

УДК 591.3:593.5

## ФАКТОРЫ СРЕДЫ, ИНДУЦИРУЮЩИЕ ПЕРЕХОД МЕЖДУ ЖИЗНЕННЫМИ ФОРМАМИ ПОЛИПА И МЕДУЗЫ У *AURELIA AURITA* (SCYPHOZOA)

© 2017 г. А. В. Сухопутова\*, Ю. А. Краус

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова  
119234 Москва, Ленинские горы, д. 1

\*E-mail: Ellebi@mail.ru

Поступила в редакцию 22.05.2016 г.  
Окончательный вариант получен 28.10.2016 г.

Трансформация жизненной формы полипа в жизненную форму медузы – один из наиболее интересных процессов в жизненном цикле представителей Cnidaria. У полипов Scyphozoa эта трансформация происходит путем стробилиации: разделения полипа поперечными перетяжками на диски будущих медуз. В настоящее время исследования эндогенной регуляции стробилиации одного из сцифоидов, *Aurelia aurita*, активно ведутся методами молекулярной биологии (Fuchs et al., 2014). Однако до сих пор исследователи не пришли к единому мнению о ключевых факторах среды, индуцирующих этот процесс. Основная цель нашего обзора – обобщить имеющуюся в литературе информацию об условиях, в которых происходит стробилиация полипов *A. aurita* как в природе, так и в лаборатории, и попытаться выявить те факторы среды, которые с наибольшей вероятностью выполняют роль сигнальных факторов в природе.

**Ключевые слова:** Cnidaria, Scyphozoa, *Aurelia aurita*, жизненный цикл, метаморфоз, стробилиация, формирование медуз, сигнальные факторы среды

**DOI:** 10.7868/S0475145017020070

### ВВЕДЕНИЕ

Поиск механизмов, обеспечивающих регуляцию сложных жизненных циклов животных, а также основных закономерностей их эволюции, входит в число наиболее интересных (и далеко еще не решенных) задач современной биологии развития (Gilbert, 2014). Жизненный цикл, по словам О.М. Ивановой-Казас (1995), “...можно определить как совокупность характерных для данного вида последовательно сменяющихся стадий...”. Смена стадий жизненного цикла часто связана с изменениями внешней среды, в том числе и с сезонными. Чувствительность к таким изменениям подвержена отбору и, как правило, в ходе эволюции формируется связь между пороговыми значениями факторов, сигнализирующих о предстоящих изменениях среды (так называемых сигнальных факторов), и переходом от одной стадии жизненного цикла к другой (Северцов, 1990; Gilbert, Epel, 2015). Наиболее надежным сигнальным фактором считается фотопериод (Северцов, 1990), однако такую роль могут выполнять и другие биотические и абиотические факторы, например, температура, химический состав среды, присутствие симбионтов (Bosch et al., 2014).

Животные, для которых характерен сложный жизненный цикл, включающий в себя смену нескольких жизненных форм, в особой степени зависимы как от внешней среды, так и от работы систем организма, обеспечивающих восприятие средовых сигналов и их “перевод” на язык биохимических сигнальных путей (Jackson et al., 2002; Gilbert, Epel, 2015). Под такую характеристику идеально подходят животные, принадлежащие к типу Cnidaria (стрекающие) (Bosch et al., 2014).

Cnidaria – тип беспозвоночных животных, для которого характерно огромное морфологическое разнообразие: к нему относятся как гигантские колонии коралловых полипов, так и микроскопические гидроидные медузы. Эволюционно простой план строения, высокая способность к регенерации и клеточным трансдифференцировкам, а также сестринское положение этого таксона по отношению к билатерально симметричным животным (Bilateria), обуславливает все более частое использование квидарий в качестве модельных объектов для исследований в разных областях биологии развития (Technau et al., 2015). Смена стадий жизненного цикла у квидарий часто связана не только с переходом между жизненными формами (полипа и медузы), но и с размножением. Эта

особенность заставила некоторых авторов разделить для книдарий понятия “онтогенез” и “жизненный цикл”, которые обычно используются как синонимы (Gould, 1977; Гиляров, 1986; Иванова-Казас, 1995). С этой точки зрения, каждая жизненная форма обладает своим онтогенезом, конец которого совпадает с началом онтогенеза следующей жизненной формы. Если все же считать эти понятия тождественными (Татаринов, 1993; Voero et al., 1997; Collins, 2002; Северцов, 2005), то переходный период между двумя жизненными формами является критическим периодом развития, частью онтогенеза, называемой метаморфозом.

Полип и медуза стрекающих имеют практически одинаковый план строения — их тело состоит из двух эпителиальных слоев (эпидермы и гастродермы), разделенных мезоглеей; имеется единственное (ротовое) отверстие, окруженное ловчими щупальцами. Гастральная полость полипа в ряде случаев разделена с помощью продольных септ на отделы, а у медузы представляет собой разветвленную систему каналов. У медузы мезоглея занимает относительно больший, а гастральная полость — относительно меньший объем тела, чем у полипа. Основные отличия между жизненными формами книдарий заключаются в тонких деталях анатомии и клеточных дифференцировок, а также в образе жизни и поведении (Вестхайде, Ригер, 2008). Полипы, как правило, являются сидячими организмами, которые питаются придонным планктоном. Свободноплавающая медуза живет и питается в пелагической зоне. Таким образом, полип и медуза представляют собой жизненные формы с различающимися экологическими нишами.

Книдарий подразделяют на две группы: Anthozoa и Medusozoa (Collins, 2002). В жизненном цикле большинства представителей обеих групп имеется свободноплавающая ресничная личинка, планула. У Anthozoa взрослая стадия представлена только полипами (одиночными или колониальным), размножающимися как половым, так и бесполом путем. В жизненном цикле представителей группы Medusozoa присутствуют, как правило, обе жизненные формы — как полипа, так и медузы. Именно на стадии медузы у большинства Medusozoa происходит половое размножение, а бесполое осуществляется одиночными или колониальными полипами. В группе Medusozoa четыре класса: Staurozoa, Cubozoa, Hydrozoa и Scyphozoa. Большинство представителей класса Scyphozoa имеют типичный для этой группы жизненный цикл. Однако имеются и немногочисленные исключения. У нескольких видов произошла частичная (*Chrysaora hysoscella*, *Pelagia perla*) или полная (*Pelagia nocticula*) редукция стадии полипа (Bouillon, Voero, 2000; Вестхайде, Ригер, 2008). С другой стороны, у ряда видов группы Coronatae в разной степени редуцирована стадия свободно

плавающей медузы (Werner, 1974; Sötje, Jarms, 2009). Так, медузы *Thecoscyphus zibrowii* редуцированы до состояния “яйцевого мешка”, и долгое время считалось, что у этого вида медузоидная форма полностью отсутствует (Sötje, Jarms, 2009). Переход между жизненными формами у сцифоидов происходит путем стробилиации: разделения полипа (сцифистомы) поперечными перетяжками на диски будущих медуз. Эти диски претерпевают ряд морфогенезов и, в конце концов, из каждого из них формируется личинка медузы — эфира. Эфира подвижна, она отделяется от полипа и постепенно преобразуется в половозрелую медузу.

К классу Scyphozoa относится космополитный вид *Aurelia aurita* (Linnaeus, 1758), для которого характерна полидискная стробилиация. Это значит, что за одну стробилиацию один полип образует несколько эфир. Таким образом, данный процесс является не только метаморфозом, но и размножением. *Aurelia* в последнее время приобретает статус модельного объекта биологии развития (Kroiher et al., 2000; Kuniyoshi et al., 2012; Fuchs et al., 2014). Уже в нескольких лабораториях ведутся исследования стробилиации этого вида, в основном методами молекулярной биологии. Интерес исследователей к этому процессу объясняется тем, что он позволяет детально проследить превращение одной жизненной формы (полипа) в другую (медузы). Сейчас уже появились данные о молекулярной основе эндогенной индукции стробилиации (Kuniyoshi et al., 2012; Fuchs et al., 2014), однако информация о факторах окружающей среды, индуцирующих стробилиацию в природе, очень противоречива (Yasuda, 1975; Gröndahl, 1988; Miyake et al., 1997; Lucas, 2001; Purcell et al., 2012 и др.). Авторы до сих пор не пришли к общему мнению о ключевых сигнальных факторах, изменение которых индуцируют стробилиацию. Более того, методики индукции стробилиации, используемые для разных лабораторных культур полипов *A. aurita*, значительно отличаются друг от друга. Поэтому основная цель нашего обзора — обобщить имеющуюся в литературе информацию об условиях, в которых происходит стробилиация полипов *Aurelia* (как в природе, так и в лаборатории) и попытаться выявить те факторы среды, которые с наибольшей вероятностью выполняют роль сигнальных факторов в природе.

