

С. Д. СТЕПАНЬЯНЦ

**ОЛИГОМЕРИЗАЦИЯ ГОМОЛОГИЧНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ
В КОЛОНИЯХ СИФОНОФОР КАК ОДИН ИЗ ПРИЗНАКОВ
КОЛОНИАЛЬНОЙ ИНТЕГРАЦИИ У SIPHONANTHAE**

(Представлено академиком Б. Е. Выховским 9 X 1965)

Закон олигомеризации гомологичных элементов, как один из основных путей в эволюции животного мира, открытый Догелем (^{3, 4}), в дальнейшем нашел подтверждение в работах ряда исследователей (^{1, 2, 5, 6}). Как показал Наумов (^{8, 9}), закономерности процесса олигомеризации полностью применимы к объяснению путей развития колониальных Hydrozoa, у которых в процессе эволюции олигомеризуется не только число органов в каждой из особей колонии, но и число самих особей.

Сифонофоры принадлежат к колониальным гидростомам. Будучи свободноплавающими, планктонными животными, они представляют собой пример наивысшего развития колониальной индивидуальности, ибо особи, составляющие их колонию, наиболее полно и органично подчинены интегрирующей роли колониального целого. Интеграция в колониях сифонофор — основная тенденция их эволюции, и именно олигомеризация гомологичных элементов колонии играет в этой эволюции важнейшую роль.

Олигомеризация, заключающаяся в уменьшении числа гомологичных элементов колонии (будь то органы или особи), достигается редукцией, слиянием или изменением функций части из них (^{3, 4}).

Слияния органов или особей в колониях сифонофор, так же как в колониях Leptolida, не наблюдается. Два других способа олигомеризации выражены у сифонофор достаточно ярко.

Олигомеризация органов, принадлежащих различным зооидам колоний, достигается в процессе эволюции частичной или полной редукцией их числа. Морфологический материал, полученный в результате изучения современных сифонофор, почти не дает сведений о ходе олигомеризации тех или иных органов. Колонии всех современных сифонофор показывают уже законченный процесс редукции числа органов, без промежуточных стадий. Так, все особи медузоидного происхождения лишены органов чувств и краевых щупалец (исключение составляют «специальные нектофоры» *Desmophyes annectes* Haesckel*, несущие по краю субумбреллы мелкие щупальца). Полипоидные особи колоний либо имеют по одному щупальцу (арканчик у гастростома, пальпакула у пальпона), либо вовсе лишены их (цистозоиды некоторых Physophorae**).

Более отчетливо выглядит картина олигомеризации числа особей в колониях различных Siphonanthae посредством изменения функций или редукции части из них. Кроме того, существует еще один путь олигомеризации гомологичных особей у сифонофор: уменьшение числа зооидов в результате неотенического развития колоний.

Как известно, сифонофоры — полиморфные животные, т. е. особи, входящие в состав каждой колонии, имеют различное строение. Полиморфизм сифонофор возник в ходе их эволюции как следствие интегрирую-

* *Desmophyes annectes* — сомнительный вид, описанный Гёккелем (¹⁰) из Индийского океана и никем в дальнейшем не обнаруженный. Принадлежит к сем. Desmophyidae из подотряда Calysophorae.

** Physophorae, Calysophorae и Cystonectae — три подотряда, составляющие отряд Siphonanthae — единственный в подклассе Siphonophora.

щей роли колониального целого и в результате перехода части полипоидных и части медузоидных особей к выполнению узких, специализированных функций. В результате, помимо половых медузоидных особей (гонофоров), появились пневматофоры, нектофоры и кроющие пластинки-медузоиды, выполняющие соответственно гидростатические, локомоторные и опорно-защитные функции (число половых медузоидных особей при

