

УДК 57.06:594.7

ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КЛАССА ПОКРЫТОРОТЫХ МШАНОК PHYLACTOLAEMATA

А. В. Виноградов

Самарский государственный педагогический университет,
ул. Антонова-Овсеенко, 26, Самара, 443090 Россия
Самарский филиал Университета Российской академии образования,
ул. Ерошевского, 3-а, Самара, 443086 Россия
E-mail: sfurao@obp.ru

Получено 14 августа 2003

Таксономическая структура класса Покрыторотых мшанок Phylactolaemata. Виноградов А. В. — Таксономический ранг Phylactolaemata достаточно высок и заслуживает повышения до уровня типа, группа должна быть выведена из типа Bryozoa. Существенно изменен таксономический ранг и состав изучаемых групп: класс Phylactolaemata повышен до типа, выведен из типа Bryozoa и сближен с типом Phoronida (который считается предковым для Phylactolaemata) в новом надтипе Phoronidomorpha superphylum n. В результате сравнительного исследования колоний и составляющих их зооидов разнообразных филактолемат, а также изучения морфологии и ультрамикроскульптуры статобластов в составе этих мшанок автор выделяет три группы семейств, рассматриваемых в качестве самостоятельных отрядов: Fredericellida Hyatt, 1868; Plumatellida Allman, 1856; Lophopodida Jullien, 1891. Характеристика и состав этих таксонов приведены при их описании; дано описание всех семи семейств, в том числе Hyalinellidae fam. n., с указанием их родового состава, а также описание нового рецентного рода *Leptoblastella* gen. n.

Ключевые слова: перифитон, Bryozoa, Eurystomata, Phylactolaemata.

Taxonomical Structure of Bryozoans Phylactolaemata. Vinogradov A. V. — The Phylactolaemata are known for science during 250 years. But up to the present it is unknown, what taxonomic rank has this group and what is the taxonomic structure of them. Now most part of investigators are considering Phylactolaemata as a class or superclass. The status of them is increased up to the superclass in Bryozoa. The type of Tentaculata which included Bryozoa, Phoronida and Brachiopoda classes is has to be considered as archaism. The Phylactolaemata class may be divide on three orders (2 of them are new). The systematics of family level is worked out better, but the process of picking out of them is continued. The genera systematics is having but it does not be accepted and it is verifying now. The describing of new genera is continued and validity of earlier synonymized is proved. The main problem is consisted in the revealing genera features. At the present the best genera feature is morphometrical correlations of statoblasts and ultramicrosculpture of their surface. The real subspecies both the modern and the fossil at the present in Phylactolaemata are unknown. This taxon demands of establishing of certain criteria. Some setting earlier subspecies of several species Fredericella genus now is understanding as good species. So it has to be recognized that the revision of Phylactolaemata group is really actual. So it has to be recognized that the revision of Phylactolaemata group is really actual. New taxons: Phoronidomorpha superphylum n., Phylactolaemata phylum n. (consists of 3 orders — Fredericellida Hyatt, 1868; Plumatellida Allman, 1856; Lophopodida Jullien, 1891), Hyalinellidae fam. n., *Leptoblastella* gen. n.

Key words: periphyton, Bryozoa, Eurystomata, Phylactolaemata.

Специалисты по филогении животных признают, что группы Phoronida (Фороиды), Bryozoa (Мшанки), Brachiopoda (Плеченогие) находятся в основе расхождения стволов Protostomia (Первичноротых) и Deuterostomia (Вторичноротых), имеют много общих черт организации, что свидетельствует об их родстве в разной степени, но отмечают также и беспорные глубокие черты различия. В разное время зоологи включали эти группы в состав типов Vermoidea, Tentaculata, Lophophorata, Podaxonia, Trimetamera, а также Triarticulata, Oligomera и Proserurgia в расширенном составе. В. Н. Беклемишев (1964 а) считал, что степень своеобразия в строении личинки и взрослого животного

вполне обеспечила бы форонидам вместе с бесспорно родственными им мшанками положение одного из типов Trochozoa; однако особенности раннего развития (дробление, образование мезодермы) значительно отличают их от всех Trochozoa и оправдывают выделение их в отдельный подраздел Actinotrochozoa (от названия личинки форонид актинотрохи), а примитивность нервной системы обособляет их среди Protostomia.

В. Н. Беклемишев (1964 а) одновременно рассматривает и сравнивает анатомию Bryozoa (вместе с Phylactolaemata) с Phoronida, Sipunculida и Kamptozoa, имеющих сходный набор анатомических признаков. Сипункулиды (ныне самостоятельный тип) в целом стоят ближе к Annelida, чем форониды, как по общему плану строения, так и по развитию (дробление, образование мезодермы и др.). Но это достаточно интересная группа, которая помогает понять, какими могли быть предки форонид, морских и пресноводных мшанок.

Сипункулиды — небольшая группа морских червеобразных животных, ведущих малоподвижный роющий образ жизни или скрывающихся в норках, чужих трубках и раковинах (Догель, 1981). Считаются близкими типу Annelida. Первично несегментированные, целомические. Тело состоит из широкого туловища и расположенного спереди хоботка, который может вворачиваться и выворачиваться. Вворачивание внутрь тела происходит при помощи четырех мускулов — ретракторов, выворачивание — с помощью давления целомической жидкости и сокращения кольцевых мышц туловища. На конце хоботка имеется венчик с короткими щупальцами, покрытыми ресничками, внутри которого расположено ротовое отверстие. Анус расположен на спинной стороне, несколько сзади от венчика щупалец, позади основания вворачивающегося хоботка. Кишечник очень длинный, вдвое длиннее тела, извивающийся, образующий V-образную петлю. Кожно-мускульный мешок развит. Нервная система включает парный надглоточный ганглий, 2 окологлоточных и непарный брюшной нервные стволы. Целом состоит из двух изолированных отделов — туловищного и окологлоточного в виде кольца с ветвями, направленными в щупальца. Кровеносная система отсутствует. Органы выделения — нефромиксии. Раздельнополые. Дробление яйца по спиральному типу. Личинка — трохофора. Размеры тела — от нескольких сантиметров до 51. Вероятно, реликтовая группа, близкая вымершим первичным Protostomia с несегментированным целомом, от которых произошли Annelida и другие близкие группы.

До последнего времени установился взгляд на самостоятельное существование типов Phoronida, Bryozoa и Vriachioroda (Щепотьев, 1907; Федотов, 1933, 1935, 1938, 1966; Беклемишев, 1944, 1952, 1964 а, б; Абрикосов, 1968 а, б, в, 1987 а, б, в). Бриозологи признают достаточную обособленность Bryozoa, а также Phylactolaemata среди них (Клюге, 1962; Абрикосов, 1968 б, 1987 б).

