

УДК

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПОЛОВОГО РАЗМНОЖЕНИЯ У МОРСКИХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ

А.Н. Островский

Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург
oan_univer@yahoo.com

ОСНОВНЫЕ РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ

Наблюдаемое в природе разнообразие вариантов полового размножения – результат длительной эволюции, реализуемый в рамках одной из двух основных репродуктивных стратегий. Более древним и значительно более широко распространенным вариантом размножения является формирование многочисленных потомков и отсутствие заботы о них (Pianka, 2011). У морских беспозвоночных данная стратегия характеризуется продукцией большого числа мелких бедных желтком яиц, оплодотворяемых и развивающихся во внешней среде в долгоживущих питающихся (планктотрофных) личинок (Strathmann, 1978, 1985; McEdward, 1995; Ostrovsky, 2013a, 2021a; Carrier et al., 2018). В тех случаях, когда наружное оплодотворение заместилось на внутреннее, в воду стали выметываться зиготы (Ryland, Bishop, 1993; Bishop, Pemberton, 2006). Еще одним приобретением стал переход от олиголецитального к мезо- и макролецитальному оогенезу, и, как следствие, приобретение короткоживущих непитающихся (эндотрофных) личинок, обладающих значительно меньшим по сравнению с питающимися личинками потенциалом для расселения. В то же время, из-за сократившегося периода свободного существования, такие личинки имеют больше шансов на выживание. Оба изменения (переход к внутреннему оплодотворению и приобретение эндотрофных личинок) осуществлялись в разных группах многократно и независимо. В целом, данная стратегия характеризуется тем, что все ресурсы вкладываются только в потомков (Vance, 1973; Christiansen, Fenchel, 1979).

В случае приобретения заботы о потомстве ресурсы родительского ор-

ганизма, вкладываемые в размножение, используются не только для формирования потомков, но и в заботу о них в виде структурных, физиологических и поведенческих адаптаций (Hogarth, 1976; Clutton-Brock, 1991; Royle et al., 2012; Avise, 2013). Возникновение заботы о потомстве, и таким образом, переход к новой репродуктивной стратегии, осуществлялось неоднократно и независимо (Ostrovsky et al., 2016).

Ключевым условием для возникновения инкубации эмбрионов – сохранения развивающегося потомства в пределах родительского организма, стал переход к внутреннему оплодотворению. В случае с живорождением (эмбриогенез осуществляется до «рождения», выхода потомства во внешнюю среду) эмбрионы могут развиваться в пределах женской половой системы (оварии или половых протоках), полости тела (целоме, псевдоцеле или гемоцеле) или тканях (паренхиме) или тканеподобных образованиях (мезохиле, мезоглее) родительского организма. Во время вынашивания (эмбриогенез начинается после выведения зиготы во внешнюю среду) развитие осуществляется либо на поверхности родителя, внутри впячиваний покровов или складок его тела, или специальных выводковых камерах, либо в пищеварительной системе (Blackburn, 2015; Ostrovsky et al., 2016).

Инкубация эмбрионов характеризуется крайне разнообразным происхождением, положением, структурой и функционированием эмбриональных камер и, по-видимому, является самым широко распространенным примером конвергентной эволюции у Animalia. Даже по приблизительным оценкам число случаев ее независимого возникновения может превышать несколько сотен раз (Avise, 2013; Blackburn, 2015; Ostrovsky et al., 2016). Выводковые камеры формируются как временные или постоянные защитные структуры, образовавшиеся за счет яйцевых или иных оболочек, а также впячиваний или дополнительных выростов тела. В частности, у ряда гидроидных полипов и многих мшанки выводковые камеры являются сложными кормициальными образованиями, состоящими из двух или нескольких зооидов или их частей (Беклемишев, 1964; Strathmann 1987; Островский, 2004, 2009; Ostrovsky, Taylor, 2004, 2005; Bouillon et al., 2006; Ostrovsky, 2013a; Lidgard et al., 2012).

