

УДК 593.72 : 591.5 + 576.1

ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА И РАЗВИТИЯ СИФОНОФОР В СВЯЗИ С НЕКОТОРЫМИ ВОПРОСАМИ ЭВОЛЮЦИИ ЭТОЙ ГРУППЫ ЖИВОТНЫХ

С. Д. СТЕПАНЬЯНЦ

Зоологический институт Академии наук СССР (Ленинград)

На протяжении почти целого столетия многих исследователей интересовал вопрос об особенностях развития сифонофор, но, несмотря на это, к настоящему времени далеко не у всех представителей Siphonanthae известны их жизненные циклы. В основном это объясняется большими техническими трудностями, с которыми встречается исследователь при подобных работах.

Знанию онтогенеза отдельных представителей Siphonanthae¹ наука обязана работам Геккеля (Е. Haeckel, 1869, 1888), Хуна (С. Chun, 1882, 1885), Штехе (О. Steche, 1907, 1910), Мозера (F. Moser, 1924), Окада (Yo. K. Okada, 1932, 1935), Тотона (А. К. Totton, 1954, 1960) и замечательным, тщательнейшим исследованиям И. Е. Мечникова (1870, 1871, 1871a, 1874). В результате было изучено индивидуальное развитие около 20 видов сифонофор, в основном принадлежащих к подотрядам Physophorae и Calyptophorae². Об онтогенезе большинства Cystonectae имеются крайне отрывочные сведения, и лишь развитие Physalia physalis (L.) освещено в литературе достаточно подробно. Тем не менее, даже эти относительно немногочисленные сведения дают представление о наиболее типичных жизненных циклах сифонофор и на их основании позволяют воссоздать самую общую картину исторических связей между отдельными подотрядами Siphonanthae.

Как известно, сифонофоры, будучи полиморфными, колониальными животными, способны размножаться половым и вегетативным путем. Вегетативное размножение занимает очень существенное место в жизненном цикле сифонофор, так как все особи колонии возникают исключительно в результате почкования.

Половой процесс свойствен всем сифонофорам. Половые продукты созревают в эктодерме манубриумов³ особых медузоидных особей (гонофоров) так же, как и прочие зооиды, выпочковывающихся на стволе колонии сифонофор. Гонофоры в различных подотрядах Siphonanthae имеют различную степень редукции (от прикрепленных, но вполне сформированных медуз до споросаков).

Созревшие половые продукты выбрасываются через разрывы стенок манубриума в воду, где и происходит оплодотворение. Зрелое яйцо (у большинства известных сифонофор оно имеет шаровидную форму) после оплодотворения подвергается полному дроблению и превращается

¹ Siphonanthae — единственный отряд подкласса Siphonophora, класса Hydrozoa, принадлежащего к типу Coelenterata.

² В отряде Siphonanthae три подотряда: Calyptophorae, Physophorae и Cystonectae.

³ Манубриум — хоботок медузы, располагающийся в полости ее субумбреллы. У гидроидных и сифоидных медуз на свободном конце хоботка имеется рот, ведущий в гастральную полость. Манубриум половых медузоидов сифонофор лишен рта и служит исключительно местом расположения гонад.

в морулу. По данным И. Е. Мечникова, у всех сифонофор превращение морулы в двуслойную личинку происходит путем паренхимной деламинации⁴.

Двуслойная личинка сифонофор — типичная планула, покрытая жгутиками. Дальнейшее развитие личинки заключается в последовательном выпочковывании на ней многочисленных особей колонии, т. е. в переходе личинки к вегетативному размножению. Такое распространение колонизальности на ранние стадии личинки очень характерно для онтогенеза сифонофор. Последовательность и характер выпочковывания особей колоний несколько отличаются у личинок различных подотрядов, поэтому ниже будет кратко рассмотрено развитие колонии на примере представителей каждого из трех подотрядов.

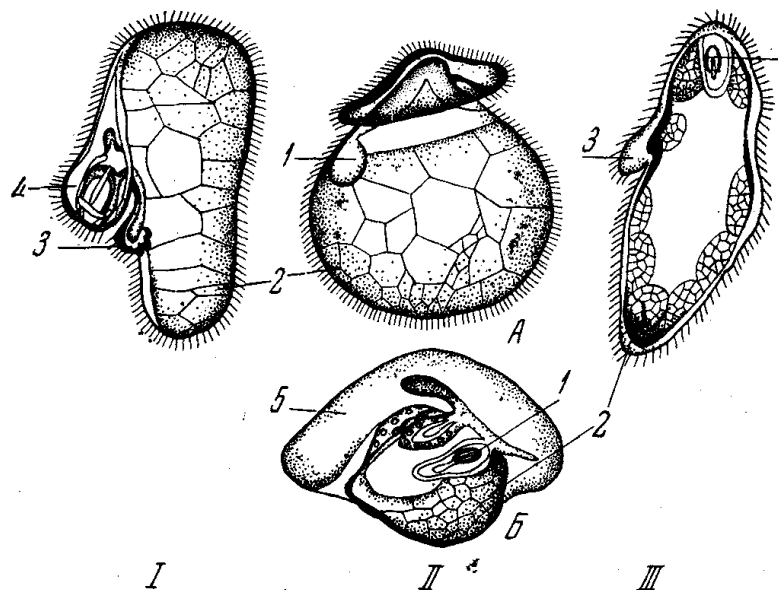


Рис. 1. Личиночные стадии различных Siphonanthae

I — каликонула *Sulculeolaria quadridentata*, II — сифонула *Agalma elegans* (A — ранняя стадия, B — более поздняя личиночная стадия с зачатками провизорных зооидов); III — сифонула *Stephanomia bijuga*; 1 — зачаток пневматофора, 2 — первый гастрозоид, 3 — арканчик, 4 — зачаток ларвального нектофора, 5 — первичная ларвальная пластинка

