

УДК 593.72

МОРФОЛОГИЯ И КЛАССИФИКАЦИЯ СИФОНОФОР (ПО КЛАССИЧЕСКИМ И СОВРЕМЕННЫМ ПРЕДСТАВЛЕНИЯМ)

© 2014 г. С. Д. Степаньянц

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург 199034, Россия

e-mail: sofia@zin.ru

Поступила в редакцию 20.09.2013 г.

Обсуждается необходимость привлечения морфологических и эмбриологических данных, а также данных о жизненном цикле, наряду с методами молекулярной филогенетики для уточнения классификации сифонофор. Приводятся 12 ранее не использовавшихся для целей классификации признаков, показывающих уникальность сифонофор в сравнении с классом Hydrozoa. Высказывается мнение о резонансности выделения сифонофор в качестве самостоятельного класса в рамках типа Cnidaria. Критикуется позиция молекулярных филогенетиков, считающих ненужным использование фенотипических признаков и их состояний в филогении и классификации.

Ключевые слова: сифонофоры, яйцо, дробление, деляминация, личинки, медузоидный узелок, морфология, мезоглея, полиморфизм, колонии, модульность, кормидий, эудоксид.

DOI: 10.7868/S0044513414030131

Эта статья касается анализа особенностей морфологии сифонофор от яйца, ранних личиночных стадий до дефинитивных колоний и их частей, в сравнении с таковыми представителей класса Hydrozoa. Несмотря на то, что в последнее время выводы молекулярных филогенетиков довлеют над выводами классических морфологов, анатомов и эмбриологов (Dunn et al., 2005a,b; Алешин, 2013 анализ морфологии, эмбриологии и жизненных циклов сифонофор, с моей точки зрения, необходим, так как позволяет несколько иначе взглянуть на место этой группы в системе Cnidaria.

ПРИРОДА СИФОНОФОР

Обращаясь к морфологии сифонофор, необходимо сказать несколько слов о теориях, объясняющих природу этих организмов. Их существовало несколько. Главная из них доминировала во взглядах специалистов середины XIX века (Vogt, 1852, 1854; Leuckart, 1853, 1854), преимущественно в Германии. Это — теория полиморфизма. Названные выше основоположники этой теории трактовали сифонофор как полиморфные колонии, по происхождению — колонии полипов, на которых выпочковываются зоиды полипоидного и медузоидного происхождения. Говоря о происхождении этих образований, Лейкарт (Leuckart, 1853, 1854), трактовал их как морфологические особи, но при сравнительно-физиологическом подходе

рассматривал их как органы высоко интегрированной колонии, ставшей по сути дела целостным организмом.

Частично к этой трактовке природы сифонофор примыкали взгляды представителей американской школы (A. Agassiz, 1865). Даже среди немецких исследователей сифонофор находились и такие (Haeckel, 1869), которые рассматривали ранние личиночные стадии ряда изучаемых им видов сифонофор как особи медузоидной структуры. Однако позже и Геккель стал признавать сифонофор в качестве колониальных организмов.

Прямо противоположной точки зрения придерживались ранние исследователи сифонофор английской (Huxley, 1859) и русской (Мечников, 1870) школ. Каждый из этих исследователей рассматривает сифонофору, как организм медузоидной природы, а появляющиеся на ее манубриуме (стволе?) структуры, как органы. Сразу надо заметить, что эта точка зрения не выглядит убедительной, поскольку структуры, происходящие, по их мнению, от медузы, в любом случае появляются в результате почкования, т.е. так, как это бывает в онтогенезе колоний.

Еще один неординарный взгляд на природу сифонофор берет свое начало из оригинальных соображений хорватского исследователя Хаджи (Hadzi, 1918, 1944). Поддержанная позже Лелю (Leloup, 1954) и не отвергнутая одним из самых авторитетных специалистов современности в области сифонофор (Totton, 1960, 1965), эта теория

рассматривает возможность неотенического происхождения сифонофор путем раннего формирования колоний из личинок некоторых Hydrozoa.

В XX–XXI вв. точку зрения о полиморфизме колоний сифонофор разделяет большинство морфологов и исследователей этой группы кишечнополостных (Totton, 1954, 1960, 1965; Беклемишев, 1964; Степаньянц, 1967; Mapstone, 2009).

Как бы ни трактовались пути происхождения сифонофор, не вызывает сомнения, что эта группа кишечнополостных с позиций морфологии не вполне укладывается в типичную картину морфогенеза у колониальных организмов, в частности, Hydrozoa. Сифонофорам, в отличие от Hydrozoa, свойственна четко выраженная модульная организация расположения зооидов на стволе, а также множественная закладка модулей (участков колоний с определенным набором зооидов) и их периодический отрыв с последующей регенерацией новых модулей, как способ размножения и расселения (Беклемишев, 1964, Beklemishev, 1969; Мамкаев, 2004).

Как известно, в конце XX века, началась эпоха использования молекулярных данных для выяснения филогении разных групп живых организмов, в том числе и Cnidaria. Это направление получило название молекулярной филогенетики. В начале становления методологии молекулярной филогенетики считалось, что использование фенотипических признаков не нужно, и только может мешать построению филогении по молекулярным маркерам. В одной из своих последних статей В.В. Алешин (2013, в печати) приходит к такому заключению: "...когда задача реконструкции всеобщей филогении будет решена, видно, что это будет сделано независимо от признаков анатомии". Радует, что сейчас мы пришли к осознанию необходимости тщательного изучения и использования морфологических и других фенотипических признаков для решения филогенетических задач, параллельно с молекулярными данными (Daly et al., 2007; Абрамсон, 2013, Потапова, 2013).

Уместно заметить, что Потапова (2013), вслед за Павлиновым (2005) анализирует понятие *адаптогенеза* как приспособительный характер эволюции, протекающий в соответствии с меняющимися условиями среды. По Юдину (1974) это может быть названо изменениями морфофункциональных признаков с целью изучения адаптаций. Изменение признаков и даже плана строения в той или иной группе организмов, *независимо от ее происхождения*, может быть продемонстрировано на примере сифонофор, полностью перешедших к пелагическому образу жизни и полностью лишенных прикрепленной донной стадии, в отличие от большинства Hydrozoa. В этой статье и вообще в своих оценках природы сифонофор я придерживаюсь той точки зрения,

что главным направлением филогении и, соответственно, систематики этой группы следует считать именно адаптогенетическое направление. Здесь же уместно вспомнить взгляды Мамкаева, сравнивающего теорию естественного отбора и номогенетическую теорию с позиций эволюционной морфологии (Мамкаев, 2004): "...способы организации биологических систем и закономерности их эволюции дают основание для морфологической трактовки принципа отбора...?"

В одной из современных публикаций (Marques, Collins, 2004) обсуждаются 87 морфологических признаков и их состояний, особенностей жизненных циклов, характеризующих крупные таксоны разных классов и отрядов Cnidaria и позволяющих авторам дать кладиристическую картину филогении типа Cnidaria. Согласно их кладиристической схеме (рис. 1) Siphonophora и Anthoathecata объединяют три основных признака: (1) расположение гонад на манубриуме медуз (но к этим группам следует прибавить и наркомедуз с подобным расположением гонад); (2) наличие нематоцист стенотел в кишечнике и (3) присутствие в кишечнике нематоцист десмонем. Уникальными для сифонофор (по их заключению) можно считать два признака: наличие в кишечнике биропаолоидов и ропалонем — по другой терминологии — булофор и акрофор (Боженова и др., 1988). К ним я бы еще присоединила анизоризы атрихи (Werner, 1984; Боженова и др., 1988; Степаньянц, 2012). Т.е. в кишечнике присутствуют четыре уникальных типа нематоцист, свойственных только этой группе кишечнополостных (см. далее) и отсутствуют маргинальные щупальца у зооидов медузоидной природы. В результате эти авторы рассматривают группу Siphonophora как входящую в класс Hydrozoa, ближе всего связанную с группой Anthoathecata. Эта статья и ряд других на основании молекулярных данных (Collins, 2000, 2002, 2013; Daly et al., 2007) повлекли за собой прочно утвердившееся мнение о группе сифонофор как отряде (реже — подклассе) в классе Hydrozoa.

Ниже разбираются признаки, упущенные в этой кладиристической схеме и явно отличающие сифонофор от представителей Hydrozoa.