Следует отметить, что организмы с эмбриональной инкубацией, как правило, формируют ооциты с большими размерами по сравнению с родственными формами, у которых нет заботы о потомстве (Thorson, 1950; Hendler, 1975; Островский, 2009; Ostrovsky, 2013a). То есть наличие инкубации, как и у ряда видов с первой стратегией, сопровождается переходом к макролецитальному оогенезу и формированием эндотрофных личинок (Островский, 2011). Эта тенденция в ряде групп, в конечном итоге, привела к приобретению прямого развития.

МАТРОТРОФИЯ (ЭКСТРАЭМБРИОНАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ)

Продолжительное пребывание эмбрионов в родительском организме невозможно без газообмена и удаления экскретов. Этот двунаправленный транспорт мог стать причиной возникновения экстраэмбрионального питания (матротрофии) (Blackburn, 2015; Ostrovsky, 2013a, b). Широкое и мозаичное распространение этого феномена свидетельствует о его неоднократном и независимом приобретении как у животных, так и у растений (Батыгина и др., 2006; Ostrovsky et al., 2016).

Распределение вариантов размножения (в том числе, двух основных репродуктивных стратегий) – яйцерождения и эмбриональной инкубации, в пределах животного царства крайне неравномерно. Выведение неоплодотворенных яиц или зигот во внешнюю среду или выводковую камеру имеет место у представителей 29 из 34 известных типов животных, что указывает на то, что яйцерождение является древнейшим вариантом полового размножения. Исключениями являются типы Placozoa, Cycliophora, Orthonectida, Dicyemida и Acanthocephala, состоящие только из живородящих форм (у циклифор бесполое размножение также сопровождается вынашиванием). Шесть типов (Sipuncula, Nematomorpha, Tardigrada, Gnathostomulida, Kinorhyncha, Xenoturbellida) состоят из исключительно яйцеродящих видов, которые также составляют большинство среди оставшихся 22 типов. Среди 28 типов, у представителей которых известна эмбриональная инкубация, лишь у шести неизвестна матротрофия (Placozoa, Priapulida, Chaetognatha, Brachiopoda, Hemichordata и Stenophora). Среди оставшихся 22 типов, включающих виды с матротрофным питанием, 17 включают как яйцеродящие виды, так и виды с инкубацией эмбрионов, и пять – исключительно виды с инкубацией (см. выше). Анализ распределения таксонов с разными способами эмбриональной инкубации на филогенетических деревьях показал, что среди беспозвоночных животных экстраэмбриональное питание возникало свыше 100 раз (Ostrovsky et al., 2016). Следует напомнить, что данный вариант размножения реализуется в рамках второй стратегии. Кроме того, личинки матротрофных морских беспозвоночных могут быть как эндо-, так и, хотя крайне редко, планктотрофными.

Экстраэмбриональное питание крайне многообразно в отношении локализации, используемых механизмов, интенсивности, продолжительности и обеспечивающих его структур. Оно реализуется в виде оофагии (в качестве питательного материала для развития эмбрионов используются оплодотворенные или неоплодотворенные яйца), адельфофагии/эмбриофагии (питание другими эмбрионами), гистотрофии (в этом случае питательные вещества за счет различных механизмов поступают к эмбриону через все его поверхность или определенные участки), гистофагии (заглатыва-

ние питательных веществ эмбрионом) или плацентотрофии. Два или более метода экстраэмбрионального питания могут осуществляться одновременно или последовательно (Ostrovsky et al., 2016).

Важным следствием возникновения экстраэмбрионального питания стал обратный переход от макролецитального к олиголецитальному оогенезу или же, при сохранении макролецитального типа – значительное уменьшение формируемых ооцитов в размерах (Ostrovsky, 2013b; Nekliudova et al., 2019). Эта тенденция описана как у беспозвоночных, так и позвоночных животных (Blackburn, 2015; Ostrovsky, 2013b; Ostrovsky et al., 2016), демонстрируя весь спектр (континуум) от преимущественно лецитотрофного обеспечения эмбриона (осуществляемого во время оогенеза) при незначительной роли матротрофии, до полностью противоположной ситуации, когда основную нагрузку по снабжению потомков ресурсами берет на себя именно экстраэмбриональное питание. Между этими крайними состояниями находится весь спектр «промежуточных» вариантов.