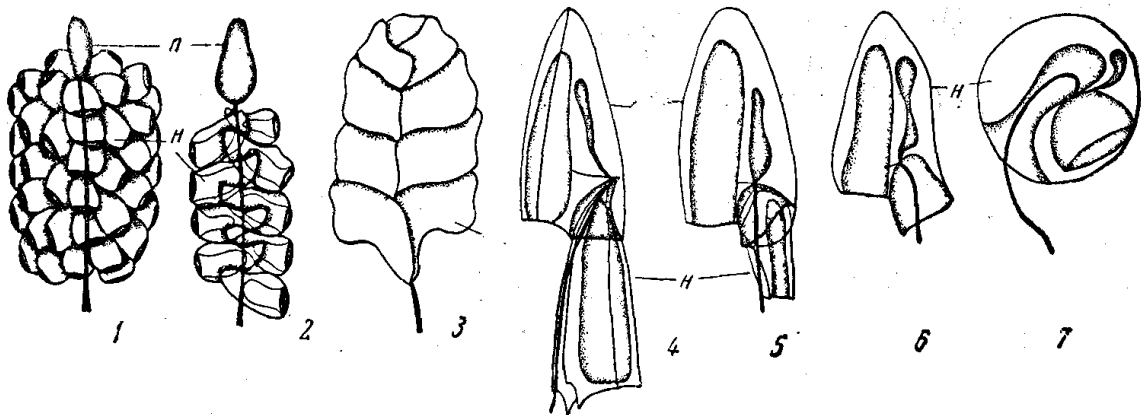


Рис. 1. Схема олигомеризации числа нектофоров у различных Siphonanthae. 1, 2 — в подотряде Physophorae, 3—7 — в подотряде Calysophorae. Участки колонии: 1 — Forskaliidae, 2 — Nectaliidae, 3 — Hipporodiidae, 4 — Diphyidae с двумя нектофорами (Chelophyes), 5 — Diphyidae с частичной редукцией второго нектофора (Dimorphyes), 6 — Diphyidae с одним нектофором (Muggiaea), 7 — Sphaeronectidae, участок неотенической колонии с одним нектофором. п — пневматофор, н — нектофор

этом уменьшилось). Помимо кормящих полипоидных особей (гастрозоидов), возникли пальпоны и цистозоиды-полипоиды, выполняющие функции осязания и выделения (число кормящих полипов также при этом уменьшилось). Таким образом, полиморфизм сифонофор сам по себе уже есть олигомеризация, вызванная изменением функций части медузоидных и части полипоидных особей колонии.

Другой способ олигомеризации числа особей колонии — их частичная или полная редукция.

Пневматофор, имеющийся у всех Physophorae и Cystonectae в единственном числе, в конечном итоге редуцируется полностью и в подотряде Calysophorae отсутствует. Предположение о том, что единственный пневматофор есть результат олигомеризации и что у древних сифонофор, возможно, было большее количество пневматофоров в каждой колонии, подтверждается Мечниковым: судя по его описаниям (7), он встречал личинок *Physophora hydrostatica* (Forsk.), у которых иногда закладывались одновременно не один, а два зачатка будущих пневматофоров.

Наиболее четко у различных Siphonanthae прослеживается олигомеризация числа нектофоров. В подотряде Physophorae примитивное сем. Forskaliidae обладает наибольшим числом нектофоров (300—400 в колонии), причем последние располагаются многорядно вдоль ствола колонии (рис. 1, 1). В сем. Agalmidae число нектофоров не превышает 40—50 при их двурядном расположении, тогда как представители большинства других семейств Physophorae имеют не более 4—6 пар (рис. 1, 2).

Среди Calysophorae только представители сем. Hipporodiidae, стоящего ближе всего к древним каликофорам (а также упомянутое выше сем. Desmophyidae), имеют до 8 пар нектофоров (рис. 1, 3). Остальные семейства Calysophorae характеризуются не более чем двумя дефинитивными нектофорами в колонии, причем в некоторых родах (*Muggiaea*, *Enneagonum*) число таковых уменьшается до одного в колонии (рис. 1, 4, 6). Интересно, что среди Calysophorae имеются роды с частичной редукцией второго нектофора (*Maresearsia*, *Amphicaryon*, *Dimorphyes*) (рис. 1, 5)

Наконец, в подотряде *Cystonectae* наблюдается полная редукция нектофоров.