ПРИЗНАКИ, РАНЕЕ УПУЩЕННЫЕ ПРИ СРАВНИТЕЛЬНОМ АНАЛИЗЕ SIPHONOPHORA И HYDROZOA

Яйцо. Ранний эмбриогенез. Гастрюляция

Яйца у сифонофор чаще всего округлые, бесцветные, богатые желтком (yolky — англ.). Для изученных в этом отношении видов сифонофор (Мечников, 1870; 1874; 1886; Haeckel, 1869; Tardent, 1978; Freeman, 1983; Carré C., Carré D., 1995 и др.) характерны достаточно крупные яйца, преимущественно центролецитального типа, и

Cladistic analysis of Medusozoa

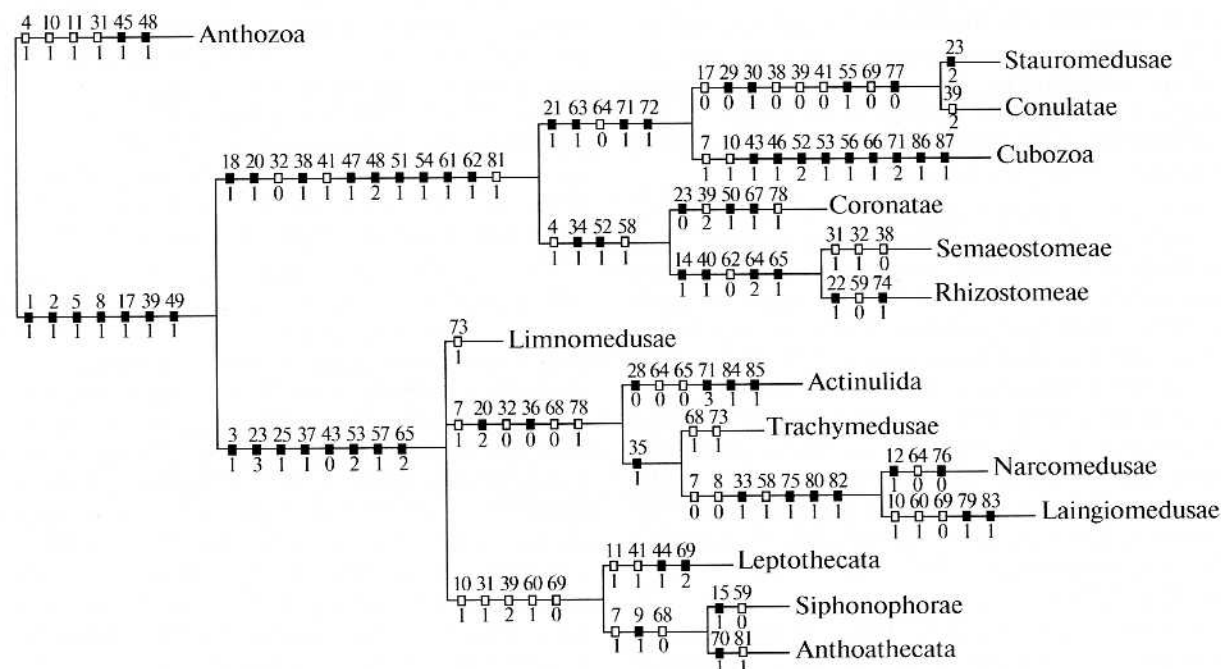


Рис. 1. Схема кладистического анализа групп Medusozoa по 87 морфологическим признакам и их состояниям в разных таксонах этого подтипа. Копировано с текста на английском языке — после разрешения авторов (Marques, Collins, 2004).

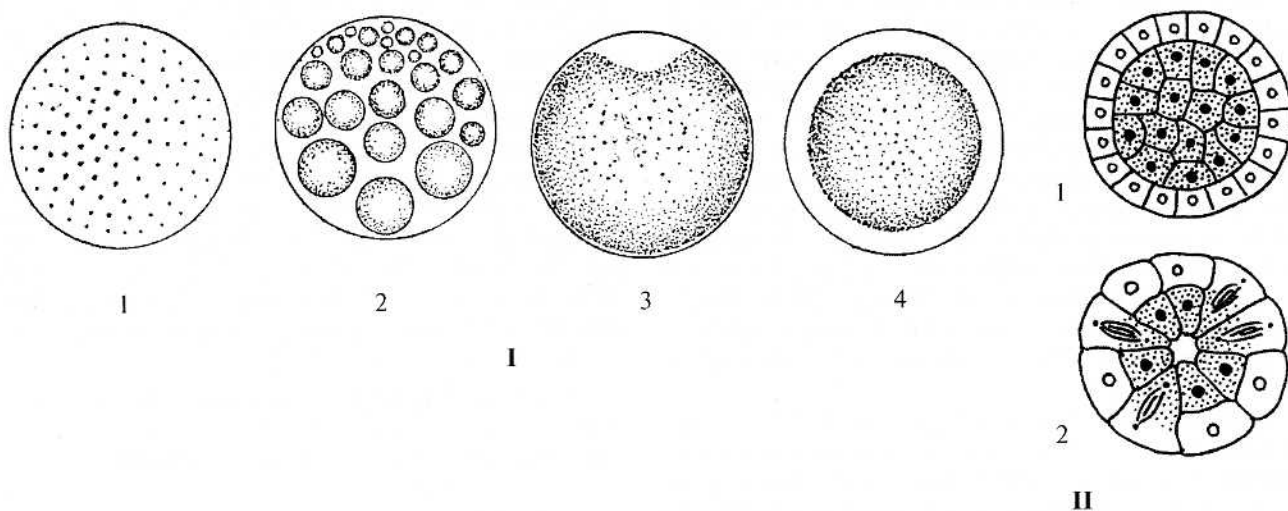


Рис. 2. Схема строения яйца (I) (по: Нуман, 1940) и схема гастрюляции по типу деляминации (II) (по: Иванова-Казас, Кричинская, 1988). I: 1 — яйцо изолецитального или гомолецитального типа; 2, 3 — яйца телолецитального типа; 4 — яйцо центролецитального типа; II: 1 — морульная деляминация, 2 — клеточная деляминация.

гастрюляция по типу деляминации (табл. 1, 2). Для большинства Hydrozoa характерны яйца заметно меньшего размера и бедные желтком, изоили гомолецитального типа, когда желток распределен равномерно по объему цитоплазмы

(рис. 2: 1); или телолецитального типа, когда желток распределен неравномерно по отношению к центру яйца (рис. 2: 2, 3). Центролецитальный тип яиц, когда желток внутри яйца сосредоточен в его центре (рис. 2: 4), известен у сифонофор и

Таблица 1. Раннее развитие гидромедуз: диаметр, структура яйца и тип гастрюляции. Видовой список отражает порядок увеличения размеров яйца

Вид гидромедуз	Диаметр яйца, мм	Тип гастрюляции
<i>Cunina proboscidea</i>	0.024 (Мечников, 1886) изолецитальные	?
<i>Leuckartiara octona</i>	0.072–0.088 (по: Tardent, 1978)?	?
<i>Aglaura hemistoma</i>	0.09 (Мечников, 1886)	Вторичная деляминация (по: Мечников, 1886)
<i>Podocoryne carnea</i>	0.09 (по: Tardent, 1978)?	Униполярная ингрессия
<i>Gonionemus vertens</i>	0.09 (по: Tardent, 1978) ?	Мультиполярная ингрессия
<i>Rathkea fasciculata</i>	0.11 (Мечников, 1886)? центролецитальные	Униполярная ингрессия
<i>Phialidium hemisphaericum</i>	0.13 (по: Tardent, 1978) ?	Униполярная ингрессия
<i>Liriope mucronata</i>	0.14 (Мечников, 1886) телолецитальные	Смешанная деляминация
<i>Mitrocomella polydiademata</i>	0.13–0.17 (по: Tardent, 1978)?	?
<i>Aglantha digitale</i>	0.14 (Freeman, 1983) центролецитальные	Эпиболия
<i>Aequorea forskalea</i>	0.16 (Мечников, 1886)	Униполярная ингрессия
<i>Hydractinia echinata</i>	0.16–0.17 (по: Tardent, 1978)	Смешанная деляминация
<i>Eutonina indicans</i>	0.17–0.20 (по: Tardent, 1978)?	Униполярная ингрессия
<i>Aeginopsis mediterranea</i>	0.23 (по: Мечников, 1886):	Мультиполярная иммиграция
<i>Geryonia proboscidalis</i>	0.23–0.33 (по: Мечников, 1886)? телолецитальные	Первичная деляминация (по: Мечников, 1886)
<i>Oceania armata</i>	0.28 (по: Мечников, 1886); изолецитальные	?
<i>Laomedea flexuosa</i>	0.25–0.30 (Tardent, 1978)	Морульная деляминация
<i>Tesserogastria musculosa</i>	0.14–0.24 (по: Tardent, 1978)?	?
<i>Ectopleura (Tubularia) radiata</i>	0.5–0.6 (по: Tardent, 1978)	?
<i>Solmissus (Polyxenia) albescens</i>	1.5 (Мечников, 1886)?	?

Примечание. Видовой список отражает порядок увеличения размеров яйца.

