

О ПЕДОМОРФНОМ ФОРМООБРАЗОВАНИИ У МОРСКИХ ПАУКОВ (PUSNOGONIDA), СВЯЗАННОМ С ВСЕЛЕНИЕМ В АРКТИЧЕСКИЙ БАССЕЙН

© 2010 Райский А.К.

Институт океанологии им. П.П. Ширшова РАН, alex_rayskiy@mail.ru

Поступила в редакцию 05.11.2009

На фоне известных ранее примеров педоморфной эволюции в разных систематических группах животных и растений рассмотрен пример нахождения особей морских пауков рода *Achelia*, сохранивших ювенильный признак – не редуцированные в онтогенезе клешни хелифор. Показано, что *Achelia borealis japonica* является исходной формой *Achelia borealis* s.l., проникшей в северные моря из Тихого океана и сформировавшей там два подвида с педоморфными признаками разной стадии развития: *Achelia borealis neotenica* и *Achelia borealis borealis*. Высокоширотные условия морей Арктического бассейна с опреснением их поверхностных вод и непостоянством гидрологических характеристик предполагается рассматривать как причину педоморфного видообразования.

Ключевые слова: педоморфоз, морские пауки рода *Achelia*, моря Арктического бассейна, педоморфное видообразование.

Педоморфоз как эволюционно закрепленное естественным отбором явление физического недоразвития половозрелых форм неоднократно отмечался для ряда систематических групп живых организмов. В большей или меньшей степени это явление известно у земноводных, членистоногих, моллюсков, иглокожих. Классический пример педоморфоза – личинка хвостатого земноводного амбистомы (*Ambistoma mexicanum tigrinum*) – аксолотль, который утратил способность к метаморфозу и размножается, оставаясь водным животным с наружными жабрами, плавательным хвостом и прочими личиночными органами. Известны постоянножаберные хвостатые земноводные (пещерный протей, слепой тритон, сирена и др.), представляющие половозрелых личинок, ведущих водный образ жизни [Шмальгаузен, 1983]. В растительном мире педоморфоз известен среди мохообразных, плауновидных, папоротников, голосеменных и покрытосеменных. Так, например, просто устроенное тело ряски возникло в результате остановки развития на одной из самых ранних стадий онтогенеза. Педоморфный путь эволюции в Арктическом бассейне в последнее время

был обнаружен и для простейших [Кругликова, Бьерклунд, Засько, 2007; Kruglikova et al., 2009].

О явлениях педоморфоза у глубоководных донных беспозвоночных

Глубоководным беспозвоночным животным свойственен педоморфоз, который возникает в связи с неблагоприятными факторами среды [Беляев, 1974; Турпаева, 1975, 1989; Миронов, 1980; Зезина, 1989; Гебрук, 1990]. Из-за недостатка освещенности у моллюсков и ракообразных недоразвиваются органы зрения. Из-за ограниченности пищевых ресурсов наблюдаются морфологические упрощения, связанные, прежде всего, с экономией энергетических затрат при обмене веществ. Это касается всего организма, но прослеживается преимущественно на скелетных структурах, органах дыхания и пищеварительной системе. Тугорослость и недоразвитие тоже может расцениваться как результат экономии энергоресурсов.

В.М. Колтун [1970, 1971] отметил, что глубоководным губкам, населяющим ложе Тихого океана и Курило-Камчатский желоб, свойственен ювенильный облик. Ему удалось уточнить синонимику видов в родах