Утвердилось мнение, что мшанки Bryozoa Ehrenberg, 1831 (= Polyzoa Thompson, 1830) — самостоятельный тип, с несколькими классами, в том числе Phylactolaemata Allman, 1856 (= Lophopoda Dumortier, 1835). Позже Phylactolaemata были подняты до уровня надкласса (Вискова, Морозова, 1988). Большинство специалистов признается значительное своеобразие классов внутри Bryozoa, и даже значительная удаленность Phylactolaemata от других классов внутри Bryozoa. В то же время специалисты всегда отмечали черты большого сходства Phylactolaemata с Phoronida, которые в конце концов получили статус типа.

В развитии Bryozoa, в отличие от форонид, нет спирального дробления, но некоторые из них, как и форониды, имеют личинку, напоминающую трохофору (Беклемишев, 1964 а). Строение мшанок, сильно упрощенное в зависимости от малых размеров и колониальности, напоминает форонид. Особенно близки к форонидам менее редуцированные в своей организации Phylactolaemata. Их сближает расположение рта и ануса, наличие кожно-мышечного мешка, форма кишечника, наличие эпистомы, форма и строение лофофора, местоположение ганглия, строение полости тела. В то же время Phylactolaemata по сравнению с форонидами органофизиологически сильно упрощены. Каждый зооид мшанок состоит из двух отделов — полипида и цистиды; полипид соответствует переднему концу тела форонид. У мелких видов форонид лофофор подковообразный, у крупных каждая ветвь закручивается спирально. Цистид мшанок соответствует задней части имагинального туловища форонид. Цистид филиктолемат, в отличие от других мшанок, обладает кожно-мышечным мешком, чем напоминает туловище форонид. Выпячивание полипида у филиктолемат происходит с помощью повышения давления целомической жидкости и сокращения кожно-мышечного мешка цистиды, втягивание полипида у всех мшанок происходит с помощью сокращения мышц-ретракторов — этот признак считается даже более прогрессивным, чем у форонид, как большее приспособление к сидячему образу жизни.

У форонид намечается дифференциация метасомы на 2 отдела: передний, более мускулистый, и задний, слегка вздутый (ампулу). Ампула обычно занимает небольшую часть туловища, но у мелкого вида *Phoronis ovalis* она занимает больше половины тела, и передний отдел метасомы может втягиваться в задний вместе с подковообразным лофофором; у этого вида отмечаются зачатки колониальности.

У морских мшанок (Stenolaemata и Eurystomata) в большей степени наблюдается возрастающая дифференцировка отделов тела и искривление оси тела, связанные с возрастающей приспособленностью к сидячему образу жизни, чем у Phylactolaemata: у филиктолемат тело разбивается всего на 2 отдела — полипид и цистид; у Stenolaemata — 4, Eurystomata — 3. Phylactolaemata прикрепляются к субстрату брюшной (абанальной) стороной, другие Bryozoa — спинной (анальной), то есть форонидная ось у филиктолемат изогнута к спинной стороне, а у Bryozoa — к брюшной. В целом, в

строении зооида и приспособлении к сидячему образу жизни *Phylactolaemata* и *Bryozoa* идут своими путями, независимо друг от друга.

Д. М. Федотов (1966) делает вывод, что при большем, чем у морских мшанок, вторичном изменении и упрощении онтогенеза взрослые зооиды пресноводных мшанок в общем близки к форонидам и находятся на более высоком уровне организации, чем морские формы; филактолематы являются как бы реликтовыми формами, сохранившими форонидные черты организации. Это предположение подтверждается исследованиями Я. А. Бирштейна (1947 а, б, 1949, 1985), который считал, что пресные водоемы являются рефугиумом для форм, вытесненных из океана, поэтому в пресных водах встречается большое количество реликтовых форм гидробионтов.

Существенное различие форонид и покрыторотых проявляется в их экологии и связанной с этим биологии: форониды являются морскими беспозвоночными, хотя и заходят иногда в опресненные участки, в частности в устья рек, а покрыторотые — типично пресноводные формы, за исключением некоторых эврибионтных видов, способных переносить химическое загрязнение и морское осолонение воды.

У филактолемат и форонид общих признаков больше, чем у филактолемат с *Bryozoa* (табл. 1). Но ведь *Phoronida* Hatschek, 1888 — тип, следовательно, можно предположить, что самостоятельным типом является и *Phylactolaemata*. У мелких примитивных форонид наблюдается архитомия (деление надвое) и почкование, при которых образуются примитивные колонии из переплетающихся хитиновых трубочек, которые напоминают зоарии *Phylactolaemata*.

Форма лофофора может быть связана с количеством шупалец. У форонид иногда наблюдается сложный спирально закрученный лофофор, и количество шупалец у них может достигать более тысячи в одном венчике. В последнее время термины «венчик шупалец» и «лофофор» часто считают синонимами. Собственно, по Г. А. Клогу (1962), у мшанок лофофор имеется только у филактолемат, это специальный шупальценосец подковообразной формы, на котором расположен венчик шупалец; следовательно, у морских мшанок лофофора нет, а есть только круглый венчик шупалец. Слабая интеграция форонид по сравнению с филактолематами и настоящими мшанками объясняется их (форонид) большей древностью и примитивностью. Личинку *Phylactolaemata* нельзя назвать личинкой в полном смысле слова, так как уже на ранних стадиях развития она представляет зачаточный зоарий (анцеструлу), то есть вместо онтогенеза мы наблюдаем астогенез — формирование зоария. При переходе из моря в пресные воды метаморфоз обычно утрачивается (как, например, это видно на типе *Annelida*), и развитие становится прямым (Догель, 1981).

Многое для понимания филогенетических отношений среди разных групп мшанок дало учение Я. И. Старобогатова (1970, 1986) о разновременном вселении фауны в континентальные водоемы.