РАЗНООБРАЗИЕ РЕПРОДУКТИВНЫХ ПАТТЕРНОВ

Очевидно, что методы реализации репродуктивных стратегий в разных группах сильно отличаются, характеризуя так называемый г–К континуум (Pianka, 2011). Многообразие особенностей репродукции часто описывают, используя термин «репродуктивный паттерн» – весь комплекс особенностей размножения данного вида, включая тип гаметогенеза, способ выведения гамет и тип оплодотворения, способ вынашивания (если есть), тип личинки (если есть), характер метаморфоза и др. Разнообразие репродуктивных признаков и их сочетаний колоссально. Особенно показательны в этом случае репродуктивные паттерны, характерные для видов со “смешанной” стратегией размножения: в том числе, сочетание яйцерождения и непитающихся личинок, или, наоборот, инкубация эмбрионов с образованием планктотрофных личинок. Встречаются случаи, когда личинки разных типов – непитающиеся (лецитотрофные или матротрофные) и питающиеся (планктотрофные) встречаются у представителей одного вида (этот феномен обозначается, как роесилогония). Внутреннее оплодотворение может быть либо очень ранним, либо пост-мейотическим, интраовариальным или постовуляторным и т. д. Потомки могут покидать родительский организм в виде яиц, зигот, эмбрионов, личинок или ювенилей, свободных или в коконах или кладках. Эмбриональная инкубация может осуществляться до или после выведения потомка во внешнюю среду, на поверхности родительского организма или внутри него, развитие может быть лецитотрофным, матротрофным или сочетать оба типа ресурсов (см. выше) Половое размножение может осуществляться не только взрослыми особями, но и личинками (dissogony) и ювенилями (различные варианты

прогенеза). Данная картина в значительной мере усложняется благодаря различиям в локализации и происхождении (клеточных источниках закладки гонад), размерах, строении и поведении гамет, особенностях эмбриогенеза, высокого структурного и экологического разнообразия личинок, особенностей метаморфоза и многих других параметров.

Попытки описать или классифицировать многообразие вариантов полового размножения морских беспозвоночных предпринимались неоднократно (см., например, Thorson, 1950; Mileikovskiy, 1971; Giese, Pearse, 1974, 1975a, b, 1977; Giese et al., 1979, 1987, 1991; Adiyodi, Adiyodi, 1983, 1989; Grahame, Branch 1985; Levin, Bridges, 1995; Nielsen, 2018 и др.). В ряде случаев подобные работы дополнялись деталями жизненных циклов, включая сезоны размножения, продолжительность жизни личинок и характер их распространения, количество поколений и др. (Милейковский, 1985; Касьянов, 1989; Chia, 1974). В этой связи так называемые «малые» типы, включающие от 1-2 до нескольких сотен видов, хотя иногда и обладают сложными жизненными циклами и некоторыми причудливыми особенностями размножения (например, Placozoa, Cycliophora, Orthonectida, Dyciemida, Logicifera), в целом характеризуются довольно однотипными репродуктивными паттернами, что можно объяснить их схожими экологическими предпочтениями. Все виды, входящие в типы Sipuncula, Nematomorpha, Gnathostomulida, Acanthocephala, Xenacoelomorpha, Gastrotricha, Kinorhyncha, Priapulida, Kamptozoa, Brachiopoda и Chaetognatha (а также в пять типов, перечисленных выше) занимают схожие ниши, и их размножение однотипно. Представители типа Nemichordata экологически более разнообразны, являясь, тем не менее, преимущественно яйцеродящими организмами. Лишь некоторые «малые» типы демонстрируют различные варианты оогенеза, отрождаемого потомства и его инкубации. Например, тип Phoronida включает яйцеродящие и живородящие виды с планктотрофными и лецитотрофными личинками (Temereva, Chichvarkhin, 2017). Тип Stenophora включает яйцеродящие, вынашивающие и живородящие виды с прямым или личиночным развитием. Однако, если среди гребневи́ков встречаются как планктонные, так и бентосные формы, то образ жизни среди форонид кардинально не отличается.

