

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

ГУБКИ И КНИДАРИИ

СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ
И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

СБОРНИК НАУЧНЫХ ТРУДОВ

ЛЕНИНГРАД

1988

USSR ACADEMY OF SCIENCES
ZOOLOGICAL INSTITUTE

PORIFERA AND CNIDARIA

Modern and perspective investigations

Главный редактор

директор Зоологического института АН СССР

чл. корр. АН СССР *О. А. Скарлато*

Редакционная коллегия:

Я. И. Старобогатов (отв. редактор), *В. В. Хлебович* (зам. отв. редактора),
Ю. С. Балашов, *Л. Л. Боркин*, *И. С. Даревский*, *В. А. Заславский*, *И. М. Кержнер*,
В. А. Тряпцын, *И. М. Фокин*, *С. Я. Цалолыхин*

Редакторы выпуска:

В. М. Колтун, *С. Д. Степаньянц*

Рецензенты:

Я. И. Старобогатов, *И. Б. Райков*

Сборник содержит материалы по микроанатомии, цитологии (в том числе ультраструктурной), половому и соматическому эмбриогенезу, физиологии и морфогенезам у губок и кишечнополостных. Общетеоретический интерес представляет статья, касающаяся проблемы индивидуальности у губок. Даются оригинальные представления о ходе эволюции в различных группах кишечнополостных и возможный путь эволюции нематоцитов, а также соображения о проблеме метагенеза у кишечнополостных. Делается попытка приблизить к естественной классификацию важных микроструктур кишечнополостных: нематоцитов и склеритов. Высказывается нетрадиционный взгляд на место в системе кишечнополостных внутриклеточного паразита *Polypodium hydriforme*. Высказываются соображения о возможности «спорношения» у низших беспозвоночных и о разных способах дробления и гастрულიции у кишечнополостных.

Сборник рассчитан на зоологов, цитологов, цитофизиологов, эмбриологов, а также биологов широкого профиля. Он также нужен и студентам биологических факультетов.

- a3. Семиофоры — шипы на рукоятке многочисленные, разного размера, нить с большим плоским шипом посредине (16)
- a4. Спиротелы — рукоятка несет три больших шипа, нить после выстреливания закручивается в спираль (17)
- a5. Аспиротелы — рукоятка несет три больших шипа, нити нет (18)
- b. Макробазические — длина рукоятки больше четырех длин капсулы
 - b1. Телотрихи — шипы только в дистальной части рукоятки (19)
 - b2. Меротрихи — шипы только в средней части рукоятки (20)
 - b3. Голотрихи — шипы по всей рукоятке (21)
- 2. Стенотелы — рукоятка расширена проксимально, три шипа особенно хорошо развиты (22)

PRESENT VIEWS ON THE CLASSIFICATION OF THE NEMATOCYSTS OF CNIDARIA

O. V. Bozhenova

Zoological Institute Ac. Sci. USSR, Leningrad

Study of the literature and the author data on nematocysts of the 70 species of all classes of Cnidaria showed, that the most conventional Weil's classification of the nematocysts (1934) must be changed. The division of cnidae into spirocysts, nematocysts and ptychocysts seems to be groundless. All cnidae must be regarded as nematocysts. The group of astomocnidae is abolished because it includes morphologically different and unrelated nematocysts. The birhopaloides are haplonemes and have 2—3 broadenings of the tube, so their name is replaced by bulophores. Basitriches, merotriches and microbasic *b*-mastigophores are united in *b*-rhabdoides; amastigophores and microbasic *p*-mastigophores — in *p*-rhabdoides. The classification of the nematocysts of Anthozoa are separated from the classification of the nematocysts of Scyphozoa, Cubozoa and Hydrozoa.

ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЭВОЛЮЦИИ СТРЕКАТЕЛЬНЫХ КАПСУЛ CNIDARIA

О. В. Боженова, С. Д. Гребельный, С. Д. Степаньянц

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

Стрекательные капсулы Cnidaria явились предметом большого числа исследований [244, 111, 246, 169, 212]. Накопившиеся к настоящему времени данные о строении нематоцист и о квидоме

(терминологию см. с. 57—71 данного сборника) различных групп позволяют предположить, как могли идти преобразования стрекательных капсул в ходе эволюции.