Таблица 1. Сравнительная характеристика *Phoronida*, *Bryozoa* и *Phylactolaemata*
Table 1. Comparison characteristics of *Phoronida*, *Bryozoa* and *Phylactolaemata*

Характеристика	<i>Phoronida</i>	<i>Phylactolaemata</i>	<i>Bryozoa</i>
Лофофор	подковообразный	подковообразный (редко круглый)	круглый
Интеграция	слабая	сильная	сильная
Эпистом	имеется	имеется	нет
Целом	3 отдела	3 отдела	2 отдела
Кожно-мускульный мешок	есть	есть	нет
Выделительная система	есть	есть	нет
Стадии покоя	нет	имеются (статобласты)	редко (гибернакулы)
Размеры колоний и зооидов	крупные, средние	средние, крупные	мелкие
Личинка	настоящая (актинотроха)	фактически, анцеструла	настоящая, трохофоробразная, дифонаутес
Зооидальный полиморфизм	отсутствует	отсутствует	имеется
Ганглий образуется путем впячивания эктодермы	да	да	нет
Яичники возникают	на спинной стороне	на брюшной стороне	на спинной стороне
Почкование	на брюшной стороне	на брюшной стороне	на спинной стороне
Известковый скелет	нет	нет	есть
Среда обитания	море, соленая и солоноватая вода	пресные воды	море, соленая, пресная и солоноватая вода

Раньше полагали, что мягкие бесскелетные эвристомные мшанки (отряд *Stenostomida*; в настоящее время систематика усложнилась) могут быть предками филактолемат, в частности, потому что ктеностомиды живут преимущественно в морских и солоноватых водах и среди них есть чисто пресноводные не только виды, но даже семейства; кроме того, стадию покоя ктеностомид, гибернакулу, интерпретировали как предковую для статобластов филактолемат структуру. На самом деле, стало ясно, что у удаленных в филогенетическом отношении групп, *Phylactolaemata* и *Stenostomida*, в сходных условиях обитания в континентальных водоемах выработались сходные структуры и похожий образ жизни, причем у филактолемат эти структуры, стадии покоя (статобласты), оказались более совершенными, развитыми, чем гибернакулы ктеностомид, так как филактолематы вселились раньше (филактолематы относятся к более древнему — палеолимническому комплексу гидробиоты; ктеностомиды — к менее древнему мезолимническому комплексу гидробиоты).

Происхождение статобластов объясняется теорией ангидробиоза и покоящихся стадий гидробионтов континентальных водоемов (Макрушин, 1981, 1985 а, б, 1986, 1988, 1990). Именно поэтому филактолематы (обитатели континентальных водоемов) отличаются от своих морских предков (предположительно форонид) наличием статобластов. Покоящиеся стадии, гибернакулы, встречаются и у эвристомат континентальных водоемов, но они более просто устроенные, примитивные (замкнутый участок трубки — ветви зоария), так как вселение эвристомат в континентальные водоемы произошло значительно позднее. Наиболее простые стадии покоя встречаются у морских гидробионтов. Ангидробиоз является формой анабиоза или анаэробии у беспозвоночных. Покоящиеся эмбрионы и почки первичноводных многоклеточных беспозвоночных (покоящиеся стадии), в том числе филактолемных и некоторых эвристомных (= ктеностомных) мшанок, морских, солоноватоводных и континентальных водоемов, сохраняют жизнеспособность в высушенном состоянии, это эмбриональная диапауза. Следовательно, форониды, если они действительно являются прямыми предками филактолемат, должны отличаться от филактолемат именно отсутствием статобластов, то есть настоящих стадий покоя, характерных для гидробионтов континентальных водоемов.

Распространение современных мшанок континентальных водоемов подтверждает концепцию одновременного вселения в континентальные водоемы различных фаунистических комплексов. Распространение части эвристомат (*Vryozoa*, *Euryzomatata*) показывает различные этапы экспансии их в континентальные водоемы — от осолоненных до пресных.

Кроме того, нами палеонтологически показана большая древность филактолемат: статобласты найдены в отложениях верхней перми, юры, мела, нижнего и верхнего миоцена, голоцена, причем они принадлежат современным родам (Виноградов, 1985, 1989, 1995; Vinogradov, 1996). Это объясняется филогенетической реликтовостью и зоариальным полиморфизмом, которые ведут к замедленному темпу эволюции (Виноградов, 1987, 1989, 1990).

Данные морфологии, палеонтологии, физиологии, в частности симбиогенез, позволяют предположить давнее расхождение предков филактолемат и гимнолемат (морских мшанок), глубокое их таксономическое различие. Появление филактолемат, вероятно, идет от предков, вселившихся в континентальные водоемы не позднее девона. Наиболее вероятно происхождение филактолемат от форонид (или форонидообразных, или сипункулидообразных животных). Ископаемые находки форонид известны с девона (Voigt, 1975). Я. И. Старобогатов (1970, 1986) относит филактолемат к палеолимническому комплексу, вселение которого, по предположениям, в континентальные водоемы из моря состоялось ориентировочно в девоне. В это же время, скорее всего, появляются статобласты, основной причиной этого, вероятно, был ангидробиоз.

Если даже допустить, что *Vryozoa* (через примитивную группу *Stenostomida*), и *Phylactolaemata* произошли от одной и той же группы *Phoronida*, но в разное время, — это уже показывает, независимость происхождения *Phylactolaemata* от *Vryozoa*. Данные сравнительной анатомии и морфологии показывают, что *Phylactolaemata* более примитивные, а другие *Vryozoa* более упрощенные. Следует также сделать уточнение: форониды, морские мшанки и филактолематы по уровню организации стоят не на уровне кольчатых червей *Annelida*, (как это обычно считается), а на уровне их вероятных, первично несегментированных, целомических предков; это уровень расхождения стволов первичноротых и вторичноротых, где появилось много групп беспозвоночных как многочисленных, так и малочисленных. Но вряд ли филактолематы являются предковой группой для морских мшанок. Данные палеонтологии свидетельствуют о более древнем происхождении *Vryozoa*, чем *Phylactolaemata*, и об их первично морском происхождении. Причем, предполагаемое происхождение *Vryozoa* от *Phoronida* представляется все более проблематичным: вероятнее происхождение их от каких-либо родственников форонид, возможно, не доживших до нашего времени. Трудно также представить и происхождение *Phylactolaemata* от других *Vryozoa*: от сильно упрощенных, мелких форм не могут возникнуть исходные, менее упрощенные, более крупные формы. Логичнее предположить независимое происхождение *Phylactolaemata* и *Vryozoa*, причем морские мшанки, скорее всего, древнее, чем пресноводные, так же, как и вся первичноводная морская биота. Следовательно, назрела ревизия высших таксонов *Vryozoa*, особенно относительно *Phylactolaemata* (Виноградов, 1989, 1993, 1997; Vinogradov, 1991, 1992).