Редукции подвергается также число кроющих пластинок. Так, в подотряде *Physophorae*, у представителей сем. *Forskaliidae*, *Agalmidae* и *Apollemidae* число кроющих пластинок достигает 100—1000. При этом, у представителей *Forskaliidae* и *Agalmidae* кроющие пластинки могут располагаться не только в кормидиях (по 20—40 в каждом кормидии), но и между ними. В других семействах этого подотряда число кроющих пластинок в колонии уменьшается и даже может не превышать 8 (сем. *Nectaliidae*). В сем. *Rhodaliidae* кроющие пластинки в колониях отсутствуют вовсе.

В подотряде *Calysophorae* число кроющих пластинок соответствует числу кормидиев в колонии (в каждом кормидии имеется не более одной кроющей пластинки).

Подотряд *Cystonectae* характеризуется полной редукцией кроющих пластинок.

Олигомеризация числа гастрозоидов и пальпонов особенно хорошо наблюдается в подотряде *Physophorae*. *Forskaliidae* имеют 30—50, а иногда 100—500 гастрозоидов в колонии и 60—100 и даже свыше 500 пальпонов, тогда как колонии из сем. *Agalmidae* имеют не более чем по 20—50 гастрозоидов и несколько больше пальпонов. Число этих зооидов в каждом кормидии колоний различных *Physophorae* не одинаково.

В подотряде *Calysophorae* пальпоны отсутствуют полностью. Число гастрозоидов, всегда соответствующее числу кормидиев в колонии, варьирует от более чем 100 (*Rosacea*, *Sulculeolaria*) до 90—30 (*Amphicaryon*, *Diphyes*, *Abyla*, *Abylopsis*) и даже 10—20 (*Eudoxoides*, *Enneagonum*).

Олигомеризация гомологичных зооидов в результате неотении весьма распространена среди сифонофор* и заключается в том, что половое созревание колонии происходит раньше, чем успевает выпочковаться та или иная группа особей или же таковые выпочковываются лишь частично. Так, колонии *Athorybiidae* (подотряд *Physophorae*), возникшие как неотенические личинки *Agalmidae*, имеют по одному нектофору (*Melophyssa*), или вовсе лишены таковых (*Athorybia*). Неотенической природой *Physophora hydrostatica* (семейство *Physophoridae*) объясняется отсутствие в ее колониях кроющих пластинок.

В подотряде *Calysophorae* имеются роды (*Sphaeronectes*, *Monophyes*, *Nectorugamis*), колонии которых, в силу своей неотенической природы, обладают только одним нектофором, причем ларвального происхождения (последующие, дефинитивные нектофоры в этих колониях не выпочковываются) (рис. 1, 7).

Конечным результатом олигомеризации, помимо уменьшения числа гомологичных элементов, является их пространственная фиксация и увеличение размеров органов или особей, что связано с интенсификацией их функций^(3, 4, 8, 9).

В качестве примера строгой фиксации положения органов у различных зооидов сифонант можно привести положение единственного арканчика у гастрозоида (или единственной пальпакулы у пальпона**). Уменьшение числа щупалец до одного привело к интенсификации функций каждого такого органа. Очевидно, поэтому величина каждого арканчика, как правило, превышает таковую щупалец обычных гидроидных полипов.

Пространственная фиксация особей, как следствие их олигомеризации, прослеживается в различных колониях сифонофор так же хорошо. Ствол колоний всех ныне живущих *Siphonanthae* подразделяется на участок, выпочковывающий только пневматофор и нектофоры (нектосом), и участок, несущий все прочие особи колонии (сифосом). Среди современных

* Неотения сифонофор заключается в раннем выпочковывании на стволе ларвальной колонии медузоидных особей, способных производить половые продукты.

