

ДВУСТОРОННЯЯ СИММЕТРИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ И ПРИ РЕГЕНЕРАЦИИ У РУГОЗ (CNIDARIA; ПАЛЕОЗОЙ)

© 2013 С.В. Рожнов

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН, Москва
rozhnov@paleo.ru*

Широкое распространение бокового прикрепления у одиночных ругоз указывает на оседание и прикрепление их личинок брюшной стороной. Плоскость симметрии кораллита ругоз, обозначенная главной и противоположной септами, совпадает с плоскостью симметрии личинки, на что указывает расположение главной септы и рубца прикрепления на одной стороне кораллита. Это с большой вероятностью свидетельствует о присутствии у личинки ругоз парных мезентериев, по крайней мере, на брюшной стороне. Бесскелетные предки ругоз, непосредственные или удаленные, имели планулообразный облик и брюшную, а, возможно, и спинную пару мезентериев. Они вели бентосный образ жизни, ползая на брюшной стороне, и питались донной полуразложившейся органикой. Изучение регенерации у ругоз показало, что на скелете могли быть отражены все три регенерационных пути (эпиморфоз, морфаллаксис и компенсационная регенерация). Морфаллаксис проявлялся в виде небольших почек на погибшем материнском кораллите. Изучение развития этих почек показало, что формирование септ у них организовывалось под влиянием рельефа поверхности материнского кораллита, на котором находился зачаток. Мезентерии на ранних стадиях развития почек, видимо, отсутствовали.

Ключевые слова: ругозы, карбон, регенерация, морфаллаксис, мезентерии, онтогенез, планула, сравнительная морфология.

ВВЕДЕНИЕ

Ругозы являются морфологически хорошо очерченной группой палеозойских кораллов, для которой характерны кальцитовый скелет, построенный септами обычно двух порядков, расположенных билатерально и в онтогенезе появляющихся в четырех секторах, горизонтальные дни-

ща в центральной части кораллита и диссепименты в периферической части, эпитека, покрывающая боковую поверхность кораллита (Scrutton, 1997). Обычно их рассматривают в ранге отряда среди других девяти отрядов в подклассе *Zoantharia* класса *Anthozoa* типа *Cnidaria* (Scrutton, 1997). Название ругозы для них было введено Г. Эдвардсом и Д. Хеймом (Edwards, Naime, 1850) из-за сильно морщинистой эпитеки. Нередко их называют четырехлучевыми кораллами из-за заложения септ в четырех секторах, или птерокораллами из-за получающегося при таком заложении септ их перистом рисунке на поперечном срезе кораллита. Среди отряда ругоз выделяются 17 групп подотрядного ранга, филогенетические отношения между которыми недостаточно ясны (Scrutton, 1997). Это связано, с одной стороны, с отсутствием переходных форм между ними, а с другой стороны, с отрывочной изученностью морфологии их скелета на ранних стадиях его развития. Достаточно темной остается происхождение ругоз в целом и их связь со сменившими их в мезокайнозойских сообществах шестилучевыми кораллами (склерактиниями). Последние достаточно сходны с ругозами по общему облику, но имеют и ряд существенных отличий, заставляющих сомневаться в правильности предположения о ругозах как предках склерактиний (обзор см. Келлер, 2012; Budd et al., 2010; Stolarski et al., 2011). Среди этих отличий фигурируют особенности заложения септ, кальцитовый скелет у ругоз в противоположность арагонитовому у склерактиний, герматипность мелководных склерактиний и агерматипность всех ругоз. Сопоставление морфологии скелета ругоз и деталей его онтогенетического развития с морфологией скелета, мягких тканей и личиночным развитием склерактиний дает новые возможности для реконструкции филогенетической связи этих двух групп, хотя и ставит при этом новые проблемы. Среди этих проблем не только возможность перестройки заложения четырехлучевого перистого заложения септ у ругоз в циклическое шестилучевое их заложение у склерактиний, но и причина широкого распространения бокового прикрепления у одиночных ругоз и вопрос наличия у ругоз мезентериев. Если первому вопросу посвящена большая литература (обзор см. Oliver, 1980, 1996; Ильина, 1984; Келлер, 2012; Кузьмичева, 2002; Scrutton, 1997), то последние две проблемы лежат несколько в стороне от основных направлений изучения этих двух групп. Они преимущественно и рассматриваются в данной статье. Несмотря на недостаточную определенность филогенетических отношений ругоз и склерактиний, морфология и онтогенез современных представителей склерактиний дают богатый сравнительный материал для реконструкции мягкого тела и особенностей индивидуального развития ругоз.

РАЗВИТИЕ ЛИЧИНКИ У СОВРЕМЕННЫХ СКЛЕРАКТИНИЙ И НАЧАЛО ЗАЛОЖЕНИЯ У НИХ СЕПТ

Для современных шестилучевых кораллов характерна свободно-плавающая личинка, называемая планулой (обзор см. Fadlallah, 1983). Морфологический уровень организации планулы варьирует в широких пределах (Heltzel, Babcock, 2002). Он может соответствовать только что прошедшей гастрюляции, может отвечать начальным стадиям формирования полипа, уже имея рот, стомодеум и полный набор первичных мезентериев. Возможны разнообразные промежуточные между этими двумя крайними стадиями развития планулы. Форма планулы может значительно варьировать, но в целом она вытянута вдоль орально-аборальной оси. Аборальный конец планулы наиболее широкий и является передним при движении личинки. Размеры планулы обычно довольно большие – 1-2 мм при отделении от родительского полипа. Но нередко они значительно меньше. Многие планулы могут питаться, захватывая пищевые частицы с помощью мукусовой сети или с помощью ресничек, перемещающих током воды частицы с аборального полюса к оральному, где они попадают в рот. Но для многих планул нет необходимости в специальном улавливании пищи, так как они для питания используют желток, а оседают через 1-2 дня после начала самостоятельной от родительского полипа жизни. Большинство планул свободно плавают в толще воды, хотя некоторое короткое время в начале самостоятельной жизни ползают по субстрату. Некоторые планулы являются строго бентосными и могут только ползать по субстрату. Обычно планулы претерпевают начало метаморфоза в полип еще перед осадением на субстрат. Несмотря на то, что многие кораллы способны жить на мягком грунте, для прикрепления планулы необходим хотя бы маленький твердый объект на дне для сцепления со скелетным материалом. Прикрепление происходит аборальным полюсом, где формируется маленькая прикрепительная подошва, над которой образуется конусовидный эпитекальный скелет с арагонитовыми септами внутри (Wells, 1956). Эти септы формируются в складках мягкой стенки полипа, разделяющую его полость тела на сектора. Кальцитовые септы склерактиний и соответствующие им складки внутри полости полипа возникают по модели, которую им организуют появившиеся ранее, еще у планулы, первичные пары мезентериев.