У Physophorae в наиболее типичном случае, например, у *Stephanomia bijuga* Delle Chiaje (*S. pictum* Metschnikov) на переднем, т. е. аборальном, конце планулы закладывается пневматофор⁵. В это же время на противоположном, заднем конце личинки дифференцируется первый гастрозоид (питающая особь колонии полипоидного происхождения). Между почкой пневматофора и первичным гастрозоидом появляется зачаток первого арканчика⁶.

Личинка Physophorae, имеющая зачатки пневматофора, первого гастрозоида и арканчика, называется сифонулой (рис. 1, III). Последующее развитие заключается в удлинении участка тела между пневматофором и арканчиком и в выпочковывании на столоне отдельных зооидов. Почки прочих особей колонии (нектофоров; 2-го, 3-го и т. д. гастрозоидов; кроющих пластинок; пальпонов и гонофоров)⁷ закладываются

⁴ Образование двуслойной личинки путем деления клеток морулы тангентально к ее поверхности называется паренхимной деламинацией.

⁵ Пневматофор — особь медузоидного происхождения, участвующая в движении колонии. Располагается в апикальной части колонии.

⁶ Арканчик — единственное щупальце гастрозоида.

⁷ Нектофор — особь медузоидного происхождения, служащая для активного движения колонии. Кроющая пластинка — особь медузоидного происхождения, выполняющая защитные и опорные функции. Пальпон — особь полипоидного происхождения, выполняющая защитные функции и являющаяся своеобразным органом чувств колонии.

исключительно на той стороне личинки, которая дала арканчик 1-го гастрозоида. Эта сторона условно называется вентральной стороной будущей колонии⁸.

Более сложное развитие некоторых *Physophorae* можно рассмотреть на примере *Agalma elegans* (Sars) (*A. sarsii* K  lliker, Мечников, 1874). Ранняя личинка этого вида на верхнем конце прежде, чем закладывается пневматофор, выпочковывает первичную ларвальную кроющую пластинку шапковидной формы (рис. 1, II, А). Молодая личинка *A. elegans* проходит в дальнейшем несколько стадий, характеризующихся наличием значительного количества провизорных зооидов (двух типов ларвальных кроющих пластинок и ларвальных щупалец со стрекательными батареями) (рис. 1, II, Б). Лишь по прошествии 4 недель с момента начала развития у личинки закладываются дефинитивные зооиды, а ларвальные постепенно отпадают. Дальнейшее развитие колонии *A. elegans* идет обычным путем.

Как уже говорилось, из всех представителей подотряда *Cystonectae* наиболее подробно известен метаморфоз личинки *Physalia physalis* (Naeckel, 1888; Okada, 1932, 1935; Totton, 1960). Самая ранняя из известных личиночных стадий этого вида (физонула) имеет зачатки пневматофора и первичного гастрозоида с арканчиком, чем очень напоминает сифонулу физофорид. Лишь дальнейшее развитие физонулы, судя по описанию Тотона, отличается своеобразием, выражающимся в образовании двух зон сифосомального почкования и в отсутствии линейной последовательности образования почек (рис. 2), свойственной всем прочим сифонофорам, в том числе и остальным представителям *Cystonectae*.

Отличительная черта онтогенеза любого из представителей *Calycophorae* — отсутствие на всех стадиях развития личинки почки, дающей впоследствии пневматофор.

Развитие *Dinectae*⁹ очень подробно исследовано И. Е. Мечниковым (1874) на примере *Sulculeolaria quadridentata* Quoy and Gaimard (*Epibulia aurantica* Lochman) и характеризуется тем, что у личинки (каликонулы) выпочковывается ларвальный нектофор (предшествующий выпочковыванию всех прочих особей колонии), арканчик и первый гастрозоид (рис. 1, I). В дальнейшем на столоне личинки, между ларвальным нектофором и арканчиком первого гастрозоида, выпочковываются 1-я кроющая пластинка, 1-й дефинитивный нектофор и появляются почки тех же зооидов следующего порядка. После утраты ларвального нектофора личинка *Sulculeolaria quadridentata* сохраняет исключительно дефинитивные органы, а выпочковывание последующих зооидов идет обычным путем.