Неудивительно поэтому, что характеризующиеся большим таксономическим разнообразием и широкими экологическим предпочтениями «крупные» типы (например, Cnidaria, Platyhelminthes, Mollusca, Annelida, Bryozoa, Arthropoda, Echinodermata и Chordata) обладают очень большим спектром репродуктивных паттернов. Например, среди моллюсков и аннелид их насчитывается свыше 15 (Giese, Pearse, 1975b, 1977; Giese et al., 1979; Strathmann, 1987; Wilson, 1991). Шесть репродуктивных паттернов описано у мшанок (Ostrovsky et al., 2009; Ostrovsky, 2013a, b, 2021b). Исключение

составляют Nematoda, которые при колоссальном таксономическом разнообразии характеризуются двумя репродуктивными стратегиями и тремя репродуктивными паттернами (яйцерождением и живорождением, лецитотрофным и матротрофным) (Ostrovsky et al., 2016).

В заключение следует подчеркнуть, что колоссальное разнообразие особенностей полового размножения водных и, в особенности, морских беспозвоночных животных указывает на высочайшую эволюционную пластичность репродуктивных признаков и их сочетаний – от источников закладки гамет до эмбрионального развития, личиночного строения и метаморфоза. Сравнительный анализ позволяет проследить основные этапы и выявить главные направления эволюционных преобразований полового размножения в разных группах организмов. В этой связи следует отметить огромное количество примеров конвергентной эволюции, из которых по масштабу и разнообразию эмбриональная инкубация не имеет себе равных среди всех известных примеров структурной конвергенции. Другими яркими примерами такой конвергенции являются приобретение во многих группах внутреннего оплодотворения и матротрофии. В целом же, изучение многообразия и эволюции половой репродукции морских беспозвоночных является крайне интересной и важной отраслью репродуктивной и эволюционной биологии, позволяющее приблизиться к решению многих важных проблем, в частности, вопроса о роли ключевых морфологических инноваций в эволюционной судьбе различных групп организмов.

Исследование поддержано Российским научным фондом (грант № 23-14-00351).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Батыгина Т.Б., Брагина Е.А., Ересковский А.В., Островский А.Н. 2006. Живорождение у растений и животных: беспозвоночных и низших хордовых. СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та, 134 с.
- Беклемишев В.Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. Изд-е 3-е. М.: Наука. 432 с.
- Касьянов В.Л. 1989. Репродуктивная стратегия морских двустворчатых моллюсков и иглокожих. Л.: Наука. 184 с.
- Милейковский С.А. 1985. Личинки морских донных беспозвоночных и их роль в биологии моря. М.: Наука. 119 с.
- Островский А.Н. 2004. Выводковые камеры (овицеллы) хейлостомных мшанок (Bryozoa: Gymnolaemata): строение, история исследования, современная проблематика // Биол. моря. Т. 30. № 3. С. 169–182.
- Островский А.Н. 2009. Эволюция полового размножения мшанок отряда Cheilostomata (Bryozoa, Gymnolaemata). СПб: Изд-во Санкт-Петербургского ун-та. 403 с.