Таблица 2. Раннее развитие сифонофор: диаметр, структура яйца и тип гастрюляции

Вид сифонофор	Диаметр яйца	Тип гастрюляции
<i>Nanomia cara</i>	0.25–0.29 (Freeman, 1983)	Бластульная деляминация Freeman, 1983
<i>Muggiaea atlantica</i>	0.32–0.33 (Freeman, 1983)	Бластульная деляминация (Freeman, 1983)
<i>Forskalia edwardsi</i>	0.37 (Carre D., 1967)	Деляминация
<i>Sphaeronectes gracilis</i>	0.48 (Carre D., 1969)	Морульная деляминация
<i>Lensia conoidea</i>	0.5 (Carre D., 1967)	Бластульная деляминация
<i>Physophora</i> sp.	0.6 (Haeckel, 1869)	Деляминация
<i>Crystallodes rigidum</i>	0.6 (Haeckel, 1869)	Деляминация
<i>Halistemma rubrum</i>	0.7 (Totton, 1965)	Деляминация

Примечание. Видовой список отражает порядок увеличения размеров яйца.

представителей Trachylina. Это, по-видимому, связано с особенностями жизненных циклов сифонофор и трахилин, у которых отсутствует донная прикрепленная стадия, а происходит прямое

развитие: пелагическая личинка превращается во взрослый организм (медуза у Trachylina) или в пелагическую колонию (у Siphonophora), для чего требуется большее количество желтка в яйце и,

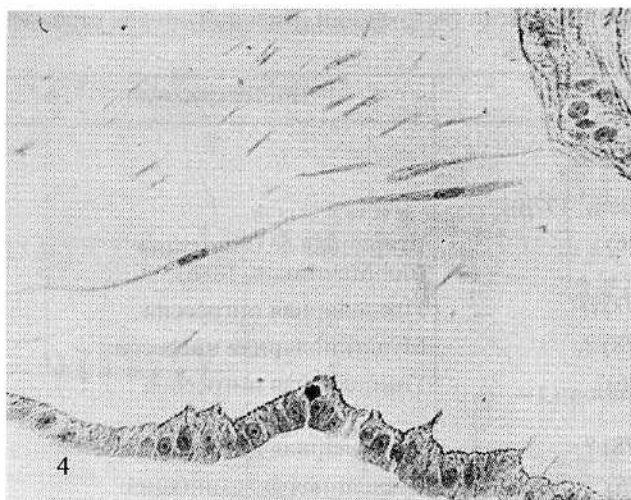


Рис. 3. Структура мезоглеи сифонофор с проникающими в нее из гастродермиса "цитоплазматическими мостами" (по: Mackie, 1960).

соответственно, более крупные размеры яйца (Hyman, 1940; Freeman, 1983). Такой же тип яйца встречен у *Stenophora*, жизненные циклы представителей которых также характеризуются отсутствием донной стадии (Freeman, 1983). В этом случае речь может идти не об общности происхождения, как полагал Мечников (1870), а о параллелизме развития, связанном с условиями среды — см. выше: адаптогенез (Freeman, 1983; Юдин, 1974; Павлинов, 2005; Потапова, 1913).

Деляминация (расслоение, когда веретена делений ориентированы перпендикулярно поверхности бластулы, давая начало двум слоям — эктодерме и энтодерме), как один из путей гастрюляции, осуществляется в раннем эмбриогенезе видов тех кишечнополостных, для которых характерны центростремительные, то есть богатые желтком яйца (Иванова-Казас, Кричинская, 1988).

Названная особенность строения яиц и способ гастрюляции весьма постоянны у сифонофор, что отличает их от таковых у известных видов гидромедуз, для которых отмечен большой размерный разброс и разнообразие типов структуры яиц и способов гастрюляции.

Клеточный состав

Клеточный состав отдельных слоев в эпителиях сифонофор в целом похож на таковой у Hydrozoa, что несомненно свидетельствует об их родстве. Принято считать, что мезоглея у Hydrozoa лишена клеток (Hyman, 1940; Schäfer, 1996). Главное различие состоит в особенностях состава мезоглеи тех и других. Известно, что в мезоглее у сифонофор во множестве присутствуют так называемые "цитоплазматические мосты" (bridge cells —

англ.) — удлиненные участки клеток, которые формируются в гастродермисе, направлены в эпидермис и, проникая в мезоглею, укрепляют ее (Mackie, 1960) (рис. 3). Таким образом, мезоглея, имеющая волокнистую структуру (Hyman, 1940; "fibrous and more complex in siphonophores" по: Chapman, 1966), служит своеобразной опорной пластинкой (Stützlamelle — нем.), поддерживающей наружный и внутренний эпителии.

Усложнение структуры мезоглеи у сифонофор, в сравнении с таковой у гидромедуз также вызвано спецификой пелагического образа жизни, что особенно проявляется у *Physalia physalis*, чье существование на поверхности океана связано с ветром. Пневматофор физалии ("парус") должен иметь плотную структуру мезоглеи, чтобы поворачиваться под действием ветра вправо или влево, двигаясь галсами (Mackie, 1960).

Важное отличие Siphonophora от Hydrozoa заключается в том, что у первых отсутствуют оцелли (глазки) и статоцисты (эпи- и гастродермальные образования, регулирующие равновесие). Возможно, отсутствие таковых компенсируется наличием сложно устроенных тентилей и пальпонов (см. ниже).

Другая отличительная черта сифонофор — строение так называемого щупальца, или арканчика. Арканчик появляется на ранних стадиях развития личинки как самостоятельная почка (рис. 4: 1, 3, 4, 5 *ar*), а в процессе формирования колонии лежит в основании полипа. Почка арканчика и сам арканчик устроены сходным с кормящим полипом образом: он имеет гастральную полость, выстланную гастродермисом, и сильный мышечный слой. Иногда арканчик заканчивается ртом, который, по мнению Мечникова (1870), выполняет экскреторные функции. Ветви арканчика заканчиваются утолщениями (тентиллами), устроенными весьма сложно: почти каждая имеет ножку, центральную часть (книдосак или книдобанд), заполненную нематоцитами разного типа и одну или несколько терминальных нитей (рис. 5: 1–8).

Подобные образования у известных представителей Hydrozoa не встречаются, хотя структуры в виде скоплений нематоцитов (как правило, одного типа) известны у представителей семейств Tubulariidae и Zancleidae (Bouillon et al., 2006; Stepanjants & Kosobokova, 2006).

Личинки

Колониальные личинки сифонофор в жизненных циклах представителей разных групп устроены по-разному и, соответственно, носят разные названия. У видов группы Physophora [семейства Physophoridae, Agalmatidae (Agalmidae), чьи жизненные циклы известны] покрытая ресничками личинка — сифонула (siphonula) характеризуется