По нашему мнению, для обозначения нового типа *Phylactolaemata* следует оставить русское (славянское) название Покрыторотые мшанки, или Пресноводные мшанки, или Филактолематы. В истории бризоологии такое уже было, когда из *Vryozoa* (*Ectoprocta*) — Внепорошицевых мшанок был выделен тип *Kamptozoa* (*Endoprocta*) — Внутрипорошицевых мшанок. Обозначение Внутрипорошицевые мшанки или просто Внутрипорошицевые применяется до сих пор. Научные латинизиро-

ванные названия нужно предложить, конечно, в соответствии с требованиями Международного кодекса зоологической номенклатуры.

Филактолематы известны науке более 250 лет. Но до сих пор таксономический ранг этой группы и ее таксономическая структура вызывают дискуссии. До настоящего времени исследователи рассматривали *Phylactolaemata* в ранге класса и надкласса в составе типа *Bryozoa*. Тип *Tentaculata*, объединявший классы *Bryozoa*, *Phoronida* и *Brachiopoda*, следует рассматривать как архаизм (Федотов, 1966; Воск, 1982; Кубанин, 1983 а, б; Вискова, Морозова, 1988; Vinogradov, 1991; Виноградов, 1993, 1997). Следует признать, что ревизия группы *Phylactolaemata* достаточно актуальна.

В нашей работе существенно изменен таксономический ранг и состав изучаемых групп: класс *Phylactolaemata* повышен до типа, выведен из типа *Bryozoa* и сближен с *Phoronida* (который считается предковым для *Phylactolaemata*) в новом надтипе *Phoronidomorpha superphylum* n. При этом учтены данные исследований по форонидам (Мамкаев, 1962; Emig, 1974; Voight, 1975).

Глубокие отличия в колониальной организации филактолемат от других классов, выявленные нами, подтверждают необходимость разделения типа *Bryozoa* на два — Голоротых мшанок и Покрыторотых мшанок, то есть *Bryozoa* и *Phylactolaemata*.

В результате сравнительного изучения морфологии колоний и составляющих их зооидов различных филактолемат, а также морфологии и скульптуры статобластов современных и ископаемых их представителей в составе этих мшанок в нашей работе выделено три группы семейств, рассматриваемых в качестве самостоятельных отрядов.

Класс *Phylactolaemata* до настоящего времени включал один отряд *Plumatellida* Allman, 1856 с шестью семействами: *Fredericellidae* Hyatt, 1868; *Plumatellidae* Allman, 1856; *Pectinatellidae* Lacourt, 1968; *Lophopodidae* Rogick, 1935; *Stephanellidae* Lacourt, 1968; *Cristatellidae* Allman, 1856.

Класс *Phylactolaemata* можно разделить на три отряда (два новых). Систематика по семействам разработана лучше. Но процесс их выделения продолжается.

Систематика по родам уточняется. Продолжается описание новых родов. Сложность состоит в установлении основных родовых признаков. В настоящее время лучшим родовым признаком следует признать морфологию статобласта; это особенно важно для идентификации фоссильных статобластов, когда нельзя анализировать признаки зоариев. В качестве основных видовых признаков следует считать комплекс соотношений при морфометрии статобластов, а также ультрамикроскульптуру поверхности статобластов. Достоверные подвиды, современные и ископаемые, в настоящее время у филактолемат почти неизвестны (оставшиеся единичны и, вероятно, являются самостоятельными видами); этот таксон требует установления определенных критериев. Выделенные ранее подвиды у некоторых видов рода *Fredericella* ныне признаны самостоятельными видами.

На основе морфологического изучения покрыторотых мшанок предлагается ревизия системы надкласса с описанием трех новых отрядов, одного нового семейства и одного нового рода. Проанализированы пути эволюции статобластов, зоариев, таксонов, нами предложена морфологическая классификация статобластов и зоариев, дана таксономическая оценка их структур (Виноградов, 1989 а, б). На этой основе подтверждена реальность четырех родов: *Hyalinella* Jullien, 1885; *Australella* Annandale, 1915; *Gelatinella* Toriumi, 1955; *Lophopusella* Abricosov, 1959.

В то же время филактолемную мшанку, *Pectinatella gelatinosa* Oka, 1890, описанную из пруда Синдзи у Токийского университета в Японии (распространена в южной Азии), предлагают перевести в новый монотипический род *Asajirella*, близкий к *Lophopodella*, но отличающийся сложными колониями и почти квадратной формой статобластов (Oda, Mukai, 1989). По нашему мнению, для выделения этого рода оснований пока недостаточно. Сложные колонии свойственны роду *Pectinatella*; флотобласты в этом роде обычно круглые или округлые, поэтому почти квадратная, то есть округлая форма статобластов не имеет принципиального морфологического и таксономического значения.

Судя по описанию рода *Varunella* Wiebach, 1976 в составе двух южноафриканских видов, его вполне можно отнести к синонимам рода *Hyalinella*.

Анатомия и морфология зооидов покрыторотых и эвристомных мшанок *Phylactolaemata* достаточно хорошо изучены (Щепотьев, 1907; Клюге, 1962; Беклемишев, 1964 а, б). Эти данные показывают глубокие различия между филактолемными *Phylactolaemata* и эвристомными мшанками *Eugyostomata*. При этом гомология различных структур и тканей интерпретируется по-разному и дискутируется. Это связано с недостатком фактических данных об индивидуальном развитии зооидов мшанок. Морфологическое разнообразие зоариев филактолемат широко известно, но причины образования морф, их взаимоотношения, таксономическая значимость до сих пор не были объяснены. Это породило обширную синонимию.

Для решения этого вопроса автор выделил типы жизненных форм зоариев филактолемат, выстроил их в иерархической соподчиненности и обозначил взаимосвязи (Виноградов, 1987). В дальнейшем (Виноградов, 1989 а, б) эта схема была расширена. В ней показано, что на уровне прикрепленных (S) дендрозоариев наблюдаются две филетические ветви, развивающиеся параллельно, гомологично. Одну ветвь представляют зоарии с нежелатинизированными трубками, другую — желатинизирующиеся зоарии, при этом последняя группа заняла промежуточное положение между нежелатинизированными прикрепленными дендрозоариями и адендрозоариями. В обеих ветвях прикрепленных дендрозоариев образуются похожие морфы. Поскольку процесс желатинизации цистидов ведет к усилению общей интеграции зоария, его нужно признать важным качественным призна-

ком семейственного ранга. Это позволяет выделить из состава семейства Plumatellidae новое семейство Hyalinellidae fam. n., представители которого имеют прикрепленные дендрозоарии с желатинизированными трубками, что не противоречит и другим данным. Следует отметить и другие параллелизмы (гомологии): многократно возникает среди прикрепленных дендрозоариев кустовидная форма, напоминающая более примитивный уровень свободных дендрозоариев. Интересно, что эта форма зоария возникает и на месте повреждений.

