

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ АДАПТАЦИЯ МОРСКИХ ЕЖЕЙ, ВЫРАЩЕННЫХ В УСЛОВИЯХ ОГРАНИЧЕННОГО ПРОСТРАНСТВА

© 2020 г. Р. Лиу, Ш. Педлар, А. Од, С. МакДоналд, Дж. Стоун

McMaster University, 1280 Main Street West, Hamilton ON, L8S 4L8, Canada

E-mail: jstoner@mcmaster.ca

Поступила в редакцию 06.06.2019 г.

После доработки 09.01.2020 г.

Принята к публикации 15.01.2020 г.

Морские ежи и их родственники таксономически сгруппированы в класс Echinoidea (тип Echinodermata). Эхиноиды демонстрируют значительные различия в своих фенотипах пятиугольной симметричной формы тела, от сфероидальных панцирей (скелетов) у морских ежей до дискоидных панцирей у плоских щитовидных ежей. Многие исследователи размышляли о морфологических эволюционных переходах между этими фенотипами, но не достигли консенсуса. Авторы разработали и выполнили эксперимент, в котором морские ежи росли в условиях пространственных ограничений в вертикальном измерении, физически ограничив их рост в высоту. Особи в этой группе стали более плоскими по сравнению с особями в контрольной группе по истечении восьми недель. Эти результаты можно рассматривать как результат фенотипической адаптации, недооцененного феномена, который может стать первым шагом в эволюции нового фенотипа. Авторы представляют предварительные предположения, касающиеся фенотипически адаптированных изменений в форме и морфологических эволюционных отношений между иглокожими. Демонстрируя правдоподобный иницирующий механизм в морфологическом переходе, авторы надеются внести вклад в теоретические дискуссии о фенотипической эволюции, подчеркивая роль, которую физические факторы играют в изменении сложных биологических систем.

Ключевые слова: развитие; эволюция; морфология; фенотипическая пластичность.

DOI: 10.31857/S0006302920030163

Класс Echinoidea (тип иглокожих – Echinodermata) содержит морских ежей («правильные» эхиноиды), плоских щитовидных ежей, «песчаных долларов», морских плоских ежей (Clareasteroidea) и их родственников (Cassiduloidea), а также сердцевидных ежей (Spatangoidea) и их родственников (Holasteroidea, Disasteroidea). В этих группах представлен спектр фенотипов пентарадиальной формы тела. Две группы могут рассматриваться как типичные крайности в этом фенотипическом спектре: «правильные» морские ежи, характеризующиеся сфероидальными панцирями (скелетами), и «неправильные» – «песчаные доллары», характеризующиеся дискоидными панцирями, морские плоские ежи, характеризующиеся эллипсоидными панцирями, и сердцевидные ежи, характеризующиеся кардиоидными панцирями в качестве промежуточных продуктов. Однако отсутствуют общепринятые морфологические эволюционные переходы между разновидностями панциря (т. е. размерами и формами), которые можно было бы предположить на основе совре-

менной филогенетической систематики. Недавний филогенетический систематический анализ [1] может быть истолкован как предположение, что сфероидные панцири в наследственной группе превратились в дискоидные, а также в эллипсоидные и кардиоидные панцири в линиях, ведущих к «песчаному доллару», морским плоским и сердцевидным ежам.

Морские ежи традиционно считаются «модельными организмами» для проведения исследований в области биологии развития (например, работы [2–6]). Также можно считать, что морские ежи стали модельными организмами для проведения исследований в области эволюционной биологии развития («evo-devo» research) (например, работы [7–10]). Сильная междисциплинарная взаимосвязь между эволюционной биологией и биологией развития и способность панцирей морского ежа на структурную гибкость (описанную ниже) делает морских ежей идеальными организмами для изучения морфологических эво-

люционных переходов, особенно трансформаций, связанных с изменениями размера и формы.

Панцири морского ежа – это эндоскелеты, каждый из которых находится между нижележащей внутренней целомической подкладкой и вышележащим внешним эпидермисом [11]. Каждый панцирь состоит из трех компонентов (снизу вверх в направлении подачи субстрата, рис. 1): перистомы, содержащая щечные (ротовые) пластинки и иногда первичные амбулакральные пластинки [11, 12], которые окружают рот, или аристотелев фонарь; корона, содержащая амбулакральные и интерамбулакральные пластинки; апикальная система, состоящая из глазных и генитальных пластинок (и перипрокт у правильных и ранних неправильных эхиноидов [12]).