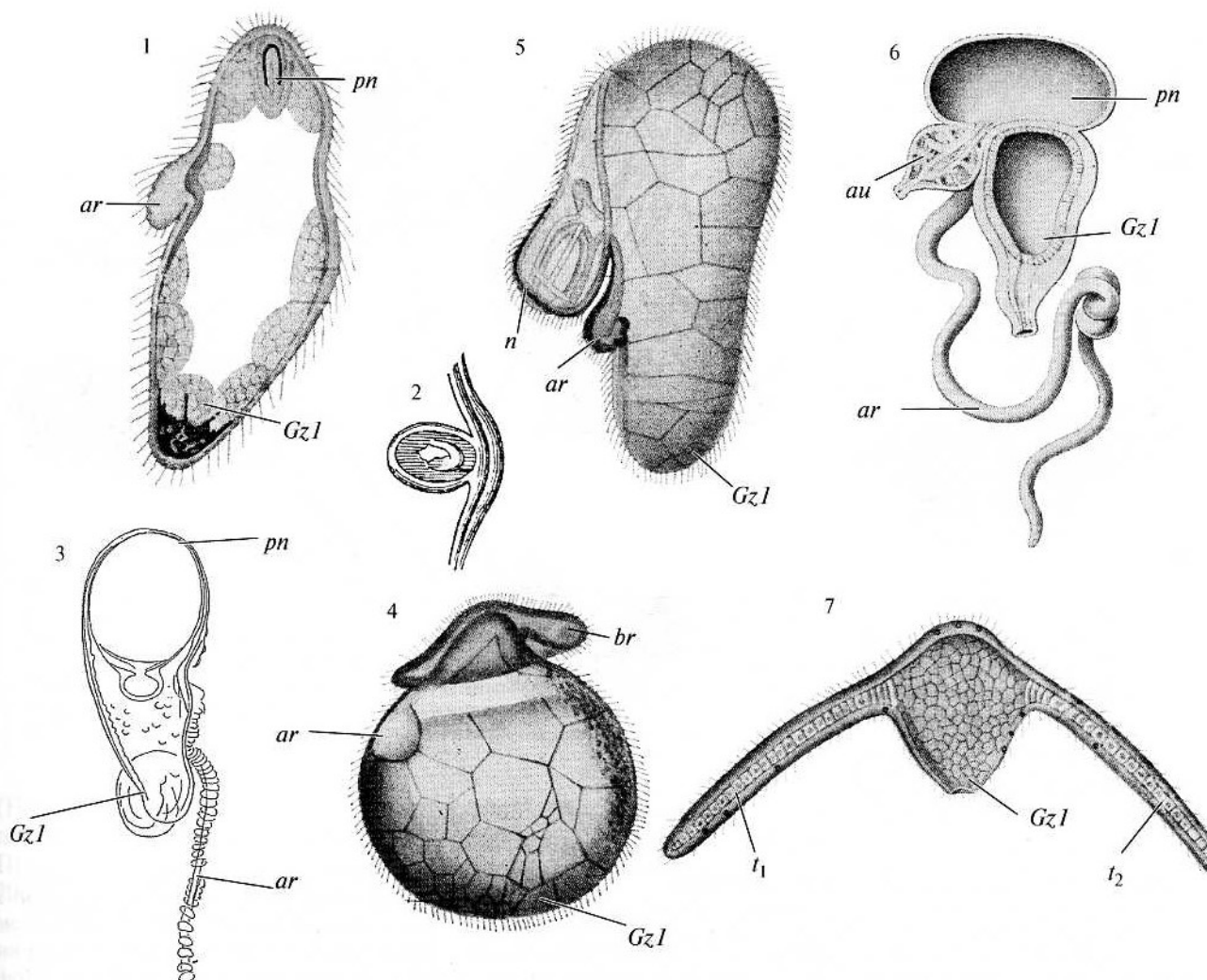


Рис. 4. Разные типы ранних личинок и их деталей у разных групп Siphonophora: 1 — сифонула *Nanomia bijuga* (по: Мечников, 1870 *Halistemma pictum*), 2 — медузоидный узелок (medusary nodule — англ.) в развитии пневматофора *Halistemma rubrum* (по: Мечников, 1870), 3 — физонула *Physalia physalis* (по: Totton, 1960), 4 — сифонула *Agalma elegans* (по: Мечников, 1870), 5 — каликонула *Sulculeolaria quadrivales* (по: Мечников, 1874 *Sulculeolaria quadridentata*), 6 — аурунула (по: Haeckel, 1888, *Stephalia corona*?), 7 — ранняя личинка *Aeginopsis mediterranea* (Trachylina) (по: Мечников, 1874); ar — почка арканчика; au — аурофор; br — кроющая пластинка, или бракта; Gz1 — первичный гастрозоид; pn — почка пневматофора; n — почка нектофора; t₁ и t₂ — щупальца личинки Trachylina.

прямым развитием первого гастрозоида и развитием почек пневматофора и арканчика (тентакулы) (рис. 4:1). У представителей группы *Cystonecta* жизненный цикл известен только для *Physalia physalis*, личинка — физонула (physonula) характеризуется первым появлением почки пневматофора, а затем — почки арканчика; аборальная часть такой личинки характеризуется прямым развитием первичного гастрозоида (рис. 4: 2). В группе *Calycophora* покрытая ресничками личинка — каликонула (calyconula) представлена первыми почками нектофора или кроющей пластинки и арканчика и также характеризуется прямым превращением аборального конца в первичный гастрозоид (рис. 4: 4, 5). У группы *Rhodaliida* опи-

сана личинка аурунула (auronula), морфология которой представлена пневматофором, аурофором, арканчиком и первичным гастрозоидом (рис. 4: 6).

Более поздние личинки у представителей всех четырех групп сифонофор характеризуются почкованием дефинитивных зооидов разных типов и отделов ствола колонии, на которых эти члены колонии возникают (рис. 6).

В заключение обзора ранних личиночных стадий сифонофор можно сказать, что ни у одной из известных групп Hydrozoa не встречено ресничных колониальных личинок, даже близко напоминающих таковые у сифонофор. Только о ран-

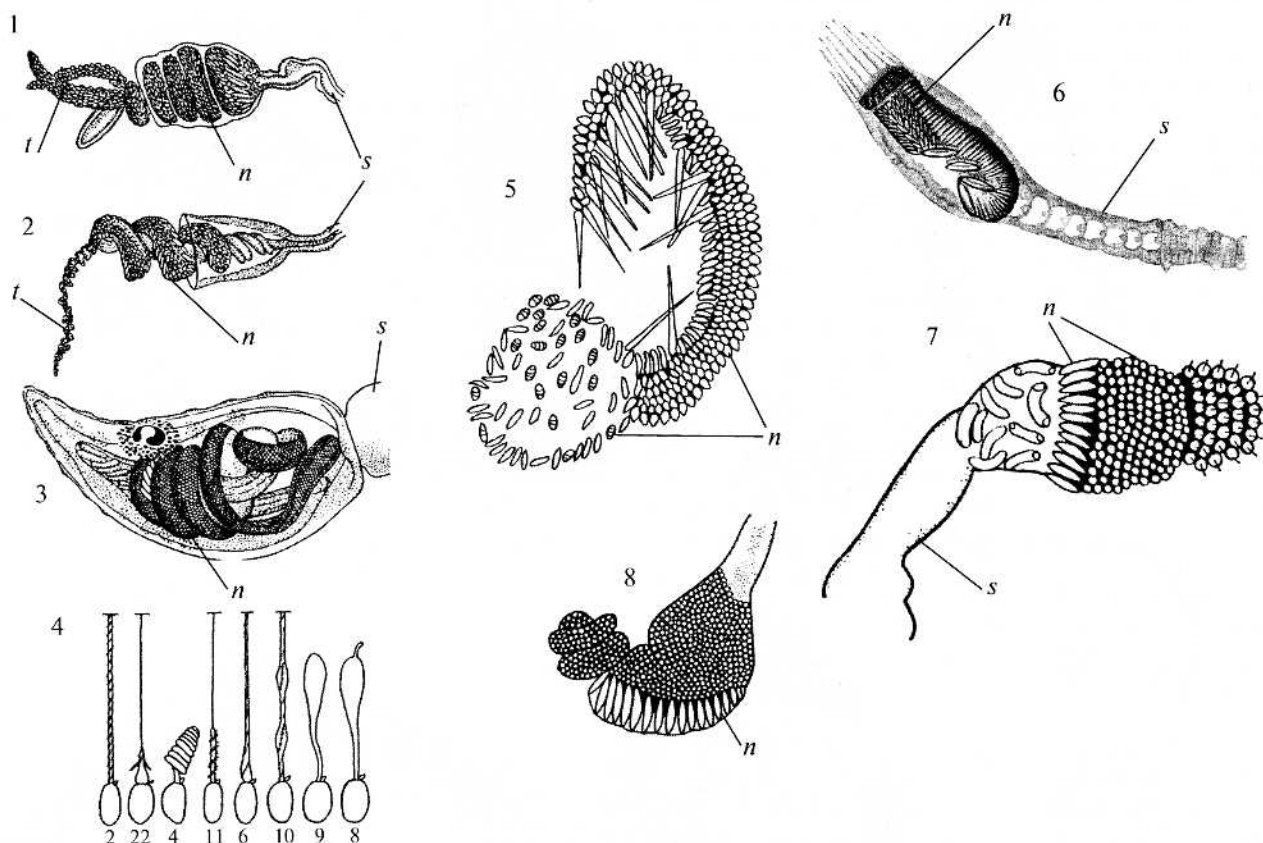


Рис. 5. Разные типы устройства тентилл у сифонофор: 1 — тентилла *Agalma elegans* (по: Степаньянц, 1967), 2 — тентилла *Nanomia bijuga* (по: Bigelow, 1911), 3 — тентилла *Physophora hydrostatica* (по: Haeckel, 1888), 4 — тентилла *Rosacea plicata* (по: Степаньянц, 1967), 5 — тентилла *Agalma sarsii* (по: Мечников, 1874), 6 — тентилла *Nectadamas diomedea* (по: Степаньянц, 1967), 7 — тентилла *Nectopyramis natans* (по: Степаньянц, 1967); *n* — нематоциты в книдобанде тентиллы, *s* — ножка, *t* — терминальная нить, 4 — схема книдома сифонофор; цифры в основании каждой капсулы — тип книды по: Боженова и др., 1988: 2 — изориза гомотриха, 22 — стенотела, 4 — десмонема, 11 — b-рабдоид, 6 — анизриза гомотриха, 10 — булофор, 9 — анакрофор, 8 — акрофор.

них стадиях развития пелагических личинок некоторых Trachylina, изученных Мечниковым (1874), можно сказать, что он отмечал их морфологическое сходство с таковыми сифонофор (рис. 4: 7). Это связано с тем, что Мечников был приверженцем медузного происхождения сифонофор, и это приводило его к желанию находить общие черты морфологии личинок тех и других.