Hyalonema, *Holascus*, *Chondrocladia*, *Asbestopluma*, *Cladorhiza*, *Abyssocladia* и *Neocladia*, исследуя их внутривидовую изменчивость. Было показано, что *Hyalonema aperum*, *Asbestopluma occidentalis*, *Polymastia solpacificica* – это физически недоразвитые половозрелые формы более широко распространенных видов, вселившихся в Курило-Камчатский желоб. Им было сделано предположение, что неотения как первая ступень педоморфоза представляет собой один из путей филогенеза губок. Закрепление способности к сокращенному развитию под действием естественного отбора лежит в основе широкого распространения гипоморфных признаков у губок вообще и у глубоководных в частности. Признаки вторичного упрощения отмечены и в других систематических группах. Так у глубоководных одиночных мадрепоровых кораллов количество септ меньше, чем у мелководных видов [Келлер, 1978]. Брюхоногим моллюскам свойственно утоньшение раковины, уменьшение размера ноги, ложная редукция крышечки, укорочение тела до 3–4 оборотов, редукция пищеварительной системы [Лус, 1981]. Вселившиеся в абиссаль донные осьминоги имеют укороченные руки, утрачивают радулу и чернильный мешок. Они обладают упрощенной хроматофорной системой в сочетании с признаками глубокой специализации (хорошо развитые глаза, перестройка слюнных желез) [Несис, 1985]. У глубоководных полихет происходит замедление темпов развития и недоразвитие жабр [Кучерук, 1980]. Для глубоководных морских уточек (усоногих раков) характерны сильно редуцированные таблички и чешуйки, утонченные усоножки и ротовые части [Зевина, 1989]. У глубоководных брахиопод отмечают упрощенные лофофоры, сульфатные передние комиссуры, характерные для ранних стадий развития раковины, гладкие утонченные стенки раковин, сложенные из уплощенных пластинчатых фибр [Зевина, 1989, 2003; Zevina, 1994]. Ограниченность пищевых ресурсов на больших глубинах приводит к уменьшению размеров тела у асцидий, что сопровождается

недоразвитием бронхиального мешка [Виноградова, 1969]. У глубоководных голотурий происходит упрощение окологлоточного кольца и спикул в покровах тела [Соколова, 1986]. Считается, что экологическая группа пелагических голотурий характеризуется своим неотеническим происхождением, закрепленным педоморфным процессом [Гебрук, 1990]. При проникновении морских ежей в глубины происходит упрощение структуры амбулакров [Миронов, 1980]. Глубоководные офиуры имеют упрощенное строение рта, удлиненные частично слитые позвонки и более короткие иглы лучей [Литвинова, 1985; Мартынов, 2009]. У некоторых морских звезд происходит недоразвитие гребневидных органов, что является ювенильным признаком. Другим глубоководным морским звездам свойственно отсутствие морфологически выраженной мадрепоровой пластинки и вентролатеральных пластинок в интеррадиусах оральной стороны [Беляев, 1974, 1985; Беляев, Литвинова, 1977].

У населяющих глубокие воды морских пауков (пикногонид) родов *Nymphon*, *Heteronymphon*, *Colossendeis* происходит редукция глаз и глазного бугра. Известны также данные, свидетельствующие о сохранении признаков, характерных для молодых особей. Так, у *Colossendeis megalonyx*, обитающих на шельфе, с возрастом увеличивается количество рядов маргинальных шипов, достигая у половозрелых экземпляров 6 и 8. У половозрелых особей этого вида, обитающих на больших глубинах, обнаружено не более 4 рядов маргинальных шипов [Турпаева, 1975].

Случаи проявления глубоководного педоморфоза у глубоководных пикногонид дополняются сохранением ювенильных признаков противоположного свойства. Молодые особи *Colossendeis angusta* в Северном море имеют трехчленистую первую конечность с небольшой клешней, которая, как правило, отсутствует у взрослых экземпляров. Описаны половозрелые особи этого вида, проникшие в Японский желоб, которые обладают трехчленистой первой конечностью и

клешней (рис. 1). Здесь проявление глубоководного пedomорфоза наиболее выразительно, так как связано не с утратой, а с сохранением ювенильного признака, что свидетельствует о задержке физического развития у половозрелых форм [Турпаева, 1989].

Недавно был обнаружен представитель

семейства Ammotheidae, в результате глубоководного пedomорфоза сохраняющий ювенильные признаки. Взрослый экземпляр *Ascorhynchus abyssi*, пойманный во время экспедиции 2007 г. на судне «Polarstern» в Северном Ледовитом океане на подводном хребте Ломоносова, сохраняет клешни на хелифорах (рис. 2).

