

ПРИМЕНЕНИЕ СТАТИСТИЧЕСКОГО ПОДХОДА К ТЕОРИИ ОЛИГОМЕРИЗАЦИИ В. А. ДОГЕЛЯ

А. Д. Наумов, Б. И. Иоффе

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

К настоящему времени теория В. А. Догеля получила широкое признание, и ее положения играют важную роль в эволюционной морфологии и систематике. В то же время практическое применение положений этой теории встречает большие трудности, в первую очередь связанные с разграничением прогрессивных и нейтральных изменений числа органов. В данной статье мы предлагаем один из возможных способов статистического подхода к этой проблеме.

Поскольку термин «олигомеризация» трактуется разными авторами неодинаково, сразу отметим, что мы понимаем олигомеризацию как прогрессивную дифференциацию (термин И. И. Шмальгаузена, 1968) полимерной системы. Такая система в наиболее общем случае характеризуется неопределенным, но большим числом неупорядоченно расположенных гомодинамных гомологичных органов (Догель, 1954). Соответственно олигомеризация может выражаться в уменьшении и стабилизации числа органов, в упорядочении их расположения или в приобретении частью органов новых функций. В реальных системах олигомеризация обычно идет в двух или трех направлениях одновременно, но мы рассмотрим здесь только изменения числа органов, поскольку именно они в первую очередь требуют количественных методов изучения.

При полном сходстве в строении и работе элементов системы число их определяется потребностью организма в выполнении данной функции. Очевидно, что снижение этой потребности (например, в связи с уменьшением размеров тела) может привести к сокращению числа органов, но организация системы в целом при этом не меняется. Такие изменения следует считать нейтральными (Подлипаев и др., 1974; Городков, 1977). При том понимании термина «олигомеризация», которого придерживаемся мы, нейтральные изменения, не представляющие собой прогрессивной дифференциации системы, олигомеризацией не являются. О ней можно говорить лишь в том случае, когда уменьшение числа органов компенсируется интенсификацией их работы, так что суммарная интенсивность функционирования не снижается. При другом подходе (Городков, 1977) нейтральные изменения трактуются как особая форма олигомеризации. Однако реальная задача в обоих

случаях одна. Она состоит в том, чтобы научиться отличать друг от друга совершенно различные по своей сути процессы, которые внешне проявляются в уменьшении или стабилизации числа гомологичных органов. Для решения этой задачи необходимо совместное изучение изменения числа органов и интенсивности функционирования системы.

Удачным объектом для этой цели оказались кольчатые черви. Непосредственное измерение интенсивности функционирования системы или отдельных органов не всегда возможно и в любом

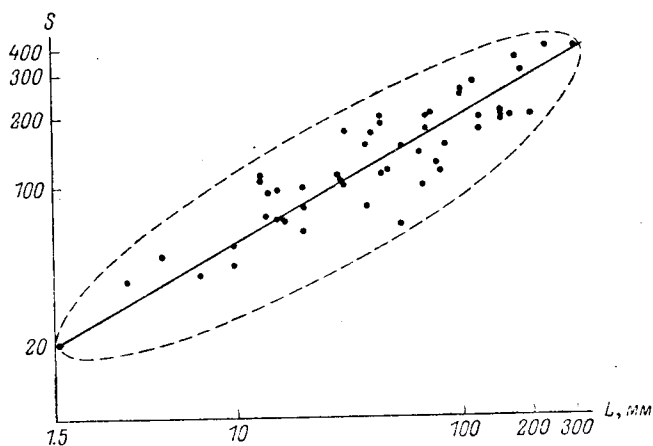


Рис. 1. Зависимость числа сегментов (S) от длины тела (L) в сем. Phyllodoctidae.

Точки соответствуют максимальным значениям у вида; область, занимаемая семейством на графике обведена пунктирной линией. Шкала логарифмическая.

случае весьма трудоемко. Для аннелид же можно принять, что одна из функций сегмента состоит в создании определенной части общей длины тела. Последняя представляет собой своеобразную суммарную интенсивность функционирования. Гетеромностью сегментации часто можно пренебречь. В работе мы использовали литературные данные о длине тела и числе сегментов у кольчатых червей (Arwidsson, 1906; Chen, 1940; Зацепин, 1948; Hartman, 1950; 1967; Sperber, 1950; Nielsen, Christensen, 1959; Чекановская, 1962; Ушаков, 1972; Paxton, 1974; Rainer, Hutchings, 1977).