Мезентерии полипа склерактиний представляют собой продольные перегородки гастральной полости полипа, сложенные складкой энтодермы со слоем мезоглеи внутри, и делящие полость на гастральные карманы (рис. 1). Они образуют пары, образующие несколько рядов, в первом из которых шесть пар, а в последующих число, кратное шести (Wells, 1956). Среди шести пар мезентериев первого порядка выделяется пара так называемых направляющих мезентериев, которые вместе с щелевидным ртом

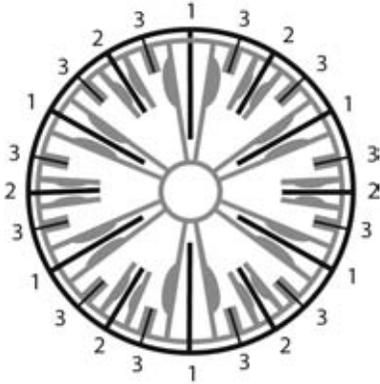


Рис. 1. Энтосепты и экзосепты у склерактиний (черные) и их расположение относительно пар мезентериев (серые) с мускульными валиками на одной из сторон (по Wells, Hill, 1956). Цифрами показан порядок появления септ.

Известковые септы первого порядка и соответствующие им складки стенки тела полипа появляются между мезентериями (рис. 1). Септы первого порядка появляются внутри гастрального кармана каждой пары мезентериев первого порядка. Поэтому они называются энтосептами. Среди энтосепт выделяются главная и противоположная септы, формирующиеся в соответствующих гастральных карманах направляющих мезентериев. Они соответствуют брюшной и спинной стороне планулы, где, соответственно, формируются направляющие мезентерии.

ОСОБЕННОСТИ ЗАЛОЖЕНИЯ СЕПТ У РУГОЗ

Заложение септ изучено у многих ругоз, хотя самые ранние стадии, отражающие последовательность заложения протосепт далеко не всегда удается реконструировать (обзор см. Oliver, 1980, 1996; Hill, 1981; Scrutton, 1997). Несмотря на разнообразие септального аппарата у ругоз, модель формирования септ в основном сводится к классической схеме (рис. 2). После прикрепления планулы сначала развивается маленький, обычно меньше 1 мм, асептальный кубок. Затем появляются две большие септы – главная (cardinal – С), на стороне кубка с рубцом прикрепления, и противоположная (counter – К) на противоположной стороне кубка. Вскоре эти две септы могут соединиться своими внутренними краями, образуя единую осевую септу (axial septum). Осевая септа маркирует плоскость симметрии кораллита. Вскоре близ периферической части главной части появляется симметрично расположенная следующая пара больших септ, которые называют

и сифонogliфами, представляющими собой ресничные бороздки в углах глотки, маркируют плоскость двусторонней симметрии. Мезентерии несут на одной из своих сторон продольные мускулы-ретракторы в виде валиков, протягивающихся вдоль одной из сторон каждого мезентерия. У направляющих пар мезентериев эти валики расположены снаружи гастрального кармана и направлены в разные стороны. У остальных они расположены внутри и направлены друг к другу (Wells, 1956). Такое расположение продольных мускульных валиков еще сильнее подчеркивает двустороннюю симметрию полипа и отражается на расположении щупалец, так как полость щупалец представляет собой продолжение полости гастральных карманов. Из-

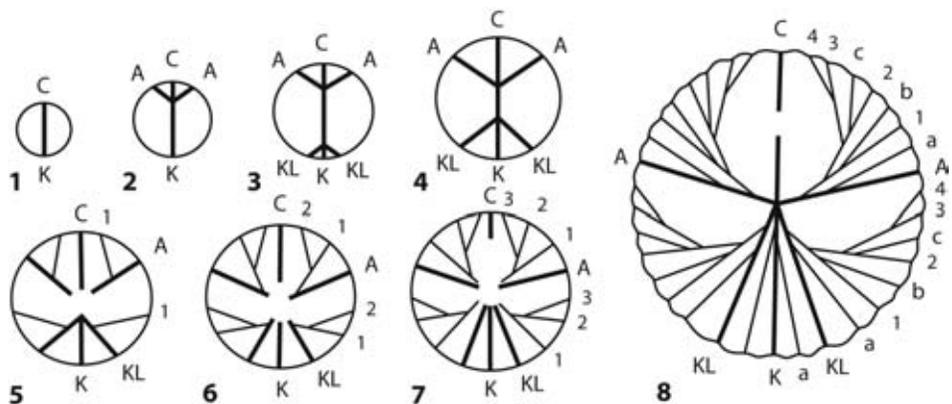


Рис. 2. Последовательные стадии (1-8) появления септ в онтогенезе у ругоз (по Oliver, 1980). Протосепты показаны утолщенными линиями: С – главная, К – противоположная, А – алярная, KL – соседняя с противоположной; метасепты обозначены цифрами 1, 2, 3 в порядке их заложения; малые септы обозначены буквами а, b, с в порядке их заложения.

боковыми, или алярными (alar septa – А). Одной стороной они упираются в стенку кораллита, а другой примыкают к осевой септе. Одновременно, или чуть позже закладывается пара септ со стороны противоположной септы. Их называют соседние с противоположной (counter-lateral – KL). Эти первые шесть септ называют протосептами. Нередко они могут появляться практически одновременно. Иногда после их образования наступает небольшая пауза в появлении новых септ, после которой появляются следующие крупные септы, которые принято называть метасепты. Метасепты появляются только в четырех местах: два в межсептальном промежутке рядом с главной септой и два между боковыми и соседними с противоположной. Этой же закономерности подчиняется и появление малых септ. Таким образом, вырисовывается модель перистого появления и двустороннего расположения септ с плоскостью симметрии, в которой лежат главная и противоположная септа, а также рубец прикрепления. Таким образом, заложение септ у ругоз значительно отличается своей перистостью от склерактиниевой модели. Поэтому возникает вопрос о наличии у ругоз мезентериев.

БЫЛИ ЛИ МЕЗЕНТЕРИИ У РУГОЗ?