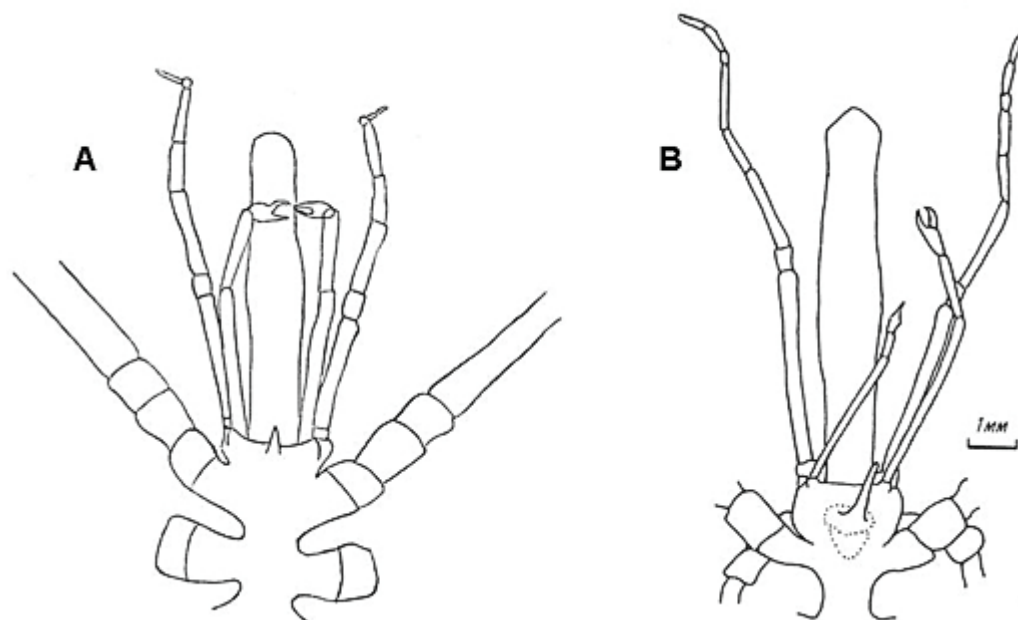


Рис. 1. Передний конец тела *Colossendeis angusta*: А – молодой экземпляр из Северного моря [из: Шимкевич, 1929]; В – половозрелый экземпляр из Японского желоба с глубины 5450 м. Сохранены клешни на I паре конечностей [из: Турпаева, 1989].