### СТРОБИЛЯЦИЯ В ПРИРОДЕ

Вид *A. aurita* распространен в восточном и западном полушариях от 70° с.ш. до 40° ю.ш. (Kramp, 1961; Russell, 1970). На данный момент многие исследователи склоняются к тому, что медузы и полипы, описанные как *A. aurita* в разных регионах мира, неверно считать единым видом. В соответствии с данными молекулярной филогене-

нии, этот космополитный вид на самом деле представляет собой не менее пяти близких видов, имеющих более локальное распространение (Dawson, Martin, 2001; Dawson, Jacobs, 2001; Schroth et al., 2002). Однако в этом обзоре мы вслед за авторами будем относить природные популяции и культуры полипов из разных лабораторий к единому виду.

В большинстве районов умеренного и субтропического поясов Северного полушария стробили и эфир *A. aurita* можно наблюдать поздней осенью—ранней весной (Möller, 1980; Lucas, Williams, 1994; Omori et al., 1995; Miyake et al., 1997, 2002; Lucas, 2001; Marques et al., 2015). Таким образом, стробилизация начинается еще до наступления самых холодных месяцев, и многие исследователи считают, что сигналом к ее началу является понижение температуры воды до некоторых пороговых значений. Так в октябре—ноябре, при понижении температуры воды с  $+20^{\circ}\text{C}$  до  $+12\text{--}13^{\circ}\text{C}$ , появляются эфиры во фьорде Гульмар (Швеция, Gullmar Fjord). При этом самым холодным месяцем в данном регионе является февраль, в течение которого температура воды может достигать отрицательных значений (Hernroth, Gröndahl, 1983, 1985; Gröndahl, 1988; Lucas, 2001; Hamed, Khaled, 2011).

В других работах утверждается, что стробилизация приходится на периоды температурных минимумов. Например, в заливе Саутгемптон Уотер (Великобритания, Southampton Water) эфиры формируются в конце января—середине марта, когда температура воды минимальна и понижена на  $10^{\circ}\text{C}$  по сравнению с летней ( $+7\text{--}9^{\circ}\text{C}$  при  $+17\text{--}19^{\circ}\text{C}$  в летние месяцы) (Lucas, Williams, 1994). В более южном регионе (Египет, Суэцкий канал) первые эфиры появляются при  $+15\text{--}16^{\circ}\text{C}$ , в декабре—феврале, то есть также при минимальных для этого региона температурах (Hamed, Khaled, 2011). В заливе Кагошима (Япония, Kagoshima Bay) стробилизация идет с декабря по март, когда температура воды понижена до  $+14\text{--}17^{\circ}\text{C}$  (Miyake et al., 1997, 2002). С ноября по январь, когда температура самая низкая, (около  $+17^{\circ}\text{C}$  при  $+29\text{--}30^{\circ}\text{C}$  летом), стробилирует *Aurelia* в заливе Тапонг (Китай, Тайвань, Tapong) (Lo, Chen, 2008).

Однако массовое появление эфир наблюдается, как правило, ранней весной, уже после температурного минимума, когда и температура воды, и длина светового дня начинают расти (Liu et al., 2009). В заливе Кертинг Нор (Дания, Kertinge Nor) формирование эфир происходит с февраля по начало апреля (Olesen, Riisgaard, 1994). Немного позже, во фьорде Киль Байт (Германия, Kiel Bight), первые эфиры появляются в ноябре, но основная их масса приходится на апрель—май (Möller, 1980; Schneider, 1989). Есть сообщения (Hernroth, Gröndahl, 1983, 1985; Gröndahl, 1988) о появлении эфир в весенний период и в уже упомина-

емом фьорде Гульмар (Швеция, Gullmar Fjord). На северо-западе Средиземного моря стробилизация приходится на период с апреля по май, когда температура воды немного выше минимума ( $+13\text{--}14^{\circ}\text{C}$  при минимуме  $+12^{\circ}\text{C}$ ) (Purcell et al., 2012; Marques et al., 2015). Однако и в этом регионе первые эфиры порой встречаются в ноябре (Marques et al., 2015). В заливах Атлантического и Тихого океанов (США, штаты Массачусетс и Вашингтон) массовый выход эфир *A. flavidula* и *A. labiata* (виды, близкие к *A. aurita*) также происходит в весенние месяцы, когда температура воды начинает повышаться (Hargitt, Hargitt, 1910; Pursell, 2007). Однако стробилирующие сцифистомы встречаются там и при минимальных температурах, в ноябре—декабре (Chuin 1928, цит. по Spangenberg, 1967). В заливе Томалес (США, Калифорния, Tomales Bay) стробилизация *Aurelia* происходит в феврале, когда температура повышается после минимума, составляющего  $+11^{\circ}\text{C}$  (Hamner, Jensen, 1974). В заливе Цзяочжоувань (Китай, Jiaozhou Bay) эфиры *A. aurita* наблюдаются в мае—июне, при температуре воды  $+12\text{--}18$  градусов (зимний минимум  $-4^{\circ}\text{C}$ ) (Wang, Sun, 2015). В заливах Токийский и Мутси (Япония, Tokyo Bay и Mutsi Bay) максимальная продукция эфир приходится на февраль—март. Первые же эфиры появляются в начале зимы, при снижении температуры воды с  $+20\text{--}25^{\circ}\text{C}$  до  $+10\text{--}15^{\circ}\text{C}$  (Omori et al., 1995; Toyokawa et al., 1999; Ishii et al., 2004). Сходная картина наблюдается и в заливе Уразоко (Япония, Urazoko Bay): эфиры начинают появляться в январе, при самых низких температурах ( $+8^{\circ}\text{C}$ ), но пик продукции эфир приходится на апрель ( $+11\text{--}14^{\circ}\text{C}$ ) (Yasuda, 1975).

Интересно, что в Южном полушарии (Австралия, прибрежные воды Тасмании) стробилизация наблюдается с августа по октябрь, то есть опять же в период подъема температур после минимума, составлявшего  $+10^{\circ}\text{C}$  (Willcox et al., 2008).

Таким образом, в умеренном и субтропическом поясах Северного полушария, а также в субтропическом поясе Южного полушария стробилизация начинается в период температурного спада и минимальных температур, а массовое появление эфир наблюдается в период повышения температуры воды, как правило, ранней весной (таблица). Лишь в одной работе указано, что полипы стробилируют в периоды летних температурных пиков, при  $+29\text{--}30^{\circ}\text{C}$  (Пуэрто-Рико, Карибское море) (Silverstone et al., 1977).