Анализ модификаций зоариев филактолемат позволил автору заметить, что филактолематы с прикрепленными дендрозоариями способны образовывать в пределах одного вида развернутую, компактную и промежуточные между ними формы. Алгоритм такой изменчивости для взрослых зоариев оказался универсальным, что объясняет многообразие взрослых зоариев филактолемат и способ их адаптации к резко меняющимся условиям континентальных водоемов.

На уровне свободных дендрозоариев зоариальный полиморфизм выражен слабее. Он проявляется в размахе вариаций между формами, названными нами гигантской и стабильной. На уровне адендрозоариев взрослый зоарий способен образовывать только компактную форму, развернутый зоарий сохранился только на ранних стадиях астогенеза.

Предполагаемая схема развития, возможно, отражает направления эволюции этой группы мшанок от просто организованных зоариев к зоариям высокой колониальной организации, что позволяет считать эту схему моделью филогенеза филактолемат, что не противоречит также данным по морфологии зооидов и статобластов.

Вопрос о том, какая форма зоария более высоко интегрирована, зависит от разных подходов. Согласно одному, учитывающему единицу интеграции (зооид или зоарий), особью высшего порядка из известных в животном мире следует признать род *Pectinatella*, обладающий суперзоарием, состоящим из розетковидных зоариев, сидящих на центральном желатинизированном стержне (общезоариальном органе). Другой подход придает большее значение функциональным проявлениям организменного уровня (Беклемишев, 1964 а, б), согласно ему наиболее интегрированным зоарием обладает род *Cristatella*, характерный зоарий которого способен к активному движению и размножению путем деления зоария. По нашему мнению, более высоким уровнем интеграции обладает все-таки род *Pectinatella*, так как у него зоарии наподобие *Cristatella* являются лишь составной частью для более сложного суперзоария, имеющего общие органы.

В систематике филактолемат давно уже признано важное таксономическое значение особых структур, ответственных за бесполое размножение, — статобластов. Основные качественные уровни их морфологической организации показаны Г. Г. Абрикосовым (1959); они связаны со следующими морфологическими структурами: наличие капсулы у сессобластов, плавательного кольца (флотера) у флотобластов и шипов у спинобластов.

Существовавшие схемы классификации статобластов (Абрикосов, 1959; Lacourt, 1968) не охватывали всего морфологического разнообразия статобластов. Автором предложена новая схема их классификации, основанная на морфологии (Виноградов, 1989 а, б). В нашей схеме каждый морфотип фриблеста соответствует роду.

Существование морфотипов, а также морфологическая консервативность статобластов как структур, ответственных за размножение, подтверждает реальность родов *Hyalinella* (с эквифлотобластами), *Australella* (с пателлобластами), *Gelatinella* (с корнобластами), *Lophopusella* (с моноспинобластами). Наличие четко выраженного морфотипа лептобласта позволило нам выделить новый род *Leptoblastella* gen. n., что не противоречит и другим данным.

Во взаимоотношениях статобластов также наблюдаются параллелизмы (гомологии). В двух ветвях наблюдается независимое происхождение флотера, в трех — независимое происхождение шипов, в двух — независимое происхождение круглой формы.

В основе происхождения статобластов находится какая-то неизвестная нам стадия покоя, аналогичная гибернакулам мягких эвристомат континентальных водоемов. Этот параллелизм возникает у мягких эвристомат независимо, так же, как и способность к зоариальному полиморфизму, который наиболее выражен у самых примитивных из них и, вероятно, наиболее ранних вселенцев в пресные воды.

В последние годы высказывались сомнения в надежности морфометрического метода исследования и идентификации статобластов. Нашими наблюдениями подтверждается достаточная надежность этого метода, которую повышают увеличение количества индексов, важнейшие из которых — отношение длины статобласта к его ширине L/B и отношение полярной ширины флотера к латеральной pol/lat ; а также увеличение выборки описываемого материала. Для круглых статобластов важнейшими морфологическими признаками являются диаметр статобласта, морфология и размеры шипов и других выростов. Эти выводы важны как для палеонтологических исследований, поскольку в ископаемом состоянии обнаружены только статобласты, так и для современных зоологических, учитывая большую фенотипическую изменчивость зоариев. Правда общую (среднюю) тенденцию необходимо конкретизировать исследованиями на региональном (провинциальном) уровне; здесь могут быть свои показатели.

В результате проведенных наблюдений установлено, что три уровня качественной организации зоариев соответствуют трем уровням качественной организации статобластов. Эти различия таксономически достаточно глубоки, в связи с чем автор в пределах класса Phylactolaemata обосновывает три новых отряда.

Ранее (Виноградов, 1987, 1989 а, б) показано, что основное направление эволюции статобластов может быть выражено формулой $S - S-F - F$, то есть сидячие (сессобласты) — сидячие и плавающие — плавающие (флотобласты). Зоарии же филактолемат эволюируют по направлению, которое можно обозначить формулой $F - F-S - S$, то есть свободные (F-дендрозоарии) — свободные и прикрепленные — прикрепленные (S-дендрозоарии, включая и адендрозоарии). Эти процессы обратно пропорциональны.

В результате сравнительного исследования колоний и составляющих их зооидов разнообразных филактолемат, а также изучения морфологии и ультрамикроскульптуры статобластов, в составе этих мшанок автор выделяет 3 группы семейств, рассматриваемые в качестве самостоятельных отрядов: *Fredericellida* Hyatt, 1868; *Plumatellida* Allman, 1856; *Lophopodida* Jullien, 1891. Некоторые названия указывались в прежних работах (Виноградов, 1989 а, б, в). В соответствии с требованиями Международного кодекса зоологической номенклатуры эти названия являются не опубликованными, что делает необходимым их опубликование. Название надтипа и типа приводится впервые. Характеристика и состав этих таксонов приведены ниже при их описании. В настоящей работе дано также описание всех шести известных семейств с указанием их родового состава, а также описание нового рецентного рода.

Надтип PHORONIDOMORPHA Vinogradov, *superphyllum* n.