Пластины панциря содержат связанный с белком магнезиальный кальцит и сшиваются друг с другом коллагеновыми волокнами на балках, называемых трабекулами [13, 14]. Индивидуальный рост скелета включает пять интегрированных процессов: возникновение промежутков между пластинами, когда волокна коллагена разрыхляются; добавление новых пластин в апикальную систему; нарастание нового скелетного материала на периферии пластин; взаимодействия, происходящие на границах пластин; рост внутренних органов, влияющий на стенку тела [15]. Эти скелетогенетические процессы происходят в «зонах роста», двухсторонних амбулакральных балках, по обеим сторонам которых находится интерамбулакральная балка [16–19]. Коллагеновые волокна растягиваются во время активного роста, позволяя возникать промежуткам между пластинами; новые пластины добавляются рядом с глазными пластинами; это приводит к тому, что более старые пластины в зоне роста оказываются ближе к перистоме [20]; новый скелетный материал накапливается вокруг старых пластин периферии и размер панциря увеличивается [13, 14, 20, 21].

Рост панциря происходит естественным образом в течение активных сезонов, быстро в течение нескольких недель после кормления, а затем более медленно и скачкообразно [22]; у экспериментально питаемых морских ежей рост панциря выражен более четко [23]. Не кормящиеся морские ежи характеризуются жесткими панцирями; не кормленные в ходе экспериментов морские ежи характеризуются панцирями, которые со временем сжимаются из-за сокращения волокон коллагена [14, 24]. Этот прерывистый рост в сочетании с основным пятиступенчатым скелетогенезом можно сравнить с линькой [22]. На рост морских ежей влияют различные условные факторы, связанные с питанием [25] и условиями окружающей среды [26], как и при линьке у других животных.

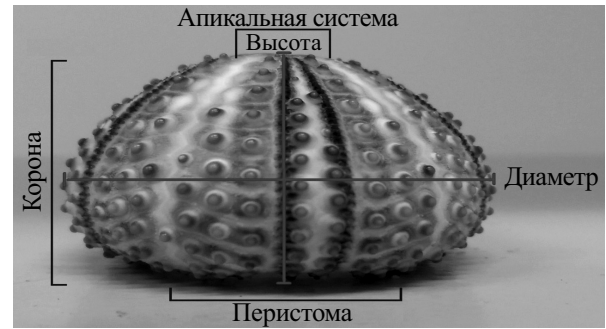


Рис. 1. Панцирь морского ежа в боковой перспективе, показывающий три компонента (снизу вверх) – перистому, корону и апикальную систему, и две измеренные переменные – высоту и диаметр.

Классическая неодарвинистская эволюция происходит, когда выгодные модификации возникают из-за генетических мутаций (т.е. когда мутантные аллели кодируют новые фенотипы) и впоследствии выбираются положительной селекцией. Фенотипическая пластичность – явление, при котором отдельные характеристики изменяются в ответ на факторы окружающей среды, – может возникнуть при таких сценариях, когда сама изменчивость (кодируемая генотипически и выраженная фенотипически) была выбрана положительно. Наоборот, явления, известные как фенотипическая и генотипическая аккомодация, имеют другую, обратную последовательность. Фенотипы, которые находятся в пределах потенциально реализуемого морфологического диапазона, возникают в ответ на индукторы окружающей среды; это фенотипическая адаптация (мутация, как другой возможный индуцирующий фактор, здесь не рассматривается как таковая [27]). Генотипы, участвующие в экспрессии этих фенотипов (и, следовательно, сами фенотипы), могут становиться фиксированными в течение продолжительных периодов времени и нескольких поколений; если индуктор окружающей среды непрерывно передает свои эффекты в течение этих периодов времени, то изменение генотипа (и, следовательно, изменение фенотипа) в конечном итоге уменьшается, особенно если «затраты» будут понесены особями, сохраняющими фенотипическую гибкость; это генотипическая адаптация (то, что согласованные ответы эквивалентно могут быть исключены, здесь не рассматривается [27]). Таким образом, фенотипическая аккомодация, сопровождаемая генотипической аккомодацией, включает первоначальное изменение частоты фенотипа (а не генотипа), которое зависит от повторного воздействия индуцирующего фактора окружающей среды, подлежащего отбору. Следовательно, фенотипическая адапта-

ция может ускорять быструю морфологическую эволюцию.

Учитывая возможность инициирования резкой морфологической эволюции, фенотипическая адаптация должна быть тщательно изучена. Однако исследования фенотипической адаптации, особенно документированные случаи, были редкостью, отчасти потому, что соответствующие механизмы часто включают физические факторы, от которых большинство биологов обычно уклоняются. Это вызывает сожаление, поскольку физические факторы играют важную роль в изменении сложных биологических систем [28], и понимание этих ролей, особенно с помощью документированных случаев, будет способствовать теоретическим дискуссиям о фенотипической эволюции. Тем не менее некоторые случаи и моменты были описаны.

Фенотипическая адаптация может вызывать изменения в развитии популяции. Например, пятнистые гиены (*Crocota crocuta*) характеризуются наличием ребристых черепов в зрелом возрасте; несовершеннолетние же особи не имеют гребней. Формирование гребня объясняется силами, создаваемыми во время развития мощными мышцами, охватывающими кости челюсти, когда особи постоянно жуют жесткое мясо и кости от своей добычи [27]. В неволе популяции особей, выращенных на мягкой диете, не генерируют никаких сил, и, следовательно, взрослые животные в неволе не имеют гребней черепа, как их молодые коллеги в диких популяциях. Жесткая пища в дикой природе влияет на использование мышц и развитие костей – реакция на механическое давление стала неотъемлемой частью процесса развития в естественных популяциях; был ли этот ответ значим или был преувеличен изменением генотипа, неизвестно.