В связи с тем, что первые эфиры в большинстве регионов можно наблюдать уже осенью—зимой, предполагается, что стробилизация начинается осенью, но предельно низкие температуры зимой ее приостанавливают, и эфиры не могут созреть до ранней весны (Rasmussen, 1973; Hernroth, Gröndahl, 1983, 1985; Gröndahl, 1988; Ishii et al.,

Время появления эфир в разных регионах Мирового океана

Регион	Месяц												Источник								
	я	ф	м	а	м	и	и	а	с	о	н	д									
Северное полушарие																					
Умеренные климатические пояса	Швеция, Gullmar Fjord	*	*	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-	**	**	**	**	-	-	Hernroth. and Gröndahl, 1983, 1985	
	Швеция, Gullmar Fjord	-	*	*	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	**	**	**	-	-	Gröndahl, 1988	
	Швеция, Gullmar Fjord	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	**	**	**	-	-	Lucas, 2001	
	Великобритания, Southampton Water	-	**	**	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Lucas, Williams, 1994	
	Дания, Kerfinge Nor	-	**	**	**	**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Olesen, Riisgaard, 1994	
	Германия, Kiel Bight	*	*	*	*	**	**	**	**	*	*	*	*	*	-	-	-	*	*	Möller, 1980	
	Германия, Kiel Bight	-	-	-	*	**	**	**	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Schneider, 1989	
	Франция, северо-запад Средиземного моря	-	-	-	-	**	**	**	**	-	-	-	-	-	-	-	-	*	-	Marques et al., 2015	
	Египет, Суэцкий канал	**	**	**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	**	**	Hamed, Khaled, 2011
	Китай, Jiaozhou Bay	-	-	-	-	-	*	*	**	**	*	*	*	*	-	-	-	-	-	-	Wang, Sun, 2015
Субтропический-тропический климатические пояса	Китай, Тайвань, Tarong	**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	**	**	Lo, Chen, 2008	
	Япония, Kagoshima Bay	**	**	**	**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	**	**	Miyake et al., 1997, 2002	
	Япония, Tokyo Bay	-	-	*	**	**	**	**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Omori et al., 1995	
	Япония, Tokyo Bay	-	*	**	**	**	**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Ishii et al., 2004	
	Япония, Mutsi Bay	*	**	**	**	**	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	Toyokawa et al., 1999	
	Япония, Urazoko Bay	*	*	*	*	**	**	**	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Yasuda, 1975	
	США, Калифорния, Tomales Bay	**	**	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Hamner, Jenssen, 1974	
Южное полушарие, субтропический климатический пояс																					
Австралия, прибрежные воды Тасмании	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	Willcox et al., 2008	

\* — в пробах воды присутствуют эфиры; \*\* — массовое появление эфир.

2008). Рядом авторов отмечено, что при относительно высокой температуре воды сцифистомы активно размножаются латеральным и столонильным почкованием (с образованием новых полипов), а при понижении температуры рост колонии замедляется, однако средний размер полипов увеличивается (Willcox et al., 2007; Purcell et al., 2012). Возможно, за счет этого происходит подготовка полипов к формированию как можно большего числа эфир (Custance, 1964; Willcox et al., 2007).

В некоторых локальных популяциях, обитающих в водоемах, где температура воды в течение года практически не меняется, стробилиция продолжается почти круглый год. Примером такого водоема служит меромиктическое слабосоленое Озеро Медуз (Палау, Jellyfish Lake). Надо отметить, что круглогодичная стробилиция в солоноводном Озере Хорси (Великобритания, Horsea Lake), где все-таки имеются сезонные колебания температуры воды, отличается наличием хорошо выраженных сезонных пиков активности (Hamner et al., 1982; Lucas, 1996). Первый отмечается в феврале (в начале повышения температуры воды), а второй – в июне, причем причина второго (меньшего) пика остается невыясненной (Lucas, 1996).

Внутри одного сезона размножения стробилиция, как правило, синхронизирована: продукция эфир приходится на определенные месяцы года и достигает своего максимума в первые недели после появления первых эфир; однако время появления эфир в разные годы варьирует, и разница в сроках может доходить до двух месяцев (Lucas, 2001; Marques et al., 2015).

#### ИНДУКЦИЯ СТРОБИЛИЦИИ В ЛАБОРАТОРНЫХ УСЛОВИЯХ

Таким образом, в природных популяциях *A. aurita* стробилиция сезонна и коррелирует с изменением температуры воды. Остается непонятным, имеем ли мы дело с простой корреляцией или причинно-следственной связью. Наблюдения в природе не могут ответить на этот вопрос, так как изменения значительной части факторов среды остаются вне внимания исследователя. Мы предположили, что выявить факторы, изменение которых необходимо и достаточно для индукции стробилиции, можно с помощью анализа данных лабораторных экспериментов с культурами сцифистом *A. aurita*. В лаборатории полипы находятся в контролируемых условиях, а методики индукции стробилиции хорошо отработаны (Kroither et al., 2000; Fuchs et al., 2014).

При внимательном анализе литературных данных выясняется, что начало синхронной стробилиции в лабораторной культуре не всегда удается связать с изменением условий содержания. В некоторых случаях стробилиция начинается спон-

танно, через определенное время после оседания личинки – планулы на субстрат и формирования полипа: через 1 мес. (Yasuda, 1975), или через 3.3 мес. (Hirai, 1958, цит. по Yasuda, 1975). Часто содержащиеся в лаборатории сцифистомы стробилируют сезонно, причем такая сезонная стробилиция наблюдается даже в случае содержания культуры при постоянной температуре (Delap 1905, 1906; Lambert 1939, Kakinuma 1962, цит. по Spangenberg, 1967; Holst, 2012). Авторы, которые несколько лет подряд работали с одной лабораторной культурой полипов *Aurelia*, сообщают, что эффективность хорошо отработанных методов индукции стробилиции в значительной степени не постоянна и эту изменчивость не всегда можно однозначно связать с условиями содержания (Custance, 1964; Berking et al., 2005; Holst, 2012). Частота спонтанной стробилиции в лабораторных условиях может заметно варьировать. Одни культуры продуцируют эфиры несколько раз за год, но в течение коротких промежутков времени (около 2-х месяцев), другие непрерывно стробилируют в течение всего года (Spangenberg, 1967; Yasuda, 1975; Liu et al., 2009; Fuchs et al., 2014). Интересно, что непрерывная стробилиция характерна именно для культур, полученных из популяций, которые в природе обитают при постоянной температуре (Spangenberg, 1965; Lucas, 2001).

Однако чаще всего начало стробилиции в лабораторных условиях все-таки удается связать с определенными изменениями среды. Предполагается также, что стробилиция может начинаться в ответ на не специфические стрессирующие воздействия (Berking et al., 2005; Willcox et al., 2007). В ходе лабораторных экспериментов был проанализирован целый ряд факторов, изменения которых могут индуцировать стробилицию, а также влияют на ее интенсивность: температура, химический состав воды, освещенность, частота кормления, соленость воды, количество растворенного кислорода, наличие симбиотических зооксантелл и pH среды (Spangenberg, 1967; Russell, 1970; Dale, Calder, 1974). Ниже приводятся обобщенные данные по воздействию этих факторов на лабораторные культуры полипов *Aurelia*.

#### *Изменение температуры как основной фактор, вызывающий стробилицию в лабораторных условиях*

Изменение температуры, по мнению большинства авторов, имеет решающее значение для индукции стробилиции (Berrill, 1949; Liu et al., 2009; Fuchs et al., 2014; обзор Lucas, Dawson, 2014).

Культуры полипов в разных лабораториях содержатся при температурах от +11 до +28°C, причем конкретное значение температуры содержания может быть обусловлено как происхождением культуры, так и исключительно удобством

исследователей. Тем не менее, основным фактором индукции стробилиации во всех лабораториях является снижение температуры на 2–12°C по сравнению с температурой содержания. Для каждой культуры можно определить диапазон значений “индукционной” температуры, при которых полипы стробируют. Верхней границей этого диапазона является индивидуальное для каждой культуры пороговое значение температуры, выше которого индукция стробилиации невозможна. Нижняя граница этого диапазона соответствует значению температуры, ниже которого нарушается жизнедеятельность полипов, в том числе их размножение. Культуры полипов, происходящие из разных популяций и разных географических регионов, начинают стробилировать через разные промежутки времени (от 1 до 6 недель), после снижения температуры содержания до индукционных значений (Custance, 1964; Spangenberg, 1971; Branden et al., 1978; Kroiher et al., 2000; Berking et al., 2005; Ishii et al., 2008; Holst, Jarms, 2010; Purcell et al., 2012; Holst, 2012; Fuchs et al., 2014; Wang, Sun, 2015; Wang et al., 2015; Pascual et al., 2015). Сравнение интенсивности стробилиации культур разного происхождения показывает, что снижение температуры, при котором наблюдается пик интенсивности стробилиации, не универсально (Pascual et al., 2015). Также для разных культур различается продолжительность необходимого для индукции холодного периода (Pascual et al., 2015). Если после снижения температуры проходит достаточно времени, стробилиация не зависит от того, была ли сцифиста перемещена обратно в среду с “нормальной” температурой или оставлена при “индукционной” температуре. Однако если пребывание полипов в условиях пониженной температуры было недостаточным, то стробилиация маловероятна. Например, для двух культур полипов, происходящих из разных регионов Северного моря, показано, что стробилиация индуцируется снижением температуры содержания в одном случае с +20 до +15°C, а в другом – с +18 до +10°C, и становится необратимой только через 14 и 9 дней, соответственно (Kroiher et al., 2000; Fuchs et al., 2014).

