

УДК 591.3:593.7

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОГРАНИЧЕНИЯ У ТЕКАТНЫХ ГИДРОИДНЫХ

И.А. Косевич

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва

Текатные гидроидные обладают модульной организацией и характеризуются циклическим морфогенезом элементов. Их рост и морфогенез основан на функционировании верхушек роста, отражающих периодичность ростовых процессов и обеспечивающих удлинение и формирование колонии. Сформулированы некоторые правила роста колоний текатных гидроидных и морфогенетических циклов побегов. Выявлены некоторые морфогенетические ограничения, которые обуславливают отличия между реально известным числом морфологических типов и их нереализуемым теоретически возможным числом.

Колонии гидроидных, представителей типа Стрекающие (Cnidaria), состоят из двух основных частей. Прикрепление к субстрату обеспечивается разветвленной гидроризой, каждая из ветвей которой – столон – удлиняется на дистальном конце. На противоположной по отношению к субстрату стороне столонов через определенные промежутки располагаются или отдельные зооиды колонии, или сложные образования, несущие большое число зооидов и именуемые побегами колонии. Побег поднимается над субстратом, увеличивая эффективность питания колонии. В большинстве случаев побег представляет собой разветвленную структуру, в которой каждая из ветвей нарастает на терминальном конце.

Модульная организация колониальных гидроидных основана на циклическом морфогенезе ее основных элементов. В группе текатных гидроидных (Cnidaria, Hydrozoa, Leptomedusae) циклический морфогенез более очевиден, чем в родственной группе атекатных гидроидных (Anthomedusae). Это связано с тем, что у текатных гидроидных удлинение разветвленного тела колонии и формирование обеспечивается функционированием специальных элементов колонии – так называемых верхушек роста. Каждый морфогенетический цикл в побеге начинается с появления новой верхушки роста, образования отрезка общеколониального тела и завершается цикл формированием зооида (зооидов) колонии. Верхушки роста столонов, по сравнению с таковыми побегов, длительно функционирующие, и цикличность формирования столонов внешне выражается лишь в периодической закладке очередной верхушки роста побега в проксимальной части верхушки столон. Таким образом, циклический морфогенез столонов несколько замаскирован, хотя имеет такую же природу, как и морфогенез побегов [7].

Форма столонов гидроризы у большинства гидроидных сходная и малоинформативная. Морфологическое разнообразие гидроидных основано на разнообразии формы элементов побегов [10; 14] и возможности варьирования пространственной организации элементов в пределах побегов, даже у одного и того же вида [20]. Однако число реальных известных вариантов пространственного соотношения элементов в побегах текатных гидроидных меньше их теоретически возможного числа. Объясняется это наличием нескольких морфогенетических ограничений, связанных с особенностями роста и формирования, которые были выявлены на основе детальных исследований многих представителей текатных гидроидных.

Основные предпосылки роста и морфогенеза

1. Верхушка роста побега является морфогенетическим органом колонии [13; 19; 6]. Ее функционирование обеспечивает удлинение осей колонии,

формообразование и первоначальное выделение перисарка (внешнего скелета колонии гидроидных) [22].

2. Клеточные деления, обеспечивающие нарастание ветвей побегов и столонов, происходят проксимальнее верхушек роста, в основном в пределах трех дистальных междоузлий побегов и столонов [17; 28; 21].

3. Разветвленное тело колонии делает невозможным интеркалярное удлинение ветвей побегов и столонов. В результате нарастание тканей в дистальных частях ветвей, проксимальнее верхушки роста, обеспечивается направленной миграцией клеток от мест пролиферации к верхушкам роста [21]. В большинстве случаев на основе миграции клеток обеспечивается и замещение коротко-функционирующих клеток во всех основных частях колонии [15; 16].

4. Рост и формообразование у колониальных гидроидных основаны на ростовых пульсациях – циклических процессах выдвигания и частичного сокращения верхушек роста [1 – 3].

5. У текатных гидроидных ростовые пульсации невозможны без участия перисарка [4; 6]. Более того, в формообразовательных процессах у текатных гидроидных важная роль принадлежит регуляции относительной скорости затвердевания перисарка [22; 6].

6. Интересной особенностью формообразовательных процессов у гидроидных является отсутствие процессов инвагинации пластов при морфогенезах на всех стадиях жизненного цикла [11]. Это чисто эмпирическое правило, к сожалению, пока еще не получило достойного объяснения.