- Островский А.Н.* 2011. Эволюция лецитотрофных личинок у морских беспозвоночных на примере мшанок класса Гимнолаемата // Биосфера. Т. 3. № 2. С. 83–102.
- Adiyodi K.G., Adiyodi R.G.* (eds). 1983. Reproductive biology of invertebrates. V. 1. Oogenesis, oviposition, and oosorption. Chichester: John Wiley and Sons. 796 p.
- Adiyodi K.G., Adiyodi R.G.* (eds). 1989. Reproductive biology of invertebrates. V. 4. Pt A: Fertilization, development, and parental care. New Delhi/Bombay/Calcutta/Oxford: IBH Publishing Co Pvt Ltd. 462 p.
- Adiyodi K.G., Adiyodi R.G.* (eds). 1990. Reproductive biology of invertebrates. V. 4. Pt B: Fertilization, development, and parental care. New Delhi/Bombay/Calcutta/Oxford: IBH Publishing Co Pvt Ltd. 527 p.
- Avise J.* 2013. Evolutionary Perspectives on Pregnancy. N-Y: Columbia univ. press. 346 p.
- Bishop J.D.D., Pemberton A.J.* 2006. The third way: spermcast mating in sessile marine invertebrates // Integr. Comp. Biol. T. 46. № 4. P. 398–406.
- Blackburn D.G.* 2015. Evolution of vertebrate viviparity and specializations for fetal nutrition: a quantitative and qualitative analysis // J. Morphol. V. 276. P. 961–990.
- Bouillon J., Gravili C., Gili J.M., Boero F.* 2006. An introduction to Hydrozoa // Mem. Mus. Nat. Hist. Paris. V. 194. P. 1–591.
- Carrier T.J., Reitzel A.M., Heyland A.* (eds). 2018. Evolutionary ecology of marine invertebrate larvae Oxford: Oxford univ. press. 328 p.
- Chia F.S.* 1974. Classification and adaptive significance of developmental patterns in marine invertebrates // Thalassia Jugosl. V. 10. P. 121–130.
- Christiansen F.B., Fenchel T.M.* 1979. Evolution of marine invertebrate reproductive patterns. Theor. Popul. Biol. V. 16. P. 267–282.
- Clutton-Brock T.H.* 1991. The evolution of parental care. Princeton: Princeton univ. press. 368 p.
- Emig C.C.* 1982. The biology of Phoronida // Adv. Mar. Biol. T. 19. P. 1–89.
- Fadlallah Y.H.* 1983. Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals // Coral Reefs. T. 2. № 3. P. 129–150.
- Giese A.C., Pearse J.S.* (eds). 1974. Reproduction of marine invertebrates, V. 1. Acoelomate and pseudocoelomate metazoans. N-Y: Academic press. 546 p.
- Giese A.C., Pearse J.S.* (eds). 1975a. Reproduction of marine invertebrates. V. 2. Entoprocts and lesser coelomates. N-Y: Academic press. 344 p.
- Giese A.C., Pearse J.S.* (eds). 1975b. Reproduction of marine invertebrates. V. 3. Annelids and echiurans. N-Y: Academic press. 343 p.
- Giese A.C., Pearse J.S.* (eds). 1977. Reproduction of marine invertebrates. V. 4. Molluscs: gastropods and cephalopods. N-Y: Academic press. 369 p.
- Giese A.C., Pearse J.S., Pearse V.B.* (eds). 1979. Reproduction of marine invertebrates. V. 5. Molluscs: pelecypods and lesser classes. N-Y: Academic press. 369 p.
- Giese A.C., Pearse J.S., Pearse V.B.* (eds). 1987. Reproduction of marine invertebrates. V. 9. General aspects: seeking unity in diversity. Palo Alto: Blackwell scientific publ. 712 p.
- Giese A.C., Pearse J.S., Pearse V.B.* (eds). 1991. Reproduction of marine invertebrates. V. 6. Echinoderms and lophophorates. Pacific Grove, Boxwood press. 808 p.
- Grahame J., Branch G.M.* 1985. Reproductive patterns of marine invertebrates // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. V. 23. P. 373–398.
- Hogarth P.J.* 1976. Viviparity. London, Edward Arnold. 69 p.
- Levin L., Bridges T.* 1995. Pattern and diversity in reproduction and development // Ecology of marine invertebrate larvae / Ed. L.R. McEdward Boca Raton–London–N-Y–Washington DC: CRC press. P. 1–48.
- Lidgard S., Carter M.C., Dick M.H.* et al. 2012. Division of labor and recurrent evolution of polymorphisms in a group of colonial animals // Evol. Ecol. V. 26. № 2. P. 233–257.
- McEdward L.R.* (ed.). 1995. Ecology of marine invertebrate larvae. Boca Raton–London–N-Y–Washington DC: CRC press. 464 p.
- Mileikovsky S.A.* 1971. Types of larval development in marine bottom invertebrates, their distribution and ecological significance: a re-evaluation // Mar. Biol. T. 10. № 3. C. 193–213.
- Nekliudova U.A., Schwaha T.F., Kotenko O.N.* et al. 2019. Sexual reproduction of the placental brooder *Celleporella hyalina* (Bryozoa, Cheilostomata) in the White Sea // J. Morphol. V. 280. № 2. P. 278–299.
- Nielsen C.* 2018. Origin and diversity of marine larvae // Evolutionary ecology of marine invertebrate larvae / Eds T.J. Carrier, A.M. Reitzel, A. Heyland. Oxford: Oxford univ. press. P. 3–15.
- Ostrovsky A.N.* 2013a. Evolution of sexual reproduction in marine invertebrates: example of gymnoleamate bryozoans. Dordrecht: Springer Science+Business Media. 356 p.
- Ostrovsky A.N.* 2013b. From incipient to substantial: evolution of placentotrophy in aquatic colonial invertebrates // Evolution. V. 67. P. 1368–1382.
- Ostrovsky A.N.* 2021a. Reproductive strategies and patterns in marine invertebrates: diversity and evolution // Paleontol. J. V. 55. P. 803–810.
- Ostrovsky A.N.* 2021b. Sexual reproduction in Bryozoa // Handbook of Zoology. Bryozoa / Ed. T.F. Schwaha. Berlin: De Gruyter. P. 101–122.
- Ostrovsky A.N., Gordon D.P., Lidgard S.* 2009. Independent evolution of matrotrophy in the major classes of Bryozoa: transitions among reproductive patterns and their ecological background // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 378. P. 113–124.
- Ostrovsky A.N., Lidgard S., Gordon D.P.* et al. 2016. Matrotrophy and placentation in invertebrates: a new paradigm // Biol. Rev. V. 91. P. 673–711.
- Ostrovsky A.N., Taylor P.D.* 2004. Systematics of Upper Cretaceous calloporid bryozoans with primitive spinose ovicells // Palaeontology. V. 47. № 3. P. 775–793.
- Ostrovsky A.N., Taylor P.D.* 2005. Brood chambers constructed from spines in fossil and recent cheilostome bryozoans // Zool. J. Linn. Soc. V. 144. P. 317–361.
- Pechenik J.A.* 1979. Role of encapsulation in invertebrate life histories // Am. Nat. T. 114. № 6. C. 859–870.

