) (№ 28), *Carocalyptra craspedota* (Joergensen, 1900) (№ 29), *Lithomitra clevei* Petrushevskaya, 1974 (№ 30), *Lithomitra arachnea* (Ehrenberg, 1862) (№ 31) (Рис. 2), *Cycladophora davisiana* Ehrenberg, 1862 (№ 32) – имеет очень широкие ареалы, границы которых лимитированы сходными экологическими параметрами. Точки обнаружения этих видов на карте можно найти практически во всех зонах океана, включая тропики, однако, в зависимости от экологических требований вида, глубины их распространения в различных зонах различны. Иными словами, вид мигрирует вслед

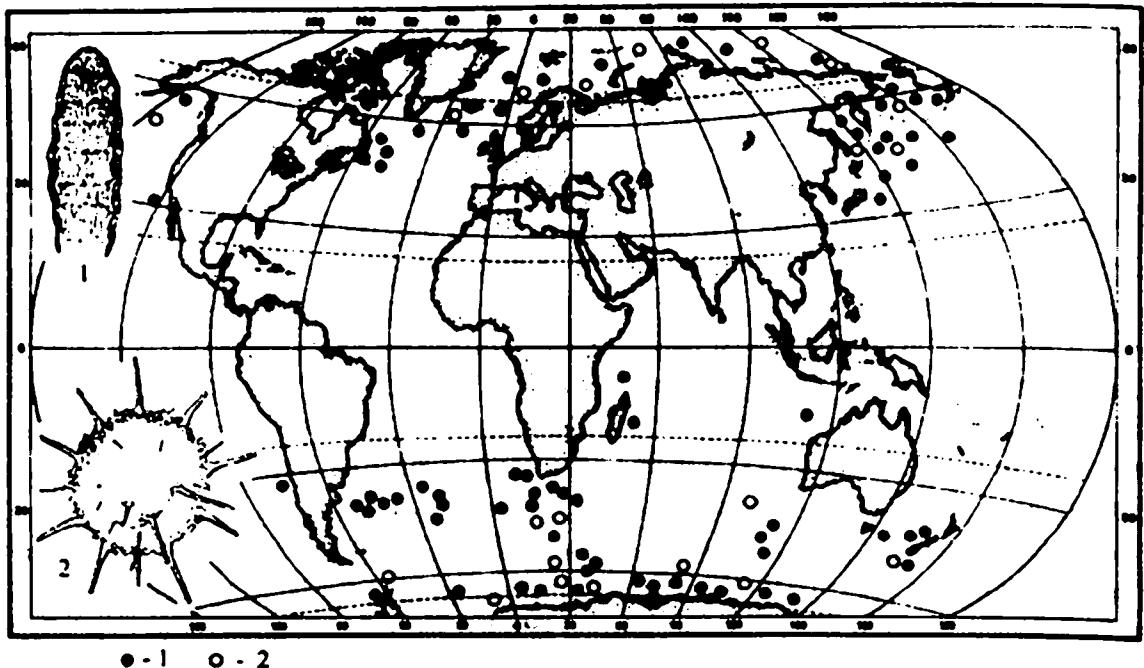


Рис. 2. Карта-схема биполярного распространения двух видов радиолярий:
1 – *Spongistochus glacialis* (Popovskiy, 1908) (№ 18); 2 – *Lithomura erachnea* (Ehrenberg, 1862) (№ 31)

за достаточно низкими температурами и другими адекватными условиями среды (явление широтной вертикальной субмергенции; см.: Haecker, 1908; Решетняк, 1965).

Ареалы пяти видов мы можем пока лишь условно назвать биполярными из-за отсутствия уточненных данных по их вертикальному распределению. На сегодняшний день большая часть их обнаружений приурочена к значительным (субповерхностным и батиальным) или даже к абиссальным глубинам океана. Отсутствуют уточненные данные о местах их выхода к поверхностным или субповерхностным водам. Из Phacodaria это *Aulodendron verticillatum* Haecker, 1908 (500-3420 м; № 2), *Aulaceros irregularis* Haecker, 1908 (0-8500 м; № 3), *Autographonium antarcticum* Haecker, 1908 (0-8500 м; № 4), *Castanidium inclinatum* Reschotnjak, 1952 (0-4000 м; № 7); из *Spongellaria* – *Styloclista validispina* Joergensen, 1905 (№ 15).

Представляет интерес распространение *Castanura primitiva* Reschotnjak, 1952 (4000-8000 м; № 16), поскольку все его обнаружения приходятся на абиссальные глубины вывоокбореальной Пацифики и гляциальной Антарктики. Вопреки мнению Виноградова (1968. С. 175) о том, что на глубинах выше 4000 м «фауну радиолярий следует признать малосамостоятельной», данный вид ни разу не отмечался на меньших глубинах и потому должен быть охарактеризован как типичный глубоководный биполярный, возможно, тихоокеанский. Тем не менее, размытая над путями происхождения биполярности у подобных, исключительно глубоководных видов, можно остановиться на пути, предполагаемом Виноградовым (I. c.) – с меридиональными потоками глубинных субпо-

лярных вод, преимущественно антарктического происхождения.

Все перечисленные виды – типичные представители современной фауны рассмотренных групп радиолярий. Они не имеют аналогов в древней фауне Euradiolaria. Однако по данным Петрушевской (1986), два вида *Nassellaria* – *Enpeaphormis rotula* Haeckel, 1881 (№ 20) и *Diplocyclas davisianna* (Ehrenberg, 1862) (№ 32) – могут рассматриваться как реликты древних родов палеогеновой или меловой фауны, находящихся в настоящее время на географический окраинах центра своего происхождения (в субповерхностных водах) (см. Прил. 1) и населяющих глубины тропической зоны, не выходя в этом районе на поверхность.

Необходимо еще раз остановиться на факте отсутствия среди радиолярий биполярных таксонов надвидового ранга. Это может быть объяснено двумя причинами: 1) плохо разработанной системой надвидовых таксонов; 2) тем, что тропическое происхождение радиолярий в целом вряд ли способствует интенсивному видообразованию в умеренных и, тем более, в полярных водах, а современное расселение видов, вероятнее всего, происходящее преимущественно с глубинными меридиональными течениями, вряд ли приводит к возникновению видов, которые возможно объединить в родственные группы ранга рода и выше.

Данные по биполярному распространению радиолярий можно резюмировать следующим образом: 1) из 32 видов феодарий, сферелярий и насселярий, ареалы которых могут быть охарактеризованы как биполярные, почти все относятся к современной фауне и не имеют аналогов среди ископаемой фауны эурадиолярий; 2) только два вида насселярий можно считать реликтами древних родов палеогеновой или меловой фауны; 3) возникновение биполярных ареалов некоторых видов радиолярий следует объяснить их глубинным распространением с холодными меридиональными течениями; 4) среди тропических по происхождению эурадиолярий, на географических окраинах центра происхождения ряда родов в северном и южном полушариях могла возникнуть холодноводная фауна, представленная близкими, но разными видами, иными словами, среди отмеченных выше 32 видов, отнесенных здесь к биполярным, значительная часть должна рассматриваться как пример экологической биполярности; 5) биполярных родов и, тем более, таксонов более высокого ранга среди радиолярий пока не отмечено.

Особенности биполярного распространения Medusozoa

Как уже отмечено ранее (Степаньянц и др., 1996; Stepanjants et al., 1997), упоминания о биполярном распространении книдарий – гидроидных, сифонофор и сцифоидных – Medusozoa (не обсуждаются Anthozoa) встречаются во многих публикациях таксономистов и фаунистов, работающих с этими группами беспозвоночных (Chun, 1897; Vanhoffen, 1902, 1906; Maas, 1906, 1909; Broch, 1910; Степаньянц, 1967, 1979; Анцулевич, 1987; Маргулис, 1989; Stepanjants, 1989;

Van der Spoel, 1991; Svoboda et al., 1995; Stepanjants et al., 1997b; Шейко, Степаньянц, 1997; Sheiko, Stepanjants, 1997; Jarms, Mühlenhardt-Siegel, 1998; Stepanjants, Svoboda, 2001; Svoboda, Stepanjants, 2001; Stepanjants et al., 2003), и в общефаунистических или биogeографических исследованиях (Дерюгин, 1915; Берг, 1947; Ушаков, 1958). Однако очень часто из таких публикаций становится ясно, что авторы не вполне четко представляют себе, что должно вкладываться в понятие «биполярный ареал», либо, так или иначе трактуя биполярность, они дают этому явлению весьма расплывчатое объяснение. Идентификации видов, приводимых ранее в качестве биполярных, в настоящее время справедливо могут не вызывать доверия. Например, «классический биполярный» вид гидроидов *Campanularia verticillata* (L., 1758), упоминаемый Дерюгиным (1915) и Бергом (1947), в действительности имеет совсем другой ареал: принадлежащий семейству Campanulariidae, этот вид относится к другому роду – *Rhizocaulus verticillatus* (L., 1758) (Stechow, 1919; Cornelius, 1982, 1995a; Stepanjants, 1989) и имеет хорошо очерченное boreально-арктическое распространение в северном полушарии. В южном полушарии *R. verticillatus* не встречается вовсе, но здесь найден совсем другой, панантарктический вид *Siegella grandis* (Hickson et Gravely, 1907) из семейства Campanulinidae (Stechow, 1919; Степаньянц, 1979), расположение гидротек на полисифонных ствole и ветвях колоний у которого весьма сходно с таковым у *R. verticillatus* (мутовками). Этот признак – то единственное, что объединяет оба вида.

В настоящее время надежность и точность идентификации видов Medusozoa значительно повысилась – множество квалифицированных систематиков по киандариум работают на материалах, полученных с глубин от поверхности до абиссали из разных акваторий и географических зон Мирового океана, от Арктики до Антарктики. Нами составлены видовые списки Medusozoa по собственным, весьма богатым коллекциям Зоологического института РАН и по данным публикаций известных современных систематиков (Briggs, 1928, 1938; Human, 1929–1931; Fraser, 1940, 1941, 1943a, b, 1944, 1946; Manton, 1940; Kramp, 1942, 1943a, b, 1961, 1963, 1965, 1968; Russel, 1953, 1970; Hirai, Kakimura, 1957; Vervoort, 1959, 1966, 1967, 1968, 1972, 1985, 1993a, b; Наумов, 1960, 1961, 1971; Brinckman, 1962, 1965; Blanko, 1963, 1967, 1969, 1977, 1978, 1980, 1982, 1991; Yamada, 1964; Hirai, Yamada, 1965; Brinckmann-Voss, 1966, 1970, 1989; Степаньянц, 1967, 1975, 1979, 1980, 1988, 1994; Calder, 1970, 1971, 1972a, b, 1975, 1983, 1984, 1986a, b, 1988, 1991, 1993a, b, 1996, 1997; Uchida, 1970; Alvarino, 1971; Christiansen, 1972; Edwards, 1972, 1973, 1983; Robins, 1972; Cornelius, 1975a, b, 1979, 1982, 1987, 1990, 1992, 1995a, 1998, 1999; Millard, 1975, 1977, 1978, 1979; Hirohito, 1977, 1984, 1988, 1995; Vervoort, Vasseur, 1977; Bouillon, 1975, 1978a, b, c, 1984, 1985, 1995a, b; Kubota, 1978, 1987, 1989, 1991, 1992a, b, 1993, 1999; Svoboda, 1979; Маргулис, Карлсен, 1980, 1985; Чаплыгина, 1980, 1992, 1993; Arai, Brinckmann-Voss, 1980; Larson, 1980, 1989, 1990; Boero, 1981; Kubota, Yamada, 1982, 1992; Анцулевич, Степаньянц, 1985; Watson, 1985, 1992, 1998; Calder, Vervoort, 1986, 1998; Анцулевич, 1987; Campbell, 1987, 1989; Ramil,

Vervoort, 1992; Rees, Vervoort, 1987; Jarms, 1988, 1990, 1991, 1994, 1997; Larson, Fautin, 1989; Маргулис, 1989; Степаньянц, Лобанов, 1989; Brinckmann-Voss et al., 1989; Gibbons, Riland, 1989; Stepanjants, 1989, 1998, 1999, 2001; Степаньянц и др., 1990, 1996; Namikawa et al., 1990, 1992; Beshbeeshy, 1991; Larson et al., 1991; Namikawa, 1991; Ryland, Gibbons, 1991; Svoboda, Cornelius, 1991; Yamada, Kubota, 1991; Boero, Hewitt, 1992; Kubota, Takashima, 1992; Pages et al., 1992; Antsulevitch, Vervoort, 1993; Boero, Bouillon, 1993a, b; Pugh, Pages, 1993; Pages, Kurbjewit, 1994; Boero et al., 1995; Medel, Vervoort, 1995, 2000; Segonzac, Vervoort, 1995; Svoboda et al., 1995, 1997; Marques, 1996; Migotto, 1996; Peña Cantero et al., 1996, 1997a, b; Schuchert, 1996, 1997a, b, 2001a, b; Степаньянц, Дианов, 1997; Pages, 1997; Stepanjants et al., 1997, 1998, 1999a, b, 2003; Brinckmann-Voss, Arai, 1998; Gravier-Bonnet, 1998, 1999; Jarms, Mühlenhardt, 1998; Mapstone, 1998; Marques, Migotto, 1998; Medel, Lopez-Gonzalez, 1998; Migotto, Calder, 1998; Peña Cantero, 1998; Ramil et al., 1998; Panteleeva, 1999; Panteleeva et al., 1999; Bouillon, Boero, 2000; Marques, Calder, 2000; Marques et al., 2000; Ansin Agis et al., 2001; Hewitt, Goddard, 2001; Stepanjants, Svoboda, 2001; Stubing, Piepenburg, 1998; Svoboda, Stepanjants, 2001; Watson, Vervoort, 2001; Bouillon et al., 2002; и мн. др.).

В большинстве случаев надежность идентификации видов не вызывает сомнений. Фактическим материалом для изложенных далее заключений служит база данных, включающая около 800 видов Hydrozoa, Siphonophora, Scyphozoa и Cubozoa (Siphonophora рассматривается здесь как самостоятельный класс). База данных включает информацию об обнаружении видов в 9 акваториях северной Пацифики (тихоокеанское побережье Аляски, Алеутские острова, Командорские острова, восточное побережье Камчатки, Берингово море, Охотское море, Курильские острова – к северу и к югу от прол. Фриза, северная часть Японского моря – до 30° с.ш.); в 12 акваториях Арктического бассейна и в Белом море (восточная и западная Гренландия, Канадский Арктический архипелаг и прибрежья Лабрадора, северное побережье Норвегии, Баренцево, Карское, Лаптевых, Восточно-Сибирское, Чукотское моря и море Бофорта); в 21 акватории Южного океана (моря Росса, Беллинсгаузена, Уэдделла, Содружества, Моусона, Рисер–Ларсена, Космонавтов, Дейвиса, Дюмон Д'Юрвиля, Земля Грейама, о-в Маккуори, о-в Южная Георгия, западные антарктические острова, восточные антарктические острова, открытые части Индийского, Атлантического и Тихого океанов, шельф Патагонии, южная Африка, южная Австралия с Тасманией, южная часть Новой Зеландии с прилегающими островами).

В Прил. 2, как и для радиолярий, дан список таксонов Medusozoa, распространение которых в северном и южном полушариях можно квалифицировать как биполярное (в принимаемом нами смысле). Обращает на себя внимание тот факт, что, в отличие от радиолярий, где биполярными оказываются только виды, среди медузозоев имеются не только биполярные виды, но также рода и семейства. Опубликованные ранее списки биполярных таксонов Medusozoa (Степаньянц и др., 1996; Stepanjants et al., 1997), по мере ознакомления с новыми лите-

ратурными данными и собственными материалами, подверглись некоторому уточнению (Прил. 2). Как видно из нового списка, оказалось возможным уменьшить число биполярных видов почти на одну треть (24 вместо 38 ранее); 30 родов и, как прежде, 4 семейства следует считать биполярными. Анализируя приведенный в Прил. 2 список биполярных таксонов Medusozoa, мы в первую очередь имели в виду четыре, как нам кажется, наиболее важных обстоятельства: 1) ископаемых остатков Medusozoa почти нет (исключение - гидрокораллы и конуляты), а принадлежность к медузозоям обсуждаемых палеонтологами отпечатков (за редким исключением), на наш взгляд, весьма проблематична; 2) изучаемая группа высоко пластична по отношению к среде обитания, чем в первую очередь следует руководствоваться при объяснении такого большого количества в ее рамках биполярных видов, родов и даже нескольких семейств; 3) Medusozoa, как видно даже из самого названия группы, – либо полностью пелагические организмы, либо представлены как донными, так и пелагическими стадиями; 4) значительная часть представителей Medusozoa, а именно, донные стадии многих Hydrozoa – эпибионты, что позволяет видам легко расселяться. Уместно здесь повторить, что принимаемое нами понятие «биполярность» трактуется в гораздо более широком объеме, чем это принималось до сих пор.

Безусловно, следует обратить внимание на то, что почти половина биполярных видов Medusozoa – пелагические животные (11), значительная часть которых (8) вообще не имеет донную стадию развития или таковая пока не установлена: *Paragotoea bathybia* Kramp, 1942, *Yakovia polinae* Margulis, 1989, *Botryupeta brucei* Browne, 1908, *Ptychogastria polaris* Allman, 1878, *Dimophyes arctica* (Chun, 1897) (рис. 3), *Muggiaeae bargmannae* Totton, 1954, *Atolla wivillei* Haeckel, 1876, *Periphilla periphilla* (Peron et Lessueur, 1809). Из числа этих пелагических видов 4 – преимущественно глубоководные. Биполярные ареалы этих четырех видов возникли, скорее всего, благодаря существованию глубоководных меридиональных полярных или субполярных потоков (Виноградов, 1968). Это не противоречит основополагающим, близким к высказанному, мнениям (Ross, 1847; Ortmann, 1896; Chun, 1897), а также современным взглядам (Бирштейн, 1963; Андриашев, 1987; и др) (см. выше). Во всех перечисленных случаях предпочтительной трактовкой оказывается возможность современных глубоководных миграций. К этой же группе, по-видимому, в дальнейшем будет отнесен вид *Voragoneta profundicola* Naumov, 1971; скорее всего, по нашему мнению, это – единственный представитель рода *Voragoneta*, хотя ныне известно 3 вида этого рода, последний из которых описан как *V. lacinaria* из моря Уэдделла, с глубины 1583 м (Bouillon et al., 2002).