Развитие *Polynectae* в целом мало чем отличается от такового описанных выше представителей *Dinectae*. О характере метаморфоза личинок представителей этого надсемейства можно судить по описаниям И. Е. Мечникова. В работе И. Е. Мечникова (1874) даются характерные признаки развития личинки *Hipporodius hipporpus* (Forsk  l) (*H. gleba*

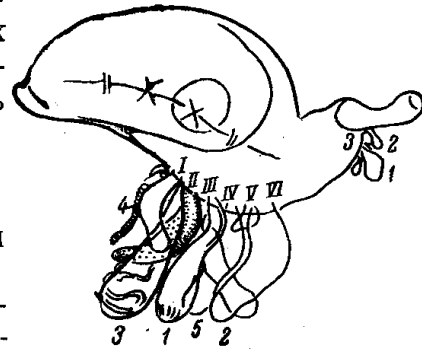


Рис. 2. Порядок выпочковывания кормидиев у физонулы *Physalia physalis* (римскими цифрами обозначен порядок расположения кормидиев на стволе личинки, арабскими — порядок выпочковывания кормидиев)

⁸ Участок личинки (в дальнейшем колонии), выпочковывающий пневматофор и нектофоры, — нектосом; участок личинки (в дальнейшем колонии), выпочковывающий прочие зооиды, — сифосом.

⁹ *Dinectae* и *Polynectae* — два надсемейства *Calycophorae*, характеризующиеся первое — двумя или одним нектофорами в колонии, второе — большим их количеством.

Leuckart), к которым следует добавить еще и то, что количество нектофоров, выпочковывающихся в колонии *H. hipporhus*, во много раз превышает таковое у представителей *Dinectae*.

Изложенный материал позволяет заключить, что, несмотря на некоторые различия, в эмбриональном и постэмбриональном развитии представителей различных подотрядов *Siphonanthae* очень много общего. Строение яйца, способ его дробления, образование двуслойной личинки

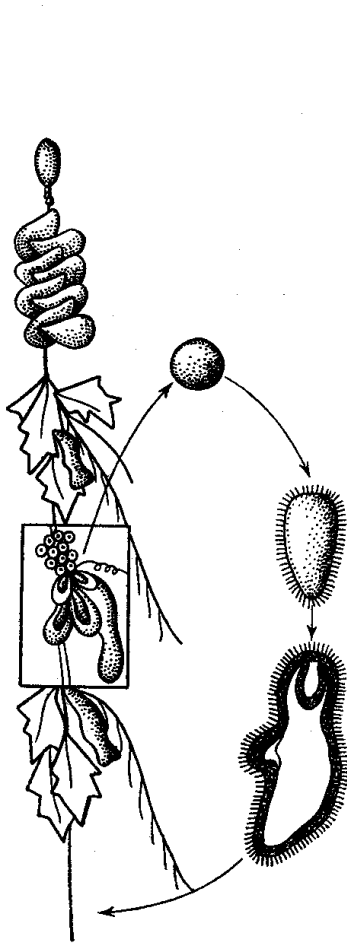


Рис. 3

Рис. 3. Схема жизненного цикла *Physophorae* с полным подавлением свободноплавающего медузоидного поколения

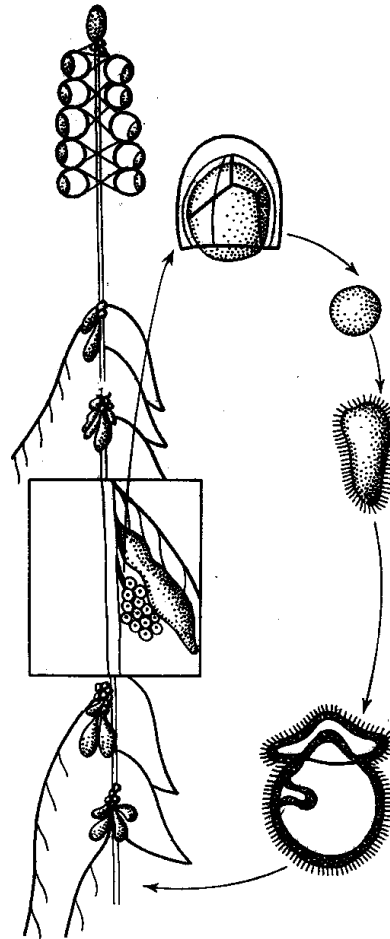


Рис. 4

Рис. 4. Схема жизненного цикла *Agalma elegans*

посредством паренхимной деляминации, сходство ранних личиночных стадий (сифонулы, каликонулы и физонулы) свидетельствуют о единстве всей группы сифонофор.

Развитие личинок сифонофор посредством выпочковывания на их столонах различных зооидов свидетельствует о том, что основу жизненного цикла сифонофор составляет правильное чередование бесполого полипоидного поколения с половым медузоидным. Иными словами, сифонофоры, как и большинство *Hydrozoa*, являются метагенетическими животными. Однако следует иметь в виду, что условия жизни в планктоне, приведшие к аберрантности всю группу сифонофор, не могли не отразиться на характере развития *Siphonanthae*. Поэтому не удивительно, что жизненный цикл сифонофор имеет ряд особенностей.