При анализе эффективности воздействия разных значений температуры из “индукционного” диапазона, некоторые исследователи пришли к выводу, что интенсивность стробилиации выше при использовании более высоких значений, близких к его верхнему порогу (Pursell, 2007; Holst, 2012; Wang et al., 2015). Другие исследователи, напротив, считают, что для их культур наиболее эффективны самые низкие значения индукционной температуры (Kroiher et al., 2000; Purcell et al., 2012).

Еще один способ температурной индукции стробилиации, встретившийся нам в литературе, – повышение температуры содержания полипов на

длительный срок и затем индукция стробилиации снижением температуры до исходного значения (Berking et al., 2005).

Интересно, что продолжительное содержание сцифистом при повышенной температуре приводит к потере ими чувствительности к индукционным воздействиям (Spangenberg, 1967).

#### *Изменение освещенности*

Взгляды разных авторов на то, какую роль играет свет в индукции стробилиации, сильно различаются. Одни считают, что чем ниже освещенность, тем интенсивнее стробилиация (Custance, 1964; Spangenberg, 1971; Ishii et al., 2008; Liu et al., 2009), а другие, что при недостаточном освещении индукция стробилиации невозможна (Kakinuma 1962, цит. по Spangenberg, 1967; Pursell 2007; Liu et al., 2009). В двух работах показано, что есть оптимальный уровень освещенности, выше и ниже которого интенсивность стробилиации, индуцированной изменением температуры или состава воды, падает: 52–150 lux (Liu et al., 2009) или 60 lux (Branden et al., 1978). Однако ни в одной работе не показана индукция стробилиации *Aurelia* исключительно изменением освещенности.

#### *Изменение химического состава воды*

Значение химического состава воды для индукции стробилиации было впервые отмечено благодаря тому факту, что полипы, “отказывавшиеся” стробилировать при низких температурах в искусственной морской воде, начинали стробилировать при смене воды на натуральную (Spangenberg, 1967). В связи с этим было выполнено целое исследование, посвященное выявлению необходимого для стробилиации состава искусственной морской воды. Было показано, что наиболее значимым фактором является концентрация ионов йода (Spangenberg, 1967). В дальнейшем многие авторы отмечали, что попытки индуцировать стробилиацию успешны лишь при наличии в воде достаточного количества ионов йода (Spangenberg, 1967, 1971; Silverstone et al., 1977; Hofmann et al., 1978; Balcer, Black, 1991; Kroiher et al., 2000; Berking et al., 2005). Кроме того, было показано, что если сцифистомы *Aurelia* долгое время (не меньше месяца) содержались в воде с пониженным содержанием ионов йода, стробилиация может быть индуцирована добавлением в воду йодсодержащих веществ. Такая индукция приводит к положительному результату значительно раньше, чем изменение температуры: за период от одних суток до двух недель. Эффективными индукторами являются KI или I<sub>2</sub> в концентрации около 100 мкг/мл (Spangenberg, 1967; Olmon, Webb, 1974; Silverstone et al., 1977, 1978; Spangenberg, 1991; Balcer, Black, 1991; Berking et al., 2005).

Добавление в воду других йодсодержащих соединений, таких как йодтирозины или тироксин (Т4, гормон щитовидной железы позвоночных животных), также может приводить к индукции стробилиации (Spangenberg, 1971). Для полипов, предварительно содержавшихся при пониженной температуре, эффективным индуктором стробилиации являются моноидтирозин (MIT), дийодтирозин (DIT), трийодтиронин (Т3) и тироглобулин в концентрации 10 мкг/мл. В этом эксперименте DIT оказался приблизительно равен по эффективности тироксину и более эффективен, чем I<sub>2</sub> и другие упомянутые соединения (100% стробилиации на 6–7 сутки). Эффект Т4 был необратим уже после 72 ч инкубации (Spangenberg, 1971). В эксперименте с другой культурой сцифистом относительная эффективность йодсодержащих веществ была несколько иной: DIT, MIT, I<sup>-</sup>, Т3, Т4 (в порядке убывания эффективности) (Silverstone et al., 1977).

Показано, что эффективность температурной индукции стробилиации находится в обратной зависимости от плотности полипов в культуре. Предполагается, что при высокой плотности возникает нехватка ионов йода в воде: добавление йодидов интенсифицировало стробилиацию в “перенаселенных” культурах (Berking et al., 2005).

В большинстве случаев индукция стробилиации йодсодержащими соединениями была возможна только в том случае, если полипов предварительно содержали при пониженной температуре (Spangenberg, 1967, 1971; Liu et al., 2009). Однако в ряде случаев для индукции стробилиации было достаточно просто добавить в воду йодсодержащие соединения (Olmon, Webb, 1974). Последующее повышение температуры увеличивает процент стробилирующих полипов и ускоряет наступление стробилиации (Spangenberg, 1967; Olmon, Webb, 1974; Balcer, Black, 1991).

Уже давно было показано, что перенос полипов в воду, где развивались стробилы, в короткие сроки индуцирует у них начало стробилиации (Spangenberg, 1971). Было высказано предположение о том, что стробилы выделяют в воду вещества, которые способны спровоцировать стробилиацию у других полипов (Spangenberg, 1971; Silverstone et al., 1978). Есть данные об ускорении наступления стробилиации в плотных популяциях полипов, видимо, как раз за счет выделения ими этих веществ (Chiba, 1969, цит. по Silverstone et al., 1977). Кормление полипов фрагментами стробил и трансплантация им этих фрагментов также приводят к стробилиации через 2–3 сут (Fuchs et al., 2014). Недавно был обнаружен один из естественных участников регуляции стробилиации, продукт гена *CL390*, который, скорее всего, является предшественником “гормона стробилиации” (Fuchs et al., 2014). Этот белок содержит

аминокислотные ароматические кольца, отделенные друг от друга тремя аргининами (Fuchs et al., 2014). Вещества с похожим строением, производные индола и триптофана (indomethacin, 5-methoxy-2-methylindole acetic acid, 5-methoxyindole-2-carboxylic acid, 2-methylindole, 5-methoxy-2-methylindole), при добавлении в морскую воду индуцируют стробилиацию полипов *A. aurita* за очень короткое время (около двух дней) (Kuniyoshi et al., 2012; Fuchs et al., 2014).

#### *Другие факторы, исследованные в лаборатории*

Во время лабораторных экспериментов были выявлены и другие факторы, изменение которых само по себе не приводит к индукции стробилиации, но может влиять на ее интенсивность и успешность индукции стробилиации другими факторами.

