

УДК 591.3:593.7

ФОРМООБРАЗОВАНИЕ У КОЛОНИАЛЬНЫХ ГИДРОИДНЫХ: РАСЩЕПЛЕНИЕ ПУЛЬСИРУЮЩЕГО ЗАЧАТКА¹

© 2008 г. И. А. Косевич, А. Э. Федосов

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

119992 Москва, ГСП-2, Ленинские горы

E-mail: ikos@mail.ru

Поступила в редакцию 05.07.07 г.

Окончательный вариант получен 21.11.07 г.

Рост и формообразование у колониальных гидроидных (Cnidaria, Hydroidomedusa) осуществляется на основе двух разнесенных в пространстве процессов: 1) ростовых пульсаций терминально расположенных верхушек роста и 2) клеточной пролиферации и миграции в более проксимальных участках мягкого тела колонии. Верхушки роста являются морфогенетическими элементами колонии, обеспечивающими удлинение и формообразование в колонии. У видов текатных гидроидных (подкл. Leptomedusae) с высоко интегрированными колониями и моноподиальным характером роста побегов закладка боковых ветвей и зачатков зооидов выглядит как периодически повторяющееся расщепление единой верхушки роста одновременно на два и более зачатков. Согласно литературным данным, описывающим порядок расчленения единой верхушки на несколько зачатков, а также предлагаемым моделям этого процесса, разделение верхушки происходит за счет врезающихся с ее апикальной поверхности борозд. В нашей работе, выполненной на представителе сем. Sertulariidae, показано, что процесс видимого разделения тканей верхушки роста на несколько зачатков начинается в ее проксимальной части. При этом на боковых поверхностях скелета, окружающего верхушку роста, наблюдается закладка внутренних гребней. Развитие и нарастание гребней происходит в проксимодистальной последовательности. В конечном счете гребни противоположных сторон срastаются, что приводит к разделению верхушки на несколько зачатков. Высказывается предположение о том, что расчленение верхушки на несколько зачатков невозможно без пространственной регуляции формирования внешнего скелета. Описанный процесс позволяет объяснить многие видоспецифические особенности пространственной организации побегов текатных гидроидных: частичное или полное срastание скелета зооидов со скелетом ствола побега, отклонение дистальных частей скелетов зооидов от оси ствола побега и т.п. Выявленный механизм позволяет внести значительные дополнения и коррективы в модели, описывающие формообразование у колониальных гидроидных.

Ключевые слова: колониальные гидроиды, морфогенез, разделение зачатка, ветвление, формирование скелета.

Колониальные гидроидные (Cnidaria, Hydroidomedusa), построенные, как и растения, по модульному принципу (Rosen, 1979), являются одними из наиболее просто устроенных многоклеточных животных. Многократно повторяющийся в норме на протяжении жизни колонии циклический морфогенез делает представителей колониальных гидроидных удобными модельными объектами для изучения закономерностей и механизмов формообразования. Мягкое тело гидроидных построено только из двух клеточных слоев – эпидермы и гастродермы. Само тело колонии может быть представлено в виде разветвленной двухслойной трубки. Часть разветвленного трубчатого тела колонии – столонеры гидроризы – служит для прикрепления к субстрату. На верхней стороне столонеров через определенные про-

межутки располагаются либо питающие зооиды (гидранты), либо побеги, в свою очередь состоящие из большого числа гидрантов, соединенных отрезками общеколониального трубчатого тела. На концах разветвлений (столонеров или побегов) располагаются или питающие зооиды (гидранты), или морфогенетические элементы колонии – верхушки роста (Crowell, Wyttenbach, 1957; Davis, 1971; Косевич, 1990). Снаружи мягкое тело колонии (ценосарк) покрыто внешним жестким скелетом (перисарком) на основе хитина (Наумов, 1960).

Верхушки роста обеспечивают формообразование и удлинение “ветвей” тела колонии, а непосредственное наращивание тела осуществляется за счет пролиферации клеток в ценосарке проксимальнее верхушек роста (Wyttenbach, 1965; Косевич, 1999). Таким образом, процессы роста и фор-

¹ Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проекты № 04-04-48842-а, 05-04-48662-а).

мообразования у колониальных гидроидных пространственно разобщены (Белоусов, 1961).

В основе морфогенетических движений колониальных гидроидных лежат ростовые пульсации верхушек роста – периодически повторяющиеся процессы выдвигания и сжатия апекса верхушки, движущими силами которых служат процессы реориентации клеток эпидермы и гастродермы самой верхушки роста (Зарайский и др., 1984; Лабас и др., 1992; Belousov et al., 1993; Косевич, 2006). Важная роль в механизме ростовых пульсаций и морфогенезе колониальных гидроидных подкл. *Leptomedusae* принадлежит внешнему скелету – перисарку. Новый перисарк выделяется на самом апексе верхушки роста и затвердевает на ее боковых сторонах. После затвердевания изменение формы перисарка невозможно, поэтому регуляция относительных скоростей роста верхушки и затвердевания вновь выделенного перисарка играют важную роль в формообразовании у текатных гидроидных (Kossevitch et al., 2001; Berking et al., 2002; Косевич, 2006).

Во всех случаях процесс формирования нового элемента колонии начинается с закладки новой верхушки роста. В случае побегов колонии вслед за появлением верхушки роста следует определенный цикл морфогенетических процессов, в результате которого формируется новое междуузлие, несущее один или несколько гидрантов. Для большого числа видов колониальных гидроидных (сем. *Sertulariidae*, *Plumulariidae*, *Aglaopheniidae* и т.п.) характерен так называемый моноподиальный тип роста побегов (Kuhn, 1914; Наумов, 1960). В таких побегах имеется длительно функционирующая верхушка роста, которая периодически разделяется на несколько зачатков, один из которых сохраняет свойства верхушки роста и продолжает формирование оси побега, а другой (или другие) дифференцируется в гидранты или верхушки роста боковых ветвей побега (Berrill, 1949; Berking et al., 2002; Marfenin, Kosevich, 2004).

Наиболее подробно циклический процесс формирования междуузлия побега с моноподиальным характером роста изучался на примере текатного колониального гидроида *Dynamena pumila* L. (*Sertulariidae*, *Leptomedusae*) (Berrill, 1949; Белоусов, 1965, 1975; Белоусов, Дорфман, 1974; Марфенин, 1975; Berking et al., 2002). При формировании междуузлия побега у *D. pumila* верхушка роста, имеющая в начальный момент практически полусферическую форму, расширяется в плоскости побега, после чего разделяется на три зачатка (рис. 1). Центральный зачаток продолжает функционировать как верхушка роста побега, а боковые формируют пару супротивно расположенных гидрантов. Подробный анализ развития междуузлия побега *D. pumila* использовали для моделирования морфогенеза у колониальных гидроидных (Бело-

усов, 1965, 1968, 1975; Belousov, 1991; Belousov, Grabovsky, 2003) и для построения моделей регуляции плана строения гидроидных (Berking et al., 2002; Berking, 2006).

Практически во всех исследованиях процесс разделения единой верхушки роста на три зачатка объяснялся формированием вертикальных борозд на апикальной поверхности верхушки роста (Белоусов, 1965; Belousov, 1973). Все выглядело как подразделение ранее единой апикальной поверхности на три участка путем образования врезающихся борозд с последующим развитием трех близко расположенных и взаимодействующих зачатков. Детально не обсуждалось, но подразумевалось, что по мере развития борозд и роста зачатков между ними формируются перисаркальные перегородки, фиксирующие процесс разделения верхушки (рис. 1, д,ж). Иными словами, в большинстве работ принималось, что видимое подразделение тканей единой верхушки роста у *D. pumila* начинается преимущественно с апикальной поверхности и с момента видимой закладки борозд три дочерних зачатка развиваются независимо, хотя и в тесном взаимодействии (Белоусов, 1975).

Такой порядок событий, с нашей точки зрения, не полностью соответствует выявленным в последнее время особенностям роста колониальных гидроидных и затрудняет объяснение ряда особенностей морфологии их побегов. Поэтому в настоящем исследовании была предпринята попытка детального анализа изменений в строении верхушки роста побега *D. pumila* на всех стадиях формирования междуузлия. Полученные данные позволяют сделать вывод, что разделение тканей верхушки роста *D. pumila* на три зачатка начинается не с апикальной поверхности, а с ее боковых сторон. Основным механизмом, обеспечивающим такое разделение, является регуляция пространственной неравномерности выделения и затвердевания перисарка по периметру верхушки роста. Предложена схема последовательности разделения единой верхушки роста на несколько зачатков, что позволяет объяснить ряд характерных морфологических особенностей побегов у колониальных текатных.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Объект исследования. Работа выполнена на колониальном гидроиде *Dynamena pumila* L. (сем. *Sertulariidae*) – представителе текатных гидроидных (подкл. *Leptomedusae*, кл. *Hydroidomedusa*) (Bouillon, Voero, 2000), характеризующемся моноподиальным ростом побегов с терминально расположенными зонами роста (рис. 2, а). Гидротеки у *D. pumila*, как и у большинства представителей сем. *Sertulariidae*, не имеют ножек и частично срastaются с перисарком ствола побега. Они двустороннесимметричные, с устьем, которое за-