Прежде всего, характерная черта жизненного цикла всех без исключения сифонофор — подавление полового медузоидного поколения. У значительного большинства *Siphonanthae* так же, как у некоторых *Leptopli-da*, из жизненного цикла выпадает свободноплавающее медузоидное

поколение (рис. 3). Как говорилось выше, половые продукты развиваются в медузоидных особях — гонифорах, входящих в состав колонии. Лишь у очень незначительного числа видов, например, у *Agalma elegans*, по наблюдениям И. Е. Мечникова (1870, 1874), женские гонифоры отрываются и плавают в виде мелких медузок (рис. 4). Но такие оторвавшиеся медузки, лишенные рта, щупалец и органов чувств, не способны к длительному самостоятельному существованию. Тем не менее, жизненный цикл сифонофор типа *A. elegans* говорит о том, что предкам сифонофор был свойствен обычный метазенез, при котором происходило отпочковывание свободноплавающего медузоидного поколения.

Подавление медузоидного поколения идет у сифонофор еще дальше, чем у *Leptolida*, ибо в колониях *Siphonanthae* выпочковываются медузоидные по происхождению особи: пневматофоры, нектофоры и кроющие пластинки, которые не только морфологически отличаются от обычных медуз, но и функционально полностью утратили свою главную функцию — способность к половому размножению. У них отсутствует манубриум, ротовое отверстие, органы чувств; кроющие пластинки в большинстве случаев лишены даже субумбреллярной полости, а система гастральных каналов представлена у них единственным каналом — филлоцистом. Функции этих особей сводятся к движению и защите колонии.

Другая отличительная черта жизненного цикла сифонофор — отсутствие в онтогенезе этих животных стадии, характеризующейся наличием одного только полипоидного поколения. У большинства *Hydroidea* (за исключением трахимедуз) из планулы возникают колонии полипов (или одиночный полип), которые лишь спустя некоторое время начинают выпочковывать медуз. У всех сифонофор в раннем онтогенезе колонии, на стадии планулы, одновременно с появлением первой полипоидной особи (а чаще даже раньше нее) происходит выпочковывание первой медузоидной особи — пневматофора или нектофора. Следовательно, уже ранняя личинка проявляет тенденцию к полиморфизму, так как несет на себе полипоидные и медузоидные зачатки.

Обращает на себя внимание и то, что в самом раннем онтогенезе личинка сифонофор уже не является индивидуумом (к таковому можно отнести лишь планулу до начала почкования), а представляет собой своеобразный стolon, на обоих полюсах которого последовательно, одна за другой, появляются почки зооидов будущей колонии.

Таким образом, метазенез большинства *Siphonanthae* так же, как у некоторых *Hydroidea*, является замаскированным, ибо из их жизненного цикла выпадает свободноплавающее медузоидное поколение. Но, в отличие от *Hydroidea*, у которых период между образованием вегетативной колонии и возникновением на ней полового поколения как бы растянут во времени и выражается в существовании колонии, несущей только по-

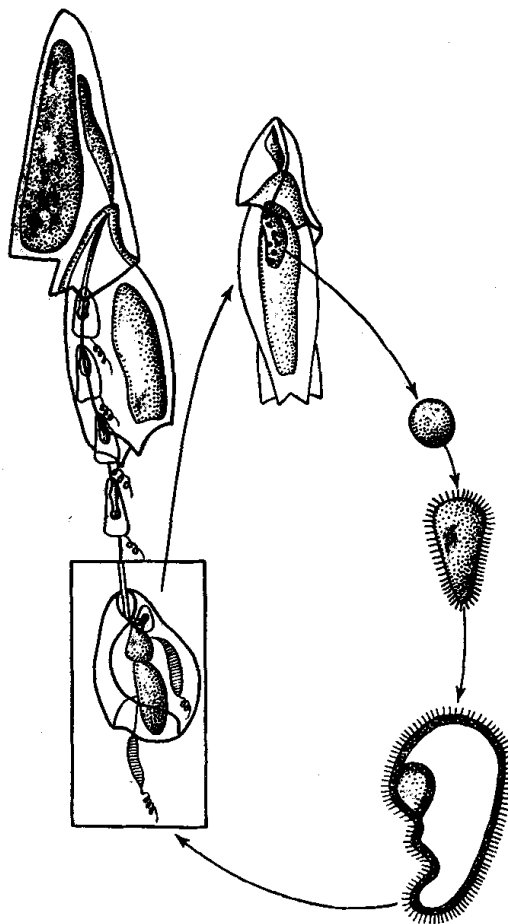


Рис. 5. Схема жизненного цикла *Calysorhgae* с чередованием двух колониальных поколений

липоидные особи, у *Siphonanthae* этот период выпадает из онтогенеза полностью. Если в онтогенезе различных *Hydroidea* соотношение медузоидного и полипоидного поколений очень разнообразно (Наумов, 1960) и может быть представлено диаграммой А, Б, В, Г (рис. 6), то это соотношение почти у всех сифонофор однотипно и изображено на диаграммах Д и Е (рис. 6).

