

УДК 593.714.1:591.133

И. А. Косевич

РАЗВИТИЕ МЕЖДОУЗЛИЙ ПОБЕГОВ И СТОЛОНОВ ГИДРОИДОВ РОДА *OBELIA* (CAMPANULARIIDÆ)

Колониальные гидроиды, в частности представители рода *Obelia*, обладают многими преимуществами как модельный лабораторный объект. Легко поддающиеся культивированию (Бурыкин и др., 1984), построенные из небольшого числа разновидностей многократно повторяющихся элементов (или модулей, Chapman, 1981) и обладающие сравнительно низкой по сравнению с другими Metazoa степенью интеграции (Марфенин, 1986), колонии гидроидов можно использовать для решения важных теоретических и практических задач. При этом закономерно встает вопрос о морфологии, физиологии, особенностях роста и развития самого объекта. Если о морфологии элементов, строении и некоторых особенностях функционирования колоний *Obelia* уже имеются более или менее полные сведения (Марфенин, Косевич, 1984 а, б; Марфенин, 1985; Косевич, Марфенин, 1986), то в изучении закономерностей роста и морфогенеза этих организмов сделаны, по существу, лишь первые шаги.

В основе роста и формообразования колоний гидроидов лежат ростовые пульсации терминальных участков общеколониального тела, так называемых верхушек роста. Характеристики ростовых пульсаций могут косвенно отражать ход морфогенеза (Белоусов, 1975, 1980), а также в некоторой степени содержать информацию о состоянии колонии в целом (Wytttenbach, 1968). Поэтому, исходя из модульного строения колонии, мы поставили задачу — исследовать закономерности циклических изменений параметров ростовых пульсаций верхушек роста при нормальном морфогенезе побегов и столонов. Решение этой задачи мы рассматривали как отправную точку в изучении более общего вопроса — описания закономерностей развития и роста колоний гидроидов рода *Obelia* в разных условиях. При этом мы основывались на работах Виттенбаха (Wytttenbach, 1968, 1974), выполненных на *Campanularia flexuosa*, в которых показано, что некоторые параметры пульсаций верхушек роста побегов различаются при формировании разных участков междуузлия побега, а ростовые пульсации верхушек столонов зависят от возраста столона. Однако эти сведения были получены Виттенбахом на основании отрывочных регистраций ростовых пульсаций верхушек столонов и побегов и слабо отражают тенденции изменения пульсаций в ходе морфогенеза междуузлий побегов и столонов.

Исследования проводили на Беломорской биологической станции МГУ на колониях *Obelia flexuosa* и *O. loveni*. Колонии этих гидроидов состоят из симподиально ветвящихся побегов, соединенных нитевидной гидроризой. Структурными единицами побегов и столонов являются междуузлия<sup>1</sup> (рис. 1). Перисарк междуузлий столонов на всем протяжении гладкий и имеет одинаковый диаметр. В междуузлии побега можно выделить три зоны: проксимальную и дистальную (ножка гидранта) зоны кольчатости и среднюю гладкую зону. У *O. loveni* диаметр средней гладкой зоны на всем

<sup>1</sup> Столоны гидроризы разбиты на отрезки отходящими от них побегами. Эти отрезки столонов, также как и междуузлия побегов, у многих изученных калипобластических гидроидов обладают статистически постоянными размерами (Hale, 1964, 1974; Карлсен, 1980) и в зарубежной литературе давно уже называются междуузлиями столонов. В дальнейшем мы также участок столона между двумя соседними побегами будем называть междуузлем столона.

протяжении практически одинаков; у *O. flexuosa* в этой зоне можно выделить два участка: проксимальный расширяющийся и дистальный сужающийся (рис. 1, 2) (Марфенин, Косевич, 1984 а; Косевич, 1985).