Фенотипическая адаптация может создать сложное новшество у одной особи без генетических изменений. Например, коза, которая родилась с парализованными передними конечностями, научилась двигаться, подпрыгивая на задних лапах [27]). Анатомическое обследование после ее смерти выявило множество модификаций костей задних конечностей и таза, которые способствовали фенотипической адаптации. Эти два случая: ребристые черепа в пятнистых популяциях гиены и модификации костей, позволяющие прыгать отдельной козе, демонстрируют фенотипическую экспрессию, вызванную поведением и включаемую генотипами в ответ на индукторы окружающей среды.

Отчетливый ответ на сигнал окружающей среды, влияющий на выживаемость, включает изменение размера тела для снижения затрат на собственное обслуживание при оптимизации репродуктивной мощности; такие случаи были

продемонстрированы у морских ежей, когда ограниченный корм являлся сигналом окружающей среды, влияющим на изменения морфологии [14, 21, 25, 26, 29]. Способность регулировать форму в соответствии с условиями окружающей среды обеспечивается описанным ранее дискретным пятиступенчатым процессом роста панциря морского ежа.

Подобный динамический ответ на кормление с эпизодическим ростом в сочетании с вышеупомянутой гибкостью, обеспечиваемой волокнами коллагена, превращает морских ежей в организмы, хорошо подходящие для изучения фенотипической аккомодации и скелетогенеза в контролируемых экспериментальных условиях. В естественных условиях химические загрязнители и твердость субстрата могут влиять на формы панциря. Было показано, что металлы и детергенты ингибируют кальцификацию и приводят к сплющиванию панцирей [30]. Слабые субстраты могут препятствовать сцеплению с поверхностями и приводить к укреплению панцирей [21, 31]. Такие ответы панциря были использованы для разработки эксперимента для документирования описанной здесь фенотипической аккомодации. Морских ежей выращивали в искусственной среде, которая ограничивала вертикальное измерение, доступное для скелетогенеза, чтобы определить, может ли рост при геометрическом ограничении вызывать морфологические изменения в панцирях, выражающееся в уменьшении высоты/диаметра.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Вид *Arbacia punctulata* (Lamarck, 1816) был выбран из-за доступности образцов и отсутствия репродуктивной функции во время проведения эксперимента (использование неразмножающегося объекта будет гарантировать, что поступающая через кормление энергия будет отводиться преимущественно росту). Взрослые особи были приобретены в Морской лаборатории Gulf Specimen (Панасея, Флорида, США) в течение двух полевых сезонов (начало января 2010 и 2014 гг.) для проведения двух экспериментальных испытаний с использованием одной и той же начальной популяции. Для каждого испытания особи проходили короткий период акклиматизации, в течение которого питание не предоставлялось (т.е. период голодания составлял приблизительно одну неделю). Цифровые штангенциркули Samona (Оттава, Канада) были использованы для измерения у каждой особи значений высоты (h) и диаметра (d). Из-за обширной логистики, связанной с протоколом роста (описанным далее), размеры выборки для контрольной и экспериментальной групп были ограничены соответственно шестью и четырьмя образцами.

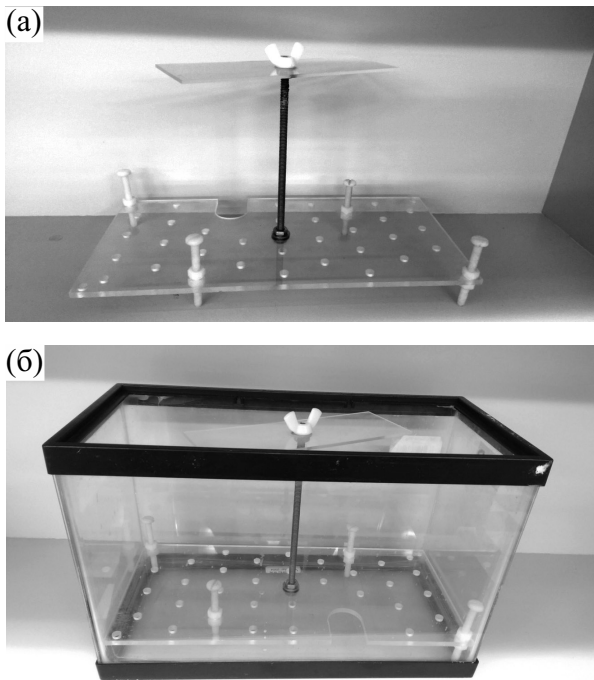


Рис. 2. Аппарат для ограничения вертикального пространственного размера и в конечном счете создания реактивных сил сжатия, действующих на панцирь морского ежа: (а) — отдельно, (б) — *in situ* в аквариуме. Устройство было разработано для выявления роли, которую физические факторы могут играть в изменении сложных биологических систем, таких как формы для панцирей морского ежа.