Наряду с чередованием полипоидного и медузоидного поколений, в жизненном цикле некоторых сифонофор существует своеобразное чередование двух различно устроенных колониальных поколений. У большинства представителей подотряда *Calycophorae* от дефинитивной полигастрической колонии отрываются кормидии¹⁰. Первым отрывается

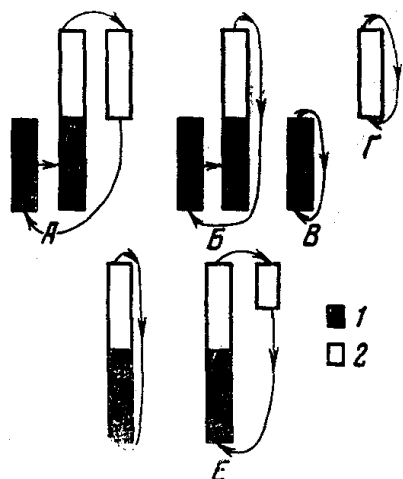


Рис. 6. Диаграмма соотношений полипоидного и медузоидного поколений в жизненном цикле *Hydroidea* и *Siphonanthae*

А — у большинства *Hydroidea* с типичным метагенезом, Б — у *Hydroidea* с замаскированным метагенезом, В — у *Hydrida* с полным выпадением медузоидного поколения, Г — у *Trachylida* с полным выпадением полипоидного поколения, Д — у большинства *Siphonanthae*, Е — у *Agalma elegans*. 1 — полипоидное поколение, 2 — медузоидное поколение; стрелками обозначено направление жизненного цикла

кормидий, наиболее удаленный от зоны почкования сифосомы, т. е. наиболее старый (рис. 5). Отрыв следующих кормидиев происходит последовательно снизу, по мере формирования их зооидов. Такие моногастрические (т. е. имеющие один гастрозоид) колонии, отрываясь от основания ствола, способны вести длительное самостоятельное существование, так как набор особей, входящих в состав каждого кормидия, делает последний физиологически полноценным бионтом: гастрозоид обеспечивает питание этой колонии, арканчик гастрозоида и кроющая пластинка осуществляют защиту, а гонофор, помимо половой, осуществляет локомоторную функцию. Такая моногастрическая колония называется эвдоксией (или эрсеей, если локомоторные функции осуществляет особый стерильный тонофор — «специальный нектофор»). Эрсеи и эвдоксии выполняют функции размножения и служат для расселения вида¹¹.

Образование вторичных свободноплавающих колоний, как бы заменяющих собой функционально свободноплавающее медузоидное поколение — очень своеобразная черта онтогенеза некоторых сифонофор.

Как выяснилось при изучении жизненного цикла и развития *Siphonanthae*, индивидуальное развитие всякой сифонофоры как одиночного организма, кончается на стадии планулы, и уже с момента появления 1-го медузоидного узелка и 1-го гастрозоида с арканчиком личинка представляет собой почкующийся столон. Иными словами, онтогенез колоний сифонофор настолько изменен, что из него нельзя извлечь данных об их ближайшем прототипе. Несмотря на это, ниже делается попытка, проанализировав данные морфологии и развития сифонофор, представить общую картину их происхождения, эволюции и установить, в какой связи между собой находятся существующие сейчас группы *Siphonanthae*.

Метагенез, лежащий в основе жизненного цикла сифонофор, в большинстве случаев замаскирован. Но, принимая во внимание, что сохрани-

¹⁰ У большинства сифонофор особи на сифосоме собраны в кормидии. Каждый кормидий состоит из полного набора особей, свойственных сифосоме данного вида.

¹¹ В жизненном цикле *Ph. physalis* так же наблюдается отрыв группы особей от основного ствола колонии (Totton, 1960). Но здесь отрывается лишь гонодендр (ветвь, несущая гонофоры), который плавает за счет своего «специального нектофора». В этом случае свободноплавающая группа особей, лишенная гастрозоида, не способна к длительному самостоятельному существованию.

лись все же формы (*Agalma elegans*), у которых происходит факультативный отрыв медузоидного поколения, можно допустить, что в жизненном цикле предков сифонофор существовало свободноплавающее медузоидное поколение. На этом основании возникает предположение о том, что предками сифонофор были какие-то колониальные гидрозои, в жизненном цикле которых также были свободноплавающие медузы. Иными словами, сифонофоры произошли от обычных метагенетических *Leptolida* (а не от *Leptolida* с замаскированным метагенезом), т. е. замаскированный метагенез *Siphonanthae* возник самостоятельно и независимо от такового *Leptolida*.

Очевидно, предков *Siphonanthae* следует искать среди *Athecata*, так как именно у представителей этого подотряда *Leptolida* медузы, так же, как гонофоры *Siphonanthae*, несут гонады только на ротовом хоботке. Кроме того, большинство представителей *Athecata* обладает правильным чередованием полипоидного и свободноплавающего медузоидного поколений.

Ряд исследователей (Hadzi, 1918; Garstang, 1946 et al.) считает, что возникновение *Siphonanthae* так же, как *Pelagohydra* и *Chondrophora* из *Hydroidea*, связано с ранней половозрелостью свободноплавающей ларвальной фазы (типа актинолы) гидроидов типа *Margellopsis*, *Myriothela*, либо *Coelomorpha*. Тоттон (1960) даже полагает, что все упомянутые гидроиды, равно как и сифонофоры, представляют собой щупальценосную личинку, у которой почкование и ранняя половозрелость — есть адаптация, связанная с пелагическим образом жизни.