Морфология дефинитивных колоний

Ствол колонии. У дефинитивных колоний сифонофор ствол неодинаков по всей его длине и подразделяется на две физиологически и, соответственно, морфологически разные части. Апикальная часть ствола — **нектосом**, на котором, кроме пневматофора, развиваются плавательные колокола (см. ниже) (рис. 6). Нектосом может быть удлинненным, укороченным или может полностью отсутствовать (у сифонофор, лишенных плавательных колоколов). Вторая, нижняя (зад-

няя) часть ствола — **сифосом**, на котором образуются почки кормящих особей, особей осуществляющих половое размножение и кроющих пластинок (см. ниже). Между этими двумя зонами ствола существует так называемая “зона минимального роста” (Totton, 1965), где практически не образуются почки новых зооидов. На сифосоме зооиды собраны в так называемые модули — кормидии, каждый из которых включает набор зооидов (см. ниже). Следует отметить практически полное отсутствие перисаркальных или других скелетных образований в колониях сифонофор. Однако известно перисаркальное покрытие газовой железы пневматофора у *Physophora* и перисаркальная прослойка в газовой железе ауорофора *Rhodaliida* (Mackie, 1960; Pugh, 1983).

Пневматофор. Это образование, расположенное в апикальной части нектосома у представителей групп *Physophora*, *Rhodaliida* и у *Cystonecta* без сомнения имеет медузоидную природу

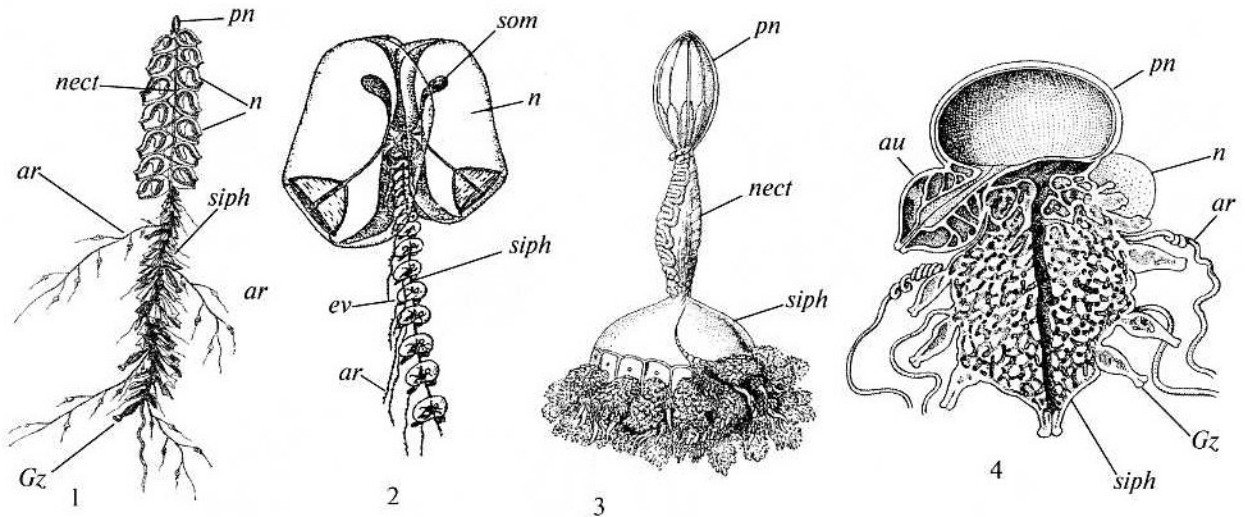


Рис. 6. Различная форма ствола колоний сифонофор. *Nanomia bijuga* Колония с длинным стволом: Нектосом (*nect*) и сифосом (*siph*) располагаются по одной оси и примерно равной длины (по Totton, 1965). *Desmophyes annectes*. Ствол колонии с неразвитым нектосомом и длинным сифосомом (по: Totton, 1965). *Physophora hydrostatica*. Колония с длинным нектосомом и коротким сифосомом, лежащими в разных плоскостях по отношению друг к другу (по: Haeckel, 1888). *Stephalia corona* (?) Ствол колонии с укороченным нектосомом и длинным, расширенным сифосомом, гастральная полость которого либо в виде мешка, либо в виде сети разветвленных каналов. *ar* — арканчик, *au* — ауорофор, *ev* — эудоксий, *Gz* — гастрозоид, *n* — нектофор, *nect* — нектосом, *siph* — сифосом.

(Haeckel, 1888; Мечников, 1886; Totton, 1965; Степаньянц, 1967; Pugh, 1983; Mapstone, 2009 и др.). Правда, есть и другая точка зрения (Bouillon et al., 2006), согласно которой пневматофор — видоизмененная полипоидная особь. Если посмотреть на изображенную Мечниковым почку пневматофора (рис. 4: 2), то это образование должно быть отнесено к типичному медузоидному узелку (*medusoid nodule* — англ.).

Примечательно, что в группе *Rhodaliida*, у всех ее представителей имеется ауорофор (*aurophore* — англ.), образование, которое первоначально трактовалось как самостоятельный зооид (Haeckel, 1888) (рис. 6: 4, *au*), а позднее стало рассматриваться как часть пневматофора, содержащую железу, вырабатывающую газ (Pugh, 1983). Само наличие ауорофора, его своеобразная морфология (наличие газовой железы, заключенной в хитиновую оболочку; присутствие “гигантских клеток”, наличие поры, местоположение в колонии между плавательными колоколами (нектофорами)) позволяют говорить, что “в сравнении со всеми остальными пневматофорами сифонофор пневматофор родалиид можно назвать “ненормальным”. Его вместимость — 2000 мм³ газа в сравнении с таковой у пневматофоров других сифонофор (0.3–10 мм³) (Pugh, 1983, р. 278)), необычная форма колоний, морфология сифосома, у которого гастродермальная полость представлена либо мешком или системой ветвящихся каналов, и

придонный образ жизни позволяют, следуя за Геккелем (Haeckel 1888, *Auronecta*), рассматривать эту группу как самостоятельный отряд.

Молекулярные данные (насколько мне известно на сегодняшний день) крайне скудны (исследован только один вид) и не дают никаких оснований к решению вопроса монофилии этой группы и других *Physophora* (с которыми их сейчас принято сравнивать и даже объединять) (Dunn et al., 2005a, b; Daly et al., 2007). Это таксономическое заключение в рамках всей группы *Siphonophora* — одно из немногих, которое я позволяю себе сделать на основе анализа морфологии колоний сифонофор и их частей. Уместно также сказать здесь, что мне не кажется резонным объединение групп *Physophora*, *Rhodaliida* и *Calycophora* под общим названием *Codonophora* только лишь на основании наличия у их представителей нектосомы и нектофоров. Тем более, что исключение из этого “объединения” *Cystonecta* не вполне оправдано, поскольку у некоторых представителей *Cystonecta* (*Physalia physalis*) известны нектофоры (Totton, 1960). Я склоняюсь к сохранению трех ранее существующих отрядов — *Cystonecta*, *Physophora* и *Calycophora* (см. ниже) и присоединяю к ним отряда *Rhodaliida*.

Нектофоры или плавательные колокола. Зооиды медузоидной природы, нектофоры присутствуют в отрядах *Physophora*, *Rhodaliida*, *Calycophora* и отсутствуют у большинства представите-

