

Байкальские турбеллярии как модельные объекты эволюционной морфологии

Ю. В. МАМКАЕВ*, О. А. ТИМОШКИН**, Д. С. БОГОЛЮБОВ***, И. М. ДРОБЫШЕВА*, Е. А. КОТИКОВА*

*Зоологический институт РАН
199034 Санкт-Петербург, В-34, Университетская наб., 1

**Лимнологический институт СО РАН
664033 Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3

***Институт цитологии РАН
194064 Санкт-Петербург, Тихорецкий пр., 4

АННОТАЦИЯ

На основе литературных данных и собственных исследований показано, что байкальские турбеллярии (более 150 видов) – интереснейший объект для эволюционно-морфологических исследований. Значение их проиллюстрировано на примере возникновения аденодактилей у планарий.

Байкал, возраст которого составляет, по данным геологов, не менее двух с половиной десятков миллионов лет [1], дает редкую возможность сопоставить темпы эволюционных процессов в различных таксономических группах. Этот пресноводный бассейн позволяет оценить морфологическую пластичность организмов в недалеком геологическом прошлом, что особенно важно для таких групп, не оставляющих ископаемых остатков, как класс ресничных червей. Принято считать, что эти животные относятся к древнейшим Metazoa, но судить об их истинном возрасте и о времени появления у них тех или иных морфологических приобретений чрезвычайно трудно. Байкальский очаг видообразования турбеллярий, насчитывающий около 150 видов [2], позволяет также сравнить размах морфологических изменений, которые могли произойти в разных таксонах класса за последние миллионы лет. Как показывают литературные данные и наши исследования, груп-

пы байкальских турбеллярий различаются по масштабам преобразований: разные морфологические типы обнаруживают разные конструктивно-морфологические потенции и, соответственно, разные экологические возможности. Так, байкальские планарии (отр. Tricladida) и байкаларктиины (отр. Prolecithophora) характеризуются значительной морфологической пластичностью [3, 4], а проринхиды (отр. Lecithoepitheliata) и хоботковые турбеллярии (отр. Kalyptorhynchia) не обнаруживают существенных морфологических изменений (но зато отличаются разнообразием в кутикулярном вооружении полового аппарата) [5, 6]. Поражительный гигантизм у планарий (в Байкале живут несколько видов огромных триклад, включая самую крупную пресноводную планарию Земли – *Baikaloplana valida*) сопровождается крупными преобразованиями – развитием мощного кожно-мышечного мешка, особенно в вентральной стенке тела, которая преобразует-

ся в ползательную подошву (прообраз ноги моллюсков); образованием ползательных валиков; развитием прикрепительных органов и мощной мускулистой глотки; усложнением и полимеризацией глаз (либо их редукцией у абиссальных форм) [3]. Многочисленные сложные новообразования демонстрирует копулятивный аппарат байкальских турбеллярий, причем они возникают как на многоклеточной основе (аденодактили, флагеллум, эпителиальные крипты атрия, образующие бляшки с мышечными пучками, и т.п.), так и на одноклеточной (клетки, преобразованные в шипы, зубцы и пластинки интрацеллюлярной природы). У представителей эндемичного подсемейства *Vaicalarctiinae* (отр. *Prolecithophora*) исходно покрытая ресничками и складчатая глотка (*pharynx plicatus*) преобразуется в массивную, мускулистую (*ph. variabilis*). При этом глотка меняет ориентацию и смещается к переднему концу тела, а характерная для исходных форм генитооральная пора подразделяется на обособленные друг от друга рот и половое отверстие [2, 4].

Значение байкальских турбеллярий как интереснейших объектов для эволюционно-морфологических исследований проиллюстрируем далее лишь одним примером – рассмотрим проблему возникновения аденодактилей у планарий. Аденодактили – это мышечно-железистые органы в половом аппарате пресноводных триклад (*Tricladida*, *Paludicola*), которые служат для закрепления партнеров при копуляции. По строению и расположению в половом аппарате можно различить пять типов аденодактилей, которые представлены в пяти группах, довольно далеко отстоящих друг от друга [3, 7]. В сем. *Dendrocoelidae* это виды, филогенетически связанные с родом *Dendrocoelum* (аденодактиль типа *D. lacteum*), и виды автохтонного байкальского рода *Baikalobia*, аденодактили которых заслуживают выделения в самостоятельный тип. Хорошо различимые типы аденодактилей представлены также в сем. *Dugesiidae* (тип *Dugesia*) и в сем. *Planariidae* (тип *Planaria torva* и тип *Polycelis tenuis*). В пределах каждого типа аденодактили, безусловно, гомологичны. Вместе с тем есть основания полагать, что эти достаточно хорошо различимые типы прикрепительных мышечно-железистых органов возникали в половом аппарате пресно-