Диагноз. Двустороннесимметричные, вторичнополостные, червеобразные животные (на уровне высших червей) средних и крупных размеров, живущие в трубках колониями различной степени интеграции — от слабой до суперзоариев. Зооидальный полиморфизм не развит. Имеется хитиновый или желатинизированный наружный скелет, известковый скелет отсутствует. Живут в морях, солоноватых и пресных водах. Количество видов как в морях, так и в пресных водах невелико. Тело цилиндрическое, в верхней части имеется лофофор (чаще подковообразный) со щупальцами, сближенные отверстия петлеобразного кишечника, ротовое — внутри, анальное — вне венчика щупалец. Рот прикрывает эпистом. Кожно-мускульный мешок состоит из наружных кольцевых и внутренних продольных мышц. Имеется примитивная нервная система в виде диффузного сплетения в эпидермисе; дифференцированных органов чувств нет. Вторичная полость тела поделена в основном на три отдела. Органов дыхания нет. Имеются органы выделения и выведения половых продуктов. Обычно гермафродиты, яичники и семенники непарные, размножаются почти исключительно половым путем, а в континентальных водоемах — бесполом (на стадии статобластов). Обитают в бентосе и перифитоне на мелководье, питаются планктоном и детритом.

Состав. Два типа: *Phoronida* и *Phylactolaemata*.

Распространение. Моря и континентальные водоемы (солоноватоводные и пресноводные).

Тип PHYLACTOLAEMATA Vinogradov *phylum* n.

Диагноз. Колонии ветвистые или компактные. Цистиды зооидов в виде трубок и бугорков, слившиеся в основании. Трубки лишены септ. Развит зоариальный полиморфизм. Над ротовым отверстием имеется особый вырост — эпистом. Почка образуется на брюшной стороне зооидов. Живут в пресных водах (преимущественно). Венчик щупалец помещается на хорошо развитом подковообразном лофофоре (редко округлом), который находится на особой лопасти. Целом состоит из трех сегментов. Цистиды слившиеся с хитиновыми или желатинизированными стенками. Зооидальный полиморфизм отсутствует (по крайней мере, строго не доказан). Имеет место два типа размножения: половой, сопровождающийся образованием сложных личинок, и вегетативный при помощи статобластов. Обитатели континентальных, преимущественно пресных вод.

Состав. Надкласс *Phylactolaemata* (с одним классом *Phylactolaemata*).

Сравнение. От морских мшанок типа *Brachyzoa* отличаются более крупными размерами, подковообразным (за редким исключением) лофофором с двумя рядами щупалец, хорошо развитым эпистомом, целомом, состоящим из трех

сегментов, обычно слившимися цистидами, отсутствием полиморфизма зооидов, наличием статобластов. Преимущественным обитанием в пресных водах.

Распространение. Всесветное, континентальные, преимущественно, пресноводные водоемы. Пермь — ныне.

Надкласс PHYLAETOLAEMATA Allman, 1856

Класс PHYLAETOLAEMATA Allman, 1856

Диагноз и распространение соответствуют характеристике надкласса и типа.

Состав. Отряды: Fredericellida, Plumatellida, Lophopodida.

Отряд FREDERICELLIDA Hyatt, 1868

nom. transl. Vinogradov hic (ex family Fredericellidae Hyatt, 1868)

Диагноз. Зоарии (свободные дендрозоарии) ветвящиеся, древовидные и кустистые. Лофофор округлый, с малым числом щупалец. Цистиды трубчатые, удлиненные, слившиеся в основании. Кутикула может сильно инкрустироваться минеральными частицами. Статобласты (сессобласты) без флотера.

Состав. Семейство Fredericellidae.

Сравнение. От других отрядов отличается округлым лофофором и наличием только одного типа статобластов (сессобластов — пайпобластов).

Распространение. Всесветное. Рецентное.

Семейство FREDERICELLIDAE Hyatt, 1868

Диагноз и распространение соответствуют диагнозу отряда.

Состав. Род *Fredericella* Gervais, 1838.

Отряд PLUMATELLIDA Allman, 1856

nom. transl. Vinogradov hic (ex family Plumatellidae Allman, 1856)

Диагноз. Зоарии (свободные и прикрепленные дендрозоарии) прикрепленные, от ветвящихся до компактных, нежелатинизированные или желатинизированные. Цистиды трубчатые, слившиеся в основании. Лофофор подковообразный. Ветвление зоариев преимущественно моноподиальное, частое. Статобласты двух типов: сессобласты и фрибласты, типа флотобластов и корнобластов.

Состав. Семейства: Plumatellidae, Hyalinellidae fam. n., Stephanellidae.

Сравнение. От отряда Fredericellida отличается подковообразным лофофором и наличием статобластов двух типов, а также появлением желатинизации трубок цистидов; от отряда Lophopodida отличается развернутой формой взрослого зоария, наличием сессобластов и фрибластами типа флотобластов.

Распространение. Всесветное. Верхняя пермь — ныне.

Семейство PLUMATELLIDAE Allman, 1856

Диагноз. Зоарии развернутой, реже компактной формы. Цистиды зооидов не желатинизированы. Сессобласты многочисленные. Флотобласты типа лептобластов, пикнобластов и стратобластов. Индекс статобластов всегда более 1,2.

Состав. *Plumatella* Lamarck, 1816, *Leptoblastella*, gen. n., *Internectella* Gruncharova, 1971.

Сравнение. От других семейств отряда отличается нежелатинизированными цистидами, обилием сессобластов, неспособностью цистидов растворяться в общезоарияльной массе.

Распространение. Всесветное. Верхняя пермь — ныне.

Род *Leptoblastella* Vinogradov, gen. n.

Типовой вид: *Plumatella casmiana* Ока, 1907.

Диагноз. Зоарии ветвистые, типа прикрепленных дендрозоариев, чаще развернутой, реже слабокомпактной формы. Цистиды не желатинизированы, трубчатые, в основании слившиеся. Кутикула может быть сильно инкрустирована минеральными частицами. Кроме сессобластов, имеются флотобласты двух типов — пикнобласты и лептобласты. Последние обычно преобладают.

Состав. Типовой вид.

Сравнение. От других родов семейства отличается наличием особого типа флотобластов — лептобластов и наличием двух типов флотобластов.

Распространение. Всесветное. Рецентное.

Этимология. Название от термина «лептобласт» — длинно-овальный пленчатый флотобласт.

Семейство HYALINELLIDAE Vinogradov, fam. n.

Диагноз. Зоарии компактной, реже развернутой формы. Цистиды зооидов желатинизированы. Сессобласты немногочисленны (могут отсутствовать). Флотобласты типа эквифлотобластов, пателлобластов, корнобластов.

Состав. *Hyalinella* Jullien, 1885, *Australella* Annandale, 1915, *Gelatinella* Toriumi, 1955.

Сравнение. От других семейств отряда отличается значительной желатинизацией цистиды и типом флотобластов.