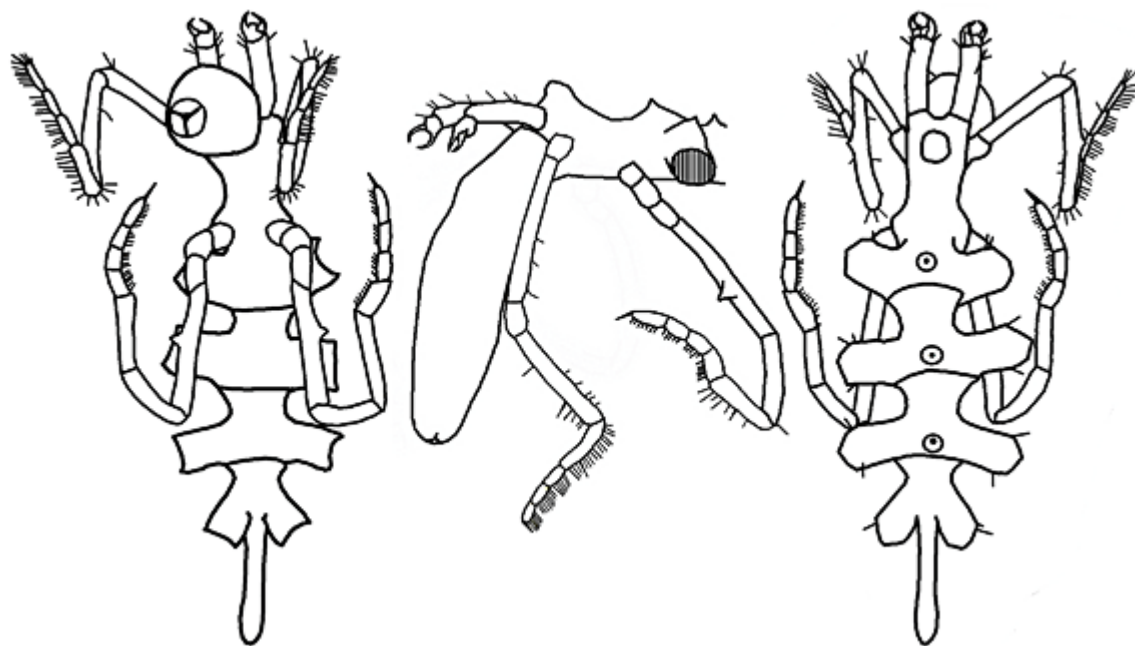


Рис. 2. Половозрелый экземпляр *Ascorhynchus abyssi* с хребта Ломоносова с глубины 4447 м. Сохранены клешни на I паре конечностей.

Высокоширотное педоморфное формообразование в составе рода *Achelia*

Для рода *Achelia* можно предположить первичное заселение Арктических морей из северной части Тихого океана, где обнаруживается наибольшее количество видов этого рода, при отсутствии представителей рода в бореальной Атлантике. Интересен в этом плане арктическо-бореальный вид морских пауков – *Achelia borealis*. При заселении Арктики этим видом происходило активное формообразование, связанное с педоморфозом. В литературе описаны три подвида *Achelia borealis*: *Achelia borealis borealis* Schimkewitsch, *Achelia borealis neotenica* Krapp и *Achelia borealis japonica* Losina-Losinsky. Два первых подвида очень близки между собой, но отличаются строением двучленистых хелифор. У *Achelia borealis borealis* 1-й членик хелифор цилиндрический, прямой, может быть слегка сужен и изогнут в средней части; по длине почти равен хоботу. 2-й членик цилиндрический, в 3 раза короче 1-го, с двумя маленькими бугорками на конце. У молодых особей *Achelia borealis borealis* хелифоры имеют небольшую клешню, которая редуцируется во время индивидуального развития особи (рис. 3). Возрастным изменениям подвергаются также пальпы. У молодых они вначале имеют 5 члеников, потом 6, 7 и, наконец, 8, но потом у отдельных экземпляров число члеников в результате слияния (3+4 и 6+7) может сокращаться до 6. Этот подвид обитает в Белом и Карском морях. В конце прошлого века Ф. Крапп [Krapp, 1986] описал вид *Achelia neotenica* по единственному экземпляру из пролива Югорский Шар, который был получен во время экспедиции на корабле «Вега» в 1878 г. и сейчас хранится в Стокгольме в Королевском музее естественной истории (Инв. №541). Этот экземпляр отличается от типичных *Achelia borealis borealis* более крупными размерами и наличием клешни на 2-м членике хелифор. Следует отметить, однако, что в работах В.П. Шимкевича [1929] и Л.К. Лозина-Лозинского [1923, 1933] имеются указания на наличие у некоторых экземпляров *Achelia borealis*

развитой и, по-видимому, функционирующей клешни. Но более подробного описания и районы распространения этих форм авторы не приводят. В изученной мной коллекции Зоологического института РАН в Санкт-Петербурге некоторые экземпляры, определенные В.П. Шимкевичем, Л.К. Лозина-Лозинским и А.Ф. Пушкиным как *Achelia borealis*, подходят под описание *Achelia neotenica*.

В сентябре 2007 г. экспедицией 54-го рейса НИС «Академик Мстислав Келдыш» в Карском море в районе Обской губы на станциях 4955 (71°12.06'–71°12'N, 66°10.27'–66°11.21'E, глубина 24 м, соленость 32.98‰) и 4999 (72°57.39'N, 73°17.68'E, глубина 27 м, соленость 29.52‰) было собрано 5 самцов (3 с личинками на яйценосных ножках), принадлежащих к виду *Achelia borealis* s.l. (рис. 4). Все они крупнее голотипа *Achelia borealis*, 2-е членики хелифор были только в 1.5–1.6 раз короче 1-х члеников, сравнительно длинные пальпы семичленистые, на яйценосных ножках кроме простых шипов, как у *Achelia borealis borealis*, имелись единичные перистые шипы. Однако строение, вооружение туловища и пропорции конечностей у наших экземпляров не отличались от голотипа *Achelia borealis*. Поэтому мы считаем описанную Краппом форму подвидом *Achelia borealis* – *Achelia borealis neotenica*. Судя по имеющимся данным о нахождении *Achelia borealis neotenica*, этот подвид обитает в Южных районах Карского моря в условиях несколько пониженной солености.