Отдельных особей содержали в отфильтрованной искусственной морской воде (Oceanic Natural Sea Salt Mix, Central Garden & Pet Company, Уолнат-Крик, Калифорния, США; $\rho_{\text{спец}} = 1.020\text{--}1.023$) в аквариумах (TopFin, PetSmart, Финикс, Аризона, США; максимальный объем 6 л) при комнатной температуре ($T = 24^\circ\text{C}$). Обе группы кормили морковью, нарезанной поперек колечками, запасы продовольствия пополняли по мере истощения. Пополняли воду и очищали аквариумы при необходимости (примерно раз в неделю). Размеры аквариума и объемы морской воды определяли на основе размеров образцов, чтобы обеспечить приблизительно одинаковую плотность особей на объем для контрольной и экспериментальной групп.

Особь с близкими значениями h были включены в экспериментальную группу (без каких-либо других оценок) и помещены в аквариум, который был оборудован устройством, ограничивающим вертикальные пространственные размеры (рис. 2), и в конечном счете (т.е. после того, как особи выросли так, чтобы их шипы контактировали с платформой аппарата) создающим в эксперименте реактивные силы сжатия, действующие на панцирь (рис. 3). В случае необходимости

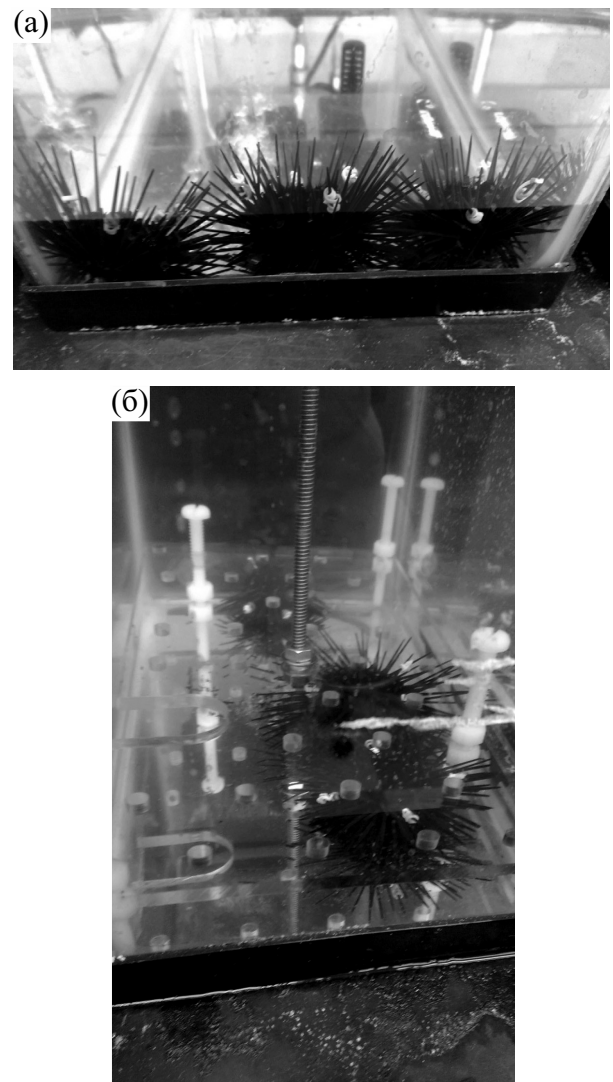


Рис. 3. Экспериментальные аквариумы для проверки того, влияет ли рост морских ежей при геометрических ограничениях на их форму скелета: (а) — образцы в контрольном аквариуме (фронтальная перспектива; особи, помеченные цветной нитью); (б) — образцы в аквариуме воздействия (боковой вид; особи, помеченные цветной нитью). Особи росли в поперечном направлении, увеличиваясь в диаметре, и становились более плоскими, уменьшаясь в соотношении высоты к диаметру.