Остальные 13 биполярных видов имеют полипоидные стадии, обитающие либо исключительно эпибионтно: *Obelia longissima* (Pallas, 1766), *Stauropora mertensii* Brandt, 1835, *Filellum serpens* (Hassal, 1848), *Monobrachium parasitum* Mereschkowsky, 1877, либо встречающиеся в качестве обрастателей: *Sertularella polygonias* (L., 1758), *S. gayi* (Lamouroux, 1821), *Symplectoscyphus tricuspidatus*

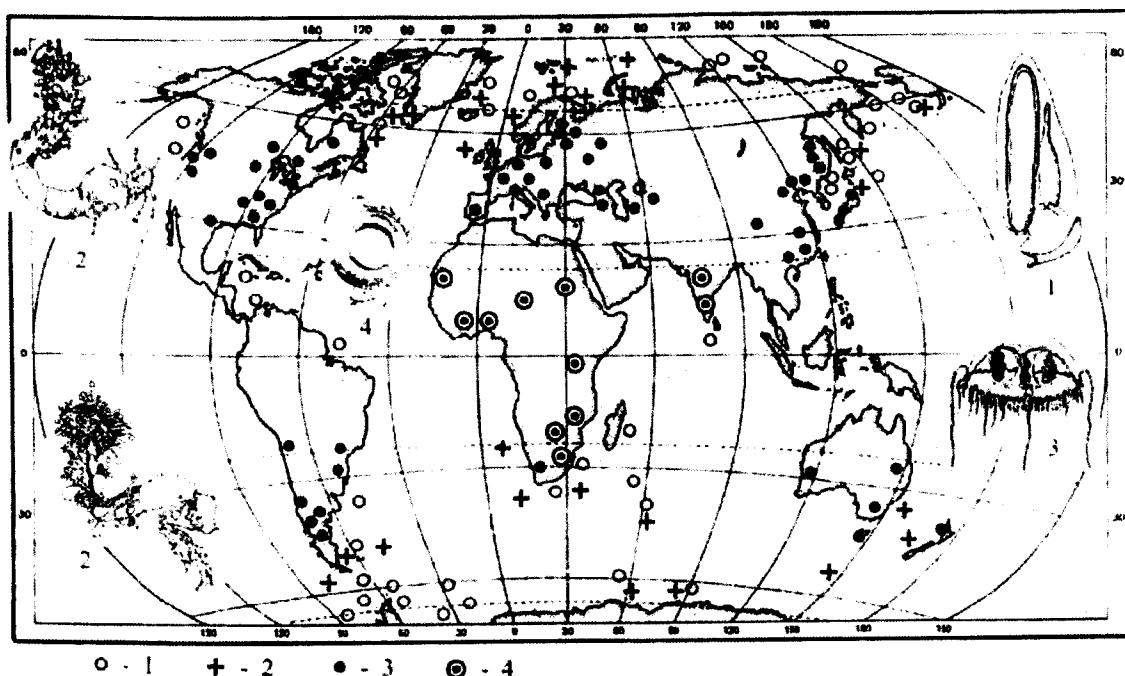


Рис. 3. Карта-схема биполярного распространения некоторых Medusozoa (Cnidaria):

1 – *Dimophyes arctica* (Chun, 1897) (№ 21 в прил. 2) («сподныряющий» вид); 2 – семейства *Candolabridae* (Hydrozoa, Anthecata) (Прил. 2), включающего роды *Candolabrum* и *Monocoryne* (изображены разные виды последнего из северного и южного полушарий); 3 – *Craspedacusta* (Hydrozoa, Limnomedusa, Olindiidae) (Прил. 2); 4 – *Limnocalymene* (Hydrozoa, Limnomedusa, Olindiidae), тропический ареал которого приводится для сравнения с предыдущим

(Alder, 1856), *Abietinaria abietina* (L., 1758), *Grammaria abietina* (M. Sars, 1851), *Aryptolaria conferta* (Allman, 1877), *Kirchenpaueria pinnata* (L., 1758), *K. bonneviae* (Billard, 1906), *Halopteris catharina* (Johnston, 1833). Расселение этих видов связано с днищами судов, которые они обрастают, с дрейфующими водорослями и другими плавающими предметами. Пластиность по отношению к среде дает им возможность переживать неподходящие условия, например, высокие температуры тропиков, и, «проскочив» их (стабильные популяции этих видов отсутствуют в тропиках), осваивать новые территории в другом полушарии, адекватные требуемым условиям.

На особенностях биполярных ареалов ряда видов остановимся более подробно. Из числа пелагических медузозоев хорошо прослежены особенности экологии сифонофоры *Dimophyes arctica* (Chun, 1897). Этот вид, впервые обнаруженный в Арктике, позже был встречен во всех зонах Мирового океана, вплоть до Антарктики, включая воды Карибского моря и других тропических районов (Степаньянц, 1975)*. Долгое время его относили к видам со всемирным распространением. Однако позже было показано, что границы ареала этого вида определяются холодными водными массами и течениями. Применение стати-

* Даже при принимаемом авторами очень широком толковании явления биполярности вряд ли кто из биогеографов, кроме, разумеется, авторов статьи, рискнет назвать биполярным вид с подобным ареалом. Это – типичный космополит в общепринятом понятии (отк. ред.).

стических методов (Степаньянц, Лобанов, 1989), в том числе и новейших, таких как метод компьютерной визуализации (Степаньянц, Дианов, 1997), позволило показать, что вид размножается в водных массах полярного генезиса. Обнаружение его в Карибском море, в слое 500-200 м, при температуре ниже 10° С и солености менее 35‰, свидетельствует о проникновении в этот регион субантарктических водных масс (рис. 4). В тропической зоне известно несколько обнаружений этого вида, на глубинах выше 1000 м, что позволяет трактовать появление *D. arctica* в тропиках проникновением холодных водных масс*. При мерно так же можно охарактеризовать ареал сифонофоры *Muggiaeae bargtappae*, сопровождающей почти всегда *D. arctica* в Арктике и северной Пацифики. Известно, что *M. bargtappae* обитает при температурах от -1,45 до +4° С (Степаньянц, 1967).

У *Filellum serpens* (Hassal, 1848) отсутствует пелагическая стадия. Это – эпифионт, чьи колонии селятся на других организмах, преимущественно на колониях других видов гидроидов. Характерно, что в выборе субстрата *F. serpens* не отдает предпочтения определенным видам. Ранее большинство taxonomистов относило его ареал к космополитному. Впервые биполярным его назвал Дерюгин (1915). Позже это было подтверждено (Степаньянц, 1980). Однако полной ясности с характером распространения *F. serpens* нет до сих пор: он найден в Арктике, Антарктике, в холодных и умеренных водах Тихого и Атлантического океанов (преимущественно на глубине 9-300 м, до 3500 м). Формально обнаружение его у западного побережья тропической Африки исключало возможность считать вид антитропическим. Однако экологический подход в трактовке биполярности позволяет, следуя Л.С. Бергу и Ч. Дарвину (см. выше), назвать ареал этого вида биполярным. Иными словами, его проникновение в тропики должно быть связано с проникновением холодных водных масс вдоль западно-африканского побережья.

Monobrachium parasitum Meteschkowsky, 1877 – эпифионт на раковинах двустворчатых моллюсков. По последним данным (Jäggs, Mühlhardt-Siegel, 1998) этот вид широко представлен в Арктике, но образует также весьма значительные поселения в Антарктике и в районах ряда субантарктических островов. Он заселяет раковины 4-5 видов двустворчатых моллюсков в Арктике и северной Атлантике, 6 видов – в Антарктике и около 10 видов – в северной Пацифике.

*Это типичное проявление так называемого «парадокса Филатовой», как его предлагает назвать Беклемишев [Беклемишев К.В. О природе биогеографических доказательств // Морская биогеография: предмет, методы, принципы районирования / Отв. ред. Кусакин О.Г. М.: Наука, 1982. С. 5-11]. При этом парадокс сматривается собственно биогеографические и экологические характеристики: «...моллюски, обитающие на ложе океана близ Гавайских островов при температуре около 2°, должны были бы на этом основании считаться низкоарктическими, хотя, судя по карте, они живут в тропиках» (т.е. С. 9). Однако, судя по ответам на мои замечания в процессе редактирования рукописи, авторы явно смешивают также «космополитность» и «убийство», считая космополитов исключительно эпифионтами, хотя первый, чисто биогеографический термин, указывает лишь на «кесесветность» распространения, вне зависимости от экологической пластичности, которая, конечно, может быть весьма широка (см. ред.).

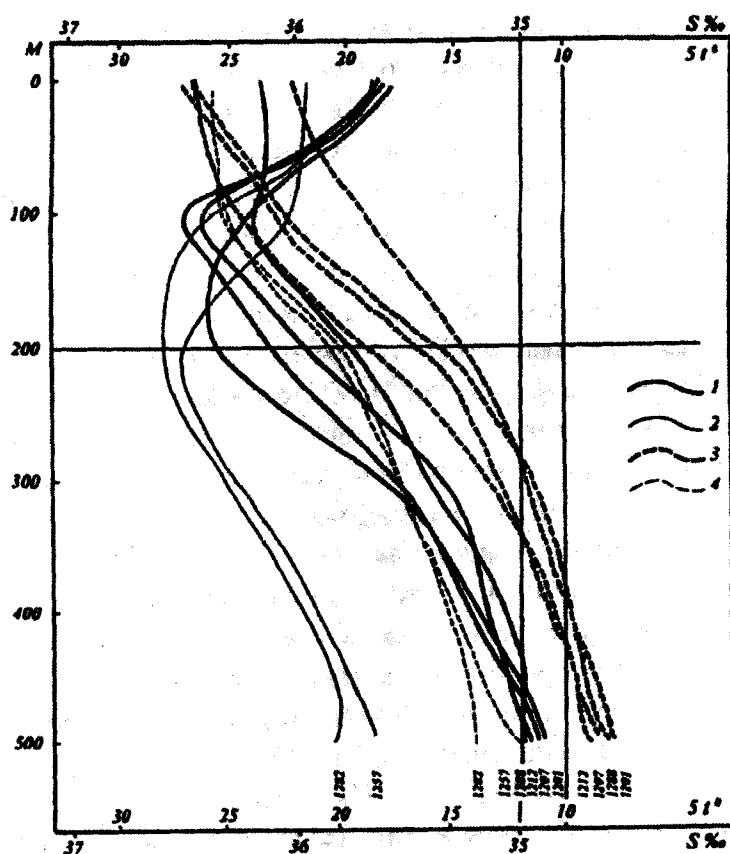


Рис. 4. Кривые солености и температуры на станциях (номера станций указаны у нижней шкалы абсцисс) в Карибском море, где были обнаружены экземпляры *Dimophyes arctica* (Chun, 1897) (по Степаньянц, 1975).

1 – соленость, станции с *D. arctica*; 2 – соленость, станции без *D. arctica*; 3 – температура, станции с *D. arctica*; 4 – температура, станции без *D. arctica*. На верхней и нижней осях абсцисс указаны температура ($^{\circ}$ C) и соленость (%), на оси ординат слева – глубина (м)

Характерно, что в каждой из названных акваторий виды моллюсков разные и, скорее всего, расселение гидроида шло независимо от субстрата. По мнению вышеупомянутых исследователей, возникновение биполярного ареала *M. parasitum* связано с миграцией из Южного океана в мезозое (согласно представлениям Crame, 1974, 1996; Van der Spoel, 1991). Мы, напротив, можем предположить, что по ряду признаков, о которых пишут и сами исследователи этого вида (Jarms, Mühlenhardt-Siegel, 1998), различия между популяциями северного и южного полушарий вполне объяснимы тем, что речь идет о весьма близких холодноводных видах (сюда же следует отнести *M. antarcticum* Robins, 1972), сходство между которыми объясняется и спецификой поселения их колоний на раковинах моллюсков. Остальные 10 видов (см. выше) хорошо известны как массовые и широко распространенные, чаще в умеренных, но и в холодных водах обоих полушарий. Пути их расселения могут быть намечены в двух направлениях, скорее всего, с севера на юг – с глубинными течениями, на перемещающихся субстратах – в обоих случаях в качестве обрастателей.

Наконец, *Craspedacusta sowerbyi* (Lankester, 1880) – типичный обитатель континентальных водоемов, имеющий свободноплавающую медузу и полип в виде мельчайших бесшупальцевых особей. В северном полушарии он известен из пресных вод Европы, Азии, Японии, Северной Америки; в южном полушарии – из Южной Америки и Австралии (рис. 3). В тропической зоне (Индия и Центральная Африка) и на юге Африки обитают представители близкого рода того же семейства – *Limnocnida* (Bouillon, 1956–1957 (рис. 3). В настоящее время список видов *Craspedacusta* включает 6 названий (Bouillon, Boero, 2000). Седьмой вид, упоминаемый этими авторами, *Craspedacusta vovasi*, был отнесен к названному роду ошибочно и сейчас идентифицирован как *Eperetmus typus vovasi* (Naumov et Stepanjants, 1971) (Наумов, Степаньянц, 1971; Степаньянц, 1988). Справедливость выделения в качестве самостоятельных пяти (все пять – из приазиатских акваторий) из названных шести видов этого рода вызывает некоторое сомнение. Возникновение биполярного ареала *Craspedacusta sowerbyi* можно объяснить, воспользовавшись гипотезой Малеза (Malaise, 1945): расселение вдоль надводного Атлантического хребта, существовавшего в плейстоцене (см. ранее). Правда, совсем не понятно, почему представители этого рода, распространяясь таким способом, не попали в южную Африку. Обнаружение юрских меловых отпечатков лимнокид (Kirklandia) в Германии и Америке подтверждает древность этой группы (Harrington, Moore, 1956).

Наличие в группе Medusozoa 30 биполярных родов заслуживает специального внимания. Из них 3 рода принадлежат к числу монотипических – *Yakovia*, *Paragotoea* и *Dimophyes*. Представители рода *Paragotoea* были описаны из Арктики и из умеренных вод южного полушария (*P. bathybria* Kramp, 1942). Позже Маргулис (1989), вероятнее всего ошибочно, описала другой вид из Арктики и антарктических вод – *B. elegans*. Мы присоединяемся к мнению ряда таксономистов (Brinckman-Voss, Arai, 1998; Bouillon, Boero, 2000) о том, что *P. elegans* – младший синоним *P. bathybria*, что уже упоминавшийся ранее род *Voragonema* – тоже монотипический, состоящий, скорее всего, из одного вида *V. profundicola* и, соответственно, тоже относится к числу биполярных. Иными словами, среди пелагических медузозоев известны лишь монотипические биполярные роды. Как уже говорилось, распространение видов этих родов могло происходить типичным для глубоководных пелагических форм способом – с холодноводными меридиональными течениями (Виноградов, 1968).

Двадцать биполярных родов Medusozoa представлены большим числом видов (2–5 и более), как правило, близких друг другу, но разных в северном и южном полушариях и отсутствующих в тропической зоне. Это – в основном либо эпифионты, либо организмы с подвижными актинулоподобными личинками, либо представители пелагической фауны. Число видов в каждом таком роде, исходя из уровня знаний о нем, может быть установлено, как уже говорилось выше, не вполне точно. Так, для родов *Gymnogenes* (5 видов?), *Monocaulus* (4?), *Bouillonia* (3?), *Monocoryne* (5?), *Candelabrum* (15), *Rosalinda* (4?), *Monobrachium* (3?), *Margellopsis* (5?), *Stauropora* (2?), *Ptychogastria* (3?),

Voragoneta (3?), *Craspedacusta* (5?) – виды из северного и южного полушарий, крайне похожи друг на друга, и подчас их крайне трудно различать. Примеры таких видов дают *Gymnagonos crassicornis* Bonnevie, 1898 из Арктики и *G. ameriensis* (Stepanjants, 1979) из Антарктики (Stepanjants, Svoboda, 2001) или *Monocaulus groenlandica* Allman, 1876 в Арктике и *M. parvula* (Hickson et Gravely, 1907) в Антарктике (Svoboda, Stepanjants, 2001) (рис. 5). Любопытно, что два

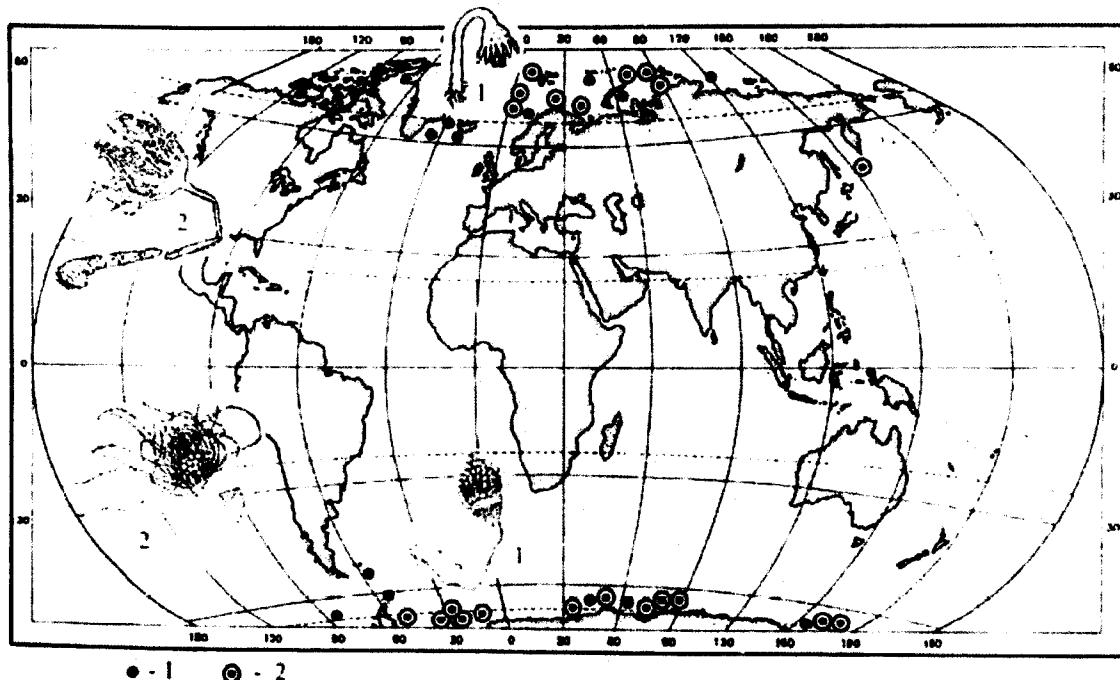


Рис. 5. Карта-схема биполярного распространения родов *Gymnagonos* и *Monocaulus* (Hydrozoa, Athecata, Corymorphidae) (Прил. 2):

1 – род *Gymnagonos* здесь включает следующие виды: в северном полушарии – *G. crassicornis* Bonnevie, 1898 (изображен) и *G. obvolvius* (Kramp, 1933); в южном полушарии – *G. ameriensis* (Stepanjants, 1979) (изображен), *G. antarcticus* (= *ameriensis*?) (Pfeffer, 1889) и *Myriothela* sp. (= *Gymnagonos ameriensis*?) (последний вид согласно: Hickson, Gravely, 1907); 2 – род *Monocaulus* здесь включает следующие виды: в северном полушарии – *M. groenlandica* Allman, 1876 (изображен), *M. glacialis* (M. Sars, 1876), в южном полушарии – *M. parvula* (Hickson, Gravely, 1907) (изображен) и *M. microrhiza* (Hickson et Gravely, 1907). Изображения свидетельствуют о морфологическом сходстве видов одного рода из обоих полушарий.

последних вида, помимо сходства по внешним морфологическим и анатомическим признакам, имеют еще и бордовую окраску, которая, в отличие от окраски других представителей семейства *Corymorphidae*, не исчезает после фиксации в течение 100 лет и более; окраска обеспечивается пигментными гранулами в клетках эпидермиса и гастродермиса, предположительно группы тирозин-триптофана карболовой кислоты. Остальные представители семейства *Corymorphidae* (около 11 видов рода *Corymorphia*) распространены преимущественно в субтропической и тропической зонах океана. По-видимому, здесь располагался центр происхождения родов этого семейства, из которых один вид *Corymorphia (Steenstrupia) nutans* (M. Sars, 1835) проникает на север, а *Paragothoea* – в Южный океан. Неотенический путь возникновения холодно-

водных *Gymnogonos* и *Monosaulus* весьма вероятен. Мы не знаем ископаемых форм, близких к современным представителям кориморфид, тем не менее, возможно рассматривать названные группы как реликтовые.

Виды рода *Candelabrum* были недавно ревизованы весьма тщательно (Segonzac, Vervoort, 1995; Hewitt, Goddard, 2001), и их холодноводная природа не вызывает сомнения. Большая часть из 15 известных видов этого рода обитает в диапазоне температур 2,4–11° С, причем на значительных глубинах. Есть данные о том, что *C. phrygium* (Fabricius, 1780) обитает и размножается в северном полушарии при температурах от –1° С до 7° С (Stepanjants, 1989). Виды этого рода из южного полушария обитают преимущественно в субантарктических водах при температуре от 0,5 до 5° С. Близкородственные виды рода *Monocoryne* (в сем. Candelabridae – всего два рода) также следует рассматривать как холодноводные, обитающие в Арктике, в boreальной Атлантике и Пацифике, а в Южном океане – у южной Африки (Stepanjants et al., 2003). Таким образом, есть основания все семейство Candelabridae рассматривать как биполярное (рис. 3).