Рис. 1. Схематическое изображение участка колонии гидроида *Obelia*. Столон с отходящими от него симподиально ветвящимися побегами. Основные элементы (модули) колонии (зачернены): 1 — гидрант (зоонд), 2 — междуузлие побега, 3 — междуузлие столона, 4 — верхушка роста побега, 5 — верхушка роста столона

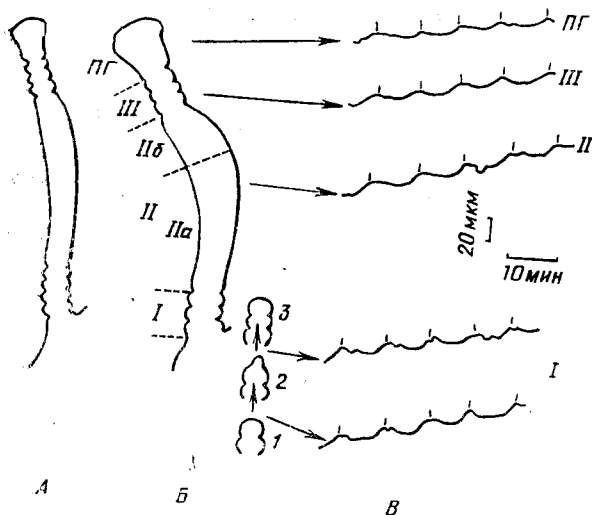
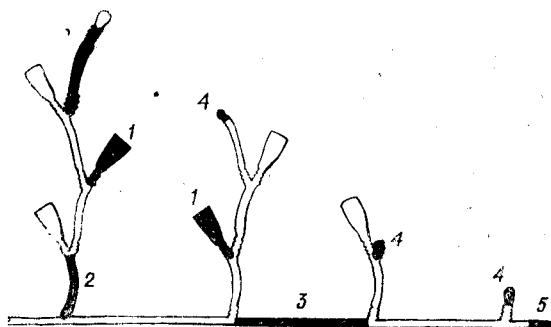
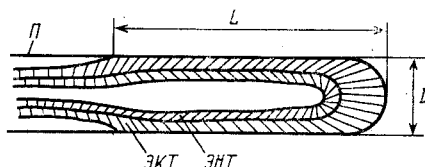


Рис. 2. Строение междуузлия побега и характерные кривые ростовых пульсаций верхушек в течение морфогенеза междуузлия. Междуузлия побегов: А — *Obelia loveni*, Б — *O. flexuosa*. Зоны междуузлия: I — проксимальная зона кольчатости, II — средняя гладкая часть (IIa — проксимальный расширяющийся и IIб — дистальный сужающийся участок), III — дистальная зона кольчатости (=ножка гидранта), ПГ — почка гидранта. Форма кривых ростовых пульсаций при морфогенезе определенных зон междуузлия побега (В): 1—3 — последовательные этапы формирования «колец» и перетяжки в зоне кольчатости

Рис. 3. Схема строения верхушки роста: П — перисарк, ЭКТ — эктодермальные клетки, ЭНТ — энтодермальные клетки, L — длина и D — диаметр верхушки



Побеги этих видов построены из междуузлий, одинаковых по размерам. У *O. loveni* в лабораторных условиях при температуре содержания около 17° средняя длина междуузлия побега составляла  $0,84 \pm 0,007$  мм, диаметр — примерно 0,09—0,12 мм. Средняя длина междуузлия столона *O. loveni* также постоянна и в лабораторных условиях составляла в среднем  $3,71 \pm 0,07$  мм при диаметре перисарка 0,1—0,2 мм. Для *O. flexuosa* таких статистически точных данных мы не имеем, но междуузлия побегов и столон имеют практически такие же длины при несколько большем диаметре перисарка — около 0,2 мм.

Все части колонии формируются в результате деятельности верхушек роста побегов и столон — элементов, выполняющих в колонии морфогенетическую функцию. Верхушки роста — это морфологически обособленные от остального ценосарка

колонии терминальные участки растущих столонов и междоузлий побегов. На апикальном конце верхушка роста имеет примерно полусферическую форму. На всем протяжении верхушки ее эктодермальные клетки находятся в постоянном контакте с перисарком и несколько отличаются по форме от соответствующих клеток остального ценосарка (рис. 3). В постоянных условиях развития колонии размеры верхушки роста (ее длина и диаметр) остаются достаточно стабильными. В неблагоприятных условиях размеры верхушки (преимущественно длина) уменьшаются, вплоть до полного ее исчезновения как самостоятельного элемента.