аппарат регулировали в течение всего экспериментального периода (т.е. всякий раз, когда пополняли пищу или воду или чистили аквариумы) так, чтобы платформа аппарата просто контактировала с растущими образцами. Особи с близкими по значению h (опять же без каких-либо других оценок) были включены и в контрольную группу. Апикальные колючки на образцах в экспериментальной и контрольной группах были подпилены до максимальной средней высоты. Особи были отмечены нанесением на колючки

Значения высоты h , диаметра d панциря и отношения высоты к диаметру h/d в контрольной и экспериментальной группах для образцов *Arbacia punctulata* в начале и в конце (через восемь недель) эксперимента

Популяция 2010 года							
Группа	n	Начальные измерения			Конечные измерения		
		h	d	h/d	h	d	h/d
Контроль	6	13.215 ± 1.555	21.985 ± 2.250	0.6010 ± 0.03116	14.723 ± 2.266	24.138 ± 2.583	0.6082 ± 0.04173
Воздействие	4	13.635 ± 0.7285	23.213 ± 1.374	0.5877 ± 0.01323	14.220 ± 1.083	26.218 ± 1.640	0.5425 ± 0.02709
Популяция 2014 года							
Группа	n	Начальные измерения			Конечные измерения		
		h	d	h/d	h	d	h/d
Контроль	6	16.323 ± 2.624	28.287 ± 3.649	0.5769 ± 0.04736	18.600 ± 3.308	31.650 ± 3.774	0.5863 ± 0.07531
Воздействие	4	24.325 ± 3.813	31.650 ± 4.071	0.6454 ± 0.07999	22.675 ± 1.866	43.225 ± 2.871	0.5240 ± 0.04929

Примечание. Приведены средние значения ± стандартное отклонение. Различия в средних показателях до и после эксперимента были проверены с помощью парных односторонних t -критериев. Коэффициент Коэна d был (согласно работе [32]) рассчитан как разница между средними значениями, деленная на одно стандартное отклонение. Для популяции 2010 года: h для контрольной группы: $t = 4.30$, $P = 0.00380$ (d Коэна = -0.974); h для группы воздействия: $t = 3.02$, $P = 0.0285$ (d Коэна = -0.732); d для контрольной группы: $t = 3.96$, $P = 0.00590$ (d Коэна = -0.850); d для группы воздействия: $t = 6.26$, $P = 0.00410$ (d Коэна = -2.29); h/d для контрольной группы: $t = 0.354$, $P = 0.369$ (d Коэна = -0.208); h/d для группы воздействия: $t = 3.18$, $P = 0.0250$ (d Коэна = -2.51). Для популяции 2014 года: h для контрольной группы: $t = -1.28$, $P = 0.1279$ (d Коэна = 0.768); h для группы воздействия: $t = 0.924$, $P = 0.2118$ (d Коэна = 0.581); d для контрольной группы: $t = -5.51$, $P = 0.00135$ (d Коэна = 0.906); d для группы воздействия: $t = -4.74$, $P = 0.00888$ (d Коэна = 3.335); h/d для контрольной группы: $t = -0.364$, $P = 0.3889$ (d Коэна = 0.154); h/d для группы воздействия: $t = -3.40$, $P = 0.0212$ (d Коэна = 1.878).

нерастворимого в воде лака для ногтей (China Glaze©, Чжундун, Северный Тайвань, Китай) или завязыванием швейной нити примерно посередине вдоль шипов (Singer Sewing Company, Мерфрисборо, Теннесси, США) и идентифицированы впоследствии на основе цветной маркировки. Обе группы были обеспечены морковью *ad libitum* в эквивалентных количествах (равной массе моркови на особь), таким образом, особи могли питаться непрерывно в течение всего эксперимента, в течение которого их содержали в одинаковых условиях, но в ограниченном вертикальном изменении в аквариуме экспериментальной группы.

Значения h/d измеряли и записывали один раз перед началом любого кормления (т.е. когда эксперимент был начат, сразу после периода голодания) и снова после восьми недель кормления (т.е. когда эксперимент был прекращен). Группы сравнивали, рассчитывая величины эффекта как грубую разницу между средними значениями и используя коэффициент Коэна d [32]. Данные также были проанализированы с использованием обычных количественных протоколов: поскольку для обеих групп предполагалось, что особи в них будут расти, а конкретно в экспериментальной группе – что панцири будут более сплюснутыми и, следовательно, будут характеризоваться меньшим средним значением h/d , была принята нулевая гипотеза «нет разницы между группами», и

соответствующие прогнозы, означающие «среднее значение $h_{\text{после}} = \text{среднее значение } h_{\text{до}}$ », «среднее значение $d_{\text{после}} = \text{среднее значение } d_{\text{до}}$ », «среднее значение $h_{\text{после}}/d_{\text{после}} = \text{среднее значение } h_{\text{до}}/d_{\text{до}}$ » и среднее значение « h/d для контрольной группы = среднее значение h/d для экспериментальной группы», тестировали, применяя парные односторонние t -критерии с использованием GraphPad Prism Software (GraphPad Software Inc., Сан-Диего, Калифорния, США).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средние значения h и d были выше в конце эксперимента, чем в начале, для обеих групп в 2010 г.; среднее значение d было больше в конце эксперимента, чем в начале, для обеих групп в 2014 г. (таблица). Для группы воздействия среднее значение h/d было меньше в конце эксперимента, чем в начале, в оба года (рис. 4, таблица; величины эффекта, определенные как средние изменения h/d , составляли 0.0072 и 0.0452 для группы контроля и воздействия соответственно в 2010 г. и 0.0094 и 0.1214 для контрольной и экспериментальной группы соответственно в 2014 г.). Средние значения h/d между контрольной и экс-

периментальной группами значительно отличались в конце эксперимента в оба года.