Несмотря на отсутствие палеонтологических данных, мы склонны относить представителей этого семейства к числу реликтовых, расселившихся, скорее всего, в палеоген-неогене, вероятно по глубинам (у современных форм есть несомненная тенденция к обитанию на значительных глубинах), и вполне вероятно, что из северного полушария в южное. Факт, что фауна Candelabridae в южном полушарии заметно богаче таковой в северном полушарии (соответственно 9 против 6 видов у *Candelabrum* и 3 против 2 у *Monocoryne*), может свидетельствовать о том, что здесь возник вторичный центр видообразования. По-видимому, появление представителей Candelabridae в районах антарктического шельфа (при температуре от 0,5 до –1,9° С), также, кстати, как проникновение *C. phrygium* и *M. gigantea* на мелководья высокой Арктики, представляют явления более позднего порядка.

Из двух других, близких Candelabridae семейств, Rosalindiidae и Fabulosiidae, первое доподлинно известно, что проявляет тенденцию к биполярности (4 вида одного биполярного рода *Rosalinda*, второе пока включает единственный северотихоокеанский род и вид *Fabulosus kurilensis* Stepanjants, 1990), но вполне ожидаемо обнаружение его представителей в южном полушарии.

С некоторой долей допущения к биполярным можно отнести и ряд родов, включающих значительное и даже большое число видов: *Rhizogeton* (6), *Zygophylax* (53?), *Ptychogena* (7?), *Staurotheca* (20?), *Kirchenpaueria* (6?), *Schizotricha* (10?). Род *Rhizogeton*, без сомнения, включает холодноводные по природе виды. Их число в роде до сих пор не установлено, в частности, отмеченный у южноафриканского побережья *R. nudum* Broch, 1910 – наиболее известный в Арктике – скорее всего принадлежит другому виду.

Рассматриваемое здесь в качестве самостоятельного семейство Zygocephalidae включает три рода – *Abietinella*, *Cryptolaria*, и *Zygomphylax*. Представители первого рода не встречены в северном полушарии; второго – обитают в

субтропических и тропических водах; третий род заслуживает отдельного обсуждения. Согласно последней ревизии (Rees, Vervoort, 1987), в роде *Zygorhylax* объединено около 53 видов, в основном населяющих субтропическую зону северного и южного полушарий, чаще всего на глубинах более 100 м. Известен один вид в Арктике – *Z. pinnata* (G.O. Sars, 1874) и один – в субантарктике *Z. armata* (Ritchie, 1907). Отмечены точки обнаружения 12 видов этого рода в тропической зоне, но на глубинах более 200 м и до 1600 м. С некоторым сомнением мы все же рассматриваем *Zygorhylax* как биполярный род, объединяющий виды, глубоководные по происхождению. Миграция этих видов, возможно, происходила к северу и югу вдоль глубинных вод обеих Америк, что дало независимую шельфовую полярную холодноводную фауну в обоих полушариях. Возможно, эти миграции происходили в доклиматический период.

Мы рассматриваем семейство *Kirchenpaueriidae* как самостоятельное, произошедшее от одного из семейств тепловодной группы *Plumularioidea*: *Plumulariidae*, *Aglaopheniidae* или *Halopteridae*. Роды и виды последних в массе представлены в тропиках и субтропиках, тогда как роды, составляющие *Kirchenpaueriidae* – *Kirchenpaueria*, *Oswaldella*, *Ophinella*, *Ventromma*, *Naumovia*, *Wimveria*, наряду с родом *Schizotricha* (*Halopteridae*), составляют группу холодноводных видов (Степаньянц и др., 1996; Stepanjants et al., 1997b; 1998). Еще два рода – *Rusnotheca* и *Halicornopsis*, тожеываемые в это семейство – стоят несколько обособленно по ряду морфологических особенностей колоний, отмеченных к тому же в достаточно теплых водах вдоль побережья Австралии и Новой Зеландии. Нам представляется, что в задачу таксономистов входит детальное их изучение и, возможно, выделение в самостоятельное семейство. Если это окажется возможным сделать, семейство *Kirchenpaueriidae* можно рассматривать как биполярное.

Самое богатое видами (более 400) семейство *Sertulariidae* почти не имеет видов с биполярным распространением (см. Прил. 2). Среди родов к таковым можно отнести *Papillionella* (Antsulevitch, Vervoort, 1993). Нельзя не отметить, однако, что очень богатые видами в северном полушарии роды *Sertularia* (более 20) (преимущественно с, видимо, исходным двурядным расположением гидротек на ветвях) и *Thuiaria* (около 50 видов) (преимущественно с многорядным расположением гидротек как следствием полимеризации числа рядов) отсутствуют в Южном океане, где им соответствует очень близкий род *Stauroitheca*, включающий 19 видов (Peña Cantero et al., 1997b) с четырехрядным и многорядным расположением гидротек на ветвях. Если учесть, что на ветвях колоний некоторых северных сертулярий и туярий гидротеки имеют тенденцию располагаться *Stauroitheca*-образно (по 2 ряда – в плоскостях, перпендикулярных друг другу) и, наоборот, у некоторых стауротек гидротеки лежат на ветвях, подобно тому как они располагаются у представителей двух северных родов, можно говорить о близком родстве этих родов и о происхождении группы видов из Южного океана, от северных *Sertularia*, вероятно, – к *Thuiaria* на севере и к *Stauroitheca* на юге.

Среди рассмотренных выше видов Medusozoa, несомненно, есть целый ряд таких, ареалы которых могут обсуждаться как примеры экологической или биономической биполярности, несмотря на то, что до настоящего времени каждая из этих форм из северного и южного полушарий рассматривается как один вид или как близкие виды, принадлежащие одним и тем же родам. Эти примеры могут быть дополнены еще одним, когда два несомненно разных вида принадлежат, вероятно, даже разным родам одного семейства Hydractiniidae – *Stylactaria* (*Hydractinia?*) *ingolfi* Kramp, 1932 в Арктике и *Hydractinia vallini* Jaederholm, 1926 в Антарктике поселяются эпифитно на разных видах офиур семейства Ophyolepididae. Несмотря на существующие тонкие различия, огромное морфологическое сходство колоний и отдельных зоонид обоих видов (Svoboda et al., 1995, 1997) обеспечивается одинаковыми условиями их обитания.

Ушаков (1956) сравнил прибрежные фауны субантарктических и северотихоокеанских островов и показал их биономическое сходство. Позже были проанализированы особенности таксоценов гидроидных Командорских островов (Sheiko, Stepanjants, 1997), где доминантами оказались семейства Sertulariidae (45% от общего числа видов), Campanulariidae (20%), Haleciidae (10%) и Lafoeidae (10%). Близкие данные получены нами и при анализе таксоценов субантарктических островов, где по числу видов доминируют те же семейства: Sertulariidae (20%), Campanulariidae (11,6%) и Haleciidae (8,7%). Это может служить свидетельством биономического сходства фауны полярных ценозов¹.

Данные по биполярному распространению Medusozoa можно резюмировать следующим образом:

1. Все 24 вида подтипа Medusozoa (Cnidaria), ареал которых может быть охарактеризован как биполярный, представляют собой современную фауну этой группы и не имеют аналогов среди ископаемых видов кнайдарий, известных по отпечаткам или сохранившихся в виде остатков скелета.

2. Среди 30 биполярных родов Medusozoa есть несколько (*Gymnogonos*, *Candelabrum*, *Monocoryne*, *Rosalinda*), которые, несмотря на отсутствие палеонтологических данных, рассматриваются нами как возможные реликтовые формы.

3. Возникновение биполярных ареалов большинства видов и родов Medusozoa произошло вследствие высокой экологической пластичности группы, благодаря современным миграциям² – либо с глубинными холодными течениями, либо с помощью личиночных стадий, либо вследствие расселения с

¹ В любом случае, речь здесь идет не о «биономическом», а, скорее, о фаунистическом сходстве или, применяя терминологию сравнительной флористики, о сходстве семейственно-видовых спектров. Композицию семейств нельзя отождествлять с композицией жизненных форм (отв. ред.).

² Остаются неясными причины, не позволявшие осуществляться таким миграциям в геологическом прошлом, равно как и смысл, вкладываемый авторами в понятие «современный». Антитропическое распространение известно, по крайней мере, с позднего триаса [например: Westermann G.E.G. The late Triassic bivalve *Monotis* // Atlas of palaeobiogeography / Ed. A.Hallam. Amsterdam: Elsevier, 1973. P. 251-258] (отв. ред.).

дрейфующими организмами и предметами, а также благодаря обратствиям судов.

4. Расселение реликтовых форм в историческую эпоху и современные миграции привели к формированию достаточно богатой холодноводной фауны Medusozoa, хорошо представленной в настоящее время биполярными таксонами видового, родового и даже семейственного уровней.

5. Среди представителей холодноводной фауны медузозоев есть примеры достаточно хорошо выраженного формирования в полярных районах экологической (биономической) биполярности на родовом и ценотическом уровнях.

Выводы

1. Биполярность трактуется нами как широкое распространение одних и тех же или близкородственных или даже далеких по происхождению таксонов (видов, родов или таксонов более высокого ранга) флоры и фауны, характеризующихся сходными признаками и приуроченных к сходным условиям среды холодных и умеренных зон обоих полушарий.

2. Явление биполярности изучено на примере двух групп животного царства – исключительно пелагических радиолярий и медузозоев (тип Cnidaria), имеющих пелагическую и донную стадию. В обеих группах феномен биполярности выражен достаточно хорошо.

3. У радиолярий биполярность проявляется только на видовом уровне, что объясняется, с одной стороны, недостаточно четко разработанными для этой группы родовыми критериями, а с другой – весьма небогатой холодноводной фауной этой тропической по происхождению группы.

4. Medusozoa представлены весьма богатой и ярко выраженной холодноводной фауной, и потому биполярные ареалы в этой группе представлены как на видовом, так и на родовом и даже семейственном уровнях.

5. Несмотря на наличие в фауне обоих групп небольшого числа реликтовых форм, основные пути возникновения биполярных ареалов представляются как современные миграции*.

6. И в той, и в другой изученной группе хорошо проявляется биономическая биполярность в акваториях высоких и низких широт – как на таксономическом, так и на ценотическом уровнях**.

7. Явление биполярности, изученное авторами на примере групп, в области таксономии которых они разбираются профессионально, в других группах может быть выражено гораздо богаче и разнообразнее, особенно в случаях, когда хорошо представлена палеонтологическая летопись. Есть надежда, что данная публикация стимулирует других таксономистов изучать феномен биполярнос-

* См. предыдущее примечание (*отв. ред.*).

** Строго говоря, и биономическая, и ценотическая биполярность авторами упоминаются лишь вскользь и на примере исследованных групп специально не рассматриваются (*отв. ред.*).

ти применительно к этим группам.

Выражаем свою признательность редактору тома д. б. н., проф. А.И. Кафанову за предложение участвовать в качестве авторов в сборнике, посвященном памяти бесконечно уважаемого нами академика О.Г. Кусакина.

Мы благодарны всем коллегам, собравшим богатейшие коллекции по исследованным группам и плодотворно работающим в области таксономии радиолярий и кидарий. Считаем своим долгом выразить признательность сотрудникам Зоологического института РАН Б.И. Сиренко и А.Ф. Емельянову за прочтение рукописи этой статьи, за критические замечания и полезные советы по изложенной теме, а также Б.А. Анохину, оказавшего огромную помощь по подготовке графической части публикации.

Исследование поддержано Nansen Foundation of the Norwegian Academy of Sciences. Материалы исследования радиолярий поддержаны грантами РФФИ N97-05-65685; N01-05-64478; Research Council for Science and the Humanities. Материалы исследования поддержаны грантом федеральной программы «Мировой океан», подпрограммы «Фауна Антарктики» и проектом № 16 – «Антарктическая биота».

Литература

- Аверинцев В.Г. Донные многощетинковые черви *Egmontia* Антарктики и Субантарктики по материалам Советской антарктической экспедиции // Исслед. фауны морей. 1972. Т. 11 (19). С. 88-293. (Результаты биол. исслед. Сов. антарктич. экспедиции; № 5).
- Андрияшев А.П. Обзор фауны рыб Антарктики // Исслед. фауны морей. 1964. Т. 2 (10). С. 335-386.
- Андрияшев А.П. О микрофлоре и фауне, связанной с антарктическим припайным льдом // Зоол. журн. 1967. Т. 46, вып. 10. С. 1585-1593.
- Андрияшев А.П. О первых рыбах из Антарктики, добытых экспедицией капитана Джеймса К. Росса, и о некоторых вопросах морской криобиологии. 2 // Зоол. журн. 1978. Т. 67, вып. 2. С. 228-239.
- Андрияшев А.П. Общий обзор фауны донных рыб Антарктики // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1986. Т. 153. С. 9-45.
- Андрияшев А.П. Развитие идей Л.С. Берга о биполярности морской фауны // Биология моря. 1987. № 2. С. 60-67.
- Андрияшев А.П. О валидности рода *Pseudnos* Barnard (Scorpaeniformes, Liparidae) и его антитропическом ареале // Вопр. ихтиологии. 1993. Т. 33, вып. 1. С. 5-15.
- Андрияшев А.П., Мухомедиаров Ф.Б., Павштекс Е.А. О массовых скоплениях криопелагических тресковых рыб (*Boreogadus salda* и *Arctogadus glacialis*) в околоволосных районах Арктики // Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980. С. 196-211.
- Анцулевич А.Е. Гидроиды шельфа Курильских островов. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1987. 166 с.
- Анцулевич А.Е., Степаньянц С.Д. Новый представитель редкого рода *Rosalinda* (Hydroidea) в дальневосточных водах // Зоол. журн. 1985. Т. 64, вып. 8. С. 1140-1147.
- Беклемишев К.В. Экология и биогеография пелагиали. М.: Наука, 1969. 291 с.
- Беляев Г.М. Глубоководные оксанические жлезы и их фауна. М.: Наука, 1989. 256 с.
- Берг Л.С. Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха // Изв. АН СССР. 1920. Т. 14. С. 273-302.
- Берг Л.С. Биполярное распространение организмов и ледниковая эпоха // Берг Л.С. Климат и жизнь. 2-е изд. М.: Географиз, 1947. С. 128-155.
- Берг Л.С. Закономерности образования органических форм. III. Закономерности географического порядка. 1. Преобразующая роль ландшафта. 2. Отбирающая роль ландшафта // Берг Л.С. Труды по теории эволюции. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Л.: Наука, 1977. С. 95-336.
- Бирштейн Я.А. Семейство Ischnomesidae (Crustacea, Isopoda, Asellota) в северо-западной части Тихого океана и проблемы амфибореального и биполярного распространения глубоководной фауны // Зоол. журн. 1960. Т. 39, вып. 1. С. 3-28.

- Бирштейн Я.А. Глубоководные равноногие ракообразные (*Crustacea, Isopoda*) северо-западной части Тихого океана. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 214 с.
- Виноградов М.Е. О количественном распределении глубоководного планктона в западной и центральной частях Тихого океана и его связи с циркуляцией глубинных вод // Докл. АН СССР, 1959. Т. 127, № 4. С. 877-880.
- Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. Автореф. дис. ... д-ра. биол. наук М.; Ин-т океанологии АН СССР, 1965. 24 с.
- Виноградов М.Е. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука, 1968. 339 с.
- Виноградова Н.Г. Некоторые особенности распределения морской глубоководной фауны // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1955. Т. 13. С. 59-66.
- Виноградова Н.Г. Географическое распространение глубоководной донной фауны // Тихий океан. Биология Тихого океана. Кн. 2. М.: Наука, 1969. С. 154-181.
- Виноградова Н.Г. Донная фауна абиссали и ультраабиссали // Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана / Отв. ред. М.Е. Виноградов. М.: Наука, 1977. С. 281-298.
- Воронов А.Г., Дроздов Н.Н., Криволуцкий Д.А., Мяло Е.Г. Биogeография с основами экологии. М.: Выш. шк., 2002. 392 с.
- Голиков А.И., Аверинцев В.Г. Биоценозы верхних отделов шельфа архипелага Земли Франца Иосифа и некоторые закономерности их распределения // Биоценозы шельфа Земли Франца Иосифа и фауна сопредельных акваторий. 1977. С. 5-54. (Исслед. фауны морей; Т. XIV(XII)). С. 5-54.
- Грузов Е.Н. Биология // География Мирового океана. Северный Ледовитый и Южный океаны. Л.: Наука, 1985. С. 343-364.
- Грузов Е.Н., Пропп М.В., Пушкин А.Ф. Биологические сообщества прибрежных районов моря Дейвиса (по результатам водолазных наблюдений) // Информ. бюл. Сов. антарктического экспед. 1967. № 65. С. 124-141.
- Дерюгин К.М. Космополитизм и биполярная теория // Дерюгин К.М. Фауна Кольского залива и условия ее существования. СПб: Имп. акад. наук, 1915. С. 124-141. (Зап. имп. акад. наук. Сер. 8, т. 34, № 1).
- Догель В.А., Решетняк В.В. Материалы по радиоляриям северо-западной части Тихого океана // Исслед. дальневост. морей СССР. 1952. Вып. 3. С. 5-35.
- Зенкевич Л.А. Биологическая структура океана // Зоол. журн. 1948. Т. 27, вып. 2. С. 113-124.
- Зенкевич Л.А. Специальная количественная характеристика глубоководной жизни в океане // Изв. АН СССР. Сер. геогр. 1960. № 2. С. 10-16.
- Кафанов А.И., Кудряшов В.А. Морская биogeография. М.: Наука, 2000. 170 с.
- Кругликова С.Б. Радиолярии в поверхностном слое осадков северной половины Тихого океана // Тихий океан. Биология. Микрофлора и микрофауна в современных осадках Тихого океана. М.: Наука, 1969. С. 48-72.
- Кругликова С.Б. Радиолярии в поверхностном слое осадков Охотского моря // Океанология. 1975. Т. 15, вып. 1. С. 116-122.
- Кругликова С.Б. Радиолярии // Атлас микроорганизмов в донных осадках океанов / Отв. ред. А.П. Жузс. М.: Наука, 1977. Табл. 86-125.
- Кругликова С.Б. Радиолярии (*Polycystina*) из донных осадков Арктики // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1988. № 1. С. 92-102.
- Кругликова С.Б. Структура ассоциаций радиолярий-полицистин на видовом и надвидовом уровнях в палеосреде // Современный и ископаемый микропланктон Мирового океана / Отв. ред. М.С. Бараш. М.: Наука, 1995. С. 76-89.
- Кусакин О.Н. К фауне *Isopoda* и *Tanaidacea* шельфовых зон антарктических и субантарктических вод // Исслед. фауны морей. 1967. Т. 4 (12). С. 220-380.
- Левушкин С.И. Проблема островных фаун в свете отношений биogeографии и экологии // Морская биogeография: Предмет, методы, принципы районирования / Отв. ред. О.Г. Кусакин. М.: Наука, 1982. С. 26-52.
- Маргулис Р.Я. Новые гидроидные медузы семейства *Tubulariidae* (*Cocilenterata, Hydrozoa*) // Зоол. журн. 1989. Т. 68, вып. 6. С. 125-130.
- Маргулис Р.Я., Карлссен А.Г. Новый для фауны Японского моря гидроидный полип рода *Hydrocoryne* // Зоол. журн. 1980. Т. 59, вып. 8. С. 1248-1250.
- Маргулис Р.Я., Карлссен А.Г. О колонии *Bougainvillia superciliaris* (L. Agassiz, 1849) (*Cocilenterata, Hydrozoa*) в Белом море // Вестник МГУ. Биол. науки. 1985. Т. 40, № 3. С. 54-56.
- Мельников И.А. Краткий исторический обзор криобиологических исследований в Северном Ледовитом океане // Биология Центрального Арктического бассейна. М.: Наука, 1980. С. 56-61.
- Милейковский С.А. Структура ареалов донных животных и роль пелагических личинок в формировании ареала // Биология океана. Т. 1. Биологическая структура океана / Отв. ред. М.Е. Виноградов. М.: Наука, 1977. С. 262-266.
- Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.: Л.:

- Изд-во АН СССР, 1960. 626 с.
- Наумов Д.В. Сцифоидные медузы морей СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. 97 с.
- Наумов Д.В. Гидроидные и сцифоидные медузы из Курило-Камчатского желоба // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1971. Т. 92. С. 9-17.
- Наумов Д.В., Степаньянц С.Д. Новый вид медуз рода *Craspedacusta* (Hydrozoa) из морской лагуны // Зоол. журн. 1971. Т. 50, вып. 7. С. 1094-1097.
- Орлов Д.В. Оседание планул колониальных гидроидов: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: Изд-во МГУ, 1994. 25 с.
- Орлов Д.В. Экологическая обусловленность оседания планул колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57, № 2. С. 112-122.
- Пастернак Ф.А. Глубоководные морские перья (Octocorallia, Pennatularia) Алсунского желоба и залива Аляска // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1973. Т. 91. С. 108-127.
- Петрушевская М.Г. Радиолярии в планктоне и в донных осадках // Геохимия кремнезема. М.: Наука, 1966. С. 219-245.
- Петрушевская М.Г. Радиолярии отрядов *Spongellaria* и *Nassellaria* Антарктической области // Исслед. фауны морей. 1967. Т. 4 (12). С. 6-186.
- Петрушевская М.Г. Радиолярии *Nassellaria* в планктоне Мирового океана // Исслед. фауна морей. 1971. Вып. 9 (17). С. 3-294.
- Петрушевская М.Г. Биостратиграфия глубоководных четвертичных осадков по данным радиоляриевого анализа // Океанология. 1972. Т. 12, вып. 1. С. 71-86.
- Петрушевская М.Г. Новый вариант системы *Polycystina* // Ископаемые и современные радиолярии. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1979. С. 101-118.
- Петрушевская М.Г. Радиолярии отряда *Nassellaria* Мирового океана. Л.: Наука, 1981. 405 с.
- Петрушевская М.Г. О классификации радиолярий *Polycystina* // Морфология, экология и эволюция радиолярий / Отв. ред. М.Г. Петрушевская, С.Д. Степаньянц. Л.: Наука, 1984. С. 124-149.
- Петрушевская М.Г. Радиолярийский анализ. Л.: Наука, 1986. 200 с.
- Расницын А.П. Темпы эволюции и эволюционная теория (гипотеза адаптивного компромисса) // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 46-64.
- Расницын А.П. Процесс эволюции и методология систематики // Тр. Рос. энтомол. о-ва. 2002. Т. 73. 108 с.
- Расс Т.С. Географические параллелизы в строении и развитии костистых рыб северных морей. М.: Моск. о-во испытателей природы, 1941. 61 с.
- Расс Т.С. Симметрия и асимметрия ихтиофауны океана // Океанология. 1980. Т. 20, вып. 5. С. 7-14.
- Решетняк В.В. Вертикальное распределение радиолярий Курило-Камчатской впадины // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1955. Т. 21. С. 94-101.
- Решетняк В.В. Феодарии (*Radiolaria*, *Phacodaria*) антарктических вод // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1965. Т. 35. С. 67-78.
- Решетняк В.В. Глубоководные радиолярии *Phaeodaria* северо-западной части Тихого океана. М.; Л.: Наука, 1966. 208 с.
- Решетняк В.В. Акантарии (*Acantharica*, *Protozoa*) Мирового океана. Л.: Наука, 1981. 223 с.
- Световидов А.Н. Об особенностях некоторых биполярных ареалов морских рыб и о причинах, их обуславливших // Изв. Всесоюз. геогр. о-ва. 1949. Т. 81, вып.1. С. 44-52.
- Смекнов В.Н. Биогеографическое районирование шельфа Южной Америки на основе классификации видовых ареалов донных бес позвоночных // Морская биогеография: Предмет, методы, принципы районирования / Отв. ред. О.Г. Кусакин. М.: Наука, 1982. С. 184-269.
- Степаньянц С.Д. Сифонофоры морей СССР и северной части Тихого океана. Л.: Наука, 1967. 216 с.
- Степаньянц С.Д. Состав и некоторые особенности распределения сифонофор в Карибском море, Мексиканском заливе и в сопредельных районах Атлантики (по материалам 14 рейса «Академик Курчатов») // Тр. Ин-та океанологии АН СССР. 1975. Т. 100. С. 96-126.
- Степаньянц С.Д. Гидроиды вод Антарктики и Субантарктики // Исслед. фауны морей. 1979. Т. 22(30). С. 1-200.
- Степаньянц С.Д. О космополитизме у гидроидов // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных / Отв. ред. Д.В. Наумов, С.Д. Степаньянц. Л.: Зоол. ин-т АН СССР, 1980. С. 114-122.
- Степаньянц С.Д. Гидромедузы лагуны Бусс: видовой состав и таксономические замечания // Биота и сообщества дальневосточных морей. Лагуны и заливы Камчатки и Сахалина / Отв. ред. А.Н. Кафанов. Владивосток: ДВО АН СССР, 1988. С. 114-137.
- Степаньянц С.Д. Гидроиды (Hydrozoa) Восточно-Сибирского моря // Исслед. фауны морей. 1994. Т. 48 (56). С. 116-142.
- Степаньянц С.Д., Дианов М.Б. Компьютерный подход к изучению морфологических и биологических особенностей сифонофоры *Dimorphyes arctica* (Chun, 1897) // Тр. Зоол. ин-та РАН. 1997. Т. 269. С. 154-165.

- Степаньянц С.Д., Лобанов А.Н. Особенности экологии сифонофоры *Dimophyes arcuata* (Chun) в Японском море. Опыт использования многомерного статистического анализа // Фундаментальные исследования современных тубок и кишечнополостных / Отв. ред. В.М. Колтун, Н.Н. Марфенин, С.Д. Степаньянц. Т. Зоол. ин-т АН СССР, 1989. С. 117-119.
- Степаньянц С.Д., Свобода А., Вервоорт В. Проблема биполярности на материале Medusozoa (Cnidaria) // Рус. гидробиол. журн. Специальный выпуск к 75-летию со дня основания / Отв. ред. С.Д. Степаньянц. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1996. С. 5-34.
- Степаньянц С.Д., Шейко (Боженова) О.В., Напара Т.О. *Fabulosus kurilensis* gen. et sp.n. (Hydrozoa, Cnidaria) – новый гидроидный полип на шельфе Курильских островов // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1990. Т. 218. С. 5-17.
- Чинаков Н.В. Субантарктические острова Маккуори и Кергелен // Природа. 1958. Т. 3. С. 58-63.
- Чаплыгина С.Ф. Гидроиды в обрастании северо-западной части Японского моря // Экология обрастания северо-западной части Тихого океана. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. С. 56-71.
- Чаплыгина С.Ф. О вселении двух видов гидроидов *Laomedea flexuosa* и *L. calceolifera* (Cnidaria, Hydrozoa, Campanulariidae) в Японское море // Зоол. журн. 1992. Т. 71, вып. 9. С. 5-10.
- Чаплыгина С.Ф. Гидроиды в обрастании установок марикультуры в заливе Петра Великого Японского моря // Биология моря. 1993. № 2. С. 29-36.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 278 с.
- Шейко О.В., Степаньянц С.Д. Гидроиды (Cnidaria: Hydrozoa) шельфа Командорских островов // Донная флора и фауна шельфа Командорских островов / Отв. ред. А.В. Ржавский. Владивосток: Дальнаука, 1997. С. 71-108.
- Abelmann A. Radiolarian flux in Antarctic waters (Drake Passage, Powell Basin, Bransfield Strait) // Polar Biol. 1992a. Bd 12. S. 357-372.
- Abelmann A. Radiolarian taxa from Southern Ocean sediment traps (Atlantic sector) // Polar Biol. 1992b. Bd 12. S. 373-385.
- Abelmann A., Gowing M.M. Horizontal and vertical distribution pattern of living radiolarians along a transect from the Southern Ocean to the South Atlantic subtropical region // Deep-Sea Res. 1996. V. 43. N 3. P. 361-382.
- Alvarino A. Siphonophores of the Pacific with a review of the World Distribution // Bull. Scripps Inst. Oceanogr. Univ. Calif. 1971. V. 16. 432 p.
- Andriashev A.P. A general review of the Antarctic fish fauna // Biogeography and ecology in Antarctica. Monogr. Biol. V. 15 / Eds J. Van Mieghem, P. Van Ove. Hague: Junk, 1965. P. 491-550.
- Andriashev A.P. Cryopelagic fishes of the Arctic and Antarctic and their significance in polar ecosystems // Antarctic ecology. N. Y.: Acad. Press, 1970. P. 297-304.
- Ansin Agis J., Ramil E., Vervoort W. Atlantic Leptolida (Hydrozoa, Cnidaria) of the families Aglaopheniidae, Halopterididae, Kirchenpaueriidae and Plumulariidae collected during the CANCAP and Mauritania-II expeditions of the National Museum of Natural History, Leiden, the Netherlands // Zool. Verhandel. 2001. V. 333. 268 p.
- Antsulevitch A.E., Vervoort W. Some little-known species of hydroids (Cnidaria: Hydrozoa; Lafoeidae) and description of *Papilionella pterophora* gen. noV., spec. noV. (Sertulariidae) // Zool. Med. Leiden. 1993. V. 67, N 3. P. 431-443.
- Arai M., Brinckmann-Voss A. Hydromedusae of British Columbia and Puget Sound // Canad. Bull. Fish. Aquat. Sci. 1980. V. 204. 192 p.
- Bailey J.W. Notice of microscopic forms found in the sounding of the Sea of Kamtschatka // American J. Sci. Arts. 1856. V. 22, N 64. P. 1-6.
- Barnard J.L. Epipelagic and under-ice amphipoda of the Central Arctic Basin // Scientific studies at Fletcher's ice Island, T-3, 1952-1955. Bedford: Maas.: Geophys. Res. Dir. U.S. Air Force: Cambridge Res. Center, 1959. P. 115-152.
- Beers J.R., Steward G.L. Micro-zooplankters in the plankton communities of the eastern tropical Pacific // Deep-Sea Res. 1971. V. 18. N 9. P. 861-883.
- Bergh L.S. Die Bipolare Verbreitung der Organismen und die Eiszeit // Zoolgeographica. 1933. Bd 1. H. 4. S. 449-484.
- Beshbeeshy M.L. Systematische, morphologische und zoogeographische Untersuchungen an den Thecaten Hydroiden des Patagonischen Schelfs: Dissertation (Fachbereich Biologie). Hamburg: Universität Hamburg, 1991. 390 s.
- Bjørklund K.R. The seasonal occurrence and depth zonation of radiolarians in Korsfjorden, Western Norway // Sarsia. 1974. V. 56. P. 13-42.
- Bjørklund K.R. *Euphysetta* (Phaeodaria, Radiolaria) – in the Norwegian-Greenland Sea sediments (distribution in space and time) // Morphology, ecology and evolution of Radiolarians. EURORAD - IV / Eds M.G. Petrushevska, S.D. Stepanjants. Leningrad: Nauka, 1984. P. 239-244 (In English and Russian).
- Bjørklund K.R., Goll R.M. Final stages of skeletal formation and early stages of disintegration for modern polycysts //

- tine Radiolaria // EURORAD News Radiolaria. 1984. N 9. P. 78.
- Bjørklund K.R., Kruglikova S.B. Structure of radiolarian assemblages on high rank taxa and species level from the Recent sediments of the Greenland- Iceland-Norwegians Basin and Norwegian fjords // Abstracts of 6th L.P. Zonenshain memoir conference on plate tectonics. L.P. Zonenshain Laboratory of Paleogeodinamics. Institute of Oceanology. Russian Academy of Sciences. GEOMAR Research Center for Marine Geosciences Christian-Albrechts-Universitat. Kiel. Germany. 1998. P. 153.
- Bjørklund K.R., Kruglikova S.B. Polycystine Radiolarians in surface sediments in the Arctic Ocean basins and marginal seas // Mar. Micropaleontol. (in press)
- Bjørklund K.R., Cortese G., Swanberg N.R., Schrader H.J. Radiolarian faunal provinces in surface sediments of the Greenland, Iceland and Norwegian (GIN) Seas // Mar. Micropaleontol. 1998. V. 35. P. 105-140.
- Blanko O. M. Sobre algunos sertularídos de la Argentina // Not. Mus. La Plata. 1963. N 20. Zool. 203. P. 163-180.
- Blanko O.M. Contribución al conocimiento de los hidrozoarios Argentinos // Rev. Mus. La Plata. Nov. Ser. 1967. N 9. Zool. 71. P. 243-297.
- Blanko O.M. Un nuevo Sertularido antártico *Symplectoscyphus naumovi* nov. sp. // Neotropica. 1969. N 15(46). P. 14-16.
- Blanko O.M. Nuevos hidrozoos antárticos // Contrnes Inst. Antárti Argent. 1977. V. 205. P. 1-15.
- Blanko O.M. Adición a los hydrozoos antárticos argentinos // Neotrópica. 1978. V. 24. N 72. P. 73-75
- Blanko O.M. Acerca de dos especies del género *Symplectoscyphus* Stechow. 1924 (Hydrozoa Sertulariidae) // Neotrópica. 1980. V. 26. N. 76. P. 197-203.
- Blanko O.M. Adition a los hidrozoos Argentinos. I. // Neotrópica. 1982. V. 28. N 80. P. 153-163.
- Blanko O.M. Adición a los hidrozoos Argentinos. III. // Neotropica. 1991. V. 37. N 97. P. 11-14.
- Blueford J. Distribution of Quaternary radiolarians in the Navarin Basin geologic province, Bering Sea // Deep-Sea Res. 1983. V. 30. N 7. P. 763-781.
- Boero F. Systematics and ecology of the hydroid population of two *Posidonia oceanica* meadows // Pubbl. Staz. Zool. Napoli. I. Mar. Ecol. 1981. V. 2. N 3. P. 181-197.
- Boero F., Bouillon J. Zoogeography and life cycle patterns of Mediterranean Hydromedusae (Cnidaria) // Biol. J. Linn. Soc. 1993a. V. 48. N. 3. P. 239-266.
- Boero F., Bouillon J. *Fraseroscyphus sinuosus* n.gen. (Cnidaria, Hydrozoa, Leptomedusae, Sertulariidae), an epiphytic hydroid with a specialised clinging organ // Canad. J. Zool. 1993b. V. 71. N 5. P. 1061-1064.
- Boero F., Hewitt Ch. A hydrozoan, *Zanclella bryozoophila* n.g., n.sp. (Zancleidae) symbiotic with a bryozoan, with a discussion of the Zancleoidea // Canad. J. Zool. 1992. V. 70. P. 1645-1651.
- Boero F., Bouillon J., Gravier-Bonnet N. The life cycle of *Pteroclava krepfi* (Cnidaria, Hydrozoa, Cladocorynidae), with notes on *Asynchronyne philippina* (Asynchronynidae) // Sci. Mar. 1995. V. 59. N 1. P. 65-76.
- Boltovskoy D., Alder A.V., Abelmann A. Annual flux of radiolaria and other shelled plankters in the eastern equatorial Atlantic at 853 m seasonal variations and polycystine species-specific responses // Deep-Sea Res. 1993. V. 40. N 9. P. 1863-1895.
- Boltovskoy D., Uliana E., Wefer G. Seasonal variation in the flux of microplankton and radiolarian assemblage compositions in the northeastern tropical Atlantic at 2195 m // Limnol. Oceanogr. 1996. V. 41. N 4. P. 615-635.
- Borgert A. Die nordischen Tripyleenarten // Nordisches Plankton. 1901. Abh. 15. N 1. S. 1-52.
- Bouillon J. Etude monographique du genre *Limnocnida* (Limnomeduse) // Ann. Soc. Roy. Zool. Belg. 1956-1957. Fasc. 2. T. 87. 500 p.
- Bouillon J. Sur la reproduction et l'écologie de *Paracoryne huvei* Picard. // Archs. Biol. 1975. V. 86. P. 45-96.
- Bouillon J. Hydromeduses de l'archipel des Seychelles et du Mozambique // ReV. Zool. Afr. 1978a. V. 92. P. 118-172.
- Bouillon J. Hydromeduses de la Mer de Bismarck (Papouasie, Nouvelle-Guinée). I. Anthomeduses Capitata (Hydrozoa-Cnidaria) // Cah. Biol. Mar. 1978b. V. 19. P. 249-297.
- Bouillon J. Hydromeduses de la Mer de Bismarck (Papouasie, Nouvelle-Guinée). II. Limnomedusa, Narcomedusa, Trachymedusa et Laangiomedusa (sous-classe noV.) // Cah. Biol. Mar. 1978c. V. 19. P. 473-483.
- Bouillon J. Hydromeduses de la Mer de Bismarck (Papouasie, Nouvelle-Guinée). III. Anthomedusae-Filifera (Hydrozoa-Cnidaria) // Cah. Biol. Mar. 1980. V. 21. P. 307-344.
- Bouillon J. Hydromeduses de la Mer de Bismarck (Papouasie, Nouvelle-Guinée). Pt IV. Leptomedusae (Hydrozoa, Cnidaria) // Indo-Malayan Zool. 1984. V. 1. P. 25-112.
- Bouillon J. Essai de classification des Hydropolypes-Hydromeduses (Hydrozoa- Cnidaria) // Indo-Malayan Zoology. 1985. V. 2. N 1. P. 29-243.
- Bouillon J. Classe des Hydrozoaires // Traité de Zoologie. V. 3, N 2 / Eds P.P. Grassé, D. Doumenc. Paris: Masson. 1995a. P. 29-416.
- Bouillon J. Hydromedusae of the New Zealand Oceanographic Institute // N. Z. J. Zool. 1995b. V. 22. P. 223-238.
- Bouillon J., Boero F. Phylogeny and Classification of Hydromedusae. The Hydrozoa: a new classification in the light of old knowledge // Thalassia Salentia. 2000. N. 24 Porto Cesareo (Lecce). 296 p.