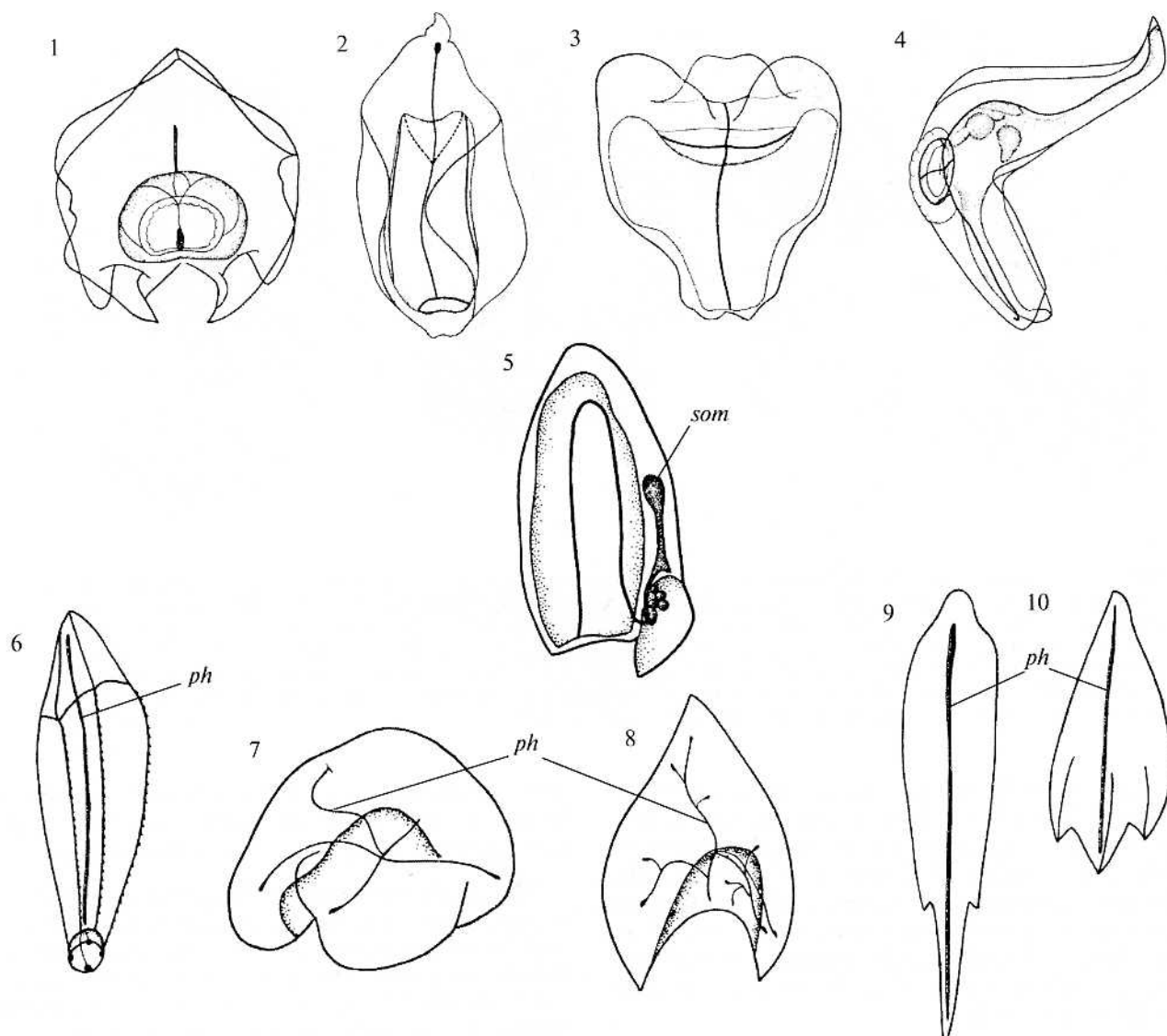


Рис. 7. Разнообразие формы нектофоров (1–5) и кроющих пластинок (6–10) (по: Степаньянц, 1967): 1 – *Vogtia serrate*; 2 – *Bargmannia elongate*; 3 – *Marrus orthocanna*; 4 – *Nectopyramis natans*; 5 – *Muggiaea bargmannae*; 6 – *Agalma elegans*; 7 – *Rosacea plicata*; 8 – *Nectodamas diomedea*; 9, 10 – *Agalma elegans*; ph – филлоцист.

лей отряда Cystonecta (известны у Cystonecta – *Physalia physalis*). Они располагаются сразу под пневматофором, либо попарно, либо короной и связаны с нектосомом мускульными отростками. В колонии ряда групп может быть до нескольких десятков и даже нескольких сотен нектофоров (Forscaliidae). На личинке нектофор возникает в виде почки, устроенной, как и пневматофор, по типу медузоидного узелка (рис. 4: 2). Нектофоры более всего похожи на медуз: имеют парус и радиальные каналы, но лишены краевых щупалец, и манубриума, при этом имеют специфические для этой группы квидарий образования, например соматоцист (рис. 7: 5), трактуемый как ветвь гастральной системы. У других групп сифонофор

нектофоры причудливой формы, имеют крылья и поверхностные мезоглеальные выросты. У группы Calycophora нектофоры конусовидной или пирамидальной формы, имеют несколько нетипичных для медуз полостей (например, гидроциум), соматоцист и поверхностные ребра или выросты. Одним словом, нектофоры снабжены образованиями, увеличивающими поверхность соприкосновения с водой. В этой группе нектофоров может быть до 4–6 или всего два, один под другим (верхний и нижний или передний и задний), или один параллельно другому. На рис. 7 изображено всего 5 типов формы нектофора, в действительности же известно около 20 различных типов строения нектофоров. Особенности строе-

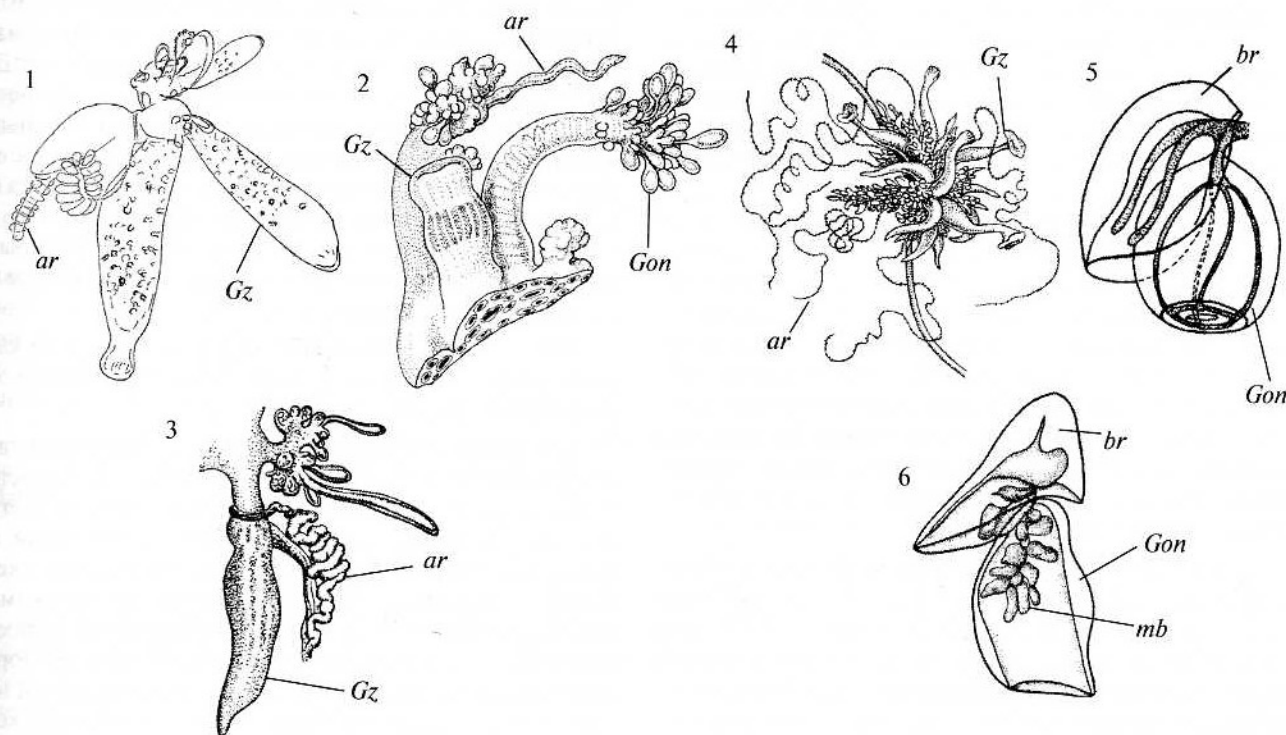


Рис. 8. Кормидии: 1 — кормидий молодой колонии *Physalia physalis* (по: Totton, 1960), 2 — кормидий колонии *Rhodalia miranda* (по: Pugh, 1983), 3 — кормидий колонии *Angelopsis dilata* (по: Bigelow, 1911), 4 — кормидий колонии *Angelopsis dilata* (?) (Bigelow, 1911), 5 — эудоксий *Amphicaryon acaule* (Kirkpatrick, Pugh, 1984), 6 — эудоксий *Dimophyes arctica* (самка) (по: Степаньянц, 1967); ar — арканчик; br — кроющая пластинка (бракта); Gon — гонофор; Gz — гастрозоид; mb — манубриум.

ния нектофоров используются как надежные определительные признаки.

Гонофоры, или половые колокола. Гонофоры устроены, как и нектофоры, по сходному плану, но в отличие от них имеют манубриум, в эпидермисе которого созревают половые продукты. Часто гонофоры редуцируются до стадии споросака — медузоида, лишенного полости субумбреллы, но с хорошо развитым манубриумом. Иногда гонофоры бывают лишены манубриума и тогда они теряют функции размножения, превращаясь в дополнительные плавательные колокола (см. строение эудоксий).

Кроющие пластинки или бракты. Природа этих зооидов еще полностью не выяснена. Судя по хорошо развитой мезоголее их можно производить от медуз.

Но по этому поводу высказывается сомнение (Bouillon et al., 2006). Можно также предполагать их медузоидную природу на основании того, что кроющие пластинки некоторых Physophora (*Agalma elegans*, например) имеют сильно редуцированную полость субумбреллы (рис. 7: 6).

Зооиды полипоидной природы представлены в колониях сифонофор следующими типами:

Гастрозоид (сифон), или питающий полип

Гастрозоиды располагаются на той части ствола колонии, который называется “сифосомом”. Реже они располагаются беспорядочно, чаще в составе групп зооидов (см. строение кормидиев). Гастрозоид — типичный полип, имеющий ножку, желудочную часть и хоботок с ротовым отверстием. Имеется гастральная полость, в гастродермисе желудочной части которой располагаются железистые клетки, скопление которых условно называется “печеночной железой”. Наличие “печеночной железы” отличает гастрозоиды сифонофор от таковых гидроидных полипов. Главное же отличие от питающих полипов Hydrozoa — отсутствие щупалец в местах их обычного расположения (в районе хоботка, вокруг рта или же по всему телу полипа). Типичный для сифонофор арканчик (см. ниже) может трактоваться как зооид.