Попытка твердо установить, какие из современных *Athecata* родственны ближайшим предкам сифонофор, вряд ли пока своевременна. Нет оснований полностью отрицать теорию Хаджи и Тоттона. Вполне возможно, что именно *Margellopsis* или *Myriothelidae* — родственники предков *Siphonanthae*. Может быть, неотенические личинки каких-либо древних представителей этих семейств действительно явились родоначальниками сифонофор, но может быть, что таковыми оказались уже взрослые колонии типа *Margellopsis*.

Наименее вероятен путь происхождения сифонофор от медузоидного поколения атекатных предков¹².

Напротив, придерживаясь «полипоидной» теории, логичным кажется допустить, что предками сифонофор были какие-то ныне неизвестные колониальные *Athecata*. Колонии этих гидроидов, лишенные скелета (о чем свидетельствует полное отсутствие скелетных образований у сифонофор¹³, выпочковывали на своей гидроризе многочисленных медузоидных и полипоидных особей. Трудно сказать, какой вид имели подобные колонии, но если предположить, что они были стелющимися, со слабо разветвленной гидроризой, выпочковывающей полипов и медуз только вверх, т. е. на одной из своих сторон, то можно допустить гомологию этой стороны гидроризы стелющихся колоний *Athecata* с так называемой вентральной стороной ствола колонии сифонофор. Полипоидное поколение этих *Athecata* обладало либо беспорядочно расположенными щупальцами, либо базальными венчиком щупалец, а медузы, отрываясь, вели свободноплавающий образ жизни.

Решающим моментом в возникновении древних сифонофор *Archisiphonanthae* явился переход их гидроидных предков в планктон. Что же послужило причиной столь резкой смены экологических условий этими организмами?

С одной стороны, такой причиной могла оказаться неотения (см. выше). С другой стороны, причиной возникновения свободноплавающих

¹² Критику «медузоморфных» теорий происхождения сифонофор смотри В. Н. Беклемишева (1944).

¹³ Хитиноидный слой пневматофора — вторичное образование.

колоний мог оказаться, как нам кажется, случайный отрыв прикрепленных ко дну гидроидов. Можно предположить, что какая-то слабо укрепленная на грунте колония *Athecata* в результате волнения на море оторвалась и была унесена морским течением. Первоначально она пассивно плавала, и, возможно, что часть неотделившихся еще от гидроризы медузок способствовала ее удерживанию в воде, а, может быть, и передвижению, не дав тем самым погибнуть неприспособленному к новой стихии организму. Таким образом, оторвавшись первоначально волей случая и выжив в новой среде, колонии этого вида гидроидов в дальнейшем могли отрываться снова, хотя и не регулярно, но уже вполне закономерно [среди современных гидрозоев известны случаи — *Obelia gracilis* (M. Sars), когда временами образуются планктонные колонии полипов, морфологически почти не отличимые от донных]. Постепенно у таких колоний начали вырабатываться адаптации. Так, часть медузоидов стала выполнять функции передвижения колонии, первоначально наряду с половыми, а в дальнейшем целиком утратив последние (см. ниже).

Затем, в процессе дальнейшей эволюции, подобный отрыв колоний стал неотъемлемым этапом жизненного цикла этих гидроидов. Часть жизни они проводили в прикрепленном состоянии, другую часть — в планктоне¹⁴. Очевидно, в этом случае специальные локомоторные особи стали нужны колонии гораздо раньше, чем они выпочковывались в процессе онтогенеза животного, будучи половыми медузоидами. Следовательно, момент появления в колонии локомоторных медузоидов сместился у *Archisiphonanthae* на более ранние, по сравнению с гидроидными предками, стадии онтогенеза. Поэтому в онтогенезе современных сифонофор выпочковывание пневматофора и нектофоров происходит почти одновременно с выпочковыванием первой питающей особи, тогда как момент выпочковывания половых медузоидов наступает гораздо позже.

Далее наступил окончательный переход колоний *Archisiphonanthae* в планктон. Начиная с этого момента, развитие сифонофор получило общую тенденцию к подавлению медузоидного поколения. У колонии, ведущей свободноплавающий образ жизни, исчезла потребность в свободноплавающих медузах. Это привело к замаскированному метабенезу.

Переход колонии к свободноплавающему образу жизни и в значительной мере связанное с этим усиление колониальной индивидуальности, повлекло за собой постепенное подавление индивидуальности каждого зооида. Между особями колонии начало происходить разделение функций. Среди полипоидных зооидов появились питающие, выделительные и защитные, а часть медузоидов получила функцию движения. Вероятнее всего, это привело к возникновению *Archiphysophorae* — группы больше всего похожей на самых примитивных из современных сифонофор — *Physophorae*. *Archiphysophorae* обладали уже плавательными колоколами (одни из которых соответствовали пневматофору *Physophorae* и, возможно, были представлены более, чем по одному в каждой колонии, другие — нектофорами) и прочими особями, в порядке расположения и в количестве которых еще имела место значительная анархия. Каждая из особей этих древних сифонофор хотя и имела достаточную самостоятельность, уже выполняла какую-то определенную функцию.

В ходе эволюции свободноплавающих *Archiphysophorae* естественным оказалось распределение зооидов на стволе таким образом, что особи, участвующие в движении, сосредоточились в верхней части колонии, образуя локомоторный комплекс (так возник нектосом), тогда как кормящие особи находятся в нижней части колонии, составляя основу трофи-

¹⁴ Возможность подобной смены экологических условий в течение жизни колонии подтверждается наличием среди *Athecata* форм, например, *Moerisia pallasi* (Derzh), колонии которых могут чередовать прикрепленный и планктонный образ жизни.

