

Астогенез *Cribrilina annulata* (Fabricius, 1780) (Bryozoa: Cheilostomata): норма и аномалия

Е.Б. Ягунова

*Кафедра зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета СПбГУ, Университетская наб., д. 7/9, Санкт-Петербург, 199034 Россия.
e-mail: katrin.home@mail.ru*

РЕЗЮМЕ: Около 6000 молодых колоний *Cribrilina annulata* (Fabricius, 1780) были собраны с различных субстратов в летние месяцы 2000–2002 года в Баренцевом и Белом морях. Все колонии были картированы. После анализа последовательности почкования зооидов для этого вида описано теоретическое морфопространство строения зоны раннего астогенеза, подсчитано число возможных вариантов ее строения. Для собранных колоний определено число реализованных вариантов строения и, тем самым, описано эмпирическое морфопространство строения зоны раннего астогенеза. Показано, что реализована лишь очень небольшая часть теоретически возможных вариантов, причем доля реализованных вариантов убывает с увеличением числа зооидов в колонии. Обнаруженные варианты строения существенно различаются по частотам. В связи с этим введено понятие наиболее часто реализующегося — «модального астогенеза».

При допущении «идеальной точности» процесса почкования (синхронизированном развитии всех возможных почек) смоделирован «идеальный» астогенез данного вида мшанки. Показано, что «идеальный» астогенез совпадает с модальным. Значит, наблюдающееся разнообразие строения колонии можно рассматривать как результат случайных отклонений от «идеальной» последовательности почкования зооидов. В таком случае наблюдающаяся пластичность формы колонии *C. annulata* при раннем астогенезе является не адаптивной, а случайной. Более того, анализ обнаруженных вариантов строения позволяет предположить, что колонии, наиболее сильно отличающиеся от «идеальных», не выживают.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: модульное строение, астогенез, мшанки, *Cribrilina annulata*.

Astogeny of *Cribrilina annulata* (Fabricius, 1780) (Bryozoa: Cheilostomata): the standard and the anomalies

E.B. Yagunova

*Department of Invertebrate Zoology, Biology and Soil Science Faculty, St.-Petersburg state university, Universitetskaya nab., 7/9, St.-Petersburg, 199034 Russia.
e-mail: katrin.home@mail.ru*

ABSTRACT: About 6000 young colonies of *Cribrilina annulata* (Fabricius, 1780) were collected from different substrates during consecutive summer seasons of 2000 – 2002s in the White and Barents seas. All colonies have been mapped. After analysing budding pattern, the theoretical morphospace of the structure of early astogenesis zone has been described. Then the

number of theoretically possible types of structures has been determined. For the collected colonies the number of realized structures has been counted and, thus, the empirical morphospace of early astogenesis zone has been described as well. It has been demonstrated that only a small part of all theoretically possible colony structures are realized in nature, the proportion of the realized variants decreasing with the increase of the number of zooids in the colony. The frequencies of the discovered structure variants turned out to be considerably different. The astogenesis leading to the most common colony structure has been called the “modal astogenesis”.

The “ideal” astogenesis has been constructed on the assumption of “the perfect precision” of the budding process (synchronized development of all the possible buds). The “ideal” and the “modal” astogenesis have been shown to coincide. So, the diversity of colony structures can be interpreted as a result of fluctuations, accidental deviations from the “ideal” budding mode. This means that the observed plasticity of the colony formity in early development of *C. annulata* is not adaptive but random. Furthermore, the analysis of the structure variants in collected colonies suggests that the colonies most divergent from the “ideal” ones lack vitality and die.

KEYWORDS: modular construction, astogeny, Bryozoa, *Cribrilina annulata*.

Введение

Модульные организмы обычно противопоставляют унитарным. Основное их отличие состоит не столько в наличии повторяющихся сходных модулей, сколько в самой двухуровневости, иерархичности организации, достигаемой за счет такого повторения (McKinney, Jackson, 1989; Rosen, 1979). Модульный, в частности колониальный, организм обладает собственными, эмергентными свойствами, не сводимыми к свойствам составляющих его элементов (Sanchez, Lasker, 2003). Для колонии все аспекты формирования структур надзооидального уровня обозначают термином астогенез (Pachut et al., 1991).

Одним из непосредственных следствий модульного строения считается крайне высокая пластичность формы. Марфенин (1993) указывает, что простор для формообразования на уровне колониального организма обеспечивается за счет того, что генетические ограничения, свойственные одиночным организмам, действуют лишь на уровне зооида, а не всей колонии. Одновременно подчеркивается, что для сидячего колониального организма пластичность формы адекватно соответствует асимметрии окружа-

ющей среды (Марфенин, 1993). Для подвижного унитарного организма окружающая среда обычно симметрична, что ведет к билатеральности или к радиальной симметрии, в то время как для колониальных организмов «слабая генетическая предопределенность формы как нельзя лучше соответствует успешному освоению асимметричных сред» (Марфенин, 1993, с.120). Тем не менее, столь высокая пластичность реализуется в рамках определенных закономерностей, что позволяет рассматривать астогенез как некоторый суперонтогенез — онтогенез на уровне единицы высшего порядка (Pachut et al., 1991).

Считается, что наибольшего совершенства колониальная организация мшанок достигла в отряде Cheilostomata (Ryland, 1979). В этой группе эволюционно более древними считаются инкрустирующие формы (все зооиды колонии контактируют с субстратом), а среди них первичными — формы с так называемой унисериальной формой роста, формирующие на субстрате ветвящиеся цепочки зооидов (McKinney, Jackson, 1989; Никулина, 2000). Последующее возникновение мультисериальных колоний, образующих на субстрате сплошные «пятна», трактуется как результат гетерохронии — изменения вре-

мени закладки почек (Никулина, 2001а). Именно инкрустирующий мультисериальный рост приводит к формированию наиболее сложно организованных колоний.

Нельзя не заметить, что закономерный астогенез колоний и высокая пластичность их формы представляют собой противоположные свойства: чем жестче закономерности роста, тем меньшее разнообразие может быть достигнуто. В данной работе исследуется степень изменчивости формы колонии и механизмы ограничения этой изменчивости.

В качестве объекта был выбран широко распространенный, обитающий на различных субстратах, хорошо изученный морфологически вид инкрустирующей мшанки *Cribrilina annulata* (Fabricius, 1780).