ОБСУЖДЕНИЕ

Среднее значение h/d , характеризующее панцири морских ежей, которые выросли при геометрическом ограничении, уменьшилось относительно среднего значения h/d , характеризующего панцири морских ежей, которые выросли без геометрического ограничения (рис. 4, таблица). Это можно было обнаружить даже при небольших размерах выборки, которые были обусловлены трудоемкой логистикой, связанной с экспериментальным дизайном; величина эффекта, связанного с фенотипической адаптацией у этих морских ежей, предполагает, что такой ответ соответствует понятию *bona fide*. Значение h/d для всех образцов в экспериментальной группе изменилось отрицательно в течение восьминедельного периода в обоих исследованиях (т.е. в 2010 и 2014 гг.), тогда как h/d для образцов в контрольной группе изменилось неравномерно, три положительных и три отрицательных случая в обоих испытаниях.

Средние значения h/d для контрольной группы в 2010 г. увеличились, но среднее значение h/d осталось неизменным (таблица), что указывает на то, что образцы росли изометрическим образом (т.е. они увеличивались в размерах, но сохраняли постоянные пропорции, как и ожидалось у эхиноидов [20, 33]), поскольку они были геометрически не ограничены — особи в группе воздействия в 2014 г. росли схожим образом, хотя различий по h не было обнаружено (таблица). Особи в группе воздействия в обоих исследованиях (то есть в 2010 и 2014 гг.) росли аллометрическим образом (т.е. увеличивались в размерах, но изменяли пропорции), потому что они были геометрически ограничены (см. таблицу) — увеличение d с уменьшением h/d согласуется с фенотипической адаптацией.

Гибкие панцири и эпизодическое пищевое поведение у взрослых морских ежей предрасполагают к их использованию в качестве кандидатов для проявления фенотипического аккомодации [27]. Мы зафиксировали фенотипическую адаптацию в одной популяции за два разных года. Если такие же гибкие панцири и эпизодическое пищевое поведение характеризовали популяции в линиях, ведущих к «песчаным долларам» и морским плоским ежам, а также к сердцевидным ежам, то фенотипическая адаптация обеспечивает правдоподобный механизм, через который проявляется текущее морфологическое неравенство [34], наблюдаемое среди этих групп. Экологические сигналы или условия, которые могли бы вызвать морфологическое расхождение, практически неисчислимы.

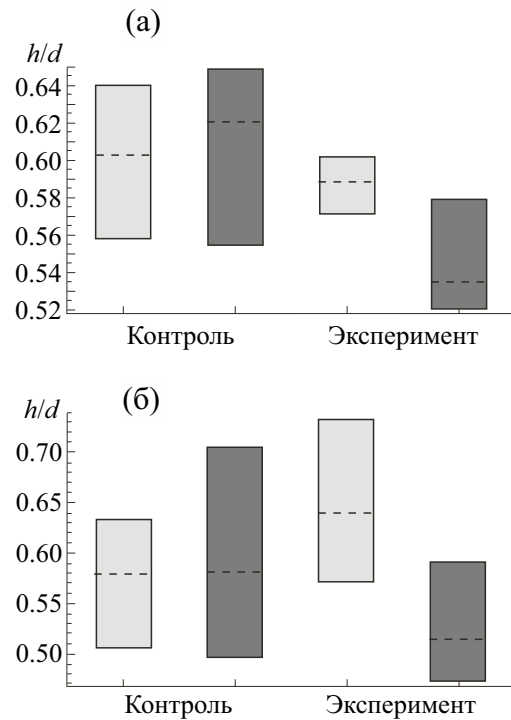


Рис. 4. Значения соотношения высоты и диаметра панциря (h/d) в контрольной и экспериментальной группах для образцов морского ежа в начале и через восемь недель эксперимента (т.е. до и после кормления, светлый и темный столбики соответственно); каждый прямоугольник содержит медианное значение (пунктирная линия) с верхом и низом (то есть «усы»), которые охватывают наблюдаемый диапазон: (а) — выборка популяции 2010 г., (б) — выборка популяции 2014 г.