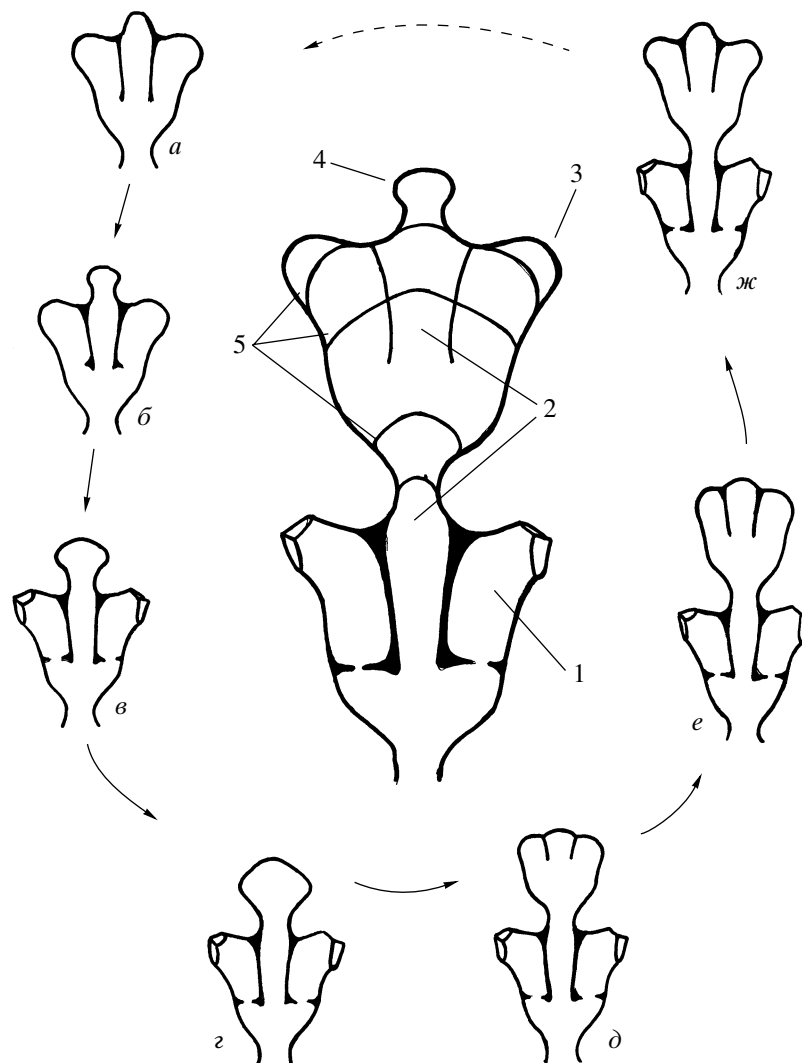


Рис. 1. Схема последовательных стадий (а – ж) формирования очередного междоузлия побега *Dynamena pumila* (по: Марфенин, 1993). В центре – схема строения дистальной части побега с двумя междоузлиями (показан только внешний скелет): 1 – нормальная гидротекка сформировавшегося гидранта; 2 – ствол (ось) побега; 3 – формирующийся гидрант; 4 – верхушка роста на ранней стадии морфогенеза; 5 – контуры последовательных характерных стадий развития междоузлия.

крывается оперкулярным аппаратом (рис. 2, б). Отрезок ствола побега и две сросшиеся с ним супротивно расположенные гидротекки образуют междоузлие побега. Последовательные междоузлия разделены суженными участками ствола побега без гидротек, часто с кольцевыми перетяжками на перисарке. Длина междоузлия составляет 0.3–0.8 мм. Междоузлия побега имеют уплощенную форму, а их плоскости совпадают (рис. 2, в). На поперечном срезе через междоузлие на уровне гидротек видно, что они реально располагаются не строго супротивно относительно ствола побега: вертикальные плоскости симметрии противоположащихся гидротек образуют угол меньше 180°. Они слегка смещены в направлении роста столона, следовательно, в строгом смысле, междоузлия

побега и побег в целом билатерально симметричны (рис. 2, г). Однако для удобства изложения можно допустить, что гидротекки располагаются строго супротивно и плоскости междоузлий образуют фронтальную плоскость побега, располагающуюся перпендикулярно реальной плоскости симметрии побега (обсуждение причин становления билатеральной симметрии междоузлий *D. pumila* выходит за рамки нашего исследования).

Гистологическая обработка материала. Побеги с верхушками роста на разных стадиях формирования междоузлия вычленили из колоний, собранных в естественных условиях. Далее материал фиксировали 2.5%-ным раствором глутаральдегида на фосфатном буфере, рН 7.4 (Millonig, 1964) в течение 1 ч (4°C), постфиксировали 1%-ным OsO₄ на том же

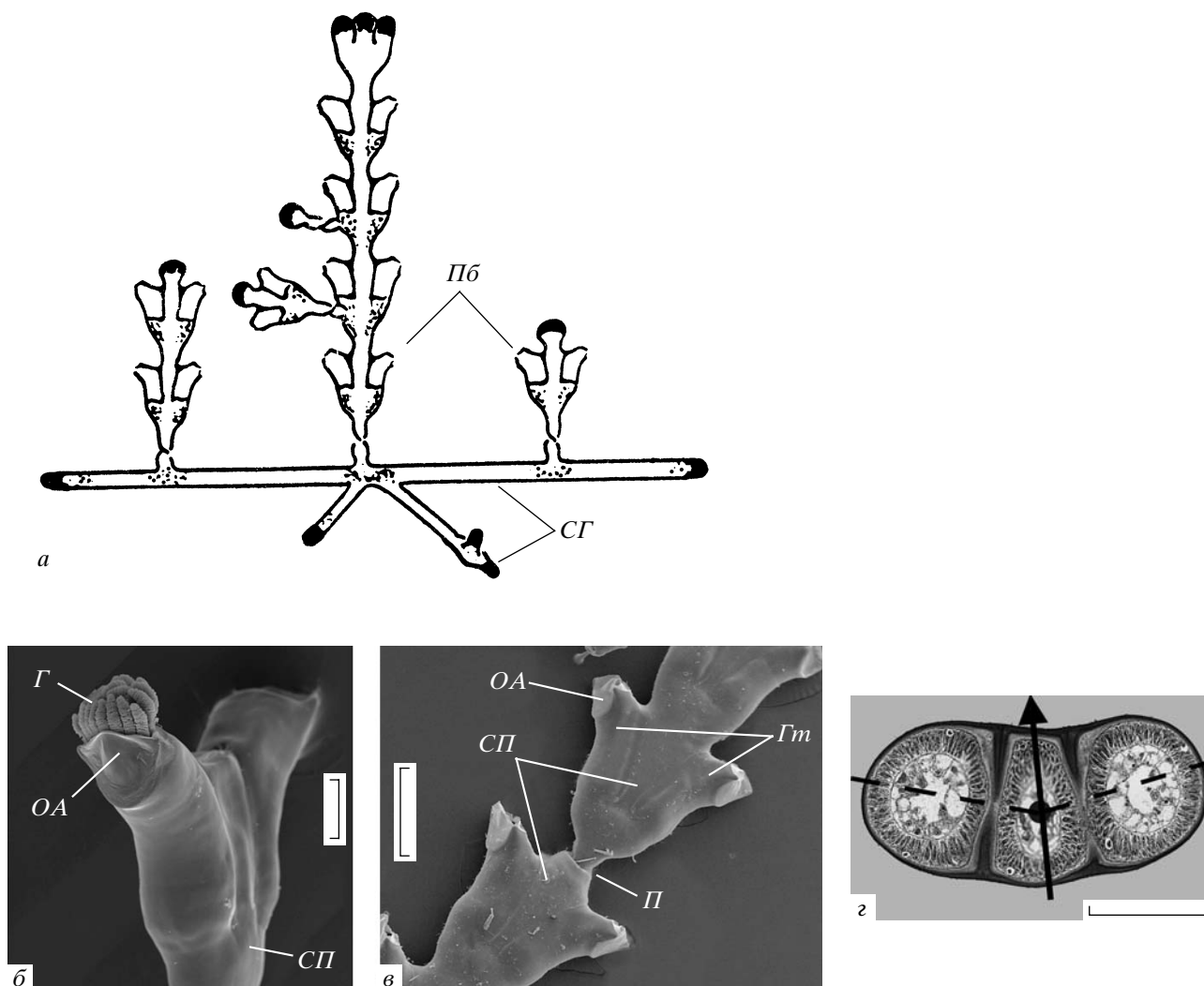


Рис. 2. Строение колонии *Dynamena pumila*: а – моноподиальный тип роста побегов (схема); б – междуузлие побега (вид сбоку); в – участок побега с двумя сформированными междуузлиями; г – соотношение плоскостей симметрии междуузлия.

Условные обозначения: Г – гидрант; Гт – гидротеки; ОА – оперкулярный аппарат; П – перетяжка перисарка между последовательными междуузлиями; Пб – побеги; СП – столоны гидроризы; СП – ствол побега. (■) – зоны роста и формообразования; (⋮) – зоны ветвления (а); (→) – вертикальная плоскость симметрии побега, указывающая направление роста столона, на котором расположен побег; (- - -) – вертикальные плоскости симметрии гидротек междуузлия (г). Масштаб: б, г – 100, в – 300 мкм.

буфере и до заливки в смолу хранили в свежем растворе глутаральдегида при температуре 4°C.

Участки побегов, содержащие одно-два дистальных междуузлия, обезвоживали путем проведения через возрастающую серию спиртов и ацетон и заключали в смесь эпона (“Fluka”, Швейцария) и аралдита (“Serva”, Германия). Серии полутонких срезов (1–2 мкм) изготавливали на ультратомах Sorvall Ultra Microtome Dupon MT5000 (“Sorvall Dupon”, США) и УМТП-3 (СССР). Окраску срезов осуществляли смесью толуидинового синего и метиленовой синьки (Мионов и др., 1994).

Срезы исследовали и фотографировали с помощью микроскопа AxioPlan 2 Imaging (“Zeiss”, Германия), оснащенного фотокамерой AxioCam HRm (“Zeiss”, Германия). Обработку изображения осуществляли с помощью программ AxioVision и Adobe Photoshop.