Материал и методы

Материал собирали в летние месяцы 2000–2002 годов в Баренцевом (Восточный Мурман, вблизи пос. Дальние Зеленцы) и Белом (губа Чупа Кандалакшского залива и Соловецкий залив) морях. Колонии *C. annulata* собраны с различных субстратов (камни, талломы водорослей *Laminaria saccharina*, *Odontalia dentata*, *Phycodrys rubens*, *Phyllophora interrupta*) при помощи кошки или с использованием легководолазного снаряжения. Для исследования отбирали молодые колонии (размером 1–9 зооидов). Картированы были те колонии, в которых не было видимых препятствий к почкованию анцеструлы (контактов с краем субстрата или другими обрастателями) — таких было подавляющее большинство. При картировании для каждого зооида устанавливалось, в результате почкования каких зооидов он сформировался. Учитывали только полностью сформированные зооиды — те, у которых обызвествлена дистальная стенка. Всего было картировано около 6000 колоний.

Одной из простейших характеристик морфологического разнообразия строения колоний является количество различных вариантов расположения зооидов (этот показатель аналогичен показателю «число ви-

дов», используемому для оценки видового разнообразия). Эмпирические значения этого показателя (R_n) были определены для колоний каждого размера.

После анализа последовательности развития почек зооидами этого вида рассмотрены две модели астогенеза. Первая из них, «идеальный астогенез», построена в предположении, что почкование всех зооидов колонии происходит путем идеальной точной реализации одной и той же программы, случайные факторы отсутствуют. Во второй модели — модели «случайного астогенеза» — описано множество «теоретически допустимых» астогенезов в предположении, что почкование зооидов не скоординировано, случайные факторы оказывают существенное влияние на процесс роста колонии. На основании анализа второй модели вычислены теоретические значения показателя R_n , то есть теоретически возможное количество вариантов строения колонии. Затем проведено сравнение этих моделей с астогенезами реальных колоний.

Для дальнейшей количественной оценки морфологического разнообразия реализованных астогенезов применен один из информативных индексов — индекс Шеннона

$$I = -\sum p_i \cdot \ln p_i$$

(p_i — доля колоний определенного строения среди всех колоний данного размера). Этот индекс применяется в экологии для оценки видового разнообразия и имеет два важных достоинства: он является непараметрическим, и, кроме того, позволяет оценивать одновременно и выровненность видового состава, и его богатство (Мэгарран, 1992). В нашем случае индекс Шеннона позволяет оценить и собственно разнообразие вариантов строения колонии *C. annulata*, и степень преобладания одних вариантов строения по сравнению с другими.

Почкование зооидов

Личинки *Cribrilina annulata* в результате метаморфоза дают начало анцеструле — пер-

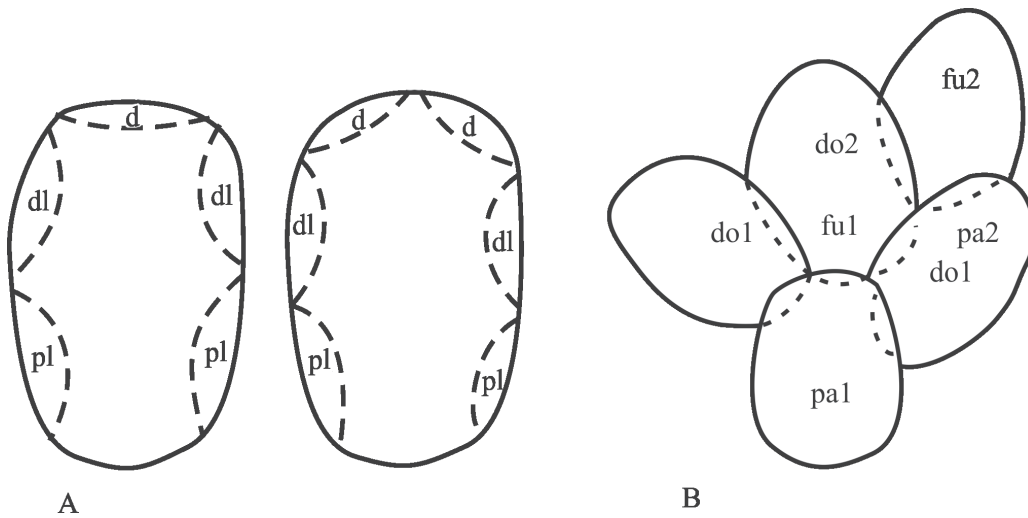


Рис. 1. А. Типичные варианты расположения сайтов почкования зооида *Cribrilina annulata*. В. Типичное срастание почек материнских и дочерних зооидов.

d — дистальные, **dl** — дисто-латеральные, **pl** — прокси-латеральные сайты; **pa1**, **pa2** — материнские зооиды, **do1**, **do2** — их дочерние зооиды, **fu1**, **fu2** — зооиды, образованные слиянием почек.

Fig. 1. А. The common location of budding sites for *Cribrilina annulata*. В. The typical fusion of parental and daughter buds.

d — distal, **dl** — disto-lateral, **pl** — proxy-lateral sites; **pa1**, **pa2** — parental zooids, **do1**, **do2** — their daughter zooids, **fu1**, **fu2** — zooids formed by fusion of the buds.

вому зооиду формирующейся колонии. Остальные зооиды образуются путем почкования. Процесс формирования почки у этого вида хорошо изучен (Ostrovsky, 1998; Powell, 1967; Никулина, 1999, 20016). Развитие почки начинается в пределах ограниченной зоны родительского зооида — сайта почкования, который может иметь латеральное или дистальное расположение. Наиболее типичными являются два варианта расположения сайтов почкования, приведенные на рисунке 1А. В обоих случаях имеются парные прокси-латеральные и парные дисто-латеральные сайты почкования. Кроме этих четырех латеральных сайтов имеются один или два дистальных.

При формировании нового зооида обызвествление его стенок осуществляется от проксимального края к дистальному. По этой причине закладка сайтов почкования всегда происходит в строгой последовательности, начиная от проксимального края зооида. В таком же порядке развиваются и дочерние

почки: сначала прокси-латеральные, затем дисто-латеральные и самыми последними — дистальные. Почки анцеструлы формируются в обратной последовательности.