- Bouillon J., Pages E., Gili J.-M. New species of benthopelagic hydromedusae from the Weddell Sea // Ecological Studies in the Antarctic Sea ice Zone / Eds W.E. Arntz, A. Clarke. Berlin; Heidelberg; N.Y.: Springer, 2002. P. 10-16.
- Brandt K. Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Thieren // Zool. Jahrb. 1895. Bd 9. S. 27-74
- Briggs E.A. Studies on Australian Athecate Hydroids. N 1. Two new species of genus *Myriothela* // Rec. Austr. Mus. Sydney. 1928 V. 16. P. 305-315.
- Briggs E.A. Hydrozoa // Sci. Rep. Austr. Antarctic Exped. 1911-1914. Ser. C. 1938. V. 9. P. 5-45.
- Briggs J.C. Antitropical distribution and evolution in the Indo-West Pacific Ocean // Syst. Zool. 1987. V. 36. N 3. P. 237-247.
- Brinckmann A. The life Cycle of *Merga galleri* sp.n. (Anthomedusae, Pandidae) // Pubbl. Staz. Zool. Napoli. 1962. V. 33. N 1. P. 1-9.
- Brinckmann A. The biology and development of *Rhysia automalis* gen. nov., sp. nov. (Anthomedusae-Athecatae. Rhysiidae fam. nov.) // Canad. J. Zool. 1965. V. 43. P. 941-952.
- Brinckmann-Voss A. The morphology and development of *Acaulus ilonae* sp.n. (order Anthomedusae/Athecatae. Fam. Acaulidae) // Canad. J. Zool. 1966. V. 44. P. 291-301.
- Brinckmann-Voss A. Anthomedusae/Athecata (Hydrozoa, Cnidaria) of the Mediterranean. Part. I. Capitata // Fauna e flora del Golfo di Napoli. Edizione della Stazione Zoologica di Napoli. 1970. V. 39. 96 p.
- Brinckmann-Voss A. *Sarsia cliffordi* n.sp. (Cnidaria, Hydrozoa, Anthomedusae) from British Columbia, with distribution records and evaluation of related species // Canad. J. Zool. 1989. V. 67. N 3. P. 685-691.
- Brinckmann-Voss A., Arai M. Further notes on Leptolida (Hydrozoa: Cnidaria) from Canadian Pacific Waters // Zool. Verhandel. 1998. V. 323. P. 37-68.
- Brinckmann-Voss A., Lickey D.M., Mills C.E. *Rhysia fletcheri* (Cnidaria, Hydrozoa, Rhysiidae), a new species of colonial hydroid from Vancouver Island (British Columbia, Canada) and the San Juan Archipelago (Washington, U.S.A.) // Canad. J. Zool. 1989. V. 71. P. 401-406.
- Brinton E. The distribution of Pacific euphausiids // Bull. Scripps Inst. Oceanogr. 1962. V. 8, N 2. P. 51-269.
- Broch H. Die Hydroiden der arktischen Meere // Fauna Arctica. Bd 5, H. 1. Jena: Gustav Fisher. 1910. S. 129-248.
- Calder D.R. Thecate hydroids from the shelf waters of northern Canada // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1970. V. 27. N 9. P. 1501-1547.
- Calder D.R. Hydroids and Hydromedusae of southern Chesapeake Bay // Virginia Inst. Mar. Sci. Spec. Pap. Mar. Sci. 1971. V. 1. 125 p.
- Calder D.R. Some Athecate hydroids from the shelf waters of northern Canada // J. Fish. Res. Bd. Canada. 1972a. V. 29. N 3. P. 217-228.
- Calder D.R. Cnidaria of the Chesapeake Bay // Chesapeake Sci. 1972b. V. 13. P. 100-102.
- Calder D.R. Biotic census of Cape Cod Bay: hydroids // Biol. Bull. 1975. V. 149, N 2. P. 287-315.
- Calder D.R. Hydrozoa from estuaries of South Carolina, USA: Families Sertulariidae and Plumulariidae // Proc. Biol. Soc. Wash. 1983. V. 96, N 1. P. 7-28.
- Calder D.R. New observations on *Cladocarpus flexuosus* Nutting, 1900 (Hydrozoa: Plumulariidae), a bathyal hydroid from the Gulf of Mexico // Proc. Biol. Soc. Wash. 1984. V. 97, N 2. P. 408-412.
- Calder D.R. *Symmetroscyphus*, a new genus of thecate hydroid (family Thyroscyphidae) from Bermuda // Proc. Biol. Soc. Wash. 1986a. V. 99, N 3. P. 380-383.
- Calder D.R. Class Hydrozoa // Marine Fauna and Flora of Bermuda / Ed. W. Sterrer. N.Y.: Wiley Interscience. 1986b. P. 127-155.
- Calder D.R. Shallow-water hydroids of Bermuda. The Athecate // Life Sci. Contr. R. Ontario Mus. 1988. V. 148. 107 p.
- Calder D.R. Shallow-water hydroids of Bermuda. The Thecate, Exclusive of Plumularioidea // Life Sci. Contr. R. Ontario Mus. 1991. V. 154. 140 p.
- Calder D.R. *Bougainvillia aberrans* (Cnidaria, Hydrozoa), a new species of hydroid and medusa from the upper bathyal zone off Bermuda // Canad. J. Zool. 1993a. V. 71, N 5. P. 997-1002.
- Calder D.R. Local distribution and biogeography of the hydroids (Cnidaria) of Bermuda // Caribb. J. Sci. 1993b. V. 29. P. 67-74.
- Calder D.R. Hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) recorded from depths exceeding 3000 m in the abyssal western North Atlantic // Canad. J. Zool. 1996. V. 74, N 9. P. 1721-1726.
- Calder D.R. Shallow-water hydroids of Bermuda (Superfamily Plumularioidea) // Life Sci. Contr. R. Ontario Mus. 1997. V. 161. 85 p.
- Calder D.R., Vervoort W. *Plicatotheca aniae*, a new genus and species of thecate hydroid from Bermuda and South Africa // Canad. J. Zool. 1986. V. 64, N 9. P. 2021-2023.
- Calder D.R., Vervoort W. Some hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) from the Mid-Atlantic Ridge, in the North Atlantic Ocean // Zool. Verhandel. 1998. V. 319. 65 p.

- Campbell R. A new species of *Hydra* (Cnidaria: Hydrozoa) from the North America with comments on species clusters within the genus // Zool. J. Linn. Soc. London. 1987. V. 91, N 3. P. 253-263.
- Campbell R. Taxonomy of the European *Hydra* (Cnidaria: Hydrozoa): a reexamination of its history with emphasis on the species *H. vulgaris* Pallas, *H. attenuata* Pallas and *H. circumcineta* Schulze // Zool. J. Linn. Soc. 1989. V. 95, N 3. P. 219-244.
- Candolle, A. de. Géographie botanique raisonnée; ou, Exposition des faits principaux et des lois concernant la distribution géographique des plantes de l'époque actuelle. V. I-2. Paris; Génève: V. Masson, 1855. 1365 p.
- Casey R.E., Partridge T.M., Sloan J.R. Radiolarian life spans, mortality rates, and seasonality, gained from recent sediment and plankton samples // Proceedings of the II Planktonic Conference Roma, 1970 / Ed. A. Farinacci, R. Matteucci. Roma, 1971. P. 159-165.
- Chen P.H. Antarctic Radiolaria. Deep Sea Drilling Project // Init. Rep. Deep Sea Drill. Project. 1975. V. 28. P. 437-513.
- Christiansen B.O. The hydroid fauna of the Oslo Fjord in Norway // Norw. J. Zool. 1972. V. 20. P. 279-310.
- Chun C. Die Beziehungen zwischen dem arktischen und antarktischen Plankton. Stuttgart: E. Nägele, 1897. 64 S.
- Cleve P.T. Plankton collected by the Swedish Expedition to Spitzbergen in 1898 // Handl. Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. 1899. V. 32, N 3. P. 25-51.
- Cleve P.T. The seasonal distribution of Atlantic plankton organisms // Handl. Goeteborg. Kgl. Vetensk. Vitterh. Sanh. Ser. 4. 1900. N 3. 369 p.
- Cleve P.T. Plankton from the Indian Ocean and the Malay Archipelago // Handl. Kgl. Svensk. Vetensk. Akad. 1901. V. 35, N 5. P. 10-23.
- Cornelius P.F.S. The hydroid species of *Obelia* (Coelenterata, Hydrozoa: Campanulariidae), with notes on the Medusa stage // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. 1975a. V. 28, N 6. P. 251-293.
- Cornelius P.F.S. A revision of the species of Lafoeidae and Haleciidae (Coelenterata: Hydriida) recorded from Britain and nearby seas // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. 1975b. V. 28, N 8. P. 373-426.
- Cornelius P.F.S. A revision of the species of Sertulariidae (Coelenterata, Hydrozoa) recorded from Britain and nearby seas // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. 1979. V. 34. P. 243-321.
- Cornelius P.F.S. Hydroids and medusae of the family Campanulariidae recorded from the eastern North Atlantic, with a World synopsis of genera // Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. 1982. V. 42. P. 37-148.
- Cornelius P.F.S. Taxonomic characters from the hydranths of thecate hydroids // Modern trends in the systematics, ecology and evolution of Hydroids and Hydromedusae / Eds. J. Bouillon, F. Boero, F. Cicogna, P.F.S. Cornelius. Oxford: Clarendon Press, 1987. P. 29-42.
- Cornelius P.F.S. European *Obelia* (Cnidaria, Hydrozoa): systematics and identification // J. Nat. Hist. 1990. V. 24. P. 535-578.
- Cornelius P.F.S. The Azores hydroid fauna and its origin, with discussion of rafting and medusa suppression // Arquipélago. Life Earth Sci. 1992. V. 10. P. 75-99.
- Cornelius P.F.S. North-West European thecate hydroids and their medusae. Pt. 1. Laodiceidae to Haleciidae // Synopses of the British Fauna. New Series. V. 50 / Eds. R.S.K. Barnes, J.H. Crothers. London: Shrewsbury, 1995a. 347 p.
- Cornelius P.F.S. North-West European thecate hydroids and their medusae. Pt. 2. Sertulariidae to Campanulariidae // Synopses of the British Fauna. New Series. V. 50 / Eds R.S.K. Barnes, J.H. Crothers. London: Shrewsbury, 1995b. 386 p.
- Cornelius P.F.S. Taxonomic characters from the hydranths of live thecate hydroids: European Haleciidae (Cnidaria: Leptothecatae) // Zool. Verhandel. 1998. V. 323. P. 79-97.
- Cornelius P.F.S. A changing taxonomic paradigm: studies on *Obelia* and some other Campanulariidae (Cnidaria: Hydrozoa) // Zoosyst. Ross. 1999. Suppl. N 1. P. 5-16.
- Corteze G., Bjorklund K.R. The morphometric variation of *Actinomma boreale* (Radiolaria) in Atlantic boreal waters // Mar. Micropaleont. 1996. V. 29. P. 271-282.
- Crame J.A. Evolutionary history of Antarctica // Antarctic Science. Global Concerns / Ed. G. Hempel. Berlin: Springer, 1974. S. 188-214.
- Crame J.A. Evolution of high-latitude molluscan faunas // Origin and evolutionary radiation of the Mollusca / Ed. J. Taylor. Oxford: Oxford Univ. Press, 1996. P. 119-131.
- Dana J. D. On the geographical distribution of Crustacea // Amer. J. Sci. Arts. Ser. 2. 1854. V. 18, N 54. P. 314-326.
- Darling K.F., Wade Ch.M., Stewart I.A., Kroon D., Dingle R., Brown A.J.L. Molecular evidence for genetic mixing of Arctic and Antarctic subpolar populations of planktonic foraminifers // Nature. 2000. V.405. N 6782. P.43-47.
- Darwin Ch. On the origin of species by means of natural selection. London: John Murray, 1859. 524 p.
- Dayton P.K., England K.W., Robson E.A. An unusual sea anemone, *Dactylanthus antarcticus* (Clubb, 1908) (Order Ptychodactariida), on gorgonians in Chilean fjords // Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology / Ed. J.C. Den Hartod. Leiden, 1997. P. 135-142.
- De Vries A.I. Freezing resistance in Antarctic fishes // Antarctic ecology. V. 1. London; N.Y.: Acad. Press, 1970. P.

- De Vries A.L., Lin Y. The role of glycoprotein antifreezes in the survival of Antarctic fishes // Adaptation within Antarctic ecosystem. Washington, D.C.: Smithson. Inst., 1977. P. 439-458.
- Dollo P. Poissons // Expedition Antarctique Belge Resultats du Voyage du S.Y. Belgica en 1897-1898-1899 sous le commandement de A. de Gerlache de Gomery. Rapports Scientifiques publes aux frais du gouvernement Belge, sous la direction de la Commission de la Belgica. Zoologie. Anvers: J.-E. Buschmann, 1904. 240 p.
- Dolven J.K., Bjorklund K.R. An early Holocene peak occurrence and Recent distribution of *Rhizoplectena borealis* (Radiolaria): a biomarker in the Norwegian Sea // Mar. Micropaleont. 2001. V. 42. P. 25-44.
- Dumont H.J. The distribution and ecology of the fresh- and brackish-water medusae of the world // Hydrobiologia. 1994. V. 272. N 1-3. P.1-12.
- Dunbar M.J. The relation between oceans // Zoogeography and diversity in plankton / Eds S. Van der Spoel, A.C. Pierot-Bults. Utrecht: Bunge Scientific Publ., 1979. P. 112-125.
- Eastman J.T., DeVries A.L. Adaptation for cryopelagic life in the Antarctic notothenioid fish *Pagothenia borchgrevinkii* // Polar. Biol. 1985. V. 4, N 1. P. 45-52.
- Edwards C. The hydroids and the medusae *Podocoryne areolata*, *P.borealis* and *P.carnea* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1972. V. 52, N 1. P. 97-144.
- Edwards C. The medusa *Modeeria rotunda* and its hydroid *Stegopoma fastigiatum*, with a review of *Stegopoma* and *Stegolaria* // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1973. V. 53, N 3. P. 573-600.
- Edwards C. The hydroids and medusae *Sarsia piriforma* sp. nov. and *Sarsia striata* sp. nov. from the west coast of Scotland, with observation on other species // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 1983. V. 63, N 1. P. 49-60.
- Ehrenberg C.G. Über die Tiefgrund-Verhältnisse des Oceans am Eingange der Davisstrasse und bei Island // Monatsbericht. Kgl. Preuss. Akad. Wiss. Berlin. Jahrg. 1862. S. 275-315.
- Ehrenberg C.G. Microgeologische Studien über das kleinste Leben der Meeres-Tiefgrunde aller Zonen und dessen geologischen Einfluss // Abh. Kgl. Preuss. Akad. Wiss., Berlin. Jahrg. 1872. S. 132-392.
- Ekman S. Zoogeography of the Sea. London: Sidwick and Jackson, 1953. 417 p.
- Fraser C. McLean. Some hydroids from the California coast, collected in 1939 // Trans. R. Soc. Can. Sect. V. 1940. V. 34, N 3. P. 39-44.
- Fraser C. McLean. New species of hydroids, mostly from the Atlantic Ocean, in the United States National Museum // Proc. U.S. Nat. Mus. 1941. V. 91, N 3125. P. 77-89.
- Fraser C. McLean. Relationship of North American families of gymnoblastic hydroids // Trans. R. Soc. Can. Sect. V. 1943a. V. 37, N 3. P. 29-33.
- Fraser C. McLean. Distribution records of some hydroids in the collection of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College, with description of new genera and new species // Proc. New. Engl. Zool. Cl. 1943b. V. 22. P. 75-98.
- Fraser C. McLean. Hydroids of the Atlantic coast of North America. Toronto: Univ. Toronto Press, 1944. 451 p.
- Fraser C. McLean. Distribution and relationship in American hydroids. Toronto: Univ. Toronto Press, 1946. 464 p.
- Gibbons M.J., Riland J.S. Intertidal and shallow water hydroids from Fiji. I. Athecata to Sertulariidae // Mem. Qd. Mus. 1989. V. 72, N 2. P. 377-432.
- Gravier-Bonnet N. *Gattyia wimtleni* spec. nov. (Cnidaria: Hydrozoa), a new hydroid from Madagascar, and an identification key to the *Gattyia* species // Zool. Verhandel. 1998. V. 323. P. 107-124.
- Gravier-Bonnet N. *Obelia* and other campanulariids (Cnidaria, Hydrozoa) in seagrass beds of Madagascar (Indian Ocean) // Zoosyst. Ross. 1999. Suppl. N 1. P. 77-88.
- Haeckel E. Die Radiolarien (*Rhizopoda radiata*). Eine Monographie. Berlin: Reimer, 1862. 572 S.
- Haeckel E. Prodromus systematis radiolarium. Entwurf eines Radiolarien-System auf Grund von Studien der Challenger - Radiolarien // Jenaische Zeitschr. Naturwiss. 1881. Bd 15. S. 418-472.
- Haeckel E. Report on the Radiolaria collected by the H.M.S. «Challenger» during the years 1873-1876 // Rep. sci. results of the voyage of H.M.S. «Challenger» during the years 1873-1876 / Eds C.W. Tompson, J. Murray. Edinburgh: Her Majesty's Stationery Office, 1887. Zoology. V. 18, pt 1-2. P. 1-1803.
- Haecker V. Tiefsee-Radiolarien // Wiss. Ergebni. Deutsch. Tiefsee-Exped. a.d. Dampfer «Valdivia» 1898-1899. Jena, 1908. Bd 14, N 1 (Spezieller Teil). 476 S.; Bd 14, N 2 (Allgemeiner Teil). S. 477-706.
- Harrington H.J., Moore R.C. Trachylinida // Treatise of Invertebrate Paleontology. Part F. Coelenterata. Trachylinida. Geol. Soc. Amer. and Univ. Kansas Press. 1956. P. 68-76.
- Hays J.D. Radiolaria and Late Tertiary and Quaternary history of Antarctic seas // Antarctic Research. Ser. 5. Biology of the Antarctic seas. N.Y.: Amer. Geophys. Union, 1965. V. 2. P. 125-184.
- Hesse R. Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena: Gustav Fischer, 1924. 613 S.
- Hewitt Ch.L., Goddard J.H.R. A new species of large and highly contractile hydroid in the genus *Candelabrum* (Hydrozoa: Anthoathecatae) from southern Oregon, U.S.A. // Canad. J. Zool. 2001. V. 79. P. 2280-2288.
- Hirai F., Kakimura Y. Developmental cycle of *Cladonema radiatum* var. *mayeri* Perkins reared in the Laboratory // Bull. Mar. Biol. St. Asamushi, Tohoku Univ. 1957. V. 8, N 2-4. P. 49-54.