Данные по влиянию режима кормления на стробилиацию очень противоречивы. Полипам некоторых культур для индукции стробилиации необходима определенная диета или особо обильное кормление (Lambert 1936, цит. по Spangenberg, 1967; Berrill, 1949). Некоторые исследователи во время экспериментов по индукции стробилиации продолжают кормление сцифистом в обычном режиме (Custance, 1964; Spangenberg, 1971; Silverstone et al., 1978). Ряд авторов отмечают, что голодание ингибирует или снижает продукцию эфир (Human, 1940, цит. по Spangenberg, 1967; Spangenberg, 1967; Wang et al., 2015) и что преимущественно стробилируют более крупные, хорошо до этого питавшиеся особи (Custance, 1964). В связи с этим можно предположить, что стробилиация связана с высокими энергетическими затратами, причем с большими, чем другие типы бесполого размножения полипов, и поэтому она не начинается у голодающих особей. Вместе с тем, в некоторых лабораторных протоколах рекомендуется прекращать кормление сцифистом на период индукции стробилиации (Branden et al., 1978; Liu et al., 2009; Wang, Sun, 2015).

В одной из работ анализировалось влияние на стробилиацию содержания в воде растворенного кислорода. Оказалось, что концентрация кислорода 0.2 мл/л недостаточна для выживания полипов, а 2.0 мл/л недостаточна для стробилиации, но не ингибирует другие типы бесполого размножения. Образование эфир происходило только после повышения концентрации растворенного кислорода до 4.5 мл/л (Ishii, 2008).

Интенсивность стробилиации и эффективность ее индукции не зависит ни от pH среды (в диапазоне от 6.5 до 10), ни от солености морской воды, даже при разбавлении ее почти в десять раз (Spangenberg, 1967; Holst, Jarms, 2010).

## РОЛЬ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ В ИНДУКЦИИ И РЕГУЛЯЦИИ МЕТАМОРФОЗА *AURELIA*

Авторы большей части работ, посвященных изучению жизненного цикла *Aurelia*, сходятся на том, что основным фактором, индуцирующим трансформацию жизненной формы полипа в жизненную форму медузы является изменение температуры воды. Однако данные по температурной индукции стробилиации, приведенные в разных работах, не только очень разнообразны, но часто противоречат друг другу. Чем же объясняется такое разнообразие результатов наблюдений и экспериментов, выполненных разными исследовательскими группами?

Мы считаем, что основная причина этого разнообразия — адаптация каждой из популяций *Aurelia* к особенностям ее местообитания. В каждой локальной популяции должен идти отбор на формирование взаимосвязи между определенными (самыми надежными) пороговыми значениями факторов среды, сигнализирующими о смене сезонов года, и онтогенетическими процессами, такими, как стробилиация. Соответственно, значения сигнальных факторов (а возможно и сами сигнальные факторы) не должны быть одинаковыми для популяций, живущих в разных географических и климатических регионах.

Анализ наблюдений за появлением эфир и стробил в прибрежных водах разных регионов показал, что стробилиация *Aurelia* начинается при таком сезонном изменении температуры, которое специфично для данного региона, причем абсолютные значения температуры, при которых та или иная популяция *Aurelia* начинает стробилировать, варьируют в широких пределах (Lucas, Williams, 1994; Miyake et al., 2002; Named, Khaled, 2011). Для природных популяций умеренного и субтропического регионов сигналом является не просто понижение температуры, а ее снижение до определенных пороговых значений (Berrill, 1949; Branden et al., 1978; Kroihner et al., 2000; Berking et al., 2005; Ishii et al., 2008; Holst, Jarms, 2010; Purcell et al., 2012; Fuchs et al., 2014). Данные множества работ показывают связь между осенним снижением температуры и началом стробилиации, а также между весенним потеплением и массовым появлением эфир (Rasmussen, 1973; Hernroth, Gröndahl, 1983, 1985; Gröndahl, 1988; Omori et al., 1995; Toyokawa et al., 1999; Ishii et al., 2004; Ishii et al., 2008). С другой стороны, для одной из популяций тропического региона сигналом является повышение температуры до пороговых значений (Cutress, 1974, цит. по Silverstone et al., 1977). Популяция из субэкваториального пояса, где сезонное колебание температуры практически отсутствует, стробилирует круглый год (Hamner et al., 1982). Полипы, содержащиеся в лабораторных

условиях, тоже, как правило, стробилируют в ответ на изменения температуры, специфичные для каждой культуры. Учитывая, что лабораторные культуры *Aurelia* происходят из разных природных популяций, не удивительно, что протоколы индукции стробилиации в разных лабораториях заметно различаются. К примеру, культуры полипов, происходящие из местообитаний со стабильной температурой, способны стробилировать круглый год (Spangenberg, 1965; Lucas, 2001).

Однако в лабораторных условиях нередко наблюдают и спонтанную сезонную стробилиацию, не связанную с изменением температуры воды. Известно, что у кишечнополостных многие процессы жизненного цикла регулируются с помощью эндогенного циркадного ритма (Reitzel et al., 2013). В связи с этим, было бы интересно проверить, существует ли у сцифоидов эндогенный годовой ритм, который приводит к ежегодной стробилиации полипов и при стабильных условиях среды. К сожалению, работы, в которых описана спонтанная стробилиация в лаборатории, не содержат информации, позволяющей сделать какие-либо выводы на этот счет (Lambert 1939, Delap 1905, 1906, Kakinuma 1962, цит. по Spangenberg, 1967; Holst, 2012). Кроме того, как в природе, так и в лаборатории, время начала стробилиации в разные годы может значительно различаться (до двух месяцев) (Custance, 1964; Lucas, 2001; Berking et al., 2005; Holst, 2012; Marques et al., 2015).

Имеются свидетельства и того, что конкретные значения температуры, эффективно индуцирующие стробилиацию в лаборатории, могут зависеть от “истории” используемой культуры, то есть от того, при каких условиях она содержалась в лаборатории до начала экспериментов. Судя по всему, чувствительность к индукционному фактору может изменяться в течение жизни полипа в пределах нормы реакции. Так, сцифистомы, долгое время содержавшиеся при высоких температурах, реже стробилируют в ответ на снижение температуры содержания (Spangenberg, 1967; Olmon, Webb, 1974).

Так же изменчива и реакция полипов на химический состав воды: во многих работах полипы, которые длительное время содержались в искусственной морской воде с низким содержанием ионов йода, при перенесении их в естественную морскую воду или добавлении йода начинают стробилировать в то время, как полипы, постоянно содержавшиеся в естественной морской воде, не стробилируют без изменения температуры (Spangenberg, 1967, 1971; Silverstone et al., 1977; Kroihner et al., 2000; Berking et al., 2005). Не известно, сколько времени длятся подобные изменения чувствительности полипов и всегда ли они обратимы. Поэтому очевидно, что при анализе данных по индукции стробилиации следует учитывать, где и при каких условиях полипы жили ра-

нее, а также от какой природной популяции они происходят.

В природе, кроме сезонных изменений температуры, на полипов воздействуют сезонные изменения уровня освещенности и длины светового дня. Как известно, изменение фотопериода часто становится сигнальным фактором для сезонной смены активности организмов, так как является более надежным фактором, чем изменение температуры. При работе с лабораторными культурами *Aurelia*, экспериментов по имитации естественного изменения фотопериода никогда не проводились. Результаты экспериментов по влиянию уровня освещенности на интенсивность стробилиации очень неоднозначны (Custance, 1964; Spangenberg, 1971; Branden et al., 1978; Pursell 2007; Ishii et al., 2008; Liu et al., 2009). Высока вероятность, что на результаты этих экспериментов также сильно влияет происхождение и история содержания культуры.

Показано, что в некоторых случаях стробилиацию может индуцировать добавление в воду йодсодержащих соединений (Spangenberg, 1967, 1971, 1991; Olmon, Webb, 1974; Silverstone et al., 1977, 1978; Balcer, Black, 1991; Berking et al., 2005). Можно ли считать химический состав воды сигнальным фактором? Обобщая данные, обнаруженные в литературе, можно сказать, что определенное количество ионов йода в воде является необходимым условием для стробилиации, индуцированной изменением температуры, а вовсе не самостоятельным индукционным фактором (Spangenberg, 1967, 1971; Olmon, Webb, 1974; Silverstone et al., 1977; Liu et al., 2009).