Сходство строения всех квид убедительно показывает, что стрекательные капсулы *Cnidaria* имеют монофилетическое происхождение, т. е. все их многообразие возникло в процессе последовательной эволюции.

Чтобы подойти к пониманию эволюции квидома, попытаемся представить, как была устроена наиболее древняя стрекательная капсула. Казалось бы, логично предположить, что она имела простейшее строение, т. е. обладала невооруженной трубкой. Насколько известно, и неоднократно возникающие у *Protozoa* стрекательные капсулы все имеют трубку без шипов [82, 125, 67], однако у *Cnidaria* примитивных невооруженных нематоцист мы не находим. Все существующие сейчас невооруженные квиды, по-видимому, утратили шипы вторично, так как известны эти нематоцисты лишь в эволюционно продвинутых группах (например, у *Cubozoa*, *Siphonanthae*, *Actiniaria*). Кроме того, у этих животных, помимо невооруженных, непременно присутствуют нематоцисты с трубкой, покрытой шипами. Таким образом, трубка с шипами, очевидно, возникла на очень ранних этапах эволюции *Cnidaria*.

Одинаковый характер расположения шипов тремя правыми спиралями у представителей всех классов свидетельствует о том, что шипы возникли еще до отделения *Anthozoa* от протоквидарий (рисунок, см. вклейку). О раннем обособлении *Anthozoa*, однако, говорит, наряду с отсутствием медузоидной стадии, наличие только полых щупалец и эктодермальной глотки и то, что их нематоцисты лишены квидоциля и оперкулюма, свойственных квидам остальных классов [253]. Дальнейшее развитие квидома шло, по-видимому, независимо — у *Anthozoa*, с одной стороны, и у *Scyphozoa*, *Cubozoa*, *Hydrozoa* — с другой. В эволюции нематоцист ясно прослеживаются две тенденции: 1) дифференциация вооружения и подразделение единой трубки на рукоятку и нить, 2) редукция вооружения.

У *Anthozoa* дифференциация вооружения привела к раннему образованию рабдоидов. Вначале это были *b*-рабдоиды со слабо развитой рукояткой (у *Octocorallia*). Дальнейшее увеличение размеров шипов рукоятки привело к образованию *p*-рабдоидов. Этот тип квид, по-видимому, возник у *Ceriantharia* независимо от других *Anthozoa*, так как он отсутствует у более примитивных семейств цериантарий. В этом отряде ясно прослеживается сходство *p*-рабдоидов сем. *Arachnanthidae* с *b*-рабдоидами примитивных семейств. Кроме того, *p*-рабдоиды цериантарий значительно отличаются по форме капсулы и рукоятки от *p*-рабдоидов остальных *Anthozoa*. Вообще *p*-рабдоиды — наиболее изменчивый тип стрекательных капсул у *Anthozoa*. У ряда групп проявляется тенденция к удлинению рукоятки и укорочению нити рабдоидов, достигающая максимального выражения у *Corallimorpharia*.

В этом отряде капсулы, которые обычно относят к изоризам голотрихам, фактически являются р-рабдоидами с очень длинной рукояткой и короткой рудиментарной нитью [121, 148].

Редукция вооружения привела на ранних этапах эволюции Anthozoa к образованию клейких книд, лишенных шипов — спироцист (см. рис.). Их нет только у восьмилучевых кораллов. Возникают и другие невооруженные нематоциты — птихоциты цериантарий и изоризы атрихи актиний.

Обращает на себя внимание бедность книдома Ptychodactiaria, отсутствие у них рабдоидов. По-видимому, это — вторичная утрата, связанная с узкой специализацией питания. Недавно показано, что *Preactis millardae*, например, питается исключительно альционариями [130].