Распространение. Всесветное. Верхняя пермь — ныне.

Семейство STEPHANELLIDAE Lacourt, 1968

Диагноз. Зоарии развернутые и компактные, образующие псевдостолоны с группами зооидов. Лофофор округлый или слабо вогнутый. Флотобласты круглой формы типа циркумбластов.

Состав. Род *Stephanella* Ока, 1908.

Сравнение. От других семейств отличается псевдостолонами с группами зооидов и круглыми флотобластами типа циркумбластов.

Распространение. Фоссильные статобласты известны из отложений азиатской части России, рецентные виды сохранились в Японии и Северной Америке (Мичигане). Юра — ныне.

Отряд LOPHOPODIDA Jullien, 1891

nom. transl. Vinogradov hic (ex family Lophopodidae)

Диагноз. Имагинальные зоарии не ветвистые, типа адендрозоариев, компактные, желатинизированные. Лофофор подковообразный, с большим количеством щупалец. Цистиды слившиеся, почти растворены в общезоариальной массе. Имеется общезоариальная система органов: общезоариальная полость целоцель, единый стержень, подошва, единая нервная система, что обеспечивает зоарию способность к передвижению, и размножение способом деления зоария. Сессобласты отсутствуют. Фрибласты только типа спинобластов.

Состав. Lophopodidae, Cristatellidae Allman, 1856; Pectinatellidae Lacourt, 1968.

Сравнение. Отличается наличием адендрозоариев компактной формы, способных к движению, наличием только фрибластов типа спинобластов.

Распространение. Всесветное. Рецентное.

Семейство LOPHOPODIDAE Rogick, 1935

Диагноз. Зоарии в виде небольшого слизистого образования, составленного из радиально ветвящихся трубок с желатинизированной кутикулой. Имеются только овальной формы спинобласты типа поляробластов с прикрепительными приспособлениями — шипами на полюсах.

Состав. *Lophopus* Dumortier, 1835; *Lophopodella*, *Lophopusella*.

Сравнение. От других семейств отличаются овальными флотобластами, вооруженными на полюсах шипами (поляробластами).

Распространение. Голарктическое, Индо-Эфиопское, Австралийское. Голоцен — ныне.

Семейство PECTINATELLIDAE Lacourt, 1968

Диагноз. Зоарии компактные, розетковидные, помещены на общем слизистом образовании, образуя суперзоарий. Трубки ветвятся радиально. Имеются только фрибласты типа периферобластов.

Состав. Род *Pectinatella* Leidy, 1851.

Сравнение. От других семейств отличается способностью образовывать суперзоарии, а также типом статобласта; от семейства *Cristatellidae* также плоским сечением шипов и расположением крючков на шипах в одной плоскости; шипы отходят от флотера.

Распространение. Северная и Центральная Америка, Южная Азия, один вид занесен в Европу. Рецентное.

Семейство CRISTATELLIDAE Allman, 1856

Диагноз. Зоарии вытянутые, червеобразные, студенистые, прозрачные, не ветвящиеся. Зооиды расположены продольными рядами. Спинобласты типа центробластов, с двумя рядами длинных и тонких якоревидных шипов округлого сечения, вооруженных крючками, отходящими от дорсальной и вентральной створок капсулы.

Состав. Род *Cristatella* Cuvier, 1798.

Сравнение. От других семейств отличается гусеницеобразным зоарием и центробластами; от *Pectinatellidae* отличается расположением шипов на капсуле, а не на кольце, округлым сечением шипов и расположением крючков во взаимопересекающихся направлениях.

Распространение. Голарктика и Япония. Голоцен — ныне.

Филактолематы характеризуются замедленной эволюцией и реликтовым характером своей организации, что свойственно представителям фауны континентальных водоемов, но древность вселения позволила им сформировать отличия высокого таксономического ранга типа. Наличие небольшого числа видов их можно объяснить большой экологической пластичностью представителей класса, особенно отряда *Plumatellida*, при которой наблюдается сильная экологическая изменчивость (зоариальный полиморфизм) даже внутри одного вида.

Абрикосов Г. Г. О родовых подразделениях покрыторотых (*Phylactolaemata*) пресноводных мшанок // Докл. АН СССР. — 1959. — 126, № 4. — С. 898–901.

Абрикосов Г. Г. Тип Форониды *Phoronidea* // Жизнь животных. — М. : Просвещение, 1968 а. — Т. 1. — С. 531–532.

Абрикосов Г. Г. Тип Мшанки (*Bryozoa*) // Жизнь животных. — М. : Просвещение, 1968 б. — Т. 1. — С. 533–542.

Абрикосов Г. Г. Тип Плеченогие *Brachiopoda* // Жизнь животных. — М. : Просвещение, 1968 в. — Т. 1. — С. 543–548.

Абрикосов Г. Г. Класс Форониды (*Phoronidea*) // Жизнь животных. — М. : Просвещение, 1987 а. — Т. 1. — С. 407–408.