Как же связаны между собой число сегментов (морфофункциональных единиц) и длина тела (суммарная интенсивность функционирования) у аннелид? Предварительное представление об этом дают графики, один из которых приведен на рис. 1. Каждому виду соответствует точка, координаты которой представляют собой максимальные известные для данного вида длину и число сегментов (максимальные показатели выбраны для устранения влияния возрастной и индивидуальной изменчивости). Прежде всего можно констатировать, что близкие таксоны ранга семейства—подсе-

мейства, как правило, занимают на таких графиках разные области (рис. 2). Статистическая обработка показывает, что для всех таксонов эти области могут быть описаны регрессионным уравнением $\ln S = \ln a + b \ln L$ или, что то же самое, $S = aL^b$, где S — число сегментов, L — длина тела, a и b — коэффициенты.¹ Разные таксоны (области) отличаются значениями коэффициентов регрессии, и для их сравнения необходимо разобраться в биологическом смысле этих параметров.

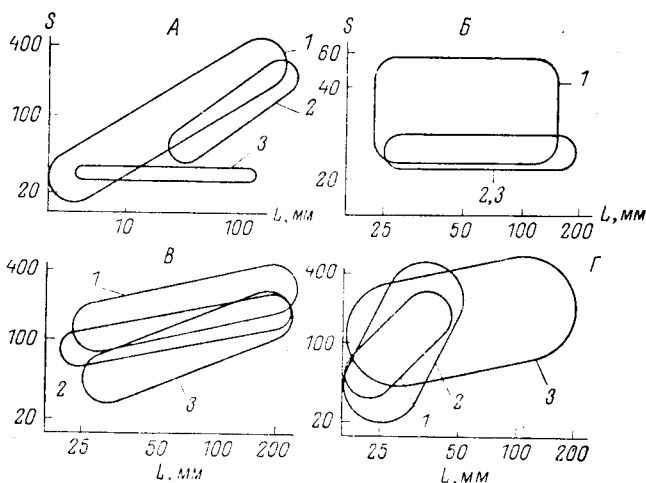


Рис. 2. Зависимость числа сегментов (S) от длины тела (L) в различных семействах кольчатых червей.

На графиках показаны только области, занимаемые семействами: А: 1 — Phyllodocidae, 2 — Acteopidae, 3 — Aphroditidae. Б: 1 — Lumbricilymeninae, 2 — Nicomachinae, 3 — Euclymeninae. В: 1 — Goniadidae, 2 — Glyceridae, 3 — Nephthyidae. Г: 1 — Naididae, 2 — Echytraeidae, 3 — Tubificidae. Шкалы логарифмические.

При $b=1$ уравнение регрессии приобретает вид $S=aL$. В этом случае длина сегмента (удельная интенсивность функционирования) постоянна и не зависит от общей длины тела, увеличение которой достигается за счет пропорционального прироста числа совершенно одинаковых члеников. При $b=0$ число сегментов постоянно, т. е. $S=a$. Это означает, что элементы системы превращаются в морфофункциональные единицы, способные (в разумных пределах) обеспечить любую необходимую интенсивность функционирования. Благодаря этому увеличение суммарной интенсивности функционирования может быть достигнуто без увеличения числа элементов, которое стабилизируется. При промежуточных значениях b число сегментов с ростом длины тела увеличивается, но тем меньше, чем меньше b .

¹ Конечно, эта формула является чисто эмпирической, но для наших целей достаточно удовлетворительно аппроксимировать зависимость между S и L функцией одного вида для всех рассматриваемых таксонов.

Таким образом, коэффициент b представляет собой меру стабилизации числа элементов системы. Значения его меняются от 1 до 0 (значения больше 1 означали бы, что рост числа элементов сопровождается увеличением относительного «запаса мощности», а это кажется маловероятным из общих соображений о надежности системы).² Системы с близким к единице b следует считать неолигомеризованными, в системах с b , близким к 0, олигомеризация в этом направлении доходит до своего логического конца. Этот тип олигомеризационного процесса мы предлагаем называть сепаратизацией. Его можно проследить, сравнивая примитивные группы кольцецов с родственными им, но более продвинутыми, например *Phyllococemorpha* с *Aphroditomorpha* или *Naididae* с *Enchytraeidae* и *Tubificidae*.