Третий подвид – *Achelia borealis japonica* – отмечен в Японском море в заливе Петра Великого (рис. 5). Он отличается от североморских подвигов меньшими размерами и некоторыми пропорциями: туловище его половозрелых экземпляров в 2.5–3 раза короче, чем у северных; хелифоры у них почти вдвое короче хобота, их 2-й членик очень маленький, без рудиментов пальцев клешни; на 10-м членике яйценосных ножек по 2 перистых шипа; ходильные ноги в 6 раз длиннее туловища, их когти относительно короче, чем у североморских форм:

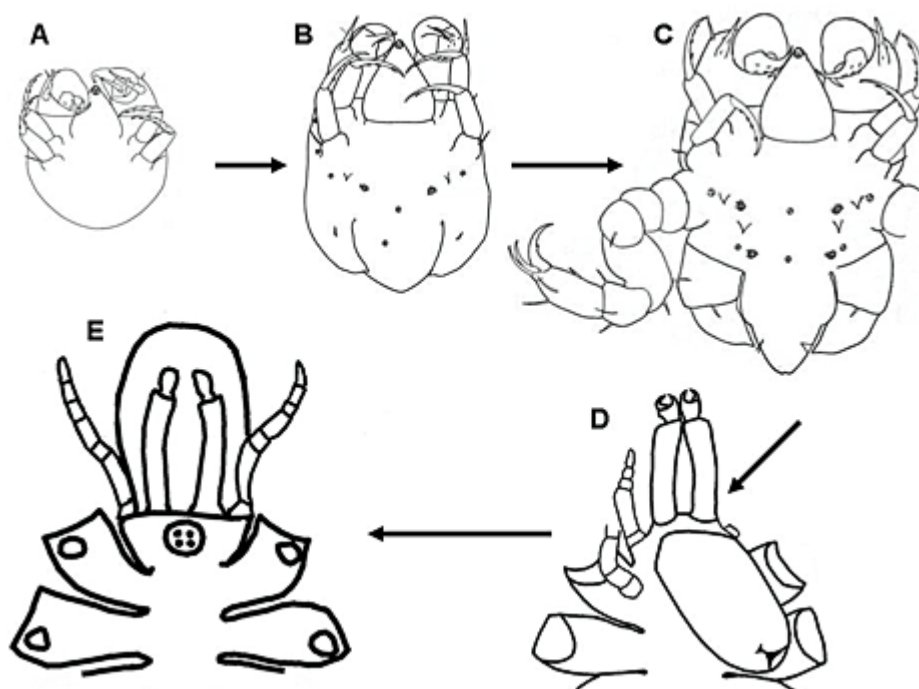


Рис. 3. Индивидуальное развитие *Achelia borealis borealis*: А – протонимф [из: Богомолова, Малахов, 2004]; В – личинка 2-й стадии [из: Богомолова, Малахов, 2004]; С – личинка 3-й стадии [из: Богомолова, Малахов, 2004]; D – молодой экземпляр из коллекции ЗИН РАН; E – половозрелый экземпляр из коллекции ЗИН РАН.