Основные правила роста и формообразования в колонии.

Данные правила сформулированы на основе эмпирических данных с привлечением основных гипотез регуляции пространственного строения организмов (см. например: [18; 24 – 26; 12]).

1. Закладка новой верхушки роста оси побега происходит или в связи с функционирующей верхушкой, или независимо от нее (можно рассматривать как ветвление) [5; 23; 18; 12; 9]. В случае побегов текатных гидроидных это правило выражается в том, что появление новой верхушки роста оси побега происходит или в основании уже существующей, или путем «расщепления» единой верхушки роста на несколько зачатков.

2. При «одновременном» расщеплении функционирующей верхушки роста на несколько зачатков возможны лишь следующие комбинации, связанные с дальнейшей судьбой зачатков:

- a. один из зачатков становится верхушкой роста оси побега, а другой или несколько зачатков дифференцируются в зооид/зооиды;
- b. один из зачатков становится верхушкой роста оси побега, другой становится верхушкой роста боковой ветви, и третий зачаток дифференцируется в зооид.

Это правило можно кратко сформулировать как «не более трех разных типов (по потенциам) зачатков при разделении одной верхушки роста». Самое важное в этом правиле – **верхушка роста, продолжающая нарастание оси побега (ветви), может быть только одна.**

3. Ветвление (закладка верхушки роста боковой ветви) возможно только в основании зооида.

4. Степень срастания гидротеки (защитного скелетного образования вокруг питающего зооида колонии) с внешним скелетом стволом оси зависит от относительного времени завершения обособления зачатка зооида от материнской верхушки роста [6; 8]:

- a. чем раньше завершается обособление гидротеки, тем большая часть ее оказывается свободной (после обособления зачаток зооида продолжает расти);
- b. полное «погружение» гидротеки в ось ствола происходит, если полностью обособившийся зачаток зооида далее не увеличивается в размерах, а непосредственно приступает к дифференцировке.

Из приведенных выше правил следуют морфогенетические ограничения, сокращающие число теоретически возможных вариантов строения колонии текатных гидроидных.

Морфогенетические ограничения:

1. У текатных колониальных гидроидных **невозможно дихотомическое ветвление**. Это ограничение однозначно действует в росте побегов. Во всех случаях, когда ветвление ствола или ветви побега текатных гидроидных выглядит как дихотомическое [10], детальное изучение выявляет поверхностный характер такого сходства. Как крайне редкое исключение дихотомическое ветвление встречается в росте столонов гидроризы.

2. Исходя из закономерностей морфогенеза и расщепления верхушки на несколько зачатков полное погружение гидротеки под перисарк оси побега («погружения» гидротек в гидрофитон (ствол побега или ветви) [10]) **невозможно**. То, что авторы называют «погружением гидротеки в гидрофитон», реально выглядит как «слияние» отстоящая с наружной стенкой скелета оси побега (стенка гидротеки становится частью скелета побега), или свободные или частично сросшиеся гидротеки оказываются окруженными столонами полисифонного побега.

3. Также невозможным представляется вариант расщепления верхушки роста побега на три зачатка, когда центральный зачаток дифференцируется в зооид (гидрант), а оба боковых зачатка дают начало верхушкам роста осей побега.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Белоусов Л.В. Морфогенез и видовая форма гидроидных полипов // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных /Ред.Д.В. Наумов,С.Д. Степаньянц. Л., 1980. С. 10 – 15.
2. Белоусов Л.В., Лабас Ю.А., Баденко Л.А. Ростовые пульсации и формы зачатков у гидроидных полипов // Журнал общей биологии. 1984. Т. 45, № 6. С. 796 – 806.
3. Белоусов Л.В., Лабас Ю.А., Казакова Н.И., Баденко Л.А., и др. Ростовые пульсации у гидроидных полипов // Губки и книдарии: современное состояние и перспективы исследований. Л., 1988. С. 47 – 57.
4. 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.
5. Косевич И.А. Сравнение функционирования верхушек роста побегов и столонов в колонии *Obelia loveni* (Allm.)(Hydrozoa, Campanulariidae) // Вестн. Моск.ун-та.Сер. 16, Биология. 1991. № 2. С. 44 – 52.
6. Косевич И.А. Механика ростовых пульсаций как основа роста и формообразования у колониальных гидроидов // Онтогенез. 2006. Т. 37, № 2. С. 115 – 129.
7. Косевич И.А. Гетерохронии в эволюции и развитии колониальных гидроидных // Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза: Симпозиум с международным участием 9 –11 октября 2007 г., М., 2007. С. 91 – 93.