Регистрация ростовых пульсаций. Полный цикл формирования междуузлия побега *D. pumila* при температуре 16–18°C завершается за 36–72 ч. Поэтому регистрацию ростовых пульсаций в процессе формирования междуузлия побега проводили в несколько этапов на нескольких побегах,

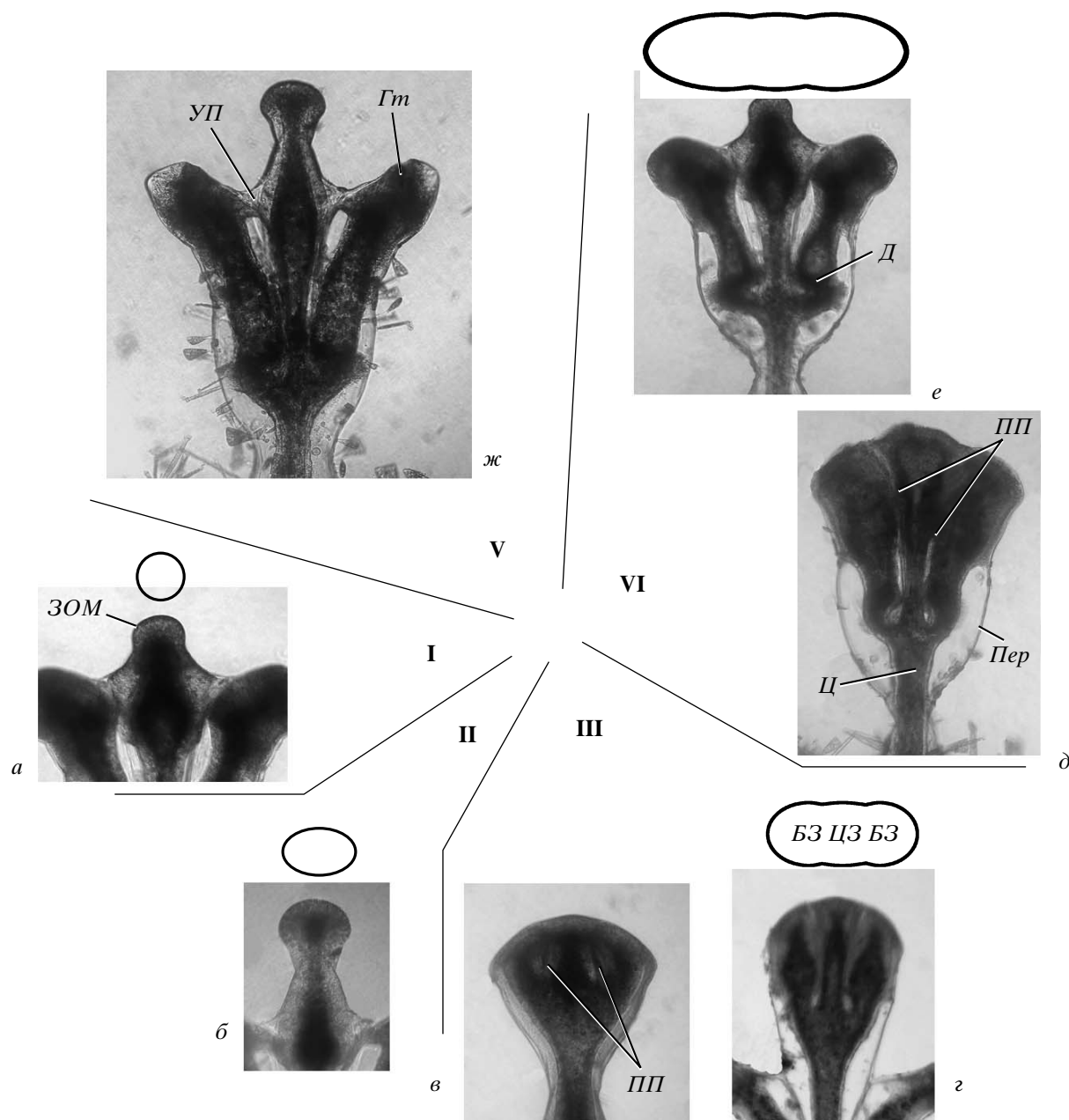


Рис. 3. Морфогенетический цикл междузлия побега *Dynamena pumila*. Последовательные изменения внешней морфологии зачатка (вид сбоку) (а-ж); а, б, г, е – контур зачатка при виде сверху; I-V – основные фазы цикла. БЗ – боковой зачаток; Д – диафрагма; ЗОМ – зачаток очередного междузлия; Пер – перисарк; ПП – перисаркальные перегородки; УП – утолщение перисарка; ЦЗ – центральный зачаток, ост. обозначения см. на рис. 2.

вычлeненных из колоний, содержащихся в лабораторных условиях. Побеги в камере объемом 50–100 мл помещали под микроскоп Биолам 2 (увел. ×50–200), оснащенный видеокамерой Panasonic WV-CP610/G, подключенной к центрифетному видеоманитфону Panasonic AG-6040 (Япония). При обработке записей анализировали период ростовых пульсаций и направление движения апексов зачатков.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменение морфологии верхушки роста в течение формирования междузлия побега. Для удобства описания в морфогенетическом цикле мы выделили пять фаз, разделенных более или менее четкими границами (рис. 3). **Первая фаза** морфогенетического цикла начинается с появления на вершине центральной части последнего сформированного междузлия зачатка очередно-

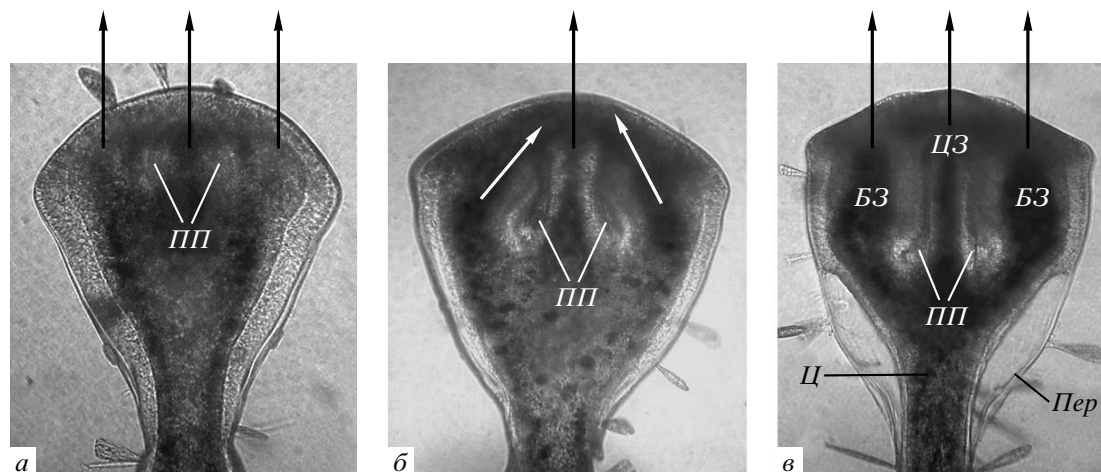


Рис. 4. Изменение формы перисаркальных перегородок и направления пульсаций зачатков в третьей фазе морфогенетического цикла междузлия побега *Dytanena putilla*: *a* – начало (появление перисаркальных перегородок); *б* – середина; *в* – завершение фазы. (→) – направления пульсаций зачатков; ост. обозначения см. на рис. 3.

го междузлия (верхушки роста). К концу первой фазы он приобретает форму, близкую к сферической, и весь соответствует апикальной части верхушки роста (рис. 3, *a*).

Изменение симметрии растущего зачатка соответствует переходу от первой фазы морфогенеза междузлия ко второй. В течение **второй фазы** цикла зачаток увеличивается в размерах и приобретает форму уплощенного обратного конуса. Уплотнение зачатка происходит за счет его разрастания в плоскостях, совпадающих с фронтальными плоскостями симметрии гидротек предыдущих междузлий (условно – во фронтальной плоскости побега). При этом изначально радиально симметричный зачаток сохраняет только одну плоскость симметрии (рис. 3, *б*). Во второй фазе по мере увеличения размеров зачатка в него заходит общая гастральная полость побега, и теперь он представляет собой дистальную часть единой верхушки роста. В нижних частях растущего междузлия, особенно на его боковых поверхностях, перисарк начинает утолщаться.

Переход к **третьей фазе** морфогенеза междузлия характеризуется видимым появлением в дистальной части зачатка двух перисаркальных перегородок, разделяющих его на три части. При наблюдении во фронтальной плоскости на просвет перегородки выглядят ориентированными в проксимодистальном направлении (рис. 3, *в*). По мере формирования междузлия перегородки увеличиваются в длину в дистальном направлении, все сильнее разделяя зачаток. К концу третьей фазы происходит полное разделение единой верхушки на три зачатка: два боковых (которые затем формируют гидранты) и центральный (который продолжит на-

растание побега) (рис. 3, *г*). На протяжении почти всей третьей фазы апикальная часть верхушки роста продолжает пульсировать как единое целое.

При рассмотрении строения междузлия в конце третьей фазы морфогенеза можно видеть, что перегородки, разделяющие его верхушку, изогнуты симметрично друг другу относительно плоскости симметрии побега. Проксимальные участки перисаркальных перегородок, образовавшиеся в начале третьей фазы, ориентированы под острым углом друг к другу. По мере развития междузлия взаимная ориентация перегородок приближается к параллельной, а затем их дистальные концы начинают расходиться в противоположные стороны (рис. 4).

В предыдущих фазах морфогенеза формирующееся междузлие имело строение, характерное для верхушки роста (Hale, 1960; Косевич, 1991, 2006): его ткани сохраняли контакт с перисарком по всей поверхности формирующегося междузлия. В конце третьей фазы морфогенеза ткани в проксимальной части формирующегося междузлия теряют контакт с перисарком, его окружающим (рис. 3, *г*; 4, *в*). Следовательно, к этому времени верхушке роста соответствует уже только дистальная часть зачатка междузлия.

Началу **четвертой фазы** морфогенеза междузлия соответствует потеря синхронности пульсаций апикальных поверхностей боковых и центрального зачатков. После полного их разделения на апикальной поверхности верхушки появляются три четко обособленные выпуклости, соответствующие дистальным частям растущих зачатков. Вогнутые участки апикальной поверхности верхушки соответствуют местам соединения перегородок, разде-

ляющих зачатки, с перисарком бывшей апикальной поверхности единой верхушки роста (рис. 3, д).