Арканчик (тентакулюм). Как сказано выше, уже на ранних стадиях развития личинок сифонофор среди первых почек появляется почка арканчика (рис. 4: 1, 3–5). Арканчик редко снабжен “ротовым отверстием”. Но даже если рот появляется, в процессе развития арканчика из почки он вскоре зарастает (Мечников, 1870).

Пальпон (дактилозоид, усик, щупик). Пальпоны расположены на сифосоме, но известны случаи их присутствия на нектосоме (Apolemidae). Пальпоны очень похожи на гастрозоиды, но лишены рта. Отделы тела пальпона дифференцированы не так четко как у гастрозоида, печеночной железы в гастродермисе нет, но в эпидермисе встречаются стрекательные клетки. Чаше всего пальпон трактуют как редуцированный гастрозоид. У основания его ножки иногда находится тонкое щупальцевидное образование — **пальпакула**. Пальпон с пальпакулой, скорее всего, осуществляют чувствительные функции. На пальпоне может встречаться пигментное пятнышко, которое трактуется как чувствительное пятно. Бывает, что на пальпоне почкуются половые зооиды — гонофоры. Тогда пальпон с гонофорами называют гонопальпоном (рис. 8: 2, gon).

Таким образом, полиморфизм колоний сифонофор выражается в присутствии шести или семи типов зооидов медузоидного (4) и полипоидного (2 или 3) происхождения. Это отличает колонии сифонофор от таковых Hydrozoa, у которых полиморфизм, если и встречается, то на уровне дили или максимум триморфизма.

Кормидии. Для модульного типа колониальной организации характерно наличие групп зооидов, располагающихся на сифосоме. Кормидий включает один или несколько гастрозоидов (рис. 8: 1–4 Gz), соответствующее число арканчиков, и один или несколько пальпонов, некоторые — с гроздьями гонофоров (гонодендроны) (рис. 8: 2, Gon). В каждой кормидии присутствуют также бракты. Такой сложноустроенный кормидий характерен для группы Rhodaliida и для *Physalia physalis* (рис. 8: 1–4). Эти кормидии, как правило, не отрываются от колоний, но в свободном состоянии в планктоне могут встречаться оторвавшиеся гонофоры. Значительно проще устроены кормидии Calycophorae. Они называются эудоксиями (рис. 8: 5, 6).

Эудоксии состоят, как правило, из кроющей пластинки и гонофора (рис. 8: 5, 6, br, Gon). Гонофор имеет манубриум (mb), в эпидермисе которого формируются либо мужские, либо женские гонады. Гермафродитные эудоксии не известны. Часто гонофор теряет манубриум и превращается в плавательный (“специальный”) колокол. В процессе жизненного цикла эудоксии отрываются от колонии, осуществляя размножение и расселение вида. Вместо оторвавшихся эудоксий на стволе развиваются новые кормидии — эудоксии. Эта особенность онтогенеза сифонофор отличает их коренным образом от жизненных циклов всех известных Hydrozoa.

Таким образом, из всех 87 фенотипических особенностей, названных и проанализированных

ранее (Marques, Collins, 2004) примерно восемь могут быть названы общими для части Hydrozoa и Siphonophora (4 — мезоглея не клеточная; 7 — стенотелы есть или нет; 9 — десмонемы есть или нет; 10 — мастигофоры есть или нет; 53 — два нервных кольца у гидромедуз и нектофоров — наружное и внутреннее; 57 — наличие велума у гидромедуз и нектофоров; 64 — наличие радиальных каналов у гидромедуз и нектофоров; 68 — гонады развиваются на манубриуме у сифонофор, у наркомедуз и у медуз Anthoathecata).

По приведенным выше морфологическим характеристикам 12 признаков отличают Siphonophora от Hydrozoa.

1. Размеры и строение яйца; 2. Характер гастрულიции; 3. Особенности структуры мезоглеи; 4. Книдом и уникальные типы книдоцист в его составе; 5. Отсутствие “органов” равновесия и фоторецепции; 6. Почти полное отсутствие скелетных образований; 7. Покрываемые ресничками колониальные личинки; 8. Особенности строения ствола колоний, подразделяющегося по морфологическим и физиологическим параметрам на две части; 9. Высокий уровень полиморфизма колоний; 10. Модульная организация одной из частей ствола (сифосомы) колоний; 11. Кормидии — прикрепленные к сифосому колониальные модули; 12. Эудоксии — отрывающиеся от сифосомы колониальные модули.

Как было сказано выше, все уникальные для сифонофор признаки, начиная от эмбриологических, гистологических, тканевых, вплоть до дефинитивных особенностей, начиная от высокого уровня полиморфизма зооидов, до общего плана строения ствола колоний связаны с выработкой адаптаций к пелагическому образу жизни и отсутствию в жизненном цикле прикрепительной донной стадии. Адаптогенез, как приспособительный характер эволюции, должен быть положен в основу рассмотрения филогении сифонофор, что не может не отражаться на классификации этой группы пелагических организмов. Молекулярная филогенетика должна объяснять родственные отношения этой и близких групп, например, родство с Hydrozoa, Anthoathecata (рис. 1), но не влиять на таксономический ранг группы Siphonophora. Таким образом, здесь и далее Siphonophora рассматриваются как класс.

Ниже предлагается диагноз класса Siphonophora.

Морские, пелагические, или бенто-пелагические, лишенные прикрепленной донной стадии колониальные организмы, у которых ствол подразделяется на две морфологически и физиологически различающиеся части. Высокая степень полиморфизма выражена в присутствии зооидов медузоидной и полипоидной природы. Часть

ствола, несущая плавательные зоиды, нектосом, выполняет функции передвижения колонии. Другая часть ствола, сифосом имеет модульную организацию: на нем зоиды располагаются группами — модулями. Сифосом выполняет в основном функции питания и размножения колонии. Одними из самых характерных признаков сифонофор можно считать наличие четырех (из общего числа 8), принадлежащих только им, типов нематоцист, присутствие в жизненном цикле ранних пелагических колониальных личинок и наличие дефинитивных колониальных, свободноплавающих модулей — эудоксий, осуществляющих функции расселения и размножения вида.

В класс Siphonophora резонно включать 4 отряда: Physophora, Calycophora, Cystonecta и Rhodaliida.

ВЫВОДЫ

По данным молекулярной филогении, обсуждаемые группы Cnidaria: Hydrozoa и Siphonophora связаны родственными отношениями, но вторые не составляют часть первых.

Названные фенотипические признаки позволяют отнести Siphonophora к самостоятельному классу типа Cnidaria (диагноз приводится).

Адаптогенетический или морфо-функциональный подход — основное направление изучения эволюции и систематики сифонофор.

Не вдаваясь в детали классификации Siphonophora ниже уровня отряда, полагаю, что во введении нового отряда Codonophora (Dunn et al., 2005a) на основании присутствия нектофоров и нектосомальной части ствола нет необходимости. Представляется, что, согласно предшествующей системе, вполне логично признание отрядов Cystonecta, Physophora и Calycophora.

Напротив, все известные представители группы Rhodaliida имеют в колонии ауорофор. Как бы ни трактовалась эта структура, ее наличие, строение, расположение, а так же строение колонии и бенто-пелагический образ жизни позволяют повысить ранг этого семейства до отряда.

Состав обсуждаемой группы выглядит следующим образом: класс Siphonophora включает отряды Physophora, Calycophora, Cystonecta и Rhodaliida.