Рассмотренные выше особенности морфологического соотношения мягкого тела и скелета полипа можно перенести на ругоз, реконструируя расположение у них мезентериев по особенностям расположения септ. Скратон (Scruton, 1997) вслед за Сорауфом (Sorauf, 1993) полагает, что, по крайней мере, главные септы у ругоз являются энтосептами, то есть фор-

мировались в гастральном кармане между парными мезентериями. Они не согласны с предположением Биренхайда (Birenhide, 1965) об отсутствии у ругоз мезентериев. Его предположение было основано на утверждении, что метасепты у ругоз возникают расщеплением септ, появившихся ранее, и что этот процесс сходен с образованием экзосепт у склерактиний. Действительно, экзосепты появляются у склерактиний между мезентериальными парами как септальный цикл, предшествующий следующему циклу развития парных мезентериев. Когда этот следующий цикл парных мезентериев появляется, экзосепты расщепляются, приспосабливаясь к новым парам мезентериев и сопровождающим их энтосептам. Этот процесс известен как септальная субституция (Wells, 1956). Очевидно, процесс септального расщепления у склерактиний тоже связан с развитием мезентериев и поэтому не может служить доказательством отсутствия мезентериев у ругоз (Scruton, 1997), как предположил Биренхайд (Birenhide, 1965). Тем не менее, и этот вывод повисает в воздухе, так как, с одной стороны, настоящий процесс расщепления септ у ругоз довольно редок и модель расположения септ не соответствует модели, которая бы вытекала из существования у них септальной субституции. С другой стороны, заложение новых септ происходило на периферическом выступе впячивания выделяющего скелет слоя, ассоциированного с развившейся непосредственно перед этим серией септ (Scruton, 1997), и это может свидетельствовать об организующем влиянии септ на возникновение септ последующего порядка. Поэтому для решения проблемы филогенетических отношений ругоз с другими группами кораллов необходимо определить возможную первичную последовательность включения морфогенетических процессов, определяющих заложение мезентериев и септ, и ответить на вопрос о причинах заложения мезентериев еще у свободноплавающей личинки склерактиний: является ли это результатом смещения их закладки на более раннюю онтогенетическую стадию или, наоборот, отражение морфологии предкового плавающего или ползающего состояния? В рамках эволюционной морфологии эта проблема соотношения септ и мезентериев у ругоз и склерактиний приобретает более общее звучание: какое разделение гастральной полости на карманы первично – мезентериальное или септальное.

В первую очередь о наличии или отсутствии мезентериев могут свидетельствовать особенности заложения септ. Но, как мы показали выше, выводы различных авторов о наличии мезентериев, сделанные по этому критерию, неоднозначны. Поэтому следует рассмотреть и другие особенности, которые могут пролить свет на эту проблему. Прежде всего, это так называемое боковое прикрепление, характерное для одиночных ругоз, и особенности регенерации у этой группы.

ОСОБЕННОСТИ ОСЕДАНИЯ И ПРИКРЕПЛЕНИЯ ЛИЧИНКИ РУГОЗ: ПОПЫТКА РЕКОНСТРУКЦИИ

Н.Н. Яковлев (1904, 1910, 1914, 1937, 1945, 1946), изучая девонские и каменноугольные кораллы, еще в начале прошлого века обратил внимание на особенности прикрепления одиночных ругоз: большинство из них прирастало к какому-нибудь твердому объекту боковой поверхностью кораллита, а не его кончиком, как у большинства склерактиний. Кроме того, по его наблюдениям, главная и противоположная септы всегда расположены в плоскости изогнутости роговидного коралла. При этом главная септа находится на выпуклой стороне, где и рубец прирастания, а противоположная септа в той же плоскости на вогнутой стороне (рис. 3, 4). Яковлев неоднократно писал об этой особенности ругоз, и это верное наблюдение, хотя и не было интерпретировано им с точки зрения онтогенеза кораллита и развития планулы, подтверждается на многих ругозах разного геологического возраста (Scruton, 1998). Р. Элиас (Elias, 1984, 1982a, b) показал, что осажение планулы горизонтально главной септой вниз характерно для позднеордовикских роговидных кораллов. Нейман (Neuman, 1988) показал это для силурийских ругоз. Т.Г. Ильина (1984) указала на расположение главной септы внизу на выпуклой стороне для многих пермских одиночных ругоз.

Совпадение плоскости симметрии внешней формы кораллита и главной септы не может быть случайностью, и должно было определяться в момент оседания на дно планулы. Используя данные Неймана (Neuman, 1988) о прикреплении силурийского одиночного коралла *Phaulactis angelini* (Wedekind) из силура Готланда можно уточнить это положение: не изгиб кораллита определяет расположение главной септы, а именно рубец прикрепления. Он показал, что личинка этого вида ругоз могла прикрепляться к любой поверхности, горизонтальной, вертикальной или наклонной (Neuman, 1988). В зависимости от этого, сторона кораллита с главной септой могла быть выпуклой, вогнутой или скошенной. Но рубец прикрепления всегда был на одной стороне с главной септой. Такой вывод подтверждается на просмотренной обширной коллекции *Bothrophyllum conicum* (Trd.) из Подмосковского верхнего карбона (рис. 3, 4). Из этих наблюдений мы можем сделать вывод, что планула ругоз с боковым прикреплением оседала и прикреплялась к грунту не аборальным полюсом, а одной из сторон, протягивающейся от аборального до орального полюсов. Именно на этой стороне осевшей личинки закладывалась главная септа. Эту сторону личинки ругоз, которой она прикреплялась, можно назвать брюшной. Сравнение с развитием и оседанием личинки склерактиний показывает, что заложению известковой септы у ругоз с большой вероятностью могло предшествовать появление направляющей пары мезентериев еще у свободноплавающей личинки.

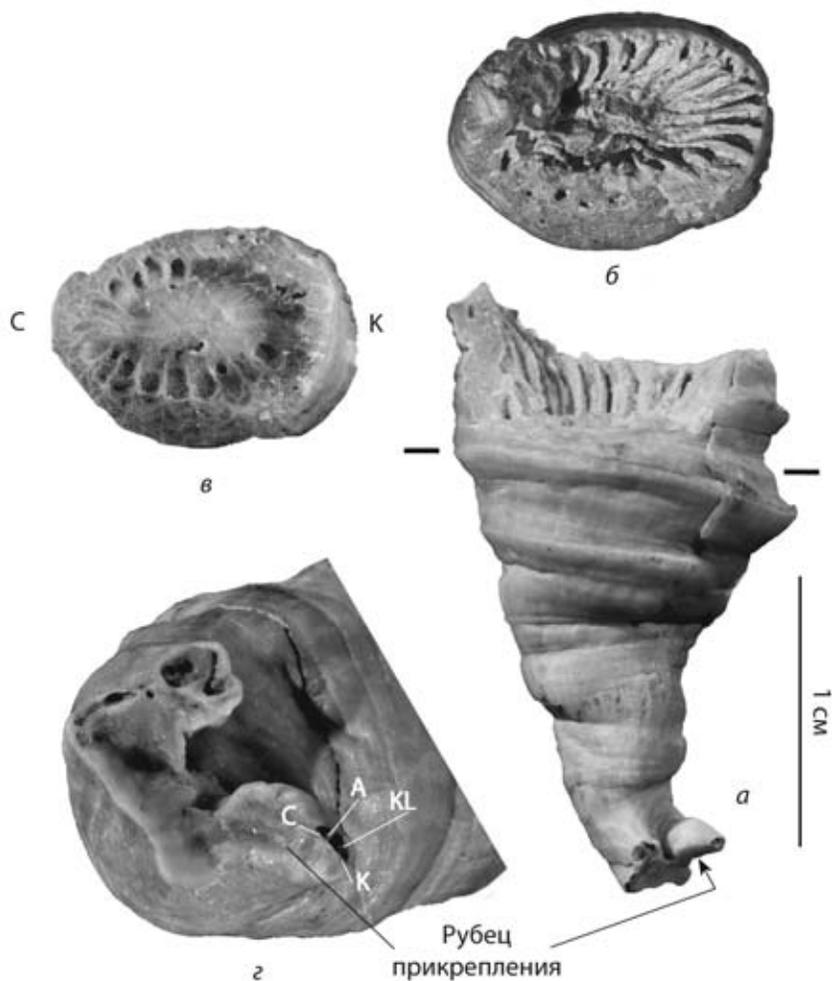


Рис. 3. Соотношение плоскости симметрии, главной и противоположной септы и рубца прикрепления у *Bothrophyllum conicum*. Экз. ПИН, № 3335/5: *a* – кораллит сбоку, *б* – сверху, *в* – шлифовка на отмеченном уровне, *з* – вид снизу на рубец прикрепления и начальную стадию развития кораллита со слегка поврежденным кончиком. Верхний карбон, касимовский ярус. Подмосковский бассейн, отвалы карьера у ст. Шиферная. Обозначения как на рис. 2.