Вскоре после начала четвертой фазы ткани, прилежащие к перисаркальным перегородкам в средней части зачатков, теряют контакт с ними. В дистальных частях всех трех зачатков ценосарк сохраняет плотный контакт с перисарком. Кроме того, ткани зачатков сохраняют контакт и с самыми проксимальными участками перисаркальных перегородок (рис. 3, е). Одновременно внешний диаметр и просвет цилиндра тканей, лежащих свободно в боковых зачатках, сильно сокращается. Начинается процесс дифференцировки боковых зачатков в гидранты. Диаметр тканей центрального зачатка также сильно уменьшается. К концу четвертой фазы дистальные части боковых зачатков уже обращены в стороны от направления роста оси побега. Формирующееся междуузлие достигает окончательных размеров, и рост боковых зачатков в длину прекращается. Это состояние характеризует переход к **пятой фазе** морфогенеза междуузлия.

В этой фазе протекают в основном процессы дифференцировки гидрантов из боковых зачатков (рис. 3, ж), сопровождающиеся образованием диафрагм в их базальной части в виде поперечных перисаркальных перегородок. Формирование диафрагмы начинается от проксимального конца внутренней продольной перегородки и распространяется в направлении внешней стороны перисарка бокового зачатка. Вблизи боковой стенки междуузлия в диафрагме остается небольшое отверстие, через которое проходит ценосаркальный канал, соединяющий гидрант с ценосарком оси побега. В дистальной части формирующийся гидрант долго сохраняет кольцевую область постоянного контакта с перисарком. При этом в верхней части прилежащей стороны гидротеки (т.е. в районе отклонения гидротек от оси побега) отчетливо различимо значительное утолщение перисарка (рис. 3, ж). Выше него располагается свободная часть гидротеки, на дистальной поверхности которой формируется оперкулярный аппарат гидранта. На конечной стадии дифференцировки у гидрантов формируются щупальца и гипостом. Полностью сформированный гидрант разрывает тонкий перисарк, соединяющий клапаны оперкулярного аппарата, после чего способен высовываться из гидротеки.

Ценосарк центральной части междуузлия не меняет своего строения. В дистальной части при благоприятных условиях уже в конце четвертой фазы формируется очередная верхушка роста междуузлия побега. Такие морфологические изменения наблюдаются в течение морфогенетического цикла каждого междуузлия побега *D. pumila*.

Изменение *характера ростовых пульсаций на протяжении морфогенетического цикла*. По мере протекания морфогенетического цикла характер пульсирования зачатка претерпевает ряд последовательных изменений. На начальных этапах для зачатка междуузлия характерен типичный профиль ростовых пульсаций с продолжительной фазой удлинения, в течение которой длина зачатка остается постоянной (Wytttenbach et al., 1973; Белоусов и др., 1984; Belousov, 1991). Период пульсаций составляет в среднем 11–13 мин при температуре 16–18°C. Как показали данные видеосъемки, картина ростовых пульсаций принципиально не изменяется и при появлении в начале третьей фазы перисаркальных перегородок.

Даже после видимой закладки перегородок, разделяющих зачатки, последние до конца третьей фазы развития междуузлия продолжают пульсировать синхронно. Сразу после видимого появления перегородок направления пульсации всех трех зачатков совпадают и остаются параллельными продольной оси побега. По мере роста междуузлия и увеличения длины перегородок взаимные направления пульсаций апексов боковых зачатков меняются (рис. 4). К середине третьей фазы пульсации боковых зачатков оказываются направленными к оси побега: дистальные части боковых зачатков как бы сдавливают центральный зачаток с боков. В конце этой фазы пульсации дистальных частей боковых зачатков опять направлены параллельно таковым центрального зачатка.

На завершающих этапах третьей фазы морфогенеза междуузлия зачатки утрачивают синхронность пульсирования. Это выражается в некотором отставании центрального зачатка в фазе удлинения от фаз боковых зачатков. В ходе дальнейшего развития зачатки могут пульсировать асинхронно, однако какую-либо строгую закономерность в характере их пульсаций выявить не удалось. Было обнаружено, что период пульсации боковых зачатков немного меньше периода пульсации центрального зачатка, поэтому фазы удлинения и сокращения соседних зачатков постоянно смещались во времени относительно друг друга (рис. 5). При этом даже два боковых зачатка могут пульсировать несинхронно. Детальный анализ пульсации верхушки роста в третьей-пятой фазах показал, что все зачатки имеют немало разных периодов пульсации, который, к тому же, весьма непостоянен для каждого зачатка. Кроме того, было обнаружено, что зачатки могут различаться по соотношению длительностей фаз пульсаций в каждом цикле.

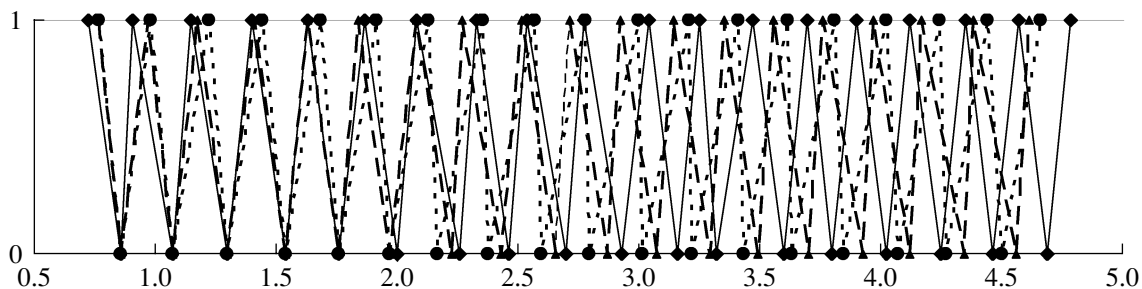


Рис. 5. Соотношение пульсаций центрального (—◆—) и боковых (---●---, ---▲---) зачатков побега *D. pumila* в четвертой фазе. По оси абсцисс – время, ч; по оси ординат – “0” – момент провала (наибольшее сжатие апекса зачатка), “1” – момент пика (наибольшее выдвигание апекса).

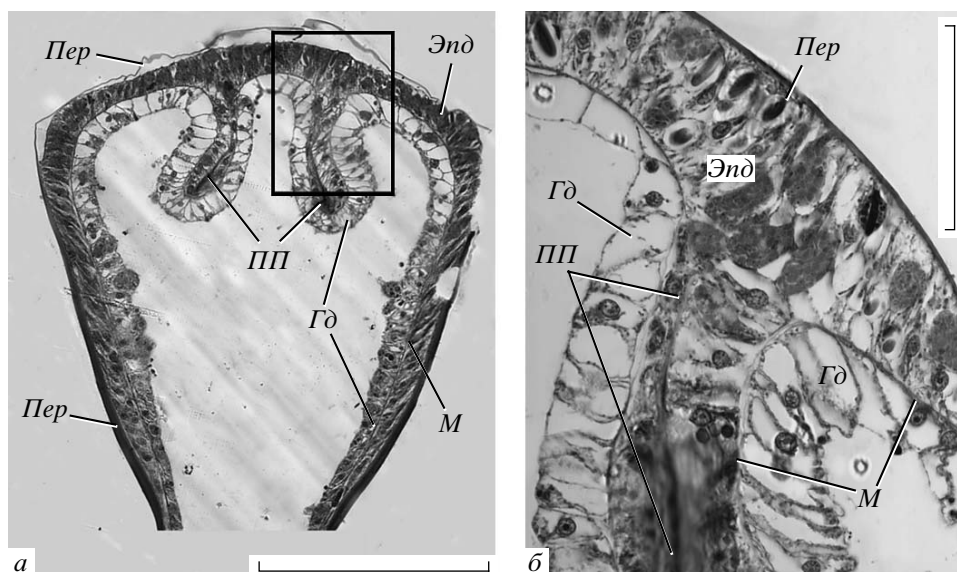


Рис. 6. Продольный срез по оси междузлия *Dynamena pumila* в середине третьей фазы его формирования: *a* – общий вид; *б* – увеличенный участок на *a*. *М* – мезоглея; *Энд* – эпидерма; *Гд* – гастродерма; ост. обозначения см. на рис. 3. Масштаб: *a* – 200, *б* – 50 мкм.

Гистологические данные. Порядок разделения единой верхушки роста на три зачатка был исследован на серийных срезах через формирующееся междузлие на разных фазах морфогенеза.

На продольных срезах начиная с третьей фазы можно увидеть появление перисаркальных перегородок, которые закладываются в проксимодистальной последовательности на некотором расстоянии от апикальной поверхности верхушки (рис. 6). На серии продольных срезов в середине третьей фазы видно отсутствие перисаркальных перегородок в апикальной части верхушки (рис. 6, б). Проксимальнее, ближе к средней части верхушки роста, хорошо различимы две перисаркальные перегородки, ориентированные слегка наклонно по отношению к продольной оси роста верхушки. В своей проксимальной части эти перегородки утолщены, а их дистальные части

постепенно утончаются и сходят на нет, не доходя до апикальной поверхности верхушки.

Перисаркальные перегородки петлеобразно охвачены эпидермальным слоем, который на апикальной поверхности верхушки представляет собой единое целое. В месте соединения эпидермальной “петли”, охватывающей перегородки, с эпидермой апекса верхушки эпидермальный слой выглядит многослойным, однако не во всех клетках можно увидеть ядро (рис. 6, б). Это может свидетельствовать о том, что наблюдаемая “многослойность” эпидермы на самом деле является следствием искривления клеточного пласта.

На поперечных срезах через апекс верхушки в середине третьей фазы (на них не попадает гастральная полость формирующегося междузлия) не обнаруживаются никаких перисаркальных структур, разделяющих ткани верхушки (рис. 7, а–в).