Очевидно, что уменьшение числа элементов в системе при сохранении той же суммарной интенсивности функционирования может быть достигнуто и за счет увеличения интенсивности функционирования отдельных сегментов без изменения характера связи между числом элементов и суммарной интенсивностью. При $b=1$ такой процесс будет выражаться в уменьшении значения коэффициента a . Еще более ясно он выражен в тех случаях, когда число элементов не зависит от интенсивности функционирования системы — изначально (число паутинных бородавок у пауков) или в результате далеко зашедшей сепаратизации (число сегментов у рассмотренных нами северных представителей *Aphroditidae* и *Maldanidae*). Так, представители наиболее примитивного в сем. *Maldanidae* подсем. *Lumbricolumeninae* имеют от 61 до 21 сегмента, в то время как более продвинутые *Nicomachinae* и *Eucolumeninae* — 21—24 (в одном случае 28). Этот процесс можно называть предложенным ранее (Подлипаев и др., 1974) термином «литация». Мерой литации в двух рассмотренных выше случаях служит значение параметра a , причем в последнем, наиболее важном, оно представляет собой просто среднее для таксона число элементов.

Однако в общем случае значение коэффициента a не может рассматриваться как показатель литации, поскольку выяснилось, что изменение значения b влечет за собой и изменение параметра a . Обсчет приведенных в таблице данных дает для параметров a и b достоверную корреляцию ($r_s = -0.59$). Как разграничить литационные и сепаратизационные изменения параметра a , остается пока неясным.

Значительный интерес представляет также сравнение степени олигомеризованности вида со средней степенью олигомеризованности для таксона. Из приведенных выше рассуждений ясно, что

² Здесь следует учитывать, что на практике измерить интенсивность функционирования весьма сложно. Поэтому вместо нее может быть включен в анализ какой-либо другой, связанный с ней и легко измеряемый показатель. Однако при этом может случиться так, что мы получим значения b , превышающие единицу. В принципе это не столь важно, поскольку реально нас интересуют не абсолютные значения, а сравнение величин в ряду таксонов.

* Здесь и ниже $p=0,05$ -

отклонение видовой точки от линии регрессии таксона объясняется большей или меньшей степенью олигомеризованности по сравнению с другими видами. Статистический характер предложенного метода не позволяет выяснить, имеем ли мы дело с литационными или же с сепаратизационными отличиями. Более олигомерным видам соответствуют точки, расположенные под линией регрессии, так как в этом случае определенная длина достигается при меньшем количестве сегментов, чем это характерно для таксона в среднем. Наоборот, точкам, расположенным над линией регрессии, отвечают менее олигомеризованные виды. Степень олигомеризо-

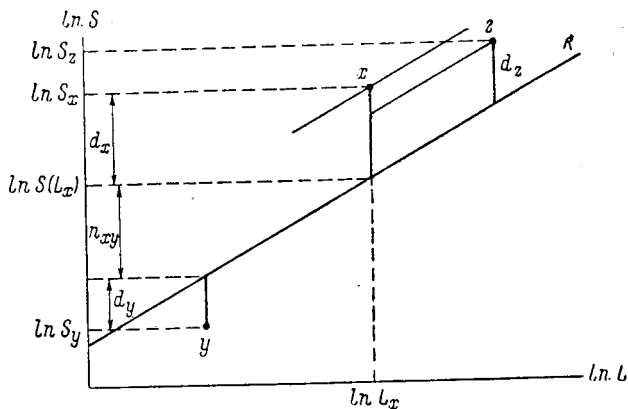


Рис. 3. Схема зависимости числа сегментов (S) от длины тела (L) в таксоне.

R — линия регрессии; x , y , и z — виды; $\ln L$ — логарифм длины тела; $\ln S$ — логарифм числа сегментов; $\ln S(L)$ — логарифм теоретически ожидаемого числа сегментов при данной длине; d — отклонение логарифма числа сегментов от теоретически ожидаемого; n — показатель нейтральных различий. Через точки x и z проведены линии, параллельные линии регрессии.