Но чем еще могла морфологически маркироваться брюшная сторона планулы ругоз? Дорсовентральная плоскость, определялась, как и у современных склерактиний, видимо, щелевидным ртом, на обоих концах которого, или только на одном, могли развиваться зачатки сифоноглифов, которые организовывали ток воды в гастральную полость и из нее. Дорсальная и вентральная стороны могли быть внешне морфологически неразличимы, если планулы были планктонные и вертелись вокруг своей оси при движении аборальным полюсом вперед. Но оседание и прикрепление планулы

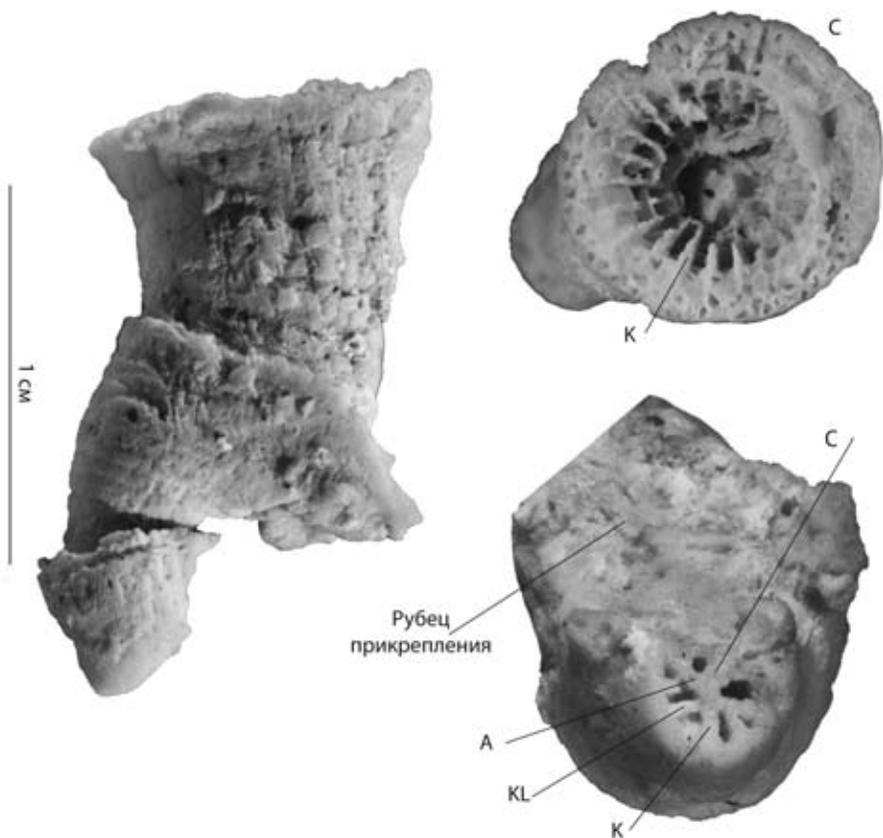


Рис. 4. Явление омоложения у *Bothrophyllum conicum*. Полип уменьшался в размерах и начинал снова расти три раза. Кораллит изгибался каждый раз в новую сторону. Главная септа при этом оставалась на той же стороне, что и начальный рубец прикрепления. Экз. ПИН, № 3335/6. Средний карбон, мячковский ярус. Подмосковский бассейн, Домодедово, заброшенный карьер. Обозначения как на рис. 2.

ругоз брюшной стороной, а не точечным аборальным концом, как у склерактиний, может свидетельствовать о ее преимущественно бентосном образе жизни и ползании по дну на брюшной стороне, выраженной морфологически. В этом случае еще у свободноподвижной личинки ругоз могла существовать по крайней мере брюшная пара мезентериев, регулирующие ток пищевых частиц в гастральной полости.

Это, в свою очередь, вызывает предположение, что бесскелетные предки ругоз были планулообразными бентосными животными, ползающими или лежащими на дне и уже имевшими направляющую брюшную, а возможно и спинную, пару мезентериев. Вероятно, они собирали с помощью слизи полуразложенную органику в «бульоне» насыщенного этой органикой придонного слоя воды, столь важного для существования кембрийской бентосной фауны (Rozhnov, 2009). Слизь с налипшими пищевыми частица-

ми переправлялась с помощью ресничек через сифоноглифы или сходные предковые структуры в гастральную полость, как у некоторых планул современных склерактиний. Можно предположить, что у таких бесскелетных предков могли возникать примитивные брюшная и спинная мезентериальные пары для регуляции потока пищи в гастральной полости. При переходе к прикрепленному образу жизни и последующем возникновении септального скелета с этими мезентериями должно было согласовываться место появления главных септ. Именно наличием мезентериев, появившихся еще у бесскелетных предков ругоз (непосредственных или далеких, дотабулятных), можно объяснить совпадение плоскости симметрии внешней формы кораллита и расположение в этой плоскости начальных стадий развития рубца прикрепления и главной септы. Тем не менее, как мы увидим далее, место возникновения вогнутой складки полипа могло определяться не только положением парных мезентериев, но и внешними факторами, прежде всего рельефом подстилающей материнской поверхности развивающегося зачатка при регенерации.

РЕГЕНЕРАЦИЯ У РУГОЗ

Регенерация у ругоз проявляется в виде достраивания скелета при небольших повреждениях и полной перестройке скелета при развитии нового полипа из небольших кусочков ткани погибшего материнского полипа в виде небольших почек. К одному из типов регенерации следует относить и так называемое омоложение коралла, когда при неблагоприятных условиях полип резко сокращается в размерах и расположение септ становится похожим на юную стадию, а при последующих благоприятных условиях снова увеличивается, восстанавливая взрослое расположение септ (рис. 4).

