

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ
БЕЛОМОРСКАЯ БИОЛОГИЧЕСКАЯ СТАНЦИЯ
ИМЕНИ Н.А. ПЕРЦОВА

МАТЕРИАЛЫ

X НАУЧНОЙ КОНФЕРЕНЦИИ

**Беломорской биологической
станции им. Н.А. Перцова
9 – 10 августа 2006 года**



МОСКВА
2006

УДК 592: 574.5 (268.46)

Материалы X научной конференции Беломорской биологической станции МГУ: Сборник статей.– М.: Изд. «Гриф и К», 2006.– 240 с.

В сборник включены статьи, подготовленные участниками научной конференции, проведенной на Беломорской биологической станции имени Н.А. Перцова Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова 9–10 августа 2006 г., по материалам их докладов. Представлены результаты разнообразных научных исследований, большая часть которых выполнена на Белом море.

*Издание подготовлено при финансовой поддержке РФФИ
(грант 06-04-58076-г)*

© ББС МГУ, 2006
© Гриф и К, верстка, 2006

МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ЭВОЛЮЦИЯ СТРОЕНИЯ КОЛОНИИ У ГИДРОИДОВ

Н.Н. Марфенин, И.А. Косевич

Каф. зоологии беспозвоночных Биологического ф-та МГУ

Под морфогенетической эволюцией строения колонии мы понимаем совокупность регуляторных процессов, способствовавших упорядочению и усложнению строения основных частей колонии гидроидных полипов. В данной статье мы ограничимся рассмотрением подкласса Leptolida, в пределах которого, в качестве примера, акцентируем внимание на вероятной последовательности усложнения морфогенеза колоний в семействах Campanulariidae и Sertulariidae, хотя обсуждаемые процессы не специфичны и должны проявляться параллельно в других таксономических группах.

Рассмотрим макроморфогенез на надклеточном уровне организации, оставляя в стороне молекулярные и биохимические механизмы этого процесса, проявляющиеся во время экспрессии генов. Макроморфогенез не может быть сведен только лишь к генетическим регуляциям, так как в его осуществлении несомненна роль взаимодействия элементов целого и воздействия на них факторов среды.

Соотношение скоростей роста разных частей целого или скорости роста одной части (зачатка органа) в разных направлениях (аллометрия роста), расположение зон роста, а также порядок и время закладки новых зон роста, форма (пропорции) органов, наличие или отсутствие скелета – вот главные параметры, учитываемые при этом подходе. В данном исследовании мы опирались на серию работ Берилла (Berrill, 1949a, b, c; 1950), опыт разработки «теории биологического (эмбрионального) поля» А.Г. Гурвича (Gurwitsch, 1922) и его последователей, а также на единственную в своем роде публикацию Л.В. Белоусова о «параметрической системе гидроидов» (Белоусов, 1975). Однако подобных работ очень мало и метод морфогенетического анализа классификации форм до сих пор развит слишком слабо.

Представляемые в данном сообщении факты и теоретические соображения были накоплены нами в процессе изучения биологии, роста, формообразования и экологии девяти видов гидроидов из шести семейств, а именно: *Clava multicornis* (Forskal, 1775), *Cordylophora inkermanica* Marfenin, 1983, *Dynamena pumila* (L., 1758), *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859), *Laomedea flexuosa* Hincks, 1861,

Moerisia maeotica (Ostroumow, 1896), *Obelia geniculata* (L., 1758), *Obelia longissima* (Pallas, 1766), *Orthopyxis integra* McGillivray, 1842, *Tubularia larynx* Ellis et Solander, 1786.

Менее подробно мы имели возможность изучить морфологию и экологию еще восьми видов гидроидов: *Abietinaria abietina* (L., 1758), *Diphasia fallax* (Johnston, 1847), *Hydrallmania falcata* (L., 1758), *Rhizogeton nudum* (Broch, 1903), *Sertularella gigantea* Merschowsky, 1878, *Sertularia mirabilis* (Verrill, 1873), *Sarsia tubulosa* (M. Sars, 1835), *Sarsia producta* Wright, 1858.

Дополнительно к этому были использованы данные, полученные при осмотре фиксированных гидроидов в музейных коллекциях (в основном Зоологического института РАН), а также сведения из научных публикаций.