ванности вида по сравнению со средней для таксона (d) может быть охарактеризована отклонением точки от линии регрессии, выраженным в нормированных отклонениях. Из рис. 3 ясно, что различия по числу элементов между двумя видами таксона (x и y) складываются из трех величин: d_x , d_y и n_{xy} . Последняя отражает нейтральные (неолигомеризационные) различия, связанные с разницей в необходимой суммарной интенсивности функционирования. Из-за таких различий более олигомеризованный вид в некоторых случаях может обладать даже большим числом органов, чем менее олигомеризованный (ср. виды x и z , рис. 3). В других же случаях нейтральные изменения могут приводить к уменьшению числа органов системы. Этот пример ясно показывает, насколько различны по своей природе нейтральные и олигомеризационные изменения.

Еще один интересный вариант нейтрального процесса, причем связанного не с уменьшением, а со стабилизацией числа элементов системы, можно продемонстрировать на примере олигохет. В этой

группе мы не нашли семейств, для которых были бы характерны низкие значения b . Олигохеты представлены преимущественно почвенными или водными, плавающими путем ундуляции формами, поэтому слишком длинные сегменты были бы им, вероятно, невыгодны. Соответственно связь между числом члеников и длиной тела должна оставаться у них достаточно сильной. Может быть именно поэтому у олигохет оказался ярко выраженным процесс сопряженной стабилизации числа сегментов и длины тела, совершенно отличный от сепаратизации. Поскольку в литературе отсутствуют данные, которые позволили бы вычислить среднее число

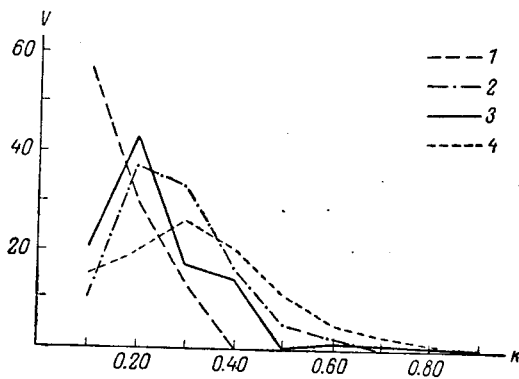


Рис. 4. Распределение величины k .

1 — Enchytraeidae, 2 — род *Fredericia*, 3 — Tubificidae, 4 — Naididae. По вертикали — частоты от общего числа видов в таксоне, %.

сегментов у половозрелых особей для большого числа видов, мы воспользовались для оценки стабильности числа сегментов показателем $k = (S_{\max} - S_{\min}) / 2S_m$, где S_{\max} , S_{\min} и S_m — максимальное, минимальное и медианное число сегментов. Знаменатель дроби домножен на 2, чтобы значения показателя менялись от 0 до 1. Специальная проверка показала, что значения k в большинстве случаев не коррелируют с S_m или же корреляция незначительна ($r=0.4$), так что ею можно пренебречь. Это свидетельствует о том, что k представляет собой самостоятельный показатель, независимый от числа сегментов и, следовательно, от использовавшихся ранее коэффициентов.

Относящиеся к одному отряду семейства Naididae, Echytraeidae и Tubificidae существенно различаются по среднему значению и, главное, по характеру распределения величины k (рис. 4). Для наиболее примитивного сем. Naididae характерны наибольшие средние значения и размах вариации значений k , для более продвинутых Enchytraeidae и Tubificidae — меньшие средние значения и размах вариации. Достоверность различий между представленными на рис. 4 распределениями подтверждается проверкой по критерию λ . Таким образом, число сегментов у видов про-

двинутых семейств оказывается более стабильным, чем у примитивных нандид.

Мы рассматривали род *Fredericia* отдельно от сем. Enchytraeidae, так как объединенное распределение носит явно неоднородный характер, а порознь два распределения достоверно различаются. К тому же эти группы существенно и достоверно различаются и по параметрам связи между длиной и числом сегментов (таблица). Резкое отличие этого рода по коэффициенту k и по параметрам уравнения регрессии от всего остального семейства, возможно, указывает на его обособленность.