Регенерация у животных происходит по одному из трех основных путей: эпиморфоз, морфаллаксис и компенсаторная регенерация (Gilbert, 2010). При эпиморфозе последовательно происходит дедифференцировка структур взрослого организма, создание массы недифференцированных клеток и их дальнейшая респецификация. При этом новые клетки образуют лишь утраченные структуры и не более. По этому пути происходит, например, регенерация конечностей у амфибий. При морфаллаксии происходит перестройка существующих тканей при незначительном росте. Такой тип регенерации характерен для гидры. При разрезании вытянутого тела гидры на несколько кусочков, то из каждого кусочка может сформироваться маленькая гидра. Для этого не требуется нового клеточного материала, и клеточные деления не происходят. Каждая клетка сохраняет свою пластичность, поэтому любой кусочек достаточного размера может превратиться в целый организм меньшего размера. При компенсаторной регенерации клетки просто делятся на себе подобные клетки и не формируют массы дедифференцированных клеток.

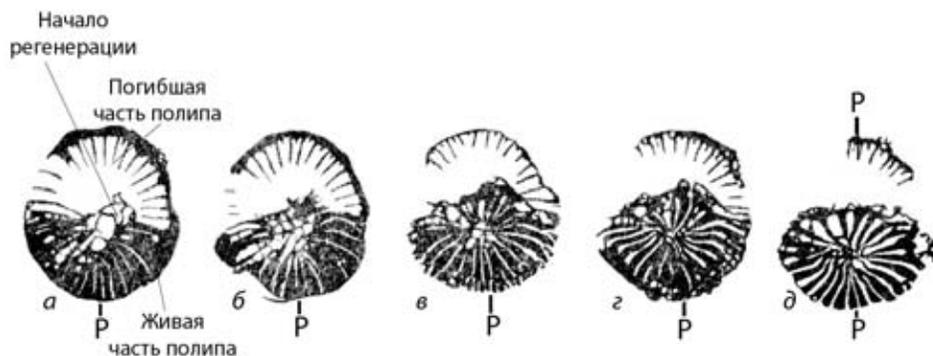


Рис. 5. Развитие скелета при эпиморфной регенерации у *Bothrophyllum conicum* (по Рожнов, 1974, с дополнениями).

Все три типа регенерации можно обнаружить на ископаемых кораллах. Омоложение ругоз (рис. 4) может служить примером компенсаторной регенерации, когда после уменьшения размеров кораллита происходит деление клеток и рост кораллита без их дедифференцировки.

В случае достраивания скелета при небольших повреждениях мы наблюдаем признаки эпиморфоза. Примером может служить описание регенерации у *Bothrophyllum* sp. из мячковского горизонта среднего карбона Подмосковского бассейна (Рожнов, 1974). У этого экземпляра была повреждена и погибла лишь половина полипа (рис. 5). Оставшаяся часть постепенно разрасталась и достраивала недостающую половину полипа (рис. X). Расположение септ достраиваемой части кораллита постепенно стало полностью соответствовать сохранившейся части, и регенерировавший полип приобрел модель расположения септ, полностью соответствующую модели материнского кораллита, хотя и несколько меньшего размера. Плоскость симметрии регенерировавшего и материнского полипа совпали. В этом случае наблюдается, как и при классической эпиморфной регенерации конечности у саламандры, отраженная на скелетной ткани последовательность регенерации, при которой возникает лишь утраченная структура и ничего дополнительного не образуется.

Проявление регенерации по типу морфаллаксиса у ругоз представляется наиболее интересным для понимания особенностей их морфогенеза. К морфаллаксису следует отнести развитие небольших почек на обычно одиночном кораллите из остатков тканей на скелете материнского организма после его гибели (рис. 6). Подобные почки были отмечены у *Bothrophyllum conicum* (Trd.) Т.А. Добролюбовой (1937, 1940) и детально описаны Рожновым (1974). Добролюбова считала эти почки формой бесполого размножения и называла это почкование верхушечным, внутриващечным. Детали развития таких почек заставили, тем не менее, отнести это к явлению соматического эмбриогенеза (Рожнов, 1974). Термин «соматический эмбри-



Рис. 6. Почки в чашечке *Gshelia Shtuk.*, возникшие в результате морфаллаксиса (x 1,5). Экз. ПИН, № 3335/7. Верхний карбон, гжельский ярус. Подмосковный бассейн, ст. Гжель.

огенез» был введен в литературу Б.П. Токиным (Токин, 1959) для явления развития организмов из единичных соматических клеток или комплексов их. Соматическому эмбриогенезу, как отмечает Токин (1959) обязательно предшествует коренная перестройка клеточных систем, которая может быть более или менее полной. Это хорошо видно на примере современной актинии *Metridium senile* (Verril), когда при ее развитии из маленьких кусочков тела мезентерии в исходном фрагменте либо дегенерируют, а затем возникают заново, либо происходит включение остатков мезентериев в состав нового организма (Полтева, 1972). Если в развивающемся фрагменте имеются остатки пары направляющих мезентериев, то они обязательно сохраняются и входят в систему мезентериев нового организма, определяя его плоскость симметрии. Сейчас термин «соматический эмбриогенез» широко используется при описании развития растений (Батыгина, 2000). В его определении важную роль играет детальное изучение процесса на клеточном уровне, что невозможно сделать на палеонтологическом материале. Поэтому в этой работе мы используем более широко применяемый для такого типа развития термин «морфаллаксис» как особый тип регенерации (Gilbert, 2010). Тем не менее, следует отметить, что современное изучение регенерации на клеточном и молекулярном уровнях показывает большое сходство морфаллаксиса и эпиморфоза (Agata et al., 2007), так как оба они проходят под контролем позиционной информации и для обоих ха-

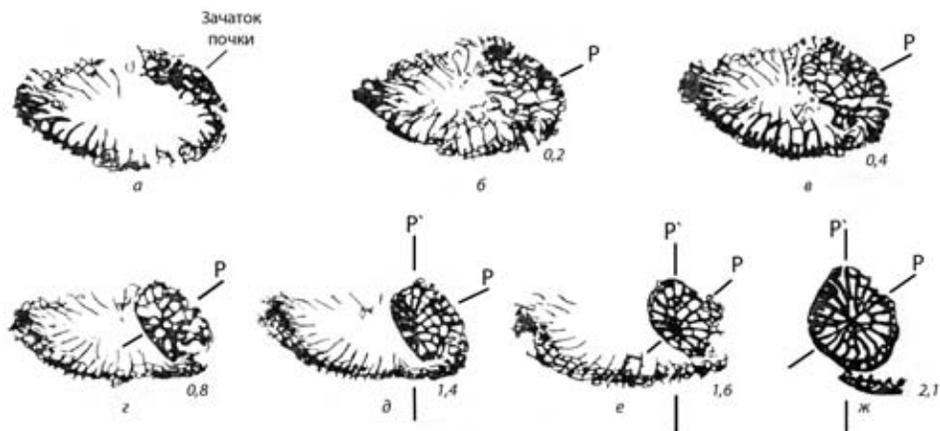


Рис. 7. Последовательные сечения почки *Bothrophyllum conicum* и плоскости симметрии (P и P') (по Рожнов, 1974, с дополнениями). Цифрами показано расстояние сечения от основания почки.