- Pianka E.R.* 2011. Evolutionary ecology. 7 ed. E-Book. 512 p.
- Royle N.J., Smiseth P.T., Kölliker M.* (eds). 2012. The evolution of parental care. Oxford: Oxford univ. press. 376 p.
- Ryland J.S., Bishop J.D.D.* 1993. Internal fertilisation in hermaphroditic colonial invertebrates // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* T. 31. P. 445–477.
- Spaulding J.G.* 1974. Embryonic and larval development in sea anemones (Anthozoa: Actiniaria) // *Am. Zool.* T. 14. № 2. P. 511–520.
- Strathmann R.R.* 1978. The evolution and loss of feeding larval stages of marine invertebrates // *Evolution.* V. 32. P. 894–906.
- Strathmann M.F.* 1987. Reproduction and development of marine invertebrates of the northern Pacific coast: data and methods for the study of eggs, embryos, and larvae. Seattle–London: univ. Washington press. 682 p.
- Strathmann R.R.* 1985. Feeding and nonfeeding larval development and life-history evolution in marine invertebrates // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 16. P. 339–361.
- Temereva E.N., Chichvarkhin A.* 2017. A new phoronid species, *Phoronis embryolabi*, with a novel type of development, and consideration of phoronid taxonomy and DNA barcoding // *Invert. Syst.* V. 31. P. 65–84.
- Thorson G.* 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // *Biol. Rev.* T. 25. № 1. C. 1–45.
- Vance R.R.* 1973. On reproductive strategies in marine benthic invertebrates // *Am. Nat.* T. 107. № 955. P. 339–352.
- Wilson W.H.* 1991. Sexual reproductive modes in polychaetes: classification and diversity // *Bull. Mar. Sci.* V. 48. P. 500–516.