** И арканчик, и пальпакула всегда располагаются в проксимальной части гастрозоида и пальпона.

сифонофор нет форм, у которых положение пневматофора и нектофоров в пределах нектосомы не было бы строго фиксировано. Но расположение зооидов на сифосоме еще не у всех сифонофор достаточно определено. Так, некоторые представители *Forskaliidae* или *Agalmidae* (из *Physophorae*) еще не имеют четко оформленных кормидиальных комплексов. У прочих семейств *Physophorae*, равно как у большинства *Calysophorae* и *Cystonectae*, места расположения зооидов на сифосоме строго фиксированы и ограничены рамками кормидиев.

Возникновение кормидиальных группировок в колониях сифонофор происходит благодаря олигомеризации числа гомологичных зооидов и является следствием интегрирующей роли колониального индивида.

У сифонофор наблюдается увеличение размеров особей колонии, вызванное повышением функциональной нагрузки на каждую из оставшихся после олигомеризации особей. Например, величина каждого нектофора у дифиидных колоний *Calysophorae* превышает таковую физофорид.

Следует заметить, что иногда интенсификация функций отдельных зооидов и соответствующее увеличение их размеров происходит из-за полного исчезновения других зооидов, хотя и не гомологичных этим, но выполняющих близкие им функции. Так, исчезновение нектофоров у *Physalia physalis* (*Cystonectae*) привело к тому, что колония перешла целиком к пассивному движению, и функции пневматофора, как органа пассивного движения, тем самым значительно усилились. Именно поэтому длина пневматофора *Physalia physalis* составляет около 30 см, тогда как пневматофоры других сифонофор имеют в длину не более 2—20 мм.

Наконец, помимо собственных функций, некоторые особи колонии начинают выполнять функции исчезнувших зооидов, т. е. здесь функциональная нагрузка на каждую из таких особей как бы усиливается вдвойне. Примером этого служат пальпоны *Physophora hydrostatica*, намного превышающие в длину пальпоны прочих *Physophorae*. Эти зооиды в колониях упомянутого вида, помимо функций осязания, выполняют также защитные функции (вместо отсутствующих здесь кроющих пластинок).

Таким образом, среди современных сифонофор существуют примеры различной степени олигомеризации гомологичных элементов. По отношению к большинству органов этот процесс близок к завершению. Иными словами, редукция числа органов, приводящая подчас к полному исчезновению жизненно важных для особи частей, в значительной мере способствовала утрате индивидуальности отдельными особями и соответственному повышению интеграции колониального целого.

Что касается олигомеризации числа особей, то она привела к сокращению числа некоторых зооидов до одного в колонии или к полной их редукции. В последнем случае функции исчезнувших особей взяли на себя иные по происхождению зооиды, что также говорит о координирующей роли высшего колониального целого.

Все сказанное свидетельствует о том, что в эволюции сифонофор олигомеризация числа гомологичных элементов колонии сыграла немаловажную роль, будучи одним из основных путей интеграции, становления колонии на уровень органического индивида.

Зоологический институт
Академии наук СССР

Поступило
5 X 1964

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ В. Н. Беклемишев, Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, М., 1944, 1952, 1964. ² В. Н. Беклемишев, Усп. совр. биол., 29, 1 (1950). ³ В. А. Догель, Арх. анат., гистол. и эмбриол., 15, 3 (1936). ⁴ В. А. Догель, Олигомеризация гомологичных органов, Л., 1954. ⁵ А. А. Захваткин, Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных, М., 1949. ⁶ L. A. Zenkevitch, C. R. 13 Congr. Intern. Zool., 1948, 1949. ⁷ И. Е. Мечников, Собр. соч., 2, 1955, 1874. ⁸ Д. В. Наумов, Тр. Ленингр. общ. естествоиспыт., 73, 4 (1957). ⁹ Д. В. Наумов, Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. Определитель по фауне СССР, Изд. АН СССР, 1960. ¹⁰ E. Naesckel, Rep. Sci. Res. H. M. S. Challenger Zool., 28 (1888).