рактены процессы так называемой дисталлизации и интеркалляции. После повреждения при регенерации позиционная информация быстро реорганизуется в результате взаимодействия появляющейся дистально новой ткани (дисталлизация) и оставшейся проксимальной части, индуцируя соответствующую престройку интеркалярной ткани (интеркалляция). Но на важном для нас морфологическом уровне мы вполне можем использовать классические термины для разных типов регенерации.

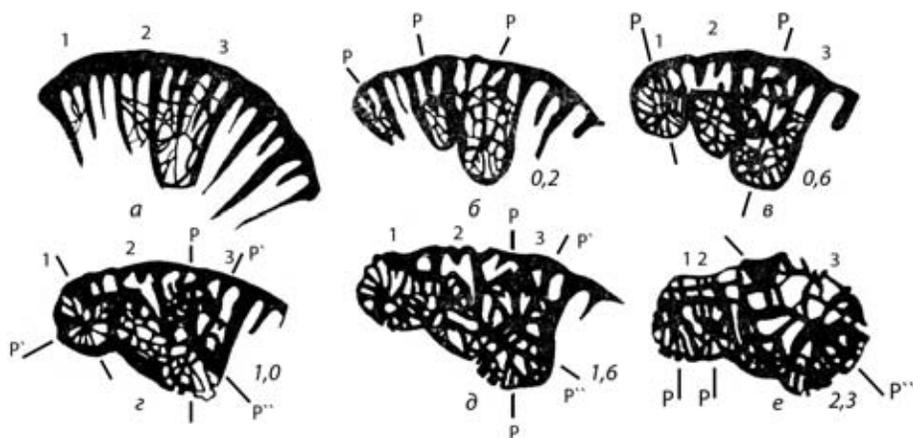


Рис. 8. Развитие скелета и положение плоскости симметрии (P и P') при морфаллаксии у трех расположенных рядом почек у *Bothrophyllum conicum* (по Рожнов, 1974, с дополнениями). 1, 2, 3 – обозначения почек.

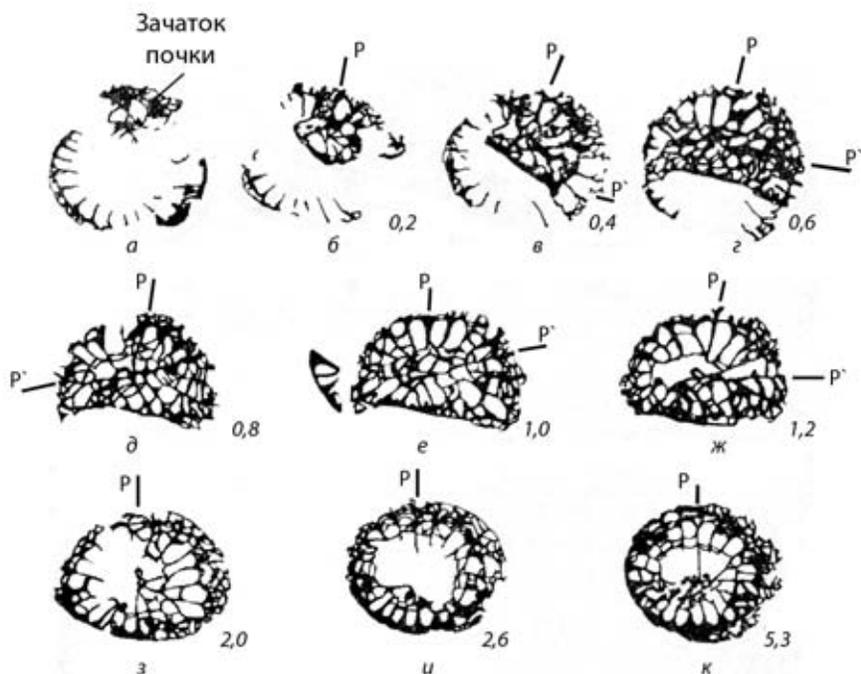


Рис. 9. Развитие скелета и изменение плоскости симметрии при морфаллаксии в почке у *Bothrophyllum conicum* (по Рожнов, 1974, с дополнениями).

В настоящее время в Подмосковном карбоне обнаружены почки подобного типа не только у рода *Bothrophyllum*, но и у *Gshelia* (рис. 6). Новый материал требует специального детального описания. В настоящей работе рассмотрим преимущественно полученные ранее данные по *Bothrophyllum conicum* из касимовского горизонта верхнего карбона близ подмосковного г. Воскресенска (Рожнов, 1974) и выявим их значение для понимания морфогенеза ругоз.

Из 265 экземпляров этого вида было встречено девять кораллитов с небольшими почками в чашечке. На последовательных пришлифовках этих почек было обнаружено, что развитие каждой из этих почек начиналось с плохо дифференцированного скелета из пересекающихся беспорядочно разбросанных изогнутых септ и диссепиментов (рис. 7-9). Это свидетельствует о слабой дифференциации и интеграции тканей зачатка почки. Отсутствие следов роста материнского кораллита свидетельствует о его гибели к моменту зарождения почки. Жизнеспособная часть материнского полипа в значительной степени дедифференцировалась и из нее начинал развиваться новый полип в виде уменьшенной копии материнского организма. При этом поверхность чашечки материнского кораллита становилась субстратом, на котором происходило развитие почки. Особенности развития почки на ранних стадиях определялись

микрорельефом поверхности кораллита, на котором она развивалась, и размера зачатка.

При относительно крупном зачатке, охватывавшем пять-восемь материнских септ стадия слабо дифференцированного скелета зачатка почки была хорошо выражена (рис. 7). Скелет зачатка состоял из нерегулярно расположенных скелетных элементов, обволакивающих материнские септы и заполнявших промежутки между ними. На чуть более поздней стадии границы почки стали все более резко очерчиваться возникающей стенкой, а материнские септы, захваченные почкой, надстраивались и в соответствии с ними появлялись новообразованные короткие изогнутые септы. Одновременно появляется плоскость двусторонней симметрии, расположенная перпендикулярно надстроенным материнским септам. Постепенно сторона почки с короткими новообразованными септами расширялась, сечение почки округлялось, число септ стало доходить до 20 и расположение септ приняло перисто-радиальный облик. В плоскости симметрии выявились аналоги главной и противоположной септ. Таким образом, при развитии этой почки организаторами расположения септ растущей почки становились материнские септы, которые образовали соответствующий рельеф нижней поверхности зачатка почки, организовав очевидно, новую позиционную информацию в зачатке, что и определило в дальнейшем развитии положение новообразованных септ и положение плоскости симметрии почки. Мезентерии, если они развивались, должны были располагаться в соответствии с уже построенными септами, то есть при развитии почек септы определяли развитие мезентериев, а не наоборот.