- Hirai E., Yamada M. On a new athenate hydroid *Hataia parva*, n.gen., n.sp. // Bull. Mar. Biol. St. Asamushi, Tohoku Univ. 1965. V. 12, N. 2-3. P. 59-62.
- Hirohito. Emperor Schowa. Five hydroid species from the Gulf Agaba. Red Sea. Tokyo: Publs. Biol. Lab. Imp. Household. 1977. 26 p.
- Hirohito. Emperor Schowa. A new hydroid *Hydractinia bayeri* n.sp. (family Hydractiniidae) from the Bay of Panama. Tokyo: Publ. Biol. Lab. Imp. Household. 1984. 8 p.
- Hirohito. The late Emperor Schowa. The Hydroid of Sagami Bay I. Athecata. // Tokyo: Publ. Biol. Lab. Imp. Household. 1988. 179-110 p.
- Hirohito. The late Emperor Schowa. The Hydroids of Sagami Bay II. Thecata // Tokyo: Publ. Biol. Lab. Imp. Household. 1995. 325-247 p.
- Hooker J. The botany // A voyage of discovery and research in the Southern and Antarctic regions during the years 1839-1843. V. 2. London. 1847. P. 288-302.
- Hubbs C.L. Antitropical distribution of fishes and other organisms // Proc. 7th Pacific Sci. Congr. V. 3. Auckland, New Zealand: Whitcome and Tombs. 1952. P. 324-329.
- Hubbs C.L., Mead G.W., Wilimovsky N.J. The widespread, probably antitropical distribution and the relationship of the bathypelagic iniomous fish *Anopterous pharao* // Bull. Scripps. Inst. Oceanogr. Univ. California. 1953. V. 6, N 5. P. 173-197.
- Hülsemann K. Radiolaria in plankton from the Arctic Drifting Station T-3, including the description of three new species // Arct. Inst. North. Amer., Techn. Pap. 1963. N 13. P. 4-52.
- Hyman L.H. Taxonomic studies on the *Hydra* of North America. I. General remarks and description of *Hydra americana* new species. II. The characters of *Pelmatohydra oligactis* Pallas. III. Rediscovery of *Hydra carnea* Agassiz 1850 with a description of its characters. IV. Description of three new species with a key to the known species // Trans. Amer. Microscop. Soc. 1929. V. 48, P. 242-255; 1930. V. 49, P. 322-333; 1931a, b. V. 50. N 1. P. 20-29. N 4. P. 302-315.
- Jarms G. Zur Morphologie, Biologie und Systematik der Naustithoidae (Coronata, Scyphozoa). Dissertation. Hamburg: Univ. Hamburg. 1988. 124 p.
- Jarms G. Neubeschreibung dreier Arten der Gattung *Naustithoe* (Coronata, Scyphozoa) sowie Wiederbeschreibung der Art *Naustithoe marginata* Kölliker. 1853 // Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. 1990. Bd 87. S. 7-39.
- Jarms G. Taxonomic characters from the polyp tubes of coronate medusae (Scyphozoa, Coronatae) // Hydrobiologia. 1991. V. 216/217. P. 463-470.
- Jarms G. Anatomy and phylogenetic significance of *Eoconularia loculata*, a conulariid from the Silurian of Gotland // Lethaia. 1994. V. 27. P. 97-109.
- Jarms G. The polyps of Coronatae (Scyphozoa), a review and some new results // Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology / Ed. J.C. Den Hartog. Leiden. 1997. P. 271-278.
- Jarms G., Mühlhardt-Siegel U. *Monobrachium parasitum* (Cnidaria: Hydrozoa) epizoic on Antarctic bivalves and its bipolarity // Zool. Verhandel. 1998. V. 323. P. 125-139.
- Johnson D. A., Nigrini C.A. Radiolarian biogeography in surface sediments of the western Indian Ocean // Mar. Micropaleont. 1980. V. 5. P. 111-152.
- Johnson D.A., Nigrini C.A. Radiolarian biogeography in surface sediments of the eastern Indian Ocean // Mar. Micropaleont. 1982. V. 7. P. 237-281.
- Jørgensen E. Protistenplankton aus dem Nordmeere in den Jahren 1897-1900 // Bergens Mus. Aarbog 1899. 1900. Bd 6. S. 45-98.
- Jørgensen E. The protist plankton and the diatoms in bottom samples // Hydrographical and biological investigations in Norwegian fiords / Ed. O. Nordgaard. Bergen. 1905. P. 114-141. (Bergens Mus. Skrift. 1905).
- Kling S.A. Radiolaria from the Eastern North Pacific. Leg 18. Deep Sea Drilling Project // Init. Rep. Deep Sea Drill. Project. 1973. V. 18. P. 617-671.
- Kling S.A. Relation of radiolarian distributions to subsurface hydrography in the North Pacific // Deep Sea Res 1976. V. 23. P. 1043-1058.
- Kling S.A. Local and regional imprints on radiolarian assemblages from California coastal basin sediments // Mar. Micropaleont. 1977. V. 2. P. 207-221.
- Knudsen J. The systematics and biology of abyssal and hadal Bivalvia // Galathea Rep. 1970. V. 11. 244 p.
- Kramp P.L. Medusae: The Godthaab Expedition. 1928 // Medd. Grønl. 1942. V. 81, N 1. 168 p.
- Kramp P.L. Hydriida: The Zoology of East Greenland // Medd. Grønl. 1943a. V. 121, N 11. 52 p.
- Kramp P.L. Medusae, Siphonophora, and Ctenophora: The Zoology of East Greenland // Medd. Grønl. 1943b. V. 121, N 12. 20 p.
- Kramp P.L. Synopsis of the Medusae of the World // J. Mar. Biol. Ass. U.K. 1961. V. 40. 469 p.
- Kramp P.L. Summary of the zoological results of the Godhaab Expedition, 1928 // Medd. Grønl. 1963. V. 81. N 7. 115 p.
- Kramp P.L. The Hydromedusae of the Pacific and Indian Oceans // Dana Rep. 1965. V. 63. 162 p.

- Kraep PL. The Hydromedusae of the Pacific and Indian Oceans. Sects II, III // Dana Rep. 1968. V. 72. 200 p.
- Kruglikova S.B. Arctic ocean Radiolaria // The Arctic Seas. Climatology, Oceanography, Geology and Biology / Ed. I. Hermann, N. Y.: Van Nostrand Reinhold Company, 1989a. P. 461-480.
- Kruglikova S.B. Certain aspects of Radiolarian data as evidence of paleoenvironment // Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol. 1989b. V. 69. P. 303-320.
- Kruglikova S.B. Distribution of polycystine radiolarians from Recent and Pleistocene sediments of the Arctic-Boreal Zone // Ber. Polarforsch. 1999. N 306. P. 120-133.
- Kruglikova S.B., Bjorklund K.R. Phylum Sarcomastigophora. Class Sarcodina. Subclass Rhizopoda. Order Radiolaria // Èññéåà. ðàòíû ñìðåé. 2001. T. 51(59). N. 20-21.
- Kubota Sh. The life-history of *Clivia edwardsi* (Hydrozoa: Campanulariidae) in Hokkaido, Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. 1978. V. 6, N 21(3). P. 317-354.
- Kubota Sh. The origin and systematics of four Japanese bivalve-inhabiting hydroids // Modern trends in the systematics, ecology and evolution of hydroids and Hydromedusae / Eds J. Bouillon, F. Boero, F. Cicogna. P.F.S. Cornelius. Oxford: Clarendon Press, 1987. P. 275-287.
- Kubota Sh. Systematic study of a paedomorphic derivative hydrozoan *Eugymnanthea* (Thecata-Leptomedusac) // Zool. Sci. 1989. V. 6, N 1. P. 147-154.
- Kubota Sh. Taxonomic notes on polyp and medusa of *Sarsia nipponica* Uchida (Hydrozoa: Corynidae) from the type locality in Japan // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1991. V. 35, N 1-3. P. 17-23.
- Kubota Sh. *Eucheilota intermedia* Kubota is a distinct taxon and the third form of *Eutima japonica* (Hydrozoa: Leptomedusae) // Zool. Sci. 1992a. V. 9, N 1. P. 231-235.
- Kubota Sh. Four bivalve-inhabiting hydrozoans in Japan differing in range and host preference // Sci. Mar. 1992b. V. 56, N 2-3. P. 149-159.
- Kubota Sh. Resting stage and newly hatched hydroid of a cool water hydrozoan species *Climacocodon ikarrii* Uchida (Hydrozoa, Margelopsidae) // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1993. V. 36, N 1-2. P. 85-87.
- Kubota Sh. Fauna of *Obelia* (Cnidaria, Hydrozoa) in Japanese waters, with special reference to life cycle of *Obelia dichotoma* (L/1758) // Zoosyst. Ross. 1999. Suppl. N 1. P. 67-76.
- Kubota Sh., Takashima Y. Redescription of *Sarsia japonica* (Nagao) (Hydrozoa: Corynidae) from Hokkaido, Japan // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1992. V. 35, N 6. P. 371-381.
- Kubota Sh., Yamada M. Metamorphosis of Hydromedusa *Bougainvillia bitentaculata* Uchida, 1925 // Proc. Jap. Soc. Syst. Zool. 1982. V. 24. P. 13-18.
- Kubota Sh., Yamada M. A new hydroid species *Campanularia (Orthopyxis) compressima* (Hydrozoa, Cnidaria) from northern Japan // Proc. Jap. Soc. Syst. Zool. 1992. V. 47. P. 52-56.
- Larson R.J. A new Stauromedusa, *Kishinouyea corbini* (Scyphozoa, Stauromedusae) from the tropical Western Atlantic // Bull. Mar. Sci. 1980. V. 30, N 1. P. 102-107.
- Larson R.J. *Kyopoda lamberti*, gen. nov., sp. nov.: an unusual new Stauromedusa (Scyphozoa, Cnidaria) from the eastern Pacific representing a new family // Canad. J. Zool. 1988. V. 66. P. 2301-2303.
- Larson R.J. Scyphomedusae and cubomedusae from the eastern Pacific // Bull. Mar. Sci. 1990. V. 47. P. 546-556.
- Larson R.J., Fautin D.G. Stauromedusae of the genus *Manania* (= *Thaumatoscyphus*) (Cnidaria, Scyphozoa) in the northern Pacific, including descriptions of new species *Manania gwilliami* and *Manania handi* // Canad. J. Zool. 1989. V. 67. P. 1543-1549.
- Larson R.J., Mills C. E., Harbison G.R. Western Atlantic midwater hydrozoan and scyphozoan medusae: in situ studies using manned submersibles // Hydrobiologia. 1991. V. 216/217. P. 311-317.
- Levine N.D., Corliss J.O., Cox F.E.G., Deroux G., Grain J., Honigberg B.M., Leedale G.F., Loeblich A.R., Lom J., Lynn D., Merinfeld E.G., Page F.C., Poljansky G.I., Sprague V., Vavra J., Wallace F.G. A newly revised classification of the Protozoa // J. Protozool. 1980. V. 27. P. 37-58.
- Ling H.Y. Polycystine Radiolaria and silicoflagellates from surface sediments of the Sea of Okhotsk // Bull. Geol. Surv. Taiwan. 1974. V. 24. P. 1-11.
- Ling H.Y., Stadum G.J., Welch M.L. Polycystine radiolaria from Bering Sea surface sediment // Proceedings of the II Planktonic Conference. Roma, 1970 / Eds. A. Farinacci, R. Matteucci. Roma, 1971. P. 705-729.
- Maas O. Die Medusen. 21st Report on the Dredging operations of the U.S. Steamer «Albatross» during 1891 // Mem. Mus. Compar. Zool. Harv. Coll. 1897. V. 23. 92 p.
- Maas O. Medusen // Expedition Antarctique Belge Resultats du Voyage du S.Y. Belgica en 1897-1898-1899 sous le commandement de A. de Gerlache de Gomery. Rapports Scientifiques publes aux frais du gouvernement Belge, sous la direction de la Commission de la Belgica. Zoologie. Anvers: J.-E. Buschmann, 1906. 32 p.
- Maas O. Japanische Medusen // Abh. Bayer. Akad. Wiss., math-physik Cl., Suppl. 1909. Bd 1. Abh. 8. 52 S.
- Malaise R. Tenthradioidea of South-Eastern Asia with a general geographical review // Opuscula Entomologica. Lund Univers. 1945. Suppl. 4. 288 p.
- Malaise R. An alternative to continental drift. Affarstryckeriet Norrtalje. Sweden. 1972. 13 p.
- Manton S.M. On two new species of the hydroid *Myriothela* // Sci. Rep. Br. Graham Land Exp. 1940. V. 1, N 4. P.

- Mapstone G.M. *Bargmannia lata*, an undescribed species of phylactin siphonophore (Cnidaria: Hydrozoa) from Canadian Pacific waters // Zool. Verhandel. 1998. V. 323. P. 141-147.
- Marques A.C. A critical analysis of a cladistic study of the genus *Eudendrium* (Cnidaria: Hydrozoa), with some comments on the family Eudendriidae // J. Comp. Biol. 1996. V. 1, N 3/4. P. 153-162.
- Marques A.C., Calder D.R. *Eudendrium bathyale*, a new species of hydroid (Hydrozoa, Anthomedusae, Eudendriidae) from Bermuda // Proc. Biol. Soc. Wash. 2000. V. 113, N. 1. P. 124-128.
- Marques A.C., Migotto A.E. A new species of *Eudendrium* (Hydrozoa: Anthomedusae: Eudendriidae) from the Netherlands // Zool. Verhandel. 1998. V. 323. P. 149-154.
- Marques A.C., Mergener H., Höinghaus R., Santos C.M.D., Vervoort W. Morphological study and taxonomical notes on Eudendriidae (Cnidaria: Hydrozoa: Athecatae/Anthomedusae) // Zool. Med. Leiden. 2000. V. 74, N 5. P. 75-118.
- McGinitie G.E. Distribution and ecology of the marine invertebrates of Point Barrow, Alaska // Smiths. Miscel. Coll. 1955. V. 128, N 9. P. 201.
- McGowan J.A. Oceanic biogeography of the Pacific // The Micropaleontology of Oceans / Eds. B.M. Funnel, W.R. Riedel. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1983. P. 3-74.
- Mead G.W. A history of South Pacific fishes // Sci. Explor. South Pacif. Proc. Symp. Sci. Com. Ocean Res. Washington, 1970. P. 236-251.
- Medel M.D., López-González P.J. Distribution patterns in Atlantic hydroids // Zool. Verhandel. 1998. V. 323. P. 155-168.
- Medel M.D., Vervoort W. Plumularian hydroids (Cnidaria: Hydrozoa) from the Strait of Gibraltar and nearby areas // Zool. Verhandel. 1995. V. 300. 72 p.
- Medel M.D., Vervoort W. Atlantic Haleciidae and Campanulariidae (Hydrozoa, Cnidaria) collected during the CAN-CAP and Mauritania-II expeditions of the National Museum of Natural History, Leiden, The Netherlands. // Zool. Verhandel. 2000. V. 330. 70 p.
- Meisenheimer J. Pteropoda // Wiss. Ergebni. Deutsch. Tief-See Exp. 1905. Bd 9. 314 S.
- Mel'nikov N.A. Ecology of Arctic Ocean cryopelagic fauna // The Arctic Seas. Climatology, Oceanography, Geology and Biology / Ed. I. Herman. N.Y.: Van Nostrand Reinhold Company, 1989. P. 235-255.
- Migotto A.E. Benthic shallow-water hydroids (Cnidaria, Hydrozoa) of the coast of São Sebastião, Brazil, including a checklist of Brazilian hydroids // Zool. Verhandel. 1996. V. 306. 125 p.
- Migotto A.E., Calder D.R. *Sertularella vervoortii* (Hydrozoa: Sertulariidae) // Zool. Verhandel. 1998. V. 323. P. 169-180.
- Millard N.A.H. Monograph on the Hydroids of Southern Africa // Ann. South African Mus. 1975. V. 68. 513 p.
- Millard N.A.H. Hydroids from the Kerguelen and Crozet shelves, collected by the cruise MD.03 of the Marion-Dufresne // Ann. South African Mus. 1977. V. 73, N 1. 47 p.
- Millard N.A.H. The geographical distribution of southern African hydroids // Ann. South African Mus. 1978. V. 74, N 6. P. 159-200.
- Millard N.A.H. Type specimens of Hydroids (Coelenterata) in the South African Museum // Ann. South African Mus. 1979. V. 77, N 8. P. 133-150.
- Murray J. On the deep and shallow-water marine fauna of the Kerguelen-Region of the Great Southern Ocean // Trans. Roy. Soc. Edinb. 1896. V. 38, N 2. 494 p.
- Nakaseko K., Nishimura A. Radiolaria from the bottom sediments of the Beaufort Sea in the Antarctic // Rep. Technol. Res. Center. J.N.O.C. 1982. V. 16. P. 91-244.
- Namikawa H. A new species of the genus *Stylactaria* (Cnidaria, Hydrozoa) from Hokkaido, Japan // Zool. Sci. 1991. V. 8. P. 805-812.
- Namikawa H., Kubota Sh., Mawatari S.F. Redescription of *Stylactaria uchidai* (Yamada, 1947), comb. nov. (Hydrozoa, Hydractiniidae) in Hokkaido, Japan // Proc. Jap. Soc. Syst. Zool. 1990. V. 42. P. 2-9.
- Namikawa H., Kubota Sh., Mawatari S.F. Redescription of *Stylactaria conchicola* (Yamada, 1947), comb. nov. (Hydrozoa: Hydractiniidae) from Hokkaido, Japan // Hydrobiologia. 1992. V. 231. P. 69-76.
- Nigrini C.A. Radiolaria in pelagic sediments from the Indian and Atlantic Oceans // Bull. Scripps. Inst. Oceanogr. Univ. Calif. 1967. V. 11. 125 p.
- Nigrini C.A. Radiolarian assemblages in the north Pacific and their application to a study of Quaternary sediments in core 120-130 // Mem. Geol. Soc. Amer. 1970. V. 126. P. 139-183.
- Nigrini C.A. Radiolarian zones in the Quaternary of the equatorial Pacific Ocean // Micropaleontology of the Ocean / Eds B.M. Funnel, W.R. Riedel. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1971. P. 443-461.
- Nishimura A., Nakaseko K., Okuda Y. A new coastal water radiolarian assemblage recovered from sediment samples from the Antarctic Ocean // Mar. Micropaleont. 1997. V. 30. P. 29-44.
- Norris R.D., Vargas de C. Evidence of gene flow between plankton in the Arctic and Antarctic is one surprise. Another is the discovery of hitherto hidden genetic diversity in these organisms // Nature. 2000. V. 405. N6782.