Формирование почки происходит только в том случае, когда прилежащее непосредственно к сайту почкования пространство свободно. Если происходит столкновение двух почек, находящихся на ранних стадиях формирования, то эти почки сливаются и дают начало одному дочернему зооиду (Никулина, 1999, 20016). Так как зооиды растущей колонии покрывают субстрат плотно, не оставляя свободного места, то в прокси-латеральных сайтах почкования формирование дочерних зооидов происходит редко. По этим же причинам в колонии мало зооидов, имеющих единственный материнский зооид (Ягунова, 2002). Типичной является ситуация слияния почек, формирующихся в дистальном сайте материнского зооида и в дисто-латеральном сайте дочернего зооида (Рис. 1В).

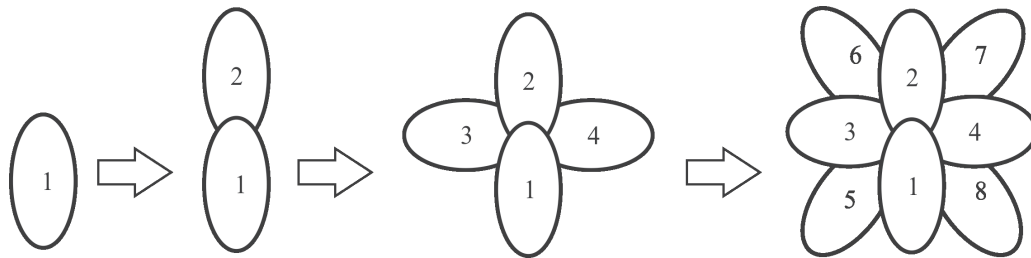


Рис. 2. Последовательность развития колонии *C. annulata* при реализации «идеального» астогенеза.
Fig. 2. The “ideal” development of *C. annulata* colony.

Результаты

«Идеальный» астогенез

Представим себе, что формирование и развитие почек в раннем астогенезе *C. annulata* происходит «идеально точно», то есть, выполнены четыре условия. (1) Из всех сайтов почкования развиваются почки. (2) Парные сайты почкования формируются синхронно. (3) Время между формированием последовательных сайтов одинаково для всех зооидов колонии. (4) Это время такое же, как время, необходимое растущему зооиду для формирования первой почки. В этом случае ранний астогенез *C. annulata* происходит бы следующим образом (Рис. 2):

1. Анцеструла (зооид 1).
2. Стадия двух зооидов: анцеструла и ее дистальный дочерний зооид (зооид 2).
3. Стадия четырех зооидов: дисто-латеральные почки анцеструлы и прокси-латеральные почки второго зооида формируют зооиды 3 и 4.
4. Стадия восьми зооидов: из прокси-латеральных почек анцеструлы, прокси-латеральных почек зооидов 3 и 4 и дисто-латеральных почек зооида 2 (все эти почки развиваются синхронно) формируются зооиды 5–8.
5. Далее формируются зооиды из дистальной почки зооида 2, прокси-латеральных почек зооидов 5–8, а также дисто-латеральных почек зооидов 3 и 4. На этой же стадии начинается формирование прокси-

мальной (относительно анцеструлы) части колонии — за счет почкования зооидов 5 и 8.

Стадии трех и пяти–семи зооидов отсутствуют в идеальном астогенезе, так как синхронное почкование приводит к одновременному формированию зооидов 3 и 4, а также зооидов 5–8.

При дальнейшем развитии по такой же схеме происходит формирование «идеальной» колонии, которая билатерально симметрична, ее проксимальная часть развивается с некоторой задержкой относительно дистальной части (формирование проксимальной части начинается только когда число зооидов в колонии достигает восьми). В такой колонии у зооида всегда формируется только один дистальный дочерний зооид, так как даже при наличии двух дистальных сайтов почкования их почки будут развиваться одновременно и, следовательно, сольются. Морфогенез такой колонии жестко детерминирован закономерностями почкования, расположение зооидов однозначно определяется их количеством.

«Случайный» астогенез

Реальная колония, конечно же, отличается от только что описанной идеальной. В реальной колонии синхронность развития симметричных почек может отсутствовать (например, зооиды 3 и 4 могут формироваться не одновременно, а последовательно). В некоторых случаях почка может не сформироваться (например, из-за наличия механи-

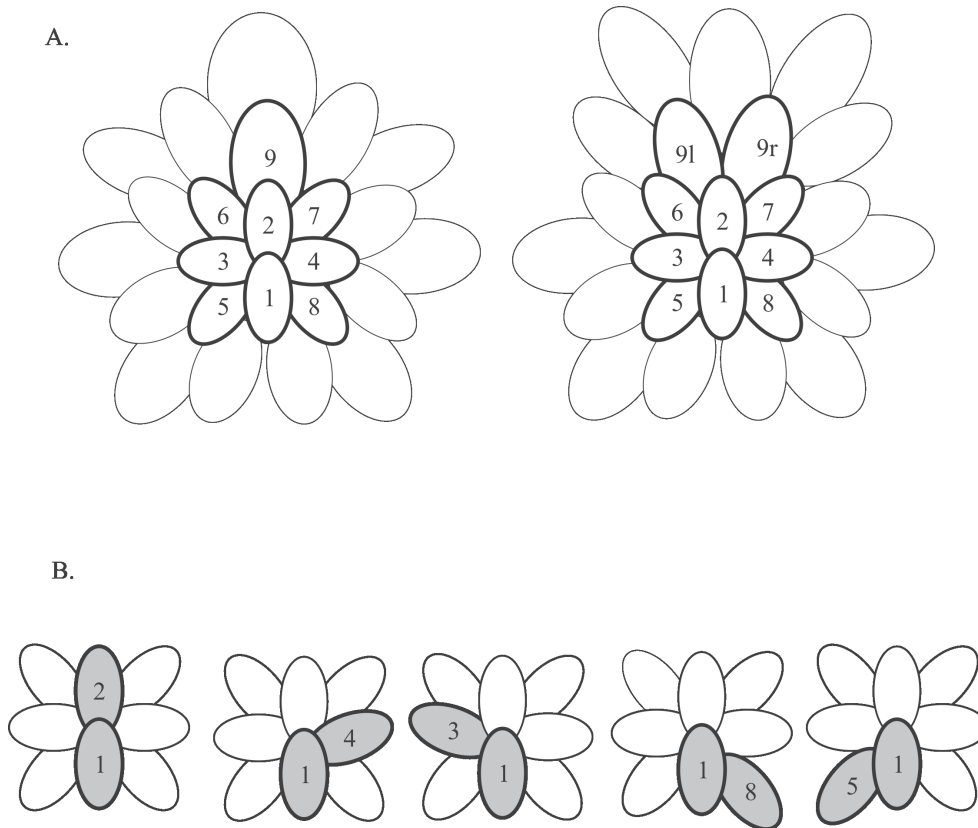


Рис. 3. А. Схемы возможного строения фрагмента колонии *C. annulata*. Обозначены зоиды, составляющие зону раннего астогенеза.