При маленьком зачатке почки, захватывающем всего две-три септы, развитие проходило несколько иначе. Это видно из описания (Рожнов, 1974) развития трех маленьких почек на одном кораллите *Bothrophyllum conicum*. Эти три почки расположены на небольшом расстоянии друг от друга (рис. 8). Зачаток одной из крайних, самой маленькой из почек (№ 1), располагался между двумя длинными материнскими септами, обволакивая расположенную между ними короткую септу второго порядка. Эта короткая септа определила первоначальную плоскость симметрии этого зачатка, в которой сформировалась еще одна септа. Обе эти септы стали аналогами главной и противоположной септ обычного кораллита. Справа и слева от них появились по две небольшие септы, и поперечное сечение кораллита приобрело облик сечения обычного кораллита на ранних стадиях развития. После этого почка разрослась и стала опираться еще на одну материнскую септу, что привело к нарушению симметрии. При дальнейшем росте часть септ появлялась симметрично относительно старой плоскости симметрии, а часть – относительно новой, обозначенной позднее захваченной материнской септой. Очевидно, позиционная информация в зачатке реорганизовывалась при разрастании зачатка на

соседнюю септу из-за возникшего существенного изменения рельефа основания зачатка.

Другая крайняя почка (№ 3) из трех на этом кораллите развивалась из более крупного фрагмента тела погибшего материнского кораллита, располагавшегося на трех материнских септах первого порядка и двух второго порядка. Плоскость симметрии этой почки оформилась на продолжении средней из охваченных ей материнских септ первого порядка. Но и материнские септы второго порядка тоже организовали на своем продолжении развитие септ в почке. Поэтому начальные стадии этой почки значительно отличаются от начальных стадий развития материнского кораллита, и в расположении септ не видно четкой модели.

Средняя из этих почек (№ 2) прилежала непосредственно к самой крупной. Она развивалась между двумя длинными материнскими септами и опиралась на материнскую септу второго порядка, которая и определила плоскость симметрии развивающейся почки. Эта почка, как и другая маленькая, тоже имела стадию шести септ, но расположенных менее симметрично. Дальнейшее развитие почек определялось их тесным расположением, мешавшим свободно разрастаться. Две маленькие почки, видимо, срослись своими мягкими тканями, стенка между ними исчезла, а септы стали располагаться почти параллельно друг другу. Самая большая почка еще больше разрослась, и в ней появилась новая плоскость симметрии, перпендикулярная первоначальной. Изменение плоскости симметрии при разрастании зачатка можно наблюдать и на другом описанном экземпляре (рис. 9).

Из этих наблюдений следует, что материнские септы, облекавшиеся фрагментом мягкого тела погибшего организма, создавали некий рельеф в основании развивавшегося зачатка. Этот рельеф определял первоначальную позиционную информацию для построения скелета. Во впаденных участках этого рельефа возникали первые септы формирующейся почки. Если септ было немного, то плоскость симметрии проходила на продолжении средней из них, а в случае более крупного зачатка плоскость симметрии проходила перпендикулярно материнским септам. При разрастании почки и распространении ее на соседние материнские септы плоскость симметрии могла меняться и становилась перпендикулярной материнским септам. Это свидетельствует о том, что симметрия в расположении септ на начальных стадиях развития почек определялась рельефом расположения подстилающих зачаток материнских септ, а на более поздней стадии еще и взаимным влиянием сформировавшихся септ. Но это влияние не было таким жестким и четким как на начальных стадиях развития обычного кораллита. Это можно объяснить, что при развитии кораллита развитие септ определялось сформированными ранее мезентериями, а в подобных почках на ранних стадиях их развития мезентерии обычно, видимо, отсутствовали. Поэтому расположение септ у почек, возникавших из фрагментов

погибшего полипа путем морфаллаксиса, было не столь правильным, как у обычного кораллита. Возможно, именно этим объясняется слабая жизнеспособность таких почек и неспособность их сформироваться во взрослый половозрелый полип.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Широкое распространение бокового прикрепления у одиночных ругоз указывает на оседание и прикрепление их личинок брюшной стороной, а не аборальным концом, как у современных склерактиний. Плоскость симметрии кораллита ругоз, обозначенная главной и противоположной септами, совпадает с плоскостью симметрии личинки, на что указывает расположение главной септы и рубца прикрепления на одной стороне кораллита. Это с большой вероятностью свидетельствует о присутствии у личинки ругоз пары мезентериев, по крайней мере, на брюшной стороне, которая и определяла положение формирующейся после прикрепления личинки главной септы. Преобладающее расположение главной септы на выпуклой стороне роговидных кораллитов обусловлено экологически необходимыми особенностями роста после горизонтального прикрепления личинки брюшной стороной. Из этого можно сделать вывод, что бесскелетные предки ругоз, непосредственные или удаленные имели планулообразный облик и брюшную, а, возможно, и спинную пару мезентериев. Эти вели, видимо, бентосный образ жизни, ползая на брюшной стороне, и питались донной полуразложившейся органикой.

Изучение регенерации у ругоз показало, что на скелете могли быть отражены все три регенерационных пути (эпиморфоз, морфаллаксис и компенсационная регенерация). Морфаллаксис проявлялся в виде небольших почек на погибшем материнском кораллите. Изучение развития этих почек показало, что формирование септ у них организовывалось под влиянием рельефа поверхности материнского кораллита, на котором находился зачаток. Мезентерии на ранних стадиях развития почек, видимо, отсутствовали, или, по крайней мере, не определяли место появления новых септ. Таким образом, весьма вероятно, что и для ругоз, и для склерактиний первичным было разделение гастральной полости на карманы мезентериями, а не впячиваниями стенки тела с известковыми септами внутри. Формирование мезентериев еще у планул склерактиний может отражать их появление еще у далеких свободноподвижных предков.