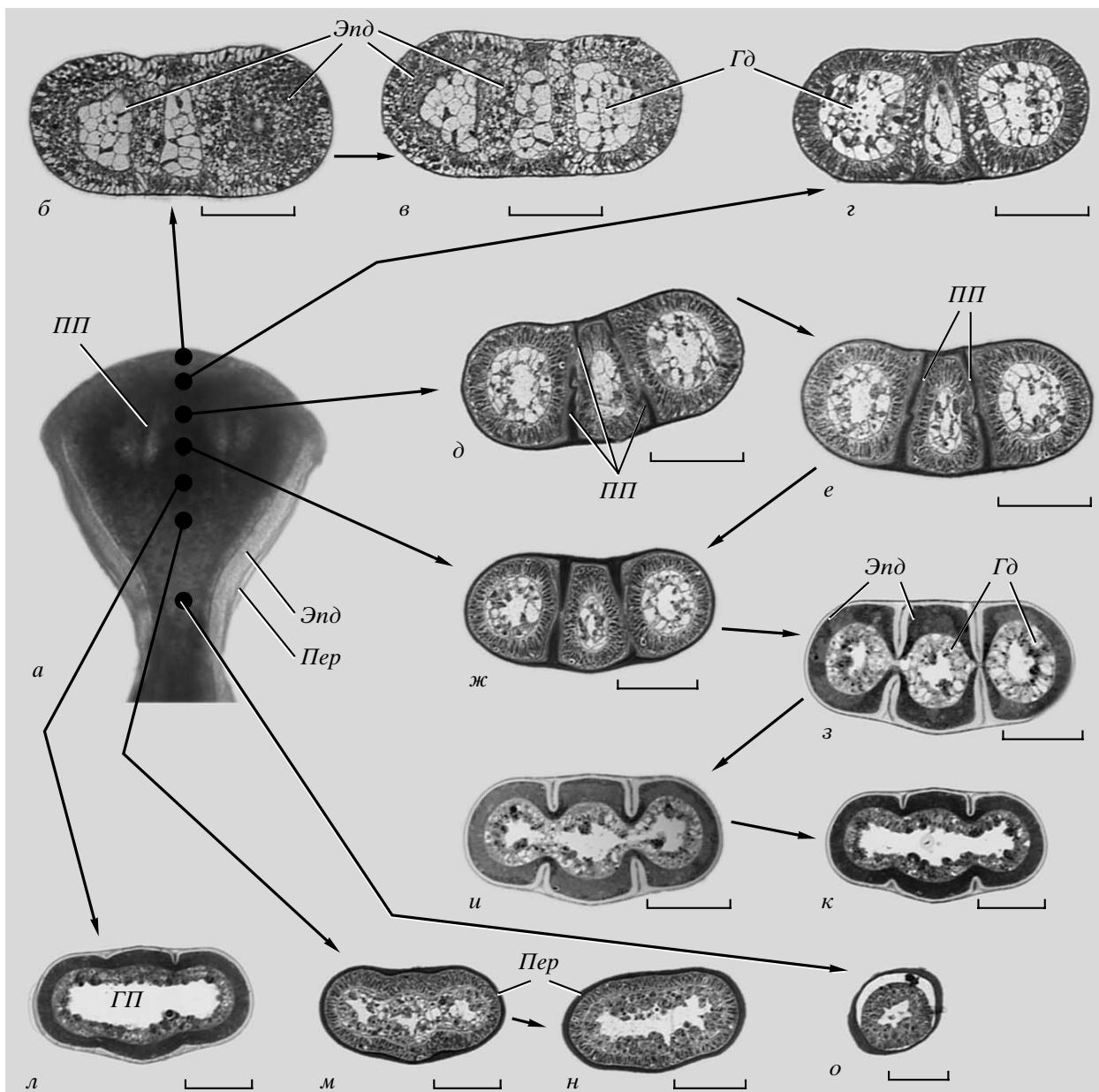


Рис. 7. Поперечные срезы междузлия *Dynamena pumila* в середине третьей фазы его формирования: *a* – общий вид сбоку; *б–o* – последовательные срезы от апекса верхушки к основанию междузлия (точками отмечены уровни расположения соответствующих срезов, указанных стрелками, идущими от точек; стрелки между срезами указывают последовательность близкорасположенных срезов). *ГП* – гастральная полость; ост. обозначения см. на рис. 3. Масштаб: 100 мкм.

Проксимальнее на противоположных фронтальных стенках обнаруживаются сначала две пары тонких перисаркальных гребней (перегородок), которые располагаются симметрично относительно сагиттальной плоскости симметрии формирующегося междузлия (рис. 7, *з*). Еще ближе к основанию междузлия они быстро увеличиваются в высоту и в толщину, и вскоре в каждой паре противоположные гребни смыкаются друг с другом (рис. 7, *д, е*). В середине третьей фазы раз-

вития область срастания лежит в верхней трети формирующегося междузлия. Еще проксимальнее срастание гребней снова отсутствует, а сами они постепенно исчезают (рис. 7, *ж, л*). Интересно, что в самой базальной части расширенного участка формирующегося междузлия, где перисаркальных гребней нет, уже хорошо видна внешняя подразделенность перисарка соответственно вышерасположенным зачаткам (рис. 7, *м*). Внешним продольным

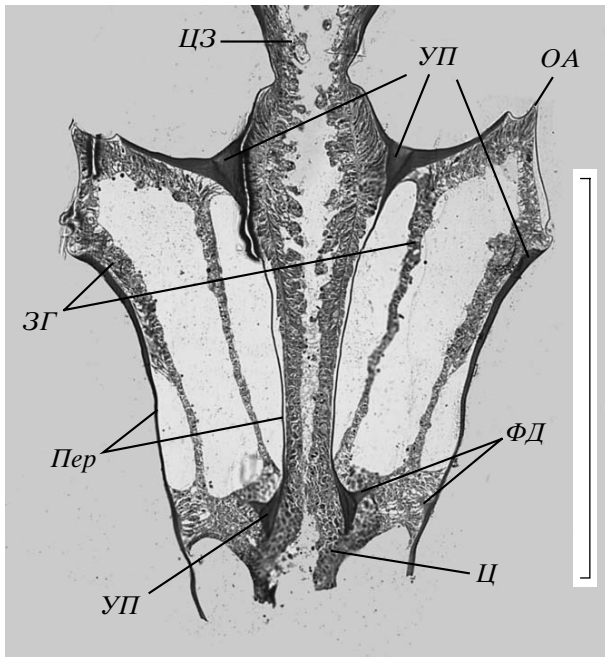


Рис. 8. Продольный срез по оси междуузлия *Dymetena pumila* в начале пятой фазы формирования (хорошо видны участки вторичного утолщения перисарка). ЗГ – зачатки гидрантов; ФД – формирующиеся диафрагмы; ост. обозначения см. на рис. 3. Масштаб: 500 мкм.

бороздам соответствует некоторое утолщение стенок перисарка (рис. 2, б, в; 7, л, м).

По мере развития перисаркальных гребней наблюдается изменение строения мягких тканей в верхушке роста. С появлением гребней единая полость верхушки подразделяется на три продольных канала, соединенных между собой сужающимися просветами. Увеличение гребней приводит сначала к срастанию гастродермы противоположных фронтальных стенок верхушки, а затем и эпидермы (рис. 7, ж, и). В результате на уровне сросшихся гребней (сформированных перисаркальных перегородок) эпидерма и гастродерма будущих зачатков оказываются разобщенными друг от друга.

В течение третьей фазы перисаркальные перегородки удлиняются и постепенно “дорастают” до апикальной поверхности. Так как формирование перегородок начинается от фронтальных стенок перисарка, то в дистальной части верхушки (вблизи апекса) разделение эпидермы соответственно будущим зачаткам происходит сперва по периферии, в то время как в центральной части она остается единой (ср. рис. 6, а и 7, б, г). В конце третьей фазы на продольных и поперечных срезах через дистальную часть верхушки можно различить тонкие перисаркальные перегородки, соединенные с апикальным перисарком. Одновре-

менно с этим происходит обособление эпидермы центрального и боковых зачатков, что хорошо видно даже по разнице в окрашивании тканей зачатков.

На продольных срезах через междуузлие в четвертой и пятой фазах развития следует отметить значительное вторичное утолщение перисарка на проксимальных концах перисаркальных перегородок до и во время формирования диафрагм гидрантов и на их дистальных концах в местах отхождения гидротек от оси побега (рис. 8). В остальных участках формирующегося междуузлия толщина перисарка остается практически неизменной. Даже без применения специальных гистохимических методов хорошо заметна разница между первичным перисарком, выделенным непосредственно в момент формообразования, и вторичным, который выделяется при дальнейшем росте и дифференцировке зачатков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Описание процессов формирования междуузлия у *D. pumila* и других представителей текатных гидроидных (подкл. Leptomedusae) с моноподиальным типом роста побегов неоднократно давалось на основании внешнего наблюдения (на просвет) или с привлечением гистологических данных (Berrill, 1949; Белоусов, 1965, 1967; Belousov et al., 1972; Belousov, 1973). Трактовка процессов формообразования в процессе роста верхушки и соответствующие модели морфогенеза у гидроидных, предложенные Белоусовым с коллегами (Белоусов, 1967; Belousov, 1973; Белоусов, Дорфман, 1974; Belousov, 1991; Belousov, Grabovsky, 2003), основывались на допущении, что верхушка роста представляет собой полую структуру, стенки которой состоят из одного слоя, обладающего определенными физическими свойствами (толщина, эластичность и т.п.). Предложенные модели формулировались исходя из того, что реальный морфогенез у гидроидных осуществляется на основе ростовых пульсаций. Вместе с тем авторы приходили к выводу о возможности подразделения изначально единой верхушки на несколько дочерних зачатков за счет изменения кривизны ее апикальной поверхности, без участия “внешних” (по отношению к стенке верхушки) сил. Это подразумевает, что разные участки апикальной поверхности верхушки роста начинают пульсировать с разной интенсивностью – т.е. единая апикальная поверхность (верхушка роста) разделяется на несколько зачатков за счет формирования врезающихся борозд. Такое объяснение подразделения апикальной поверхности верхушки роста как единого пульсирующего слоя (или двух слоев, ак-

тивность которых совпадает (Зарайский и др., 1984)), представляется нам маловероятным. Более того, следуя логике такой модели, сразу после разделения дочерние зачатки должны были бы развиваться, не соприкасаясь друг с другом и формируя несоприкасающиеся части внешнего скелета. Или перисаркальные перегородки должны были бы формироваться в дистопроксимальном направлении после разделения верхушки на дочерние зачатки.