В. Все возможные варианты строения колонии на стадии двух зоидов.

Выделены те зоиды зоны раннего астогенеза, которые входят в колонию. Обозначения зоидов 1–9 как на Рис. 2; 9l и 9r — сестринские зоиды (левый и правый), формирующиеся вместо зооида 9.

Fig. 3. A. The schematic description of *C. annulata* colony fragment.

The zooids comprising the early astogenesis zone are marked.

B. All possible variants of the colony structure at the two-zooids stage.

The zooids included in the colony are grey. The symbols of the zooids 1–9 are the same as in the figure 2; 9l and 9r are the sibling zooids (left and right) that can arise in place of zooid 9.

ческого препятствия на субстрате). Иногда уже сформировавшийся зоид гибнет по каким-либо причинам. Время между образованием последовательных почек одного зооида варьирует. То есть «идеальной точностью» процесс почкования не обладает.

Если полностью отказаться от четырех сформулированных при моделировании идеального астогенеза условий, то при одном и том же количестве зоидов строение колонии (расположение зоидов) может быть различным. Назовем такой астогенез «слу-

чайным», противопоставляя его жестко детерминированному «идеальному». При таком астогенезе формирование зоидов 2–8 может происходить почти в любом порядке. Более того, проксимальный и латеральный рост колонии возможен при развитии лишь некоторых из них, но не обязательно всех. В частности, при одновременном формировании почек зоидами 6 и 7 в результате их слияния может сформироваться единый дочерний зоид 9. В противном случае могут образоваться два зооида — 9l и 9r (Рис. 3А).

Назовем зооиды 2–8, а также зооиды 9, 9l, 9r зооидами раннего, а все остальные — зооидами позднего астогенеза (Рис. 3А) и оценим число теоретически возможных вариантов строения зоны раннего астогенеза в колонии небольшого размера.

Поскольку синхронность почкования и обязательность развития всех почек больше не предполагается, то уже на стадии двух зооидов возможно пять вариантов строения колонии. Эти пять вариантов определяются тем, какая именно почка анцеструлы дала дочерний зооид (Рис. 3В). В колонию, состоящую из n зооидов ($n \leq 9$), могут входить как зооиды раннего, так и позднего астогенеза (Рис. 3А). Определим число возможных вариантов строения зоны раннего астогенеза в колонии из n зооидов ($n \leq 9$), то есть теоретическое значение показателя морфологического разнообразия R_n . Обозначим A_n число тех вариантов строения, при которых в колонию входят только зооиды раннего астогенеза. Как уже известно, $A_1=R_1=1$, $A_2=R_2=5$. Рассмотрим варианты строения колонии из трех зооидов. В колонию могут входить зооиды 1, 2 и любой из зооидов 3–9, 9l, 9r — это 9 вариантов. Если зооид 2 не входит в колонию, а из зооидов 3 и 4 входит ровно один, то возможны $2 \cdot 3=6$ вариантов. Еще два варианта получаются, если оба зооида 3 и 4 входят в колонию, или оба не входят. Всего получилось $9+6+2=17$, то есть $A_3=17$. Тогда $R_3=A_3+A_2=17+5=22$. Последнее соотношение объясняется следующим образом. Если колония состоит из анцеструлы и еще двух зооидов, то возможны два случая. В первом случае оба эти зооида могут оказаться какими-то из зооидов 2–9, 9l, 9r. Количество таких колоний — A_3 . Во втором случае только один из них — какой-то из зооидов 2–9, 9l, 9r. Этих колоний ровно столько, сколько существует колоний из двух зооидов, оба из которых входят в 1–9, 9l, 9r, а это и есть A_2 . Рассуждая аналогично, подсчитываем, что $A_4=46$, а тогда $R_4=A_4+A_3+A_2=46+17+5=68$. Значения A и R для следующих значений n приведены в таблице 1.

Рассмотренные варианты, следуя терминологии McGhee (1999), представляют со-

Таблица 1. Количество вариантов строения колоний. n — размер колонии (число зооидов);

A_n — теоретическое число вариантов строения, при которых в колонию входят только зооиды 1–9, 9l, 9r; R_n (theoretical) — теоретически рассчитанное и R_n (empirical) — реально обнаруженное число вариантов строения зоны раннего астогенеза для колоний разного размера. N — число собранных колоний для каждого n .

Table 1. The number of colony structure variants. n — colony size (the number of zooids); A_n — the theoretical number of the structure variants when the colony consists of zooids 1–9, 9l, 9r only; R_n (theoretical) — the theoretical and R_n (empirical) — the real discovered numbers of the variants of structure of the early astogenesis zone for the colonies of different sizes; N — the number of collected colonies for every n .

n	A_n	R_n (theoretical)	R_n (empirical)	N
2	5	5	5	2215
3	17	22	12	971
4	46	68	15	1499
5	87	155	21	369
6	107	262	24	398
7	83	345	34	257
8	29	374	25	166
9	10	384	24	114

бой перечисление элементов теоретического морфопространства строения зоны раннего астогенеза молодой (2–9 зооидов) колонии *C. annulata*. Отметим, что доля билатеральных вариантов строения (симметричных относительно оси анцеструлы) крайне мала. Формирование проксимальной части колонии относительно дистальной несколько запаздывает (начинается не ранее стадии трех зооидов), но начинается существенно раньше, чем при «идеальном» астогенезе.