В лаборатории колонии выращивали на стеклянных пластинах и содержали при периодически избыточном кормлении (Бурыкин и др., 1984; Марфенин, 1986). Регистрацию ростовых пульсаций верхушек роста проводили с помощью модифицированной микрофотометрической методики (Косевич и др., 1990).

**Побеги.** Мы впервые провели *непрерывные* регистрации ростовых пульсаций верхушки роста *на протяжении формирования всего междоузлия* побега *O. flexuosa*. Полученные результаты подтвердили данные Виттенбаха (Wyttenbach, 1974) и позволили уточнить их.

При формировании основных зон междоузлия (рис. 2, В) ростовые пульсации верхушек закономерно различались по форме. Так, в течение морфогенеза «зон кольчатости» ростовые пульсации отличались от таковых при формировании «средней гладкой зоны» большей величиной сжатия верхушки за пульсацию. На образование каждого кольца требовалось в среднем 10—12 ростовых пульсаций, первые 5—6 из которых уходили на выдвижение верхушки роста в виде узкого «цилиндра», а последующие 5—6 — на расширение этого «цилиндра» в сферическую массу с перетяжкой в основании; эти наблюдения хорошо согласуются с данными других авторов (Belousov, 1973; Wyttenbach, 1974). Указанные этапы формирования колец междоузлия побега различались и по форме кривых ростовых пульсаций. Ростовые пульсации при формировании среднего гладкого участка междоузлия оказались наиболее стабильными по параметрам и форме кривых: практически полное отсутствие фаз сжатия придавало им ступенчатую форму (рис. 2, В).

На основании полученных результатов методом наименьших квадратов была проведена линейная аппроксимация, позволившая выявить тенденции изменения периода и прироста верхушки за ростовую пульсацию в течение формирования всего междоузлия побега *O. flexuosa*. Так, период ростовых пульсаций, равный в начальный момент 11,2 мин (при температуре 12,5—12,8°), затем уменьшался на 0,02—0,03 мин за ростовую пульсацию, и к началу формирования почки гидранта составлял 8,0—8,5 мин. Величина прироста верхушки за пульсацию менялась по-разному при морфогенезе отдельных участков междоузлия. В целом же можно говорить об ускорении роста верхушки по мере формирования междоузлия побега (Косевич, 1985).

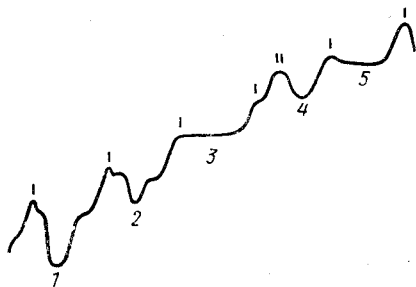
Полный морфогенетический цикл междоузлия побега *O. flexuosa* от момента закладки верхушки и до появления почки гидранта включал примерно 140—180 ростовых пульсаций. Важно отметить, что заметные изменения параметров и формы кривых ростовых пульсаций происходили одновременно с изменениями размеров (в основном диаметра) самой верхушки роста.

На побегах *O. loveni* были проведены отдельные регистрации ростовых пульсаций верхушек на разных этапах формирования междоузлия. Результаты полностью соответствовали выявленным закономерностям изменения параметров ростовых пульсаций верхушек побегов *O. flexuosa*. По расчетам на основании длины междоузлия побега и среднего прироста верхушки за ростовую пульсацию полный морфогенетический цикл междоузлия побега *O. loveni* также включал около 140—180 пульсаций.

Столону. Непрерывные регистрации ростовых пульсаций верхушек «установившихся»<sup>2</sup> столон на протяжении всего развития междуузлия были проведены впервые. По аналогии с развитием побегов возникал вопрос о возможности закономерных изменений характера пульсаций верхушек в процессе построения междуузлия столона.