водных триклад независимо и многократно. То, что это аналогичные, а не гомологичные образования, можно доказать с помощью критериев Ремане [8]. Они разные и по строению (важно, что это достаточно сложные образования), и по расположению, и по отсутствию переходных форм. Существенно также, что они встречаются у планарий, довольно далеко отстоящих друг от друга. Следовательно, и второй критерий Ремане (критерий специального качества), и первый (критерий положения), и третий (критерий переходных форм), и дополнительные критерии (о наличии сопоставляемых органов у близкородственных форм и отсутствии – у далеко отстоящих) указывают на то, что эти пять типов аденодактилей не гомологичны друг другу. Что касается последнего критерия, то эти пять типов аденодактилей представлены в хорошо очерченных и вместе с тем далеко отстоящих друг от друга группах планарий, которые не выводятся друг от друга, не имеют прямых филогенетических связей. Напомним также, что аналогичные мышечно-железистые органы встречаются в копулятивном аппарате далеко за пределами *Tricladida Paludicola*: у представителей отряда *Proseriata* (характерны для подсемейства *Minoninae* из семейства *Monocelididae*, для семейства *Polystyliphoridae*), у некоторых поликлад (отр. *Polycladida*) и бескишечных турбеллярий (отр. *Acoela*). Показательно в этой связи, что задача закрепления партнеров при копуляции может решаться и с помощью органов совершенно иного типа. У планарий это "вооружение пениса" (шипы, "белковые кристаллы", "железистые крипты"), причем они встречаются как у *Paludicola*, так и у *Maricola* (а у *Acoela* наряду с грушевидными органами встречаются железистые шипы). Все эти прикрепительные образования в совокупности демонстрируют широкий спектр морфофункциональных адаптаций, различными способами решающих задачу закрепления партнеров при копуляции. В пользу независимого возникновения аденодактилей в пределах *Baikalobia* и *Dugesia* свидетельствует и их вариабельность по ориентации и количеству (а у *Dugesia* – и по встречаемости). Для проблемы установления возраста новообразований ситуация с аденодактилями байкальских байкалобий уникальна: если у каспийских или охридских дендроцелид возраст аденодактилей установить за-

труднительно (они унаследованы от предковых форм *Dendrocoelum*), то в случае *Baikalobia* это явное новообразование, возникшее у автохтонных байкальских видов. Независимое возникновение аденодактилей в пределах данного рода эндемичных байкальских планарий недавно было доказано молекулярно-биологическими методами [9, 10]. Как мы видим, в исторических пределах Байкала турбеллярии также оказались способными к интенсивному формообразованию, которое они осуществляли в последние миллионы лет, когда открывались доступные для них свободные экологические ниши. Для освоения турбелляриями новых экологических ниш большое значение имели исходные размеры вселенцев. Среди вселяющихся турбеллярий более крупные планарии отличались наибольшими формообразовательными потенциалами. У крупных форм в организации уже имеется некий набор морфофункциональных особенностей ("внутренних", "системных" адаптаций), требуемых для жизнеобеспечения, что дает им определенные преимущества в освоении новых экологических ниш. Показательно, что абсолютными рекордистами по размерам среди турбеллярий являются именно триклады (кроме байкальских представителей – наземные триклады).