Реальный астогенез

В результате картирования молодых колоний *C. annulata* составлен список реализованных вариантов строения зоны раннего астогенеза. Число обнаруженных вариантов для каждого n , то есть эмпирические значе-

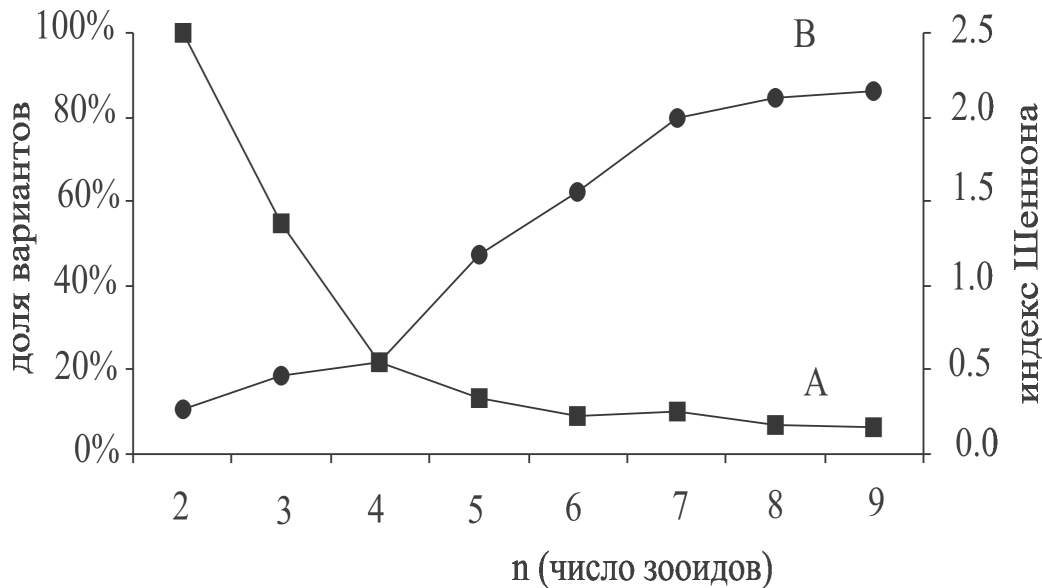


Рис. 5. А (квадраты) — доля реализованных вариантов строения зоны раннего астогенеза от всех теоретически возможных в колониях разного размера. В (круги) — индекс Шеннона морфологического разнообразия строения колоний.

Fig. 5. A (squares) — the realized variants of the early astogenesis zone structure as a proportion of all theoretically possible ones for colonies of different sizes. B (circles) — the Shannon's index (the entropy) of the morphological diversity of the colonies structure.

ния индекса R_n , приведены в таблице 1. Для $n=2$ встречены все теоретически возможные варианты строения. Для больших значений n обнаруживаем, что число найденных вариантов строения меньше, чем число теоретически возможных, причем доля реализованных вариантов убывает (Рис. 4). При $n \leq 6$ число изученных колоний весьма велико — оно превосходит количество возможных вариантов строения. Однако, несмотря на это, найти все теоретически допустимые варианты не удалось.

Среди обнаруженных способов расположения зооидов можно выделить более и менее обычные. Наиболее частый порядок почкования анцеструлы, обнаруженный в 93 %, соответствует ходу «идеального» астогенеза. При этом дочерний зооид развивается из дистальной почки анцеструлы. В 6,7 % случаев дочерний зооид формируется из дистолатеральной почки, то есть реализуется второй или третий вариант, из приведенных на

рисунке 3А. Только в 0,3 % случаев развитие происходит из прокси-латеральной почки — эти варианты приведены на рисунке 3А последними. Заметим, что варианты строения колонии из двух зооидов, приведенные на рисунке 3А вторым и третьим, также как варианты, приведенные четвертым и пятым, отличаются только «ориентацией» — тем, левая или правая часть колонии развивается приоритетно. На рисунке 5 для каждого размера колонии указаны частоты всех встречаемых вариантов строения. При этом те варианты расположения зооидов, которые отличаются только ориентацией, объединены. Схема самого типичного расположения зооидов также приведена на рисунке 5. При $n=2, 4, 8$ наиболее часто обнаруживаем строение, соответствующее «идеальной» колонии. Число колоний из трех зооидов существенно меньше, чем из двух или четырех (Табл. 1), а колоний из пяти зооидов относительно мало по сравнению с колониями из

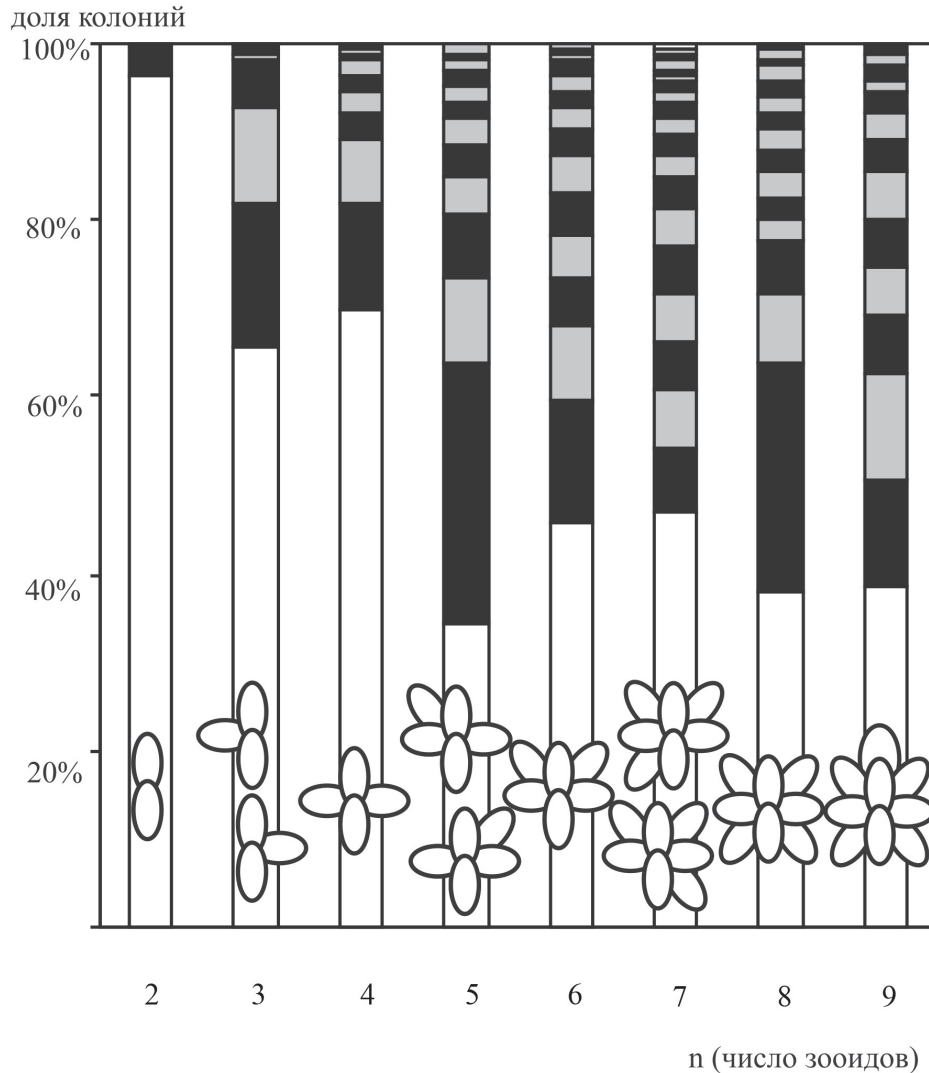


Рис. 4. Эмпирические частоты различных вариантов строения зоны раннего астогенеза для колоний разного размера.