Один из вероятных (весьма спекулятивных) сценариев морфологического расхождения между сфероидальными морскими ежами и дискоидными «песчаными долларами», эллипсоидальными морскими плоскими ежами, а также кардиоидными сердцевидными ежами заключается в наблюдении, что не кормящиеся ночные морские ежи часто ищут убежища в дырах или трещинах в скалах или под ними [35]. Морские ежи, как члены сообщества иглокожих (Echinodermata), характеризуются наличием изменчивой коллагеновой ткани, которая замечательна своей способностью быстро изменять жесткость под нейронным контролем [36–40]. Изменяющаяся коллагеновая ткань («catch» коллаген) может быть зафиксирована на месте и укреплять поддерживающие ткани, устраняя необходимость сокращения мышц при сохранении жизненных позиций (например, в расщелинах и трещинах на поверхности горных пород). Нахождение на месте в течение длительных периодов времени может вызывать фенотипическую адаптацию у особей в популяциях морских ежей способом, аналогичным описанному здесь росту сплюснутых панцирей, если поведе-

ние сохранялось непрерывно на протяжении многих поколений. С современной неодарвинистской, спекулятивной точки зрения, если бы подобные геометрические ограничения действовали равномерно и выгодно на протяжении многих поколений, то индивидуальные величины h/d в популяциях могли бы измениться; генотипы, лежащие в основе способности к переменному фенотипу, постепенно стали бы модифицированы и смещены в сторону создания более плоских панцирей; популяция перешла бы в измененную форму.

С представленными здесь данными могут быть связаны два основных ограничения. Во-первых, размеры выборки были небольшими. Следовательно, было недостаточно степеней свободы для проведения непараметрических тестов Вилкоксона с критерием знаковых рангов для сравнений, в которых они были бы уместны [41]. Это было неизбежно, учитывая обширную и трудоемкую логику, связанную с протоколом роста и дизайном эксперимента. Во-вторых, сама точность измерения могла зависеть от морфологии. Особи морского ежа изначально обладали шипами, охватывающими все их панцири, следовательно, измерение h и d было сложной задачей. Морские ежи потеряли колючки в течение восьминедельного периода, чем облегчили измерение h и d . Это различие в измерениях до и после эксперимента могло привести к уменьшению оценки роста в h и d , делая различия меньше, чем они могли бы быть на самом деле. Увеличение размеров выборки и уточнение протокола измерений приведет к получению данных, которые будут характеризоваться более значительными экспериментальными эффектами и, таким образом, более заметным изменением формы панциря, чем описанная здесь фенотипическая адаптация.

Потеря шипов указывает на стресс, поэтому изменение метода применения геометрических ограничений может увеличить рост, что даст больший эффект от эксперимента в будущих исследованиях. Информативный последующий эксперимент включал бы освобождение экспериментальных особей из геометрически ограниченных условий, чтобы проверить, сохраняют ли они измененные формы и если да, то как долго. Анализ *post mortem* на сравнение панцирей в образцах экспериментальной группы с панцирями в образцах контрольной группы позволили бы выяснить механизм роста, лежащий в основе изменений формы. Это может проявляться в изменениях наложения швов коллагеновых волокон, росте пластин или и в том и в другом. Сшивание коллагеновых волокон можно проанализировать с применением сканирующей электронной микроскопии, а рост пластин можно проанализировать, используя протоколы маркировки кальцеи-

ном и тетрациклином для визуализации линий роста [42, 43].

ВЫВОДЫ

Морских ежей выращивали в течение восьми недель в условиях геометрического ограничения, при котором особи были ограничены в вертикальном пространственном измерении. Особи в этой экспериментальной группе становились более плоскими по сравнению с особями в контрольной группе, создавая фенотипическую аккомодацию. Подобные геометрические ограничения, действующие равномерно на протяжении многих поколений, могли бы привести к фенотипической адаптации, создающей более плоские панцири. Этим можно было бы объяснить несоответствие, наблюдаемое между сфероидальными морскими ежами и дискоидными «песчаными долларами».

БЛАГОДАРНОСТИ

Ресурсы для разработки материала, представленного в настоящей работе, были предоставлены Университетом Макмастера (Department of Biology, SHARCNET и Origins Institute). Безграничное трудолюбие в создании ограничивающего аппарата было проявлено Р. Жилем и Д. Оадом; а предложения по расширению экспериментов были представлены И. Фернандесом и М. Спиридисом.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Финансовые ограничения были преодолены за счет средств, предоставленных Советом по естественным наукам и инженерным исследованиям Канады (Discovery Grant 261590).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая работа не содержит описания каких-либо исследований с использованием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. A. Kroh and A. B. Smith, *J. Syst. Pal.* **7**, 147 (2010).
2. S. Horstadius, *Biol. Rev.* **14**, 132 (1939).
3. R. T. Hinegardner, *Biol. Bull.* **137**, 465 (1969).
4. J. E. Mazur and J. W. Miller, *Ohio J. Sci.* **71**, 30 (1971).
5. S. B. George, J. M. Lawrence, and A. L. Lawrence, *Aquaculture* **242**, 217 (2004).