Проведенный нами анализ позволил выявить два различных олигомеризационных процесса, приводящих к уменьшению и стабилизации числа органов в системе: литацию и сепаратизацию.

Л и т а ц и я — это процесс, связанный с увеличением интенсивности функционирования элементов системы. В результате

Значения показателей связи между числом сегментов и длиной тела некоторых семейств кольчатых червей

Группа	n	r	b	m_b	$\ln a$	$m_{S/L}$	$\sigma_{S/L}$
POLYCHAETA							
ERRANTIA							
PHYLLODOCEMORPHA							
Phyllodoceidae	47	0.892	0.520	0.036	2.89	0.042	0.282
Alciopidae	12	0.911	0.670	0.100	1.73	0.075	0.239
GLYCERIMORPHA							
Nephtyidae	25	0.820	0.406	0.059	2.76	0.064	0.306
Glyceridae	9	0.870	0.373	0.015	3.23	0.013	0.184
Goniadidae	14	0.856	0.296	0.045	3.93	0.047	0.155
APHRODITOMORPHA							
Aphroditidae	11	0.038 *	0.004	0.101	3.63	0.020	0.060
SEDENTARIA							
TEREBELLOMORPHA							
Terebellidae	18	0.703	0.272	0.069	3.13	0.046	0.184
DRILLOMORPHA							
Maldanidae	20	0.141 *	0.016	0.028	3.06	0.018	0.077
OLIGOSCHAETA							
NAIDIMORPHA							
Naididae	74	0.809	0.876	0.079	1.92	0.047	0.385
Enchytraeidae	67	0.876	0.454	0.031	2.61	0.030	0.160
gen. <i>Fredericia</i>	20	0.749	0.349	0.073	3.07	0.032	0.136
Tubificidae	38	0.602	0.359	0.079	3.22	0.066	0.384
LUMBRICIMORPHA							
Lumbriculidae	42	0.711	0.472	0.074	2.86	0.049	0.219

Примечания. n — число видов; r — коэффициент корреляции; a и b — коэффициенты уравнения регрессии; m_b — ошибка b ; $m_{S/L}$ — ошибка логарифма теоретически ожидаемого числа сегментов при данном логарифме длины тела; $\sigma_{S/L}$ — среднее квадратичное отклонение логарифма числа сегментов от теоретически ожидаемого при данном логарифме длины. Данные по сем. Enchytraeidae приведены без учета рода *Fredericia*. Коэффициенты корреляции, отмеченные знаком (*), не достоверны для выборок данного объема.

литации число элементов системы уменьшается во всем диапазоне интенсивностей функционирования, т. е. у двух таксонов, различающихся только в отношении литации, линии регрессии не пересекаются. В случае степенного уравнения регрессии эти изменения соответствуют уменьшению значения коэффициента a (рис. 5). Хотя процесс литации направлен на уменьшение числа элементов, он может приводить и к некоторой стабилизации, поскольку разность между минимальным и максимальным числом элементов в определенном интервале интенсивности функционирования сокращается.

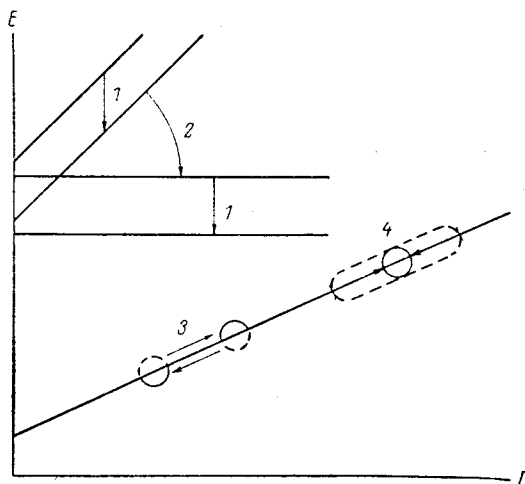


Рис. 5. Схема эволюционных изменений числа органов в полимерной системе.

1 — литация, 2 — сепаратизация, 3 — нейтральные изменения числа органов, 4 — сопряженная стабилизация интенсивности функционирования и числа элементов. По вертикали — число элементов системы органов (E); по горизонтали — показатель интенсивности функционирования (I).