Судя по всему, йодсодержащие вещества являются частью биохимических путей, обеспечивающих эндогенную регуляцию процесса стробилиации. Было показано, что ионы йода не только стимулируют стробилиацию сцифоидных полипов, но и активно аккумулируются против градиента концентрации в ранних стробилах, особенно активно в оральной половине полипа, где идет сегментация и формирование эфир (Black, Webb, 1973; Olmon, Webb, 1974). При этом ни в стробиле, ни в эфирах не было выявлено повышения концентрации йодтирозинов или тироксина. Однако образование йодтирозинов как в полипах, так и в стробилах *Aurelia* и *Chrysaora* было показано (Spangenberg, 1971; Black, Webb, 1973; Olmon, Webb, 1974; Silverstone et al., 1978). Тироксин у позвоночных животных является гормоном щитовидной железы: у теплокровных животных он влияет на скорость обмена веществ, а у земноводных и некоторых костистых рыб стимулирует метаморфоз. Тироксин был обнаружен у ряда беспозвоночных животных, но практически не имеется данных о его роли в регуляции их жизненных циклов (см. обзор Spangenberg, 1967; Hodin et al., 2001). Некото-

рое время казалась привлекательной идея о том, что у книдарий это вещество, как и у позвоночных, участвует в регуляции метаморфозов, в том числе и стробилиации. Эту идею подкреплял тот факт, что добавление в воду ингибиторов синтеза тироксина, эффективных для млекопитающих, ингибирует стробилиацию (Silverstone et al., 1977), а добавление тироксина способно ее индуцировать (Spangenberg, 1967, 1971; Black, Webb, 1973; Silverstone et al., 1977). Однако полипами и стробилами тироксин не синтезируется (Silverstone et al., 1978) и поэтому не может быть естественным внутренним регулятором стробилиации. В геноме *Aurelia*, кроме того, не было обнаружено ортологов ядерного рецептора тиреоидного гормона (thyroid hormone receptor, TR). Между тем, у всех Medusozoa, в том числе и у сцифоидных, в геномах обнаружен ортолог гена ядерного рецептора ретиноевой кислоты (retinoic acid X receptor, RXR), который у амфибий взаимодействует с TR, а у насекомых — с ядерным рецептором экдизона, регулирующего линьку и метаморфоз (Kostrouch et al., 1998; Fuchs et al., 2014; Holstein, Laudet, 2014). Таким образом, связь между молекулярными путями регуляции метаморфоза у книдарий и у других групп организмов все же прослеживается. В виду этого, особый интерес представляет поиск гетеродимерного партнера ретиноидного рецептора книдарий.

Недавно была проведена работа, которая проливает свет на пути гормональной регуляции метаморфоза книдарий, а также на связь молекулярных механизмов индукции стробилиации с изменениями факторов внешней среды (Fuchs et al., 2014). Для начала исследователи выявили гены, активация экспрессии которых происходит исключительно во время стробилиации. Один из этих генов, *CL390*, начинает активно транскрибироваться уже через 9 дней содержания полипов при “индукционной” температуре, а именно этот временной интервал достаточен для индукции стробилиации у данной культуры. Авторы отмечают, что интенсивность транскрипции этого гена находится в прямой зависимости от длительности периода, в течение которого полип находится при пониженной температуре. Таким образом, количество продукта экспрессии этого участка генома может служить “температурным таймером”. Предполагается, что продукт *CL390* является предшественником “гормона метаморфоза” у *Aurelia*. Важно, что продукт *CL390* имеет три сайта связывания с ядерным ретиноидным рецептором. Предполагается, что в регуляции стробилиации принимает участие каскад биохимических реакций с участием ретиноевой кислоты. Действительно, добавление в воду ретинола (витамина А) или его метаболита, 9-*цис*-ретиноевой кислоты, индуцирует стробилиацию, а антагонисты RXR оказывают противоположное воздействие (Fuchs et al., 2014). Кроме того, гены некоторых

компонентов данного биохимического каскада меняют свою транскрипционную активность во время стробилиации или за небольшой период времени до ее начала, а промежуточные продукты этой цепи реакций способны индуцировать стробилиацию (Fuchs et al., 2014). Расшифровка молекулярных механизмов регуляции метаморфоза *Aurelia* еще только начинается. Дальнейшие работы в этом направлении приблизят нас к пониманию того, как в эволюции книдарий (и Metazoa в целом) появился сложный жизненный цикл, метаморфоз и механизмы их регуляции.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты наблюдений в природе и лабораторных экспериментов позволяют сделать вывод о том, что основной сигнальный фактор, индуцирующий переход между жизненными формами полипа и медузы в разных популяциях и лабораторных культурах *Aurelia*, — изменение температуры воды. Важно, что пороговое значение температуры, достижение которого полипы воспринимают как сигнал к началу стробилиации, не универсально, а специфично для каждой популяции или лабораторной культуры, и зависит от климатических условий региона ее происхождения. Такие показатели, как содержание в воде ионов йода, количество доступной пищи, концентрация кислорода, для начала стробилиации должны находиться в некоторых оптимальных для полипов пределах. Их изменения не являются сигнальными факторами для начала стробилиации. Имеющиеся в настоящий момент данные не позволяют судить о том, является ли для популяций *Aurelia* сигнальным фактором изменение фотопериода. Кроме внешних воздействий, переход полипов к стробилиации может быть обусловлен эндогенными сигналами: циркадным ритмом (его существование у *Aurelia* пока не показано экспериментально) и веществами, которые выделяют сами стробилы для обеспечения синхронной стробилиации в популяции (Spangenberg, 1971; Silverstone et al., 1978; Fuchs et al., 2014). Внутренние регуляторные механизмы, обеспечивающие подстройку жизненного цикла *Aurelia* к изменениям внешней среды, в настоящее время активно изучаются (Fuchs et al., 2014).

Исследование выполнено при поддержке гранта РФФИ № 15-04-06264а.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вестхайде В., Ригер Р. (ред.). Зоология беспозвоночных. М.: КМК, 2008. Т. 1. 516 с.
- Гиляров М.С. (ред.). Биологический энциклопедический словарь, 2-е изд., исправл. М.: Сов. Энциклопедия, 1989. 864 с.

- Иванова-Казас О.М., Касьянов В.Л. Эволюционная эмбриология животных. СПб.: Наука, 1995. 564 с.
- Северцов А.С. Теория эволюции. М.: ВЛАДОС, 2005. 380 с.
- Северцов А.С. Направленность эволюции. М.: Московский университет, 1990. 272 с.
- Татаринов Л.П. (ред.). Современные проблемы теории эволюции. М.: Наука, 1993. 129 с.
- Balcer L.J., Black R.E. Budding and strobilation in *Aurelia* (Scyphozoa, Cnidaria): functional requirement and spatial patterns of nucleic acid synthesis // *Developmental Biology*. 1991. V. 200. P. 45–50.
- Berking S., Czech N., Gerharz M. et al. A newly discovered oxidant defence system and its involvement in the development of *Aurelia aurita* (Scyphozoa, Cnidaria): reactive oxygen species and elemental iodine control medusa formation // *Int. J. Dev. Biol.* 2005. V. 49. P. 969–976.
- Berrill N.J. Developmental analysis of scyphomedusae // *Biological Reviews*. 1949. V. 24. № 4. P. 393–409.
- Black R.E., Webb K.L. Metabolism of 131I in relation to strobilation of *Chrysaora quinquecirrha* (Scyphozoa) // *Camp. Biochem. Physiol.* 1973. V. 45A. P. 1023–1029.
- Boero E., Bouillon J., Piraino S. et al. Diversity of hydroidomedusan life cycles: ecological implications and evolutionary patterns // *Proc. 6th Int. Conf. Coelent.* 1997. P. 53–62.
- Bosch T.C., Adamska M., Augustin R. et al. How do environmental factors influence life cycles and development? An experimental framework for early diverging metazoans // *Bioessays*. 2014. V. 36. № 12. P. 1185–1194.
- Bouillon J., Boero F. The Hydrozoa: a new classification in the light of old knowledge // *Phylogeny and Classification of Hydroidomedusae*. 2000. V. 24. P. 3–45.
- Branden C., Sande P., Declair W. A study of pigments in some developmental stages of *Aurelia aurita* Lam. // *Acta zoologica et pathologica antverpiensia*. 1978. № 75. P. 19–28.
- Calder D.R. Strobilation of the sea nettle, *Chrysaora quinquecirrha*, under field conditions // *Biol. Bull.* 1974. V. 146. P. 326–334.
- Collins A.G. Phylogeny of the Medusozoa and the evolution of cnidarian life cycles // *J. Evol. Biol.* 2002. V. 15. P. 4811–4432.
- Chuin T.T. Absence of de strobilization et persistance de bourgeonnement pendant l'hiver chez des scyphistomes alimentaires artificiellement // *Compt. Rend. de L'Acad. des Sci.* 1928. V. 186. P. 790–791.
- Custance D.R.N. Light as an inhibitor of strobilation in *Aurelia aurita* // *Nature*. 1964. V. 204. P. 1219–1220.
- Dawson M.N., Martin L.E. Geographic variation and ecological adaptation in *Aurelia* (Scyphozoa, Semaostomeae): some implications from molecular phylogenetics // *Hydrobiologia*. 2001. V. 451. P. 259–273.
- Dawson M.N., Jacobs D.K. Molecular evidence for Cryptic Species of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphozoa) // *The Biological Bulletin*. 2001. V. 200. № 1. P. 92–96.
- Delap M.J. Notes on the rearing in an aquarium of *Cyanea* Lam. // *Report on the sea and inland fisheries of Ireland for 1902 and 1903*. 1905. V. 2. P. 20–22.
- Delap M.J. Notes on the rearing in an aquarium of *Aurelia aurita*, L. and *Pelegia perki* (Slabber) // *Report on the sea and inland fisheries of Ireland for 1905*. 1906. V. 1. P. 22–28.