Наши совместные исследования байкальских турбеллярий выявили ряд новых для класса филогенетически значимых особенностей. Описан феномен цилиогенезиса в эпидермисе пролецитофор, при этом обнаружен новый для плоских червей тип центриологенезиса [11, 12]. Метод колхициновых инкубаций позволил оценить пролиферативные свойства тканей у пролецитофор, также имеющие филогенетическое значение [13, 14]. В паренхиме проринхид впервые описан экстрацеллюлярный матрикс, осуществляющий транспортную функцию (при этой форме межклеточной коммуникации клетки образуют многочисленные отростки и складки). Показано, что семенники геоцентрофор характеризуются растянутой зачатковой зоной (примитивный признак) [15]. Впервые для данного отряда описана ультраструктура оогенеза и сперматогенеза [15–20].

Полученный материал позволил решить вопрос об отсутствии близких филогенетических

связей между Prohynchidae и Gnosonesimidae [21]. Представлена сравнительная картина по нервной системе и сенсиллам [22]. Таким образом, на примере байкальских турбеллярий можно не только исследовать уникальные закономерности морфогенеза эндемичных групп, вопросы происхождения и филогении пресноводных фаун турбеллярий, но и находить новые, уникальные черты организации данного класса в целом.

Исследования поддержаны грантами РФФИ – Байкал 97-04-96237 и 97-04-96218.

ЛИТЕРАТУРА

1. V. D. Mats, *Earth Sci. Reviews*, 1993, 34, 81–118.
2. O. A. Timoshkin, DIWPA Series No.2. New Scope on Boreal Ecosystems in East Siberia, Novosibirsk, Sci. Publ. Center of UIGGM SB RAS, 1997, 151–179.
3. Н. А. Порфирьева, Планарии озера Байкал, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1977, 207.
4. О. А. Тимошкин, *Зоол. журн.*, 1986а, **65**: 1, 16–27.
5. О. А. Тимошкин, Там же, 1986б, **65**:5, 700–712.
6. О. А. Тимошкин, Морфология и эволюция беспозвоночных, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1991, 63–185.
7. Н. А. Порфирьева, Р. Я. Дыганова, Планарии европейской части СССР, Казань, Изд-во Казанского ун-та, 1987, 189.
8. A. Remane, Die Grundlagen des naturlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik, Aufl. 2, Leipzig, Akademische Verlagsgesellschaft, Geest & Portigi K.-G., 1956, 364.
9. О. А. Тимошкин, Атлас и определитель пелагиобионтов Байкала с краткими очерками по их экологии, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1995, 25–51.
10. К. Д. Кузнецов, О. А. Тимошкин, В. П. Кумарев, *Мол. биология*, 1996, 30, 1316–1325.
11. I. M. Drobysheva, Yu.V. Mamkaev, *Hydrobiologia*, 1995, 305, 145–150.
12. И. М. Дробышева, *ДАН*, 1996, 346, 3, 415–418.
13. И. М. Дробышева, *Тр. ЗИН АН СССР*, 1991, 241, 53–87.
14. I. M. Drobysheva, O. A. Timoshkin, 8th ISBT, Brisbane, Queensland Museum, 1996, 94.
15. Д. С. Боголюбов, Н. С. Габаева, Ю. В. Мамкаев, О. А. Тимошкин, *Тр. ЗИН АН СССР*, 1990, 221, 126–149.
16. Д. С. Боголюбов, М. Н. Грузова, *Цитология*, 1994, **36**:3, 275–282.
17. Д. С. Боголюбов, Там же, 283–288.
18. Д. С. Боголюбов, Там же, 1994, **36**:4, 330–337.
19. Д. С. Боголюбов, Там же, 338–344.
20. Д. С. Боголюбов, Ю. В. Мамкаев, О. А. Тимошкин, Там же, 1998, **40**:7, 603–609.
21. Д. С. Боголюбов, О. А. Тимошкин, *Зоол. журн.*, 1993, **72**:2, 17–26.
22. Е. А. Котикова, О. А. Тимошкин, *Тр. ЗИН АН СССР*, 1987, 167, 97–110.

Baikalian Turbellariae as Model Objects of Evolutionary Morphology

Yu. V. MAMKAEV, O. A. TIMOSHKIN, D. S. BOGOLIUBOV, I. M. DROBYSHEVA, E. A. KOTIKOVA

On the basis of bibliographic data and the authors' own studies, it is demonstrated that Baikalian turbellariae (over 150 species) are an extremely interesting object for evolutionary morphological studies. Their importance is illustrated on the example of formation of adenodaktyles in planaria.