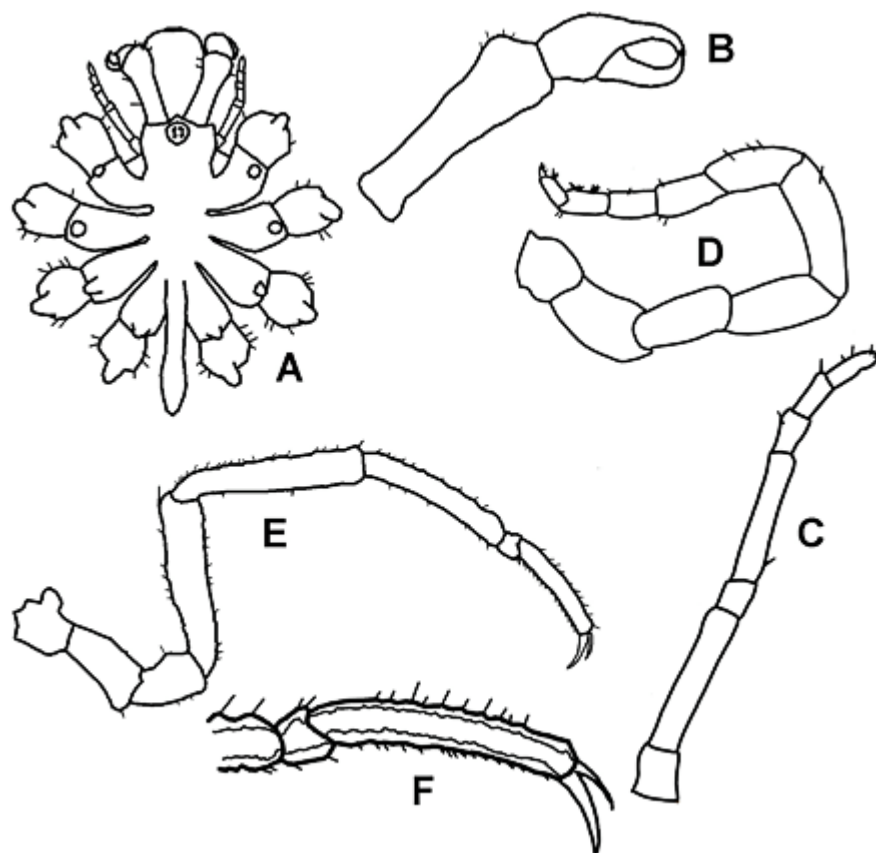


Рис. 4. Половозрелый экземпляр *Achelia borealis neotenica* из Карского моря (54 рейс НИС «Академик Мстислав Келдыш», станция 4955): А – внешний вид тела со спинной стороны; В – хелифора с клешней; С – палпа; D – яйценосная ножка; E – ходильная нога III; F – 7-й и 8-й членик ходильной ноги.

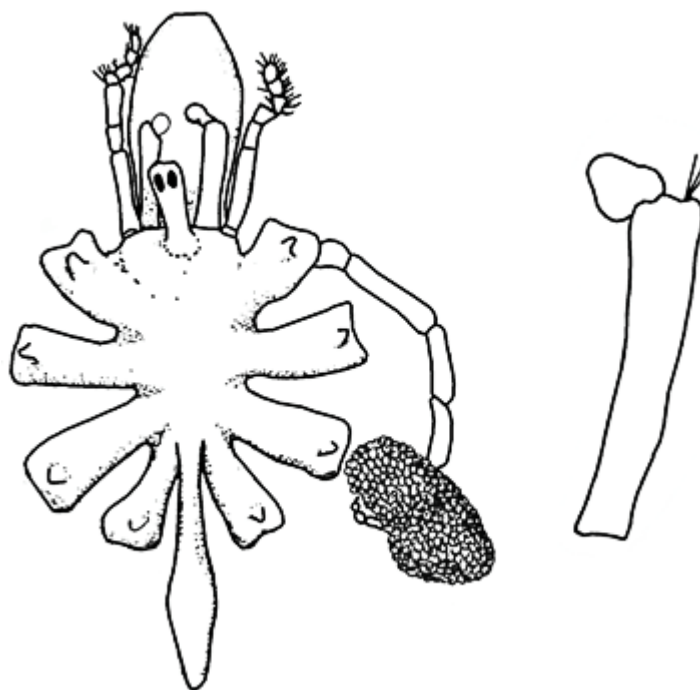


Рис. 5. Половозрелый экземпляр *Achelia borealis japonica* [из: Лозина-Лозинский, 1933].

главные когти в 4.5 раза короче 8-х члеников ног, придаточные коготки короче половины главных. Эти признаки характерны для большинства представителей тихоокеанских видов *Achelia*.