В эволюционном усложнении макроморфогенеза колонии у Hydrozoa решающую роль играют четыре главных, но неравных по широте возможностей, процесса: 1) формирование мягкими частями тела внешнего твердого скелета; 2) соотношение продолжительности роста и перехода к дифференцировке во взаимозависимых зонах; 3) соотношение скоростей роста отдельных зон в пределах зачатка, побега или всей колонии; 4) взаимное расположение зон роста. Рассмотрим каждый из них подробнее.

1. Формирование внешнего скелета. Считается, что колониальные беспозвоночные произошли от унитарных в результате незавершенного вегетативного размножения (Беклемишев, 1964; Иванов, 1968). Если предположить, что постоянные колонии произошли от временных в результате задержки отделения дочерних особей от материнской, то наличие перисарка должно способствовать удержанию зооидов в связи друг с другом. Первоначальной функцией хитиноидного вещества, выделяемого определенными клетками эпидермы было прикрепление к субстрату. Затем, при переходе от временных колоний к постоянным, перисарк оказался эффективен для фиксации связи между зооидами (пример «смены функций»). Одновременно он стал выполнять опорную и защитную функции. Получив опору, колонии приобрели конструктивную возможность эволюционировать в направлении создания «высотных структур»: либо гидрантов на длинных ножках (*Tubularia indivisa* L., 1758), либо побегов, состоящих из множества гидрантов.

2. Продолжительность роста зачатка до и после его дифференцировки в гидрант. Образование побегов, способных нести на себе множество зооидов и при этом противостоять течению осуществилось у гидроидов двумя основными альтернативными путями, а именно:

а) продлением функционирования зоны роста под основанием гидранта, который и сам постепенно мог увеличиваться в размерах, как это происходит, к примеру, у гимнобластических (лишенных гидротек) гидроидов;

б) сокращением продолжительности функционирования зоны роста и прекращением роста самого гидранта с одновременным образованием новой зоны роста дочернего гидранта (как у калиптбластических (имеющих гидротек) гидроидов. Для большинства *Athecata* характерна ранняя дифференцировка зачатка гидранта. После появления дефинитивных признаков (щупальца и гипостом) рост недоразвитых гидрантов продолжается, хотя скорость роста может постепенно снижаться.

Зона роста локализована ниже основания гидранта – на границе между его телом и ножкой. Производимые в ней клетки могут использоваться для роста и ветвления столонов, надстраивания ножки гидранта, или активно мигрировать в тело. У многих стелющихся колоний и у моноподиальных побегов с терминально расположенными зооидами (по терминологии Kuhn) значительная часть клеток, производимых в зоне роста, используется для надстраивания ножки гидранта. В отличие от стелющихся колоний, у моноподиальных нижняя часть зоны роста одновременно является и зоной почкования, где образуются новые боковые зачатки, которые функционируют по тем же закономерностям. На них дифференцируется терминальный гидрант, но рост ветви и самого гидранта не прекращается. Примитивный вариант такого морфогенеза мы находим у *C. inkermanica*, у которой ножка гидранта может удлиняться в течение продолжительного времени, а боковые ветви образуются нерегулярно (Марфенин, 1985). Такие побеги не способны возвышаться над субстратом, зато используются в качестве «мостов» при переходе колонии с одного субстрата на другой – например, на листьях *Zostera marina*. Если функционирование зон роста-почкования не лимитировано во времени, ветвление происходит регулярно, а скорости роста всех ветвей одинаковы, то образуется колония в форме куста с поверхностным расположением гидрантов, как у видов рода *Coryne* или у *T. larynx*. Если боковые

ветви прирастают к материнской и друг к другу, то образуется полисифонная колония, как у ряда видов рода *Eudendrium*. Морфогенетически они различаются главным образом углом наклона ветвей к стволу. Это важный морфогенетический признак. У большинства видов гидроидов, обладающих разветвленными побегами, угол между ветвью и стволом или между ветвями разного порядка составляет примерно 60°. В полисифонных побегах угол значительно меньше и зачаток ветви растет вдоль ствола, а не под углом к нему.