Не вызывает возражений то, что подразделение тканей верхушки на несколько дочерних зачатков инициируется процессами, происходящими в самих тканях. Иницирующим “сигналом” может служить и изменение механических напряжений в разных участках пласта (Белоусов, Миттенталь, 1992; Белоусов и др., 2000), и формирование неких градиентов морфогенетически активных веществ (Meinhardt, Gierer, 2000). В реальности начальные стадии подразделения верхушки роста выражаются в формировании небольших утолщений эпидермального слоя на границах будущих зачатков. Чуть позднее это приводит к кратковременному формированию небольших борозд в эпидерме вдоль границ зачатков в фазе наибольшего сжатия верхушки роста в ходе ростовых пульсаций (Velousov, 1973). Однако в следующих за этим фазах выдвижения верхушки на пик поверхность эпидермы опять разглаживается, и борозды исчезают. Это связано с самим характером ростовых пульсаций и активной ролью гастродермы верхушки в самих пульсациях: завершающее выдвижение верхушки на уровень нового пика осуществляется за счет активности гастродермы, “выталкивающей” эпидермис верхушки изнутри (Косевич, 2006). В такой ситуации “фиксация” эпидермальных борозд на апикальной поверхности верхушки роста без сил, внешних по отношению к тканям верхушки, нам представляется невозможной. По причине активной пульсации верхушки маловероятным представляется и формирование вертикальных перисаркальных перегородок, начиная от ее апикальной активно пульсирующей поверхности.

Предлагаемая указанными авторами модель практически не учитывает роль выделения и затвердевания перисарка (внешнего скелета) в процессах формообразования. Вместе с тем ранее мы показали, что регуляция скорости затвердевания перисарка играет важную роль в морфогенезе текатных гидроидных (Kossevitch et al., 2001; Косевич, 2006).

В настоящем исследовании проанализирована последовательность процессов, происходящих в верхушке роста у *D. pumila* при подразделении ее на несколько зачатков, и роль внешнего скелета в этих процессах. Результаты подробного иссле-

дования основных стадий морфогенеза междуузлия *D. pumila* свидетельствуют о том, что реальная картина процессов, происходящих в верхушке роста при ее подразделении, отличается от таковых, описанных ранее на основании внешних наблюдений.

На наш взгляд, схема процессов, происходящих в верхушке роста *D. pumila* в течение морфогенетического цикла междуузлия побега, выглядит следующим образом. В течение первой фазы начинается выдвижение верхушки роста в дистальной части предыдущего сформированного междуузлия побега. Вначале зачаток очередного междуузлия приобретает сферическую форму, представляя собой лишь апикальную часть верхушки роста (Hale, 1960; Косевич, 1991, 2006), а с переходом ко второй фазе цикла начинает расширяться в плоскости предыдущего междуузлия. Вероятнее всего, это происходит за счет замедления скорости затвердевания вновь выделяемого перисарка на боковых сторонах верхушки роста (рис. 9, а, б) при постоянстве скорости затвердевания его на фронтальных поверхностях верхушки (Kossevitch et al., 2001; Косевич, 2006). Это позволяет тканям верхушки расширяться во фронтальной плоскости в значительно большей степени, чем в перпендикулярном направлении. В результате к концу второй фазы зачаток междуузлия во фронтальной проекции приобретает форму обратного конуса и овальную вытянутую форму – на поперечном сечении в его дистальной части (рис. 9, б).

С началом третьей фазы размеры верхушки роста во фронтальной плоскости мало изменяются, это свидетельствует о том, что скорость затвердевания перисарка по всей окружности апекса верхушки опять становится одинаковой (рис. 9, в). В начале третьей фазы на фронтальных поверхностях формируемого междуузлия в его дистальной части (но чуть проксимальнее выпуклой и активно пульсирующей апикальной поверхности верхушки) начинается формирование двух пар перисаркальных гребней (рис. 9, г). Соответственно внутренним гребням на наружных фронтальных поверхностях становятся заметными две пары продольных углублений, отвечающих границам будущих гидротек и оси побега (рис. 2, б; 7, л, н). Следовательно, перисарк фиксирует даже незначительные изменения контуров тканей верхушки роста. Сами гребни формируются за счет усиленного выделения перисарка тканями верхушки в участках, соответствующих границам будущих зачатков, на которые разделится верхушка роста. Естественно, первоначально происходит “внутреннее” расчленение единой верхушки роста и определение границ между зачатками, о чем было сказано выше, а уже за тем следуют видимые процессы подразделения, выражающиеся в интенсификации выделе-

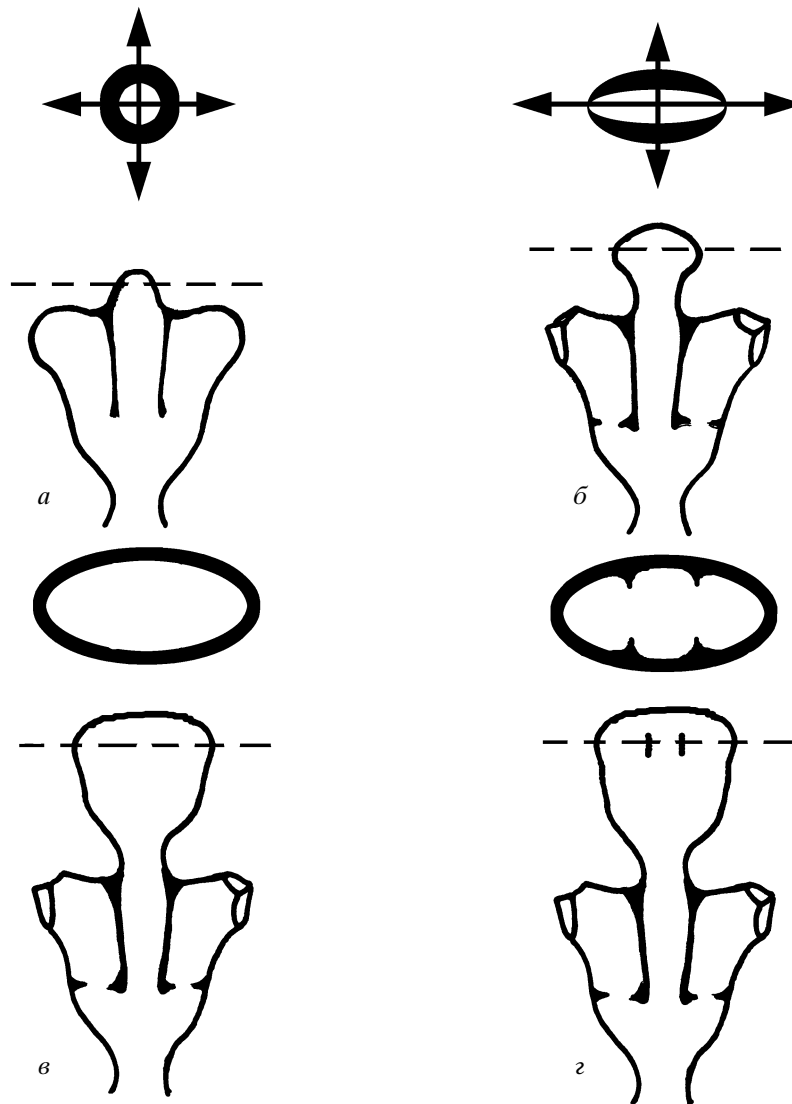


Рис. 9. Схема изменения формы поперечного сечения зачатка междузлия *Dynamena pumila* в фазах его формирования (показан только перисарк): *a* – первой; *б* – второй; *г* – начале третьей; *д* – середине третьей фазы (появление внутренних перисаркальных гребней). Верхний ряд – поперечное сечение (толщина линии соответствует скорости затвердевания перисарка; длина стрелок пропорциональна скорости расширения зачатка в данном направлении); нижний – вид во фронтальной плоскости; (- - -) – уровень соответствующего поперечного сечения зачатка.

ния и затвердевания перисарка на месте временно возникающих борозд в боковой стенке верхушки на границах между зачатками. Это подтверждает важность предварительной “разметки” и определения границ между основными частями развивающегося организма (Meinhardt, 1983; Fontana, Buss, 1994; Green, 1999). Таким образом, формирующиеся перисаркальные гребни “фиксируют” разделение мягких тканей активно пульсирующей верхушки на соответствующие зачатки.

По мере формирования междузлия происходит удлинение гребней в направлении продольной оси междузлия и увеличение их высоты по

направлению друг к другу в паре за счет усиленного выделения перисарка в образовавшихся складках тканей. Увеличение высоты гребней приводит к постепенному сближению тканей противоположных (фронтальных) сторон верхушки, за чем следует слияние и подразделение гастродермы верхушки на три “зачатка” (выроста) (рис. 7). Расчленение гастродермы происходит достаточно быстро с момента закладки перисаркальных гребней, что и создает впечатление расчленения верхушки роста врастающими перисаркальными перегородками при рассмотрении на просвет формирующегося междузлия во фронтальной плоскости (рис. 3, в; 4, а, б; 7, а).