6. M. M. Smith, L. C. Smith, R. A. Cameron, and L. A. Urry, *J. Morphol.* **269**, 713 (2008).
7. R. Dalton, *Nature* **403**, 125 (2000).
8. C. S. Goodman and B. C. Coughlin, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* **97**, 4424 (2000).
9. R. Raff, *Nat. Rev. Gen.* **1**, 74 (2000).
10. R. Raff and A. Love, *J. Exp. Zool. (Mol. Dev. Evol.)* **302B**, 19 (2004).
11. L. H. Hyman, *The Invertebrates: Echinodermata* (McGraw-Hill Book Company, New York, 1955).
12. A. B. Smith, *Echinoid Palaeobiology* (Allen & Unwin, London, 1984).
13. M. Telford, *Zoomorphology* **105**, 114 (1985).
14. A. Johnson, O. Ellers, J. Lemire, et al., *Proc. R. Soc. Lond. B* **269**, 215 (2002).
15. M. Abou Chakra and J. R. Stone, *Paleobio.* **37**, 686 (2011).
16. R. T. Jackson, *Boston Soc. Nat. Hist. Mem.* **1** (1912).
17. B. David and R. Mooi, *C. R. Acad. Sci. Paris Ser.* **319**, 577 (1996).
18. B. David and R. Mooi, in *Echinoderms: San Francisco*, ed. by R. Mooi and M. Telford (Balkema, Rotterdam, 1998), pp. 21–28.
19. R. Mooi and B. David, *Paleontol. Soc. Pap.* **3**, 305 (1997).
20. O. Ellers, *Proc. Roy. Soc. Lond. B* **254**, 123 (1993).
21. J. Dafni, *Paleobiology* **12**, 143 (1986).
22. A. S. Johnson and O. Ellers, in *Echinoderms: San Francisco*, Ed. By R. Mooi and M. Telford (Balkema, Rotterdam, 1998), p. 705.
23. E. McCarron, G. Burnell, and G. Mouzakis, *Aquaculture* **288**, 83 (2009).
24. O. Ellers, A. Johnson, and P. Moberg, *P. Biol. Bull.* **195**, 136 (1998).
25. M. P. Russell, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **220**, 1 (1998).
26. C. Fernandez, *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **152**, 45 (1997).
27. M. J. West-Eberhard, *J. Exp. Zool.* **304B**, 610 (2005).
28. D. W. Thompson, *On Growth and Form* (Cambridge University, Cambridge, 1917).
29. D. C. C. Lau, S. C. K. Lau, P.-Y. Qian, and J.-W. Qiu, *J. Shell. Res.* **28**, 383 (2009).
30. J. Dafni, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **67**, 1 (1983).
31. J. Dafni and J. Erez, *Mar. Biol.* **95**, 275 (1987).
32. J. Cohen, *Psych. Bull.* **112**, 155 (1992).
33. T. A. Ebert, *J. Nat. Hist.* **22**, 1407 (1988).
34. S. J. Gould, *Paleobiology* **17**, 411 (1991).
35. J. Dafni, *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* **47**, 259 (2011).
36. T. Motokawa, *Biol. Rev.* **59**, 255 (1984).
37. C. Wilkie, *Mar. Behav. Physiol.* **11**, 1 (1984).
38. C. Wilkie, in *Echinoderm Studies*, Ed. by M. Jangoux and J. M. Lawrence (Balkema, Rotterdam, 1996), pp. 61–102.
39. B. Lelievre, M. Telford, and O. Ellers, in *Echinoderm Research 1995. Proc. 4th Eur. Echinoderms Colloquium, London*, ed. by R. H. Emson, A. B. Smith, and A. C. Campbell (Balkema, Rotterdam, 1995), pp. 103–109.
40. M. Telford and O. Ellers, *Invert. Biol.* **116**, 255 (1997).
41. R. R. Sokal and F. J. Rohlf, *Biometry*, 3rd ed. (W. H. Freeman, N. Y., 1995).
42. J. S. Pearse and V. B. Pearse, *Am. Zool.* **15**, 731 (1975).
43. K. Markel, *Zoomorphology* **97**, 31 (1981).

Phenotypic Accommodation in Sea Urchins Grown under Geometric Constraints

R. Liu, Sh. Pedlar, A. Oad, S. McDonald, and J. Stone

McMaster University, 1280 Main Street West, Hamilton ON, L8S 4L8, Canada

Sea urchins and their relatives are taxonomically grouped as Echinoidea (phylum Echinodermata). Echinoids exhibit considerable modifications of their pentaradially symmetric body plan phenotypes, from spheroid tests (skeletons) in sea urchins to discoid tests in sand dollars. Researchers have speculated as to morphological evolutionary transitions among these phenotypes without reaching consensus. We designed and performed an experiment in which sea urchins grew under geometric constraints manifested through restricted vertical spatial dimension, physically limiting growth in height. Individuals in this treatment group became flatter than those in a control group after 8 weeks. These findings can be considered as indicative of phenotypic accommodation, an underappreciated phenomenon that may constitute the first step in novel phenotype evolution. We present preliminary speculations in regard to phenotypically accommodated changes in shape and morphological evolutionary relationships among echinoids. We demonstrate a plausible initiating mechanism in a morphological transition, which can contribute to theoretical discussions about phenotypic evolution, emphasizing the role physical factors play when complex biological systems change.

Keywords: development; evolution, morphology, phenotypic plasticity