В стволе Scyphozoa, Cubozoa, Hydrozoa также на ранних этапах эволюции появляются нематоциты с трубкой, подразделенной на рукоятку и нить. Однако здесь в группах, стоящих ближе к основанию ствола (Scyphozoa, Cubozoa), возникают не рабдоиды, как это было у Anthozoa, а книды, рукоятка которых имеет расширение — микробазические эврителы гетеротрихи и позже, по-видимому, от них — стенотелы. В дальнейшем возникает еще несколько категорий эврител; удлинение рукоятки приводит к образованию макробазических эврител у ряда представителей Limnomedusae и Athecata [104]. Несмотря на разнообразие строения большинство эврител, по-видимому, связано общим происхождением и развилось на основе микробазических эврител гетеротрих. Однако в ряде групп эврителы возникают независимо: например у сем. Haleciidae и Plumulariidae (Thecaphora) они развились из рабдоидов, на что указывает их внешнее сходство с рабдоидами близких семейств и отсутствие эврител у остальных Thecaphora.

Более однородную группу составляют стенотелы, которые, судя по сходству строения и распространению во всех отрядах Cubozoa и Hydrozoa (кроме Thecaphora), связаны общим происхождением.

Рабдоиды Cubozoa и Hydrozoa очень разнообразны и, по-видимому, возникали неоднократно. Они появляются уже у Cubozoa, однако здесь они имеются только у более эволюционно продвинутого семейства Chirodromidae и происходят, очевидно, от эврител, о чем свидетельствует наличие в семействе Carybdeidae, наряду с типичными эврителами, книд переходного между эврителами и рабдоидами строения. Среди Limnomedusae рабдоиды имеются только у рода *Olindias*. Это обстоятельство, а также их несходство с рабдоидами других Hydrozoa вряд ли допускает общее происхождение гидрозойных рабдоидов. В целом разнообразие строения рабдоидов и неполнота их описания в ряде групп Hydrozoa не позволяют сейчас с уверенностью сказать, какие из рабдоидов связаны общим происхождением, а какие возникли независимо.

Тенденция к редукции вооружения проявляется в образовании книд с одним рядом шипов (десмонемы) и совсем без шипов (клеякие атрихи *Cubozoa* и *Stauromedusae*, ропалонемы сифонофор).

Десмонемы всех групп довольно сходны по строению и, вероятно, представляют собой монофилетический тип. У *Siphonanthae* и некоторых *Athecata* (*Proboscidactylidae*) десмонемы имеют длинную нить, закручивающуюся после выстреливания неплотно прилегающими витками. По-видимому, это — наиболее примитивные десмонемы, сохранившие сходство с капсулами, от которых они произошли (изоризами голотрихами). Интересно отметить, что у *Cubozoa* трубка изориз голотрих иногда закручивается в спираль после выстреливания, подобно трубке десмонем [202].

Обращает на себя внимание бедность книдома *Thecaploa*, в частности, отсутствие у них десмонем. У большинства представителей имеются только рабдоиды и голотрихи, очень редко появляются эврителы. По-видимому, обеднение книдома здесь связано с образованием теки, в которую гидрант прячется полностью.

В целом сравнительный анализ книдома разных филогенетических ветвей книдарий показывает следующее:

1. Параллельные изменения в строении нематоцист могут приводить к возникновению книд, настолько сходных друг с другом морфологически, что их относят к одной категории. Примером этому могут служить изоризы атрихи ставромедуз и *Cubozoa*; *p*-рабдоиды актиний и цериантарий.

2. Сходные морфологически книды могут происходить от книд разного строения. Например, *p*-рабдоиды цериантарий происходят от *b*-рабдоидов, а *p*-рабдоиды *Cubozoa* — от эврител.

3. Сходные функционально типы книд могут возникать в процессе эволюции из разных капсул-предшественниц, сохраняя различия в строении. Примером этому могут служить липкие атрихи *Cubozoa* и спироцисты *Actiniaria*.

THE POSSIBLE WAYS OF THE CNIDARIA NEMATOCYSTS EVOLUTION

O. V. Bozhnova, S. D. Grebel'nyi, S. D. Stepanjants

Zoological Institute Ac. Sci. USSR, Leningrad

New suggestion about the way of the nematocysts transformation during the evolution is advanced. The nematocysts with the thorny tube originated on the early stages of evolution of Cnidaria, before the Anthozoa separating from proto-cnidaria. Than cnidom developed in Anthozoa on the one hand and in Scyphozoa, Cubozoa, Hydrozoa — on the other hand independently. There are two trends of the nematocysts transformation in the first and second lines of the Cnidaria evolution: 1) the arm differentiation and the tube subdivision into the handle and the thread, 2) the secondary reduction of the arm.