3. Взаимное расположение зон роста. В моноподиальных колониях с терминальными зооидами в каждой ветви имеется по одной зоне роста. Расстояние между зонами роста, расположенными в разных ветвях, со временем увеличивается, так как длина ветвей возрастает, а зоны расположены вблизи их верхушек. Симподиальные колонии отличаются тем, что у них зона роста функционирует временно – пока не закончится дифференцировка гидранта. После этого в определенном месте сбоку ножки гидранта образуется зачаток очередного гидранта. Морфогенетический цикл повторяется, и сам рост побега становится циклическим. Образование боковых ветвей также приурочено к определенным местам побега – к пазухам между ножкой гидранта и основанием следующего междуузлия. Дальнейшая эволюция строения побега происходит благодаря все более ранней закладке боковой почки – зачатка очередного гидранта. Чем раньше наступает закладка очередной почки в морфогенетическом цикле междуузлия побега, тем меньше расстояние между двумя зачатками: предыдущего междуузлия и последующего, эту тенденцию можно проиллюстрировать на примере нескольких видов *Campanulariidae*. При минимальном расстоянии между зачатками они сливаются. Это означает, что верхушка роста подразделяется на две части, из одной формируется гидрант этого междуузлия, а из другой – следующее междуузлие побега. Отсюда один шаг до перехода симподиального строения в моноподиальное с терминально расположенными зонами роста и к дальнейшему усложнению строения побегов, этот процесс можно проиллюстрировать для различных родов семейства *Sertulariidae*.

Как только верхушка роста не вся превращается в гидрант, а отделяет часть в виде зачатка следующего междуузлия, так гидротека оказывается частично соединенной своим боком со стволом. Степень слияния гидротеки со стволом зависит от соотношения в

росте зачатков, образуемых при расщеплении верхушки. Если какое-то время зачаток продолжает самостоятельно расти, то он вышарается над поверхностью ствола, если же зачаток гидранта быстро прекращает расти, то он оказывается на уровне ствола. Д.В. Наумов (1960) первым отметил явление «погружения гидранта в гидрофитон» по мере эволюционного усложнения конструкции побегов.

Переход к расщеплению верхушки роста на два зачатка открывает новый этап эволюции морфогенеза и усложнения строения побега. С этого момента получает развитие сам процесс расщепления верхушки на зачатки еще задолго до наступления дифференцировки верхушки в гидрант. Если верхушка роста у стелющихся колоний, симподиальных побегов и моноподиальных побегов с терминально расположенными зооидами представляет собой радиально симметричное сбалансированное образование, то при слиянии двух зон роста в результате прогрессирующей ранней закладки и переходе к расщеплению верхушки на зачатки верхушка становится асимметричной и неуравновешенной. Последствия этого феномена хорошо разобраны в работах Л.В. Белоусова (Belousov, 1991). Асимметрия верхушки роста лежит в основе появления разнообразных форм ее подразделения.

Ранняя закладка очередного междоузлия в зоне роста недоразвитого предыдущего междоузлия приводит к образованию побегов с одно или двухрядным расположением гидрантов. Если на верхушке роста закладывается больше почек, то образуются побеги с большим числом рядов. Теперь все зависит от числа долей, на которые расщепляется верхушка роста, их взаимного положения и соотношения скоростей роста. У побегов с многорядным расположением гидротек морфогенетический цикл междоузлия усложняется, он включает образование уже не одного, а нескольких гидрантов до того, как форма верхушки роста не приходит снова к исходной, это явление можно проиллюстрировать на примере роста побега *A. abietina*. При образовании каждого очередного гидранта форма верхушки роста меняется таким образом, что создаются предпосылки для образования очередного гидранта с противоположной стороны ствола. После формирования третьего гидранта происходит отщепление еще одного зачатка, который становится боковой ветвью. Только после этого форма верхушки становится идентичной той, с которой начинался весь цикл. Так с появлением асимметричной верхушки роста и по мере усложнения

морфогенеза побега происходит зарегулирование ветвления побегов. Закладка боковых ветвей становится обязательной составляющей морфогенетического цикла развития междуузлия.

4. Соотношение скоростей роста различных частей колонии. Форма колонии зависит также и от соотношения скоростей и продолжительности роста различных ее частей. Ярче всего это проявляется в строении побегов, что можно проиллюстрировать на нескольких примерах с ростом ветвей.