Работа выполнена при финансовой поддержке программы Президиума РАН «Живая природа». Автор признателен С. Гришину, Г. Миранцеву, А. Шмакову и А. Поповой за помощь в сборе и формировании коллекции кораллов, а также О.Л. Коссовой за помощь с подбором литературы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Батыгина Т.Б.* 2000. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. Т. 3 (Системы репродукции). СПб: Мир и семья.
- Добролюбова Т.А.* 1937. Одиночные кораллы мячковского и подольского горизонтов среднего карбона Подмосковского бассейна. М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР. С. 5-92 (Тр. Палеозоол. ин-та. Т. 6. Вып. 3).
- Добролюбова Т.А.* 1940. Кораллы **Rugosa** верхнего карбона Подмосковского бассейна. М.-Л.: Изд-во Академии наук СССР. С. 1–88 (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 9. Вып. 3).
- Ильина Т.Г.* 1984. Историческое развитие кораллов. Подотряд **Polycœliina**. М.: Наука. 184 с. (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 198).
- Келлер Н.Б.* 2012. Глубоководные склерактиниевые кораллы. М.: Красанд. 384 с.
- Кузьмичева Е.И.* 2002. Морфология скелета, система и эволюция склерактиний. М.: Наука. 212 с. (Тр. Палеонтол. ин-та. Т. 286).
- Полтева Д. Г.* 1972. Регенерация и соматический эмбриогенез у актиний. Т. 78. № 4. С. 171–232. (Тр. Ленингр. об-ва естествоиспыт.).
- Рожнов С.В.* 1974. Соматический эмбриогенез у *Bothrophyllum conicum* (**Rugosa**) // Палеонтол. журн. № 3. С. 16–22.
- Токин Б.П.* 1959. Регенерация и соматический эмбриогенез. Изд-во Ленинградского ун-та. 268 с.
- Яковлев Н.Н.* 1904. О морфологии и морфогении кораллов группы **Rugosa** / Изв. СПб. Биол. лаб. Ред. П.Ф. Лесгафт. Т. 7. № 2. С. 87.
- Яковлев Н.Н.* 1910. О происхождении характерных особенностей **Rugosa** // Тр. Геол. ком. Вып. 66. 32 с.
- Яковлев Н.Н.* 1914. Этюды о кораллах **Rugosa** // Тр. Геол. ком. Вып. 96. 33 с.
- Яковлев Н.Н.* 1937. О различии между кораллами **Rugosa** и **Hexacoralla** и о происхождении их отличительных признаков // Ежег. Всеросс. палеонтол. об-ва. № 11. С. 41–48.
- Яковлев Н.Н.* 1945. Первичные факторы в развитии коралловых полипов **Zoantharia** // ДАН СССР. Т. 48. № 6. С. 460–463.
- Agata K., Saito Y., Nakajima E.* 2007. Unifying principles of regeneration I: Epimorphosis versus Morphallaxis // *Develop. Growth Differ.* № 49. P. 73–78.
- Birenhide R.* 1965. Haben die rugosen Korallen Mesenterien gehabt? // *Senckenberg. lethaea.* V. 46. P. 27–34.
- Budd A.F., Romano S.L., Smith N.D., Barbeitos M.S.* 2010. Rethinking the phylogeny of scleractinian corals: a review of morphological and molecular data // *Integrat. compar. biol.* V. 50. № 3. P. 411–427.
- Edwards H.M., Haime J.* 1850. A monograph of the British fossil corals, Part 1 // *Palaeontogr. soc. monogr.* London.

- Elias R.J.* 1981. Solitary rugose corals of the Selkirk Member, Red River Formation (late Middle or Upper Ordovician), southern Manitoba // *Geol. surv. can. bul.* V. 344. P. 1–53.
- Elias R. J.* 1982a. Latest Ordovician solitary rugose corals of Eastern North America // *Bull. amer. paleontol.* V. 81.
- Elias R.J.* 1982. Paleoeecology and biostratinomy of solitary rugose corals in the Stony Mountain Formation (Upper Ordovician), Stony Mountain, Manitoba, Canada // *Can. j. earth sci.* № 19. P. 1582–1598.
- Fadlallah Y.H.* 1983a. Sexual reproduction, development and larval biology in scleractinian corals: A review // *Coral reefs.* V. 2. P. 12950.
- Gilbert S.* 2010. *Developmental biology.* 9 ed. Sunderland, Massachusetts USA: Sinauer ass. Inc. publ.
- Heltzel P.S., Babcock R.C.* 2002. Sexual reproduction, larval development and benthic planulae of the solitary coral *Monomyces rubrum* (Scleractinia: Anthozoa) // *Mar. biol.* V. 140. P. 65967.
- Hill D.* 1981. Rugosa and Tabulata. *Treatise on Invertebrate Paleontology.* Pt F (Suppl. 1) / Ed. C. Teichert. Geol. soc. amer. univ. Kansas press, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas.
- Neuman B.E.E.* 1988. Some aspects of life strategies of early Palaeozoic rugose corals // *Lethaia.* V. 21. P. 97–114.
- Oliver W.A Jr.* 1980. The relationship of the scleractinian corals to the rugose corals // *Paleobiology.* V. 6. № 2. P. 146–160.
- Oliver W.A.Jr.* 1996. Origins and relationships of Paleozoic coral groups and the origin of the Scleractinia // *Paleontol. soc. pap.* № 1. P. 107–134.
- Rozhnov S.V.* 2009. Development of the trophic structure of Vendian and Early Paleozoic marine // *Paleontol. j.* V. 43. № 11. P. 1364–1377.
- Scrutton C.T.* The Palaeozoic corals, II: structure, variation and palaeoecology // *Proc. Yorkshire geol. soc.* 1998. V. 52. P. 1–57.
- Scrutton C.T.* 1997. The Palaeozoic corals, I: origins and relationships // *Proc. Yorkshire geol. soc.* V. 51. № 3. P. 177–208.
- Stolarski J., Kitahara M.V., Miller D.J.* et al. 2011. The ancient evolutionary origins of Scleractinia revealed by azooxanthellate corals // *BMS Evolutionary Biology.* V. 11. P. 316.
- Sorauf J.E.* 1993. The coral skeleton: analogy and comparisons, Scleractinia, Rugosa and Tabulata // *Cour. forschung. senck.* V. 164. P. 63–70.
- Wells J.W.* 1956. Scleractinia. *Treatise on Invertebrate Paleontology,* Part F. Coelenterata / Ed. R.C. Moore. Geol. soc. amer. univ. Kansas press, Boulder, Colorado and Lawrence, Kansas. P. 328–444.
- Wells J.W., Hill D.* 1956. Anthozoa - general features. *Treatise on Invertebrate Paleontology,* Part F. Coelenterata / Ed. R.C. Moore. Geol. soc. amer. univ. Kansas press, Boulder, Colorado and Lawrence. Kansas. P. 161–165.

**BILATERAL SYMMETRY IN THE ONTOGENY
AND IN REGENERATION IN TETRACORALS
(CNIDARIA; PALEOZOIC)**

© 2013 S.V. Rozhnov

Widespread lateral attachment in solitary tetracorals indicates for settling and attachment of their planula by ventral side. The tetracorals corallites plane of symmetry indicated by cardinal and counter major septa, coincident with the larvae plane of symmetry indicated by the location of the cardinal septum and attachment scar on one side corallite. This indicates with a high probability of the presence of paired mesenteries in tetracorals larvae, at least on the ventral side. Soft-bodied tetracoral ancestors, direct or distant, had planula-like body shape and a pair of ventral and, probably dorsal mesenteries. They were benthic, crawling on the ventral side, and fed on bottom semi-decomposed organic matter. The study of regeneration in tetracorals showed that all three ways of regeneration could be reflected in the skeleton (epimorphosis, morphallaxis and compensatory regeneration). Morphallaxis appeared in small buds on the dead parent corals. The study of the development of these buds showed that the formation of septa was organized them the influence of the surface relief of the parent corallite on which there was a bud. Mesenteries were probably absent in the early stages of bud development.

Keywords: tetracorals, Carboniferous, regeneration, morphallaxis, mesenteries, ontogenesis, planula, comparative morphology.