ческого комплекса (сифосома). Особи, составляющие нектосом, полностью редуцировались на сифосоме, и, наоборот, сифосомальные зооиды (за редким исключением) не представлены на нектосоме, что связано с отсутствием потребности в них на этих участках колонии. Дальнейшее развитие, связанное со все возрастающей интеграцией колонии, шло у сифонофор по линии олигомеризации числа зооидов и упорядочения их расположения на стволе колонии.

Итак, возникнув от общего корня, Siphonanthae очень быстро дивергировали, распавшись на ряд групп, каждая из которых приобрела свои, очень специфические черты. Дивергенция современных сифонофор зашла так далеко, и современные группы Siphonanthae так отличаются друг от друга (промежуточные формы, как правило, отсутствуют), что подчас связь между ними трудно установить. Однако можно предположить, что Physophorae наиболее примитивные из современных сифонант и наиболее близкие к своим предковым формам. Во-первых, только среди Physophorae сохранились формы с обычным незамаскированным метагенезом. Во-вторых, представители Physophorae содержат наибольшее, по сравнению с прочими Siphonanthae, количество особей в колонии, что находит себе подтверждение также в онтогенезе этой группы, ибо у личинок некоторых представителей Physophorae (семейство Agalmidae) выпочковывается значительное количество различных провизорных зооидов.

В-третьих, некоторые Physophorae (часть Forskaliidae и часть Agalmidae) еще сохранили заметную беспорядочность в расположении некоторых особей, число которых к тому же не всегда строго фиксировано в каждой кормидии колонии. И, наконец, в четвертых, колониальная интеграция у физофор еще не достигла того уровня, когда стало возможным чередование колониальных поколений.

Будучи самыми примитивными, Physophorae в то же время несут на себе некоторые черты специализации, что в значительной мере удаляет их от Archiphysophorae. Единственный оставшийся пневматофор и строгое разделение колонии на локомоторный и трофический отделы говорят о длительном пути эволюции, а сильная редукция гонофоров (иногда до стадии споросака) при одновременной гипертрофии манубриумов свидетельствует об узкой функциональной направленности этих зооидов.

Другой ветвью, по-видимому, также возникшей от Archiphysophorae, являются Cystonectae. Эволюция Cystonectae мало понятна, в основном в связи с тем, что эта группа наименее изучена. Тем не менее, судя по тому, что ранняя личинка *Physalia physalis* очень похожа на таковую некоторых Physophorae (рис. 7), можно говорить о близости этих двух подотрядов. Но и здесь дивергенция привела к ряду специфических признаков. Полная утеря нектофоров и, соответственно, сведение нектосомы до минимальных размеров (он ограничен здесь участком, выпочковывающим пневматофор) и отсутствие кроющих пластинок отличают этот подотряд от Physophorae. А способность некоторых Cystonectae (*Ph. physalis*) образовывать свободноплавающие гонодендры свидетельствует о более высоком уровне колониальной интеграции Cystonectae по сравнению с Physophorae. Таким образом, Cystonectae, будучи близкими к Physophorae, стоят ступенью выше таковых на эволюционной лестнице сифонант.

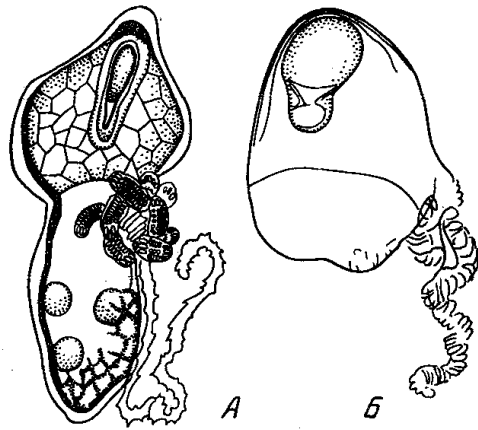
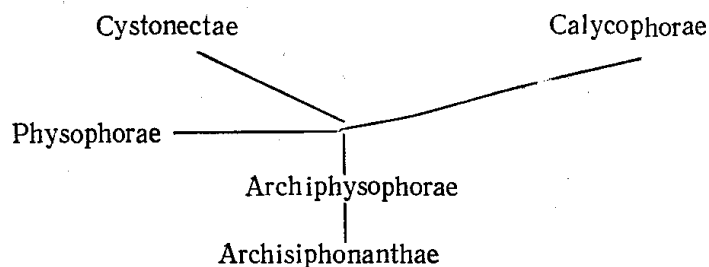


Рис. 7. Сравнение ранних личиночных стадий *Physalia physalis* (Cystonectae) (Б) и *Stephanomia bijuga* (Physophorae) (А)

Calycophorae представляют собой наивысшую ступень развития сифонант. Представители этого подотряда в наибольшей степени отличаются от Archiphysophorae. В основе эволюции Calycophorae лежит олигомеризация числа одноименных зооидов. Колонии их полностью лишены пневматофора. Очевидно, у предков Calycophorae произошла не только редукция самого пневматофора, но дегенерировал даже участок столона, его выпочковывающий. Подавляющее большинство Calycophorae обладает двумя (или одним) нектофорами, а количество зооидов в каждом кормидии сведено у них до минимума. Наконец, в этом подотряде интегрирующая роль колонии достигла таких пределов, что стало возможным образование вторичного свободноплавающего колониального поколения, которое, в отличие от гонодендров Physalia physalis, способно к длительному самостоятельному существованию.