Полученные нами результаты свидетельствуют о стабильности основных параметров (таких, как период, величина прироста за пульсацию) ростовых пульсаций верхушек и отсутствии их циклических изменений по мере роста «установившегося» столона *O. flexuosa* в постоянных условиях развития колонии. Лишь иногда в момент закладки очередной верхушки побега в непосредственной близости от верхушки роста столона наблюдали отсутствие фазы сжатия и появление на кривых пульсаций вторичных пиков в двух-трех последовательных пульсациях верхушки столона (рис. 4). В таких случаях изменения

Рис. 4. Изменение кривой ростовых пульсаций верхушки столона во время закладки очередной верхушки побега — полное отсутствие фазы сжатия (3-я пульсация) и появление вторичного пика (4-я пульсация): | — момент основного «пика» ростовых пульсаций, || — вторичный «пик»



формы кривых ростовых пульсаций верхушки столона позволяли достаточно точно фиксировать момент закладки очередного побега.

Проведенные отдельные регистрации (продолжительностью 1—2 ч) ростовых пульсаций верхушек «установившихся» столон в течение формирования междуузлия у второго вида (*O. loveni*) полностью подтвердили отсутствие циклических изменений их параметров. Подсчеты по результатам регистраций пульсаций у *O. flexuosa*, а также расчеты для *O. loveni* показали, что на построение междуузлия столона у этих видов требуется около 160—200 ростовых пульсаций верхушек.

Если прирост «установившихся» столон в неизменных условиях развития колонии постоянен, то с момента появления столона и до стабилизации спустя 4—6 сут прирост верхушки столона возрастает (Wyttенbach, 1968). Вместе с тем, как мы уже отмечали выше, в процессе формирования междуузлия побега изменения параметров ростовых пульсаций соответствовали изменениям размеров самой верхушки. Поэтому для выяснения характера возможной связи параметров ростовых пульсаций с изменениями длины и диаметра верхушек столона были проведены параллельные регистрации пульсаций и измерение размеров у семи верхушек столон *O. loveni* в течение 6—7 сут с момента их закладки. Каждая регистрация (раз в сутки) включала 8—11 последовательных пульсаций. На основании полученных результатов был проведен корреляционный анализ параметров ростовых пульсаций и размеров верхушек, который выявил, что одновременно с ро-

<sup>2</sup> Виттенбах (Wyttенbach, 1968) показал, что при развитии колонии в постоянных и оптимальных условиях столону возрастает более 4—6 сут (с 4—6 и более побегов) имеют постоянный прирост (за сутки и более). Такие столону были им названы «установившимися» (isteblished stolons), в отличие от молодых столон с увеличивающимся по мере «взросления» приростом. Вслед за Виттенбахом мы будем пользоваться термином «установившийся» стolon в его первоначальном значении.

стом размеров верхушки (в основном увеличивалась длина) увеличиваются ее прирост и величина сжатия за ростовую пульсацию. Период пульсаций оставался неизменным с начала роста верхушки. Длина и диаметр самой верхушки изменялись практически независимо друг от друга (таблица).

Основные коэффициенты корреляции между возрастом, размерами верхушек и параметрами ростовой пульсации верхушек «установившихся» столонов колоний *Obelia loveni* (лаборатория, периодически избыточное кормление; на основании 20 регистраций 123 ростовых пульсаций 3 верхушек)

Параметр	Возраст	IBP	dBP	Период РП	Прирост
Возраст					
IBP	0,65				
dBP	0,06	-0,08			
Период РП	-0,02	0,29	-0,86		
Прирост	-0,005	0,31	-0,85	0,9998	
$\Delta B$	0,53	—	—	—	—
$\Delta F$	0,57	0,84	-0,08	0,28	0,30

Примечание. Возраст — сутки с момента появления верхушки столона; IBP — длина верхушки роста; dBP — диаметр верхушки роста; период РП — период ростовой пульсации; прирост — величина прироста верхушки за ростовую пульсацию;  $\Delta B$  и  $\Delta F$  — амплитуды движений верхушки роста в фазах сжатия и выдвижения на уровень очередного пика соответственно.