- Fuchs B., Wang W., Graspentner S. et al.* Regulation of polyp-to-jellyfish transition in *Aurelia aurita* // *Curr. Biol.* 2014. V. 24. № 3. P. 263–273.
- Gilbert S.F.* *Developmental Biology.* Sunderland: Sinauer Associates, 2013. 719 p.
- Gilbert S.F., Epel D.* *Ecological developmental biology: the environmental regulation of development health and evolution.* Sunderland: Sinauer Associates, 2015. 576 p.
- Gould S.J.* *Ontogeny and Phylogeny.* Cambridge, Massachusetts: The Belknap Press of Harvard University Press, 1977. 503 p.
- Gröndahl F.* A comparative ecological study on the scyphozoans *Aurelia aurita*, *Cyanea capillata* and *C. lamarckii* in the Gullmar Fjord, western Sweden, 1982 to 1986 // *Marine Biology.* 1988. V. 97. P. 541–550.
- Hargitt C.W., Hargitt G.T.* Studies on the development of Scyphomedusae // *J. Morphol.* 1910. V. 21. P. 217–262.
- Hamed A.E.-S., Khaled A.A.-R.* Reproductive strategy of the jellyfish *Aurelia aurita* (Cnidaria Scyphomedusae) in the Suez Canal and its migration between the Red Sea and Mediterranean // *Aquatic Ecosystem Health & Management.* 2011. V. 14. № 3. P. 269–275.
- Hamner W.M., Gilmer R.W., Hamner P.P.* The physical, chemical, and biological characteristics of a stratified, saline, sulfide lake in Palaul // *Limnol. Oceanogr.* 1982. V. 27. № 5. P. 896–909.
- Hamner W.M., Jensen R.M.* Growth, degrowth, and irreversible cell differentiation in *Aurelia aurita* // *Am. Zool.* 1974. V. 14. P. 833–849.
- Herrroth L., Gröndahl F.* On the biology of *Aurelia aurita* (L.): 2. Major factors regulating the occurrence of ephyrae and young medusae in the Gullmarfjord, western Sweden // *Bull. Mar. Sci.* 1985. V. 37. P. 567–576.
- Herrroth L., Gröndahl F.* On the biology of *Aurelia aurita* (L.): 1. Release and growth of *Aurelia aurita* (L.) ephyrae in the Gullmarfjorden, western Sweden // *Ophelia.* 1983. V. 22. P. 189–199.
- Hirai E.* On the developmental cycles of *Aurelia aurita* and *Dactylometra pacifica* // *Bull. Mar. Biol. Stn. Asamushi.* 1958. V. 9. № 2. P. 81.
- Hodin J., Hoffman J.R., Miner B.G. et al.* Thyroxine and the evolution of lecithotrophic development in echinoids // *In Echinoderms 2000: Proceedings of the 10th International Conference, Dunedin.* 2001. P. 447–452.
- Holst S.* Effects of climate warming on strobilation and ephyra production of North Sea scyphozoan jellyfish // *Hydrobiologia.* 2012. V. 690. № 1. P. 127–140.
- Holst S., Jarms G.* Effects of low salinity on settlement and strobilation of Scyphozoa (Cnidaria): Is the lion's mane *Cyanea capillata* (L.) able to reproduce in brackish Baltic Sea? // *Hydrobiologia.* 2010. V. 645. P. 53–68.
- Holstein T.W., Laudet V.* Life-history evolution: at the origins of metamorphosis // *Current Biology.* 2014. V. 24. № 4. P. 159–161.
- Hyman L.H.* *The Invertebrates.* New York: McGraw-Hill, 1940. V. 1. 726 p.
- Ishii H., Ohba T., Kobayashi T.* Effects of low dissolved oxygen on planula settlement, polyp growth and asexual reproduction of *Aurelia aurita* // *Plankton Benthos Res.* 2008. V. 3. P. 107–113.
- Ishii H., Kojima S., Tanaka Y.* Survivorship and production of *Aurelia aurita* ephyrae in the innermost part of Tokyo Bay // *Japan, Plankton Biol. Ecol.* 2004. V. 51. № 1. P. 26–35.
- Jackson D., Leys S.P., Hinman V.F. et al.* Ecological regulation of development: induction of marine invertebrate metamorphosis // *International J. Developmental Biology.* 2002. V. 46. № 4. P. 679–686.
- Kakinuma Y.* On some factors for the differentiation of *Cladonema uchidui* and of *Aurelia aurita* // *Bull. Mar. Biol. Stat. Asamushi.* 1962. V. 11. P. 81–85.
- Kostrouch Z., Kostrouchova M., Love W. et al.* Retinoic acid X receptor in the diploblast, *Tripedalia cystophora* // *Proc. Natl. Acad. Sci.* 1998. V. 95. P. 13442–13447.
- Kramp P.L.* Synopsis of the medusae of the World // *J. Mar. Biol. Assoc.* 1961. V. 40. P. 337–342.
- Kroither M., Siefker B., Berking S.* Induction of segmentation in polyps of *Aurelia aurita* (Scyphozoa, Cnidaria) into medusae and formation of mirrorimage medusa anlagen // *Int. J. Dev. Biol.* 2000. V. 44. P. 485–490.
- Kuniyoshi H., Okumura I., Kuroda R. et al.* Indomethacin induction of metamorphosis from the asexual stage to sexual stage in the Moon Jellyfish, *Aurelia aurita* // *Biosci. Biotechnol. Biochem.* 2012. V. 76. № 7. P. 1397–1400.
- Lambert F.J.* Jellyfish: the difficulties of the study of their life cycle and other problems // *Essex Naturalist.* 1935. V. 25. P. 70–77.
- Liu W.-C., Lo W.-T., Purcell J.E. et al.* Effects of temperature and light intensity on asexual reproduction of the scyphozoan, *Aurelia aurita* (L.) in Taiwan // *Hydrobiologia.* 2009. V. 616. P. 247–258.
- Lo W.T., Chen I.L.* Population succession and feeding of scyphomedusae, *Aurelia aurita*, in a eutrophic tropical lagoon in Taiwan // *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 2008. V. 76. P. 227–238.
- Lucas C.H.* Population dynamics of *Aurelia aurita* (Scyphozoa) from an isolated brackish lake, with particular reference to sexual reproduction // *J. Plankton Research.* 1996. V. 18. № 6. P. 987–1007.
- Lucas C.H.* Reproduction and life history strategies of the common jellyfish, *Aurelia aurita*, in relation to its ambient environment // *Hydrobiologia.* 2001. V. 451. P. 229–246.
- Lucas C.H., Dawson M.N.* What Are Jellyfishes and Thaliaceans and Why Do They Bloom? // *Jellyfish Blooms.* 2014. P. 9–44.
- Lucas C.H., Williams J.A.* Population dynamics of the scyphomedusa *Aurelia aurita* in Southampton Water // *Plankton Res.* 1994. V. 16. P. 879–895.
- Marques R., Albouy-Boyer S., Delpy F. et al.* Pelagic population dynamics of *Aurelia* sp. in French Mediterranean lagoons // *J. Plankton Research.* 2015. V. 059. P. 1–17.
- Miyake H., Iwao K., Kakinuma Y.* Life history and environment of *Aurelia aurita* // *South Pacific Study.* 1997. V. 17. № 2. P. 273–285.
- Miyake H., Terazaki M., Kakinuma Y.* On the polyps of the common jellyfish *Aurelia aurita* in Kagoshima Bay // *J. Oceanography.* 2002. V. 58. P. 451–459.
- Möller H.* Population dynamics of *Aurelia aurita* medusae in Kiel Bight, Germany (FRG) // *Marine Biology.* 1980. V. 60. P. 123–128.
- Olesen N.J., Riisgaard H.U.* Population dynamic, growth and energetics of jellyfish, *Aurelia aurita*, in a shallow fjord // *Marine Ecology-Progress Series.* 1994. V. 105. P. 9–18.
- Olmon S., Webb, K.* Metabolism of 131I in relation to strobilation of *Aurelia aurita* L. (Scyphozoa) // *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 1974. V. 16. P. 113–122.