С е п а р а т и з а ц и я — это процесс, связанный с увеличением интеграции в системе и обеспечением прироста интенсивности функционирования за счет «запаса мощности» ее элементов. В результате сепаратизации связь между числом элементов системы и интенсивностью ее функционирования ослабляется, а число элементов стабилизируется. Линии регрессии двух таксонов, отличающихся только в отношении сепаратизации, пересекаются (рис. 5). В случае степенного уравнения регрессии эти изменения соответствуют уменьшению значения коэффициента b и по каким-то причинам связанному с ним увеличению значения a . Хотя основным результатом сепаратизационного процесса является стабилизация числа органов, попутно он ведет и к уменьшению числа органов, характеризующего таксон в целом, поскольку в области больших суммарных интенсивностей функционирования число органов в результате сепаратизации значительно снижается.

Приведенные выше характеристики литации и сепаратизации даны таким образом, что эти процессы можно различать и при отличном от степенного виде уравнения регрессии числа элементов системы по суммарной интенсивности функционирования. Однако широкое распространение аллометрических зависимостей между различными морфологическими параметрами дает основание считать, что именно степенные уравнения окажутся наиболее употребительными.

Кроме двух путей олигомеризации, мы отметили также два нейтральных процесса — нейтральное изменение числа органов в системе и сопряженную стабилизацию интенсивности функционирования и числа элементов. Это позволяет сравнить между собой олигомеризационные и нейтральные процессы и указать на некоторые существенные различия между ними.

1. Олигомеризационные процессы — это направленные изменения организации полимерной системы. Уравнение регрессии числа элементов по суммарной интенсивности функционирования представляет собой описание определенного аспекта этой организации. Соответственно изменения параметров уравнения отражают изменения параметров самой организации системы. На интенсивность функционирования системы олигомеризация, вообще говоря, не влияет, хотя и может служить базой для ее увеличения. Нейтральные процессы, напротив, изменяют именно область допустимых значений суммарной интенсивности функционирования (рис. 5). Сопряженная стабилизация интенсивности функционирования и числа элементов представляет собой сужение этой области, нейтральные изменения числа органов — сдвиг ее в сторону больших или меньших значений. На параметры уравнения регрессии они не влияют.

2. Все олигомеризационные процессы основаны на увеличении интенсивности функционирования элементов системы. При литации оно служит основой для уменьшения числа органов. Сепаратизация базируется на создании и реализации «запаса мощности» элементов. Смена функций также обязательно сопровождается увеличением интенсивности функционирования элементов, сохраняющих старую функцию. Даже упорядочение расположения элементов системы происходит именно потому, что оно «улучшает» их работу. Неолигомеризационные процессы, напротив, с изменением интенсивности функционирования элементов системы не связаны.

3. При крупных эволюционных преобразованиях, а соответственно и при формировании таксонов относительно высокого ранга (например, ранга семейства — подсемейства) изменение числа органов осуществляется преимущественно путем олигомеризации. Напротив, при образовании таксонов видового ранга преобладают процессы неолигомеризационные, например, нейтральные изменения числа органов, сопровождающиеся изменением размеров тела. Свообразная ситуация складывается у некоторых членистоногих, где нейтральные изменения, связанные с крайним измель-

чаннем, проявляются при формировании весьма прогрессивных в биологическом отношении и поэтому довольно крупных таксонов. На этот факт впервые обратил внимание Горюшков (1977).

4. На материале по развитию *Micronephthys minuta* из Белого моря³ нам удалось показать, что, кроме начального периода онтогенеза, соотношение между числом сегментов и длиной тела хорошо аппроксимируется регрессионным уравнением, параметры которого ($\ln a = 2.66$; $b = 0.364$) оказываются близкими к параметрам уравнения регрессии числа сегментов по длине тела для отдельных видов сем. Nephthyidae (рис. 6; таблица). Этот факт позволяет предполагать, что все олигомеризационные процессы являются результатом изменения морфогенетических параметров онтогенеза, в то время как нейтральные процессы и в онтогенезе связаны лишь с количественными модификациями (например, удлинением и укорочением периода роста). В ближайшее время авторы надеются проверить эти данные на других аннелидах.