- Obelia* (Cnidaria, Hydrozoa). Phenomenon. Aspects of Investigations. Perspectives of Employment / Ed. S.D. Stepanjants // *Zoosyst. Ross.* 1999. Suppl. N 1. 180 p.
- Ortmann A.E. Grundzüge der marinern Tiergeographie. Jena: Gustav Fischer. 1896. 96 S.
- Ortmann A.E. Über «Bipolarität» in der Verbreitung mariner Thiere // *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Geogr. Biol. Thiere.* 1897. Bd 9. H. 4. S. 571-595.
- Page F.C. The Sarcodina Protista // Morphology, Ecology and Evolution of Radiolarians. IV Meeting of the European Radiolarists-Eurorad IV. October 15-19, 1984, Leningrad / Eds. M.G. Petrushevskaya, S.D. Stepanjants. Leningrad: Nauka, 1984. P. 22-30.
- Pages F. The gelatinous zooplankton in the pelagic system of the Southern Ocean: a review // *Ann. Inst. Océanogr. Paris.* 1997. V. 73. P. 139-158.
- Pages F., Kurbjewitz F. Vertical distribution and abundance of mesoplanktonic medusae and siphonophores from the Weddell Sea, Antarctica // *Polar. Biol.* 1994. V. 14. P. 243-251.
- Pages F., Gili J.M., Bouillon J. Planktonic cnidarians of the Benguela current // *Sci. Mar.* 1992. V. 56. Suppl. 1. 144 p.
- Panteleeva N.N. *Obelia longissima* (Pallas, 1766) and *Obelia geniculata* (L., 1758) (Hydrozoa, Thecaphora, Campanulariidae) in the Barents Sea. Morphology, distribution, ecology and special life history features // *Zoosyst. Ross.* 1999. Suppl. N 1. P. 51-65.
- Panteleeva N.N., Frolova E.A., Sheiko O.V. New records of the benthic medusa *Ptychogastria polaris* Allman, 1878 (Trachylida, Hydroidea) in the Barents Sea and off the Kurile Islands (Pacific Ocean) // *Polar. Biol.* 1999. Bd 22. S. 372-378.
- Peña Cantero Á.L. Two new antarctic species of the genus *Schizotricha* Allman, 1883 // *Polar. Biol.* 1998. V. 19. P. 77-84.
- Peña Cantero Á.L., García Carrascosa A.M. Hydrozoos bentónicos de la Campaña Antártida 8611 // *Publ. Especial. Inst. Espan. Oceanogr.* 1995. N 19. P. 1-147.
- Peña Cantero Á.L., Svoboda A., Vervoort W. Species of *Schizotricha* Allman, 1883 (Cnidaria, Hydrozoa) from recent Antarctic expeditions with R.V. «Polarstern», with the description of a new species // *Zool. Med.* Leiden. 1996. V. 70, N 28. P. 411-435.
- Peña Cantero Á.L., Svoboda A., Vervoort W. Species of *Oswaldella* Stechow, 1919 (Cnidaria, Hydrozoa) from recent Antarctic expeditions with R.V. «Polarstern», with the description of eight new species // *Zool. J. Lin. Soc.* 1997a. V. 119. P. 339-388.
- Peña Cantero Á.L., Svoboda A., Vervoort W. Species of *Staurotheca* Allman, 1888 (Cnidaria: Hydrozoa) from recent Antarctic expeditions with R.V. «Polarstern», with the description of six new species // *J. Nat. Hist.* 1997b. V. 31. P. 329-381.
- Pfeffer G. Versuch über die erdgeschichtliche Entwicklung der jetzigen Verbreitungsverhältnisse unserer Tierwelt. Hamburg: Friederichsen. 1891. 62 p.
- Pierrot-Bults A.C., Van der Spoel S. Speciation in macrozooplankton // Zoogeography and diversity of plankton / Ed. S. Van der Spoel, A.C. Pierrot-Bults. Utrecht: Bunge Scientific Publ., 1979. P. 144-167.
- Popofsky A. Die Radiolarien der Antartis (mit Aunsnane der Tripyleen) // Deutsch. Südpolar-Expedition 1901-1903. Berlin: Georg. Reimer. 1908. 10. *Zoologie*. Bd 3. S. 185-308.
- Popofsky A. Die Sphaerellarien des Warmwassergebietes // Deutsch. Südpolar. Expedition 1901-1903. Berlin: Georg Reimer, 1913. 13. *Zoologie*. Bd 5. S. 75-159.
- Pugh P.R., Pages F. A new species of *Clausophyes* (Siphonophorae, Clausophyidae), with a redescription of *C. galeata* and *C. moserae* // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 1993. V. 73. P. 595-608.
- Ramil F., Vervoort W. *Pseudoplumaria* gen. nov. a new Atlantic genus of the family Plumulariidae (Cnidaria: Hydrozoa) // *Zool. Med.* Leiden. 1992. V. 66, N 36. P. 485-492.
- Ramil F., Vervoort W., Ansini J.A. Report on the Haleciidae and Plumulariidae (Cnidaria, Hydrozoa) collected by the French SEAMOUNT I Expedition // *Zool. Verhandel.* 1998. V. 322. 42 p.
- Rees W.J., Vervoort W. Hydroids from the John Murray Expedition to the Indian Ocean, with revisory notes on *Hydrodendron*, *Abietinella*, *Cryptularia* and *Zygophylax* (Cnidaria: Hydrozoa) // *Zool. Verhandel.* 1987. V. 237. 209 p.
- Renz G.W. The distribution and ecology of Radiolaria in the Central Pacific: plankton and surface sediments // *Bull. Scripps Inst. Oceanogr., Univ. Calif.* 1976. V. 22. 267 p.
- Riedel W.R. Radiolaria in Antarctic sediments // Rep. Brit., Austral., New-Zealand Antarct. Res. Exp. 1929-1931 Ser. B. 1958. V. 6. pt 10. P. 217-256.
- Riedel W.R. Systematic classification of polycystine radiolaria // Mycropaleontology of the Ocean / Ed. B.M. Funnel, W.R. Riedel. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1971. P. 649-661.
- Riedel W.R., Sanfilippo A. Radiolaria, Leg 4. Deep Sea Drilling Project // Init. Rep. Deep Sea Drill. Project. 1970. V. 6. P. 503-575.
- Riedel W.R., Sanfilippo A. Cenozoic Radiolaria from the Western tropical Pacific. Leg 7 // Init. Rep. Deep Sea

- Drilling Project. 1971. V. 7. P. 1529-1671.
- Riedel W.R., Westberg-Smith M.J., Budai A. Late Neogene Radiolaria and Mediterranean paleoenvironments // Geological evolution of the Mediterranean Basin / Ed. D.J. Stanley, F.C. Wesel. N.Y.: Springer. 1985. P. 487-523.
- Robins M.W. A new commensal hydroid from Antarctica // Bull. Brit. Antarct. Surv. 1972. V. 28. P. 75-81.
- Ross G.A. Voyage of discovery and research in the Southern and Antarctic regions during the years 1839-1843. V. I. L., 1847. 447 p.
- Russel F.S. The medusae of the British Isles. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1953. 530 p.
- Russel F.S. The medusae of the British Isles. V. 2. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1970. 284 p.
- Ryland J.S., Gibbons M.J. Intertidal and shallow water hydroids from Fiji. II. Plumulariidae and Aglaophenidae // Mem. Queensl. Mus. 1991. V. 30, N 3. P. 525-560.
- Schneppenheim R., Theede H. Freezing-point depressing peptides and glycoproteins from Arctic-boreal and Antarctic fish // Polar. Biol. 1982. V. 1, N 2. P. 115-123.
- Schuchert P. The marine fauna of New Zealand: Athecate hydroids and their medusae (Cnidaria: Hydrozoa) // Mem. National Institute of Water and Atmospheric research (NIWA) and New Zealand Oceanogr. Inst. 1996. 106. 159 p.
- Schuchert P. Review of the family Halopterididae (Hydrozoa, Cnidaria) // Zool. Verhandel. 1997. V. 309. 162 p.
- Schuchert P. Hydroids of Greenland and Iceland (Cnidaria, Hydrozoa) // Meddel. Greenland. Bioscience. 2001a. V. 53. P. 1-184.
- Schuchert P. Survey of the family Corynidae (Cnidaria, Hydrozoa) // Rev. Suisse Zool. 2001b. V. 108, N 4. P. 739-878.
- Segonzac M., Vervoort W. First record of the genus *Candelabrum* (Cnidaria, Hydrozoa, Athecata) from the Mid-Atlantic Ridge: a description of a new species and a review of the genus // Bull. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris. 4 ser. 1995. V. 17, N 1-2. P. 31-64.
- Sheiko O.V., Stepanjants S.D. Medusozoa (Cnidaria: Anthozoa excepted) from the Commander Islands. faunistic composition and biogeography // Proceedings of the 6th International Conference on Coelenterate Biology / Ed. J.C. Den Hartod. Leiden. 1997. P. 437-445.
- Steckow E. Neue Ergebnisse auf dem Gebiete der Hydroidenforschung // Sb. Ges. Morph. Phys. München, 1919. Bd 31. 37 S.
- Stepanjants S.D. Hydrozoa of the Eurasian Arctic Seas // The Arctic Seas. Climatology, Oceanography, Geology and Biology / Ed. I. Herman. N.Y.: Van Nostrand Reinhold Company. 1989. P. 397-430.
- Stepanjants S.D. *Obelia* (Cnidaria, Medusozoa, Hydrozoa): phenomenon, aspects of investigations, perspectives for utilization // Oceanography and Marine Biology. An Annual Review. 1998. V. 36. P. 179-215.
- Stepanjants S.D. Phylum Cnidaria. Subfillum Medusozoa // Исслед. фауны морей. 2001. Т. 51(59). №. 32-36.
- Stepanjants S.D., Svoboda A. Redescription of *Gymnagonos ameriensis* (Stepanjants, 1979) and comments on other species of the genus *Gymnagonos* (Cnidaria, Hydrozoa: Corymorphidae, Corymorphinae) // Zoosyst. Ross. 2001. V. 9. P. 247-252.
- Stepanjants S.D., Svoboda A., Vervoort W. The problem of bipolarity, with emphasis on the Medusozoa (Cnidaria: Anthozoa excepted) // Proceedings of the 6th Intern. Conf. on Coelenterate Biology / Ed. J.C. Den Hartod. Leiden. 1997a. P. 455-464.
- Stepanjants S.D., Peña Cantero Á.L., Sheiko O.V., Svoboda A. *Naumovia* gen.sp. for *Plumularia microtheca* Nau- mov, 1960, a deepwater North Pacific species, with remarks on other genera and species of the family Kirchen- paueriidae (Cnidaria, Hydrozoa) // Zoosyst. Ross. 1997b. V. 6, N. 1/2. P. 9-20.
- Stepanjants S.D., Svoboda A., Peña Cantero Á.L., Sheiko O. *Wimveria* gen. nov. for *Schizotricha divergens* Nau- mov, 1960, from the Commander Islands, with comments on the scope of the family Kirchenpaueriidae (Cnidaria: Hydrozoa) // Zool. Verhandel. 1998. V. 323. P. 221-245.
- Stepanjants S.D., Lobanov A.L., Dianov M. B. New approaches to the search for interspecies diagnostic differences within the genus *Obelia*. I. Analysis of the morphological characters of *Obelia* polyp colonies using the BIKEY software package // Zoosyst. Ross. 1999b. Suppl. N 1. P. 29-33.
- Stepanjants S.D., Lobanov A.L., Dianov M.V. New approaches to the search for interspecies diagnostic differences within the genus *Obelia*. I. Analysis of the growth and development of free medusae of *Obelia* spp. from different areas of the World Ocean (under laboratory conditions) // Zoosyst. Ross. 1999b. Suppl. N 1. P. 34-50.
- Stepanjants S.D., Sirenko B.I., Smirnov I.S. [Review of:] Kafanov A.I.; Kudryashov V.A. Marine Biogeography. Moscow: Nauka, 2000 // Arch. Fish. Mar. Res. 2001. Bd 48, N 1. S. 75-76.
- Stepanjants S.D., Christiansen B.O., Svoboda A., Anokhin B.A. The genus *Monocoryne* (Hydrozoa, Capitata): peculiarities of morphology, species composition, biology and distribution // Sarsia. 2003.
- Steuer A. Planktonkunde. Leipzig; Berlin: B.G. Teubner. 1910. 723 S.
- Stiasny G. Das Bipolaritätsproblem // Arch. Nederland. Zool. 1934. V. 1. P. 35-53.
- Stübing D., Piepenburg D. Occurrence of the benthic trachymedusa *Ptychogastria polaris* Allman. 1878 (Cnidaria:

- Hydrozoa) off northeast Greenland and in the northern Barents Sea // Polar. Biol. 1998. Bd 19. S. 193-197.
- Svoboda A. Beitrag zur Ökologie, Biometrie und Systematik der Mediterranen *Aglaophenia* Arten (Hydroidea) // Zool. Verhandel. 1979. V. 167. 114 p.
- Svoboda A., Cornelius P.F.S. The European and Mediterranean species of *Aglaophenia* (Cnidaria: Hydrozoa) // Zool. Verhandel. 1991. V. 274. 72 p.
- Svoboda A., Stepanjants S.D. Redescription of two Antarctic *Corymorphidae* species and the reestablishment of the genus *Monocaulus* (Cnidaria: Hydrozoa) // Mar. Ecol. 2001. Bd 22, N 1-2. S. 53-70.
- Svoboda A., Stepanjants S.D., Smirnov I. S. Zwei polare Hydractiniiden-Arten (Hydroidea, Cnidaria) als Symbionten en nahe verwandter Schlangensterne (Ophiolepididae, Echinodermata) – ein ökologisches Beispiel für Bipolarität // Ber. Polarforsch. 1995. Bd 155. S. 86-89.
- Svoboda A., Stepanjants S.D., Smirnov I.S. Two polar *Hydractinia* species (Cnidaria), epibiotic on two closely related brittle stars (Echinodermata): an example for a taxonomic and ecological bipolarity // Antarctic communities / Eds J. Valencia, D.W. Walton. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1997. P. 22-25.
- Takahashi K. Mineral flux and biogeochemical cycles of marine planktonic protozoa session summary // NATO ASI Series. 1991. V. 25. P. 347-359.
- Takahashi K., Honjo S. Vertical flux of Radiolaria: A taxon-quantitative sediment trap study from the western tropical Atlantic // Micropaleontol. 1981. V. 27, N 2. P. 140-190.
- Theel H. Report on the Holothuroidea Part II // Voyage of H.M.S. Challenger. Zool. 1886. V. 14. 290 p.
- Thompson A.W. On a supposed resemblance between the marine faunas of the Arctic and Antarctic regions // Proc. Roy. Soc. Edinb. 1897-1898. V. 22. P. 311-349.
- Uchida T. Revision of Japanese Cubomedusae // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1970. V. 17, N 5. P. 289-297.
- Van der Spoel S. Hydromedusan distribution pattern // Hydrobiologia. 1991. V. 216/217. P. 489-496.
- Van der Spoel S., Heyman R.P. A comparative atlas of zooplankton. Biological patterns in the oceans. Utrecht: Bunge, 1983. 186 p.
- Vanhöffen E. Die Acraspedoten Medusen der deutschen Tiefsee-Expedition 1898-1899 // Wiss. Ergebn. «Valdivia». 1902. Bd 3. 86 S.
- Vanhöffen E. Acraspedae Gegenbaur 1856 // Nord. Plankt. 1906. Bd 5, N 11. S. 40-64.
- Vervoort W. The Hydrozoa of the tropical west coast of Africa // Atlantide Report. Sci. Res. Danish Exp. coasts trop. W. Afr. 1945-1946. 1959. V. 5. P. 211-325.
- Vervoort W. Bathyal and abyssal hydroids // Galathea Report. Sci. Res. Danish Deep-Sea Exped., 1950-1952. 1966. V. 8. P. 97-173.
- Vervoort W. Hydrozoa and Chondrophora of the Israel South Red Sea Expedition, 1962 // Israel South Red Sea Exp., 1962 Rep. N 25 // Bull. Sea Fish. Res. Stn. Israel. 1967. V. 43. P. 18-54.
- Vervoort W. Report on a collection of Hydrozoa from the Caribbean region, including an annotated checklist of Caribbean hydroids // Zool. Verhandel. 1968. V. 92. 124 p.
- Vervoort W. Hydroids from the Theta, Vema and Yelcho Cruises of the Lamont-Doherty Geological Observatory // Zool. Verhandel. 1972. V. 120. 247 p.
- Vervoort W. Deep-water hydroids // Peuplements profonds du golfe de Gascogne. N. 16. Campagnes Biogas. Institut Français de recherche pour l'exploitation de la mer / Eds L. Laubier, Cl. Monniot. Brest: IFREMER, 1985. P. 267-297.
- Vervoort W. Cnidaria, Hydrozoa: Hydroids from the Western Pacific (Philippines, Indonesia and New Caledonia). I: Sertulariidae (Part 1) // Mem. Mus. Natl. Hist. Nat. Paris. 1993a. T. 158. P. 89-298.
- Vervoort W. Report on hydroids (Hydrozoa, Cnidaria) in the collection of the Zoological Museum, University of Tel Aviv, Israel // Zool. Med. Leiden. 1993b. V. 67, N 40. P. 537-565.
- Vervoort W., Vasseur P. Hydroids from French Polynesia with notes on distribution and ecology // Zool. Verhandel. 1977. V. 159. 98 p.
- Watson J.E. The genus *Eudendrium* (Hydrozoa: Hydrozoa) from Australia // Proc. R. Soc. Vict. 1985. V. 97, N 4. P. 179-221.
- Watson J.E. Revision of the family Lincolariidae Allman, 1864 (Hydrozoa: Hydrozoa) // Proc. Roy. Soc. Vict. 1992. V. 104. P. 81-87.
- Watson J.E. Troglodytes of a muddy bottom: the hydroid fauna of holes in the seabed // Zool. Verhandel. 1998. V. 323. P. 247-256.
- Watson J.E., Vervoort W. The hydroid fauna of Tasmanian seamounts // Zool. Verhandel. 2001. V. 334. P. 151-187.
- Weaver F.M. Antarctic Radiolaria from the Southeast Pacific Basin. Leg 35. Deep Sea Drilling Project // Init. Rep. Deep Sea Drill. Project. 1976. V. 35. P. 569-603.
- White M. Ecological adaptation by Antarctic poikilotherms to the polar marine environment // Adaptation within Antarctic ecosystems. Washington, D.C.: Smithon. Inst., 1977. P. 197-208. White M., North A. reproductive strategies in Antarctic fish // Abstr. Fifth Congr. Europ. Ichthyol. Stockholm. 1985. P. 157.
- Yamada M. *Rhizogeton etoense* n.sp., a new hydroid from Hokkaido, Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. Zool.

1964. V. 15, N 3. P. 395-397.
 Yamada M., Kubota Sh. Notes on the morphology, ecology and life cycles of *Fulaurahydra anthoformis* and *Hataia parva* (Hydrozoa, Athecata) // Hydrobiologia. 1991. V. 216/217. P. 159-164.

Приложение 1. Биполярные Radiolaria. Bipolar radiolarians

Taxa	Type of bipolar distribution	Distribution in		Literature
		Northern hemisphere	Southern hemisphere	
Cl. Radiolaria				
Superord. Phacodaria				
Fam. Aulocanthidae				
Gen. <i>Aulocantha</i>				
1. <i>A. laevissima</i> Haeckel, 1887	B	Ar Bor A.P.	GlAn	Решетняк, 1965, 1966
Gen. <i>Aulodendron</i>				
2. <i>Au. verticillatum</i> Haecker, 1908	BP?	H Bor P.	GlAn	Решетняк, 1965, 1966
Gen. <i>Auloceros</i>				
3. <i>Aul.arborescens irregularis</i> Haecker, 1908	BP?	H Bor P.	GlAn	Решетняк, 1965, 1966
Gen. <i>Aulagraphonium</i>				
4. <i>Aulg. antarcticum</i> Haecker, 1908	BP?	H Bor P.	GlAn	Решетняк, 1965, 1966
Fam. Aulosphaeridae				
Gen. <i>Aulastrum</i>				
5. <i>A. spinosum</i> Borgert, 1901 (Fig.1)	B	H Bor A.P.	GlAn	Решетняк, 1965, 1966
Fam. Castanellidae				
Gen. <i>Castanura</i>				
6. <i>C. primitiva</i> Reschetnjak, 1952	BPd?	H Bor P.	GlAn	Решетняк, 1965, 1966
Gen. <i>Castanidium</i>				
7. <i>C. inclinatum</i> Reschetnjak, 1952	BP?	H Bor P.	GlAn	Решетняк, 1965, 1966
Fam. Sagosphecidiae				
Gen. <i>Sagenoscena</i>				
8. <i>S. irlmingeriana</i> Borgert, 1901		H Bor P.A.	GlAn SubAn	Решетняк, 1965, 1966
Fam. Coelodendridiae				
Gen. <i>Coelographis</i>				
9. <i>C. antarcticus</i> Haecker, 1907	B	H Bor P.	GlAn	Решетняк, 1965, 1966
Superord. Polycystina				
Ord. Sphaerellaria				
Fam. Actinomimidae				

Продолжение Приложения 1

Taxa	Type of bipolar distribution	Distribution in		Literature
		Northern hemisphere	Southern hemisphere	
Gen. <i>Actinomma</i>				
10. <i>A. leptoderma</i> <i>leptoderma</i> (Joergensen, 1900)	B	Ar Bor A. P.	SubAn	Bjørklund, 1974; Kruglikova, 1989; Bjørklund, Kruglikova, 2003; Nishimura, Nakaseko, Okuda, 1997
Gen. <i>Echinomma</i>				
11. <i>E.delicatulum</i> (Dogiel, 1952)	BPd	NP Tr?	SubAn	Догель, Решетняк, 1952; Riedel, 1958; Петрушевская, 1967; Кругликова, 1969; Nakaseko, Nishimura, 1982; Nishimura, Nakaseko, Okuda, 1997
Gen. <i>Rhisoplegma</i>				
12. <i>R. boreale</i> (Cleve, 1899) (Fig. 1)	B	Ar Bor A.P. Sub P.	Gl SubAn	Dolven, Bjørklund, 2001; Кругликова, 1975; Ling, 1971; Kling, 1977; Nishimura, Nakaseko, Okuda, 1997
Fam. Druppulidae				
Gen. <i>Stylactactus</i>				
13. <i>S. pyriformis</i> (= <i>S. neptunus</i> - <i>Dorydruppa bensoni</i>) (Bailey, 1856)	B	N Bor P. Tr?	Gl SubAn	Bailey, 1856; Кругликова, 1977; Петрушевская, 1967, 1977
Fam. Sponguridae				
Gen. <i>Spongurus</i>				
14. <i>S. pylomaticus</i> (Riedel, 1958)	B	NP	Gl SubAn	Кругликова, 1969, 1977; Riedel, 1958; Петрушевская, 1967; Nishimura, Nakaseko, Okuda, 1997
Fam. Trematodiscidae				
Gen. <i>Stylocictya</i>				
15. <i>S. validispina</i> Joergensen, 1905	Bd	Ar Bor A.P. SubTr	Gl SubAn	Jørgensen, 1905; Петрушевская, 1967; Bjørklund, Cortese, Swanberg, Shrader, 2001
16. <i>S. aculeata</i> Joergensen, 1905	B	Bor A.P.	GlAn SubAnIsl	Петрушевская, 1967; Кругликова, 1977
Gen. <i>Stylochlamidium</i>				
17. <i>S. venustum</i> (Bailey, 1856) (= <i>Stylochlamidium</i> spp.)	B	Ar Bor A.P. Sub?	GlAn SubAnIsl	Bailey, 1856; Blueford, 1983; Петрушевская, 1967; Кругликова, 1969
Fam. Spongodiscidae				
Gen. <i>Spongotrochus</i>				
18. <i>S. glacialis</i> Popofsky, 1908 (Fig. 2)	BP?	Ar Bor P.	GlAn SubAnIsl P.	Hulsemann, 1963; Bjørklund, Kruglikova, 2003; Popofsky, 1908; Петрушевская, 1967