- Omori M., Ishii H., Fujinaga A.* Life history strategy of *Aurelia aurita* (Cnidaria, Scyphomedusae) and its impact on the zooplankton community of Tokyo Bay // ICES J. Marine Science. 1995. V. 52. P. 597–603.
- Pascual M., Fuentes V., Canepa A. et al.* Temperature effects on asexual reproduction of the scyphozoan *Aurelia aurita* sl: differences between exotic (Baltic and Red seas) and native (Mediterranean Sea) populations // Marine Ecology. 2015. V. 36. № 4. P. 994–1002.
- Purcell J.E., Atienza D., Fuentes V. et al.* Temperature effects on asexual reproduction rates of scyphozoan species from the northwest Mediterranean Sea // Hydrobiologia. 2012. V. 690. P. 169–180.
- Rasmussen E.* Systematics and ecology of the Isefjord marine fauna (Denmark) // Ophelia. 1973. V. 11. № 1. P. 1–507.
- Reitzel A.M., Tarrant A.M., Levy, O.* Circadian clocks in the cnidaria: environmental entrainment, molecular regulation, and organismal outputs // Integrative and Comparative Biology. 2013. V. 53. № 1. P. 118–130.
- Russell F.S.* The medusae of the British Isles. II Pelagic Scyphozoa with a supplement to the first volume on hydromedusae // Cambridge University Press. 1970. P. 139–171.
- Schneider G.* The common jellyfish *Aurelia aurita*: standing stock, excretion and nutrient generation in the Kiel Bight, western Baltic 1982–1984 // Mar. Biol. 1989. V. 100. P. 507–514.
- Schroth W., Jarms G., Streit B. et al.* Speciation and phylogeography in the cosmopolitan marine moon jelly, *Aurelia* sp. // BioMed Central Evol Biol. 2002. V. 2. P. 1–10.
- Silverstone M., Galton V.N., Ingbar S.H.* Observations concerning metabolism of Iodine by polyps of *Aurelia aurita* // Gen. Camp. Endocrinol. 1978. V. 34. P. 132–140.
- Silverstone M., Tosteson T.R., Cutress C.E.* The effect of iodide and various iodocompounds on initiation of strobilation in *Aurelia* // Gen. Camp. Endocrinol. 1977. V. 32. P. 108–113.
- Söjje I., Jarms G.* Derivation of the reduced life cycle of *Thecoscyphus zibrowii* Werner, 1984 (Cnidaria, Scyphozoa) // Marine Biology. 2009. V. 156. № 11. P. 2331–2341.
- Spangenberg D.B.* A study of strobilation in *Aurelia aurita* under controlled conditions // J. Exp. Zool. 1965. V. 160. P. 1–10.
- Spangenberg D.B.* Iodine Induction of Metamorphosis in *Aurelia* // J. Exp. Zool. 1967. V. 165. P. 441–450.
- Spangenberg D.B.* Thyroxine Induced Metamorphosis in *Aurelia* // T. Exp. Zool. 1971. V. 178. P. 183–194.
- Spangenberg D.B.* Rhopalium development in *Aurelia aurita* ephyrae // Hydrobiologia. 1991. V. 216/217. P. 45–49.
- Technau U., Genikhovich G., Kraus J.E.* Cnidaria // Evolutionary Developmental Biology of Invertebrates. 2015. V. 1. P. 115–163.
- Toyokawa M., Furota T., Terazaki M.* Life history and seasonal abundance of *Aurelia aurita* medusae in Tokyo Bay, Japan // Plankton Biol. Ecol. 1999. V. 47. № 1. P. 48–58.
- Wang Y.T., Sun S.* Population dynamics of *Aurelia* sp. 1 ephyrae and medusae in Jiaozhou Bay, China // Hydrobiologia. 2015. V. 754. № 1. P. 147–155.
- Wang Y.T., Zheng S., Sun S. et al.* Effect of temperature and food type on asexual reproduction in *Aurelia* sp. 1 polyps // Hydrobiologia. 2015. V. 754. № 1. P. 169–178.
- Werner B.* *Stephanoscyphus eumedusoides* n. spec. (Scyphozoa, Coronatae), ein Höhlenpolyp mit einem neuen Entwicklungsmodus // Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen. 1974. V. 26. № 3–4. P. 434–463.
- Willcox S., Moltschaniwskij N.A., Crawford C.* Asexual reproduction in scyphistomae of *Aurelia* sp.: effects of temperature and salinity in an experimental study // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 2007. V. 353. № 1. P. 107–114.
- Willcox S., Moltschaniwskij N.A., Crawford C.* Population dynamics of natural colonies of *Aurelia* sp. Scyphistoma in Tasmania, Australia // Mar. Biol. 2008. V. 154. P. 661–670.
- Yasuda T.* Ecological studies on the jelly-fish, *Aurelia aurita* (L.), in Urazoko Bay, Fukui prefecture-XI. An observation on ephyra phormation // Seto Mar. Biol. Lab. 1975. V. 22. № 1/4. P. 75–80.

## Environmental Factors Inducing the Transformation of Polyps into Jellyfishes in *Aurelia aurita* (Scyphozoa)

A. V. Sukhoputova\* and Yu. A. Kraus

Department of Biology, Moscow State University, Moscow, 119234 Russia

\*e-mail: Ellebi@mail.ru

Received May 22, 2016; in final form, October 28, 2016

The transformation of polyps into jellyfish is one of the most interesting processes in the life cycle of chidarians. In the polyps of the class Scyphozoa this transformation occurs in the form of strobilation, which is the transverse fission of polyps with the formation of disks (future ephyrae). At present, the endogenous regulation of strobilation in one of scyphozoans, *Aurelia aurita*, is often investigated based on the methods of molecular biology (Fuchs et al., 2014). However, it is still unclear which key environmental factors induce this process. The main purposes of this review are to summarize the literature data on the conditions in which strobilation in *A. aurita* occurs in nature and in the laboratory and to try to identify the environmental factors that are most likely to play a signaling role in strobilation.

**Keywords:** Cnidaria, Scyphozoa, *Aurelia aurita*, life cycle, metamorphosis, strobilation, formation of jellyfishes, signaling environmental factors