8. Косевич И.А., Федосов А.Э. Формообразование у колониальных гидроидных: расщепление пульсирующего зачатка // Онтогенез. 2008 (в печати)
9. Марфенин Н.Н., Косевич И.А. Морфогенетическая эволюция строения колонии у гидроидов // Материалы X науч. конф. Беломорской биолог. станции МГУ: Сб. ст. /Под.ред.А.Б. Цетлин. М., 2006. С. 118 – 124.
10. Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.;Л., 1960.
11. Черданцев В.Г. Морфогенез и эволюция. М., 2003.
12. Berking S. Principles of branch formation and branch patterning in hydrozoa // Int. J. Dev. Biol. 2006. V. 50. P. 123 – 134.
13. 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.
14. Bouillon J., Medel M.D., Pages F., Gili J.M., Boero F., Gravili C. Fauna of the mediterranean hydrozoa // Scientia Marina. 2004. V. 68, № Suppl. 2. P. 5 – 449.
15. Braverman M.H. The cellular basis of hydroid morphogenesis // Seto Marine Biological Laboratory. 1973. V. 20. P. 221 – 256.
16. Braverman M.H. The cellular basis for colony form in *Podocoryne carnea* // Amer. Zool. 1974. V. 14. P. 673 – 698.
17. Crowell S., Wyttenbach C.R., Suddith R.L. Evidence against the concept of growth zones in hydroids // Biol. Bull. 1965. V. 129. P. 403.
18. Gierer A., Meinhardt H. A theory of biological pattern formation // Kybernetik. 1972. V. 12, № 1. P. 30 – 39.
19. Kosevich I.A. Branching in colonial hydroids // Branching morphogenesis / Davis J., editor. N Y., 2005. P. 91 – 112.
20. Kosevich I. A. Changes in the patterning of a hydroid colony // Zoology. 2006. V.109. P. 244 – 259.
21. Kossevitch I.A. Cell migration during growth of hydroid colony // Zhurnal Obshchei Biologii. 1999. V. 60, № 1. P. 91 – 98.
22. 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.
23. Marfenin N., Kosevich I. Morphogenetic evolution of hydroid colony pattern // Hydrobiologia. 2004. V. 530 – 531, № 1 – 3. P. 319 – 327.
24. Meinhardt H. Models of biological pattern formation. L., 1982.
25. Meinhardt H. Models of biological pattern formation: Common mechanism in plant and animal development // Int. J. Dev. Biol. 1996. V. 40, № 1. P. 123 – 134.
26. Meinhardt H. Biological pattern formation as a complex dynamic phenomenon // Int. J. Bifurcation and Chaos. 1997. V. 7, № 1. P. 1 – 26.
27. Meinhardt H., Gierer A. Applications of a theory of biological pattern formation based on lateral inhibition // J. Cell Sci. 1974. V. 15. P. 321 – 346.
28. Suddith R.L. Cell proliferation in the terminal regions of the internodes and stolons of the colonial hydroid *Campanularia flexuosa* // Amer. Zool. 1974. V. 14, № 2. P. 745 – 755.

MORPHOGENETIC CONSTRAINS IN THECATE HYDROIDS

I.A. Kosevich

Lomonosov Moscow State University, Moscow

Thecate hydroids possess modular organization and are characterized by the cyclic morphogenesis of its elements. The growth and morphogenesis of thecate hydroids is based on the functioning of growing tips – the morphogenetic colony elements. The growing tips display periodic growth pulsations that provide for elongation and shaping of colony elements. Cell proliferation takes place proximal to the growing tips and cell migrations play crucial role in colony growth. Morphogenesis and growth in thecate hydroids are inseparably linked with the outer rigid skeleton (perisarc) formation. The interesting point is the invagination as a morphogenetic process is lacking at any stage of hydroid development.

On the bases of thorough investigation of thecate hydroid colony growth and development we formulated certain rules of hydroid colony growth and morphogenesis. Resting on them we uncover some morphogenetic constrains that allowed to distinguish between realistic morphotypes and unrealizable ones within the morphospace of thecate colonial hydroids.