БЛАГОДАРНОСТИ

Выражаю благодарность редакции “Зоологического журнала” за согласие разместить в томе, посвященном памяти Ю.В. Мамкаева, мою статью, касающуюся морфологии и классификации сифонофор. Благодарю также рецензентов за подробный разбор и критические замечания в отношении высказанных идей и стиля изложения ста-

тьи. Персональное спасибо Екатерине Александровне Шошиной за помощь в изготовлении иллюстративного материала и Павлу Владимировичу Кияшко за постоянную и безотказную помощь в отношении использования компьютерных программ.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абрамсон Н.И., 2013. Молекулярная и традиционная филогенетика. На пути к взаимопониманию. Современные проблемы биологической систематики // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 2.
- Алешин В.В., 2013. Филогения беспозвоночных в свете молекулярных данных: перспективы завершения филогенетики как науки. Современные проблемы биологической систематики // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 2.
- Беклемишев В.Н., 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, 1. М.: Наука. 432 с.
- Боженова О.В., Гребельный С.Д., Степаньянц С.Д., 1988. Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: Зоологический институт АН СССР. С. 71–74.
- Иванова-Казас О.М., Кричинская Е.Б., 1988. Курс сравнительной эмбриологии беспозвоночных животных. Л.: Изд. Ленинградского университета. 352 с.
- Мамкаев Ю.В., 2004. Дарвинизм и номогенез. Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.—СПб. Изд. КМК. С. 114–143.
- Мечников И.И., 1870. Материалы к познанию сифонофор и медуз // Изв. общ. любит. естествозн., антрополог. и этногр. Т.VIII. С. 295–370. — 1874. Исследования о развитии медуз и сифонофор. Собрание сочинений. Изд. АН СССР. М.—Л. 1955. С. 425–473. — 1886. Эмбриологические исследования над медузами. Материалы к генеалогии примитивных органов. Избранные биологические произведения. Изд. АН СССР. М.—Л. 1950. С. 271–471.
- Павлинов И.Я., 2005. Введение в современную филогенетику. М.: Изд. КМК. 391 с.
- Потапова Е.Г., 2013. Морфо-биологический подход в филогенетике (возможности и ограничения). Современные проблемы биологической систематики // Труды Зоологического института РАН. Приложение № 2.
- Степаньянц С.Д., 1967. Сифонофоры морей СССР и северной части Тихого океана. Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. Инст. АН СССР. Наука. 96. 216 с. — 2012. Класс — Сифонофоры. Иллюстрированные определители свободноживущих беспозвоночных евразийских морей и прилегающих глубоководных частей Арктики. Т. 3. Стрекающие, гребневики. М.—СПб.: Изд. КМК. С. 31–45.
- Юдин К.А., 1974. О понятии “признак” и уровнях развития систематики животных // Труды Зоологического института АН СССР. 53. С. 5–29.

- Agassiz A., 1865. North American Acalephae. Illustr. Catal. Mus. Comparative Zool. Harvard Coll. Cambridge. № II. P. I–XIV. 234 p.
- Beklemishev V.N., 1969. Principles of comparative anatomy of invertebrates. I. Protomorphology. Edinburgh: Oliver & Boyd.
- Bigelow H.B., 1911. The Siphonophorae. (Reports of the scientific results of the expedition to the eastern tropical Pacific, in the charge of Alexander Agassiz, by the U.S. Fish. Commission steamer "Albatross", from October, 1904, to March, 1905) // Mem. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. 38(2). C. 171–401.
- Bouillon J., Gravili C., Pages F., Gili J.-M., Boero F., 2006. An Introduction to Hydrozoa // Mem. Mus. nat. d'Histoire naturelle. Paris. T. 194. 592 p.
- Carré D., 1967. Étude du développement larvaire deux siphonophores *Lensia conoidea* (calycophore) et *For-skalia edwardsi* (physonecte) // Cah. Biol. Mar. 8. C. 233–251.
- Carré D., 1969. Étude du développement larvaire de *Sphaeronectes gracilis* (Claus, 1873) et de *Sphaeronectes irregularis* (Claus, 1873), siphonophores calycophores // Cah. Biol. Mar. 10. C. 31–34.
- Carré C., Carré D., 1995. Ordre des Siphonophores. Traité de zoologie. T. III. Anatomie, systématique, biologie. Fasc. II. Cnidaires, Cténaires. Masson. Paris. C. 523–596.
- Chapman G., 1966. The structure and function of the mesoglea. The Cnidaria and their evolution. Acad. Press. London. P. 147–168.
- Collins A.G., 2000. Towards understanding the phylogenetic history of Hydrozoa: hypothesis testing with 18S gene sequence data // Sci. Mar., 64, suppl. 1. C. 5–22. — 2002. Phylogeny of Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles // Journ. Evol. Biol. 15. P. 418–32. — 2013. Recent Insights into Cnidarian Phylogeny // National Marine Fisheries Service Laboratory/ National Mus. of Nat. Hist. Smithsonian Inst. Washington. № 38. P. 139–149.
- Daly M., Brugler M.R., Gartwright P., Collins A.G., Dawson M.N., et al., 2007. The Phylum Cnidaria: A Review of Phylogenetic Patterns and Diversity. 300 Years After Linnaeus // Zootaxa, 1668. P. 127–182.
- Dunn C.W., Pugh P.R., Haddock S.H.D., 2005a. Molecular phylogenetics of the Siphonophora (Cnidaria), with implications for the evolution of functional specialisation // System. Biol. 54(6). P. 916–935. — 2005b. *Mar-rus claudanielis*, a new Species of deep-sea physonect siphonophore (Siphonophora, Physonectae) // Bull. Mar. Sci. 76 (3). P. 699–714.
- Freeman G., 1983. Experimental studies on embryogenesis in hydrozoans (Trachylina and Siphonophora) with direct development // Biol. Bull. 165 (3). P. 591–618.
- Hadzi J., 1918. Shvaćanije sifonofora // Rad. Jugoslav. Akad. Znanosti Umjet, Zagreb. 219. S. 195–277. — 1944. Turbellarien – Theorie der Knidarien. Phylogenie der Knidarien und ihre Stellung im Tiersystem // Dela Slovenska Akad. Znan. Umetr Ljubljana Nat. Prirod Razred. 3. S. 1–38.
- Haackel E., 1869. Zur Entwicklungsgeschichte der Siphonophoren. Natuurk. Verh. Prov. Utrecht Genoot. Vet. 1(6). 120 S. — 1888. Report on the Siphonophorae collected by H.M.S Challenger during the years 1873–1876. Rep. Sci. Res. H.M.S. Challenger (Zool.). 28. 380 S.
- Huxley T.H., 1859. The oceanic Hydrozoa: a description of the Calycophoridae and Physophoridae observed during the voyage of H.M.S. "Rattlesnake" in the years 1846–1850. The Ray Society. London. UK. 144 p.
- Hyman L.H., 1940. The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora. NY and London: McGraw–Hill Company, Book. Inc. 726 p.
- Leloup E., 1954. A propos des siphonophores. Volume jubilaire Victor van Straelen. Bruxelles. 2. 643 c.
- Leuckart R., 1853. Zoologische Untersuchungen. I. Die Siphonophoren. 95 S. — 1854. Zur näheren Kenntniss der Siphonophoren von Nizza // Arch. Naturgesch. Jahrg. 22. S. 249–377.
- Mackie G.O., 1960. Studies on *Physalia physalis* (L.). Behaviour and Histology // Discov. Rep. 30. P. 371–403.
- Mapstone G.M., 2009. Siphonophora (Cnidaria: Hydrozoa) of Canadian Pacific Waters. National Research Council Canada. Res. Press. Ottawa. № 49732. 302 p.
- Marques A.C., Collins A.G., 2004. Cladistic analysis of Medusozoa and cnidarian evolution // Invertebrate Biology. 123(1). P. 23–42.
- Pugh P.R., 1983. Benthic siphonophores: a review of the family Rhodaliidae (Siphonophora, Physonectae) // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B. Biological Sciences. 301 (1105). P. 165–300.
- Schäfer W., 1996. "Coelenterata" Cnidaria, Ctenophora. Spezielle Zoologie. Teil 1. Einzeller und Wirbellose Tiere. S. 143–187.
- Stepanjants S.D., Kosobokova K.N., 2006. Medusae of the genus *Rhabdoon* (Hydrozoa: Anthomedusae: Tubularioidae) in the Arctic Ocean // Mar. Biol. Res. 2. P. 388–397.
- Tardent P., 1978. Coelenterata, Cnidaria. Morphogenese der Tiere. Lf. I: A - 1. C. 71–415.
- Totton A.K., 1954. Siphonophora of the Indian Ocean together with systematic and biological notes on related species from other oceans // Discov. Rep. 27. 161 p. — 1960. Studies on *Physalia physalis* (L.). Part I. Natural History and Morphology // Discov. Rep. 30. P. 301–408. — 1965. A synopsis of the Siphonophora. British Museum (Natural History). London. UK. 230 p.
- Vogt C., 1852. Ueber die Siphonophoren // Zeitschr. Wiss. Zool. S. 522–525. — 1854. Recherches sur les animaux inférieurs de la Méditerranée. Mem. Inst. Nat. Genev. I. 164 p.
- Werner B., 1984. Cnidaria. Ctenophora. Lehrbuch der Speziellen Zoologie. Band I Wirbellose Tiere. Jena: Gustav Fischer Verlag. S. 1–305.

**MORPHOLOGY AND CLASSIFICATION OF SIPHONOPHORES
(BASED ON TRADITIONAL AND ADVANCED CONCEPTS)****S. D. Stepanjants***Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St. Petersburg 199034, Russia**e-mail: sofia@zin.ru*

The necessity to use data on the morphology, embryology and life cycle of siphonophores along with results obtained by phylogenetic systematic methods to justify their classification is discussed. Twelve non-recorded previously characters pointing to the unique position of Siphonophora in relation to hydrozoan groups of the same taxonomic rank are described. An idea to consider Siphonophora as an independent class within the type of Cnidaria is considered. The position of specialists on phylogeny who neglect phenotypic characters and their importance for the solution of phylogenic and classification problems is criticized.