Таким образом, эволюционные связи между подотрядами современных Siphonanthae могут быть изображены в следующей схеме:



Подводя итоги вышеизложенному, можно заключить:

1. Эмбриональное и постэмбриональное развитие личинок современных сифонофор указывает на общность всех трех ныне существующих групп этих животных.

2. Особенности жизненного цикла некоторых современных сифонофор наводят на мысль, что предками сифонофор были колониальные животные, обладавшие свободноплавающим медузоидным поколением.

3. В основе эволюции сифонофор лежит окончательный переход колоний их атекатных предков к свободноплавающему образу жизни.

4. Переход предков сифонофор к свободноплавающему образу жизни повлек за собой, с одной стороны, подавление медузоидного поколения, а с другой — явился результатом повышения интегрирующей роли колониального целого и ослабления индивидуальности каждого зооида колонии. Последнее привело к разделению функций между особями и к появлению полиморфных колоний.

5. Дальнейшее развитие сифонофор пошло по линии олигомеризации числа однотипных зооидов и упорядочения их расположения на стволе колонии.

6. Все три ныне существующие группы Siphonanthae являются самостоятельно развивающимися ветвями, берущими начало от одной общей для всех групп — Archiphysophorae.

7. Наиболее примитивные из современных сифонофор — Physophorae, Cystonectae представляют собой, хотя и близкую Physophorae, но, несомненно, более высоко организованную группу. Наивысшего развития среди современных Siphonanthae достигли Calycophorae.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н., 1944. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, Изд-во «Сов. наука», М.: 1—492.— 1952. То же, 2-е изд.: 1—698.— 1964. То же, 3-е изд. I: 1—432.
- Мечников И. Е., 1955 (1870). Материалы к познанию сифонофор и медуз, Собр. соч., I: 127—188, Изд-во АН СССР, М.— 1955 (1871). О развитии некоторых кишечнополостных. Сифонофоры, Собр. соч., II: 377—379.— 1955 (1871a). Материалы к исто-

- при развития некоторых низших животных, Собр. соч., II: 381, 382.— 1955 (1874).
Исследования о развитии медуз и сифонофор, Собр., соч., II: 440—473.
- Наумов Д. В., 1960. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР: 1—585, Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Chun C., 1882. Ueber die cyklische Entwicklung und die Verwandtschaftsverhältnisse der Siphonophoren, SB. Akad. Berlin, LII: 1155—1172, Ann. Mag. N. H. (5) XI: 153—169.— 1885. Ueber die cyklische Entwicklung der Siphonophoren, SB. Akad. Berlin, XXVI: 511—529.
- Garstang W., 1946. The Morphology and Relations of the Siphonophora, Quart. J. Microscop. Sci. London, N. S., LXXXVII, 2: 103—193.
- Hadzi J., 1918. Shvacanje sifonofora. Isvjes. Rasprav. mat.-prirod. Razr. Zagreb IX—X: 79—105.
- Haeckel E. 1869. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren, Utrechter Ges. Kunst. Wiss.: 119.— 1888. Siphonophorae of the Challenger, Rep. Res. Challenger Zool. London, XXVIII: 1—380.
- Moser F., 1924. Die larvalen Verhältnisse der Siphonophoren in neuer Beleuchtung, Zoologica. Stuttgart, XXVIII: 1—52.
- Okada Y. K., 1932. Development post-embryonale de la Physalie, Kyoto Univ. Coll. Sci. Mem., Ser. VIII.— 1935. Les jeunes Physalies, Kyoto Univ. Coll. Sci. Mem., Ser. B, X, 5: 407—410.
- Steche O., 1907. Die Genitalanlage der Rhizophysalien, Z. Wiss. Zool., LXXXVI: 134—171.— 1910. Die Knospungsgesetz und der Bau der Anhangsgruppen von Physalia, Festschr. R. Hertwigs., Jena, II: 355—372.
- Totton A. K., 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with Systematic and Biological Notes on Related Specimens from other Oceans, Discovery rep., XXVII: 1—162.— 1960. Studies on Physalia physalis (L.) Pt. 1. Natural History and Morphology, Discovery Rep. Cambridge, XXX: 301—367.

LIFE CYCLE PECULIARITIES AND DEVELOPMENT OF SIPHONANTHAE IN RELATION TO SOME PROBLEMS OF THE EVOLUTION OF THIS GROUP

S. D. STEPANYANTS

Zoological Institute of the USSR Academy of Sciences (Leningrad)

Summary

The paper presents a description of most typical instances of the development of Siphonanthae and takes under analysis the life cycle and ontogenetic peculiarities of this animal group. Conclusions are drawn on the ways of the evolution of the whole group of Siphonanthae and on phylogenetic relationships between individual suborders of Siphonanthae.