\* \* \*

Рассмотрение полученных нами и литературных сведений позволяет сделать некоторые важные практические и теоретические выводы. 1. Изменение основных параметров ростовых пульсаций связаны с изменениями размеров самих верхушек роста. Наблюдавшееся нами изменение параметров ростовых пульсаций при изменении размеров молодых верхушек столонов и верхушек роста побегов хорошо согласуются с высказыванием Л. В. Белоусова и Я. Г. Дорфмана (Belousov, Dorfman, 1974) о том, что чем большая масса клеток перемещается к апикальной части за ростовую пульсацию, тем больше выпячивание (выдвижение) перисарка в апикальной части. В нашем случае это означает, что чем больше размеры верхушки роста, тем больше величина ее прироста за ростовую пульсацию.

Кроме этого, из выявленной зависимости следует, что изучать влияние разных агентов и факторов среды и состояния колонии на ростовые пульсации необходимо или на верхушках роста «установившихся» столонов, или на верхушках побегов в течение формирования средней гладкой зоны междуузлия. При исследовании возможных причин изменения скорости роста столона или побега колонии необходимо особенно обращать внимание на факторы, способные влиять на размеры верхушек роста.

2. Близость общего числа ростовых пульсаций, необходимых для построения полного междуузлия побега и столона. На наш взгляд, это очень веское свидетельство в пользу верности предположения о происхождении столонов гидроризы в колонии из проксимальных участков ножек гидрантов (Марфенин, 1986), т. е. можно говорить о гомологии между междуузлиями столона

и побега, по крайней мере у представителей рода *Obelia*. Наличие колец и перетяжек в проксимальной части междоузлия побега, также как и на ножке гидранта, следует рассматривать как более позднее приобретение, повышающее гибкость конструкции.

3. Совпадение данных по разным видам рода *Obelia*. Еще Виттенбах с соавторами (Wytttenbach et al., 1973) говорил о сходстве основных характеристик ростовых пульсаций верхушек у близких видов в пределах одного рода и между близкими родами. Сопоставление наших данных по двум видам, а также с данными других исследователей — по *Obelia loveni* (Лабас и др., 1981; Белоусов и др., 1984), *Campanularia (Obelia) flexuosa* (Wytttenbach, 1968, 1974; и др.) и *O. longissima* (Баденко и др., 1984) — полностью подтверждает это. Следовательно, полученные нами результаты могут быть с достаточной степенью достоверности перенесены и на другие виды рода *Obelia*. Такое утверждение может считаться тем более правоммерным в связи с тем, что эта группа отличается большим морфологическим сходством основных элементов колонии (Наумов, 1960; Cornelius, 1975).