Если все ветви растут с одинаковыми скоростями, то форма побега подобна копьё (*S. mirabilis*) или ели (*H. falcata*). Если растут только молодые ветви, образующиеся вблизи верхушки роста побега, то форма побега ланцетовидная или ершевидная. Если старые ветви рассасываются, то побег похож на сосну с оголенной нижней частью ствола. Менее упорядоченное ветвление у *G. loveni* и *D. pumila*, у которых новые ветви могут образовываться на любом междуузлии. Необычный вариант ветвления у *O. geniculata*. На боковых ветвях, образующихся обычным порядком, вскоре отделяются верхушки роста, превращаясь во фрустулы (планулоподобные отделяющиеся фрагменты), и побег остается слабо разветвленным при интенсивном ветвлении.

Скорость роста ветвей разного порядка нередко различается. При переходе от ствола к ветвям высшего порядка уменьшается диаметр, и скорость роста: ствол самый толстый и быстро растущий, а веточки 2-го или 3-его порядков тоньше. Пропорционально уменьшается величина междуузлия, хотя величина гидрантов остается постоянной; так, например, устроен побег у *O. longissima*.

Основная тенденция морфологической эволюции строения колонии у гидроидов – это все возрастающая интеграция колонии, которая постепенно достигает высоты упорядоченности унитарного организма. В процессе этой эволюции возрастает степень индивидуальности самой колонии при параллельном снижении степени индивидуальности зооидов (Беклемишев, 1964).

Принимая во внимание описанные выше четыре морфогенетических процесса, определяющих форму колонии, можно представить эволюционную тенденцию усложнения конструкции колонии: от временной к постоянной с высокоорганизованными побегами, в которых гидранты и боковые ветви расположены строго упорядочено. Сравнительно-морфологический анализ множества видов Leptolida и исследование морфогенеза (последовательности

формообразования) побегов у ряда видов, позволяют утверждать, что главным морфогенетическим механизмом конструкционного усложнения является ранняя закладка очередных «почек», т.е. сближение и последующее слияние зон роста. Это вариант типичной гетерохронии, играющей ведущую роль в эволюционном процессе всего живого (Gould, 1977; Raff, Kaufmann, 1983; McKinney, McNamara, 1991). Эффективность этого процесса возрастает в том случае, если ему предшествовала ясная дифференцировка структур, т.е. усложнение морфогенеза деталей конструкции целого. У гидроидов это выражается в эволюционном становлении морфогенетического цикла формирования побега, во время которого определяются продолжительность развития зооида, пропорции его формы, регулярность ветвления и др.

Сближение зон роста (вернее сокращение периода закладки очередной зоны роста) на промежуточном этапе усложнения морфогенеза проявляется весьма вариабельно. Еще Беррилл (Berrill, 1949c) приводил примеры разновременной закладки зачатка очередного гидранта вблизи верхушки роста *O. geniculata* (Campanulangiidae) и *Schizotricha tenella* (Alder, 1857) (Plumularidae), в результате чего боковой зачаток может даже обгонять в росте осевой, от которого он отошел. Мы не рассматривали в своей работе эволюцию морфогенеза в пределах семейства Plumularidae, и этот пример из статьи Беррилл дает важное подтверждение общности рассматриваемой нами закономерности.

Похожие процессы мы можем распознать в группе гидроидов, чья эволюция пошла под определяющим влиянием кальцификации скелета. Появление все более интегрированных циклосистем (В.Н. Беклемишев, 1964, называл такую систему обобщенно – кормидий) происходило явно по пути сближения локальных зон роста. Высокая морфологическая интеграция всей колонии сифонофор (кормуса) предопределена изначальным сближением трех зон роста в личинке.

Сокращение периода времени между закладками очередных зачатков с образованием интегральных (сложных, совокупных) зон роста – широко распространенный «прием» эволюции морфогенеза. Его можно продемонстрировать на всех модульных организмах, к которым относятся как беспозвоночные, так и растения и грибы. На гидроидах, в силу ряда причин, эти процессы изучать проще, чем на других колониальных беспозвоночных.