Белая часть столбика — наиболее типичное строение, схема которого приведена, остальные полосы — частоты прочих вариантов строения, упорядоченных по их убыванию. Число полос в столбике — количество различных вариантов строения. Колонии, отличающиеся лишь ориентацией, учтены вместе.

Fig. 4. The empirical frequencies of different variants of the early astogenesis zone structure for the colonies of different sizes.

The white part of every column corresponds to the most frequent colony structure. The scheme of a colony with such a structure is given. Grey and black bands in the columns correspond to other variants. The number of the bands in every column equals to the number of the found colony structure variants. The colonies which are different in the orientation only are counted together.

четырёх и шести зооидов. Это означает, что часто происходит синхронное развитие сразу в колониях из двух или четырёх зооидов сразу двух почек, в частности, практически од-

новременно формируются зооиды 3 и 4. В дальнейшем дистальная часть колонии развивается приоритетно: в 62 % колоний, состоящих из шести зооидов, сформированы дистальные зооиды 6 и 7, в 4 % — проксимальные зооиды 5 и 8, а в остальных случаях — один дистальный и один проксимальный зооид. При $n=7$ происходит «достройка» колонии, и, в результате, самое типичное расположение восьми зооидов опять соответствует «идеальному» варианту. Затем снова наблюдается отчетливый приоритет в развитии дистальной части — формируется дистально расположенный зооид 9.

Для того чтобы охарактеризовать вариативность раннего астогенеза, оценим морфологическое разнообразие строения колоний при каждом n с помощью индекса Шеннона. Значения этого индекса возрастают с ростом n (Рис. 4). Увеличение значений индекса Шеннона может происходить из-за увеличения количества вариантов строения или из-за более равномерной представленности этих вариантов. В нашем случае рост числа обнаруженных вариантов строения при $n>4$ не наблюдается (R_n эмпир. — Табл. 1).

Все обнаруженные варианты строения представляют собой элементы эмпирического морфопространства строения зоны раннего астогенеза молодой (2–9 зооидов) колонии *C. annulata*. Наиболее часто встречаются те варианты строения реальной колонии, которые соответствуют «идеальному» астогенезу. В большинстве колоний дистальная часть развивается приоритетно относительно проксимальной. Развитие проксимальной части в реальных колониях начинается позже, чем при «идеальном» астогенезе.

Обсуждение

Рассматривая множество «случайных» астогенезов в качестве теоретического морфопространства строения колонии, можно считать «идеальный» астогенез точкой в нем, а реальные астогенезы — подмножеством, содержащим эту точку.

Приведенные данные по реальным колониям показывают, с одной стороны, что последовательность формирования дочерних зооидов не является абсолютно жесткой. Например, первая развивающаяся почка анцеструлы чаще всего бывает дистальной, но может быть дисто-латеральной, или даже прокси-латеральной. С другой стороны, малая доля реализованных вариантов и наличие ярко выраженного основного варианта строения свидетельствуют о детерминированности астогенеза. Действительно, отступления от «идеальной» последовательности почкования редки, и являются скорее исключением, чем правилом. Причем, чем сильнее нарушается эта последовательность, тем реже это происходит: вероятность того, что первый дочерний зооид анцеструлы сформируется из дистальной почки высока, из дисто-латеральной — ниже, а из прокси-латеральной — совсем маленькая. Исходя из этого, можно наблюдающееся разнообразие строения реальных колоний трактовать как результат случайных отклонений от «идеального» астогенеза. При этом более сильные отклонения менее вероятны. Тогда наиболее часто реализующийся астогенез является своего рода модальным классом в распределении астогенезов.

Совпадение этого модального класса с «идеальным» астогенезом позволяет заключить, что определенная последовательность формирования почек достаточна для объяснения строения колонии. То есть «упаковка» зооидов в колонии и, следовательно, форма колонии обусловлены реализацией генетических программ отдельных зооидов. Такая интерпретация наших результатов не противоречит высказывавшейся рядом авторов идее жесткой детерминированности раннего астогенеза (Medd, 1966; Hayward, 1980). Одновременно с этим становится не только объяснимым, но и закономерным то, что ранний астогенез все-таки варьирует (Gordon, 1971; Cancino, Hughes, 1988). Эту вариативность раннего астогенеза можно рассматривать как результат воздействия

многих случайных факторов, вызывающих отклонения от модального астогенеза. Эти факторы действуют все время в процессе роста колонии, вызванные ими отклонения могут «накапливаться». Результатом этого является увеличение морфологического разнообразия (Рис. 4, кривая В).

Теперь можно следующим образом уточнить соотношение теоретического и эмпирического морфопространных: реальные астогенезы представляют собой подмножество точек, сгущающихся к центру — к точке, соответствующей «идеальному» астогенезу (Рис. 6).

Многие теоретически допустимые варианты строения не были обнаружены в реальных колониях. Это означает, что приводящие к ним астогенезы не реализуются, или реализуются с чрезвычайно низкими вероятностями. Для их осуществления стандартная последовательность почкования должна была бы нарушаться большое количество раз. Можно предположить, что возникающее при реализации таких астогенезов расположение зооидов становится «все более неудачным» по мере роста колонии — не обеспечивает ее эффективного функционирования. Такие колонии оказываются нежизнеспособными и погибают. Возможно, именно элиминация тех колоний, в астогенезе которых «накопилось» слишком много ошибок, и является механизмом стабилизации астогенеза (Рис. 6). Таким образом осуществляемая регуляция достаточно типична для биологических систем: на каждом этапе развития возможны определенные сбои, ошибки, мутации. Некоторые из них фатальны для системы, вызывают ее гибель, другие затрудняют функционирование, не приводят к гибели, но понижают жизнеспособность. Третьи не оказывают существенного влияния на жизнеспособность системы, сохраняются в ней, иногда могут быть скорректированы дальнейшим развитием.