Как следует из приведенного в статье материала, даже между уменьшением и стабилизацией числа гомологичных органов нельзя провести резкой границы, в то время как прогрессивные и нейтральные изменения организации полимерной системы могут быть разделены совершенно строго — по крайней мере на удачной модели. Это свидетельствует в пользу конструктивности понимания олигомеризации как прогрессивной дифференциации полимерной системы.

Предлагаемый нами метод не описывает направления обсуждаемых процессов, а лишь дает оценку относительной степени олигомерности отдельных таксонов, т. е. их результат. Конкретный ход эволюции в каждом случае устанавливается на основе общих положений догелевской теории и методов сравнительной анатомии и контролируется представлениями о филогении рассматриваемых групп (в нашем случае см., например, схему филогенетических отношений Egratia; Ушаков, 1974). Однако даже этот метод дает результаты, которые могут иметь практическое применение в систематике. Некоторые возможные оценки были продемонстрированы выше на примере рода *Fredericia*. Кроме того, можно дать оценку принадлежности вида или группы видов к таксону ранга семейства по величине d . Даже простое изучение графиков зависимости числа элементов от показателя интенсивности функционирования, без статистической обработки, не требующее больших затрат времени, может помочь исследователю выявить качественную неоднородность таксона, а также оказаться полезным для построения филогенетических схем. Из-за грубости некоторых наших предположений и статистического характера метода, мощность его низка, т. е. статистически достоверные выводы (а не качественные предположения) могут быть получены только при

³ Этот материал был представлен в наше распоряжение Т. Г. Львовой (ЗИН АН СССР), которой авторы выражают искреннюю признательность.