- Абрикосов Г. Г.* Класс Мшанки (Vryozoa) // Жизнь животных. — М. : Просвещение, 1987 б. — Т. 1. — С. 408–415.
- Абрикосов Г. Г.* Класс Плеченогие // Жизнь животных. — М. : Просвещение, 1987 в. — Т. 1. — С. 415–419.
- Беклемишев В. Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — М. : Наука, 1964 а (1944, 1952). — Т. 1: Проморфология. — 432 с.
- Беклемишев В. Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. — М. : Наука, 1964 б. — Т. 2: Органология. — 446 с.
- Бирштейн Я. А.* Реликты пресных и солоноватых вод СССР : Дис. ... докт. биол. наук. — М. : Изд-во МГУ, 1947 а.
- Бирштейн Я. А.* Понятие «реликт» в биологии // Зоол. журн. — 1947 б. — 26, № 4. — С. 313–330.
- Бирштейн Я. А.* Некоторые проблемы происхождения и эволюции пресноводной фауны // Успехи соврем. биол. — 1949. — 27, № 1. — С. 119–140.
- Бирштейн Я. А.* Генезис пресноводной, пещерной и глубоководной фаун. — М. : Наука, 1985. — 247 с.
- Виноградов А. В.* Мшанки // Тр. Палеонт. инст. АН СССР. — 1985. — Т. 213: Юрские континент. биоцен. Южн. Сибири и сопред. терр. — С. 85–87, табл. 7, фиг. 1–4.
- Виноградов А. В.* Пути адаптации филактолемат // Тр. Палеонт. инст. АН СССР. — М. : Наука, 1987. — Т. 222: Морфогенез и пути развития колониальности мшанок и кишечноротовых. — С. 111–122.
- Виноградов А. В.* Мшанки континентальных водоемов СССР (современные и ископаемые) : Дис. ... канд. биол. наук. — М. : Палеонт. ин-т АН СССР, 1989 а. — 177 с., фототабл. 1–15, табл. 1.
- Виноградов А. В.* Мшанки континентальных водоемов СССР (современные и ископаемые) : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М. : Палеонт. ин-т АН СССР, 1989 б. — 26 с.
- Виноградов А. В.* К фауне мшанок континентальных водоемов Средней Сибири // Проблемы изуч. Сибири в науч.-иссл. работе музеев. — Красноярск : Изд-во гос. ун-та., 1989 в. — С. 189–192.
- Виноградов А. В.* Зоариальный полиморфизм мшанок континентальных водоемов // Журн. общ. биол. — 1990. — 51, № 6. — С. 836–840.
- Виноградов А. В.* Пути эволюции *Phylactolaemata*. — Минск : Верас-Эко, 1993. — 7 с. — Деп. в ОНП НПЭЦ и Ин-т. зоол. АН Беларуси, 24.03.1993; 15.26, № 237.
- Виноградов А. В.* Новые ископаемые мшанки континентальных водоемов азиатской части России и Казахстана // Палеонт. журн. — 1995. — № 4. — С. 43–53.
- Виноградов А. В.* К ревизии *Phylactolaemata* // Всерос. и междунар. конф. «Мшанки Земного шара». — СПб., 1997 — С. 31–32 (англ.), 39 (рус.).
- Вискова Л. А., Морозова И. П.* К ревизии системы высших таксонов типа Vryozoa // Палеонт. журн. — 1988. — № 1. — С. 10–21.
- Догель В. А.* Зоология беспозвоночных. Изд. 7. — М. : Высш. шк., 1981. — 606 с.
- Клюге Г. А.* Мшанки северных морей СССР. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. — 582 с.
- Кубанин А. А.* О положении мшанок в системе животного мира // Шестая конф. по ископ. и совр. мшанкам. — Пермь, 1983 а. — С. 29–32.
- Кубанин А. А.* О названиях высших таксонов мшанок и форонид // Шестая конф. по ископ. и совр. мшанкам. — Пермь, 1983 б. — С. 33–35.
- Макрушин А. В.* Покоящиеся эмбрионы и почки первичноводных многоклеточных беспозвоночных // Журн. общ. биол. — 1981. — 42, № 6. — С. 834–843.
- Макрушин А. В.* Ангидробиоз первичноводных беспозвоночных: сохранение жизнеспособности в высушенном состоянии. — Л. : Наука, 1985 а. — 104 с.
- Макрушин А. В.* О половом размножении *Flustrellidra hispida* (Ctenostomata, Gymnolaemata) в Белом море // Пробл. изуч., рац. использ. и охраны природн. ресурсов Бел. моря : Тез. докл. регион. конф. — Архангельск, 1985 б. — С. 133–134.
- Макрушин А. В.* Покоящиеся стадии морских и солоноватоводных многоклеточных беспозвоночных и асцидий // Журн. общ. биол. — 1986. — 47, № 6. — С. 816–822.
- Макрушин А. В.* О морфологическом и биологическом разнообразии покоящихся стадий у первичноводных беспозвоночных континентальных вод // Вестн. зоологии. — 1988. — № 5. — С. 81–82.
- Макрушин А. В.* О причине и следствиях эмбриональной диапаузы у первичноводных беспозвоночных и асцидий // Журн. общ. биол. — 1990. — 51, № 4. — С. 476–482.
- Мамкаев Ю. В.* О форонидах дальневосточных морей // Иссл. дальневост. морей СССР. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1962. — Вып. 8. — С. 219–237.
- Старобогатов Я. И.* Фауна моллюсков и зоогеографическое районирование континентальных водоемов земного шара. — Л. : Наука, 1970. — 372 с.
- Старобогатов Я. И.* Фауна озер как источник сведений об их истории // Общие закономерн. возникн. и развития озер : Методы изуч. истории озер. — Л. : Наука, 1986. — С. 33–50.
- Федотов Д. М.* Происхождение беспозвоночных животных // Вестн. знания. — 1933. № 7–8: — С. 239–245.
- Федотов Д. М.* Очерк эволюции животного мира : Тр. ПИН АН СССР. — Л., 1935. — С. 5.
- Федотов Д. М.* Филогения беспозвоночных в СССР за 20 лет // Зоол. журн. — 1938. — 17, вып. 1. — С. 3–30.

- Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. — М. : Наука, 1966. — 404 с.
- Щепотьев А. Pterobranchia. — СПб., 1907. — С. 1–7; 1–248.
- Вокс В. I. Biological classification // Synopsis and classification of living organisms. Vol. 2. — New York : McGraw Hill, 1982 — P. 1067–1118.
- Emig Ch. C. The systematics and evolution of the phylum Phoronida // Z. zool. Evolut. — 1974. — **12**. — P. 128–151, 23 Abb.
- Lacourt A. W. A monograph of the freshwater Bryozoa — Phylactolaemata // Zool. verhandel. — 1968. — N 93. — P. 1–159.
- Oda S., Mukai H. Systematic position and biology of Pectinatella gelatinosa Oka (Bryozoa: Phylactolaemata) with the description of a new genus // Zool. Sci. — 1989. — **6**, N 2. — P. 401–408.
- Vinogradov A. V. Evolutionary paths in the Phylactolaemata // Bryozoa living and fossil. The 8th Intern. Conf. on Bryozoa (Paris, 1989). Bull. 1 De la Soc. Des Scien. Natur. De l Quest. De la France. Mem. N. 1. — Nantes, 1991. — P. 577.
- Vinogradov A. V. Evolution ways of Phylactolaemata. — Минск : Верас-Эко, 1992. — 8 с. — Деп. в ОНП НПЭЦ и Ин-т зоол. АН Беларуси, 19.10.1992; 11–04, № 148.
- Vinogradov A. V. New fossil freshwater Bryozoans from the Asiatic Part of Russia and Kazakhstan // Paleontol. J. USA. — 1996. — **30**, N 3. — P. 284–292.
- Voigt E. Tunnelbaue rezenter und fossiler Phoronidea // Palaont. Z. — 1975. — **49**, N 1–2. — P. 135–167.
- Wiebach F. Varunella gemmata n. sp. aus Africa (Bryozoa; Phylactolaemata) // Senckenberg biol. — 1976. — **57**, N 1–3. — P. 25–33.