Мультисериальное почкование, ведущее к формированию сплошных колоний-пятен на субстрате, считается эволюционно бо-

лее поздним. Полагают, что оно стало возможным за счет гетерохронии: закладка почек зооида стала происходить еще до завершения его формирования. При этом дистальный рост колонии перестал доминировать над латеральным и проксимальным (Никулина, 2001б). Интересно, что при этом не достигнуто полное равноправие дистального и проксимального роста. Несмотря на то, что анцеструла *C. annulata* обзвещается вся одновременно, чаще всего первыми формируются именно ее дистальные сайты почкования. В дальнейшем развитии колонии также наблюдается преобладание дистального роста. К сожалению, наши данные не позволяют установить, почему проксимальные сайты анцеструлы в некоторых случаях формируют дочерние зооиды раньше, чем дистальные. Если это происходит, когда развитие дистальных почек началось, но прекратилось по каким-либо причинам, то это, по сути, не является отступлением от стандартной схемы почкования. В противном случае можно говорить о том, что в генотипе зооидов данного вида заложена возможность раннего развития проксимальных почек анцеструлы, но эта способность проявляется лишь в небольшой доле колоний.

Поскольку в анализе учитывались только колонии, развивающиеся без видимых внешних препятствий (контактов с другими обрастателями или краем субстрата), то представленные варианты характеризуют «нормальный» астогенез. Отметим, что ситуация, в которой анцеструла оседает практически вплотную к препятствию, мешающему развитию зооидов 2–4, достаточно редка. Это означает, что либо личинки так не оседают, либо такие анцеструлы не выживают. В первом случае приходится сделать вывод, что выбор личинкой точки оседания и ее ориентация на субстрате должны обеспечивать подходящее для дальнейшей реализации астогенетической программы расположение анцеструлы. Во втором случае приходим к выводу о столь жесткой детерминированности ранних стадий астогенеза, что не-

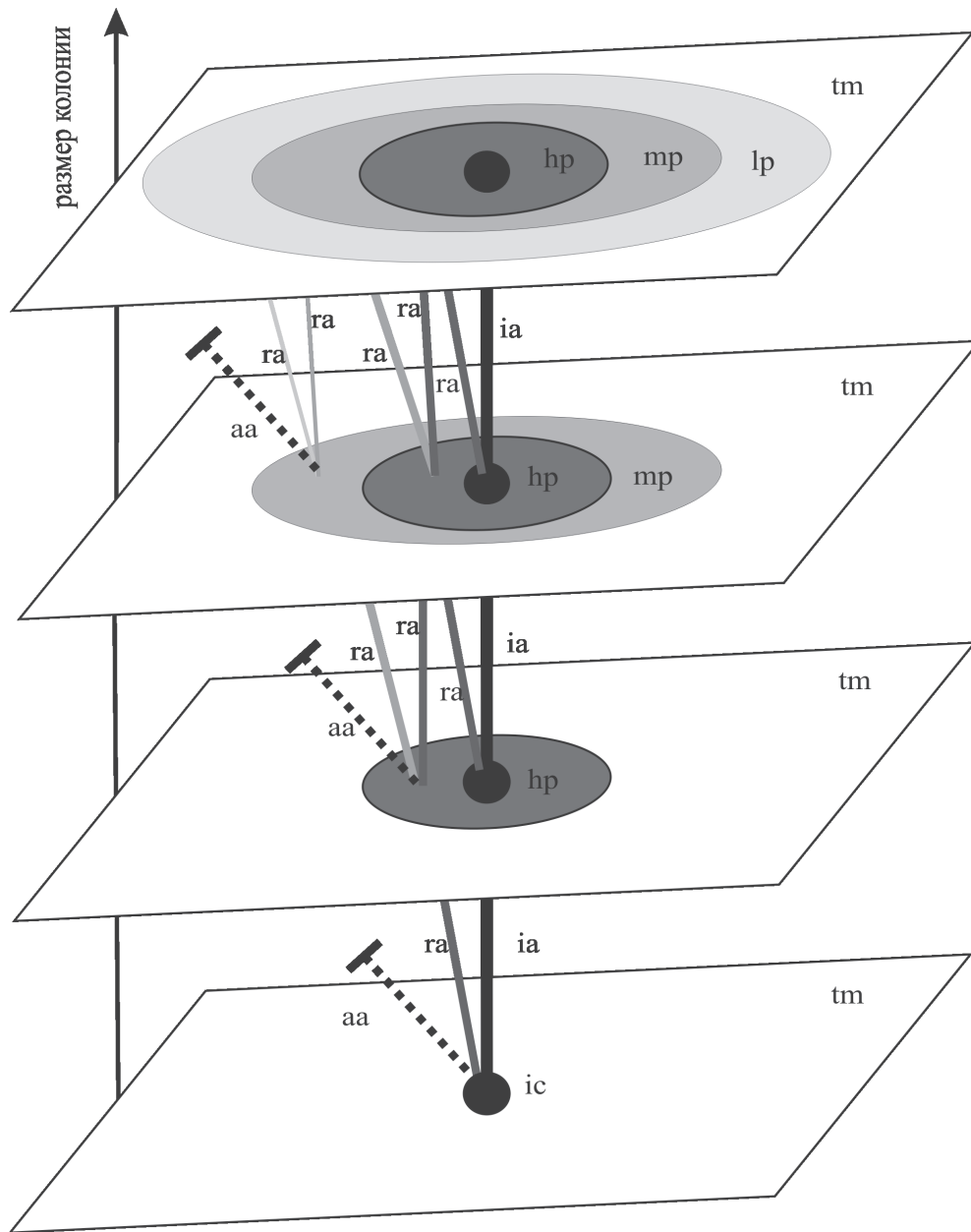


Рис. 6. Соотношение «случайного», «идеального» и реальных астогенезов.

Теоретическое морфопространство: **tm** — все варианты строения колонии при «случайном» астогенезе.

Эмпирическое морфопространство: **hp** — частые, **mp** — средней частоты, **lp** — редкие варианты строения колонии при реальных астогенезах, **ic** — «идеальная» колония. Астогенетические траектории: **ia** — «идеальный» астогенез, **ra** — реальные астогенезы, **aa** — аномальные астогенезы, заканчивающиеся гибелью колоний.

Fig. 6. The relationship between the “chance”, “ideal” and real astogenesis.