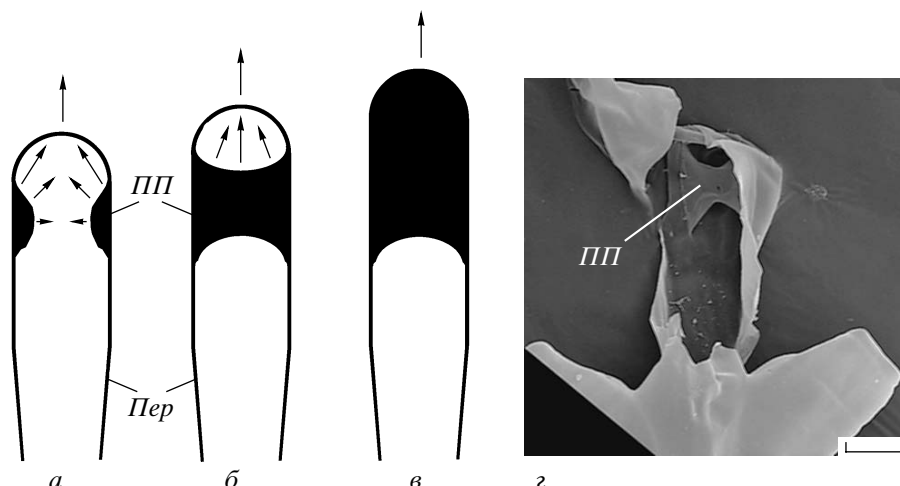


Рис. 10. Схема развития перисаркальных гребней в зачатке междузлия *Dyanatena pumila* (продольный срез зачатка вдоль плоскости развития одной из пар гребней (■)): *a* – начало третьей фазы, появление перисаркальных гребней; *б* – середина третьей фазы, срастание гребней; *в* – конец третьей фазы, завершение формирования гребней, полное разделение зачатков; *г* – внутренняя часть развивающегося междузлия в середине третьей фазы; соответствует *б* (мягкие ткани и перисарк одной половины междузлия удалены); сканирующая электронно-микроскопическая фотография. (—→) – направление и скорость роста верхушки и нарастания гребней; длина стрелок пропорциональна скорости роста; ост. обозначения см. на рис. 3. Масштаб: *г* – 100 мкм.

Важно отметить то, что именно формирование перисаркальных гребней обеспечивает фиксацию намеченного разделения верхушки на дочерние зачатки, приводя к усилению впячивания фронтальных стенок ценосарка верхушки. Регуляция интенсивности выделения и затвердевания перисарка играет в данном случае основную роль. Формирование глубоких борозд на поверхности активно пульсирующего двухслойного зачатка невозможно представить без участия инвагинации. Вместе с тем существует мнение, что у представителей гидроидных инвагинация клеточных пластов как морфогенетический процесс отсутствует на всех стадиях развития (Черданцев, 2003). Дополнительным свидетельством в пользу “активного” врастания перисаркальных гребней может служить разная толщина слоя и форма эпидермальных клеток вдоль растущих гребней. На вершине гребней эпидерма имеет наименьшую толщину, а форма искривленных клеток в этой области свидетельствует о том, что эпидерма механически принудительно вдавливается в полость верхушки (рис. 7, *г,з*).

Скорости нарастания высоты перисаркальных гребней и увеличения их длины в проксимодистальном направлении скоординированы со скоростью удлинения верхушки роста. В результате противоположащие гребни одной пары сначала срастаются в проксимальной части верхушки (рис. 10), а в ее дистальной части эктодермальный слой длительное время остается неразделенным. Это объясняет ряд наблюдаемых особенностей

роста трех зачатков в течение третьей фазы формирования междузлия.

Так, в начале третьей фазы при появлении перисаркальных гребней направления пульсаций каждого из видимых “зачатков” практически параллельны друг другу (сохраняется направление пульсаций верхушки до начала ее разделения) (рис. 4, *a*; 11, *a*). В середине третьей фазы, когда перисаркальные перегородки противоположных сторон сливаются в проксимальной части междузлия и происходит разделение гастродермы, характер пульсаций “зачатков” изменяется. Теперь на заключительных фазах направление движений апикальных частей боковых зачатков составляет острый угол с продольной осью формируемого междузлия и с направлением пульсаций центрального зачатка: боковые зачатки как бы сдавливают центральный с боков (рис. 4, *б*). Скорее всего, это можно объяснить тем, что к этому моменту гастродерма верхушки уже разделена на три зачатка, а эпидерма в апикальной части еще представляет единый слой. На заключительных фазах пульсаций выдвигание апекса верхушки в дистальном направлении определяется удлинением гастродермального цилиндра (Косевич, 2006). Возможность продвижения (растяжения) эпидермы центрального зачатка и соответственно внутренних сторон боковых зачатков оказывается значительно меньшей по сравнению со смещением эпидермы наружных поверхностей боковых зачатков (рис. 11, *б*). Кроме того, возможность дистального продвижения эпидермы между зачатка-



Рис. 11. Схема изменений направлений движений пластов и пульсаций зачатков при формировании междузлия *Dynatena pumila* в: *a* – начале; *б* – середине (срастание перисаркальных гребней в проксимальной части междузлия); *в* – конце третьей фазы (полное обособление зачатков). (■) – эпидерма; (→) – направления пульсаций зачатков; (→) – направления сдвигов клеточных пластов в фазах выдвигания ростовых пульсаций, длина стрелок пропорциональна величине сдвига; ост. обозначения см. на рис. 3.

ми сдерживается тем, что в проксимальной части верхушки она петлеобразно охватывает уже сформированные перисаркальные перегородки. При сохранении синхронности пульсаций это значительно ограничивает возможность ее растяжения. В результате большее растяжение и смещение эктодермы на наружных поверхностях боковых зачатков приводит к наклону движений апексов зачатков в направлении центрального зачатка (рис. 4, б; 11, б), что полностью согласуется с представлением об изменении направления роста близко расположенных зачатков в результате их взаимодействия (Белоусов, Дорфман, 1974).

В конце третьей фазы, после полного формирования перисаркальных перегородок и обособления эпидермальных слоев трех зачатков, направления пульсаций всех трех зачатков опять становятся практически параллельными друг другу и продольной оси побега (рис. 4, в; 11, в). К этому моменту верхушка роста соответствует лишь дистальной половине формирующегося междузлия, а ее длина менее длины перисаркальных перегородок между зачатками. В такой ситуации протяженность тканей вдоль выросших перисаркальных перегородок уже практически не ограничивает растяжение эктодермального слоя пульсирующего зачатка.

Даже после видимого образования перегородок, разделяющих зачатки, последние до конца третьей фазы продолжают пульсировать практически синхронно. Во всех зачатках в активной фазе пульсаций выдвигания на пик движения тканей начинаются одновременно. Далее иногда наблюдается некоторое отставание центрального

зачатка от боковых (последние “сдавливают” центральный зачаток, не давая ему выйти на уровень нового пика одновременно с боковыми зачатками), но период пульсаций всех зачатков остается одинаковым. На наш взгляд, это свидетельствует об отсутствии разделения эпидермы в дистальной части верхушки побега, т.е. ценосарк апикальной поверхности верхушки роста до конца третьей фазы остается неразделенным.

Начало четвертой фазы чаще всего характеризуется потерей синхронности пульсаций трех зачатков. Это связано, скорее всего, с полным обособлением трех зачатков друг от друга в дистальной части формируемого междузлия и разделением единой прежде верхушки роста на три независимых. Новые верхушки роста, благодаря общности происхождения сохраняют близкие периоды ростовых пульсаций, но даже незначительные отличия спустя некоторое время приводят к заметной асинхронности пульсаций всех зачатков формируемого междузлия.

В четвертой фазе формирования междузлия удлиняющиеся дистальные части боковых зачатков начинают отклоняться в стороны от центрального зачатка (рис. 3, д). В данном случае изменение направления роста зачатков, на наш взгляд, в малой степени связано с их взаимодействием на основе эластичности клеточных слоев (Белоусов, 1965). Мы склонны считать, что основной причиной, вынуждающей боковые зачатки отклоняться в росте от центрального, в данном случае является усиление выделения и ускорение затвердевания перисарка вблизи дистальных кон-

цов перисаркальных перегородок между обособившимися верхушками. В результате диаметр апекса центрального зачатка несколько уменьшается (формируется видимая “перетяжка” между междуузлиями побега), а апексы боковых зачатков отклоняются в сторону более тонкого и мягкого перисарка. На заключительных стадиях формирования междуузлия разница в степени выделения и вторичного утолщения перисарка в упомянутых местах хорошо заметна на продольных срезах (рис. 8).

В этой же фазе происходит постепенное уменьшение размеров верхушек боковых зачатков по сравнению с таковой центрального. К концу четвертой фазы клетки эпидермы сохраняют постоянный контакт с перисарком лишь в самой дистальной части боковых зачатков и вблизи проксимальных концов перисаркальных перегородок. Постоянный контакт эпидермы с перисарком способствует его усиленному вторичному утолщению. Как следствие, перисаркальные перегородки, разделяющие центральный и боковые зачатки, в своей средней части остаются значительно более тонкими по сравнению с их проксимальными и дистальными частями (рис. 8).

В пятой фазе формирования междуузлия происходит остановка роста боковых зачатков и начинается дифференцировка гидрантов. В проксимальной части боковых зачатков формируются диафрагмы гидрантов в виде дополнительных перегородок, разрастающихся от утолщенных проксимальных частей продольных перегородок по направлению к боковым поверхностям перисарка междуузлия (рис. 3, е, ж; 8) за счет локального выделения перисарка. В дистальных частях боковых зачатков дифференцируются щупальца и гипостом гидрантов и формируется оперкулярный аппарат гидротек. Интересно, что область клапанов оперкулярного аппарата не подвергается вторичному утолщению (рис. 8) даже при условии, что в этой области эктодермальные клетки сохраняют контакт с перисарком самое продолжительное время. Это можно рассматривать как еще одно свидетельство пространственной регуляции вторичного утолщения перисарка.

Центральный зачаток в течение пятой фазы формирования междуузлия или начинает новый цикл развития очередного междуузлия побега, или останавливается в своем развитии на стадии слабо выраженной полусферы. В случае остановки роста побега центральный зачаток всегда характеризуется таким состоянием, промежуточные варианты в норме не наблюдаются. Это свидетельствует в пользу того, что цикл формирования междуузлия побега у *D. pumila* начинается и заканчивается именно стадией слабо выраженной выпукло-

сти на апикальном конце оси побега между дистальной парой гидротек.