Заключение

Вслед за Л.К. Лозина-Лозинским [1933] мы считаем *Achelia borealis japonica* исходной формой *Achelia borealis*, проникшей в северные моря и сформировавшей там два подвида с пedomорфными признаками, из которых главные: более длинные хелифоры, 2-е членики которых имеют рудименты пальцев клешни (у *Achelia borealis borealis*) или развитую клешню (у *Achelia borealis neotenica*), отсутствие перистых шипов на яйценосных ножках (у *Achelia borealis borealis*) и более длинные главные и придаточные коготки у представителей обоих подвигов.

Высокоширотные условия Арктического бассейна и изменчивость гидрологических характеристик [Обзор гидрометеорологических процессов..., 2008], по-видимому, создают возможность для пedomорфного формообразования. Увеличение размеров арктических подвигов арктическо-бореального вида можно рассматривать как

результат большей продолжительности жизни особей в условиях холодных вод при сохранении ими отдельных ювенильных морфологических признаков.

Увеличение размеров и продление жизни особей И.И. Шмальгаузен [1969] рассматривал как один из возможных результатов отбора на максимальную экономичность обмена в поздних фазах онтогенеза.

Литература

- [1] Беляев Г.М. Новое семейство глубоководных морских звезд // Зоологический журнал. 1974. Т. 5. Вып. 10. С. 1502–1508.
- [2] Беляев Г.М. Новые находения в ультраабиссали морских звезд семейства Porcellanasteridae // Зоологический журнал. 1985. Т. 64. Вып. 4. С. 532–548.
- [3] Беляев Г.М., Литвинова Н.М. Второе нахождение глубоководных морских звезд из семейства Caymanostellidae // Зоологический журнал. 1977. Т. 56. Вып. 12. С. 1893–1896.
- [4] Богомолова Е.В., Малахов В.В. Тонкая морфология личинок морских пауков (Arthropoda, Pycnogonida) Белого моря

- // Зоология беспозвоночных. 2004. Т. 1. Вып. 1. С. 3–28.
- [5] Виноградова Н.Г. О нахождении aberrantной асцидии в ультраабиссали Курило-Камчатского желоба // Бюллетень МОИП. Отдел биологии. 1969. Т. 74. Вып. 3. С. 27–43.
- [6] Гебрук А.В. Глубоководные голотурии семейства эльпидиид. М.: Наука, 1990. 160 с.
- [7] Зевина Г.-В. Б. Вертикальное распределение усоногих раков (Cirripedia, Thoracica) // Труды ИО АН СССР. 1989. Т. 123. С. 115–126.
- [8] Зезина О.Н. О гипоморфных признаках у глубоководных донных животных // Труды ИО АН СССР. 1989. Т. 123. С. 35–48.
- [9] Зезина О.Н. Об эколого-морфологических и эволюционных особенностях брахиопод, обитающих в маргинальных и экстремальных условиях // Палеонтологический журнал. 2003. №3. С. 42–48.
- [10] Келлер Н.Б. Морфологические и онтогенетические особенности глубоководных кораллов // Труды ИО АН СССР. 1978. Т. 113. С. 44–50.
- [11] Колтун В.М. Неотения у губок // Проблемы зоологии. Л.: ЗИН АН СССР. 1971. С. 43–45.
- [12] Колтун В.М. Фауна губок северо-западной части Тихого океана // Труды ИО АН СССР. 1970. Т. 86. С. 165–221.
- [13] Кругликова С.Б., Бьерклунд К.Р., Засько Д.Н. Распространение полицистин (Euradiolaria) в донных отложениях и планктоне Северного Ледовитого океана и Арктических окраинных морей // Доклады РАН. 2007. Т. 415. №2. С. 281–285.
- [14] Кучерук Н.В. Возрастная и батиметрическая изменчивость *Nothria conchilega* (Polychaeta, Onuphidae) // Экологические исследования шельфа. М.: ИО АН СССР. 1980. С. 63–72.
- [15] Литвинова Н.М. Питание и поведение шельфовых и глубоководных офиур и их место в трофических сетях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1985. 19с.
- [16] Лозина-Лозинский Л.К. *Pantopoda* восточных морей СССР // Исследования морей СССР. 1933. Вып. 17. С. 43–80.
- [17] Лозина-Лозинский Л.К. К познанию фауны *Pantopoda* Белого моря // Известия Петроградского Научного Института им. П.Ф. Лесгафта. 1923. Т. 7. С. 39–48.
- [18] Лус В.Я. Новый род тациты (Gastropoda: Buccinidae), широко распространенный в нижней абиссали северо-западной части Тихого океана // Труды ИО АН СССР. 1981. Т. 115. С. 140–154.
- [19] Мартынов А.В. От онтогенеза к эволюции: система в ожидании смены парадигмы // Эволюция и систематика: Ламарк и Дарвин в современных исследованиях. Сборник трудов Зоологического музея МГУ. 2009. Т. 50. С. 145–229.
- [20] Миронов А.Н. Два пути формирования глубоководной фауны морских ежей // Океанология. 1980. Т. 20. Вып. 4. С. 703–708.
- [21] Несис К.Н. Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция. М.: Наука, 1985. 285 с.
- [22] Обзор гидрометеорологических процессов в Северном Ледовитом океане / Федеральная служба по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды. Под ред. проф. И.Е. Фролова. СПб.: издание ГНЦ РФ АНИИ. 2008. 80 с.
- [23] Соколова М.Н. Питание и трофическая структура глубоководного макробентоса. М.: Наука, 1986. 208 с.
- [24] Турпаева Е.П. Некоторые глубоководные виды многоколенчатых (Ruspongonida), собранные в северо-западном и юго-восточном районах Тихого океана // Труды ИО АН СССР. 1975. Т. 103. С. 230–246.
- [25] Турпаева Е.П. Некоторые морфологические черты глубоководных пикногонид // Труды ИО АН СССР. 1989. Т. 123. С. 127–133.
- [26] Шимкевич В. П. Многоколенчатые (*Pantopoda*) // Фауна СССР и сопредельных стран. Ленинград, 1929. Вып. 1. С. 1–224.