Theoretical morphospace: **tm** — all variants of the colony structure under the “chance” astogenesis. Empirical morphospace: **hp** — high probability, **mp** — moderate probability, **lp** — low probability variants of the colony structure under the real astogenesis, **ic** — “ideal” colony. Astogenetic trajectories: **ia** — “ideal” astogenesis, **ra** — real astogenesis, **aa** — abnormal astogenesis ending in the death of a colony.

возможность их осуществления приводит к гибели организма. В обоих случаях оказывается, что реализуемая в дальнейшем форма колонии не является адаптивной, оптимальной в данных микроусловиях. Адаптивным может являться поведение личинки, а сама форма детерминирована морфогенетическими процессами. Все вышеизложенное позволяет усомниться в том, что колония на ранних этапах развития умеет «врастать» в асимметричную среду. Это хорошо согласуется с представлениями Eble (2000) о том, что дифференциальное занятие теоретического морфопространства ничего не говорит про адаптации. Таким образом, напрашивается вывод: хотя на ранних стадиях астогенеза и возможна высокая пластичность, для колонии выгоднее не использовать ее, а (1) подходящим образом ориентировать анцеструлу и реализовывать модальный астогенез или (2) просто «терпеть» условия среды, опять-таки реализовывая именно стандартный астогенез.

Вероятно, преимущества модального астогенеза весьма велики. Скорее всего, эти преимущества состоят в том, что реализуется компактная укладка зооидов, и происходит это максимально быстро. При модальном астогенезе ни один зооид кроме второго не формируется от единственной родительской почки. Срастания почек обеспечивают высокую надежность астогенеза. Если одна из почек по какой-либо причине не развивается, то дочерний зооид в нужном месте все равно сформируется за счет другого родительского зооида.

Итак, в процессе роста *C. annulata* увеличивается морфологическое разнообразие строения колоний. Если считать это разнообразие результатом случайных отклонений от модального астогенеза, то пластичность формы оказывается результатом «накопления» таких отклонений по мере роста колонии. Такая трактовка морфологической изменчивости строения колонии позволяет объяснить, как посредством реализации закономерного астогенеза достигается пластичность формы.

Благодарности

Я очень признательна заведующему кафедрой зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета СПбГУ Андрею Игоревичу Грановичу за внимание к моей работе, неоднократное прочтение рукописи и множество советов по ее улучшению. Я благодарна П.П. Стрелкову, за возможность собрать материал на Баренцевом море. Материал в районе Соловецких островов был собран благодаря поддержке А.В. Гришанкова и Е.Л. Яковиса. Я благодарю М.В. Фокина, М.Л. Федюка и Ю.В. Самысько за сбор материала с использованием водолазной техники. Работа поддержана грантом РФФИ 02-04-50020.

Литература

- Марфенин Н.Н. 1993. Феномен колониальности. М. 237 с.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М. 183 с.
- Никулина Е.А. 1999. Субстратные реакции почек мшанок класса Euristomata в связи с формообразованием колоний // Онтогенез. Т.30. No.4. С.245–254.
- Никулина Е.А. 2000. Рост по субстрату и эволюция формообразования мшанок отряда Cheilostomata // Палеонтологический журнал. Т.34. No.1. С.49–54.
- Никулина Е.А. 2001а. Изменение последовательности развития почек зооидов в эволюции мшанок отряда Cheilostomata и возникновение мультисериальных форм // Палеонтологический журнал. Т.35. No.5. С.58–63.
- Никулина Е.А. 2001б. Последовательность развития почек зооидов мшанок (Cheilostomata) и двумерная организация их колоний // Зоологический журнал. Т.80. No.2. С.210–209.
- Ягунова Е.Б. 2002. Некоторые закономерности развития инкрустирующей мшанки *Cribrilina annulata* (Fabricius, 1780) // Журнал общей биологии. Т.63. No.1. С.62–67.
- Cancino J.M., Hughes R.N. 1988. The zooidal polymorphism and astogeny of *Celleporella hyalina* (L.) (Bryozoa: Cheilostomata) // Journal of Zoology (London). Vol.215. P.167–181.
- Eble G.J. 2000. Theoretical morphology: state of the art // Paleobiology. Vol.26. No.3. P.520–528.
- Gordon D.P. 1971. Colony formation in the cheilostomatous bryozoa *Fenestrulina malusii* var. *Thyreophora* // New Zeland journal of marine and freshwater research. Vol.5. No.2. P.342–51.

- Hayward P.J. 1980. Cheilostomata (Bryozoa) from the South Atlantic // *Journal of Natural History*. Vol.14. P.701–722.
- McGhee G.R. 1999. The theoretical morphology: the concepts and its application. Columbia Univ. press, New York. 316 p.
- McKinney F.K., Jackson J.B.C. 1989. Bryozoan evolution. *Studies in Paleobiology*. Unwin Hyman, Boston. 238 p.
- Medd A.W. 1966. The zoarial development of some membraniform polyzoa // *The annals & magazine of natural history. Zoology, botany and geology*. Vol.9. No.97–99. P.11–22.
- Ostrovsky A.N. 1998. Comparative studies of ovicell anatomy and reproductive patterns in *Cribrilina annulata* and *Celleporella hialina* (Bryozoa, Cheilostomatida) // *Acta Zoologica (Stockholm)*. Vol.79. No.4. P.287–318.
- Pachut J.F., Cuffey R.J., Anstey R.L. 1991. The concept of astogeny and ontogeny in Stenolaemata bryozoans, and their illustration in colonies of *Tabulipora carbonaria* from the lower Permian from Kansas // *Journal of Palaeontology*. Vol.65. No.2. P.213–233.
- Powell N.A. 1967. Sexual dwarfism in *Cribrilina annulata* (Cribrilinidae – Bryozoa) // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. Vol.24. No.9. P.1905–1910.
- Rosen B.R. 1979. Modules, members and communes: A Postscript Introduction to Social Organisms // G. Larwood, B.R. Rosen (eds.). *Biology and systematics of colonial organisms*. London. 555 p.
- Ryland J.S., 1979. Structural and physiological aspects of coloniality in Bryozoa // G. Larwood, B.R. Rosen (eds.). *Biology and systematics of colonial organisms*. London. P.211–242.
- Sanchez J.A., Lasker H.R. 2003. Patterns of morphological integration in marine modular organisms: supra-module organization in branching octocoral colonies // *Proceeding of the Royal society of London (Series B)*. Vol.270. P.2039–2044.