Описанная последовательность процессов, происходящих в верхушке роста *D. pumila* при ее одновременном разделении на три зачатка, позволяет объяснить особенности строения междуузлия у данного вида. Кроме того, описанный механизм расчленения единого пульсирующего зачатка (верхушки роста) на несколько параллельно развивающихся зачатков создает основу для объяснения морфологического разнообразия текатных гидроидных. Степень срастания гидротек со стволом или “погружение” (Наумов, 1960) их в ствол побега, отклонение устья гидротек от оси ствола, взаимное расположение гидротек и боковых ветвей побегов может быть объяснено на основе варьирования несколькими основными “переменными”, играющими ключевую роль в формообразовании. Ими могут быть: 1) относительное время определения границ и судьбы зачатков; 2) скорость выделения и затвердевания перисарка относительно скорости роста верхушки; 3) время перехода зачатков гидрантов к окончательной их дифференцировке относительно времени полного обособления зачатка от верхушки роста оси ствола побега. Кроме того, одним из важнейших механизмов, участвующих в формообразовании у текатных гидроидных, является пространственная регуляция выделения и затвердевания перисарка. Эти основные параметры позволяют объяснить большинство известных морфологических типов строения побегов, по крайней мере, в пределах сем. Sertulariidae, представителем которого является *D. pumila*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоусов Л.В. Клеточное размножение и рост гидроидных полипов // Журн. общ. биологии. 1961. Т. 22. № 4. С. 281–291.
- Белоусов Л.В. Изменения направлений роста зачатков в результате их взаимодействия // Докл. АН СССР. 1965. Т. 160. № 2. С. 475–478.
- Белоусов Л.В. Процессы упорядочения в морфогенезе гидроидных полипов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1967. Т. 6. С. 19–30.
- Белоусов Л.В. Расчеты некоторых клеточных движений у гидроидных полипов // Там же. 1968. Т. 3. С. 7–16.
- Белоусов Л.В. Возможные онтогенетические механизмы образования основных морфологических типов гидроидов Thesaphora // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36. № 2. С. 203–211.
- Белоусов Л.В., Дорфман Я.Г. Механизмы роста и морфогенеза гидроидных полипов по данным цейтраферной микрокиносъемки // Онтогенез. 1974. Т. 5. № 5. С. 437–445.
- Белоусов Л. В., Миттенваль Д. Э. Гипервосстановление механических напряжений как возможный движу-

- щий механизм морфогенеза // Журн. общ. биологии. 1992. Т. 53. № 6. С. 797–807.
- Белоусов Л.В., Лабас Ю.А., Баденко Л.А. Ростовые пульсации и формы зачатков у гидроидных полипов // Там же. 1984. Т. 45. № 6. С. 796–806.
- Белоусов Л. В., Ермаков А. С., Лучинская Н.Н. Цитомеханический контроль морфогенеза // Цитология. 2000. Т. 42. № 1. С. 84–91.
- Зарайский А.Г., Белоусов Л.В., Лабас Ю.А., Баденко Л.А. Исследование клеточных механизмов ростовых пульсаций у гидроидных полипов // Онтогенез. 1984. Т. 15. № 2. С. 163–169.
- Косевич И.А. Развитие междоузлий побегов и столонов гидроидов рода *Obelia* (Campanulariidae) // Вестн. МГУ. Сер.16, Биология. 1990. Т. 3. С. 26–32.
- Косевич И.А. Сравнение функционирования верхушек роста побегов и столонов в колонии *Obelia loveni* (Allm.) (Hydrozoa, Campanulariidae) // Там же. 1991. Т. 2. С. 44–52.
- Косевич И.А. Миграции клеток в процессе роста клонов гидроидов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 1. С. 91–98.
- Косевич И.А. Механика ростовых пульсаций как основа роста и формообразования у колониальных гидроидов // Онтогенез. 2006. Т. 37. № 2. С. 115–129.
- Лабас Ю.А., Белоусов Л.В., Казакова Н.И. Кинематика, биологическая роль и цитофизиология ростовых пульсаций у гидроидных полипов // Цитология. 1992. Т. 34. № 1. С. 5–23.
- Марфенин Н.Н. Аномалии формы побега колонии *Dupontia rutula* (Hydrozoa, Leptolida) // Комплексные исследования природы океана. М.: Изд-во МГУ, 1975. С. 230–239.
- Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ, 1993. 239 с.
- Миронов А.А., Комиссарчик Я.Ю., Миронов В.А. Методы электронной микроскопии в биологии и медицине. СПб.: Наука, 1994. 400 с.
- Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 626 с.
- Черданцев В.Г. Морфогенез и эволюция. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2003. 360 с.
- Belousov L.V. Growth and morphogenesis of some marine hydrozoa according to histological data and time-lapse studies // Publ. Seto Mar. Biol. Lab. 1973. V. 20. P. 315–366.
- Belousov L.V. Basic morphogenetic processes in Hydrozoa and their evolutionary implications: an exercise in rational taxonomy // Hydrobiologia. 1991. V. 216/217. P. 61–67.
- Belousov L.V., Grabovsky V.I. A Geometro-mechanical model for pulsatile morphogenesis // Comp. Met. Biomech. Biomed. Engin. 2003. V. 6. № 1. P. 53–63.
- Belousov L.V., Badenko L.A., Katchurin A.L., Kurilo L.F. Cell movements in morphogenesis of hydroid polypes // J.Embryol. Exp. Morphol. 1972. V. 27. № 2. P. 317–337.
- Belousov L.V., Kazakova N.I., Labas Ju. A. Growth pulsations in hydroid polyps: kinematics, biological role, and cytophysiology // Oscillations and morphogenesis. N.Y.: Marcel Dekker, Inc., 1993. P. 183–193.
- Berking S. Principles of branch formation and branch patterning in Hydrozoa // Int. J. Devel. Biol. 2006. V. 50. P. 123–134.
- Berking S., Hesse M., Herrmann K. A shoot meristem-like organ in animals; monopodial and sympodial growth in Hydrozoa // Ibid. 2002. V. 46. P. 301–308.
- Berrill N.J. Growth and form in calyptoblastic hydroids. I. Comparison of a Campanulid, Campanularian, Sertularian and Plumularian // J. Morph. 1949. V. 85. P. 297–335.
- Bouillon J., Boero F. Phylogeny and classification of Hydrozomedusae. The Hydrozoa: a new classification in the light of old knowledge // Thalassia Salentina. 2000. V. 24. P. 1–296.
- Crowell S., Wyttenbach C.R. Factors affecting terminal growth in the hydroid *Campanularia* // Biol. Bull. 1957. V. 113. № 2. P. 233–244.
- Davis L.V. Growth and development of colonial hydroids // Experimental coelenterate biology. Honolulu: Univer. Hawaii Press, 1971. P. 16–36.
- Fontana W., Buss L.W. “The arrival of the fittest”: toward a theory of biological organization // Bull. Math. Biol. 1994. V. 56. № 1. P. 1–64.
- Green P.B. Expression of pattern in plants: combining molecular and calculus-based biophysical paradigms // Amer. J. Botan. 1999. V. 86. № 8. P. 1059–1076.
- Hale L.J. Contractility and hydroplasmic movements in the hydroid *Clytia johnstoni* // Quarterly J. Microsc. Sci. 1960. V. 101. № 3. P. 339–350.
- Kossevitch I.A., Herrmann K., Berking S. Shaping of colony elements in *Laomedea flexuosa* Hinks (Hydrozoa, Thecaphora) includes a temporal and spatial control of skeleton hardening // Biol. Bull. 2001. V. 201. № 3. P. 417–423.
- Kuhn A. Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Die Hydroiden // Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1914. 284 S.
- Marfenin N.N., Kosevich I.A. Morphogenetic evolution of hydroid colony pattern // Hydrobiologia. 2004. V. 530/531. P. 319–327.
- Meinhardt H. Cell determination boundaries as organizing regions for secondary embryonic fields // Devel. Biol. 1983. V. 96. P. 375–385.
- Meinhardt H., Gierer A. Pattern formation by local self-activation and lateral inhibition // BioEssays. 2000. V. 22. № 8. P. 753–760.
- Millonig G. Study on the factors which influence preservation of fine structure // Symp. on electron microscopy. Rome: Consiglio Naz. delle Ricerche, 1964. P. 347.
- Rosen B.R. Modules, members and communities: A postscript introduction to social organisms // Biology and systematic of colonial organisms. L.; N.Y.: Academ. Press, 1979. P. 1–30.
- Wyttenbach C.R. Sites of mitotic activity in the colonial hydroid, *Campanularia flexuosa* // Anat. Rec. 1965. V. 151. № 3. P. 483.

Wyttenbach C.R., Crowell S., Suddith R.L. Variations in the mode of stolon growth among different genera of colonial hydroids, and their evolutionary implications // J. Morphol. 1973. V. 139. № 3. P. 363–375.

Morphogenesis in Colonial Hydroids: Pulsating Rudiment Splitting

I. A. Kosevich and A. E. Fedosov

Moscow State University, Moscow, 119992 Russia

e-mail: ikos@mail.ru

Abstract—Two spatially separated processes underlie the growth and morphogenesis in hydroids (Cnidaria, Hydroidomedusa): (1) growth pulsations of the terminal growing tips and (2) cell proliferation and migration in more proximal parts of the colony soft tissues. Growing tips are morphogenetic elements of the colony that provide for the colony elongation and morphogenesis. In thecate hydroids (subclass Leptomedusae) with highly integrated colonies and monopodial shoot growth, the initiation of the lateral branches and hydranth rudiments looks like a periodic splitting of the growing tip into two or more rudiments. Published descriptions and proposed models of this process assume that the splitting results from the formation of the furrows running into the tip from its apical surface. In this study on a Sertulariidae species, we demonstrate that the visible process of the tip splitting into several rudiments begins in its proximal part. At the same time, the inner ridges are initiated at the skeleton lateral surfaces surrounding the growing tip. These ridges develop and grow along the proximodistal axis. Eventually, the opposite ridges fuse, which splits the tip into several rudiments. We propose that the tip splitting into several rudiments is impossible without the spatial regulation of the outer skeleton formation. This process explains many species-specific properties of the shoot spatial organization in thecate hydroids such as the partial or complete fusion of the zooid skeleton with the shoot stem skeleton, deflection of the distal parts of the zooid skeleton from the shoot stem axis, etc. The revealed mechanisms considerably supplement and corrects the models describing morphogenesis in colonial hydroids.

Key words: colonial hydroids, morphogenesis, rudiment splitting, branching, skeleton formation.