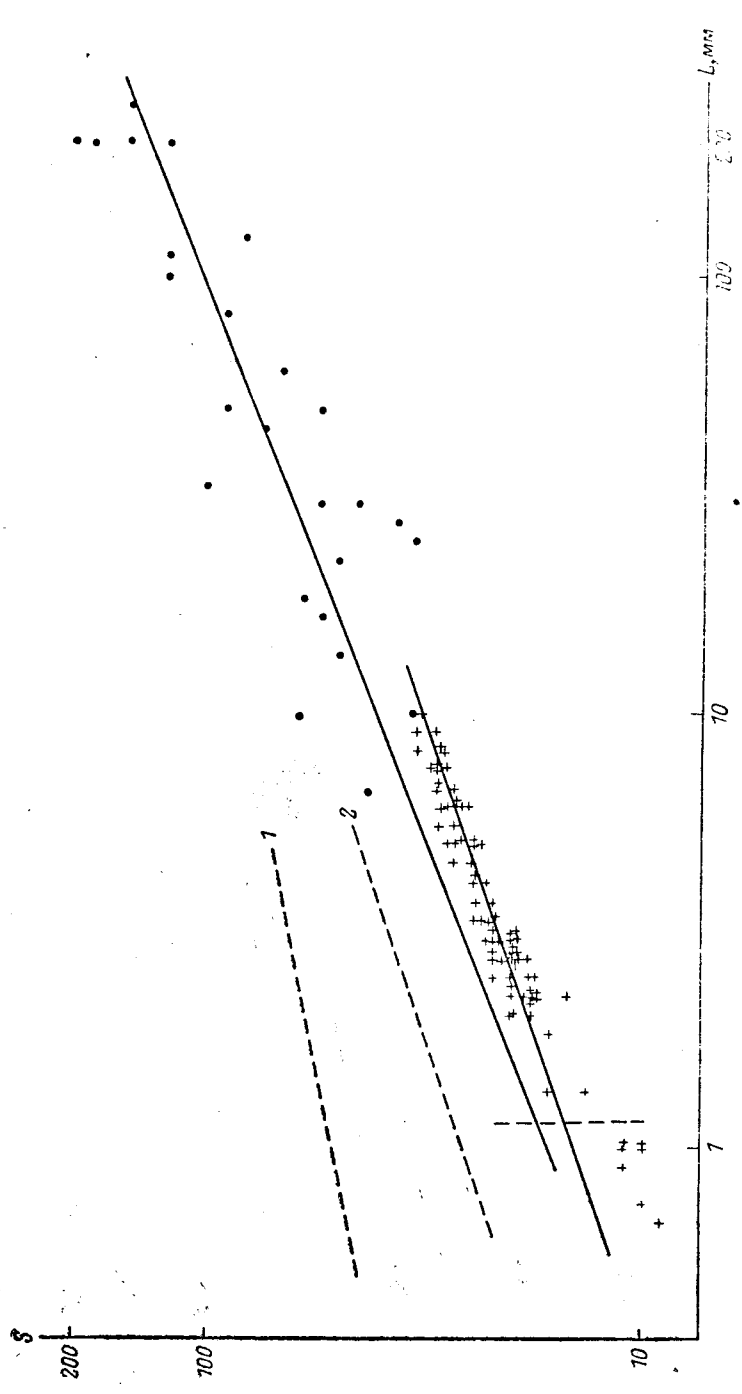


Рис. 6. Зависимость числа сегментов (S) от длины тела (L) у вида *Microperphlys minuta* (крестики) и сем. Nephthidae (точки).

Для сравнения на график нанесены линии регрессии семейств Eopodiidae (1) и Glucosiidae (2). Вертикальная прерывистая линия приблизительно соответствует минимальной длине тела пологозрелых *M. minuta* (для вычисления параметров уравнения регрессии использованы только точки, лежащие справа от нее).

весьма резких различиях. Однако важно то, что таксономические оценки являются следствием учения об олигомеризации — теории с чисто эволюционно-морфологическим содержанием.

ЛИТЕРАТУРА

- Городков К. Б. Олигомеризация и стабилизация. — В кн.: Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л., 1977, с. 9—12.
- Догель В. А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л., 1954, 368 с.
- Зацевин В. П. Класс Polychaeta — Многощетинковые черви. — В кн.: Определитель фауны и флоры северных морей СССР. М., 1948, с. 94—167.
- Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Сб. науч. работ Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1977, 108 с.
- Подлинаев С. А., Наумов А. Д., Боркин Л. Я. К определению понятий полимеризации и олигомеризации. — Журн. общ. биол., 1974, т. 35, № 1, с. 100—113.
- Ушаков И. В. Многощетинковые черви подотряда Phyllocosimorpha Полирного бассейна и Северо-Западной части Тихого океана. Л., 1972, 272 с. (Фауна СССР. Нов. сер., № 102; Т. 102).
- Ушаков И. В. К вопросу о классификации многощетинковых червей и первичном типе паратодий. — В кн.: Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л., 1974, с. 210—229. (Тр. Зоол. ин-та АН СССР; Т. 53).
- Чекановская О. В. Водные малощетинковые черви фауны СССР. Л., 1962, 411 с. (Определители по фауне СССР, изд. ЗИН АН СССР; Вып. 78).
- Шмальгаузен И. И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968, 223 с.
- Arwidsson I. Studien über die skandinavischen und arctischen Maldaniden nebst Zusammenstellung der übrigen bisher bekannten Arten dieser Familie. Uppsala, 1906. 308 S.
- Chen Y. Taxonomy and faunal relations of the limnitic Oligochaeta of China. — Contrib. Biol. Lab. Sci. Soc. China, Ser. Zool., 1940, vol. 14, p. 1—132.
- Hartman O. Goniadidae, Glyceridae and Nephthyidae. Los Angeles, 1950. 181 p.
- Hartman O. Polychaetous annelids collected by the USNS Eltanin and Staten Islands cruises, chiefly from Antarctic seas. — Allan Hancock Monographs in Marine Biology, 1967, N 2, p. 1—387.
- Nielsen C. O., Christensen B. The Enchytraeidae critical revision and taxonomy of european species. — Aarus Naturhist. Mus., 1959, 160 p.
- Paxton H. Contribution to the study of Australian Nephthyidae (Polychaeta). — Rec. Austral. Mus., 1974, vol. 29, N 7, p. 197—208.
- Rainer S., Hutchings P. Nephthyidae (Polychaeta: Errantia) from Australia. — Rec. Austral. Mus., 1977, vol. 31, N 8, p. 307—347.
- Sperber C. A taxonomical study of the Naididae. — Zool. bidr. Uppsala, 1950, Bd 28, S. 1—296.