- [27] Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. С. 426.
- [28] Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Избранные труды. М.: Наука, 1983. 360 с.
- [29] Krapp, F. *Achelia borealis* (Schimkewitsch, 1895) und *Achelia neotenica* sp. n. – ein Vergleich (Pantopoda, Pycnogonida) // *Bonner zoologische Beiträge* 37 (4). 1986. P. 301–310.
- [30] Kruglikova S.B., Bjorklund K.R., Hammer O., Anderson O.R. Endemism and speciation in the polycystine radiolarian genus *Actinomma* in the Arctic Ocean: description of two new species *A. georgii* n. sp. and *A. turidae* n. sp. // *Marine Micropaleontology*, 2009. V. 72. P. 26–48.
- [31] Zezina O.N. Deep-sea brachiopods. Their peculiarities in morphology and evolution // *Sarsia*. Bergen. 1994. V. 79. №1. P. 59–64.

ABOUT PAEDOMORPHIC SHAPING IN PYCNOGONIDA CONNECTED WITH INTRODUCTION INTO ARCTIC BASIN

© 2010 Raiskiy A.K.

P.P. Shirshov Institute of Oceanology of the RAS, alex_raykiy@mail.ru

Against a background of known previously examples of paedomorphic evolution in different systematic groups of animals and plants, an example of finding of individuals of marine spiders of the genus *Achelia*, which retain a juvenile feature – nonreduced in ontogenesis pincers of chelifores, is considered. It is shown that the *Achelia borealis japonica* is an initial form of the *Achelia borealis* s.l., got into northern seas from the Pacific Ocean and formed there two subspecies with paedomorphic features of different development phases: *Achelia borealis neotenica* and *Achelia borealis borealis*. High-latitude conditions of the seas of the Arctic basin with desalination of their surface waters and inconstancy of hydrological characteristics is suggested to view as a reason for paedomorphic speciation.

Key words: paedomorphosis, marine spiders of the genus *Achelia*, the seas of Arctic basin, paedomorphic speciation.