Продолжение Приложения 1

Taxa	Type of bipolar distribution	Distribution in		Literature
		Northern hemisphere	Southern hemisphere	
Ord. Nassellaria				
Fam. Plagiocanthidae				
Gen. <i>Enneaphormis</i>				
19. <i>E. rotula</i> Haeckel, 1881	B	Ar Bor A.P. Tr?	Gl SubAn	Bjørklund, Kruglikova, 2003; Петрушевская, 1986
20. <i>E. enneastrum</i> Haeckel, 1887	B	Ar Bor A.P.	Gl SubAn	Bjørklund, Kruglikova, 2003; Cleve, 1900; Jørgensen, 1905; Petrushevskaya, 1971
Gen. <i>Protoscenium</i>				
21. <i>P. simplex</i> (Cleve,	B	Ar Bor A.P.	Gl SubAn	Bjørklund, Kruglikova, 2003
Gen. <i>Ceratocyrtis</i>				
22. <i>C. histrionica</i> Joergensen, 1905	B	Ar Bor A.P. Subtr	SubAn?	Jørgensen, 1905; Bjørklund, Kruglikova, 2003; Кругликова, 1977; Петрушевская, 1977; Cortese (unpubl.)
Gen. <i>Phormacantha</i>				
23. <i>Ph. hystrix</i> Joergensen, 1899	B	Ar Bor A.P.	Gl SubAn	Bjørklund, Kruglikova, 2003; Петрушевская, 1986; Abelmann, 1992; Nishimura, Nakaseko, Okuda, 1997
Gen. <i>Plectacantha</i>				
24. <i>P. oikiskos</i> Joergensen, 1905	B	Ar Bor A.P.	GlAn	Kruglikova, 1989; Abelmann, 1992
Gen. <i>Lophophaena</i>				
25. <i>L. clevei</i> Petrushhevskaya, 1971	B	Ar Bor A.P.	GlAn	Bjørklund, Kruglikova, 2003; Cleve, 1899; Петрушевская, 1971
Gen. <i>Mitrocalpis</i>				
26. <i>M. araneafera</i> Popofsky, 1908	B P.?	Ar Bor P.	GlAn	Bjørklund, Kruglikova, 2003; Петрушевская, 1971; Nakaseko, Nishimura, 1990
Gen. <i>Sethopyllum</i>				
27. <i>S. meunieri</i> Schroeder, 1914 (Fig. 1)	B	Ar	GlAn	Петрушевская, 1977; Bjørklund, Kruglikova, 2003
Fam. Eucyrtidiidae				
Gen. <i>Andracyclas</i>				
28. <i>A. gamphonicha</i> (Joergensen, 1900)	B	Bor A.P.	SubAn P.	Jørgensen, 1905; Bjørklund, Cortese, Swanberg, Shrader, 2001; Петрушевская, 1971, 1986
Gen. <i>Carocalyptra</i>				

Окончание Приложения 1

Taxa	Type of bipolar distribution	Distribution in		Literature
		Northern hemisphere	Southern hemisphere	
29. <i>C. craspedota</i> (Joergensen, 1900)	B	Ar Bor A.P.	GlAn	Jørgensen, 1900; Bjørklund, Cortese, Swanberg, Schrader, 2001; Петрушевская, 1971, 1986
Gen. <i>Lithomitra</i>				
30. <i>L. clevei</i> Petrushevska, 1974	B	Ar Bor A.P.	GlAn	Петрушевская, 1972, 1986; Petrushevska, Bjørklund, 1974; Kruglikova, 1999
31. <i>L. arachnea</i> (Ehrenberg, 1862) (Fig. 2)	B	Ar Bor A.P. Tr?	GlAn	Кругликова, 1969, 1967; Петрушевская, 1967, 1977
Gen. <i>Cycladophora</i>				
32. <i>C. davisiана</i> (Ehrenberg, 1862)	B	Ar Bor P. Subtr.P. Tr P.	GlAn	Петрушевская, 1986; Kruglikova, 1989

Примечание. Здесь и в Прил. 2 обозначены местонахождения: A – Atlantic; Am – american; An – Antarctic; Ar – Arctic; As – Asiatic; B – bipolar; Bd – bipolar deepwater; Bl – Black Sea; Bor – boreal; Bl – Baltic Sea; GlAn – glacial Antarctic; H – high- (H Bor, H Ar Bor, H Ar); HawIsl – Hawaiian islands; Mc – Macquarie; NZ – the New Zealand; P – Pacific; NP – northern Pacific; Pat – Patagonian Shelf; SAf – South Africa; SAm – South America; SAu – South Australia; SG – South Georgia; SNZ – South New Zealand Island; Subtr – subtropical; SubAnIsl – subantarctic islands; Tr – tropical ; «?» – doubt.

Приложение 2. Биполярные Medusozoa. Bipolar Medusozoa

Taxa	Type of bipolar distribution	Distribution in		Literature
		Northern hemisphere	Southern hemisphere	
Cl. Hydrozoa				
Ord. Athecata				
Fam. Clavidae				
Gen. <i>Rhizogeton</i> (6*)'	B	Ar Bor A.P.	SAf, SNZ	Millard, 1975; Bouillon, 1985; Hirohito, 1988; Schuchert, 1996; Stepanjants et al., 1996, 1997
Fam. Bougainvilliidae				
Gen. <i>Rhizorhagium</i> (3*)'	B	Ar Bor A.P.	GlAn, SubAnIsl, SNZ	Bouillon, 1985; Hirohito, 1988; Schuchert, 1996
Fam. Monobrachiidae'	B	Ar Bor A.P.	GlAn, SubAnIsl	Stepanjants et.al., 1996, 1997
Gen. <i>Monobrachium</i> (3*)'	B	Ar Bor A.P.	GlAn, SubAnIsl	Robins, 1972; Bouillon, 1975; Stepanjants, 1979; Jarms, Mühlendhardt-Siegel, 1998
I. <i>M. parasitum</i> Mereschk., 1877	B	Ar Bor A.P.	GlAn, SubAnIsl	Jarms, Mühlendhardt-Siegel, 1998

Продолжение Приложения 2

Taxa	Type of bipolar distribution	Distribution in		Literature
		Northern hemisphere	Southern hemisphere	
Fam. Corymorphidae				
Gen. <i>Paragotoea</i> (1*?) [*]	Bd	HAr Bor-Subtr d A.	GlAn d	Kramp, 1942; Bouillon, 1985; Margulis, 1989; Pages, Bouillon, 1997; Brinckmann-Voss, Arai, 1998; Bouillon, Boero, 2000
2. <i>P. bathybia</i> Kramp, 1942	Bd	HAr Bor-Subtr d A.	GlAn d	Margulis, 1989; Bouillon, Boero, 2000
Gen. <i>Yakovia</i> ? (1*) [*]	Bd	HAr d?	GlAn? d	Margulis, 1989; Bouillon, Boero, 2000
3. <i>Y. polinae</i> Margulis, 1989	Bd	HAr d?	GlAn? d	Margulis, 1989; Bouillon, Boero, 2000
Gen. <i>Gymnogonos</i> (5*?) [*] (Fig.4)	B	HAr	GlAn	Stepanjants, Svoboda, 2001
Gen. <i>Monocaulus</i> (4*) [*] (Fig.4)	B	HAr	GlAn	Svoboda, Stepanjants, 2001
Gen. <i>Bouillonia</i> (3?)	B	HAr	GlAn	Stepanjants, Svoboda (in press)
Fam. Candelabridae [*] (Fig.3)	B	Ar Bor A.P.	GlAn, SubAnIsl, SAf	Bouillon, 1985; Hewitt, Goddard, 2001
Gen. <i>Candelabrum</i> (15*?) [*]	B	Ar Bor A.P.	GlAn, SubAnIsl, SAf	Millard, 1975; Bouillon, 1985; Segonzac, Vervoort, 1995; Hewitt, Goddard, 2001
Gen. <i>Monocoryne</i> (5*?) [*]	B	Ar Bor A.P.	GlAn, SAf	Calder, 1972; Bouillon, 1985; Stepanjants et al., 2003
Fam. Margelopsidae				
Gen. <i>Margelopsis</i> (5*) [*]	B	Bor Sub A.P. Ind?	GlAn, SubAnIsl	Kramp, 1961; Bouillon, 1985
Fam. Rosalindidae [*]	B?	Bor Sub A.P.	SAust	Bouillon, 1985; Bouillon, Boero, 2000
Gen. <i>Rosalinda</i> (4*?) [*]	B	Bor Sub A.P.	SAust	Анцулевич, Степаньянц, 1985; Bouillon, 1985; Hirohito, 1988; Bouillon, Boero, 2000
Ord. Thacaphora				
Fam. Campanulariidae				
Gen. <i>Obelia</i> (5*?) [*]				
4. <i>O. longissima</i> (Pallas, 1766)	B	Ar Bor Sub A.P. Bl	GlAn, SubAnIsl, Pat, SNZ	Cornelius, 1995; Stepanjants, 1998; Stepanjants (ed.), 1999; Stepanjants et al., 1999a, b
Gen. <i>Tulpa</i> (3*) [*]	B	Ar Bor Sub A.P.	SubAnIsl, Pat, SAf, SNZ	Vervoort, 1972; Millard, 1977; Stepanjants, 1979
Fam. Lafoeidae				
Gen. <i>Filellum</i> (6*?) [*]				
5. <i>F. serpens</i> (Hassal, 1848)	B	Ar Bor Sub A.P. HavIsl?	GlAn, Pat, SAf, TrAf d	Vervoort, 1972; Millard, 1975; Stepanjants et al., 1996, 1997; Sheiko, Stepanjants, 1997

Продолжение Приложения 2

Taxa	Type of bipolar distribution	Distribution in		Literature
		Northern hemisphere	Southern hemisphere	
Gen. <i>Grammaria</i> (5??)*	B	Ar Bor Sub A.P.	SubAnisl, Pat, SG	Cornelius, 1995; Hirohito, 1995
6. <i>G. abietina</i> (M.Sars, 1851)	B	Ar Bor Sub A.P.	SubAnisl, Pat, SG	Sheiko, Stepanjants, 1997a, b; Schuchert, 2001
Gen. <i>Aryptolaria</i> (4*)*				
7. <i>A. conferta</i> (Allman, 1877)	B	WAr Bor Sub A.P.	Pat NZ SAf Tr d	Millard, 1975; Stepanjants, 1989; Calder, 1991; Hirohito, 1995; Ramil, Vervoort, 1992; Schuchert, 2001
Fam. Zygophylacidae				
Gen. <i>Zygophylax</i> (53??)*	B?	Ar Bor Sub Tr A.P.	SubAnisl Pat Tr P.?	Rees, Vervoort, 1987; Hirohito, 1995
Fam. Campanulinidae				
Gen. <i>Calycella</i> (4*)*	B?	Ar Bor A.P.	Pat SAf	Millard, 1975; Bouillon, 1985; Hirohito, 1995
Fam. Laodiceidae				
Gen. <i>Stauropora</i> (2??)*	B	Ar Bor A.P.	SubAnisl Pat	Kramp, 1961; Bouillon, Boero, 2000
8. <i>St. mertensi</i> Brandt, 1835	B	Ar Bor A.P.	SubAnisl Pat	Arai, Brinckmann-Voss, 1980
Gen. <i>Ptychogena</i> (7??)*	B	Ar Bor Sub A.P.	GIAn SubAnisl	Arai, Brinckmann-Voss, 1980
Fam. Mitrocomidae				
Gen. <i>Halopsis</i> (2??)*	B	War Bor A.	Pat	Bouillon, 1985; Bouillon, Boero, 2000
9. <i>H. ocellata</i> A. Agassiz, 1863	B	War Bor A.	Pat	Kramp, 1961
Fam. Sertulariidae				
Gen. <i>Parascyphus</i> (2??)*	B	WAr Bor A.	SubAnisl, SAf, SNZ, SAust	Stepanjants, 1979; Bouillon, 1985
Gen. <i>Sertularella</i> (150??)				
10. <i>S. gayi</i> (Lamouroux, 1821)	B?	Ar Bor Sub A.P. Tr d	Pat, SNZ	Stepanjants, 1979; Calder, Vervoort, 1998; Schuchert, 2000
11. <i>S. polzonias</i> (Linnaeus, 1758)	B?	Ar Bor Sub A.P.	SubAnisl, SAf, Pat	Vervoort, 1972; Stepanjants, 1979; Cornelius, 1995; Hirohito, 1995; Schuchert, 2001
Gen. <i>Symplectoscyphus</i> (110??)				
12. <i>S. tricuspidatus</i> (Alder, 1856)	B	Ar Bor. A.P.	Pat	Stepanjants, 1979; Hirohito, 1995; Cornelius, 1995; Schuchert, 2001
Gen. <i>Staurotheca</i> (20??)?	B	Bor P.	GIAn, SubAnisl	Stepanjants, 1979; Peña Cantero et al., 1997

Продолжение Приложения 2

Taxa	Type of bipolar distribution	Distribution in		Literature
		Northern hemisphere	Southern hemisphere	
Gen. <i>Abietinaria</i> (40?*)				
13. <i>A. abietina</i> (Linnaeus, 1758)	B?	Ar Bor Sub A.P.	SAf Pat	Stepanjants, 1979; Hitrohit, 1995; Sheiko, Stepanjants, 1997
Gen. <i>Papilionella</i> (4*)'	B	Bor P.	Pat SNZ	Antsulevitch, Vervoort, 1993
Fam. Kirchenpaueriidae'	B?	Ar Bor Sub A.P Tr? d	GlAn, SubAnsl, Pat SAf, SNZ	Hirohito, 1995; Cornelius, 1995; Ramil et al., 1998; Stepanjants et al., 1996, 1997a, b; Schuchert, 2001
Gen. <i>Kirchenpaueria</i> (6?*)'	B?	Ar Bor Sub A.P. Tr?	SAf, SNZ, SAust	Hirohito, 1995; Stepanjants et al., 1997, 1998; Schuchert, 2001
14. <i>K. pinnata</i> (Linnaeus, 1758)	Ba	Ar Bor A.P.	SAf	Millard, 1975; Hirohito, 1995
15. <i>K. bonnevieveae</i> (Billard, 1906)	B	Ar Bor Sub A.P.	SAf, SNZ	Schuchert, 2001
Fam. Halopteridae				
Gen. <i>Schizotricha</i> (10?*)'	B	Ar Bor Sub A.P.	GlAn, SubAnsl, SAf, Pat	Peña Cantero et al., 1996; Schuchert, 1997, 2001
Gen. <i>Halopteris</i> (30?*)	Ba?	Sub A.	Pat	Schuchert, 1997; Schuchert, 2001
16. <i>H. catharina</i> (Johnston, 1833)				
Fam. Plumulariidae				
Gen. <i>Nemertesia</i> (6?*)	Ba?	Ar Bor Sub A.P.	SAf	Millard, 1975; Hirohito, 1995; Schuchert, 2001
17. <i>N. antennina</i> (Linnaeus, 1758)				
Ord. Trachymedusa				
Fam. Halicreatidae				
Gen. <i>Botrynema</i> (2?*)'	B	Ar Bor Sub A.B. d	GlAn, SubAn d	Kramp, 1961; Bouillon, 1985; Bouillon, Boero, 2000
18. <i>B. brucei</i> Browne, 1908	Bd	Ar Bor A.P. d	GlAn SubAn d	Kramp, 1961; Bouillon, Boero, 2000
Fam. Rhopalonematidae				
Gen. <i>Voragonema</i> (3?*)'	Bd	Bor P.d	GlAn d	Bouillon, 1913; Наумов, 1971; Bouillon, Pages, Gili, 2001
Fam. Ptychogastriidae'	Bd	Ar Bor Sub A.P.d	GlAn SubAn d	Kramp, 1961; Stübing, Piepenburg, 1998; Panteleeva et al., 1999
Gen. <i>Ptychogastria</i> (3?*)'	Bd	Ar Bor Sub A.P. d	GlAn SubAn d	Panteleeva et al., 1998
19. <i>P. polaris</i> Allman, 1878	Bd	Ar Bor Sub A.P. d	GlAn SubAn d	Panteleeva et al., 1998
Ord. Limnomedusa				
Fam. Olindiidae				

Окончание Приложения 2

Taxa	Type of bipolar distribution	Distribution in		Literature
		Northern hemisphere	Southern hemisphere	
Gen. <i>Craspedacusta</i> (6?*) (Fig. 3)	B	Bor Sub As Eu Am	Aust SAm	Kramp, 1961; Bouillion, Boero, 2000
20. <i>C. sowerbyi</i> Lankester, 1880	B	Bor Sub As Eu Am	Aust SAm	Kramp, 1961
Cl. Siphonophora				
Ord. Physophorae				
Fam. Agalmidae				
Gen. <i>Mannus</i> (3*)	B	Ar Bor A.P.d	GlAn SubAn SAf SNZ d	Stepanjants, 1967; Alvarino, 1971
Ord. Calycophorae				
Fam. Diphyidae				
Gen. <i>Dimophyes</i> (1*)	B	Ar Bor Sub A.P.Tr d	GlAn SubAn Tr d	Stepanjants, 1967, 1975; Pages et al., 1992
21. <i>D. arctica</i> (Chun, 1897) (Figs. 3, 5)	B	Ar Bor Sub A.P. Tr d	GlAn SubAn Tr d	Stepanjants, 1967, 1975; Pages et al., 1992
Gen. <i>Muggiaeae</i> (4?*)				
22. <i>M. bargmannae</i> Totton, 1954	B	Ar Bor Sub A.P.	GlAn SubAn	Stepanjants, 1967; Alvarino, 1971
Cl. Scyphozoa				
Ord. Coronatae				
Fam. Collaspidae				
Gen. <i>Atolla</i> (2?*)?	Bd?			
23. <i>A. wyvillei</i> Haeckel, 1880	Bd?	Subtr Ar Bor A.P.Tr.	An SubAn	Kamp, 1941, 1961
Fam. Periphyllidae				
Gen. <i>Periphylla</i> (1?*)?	Bd?			
24. <i>P. periphylla</i> (Peron et Lesueur, 1809)	Bd?	Ar Bor A.P. Subtr.Tr.	An SubAn	Kramp, 1942, 1961

Примечание: ' - биполярный таксон выше вида; (5*) - общее число видов в роде.