В заключение автор выражает признательность Н. Н. Марфенину за полезные советы при выполнении работы и подготовке рукописи.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баденко Л. А., Белоусов Л. В., Зеличенок Р. И., Лабас Ю. А., Летунов В. Н. 1984. Анализ ростовых пульсаций гидроидных полипов *Obelia longissima*//Биофизика. 29, № 6. 1014—1017. Белоусов Л. В. 1975. Возможные онтогенетические механизмы образования основных морфогенетических типов гидроидов *Thecaphora*//Журн. общ. биол. 36, № 2. 203—211. Белоусов Л. В. 1980. Морфогенез и видовая форма гидроидных полипов//Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л. С. 10—15. Белоусов Л. В., Лабас Ю. А., Баденко Л. А. 1984. Ростовые пульсации и формы зачатков у гидроидных полипов//Журн. общ. биол. 45, № 6. 796—806. Бурыкин Ю. Б., Марфенин Н. Н., Карлсен А. Г. 1984. Опыт содержания морского колониального гидроида *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) в лабораторных условиях//Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 1. 102—106. Карлсен А. Г. 1980. Изучение строения, роста и процессов интеграции колоний у гидроидов при лабораторной культивации на примере *Dynamena pumila* (L.)//Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л. С. 34—40. Косевич И. А. 1985. Цикл развития междоузлия побега колониального гидроида *Obelia flexuosa* Hincks (Campanulariidae)//Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Тез. докл. региональн. конф. Архангельск. С. 120—121. Косевич И. А., Марфенин Н. Н. 1986. Морфология колонии гидроида *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae)//Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. № 3. 44—52. Косевич И. А., Марфенин Н. Н., Чудakov Л. И. 1990. Автоматическая регистрация ритмических пульсаций гидроидов//Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 4. 132—139. Лабас Ю. А., Белоусов Л. В., Баденко Л. А., Летунов В. Н. 1981. О пульсирующем росте у многоклеточных организмов//Докл. АН СССР. 257. № 5. 1247—1250. Марфенин Н. Н. 1985. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов//Журн. общ. биол. 46, № 2. 163—164. Марфенин Н. Н. 1986. Колониальная организация у гидроидов: Автореф. докт. дис. Л. Марфенин Н. Н., Косевич И. А. 1984а. Морфология колонии у гидроида *Obelia loveni* (Allm.) (Campanulariidae)//Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. № 2. 37—46. Марфенин Н. Н., Косевич И. А. 1984б. Биология гидроида *Obelia loveni* (Allm.): образование колонии, поведение и жизненный цикл гидрантов, размножение//Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол. № 3. 16—24. Наумов Д. В. 1960. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.; Л. Belousov L. V. 1973. Growth and morphogenesis of some marine Hydrozoa according to hystological data and time-lapse studies//Publ. Seto Marine Biol. Lab. 20. 315—366. Belousov L. V., Doriman J. G. 1974. On the mechanics of growth and morphogenesis in hydroid polyps//Amer. Zool. 14. 719—734. Chapman G. 1981. Individuality and modular organisms//Biol. J. Linn. Soc. 15. 177A. Cornelius P. F. S. 1975.

The hydroid species of *Obelia* (Coelenterata, Hydrozoa: Campanulariidae), with notes on the medusa stades//Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.), 28. 249—293. Hale L. J. 1964. Cell movements, cell division and growth in hydroid *Clytia johnstoni*//J. Embryol. Exp. Morphol. 12. 517—538. Hale L. J. 1974. The morphogenetic properties of the node in *Clytia johnstoni*//J. Embryol. Exp. Morphol. 31. 527—539. Wytttenbach C. R. 1968. The dynamics of stolon elongation in the hydroid, *Campanularia flexuosa*//J. Exp. Zool. 167. 333—352. Wytttenbach C. R. 1974. Cell movements associated with terminal growth in colonial hydroids//Amer. Zool. 14. 699—717. Wytttenbach C. R., Crowell S., Suddith R. 1973. Variations in the mode of stolon growth among different genera of colonial hydroids, and their evolutionary implications//J. Morphol. 139. 363—375.

Поступила в редакцию  
17.07.89

I. A. Kosevich

#### DEVELOPMENT OF STOLON'S AND STERM'S INTERNODES IN HYDROID GENERA *OBELIA* (CAMPANULARIIDAE)

The continuous registration of the pulsations of the stolon and sterm growth tips during the internode formation was performed on the representatives of the colonial hydroids for the first time. The regular alternations of the pulsation parameters during sterm internode morphogenesis were confirmed and the main tendency of their changes was revealed. The pulsations of the stolon tip were stable during the node formation. The coincidence of the number of pulsations indispensable for the morphogenesis of the sterm and stolon internode was shown. The data on the pulsation parameters dependence on the tip size are given. The data on the two species of one genera confirms the coincidence of the main characteristics of the growth pulsations of the closely related species.

ВЕСТН. МОСК. УН-ТА. СЕР. 16, БИОЛОГИЯ. 1990. № 3

УДК 581.143.21:581.441:582.594.2

Е. А. Седова, Т. М. Черевченко

#### ДЛИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ И ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ТРОПИЧЕСКИХ И СУБТРОПИЧЕСКИХ ОРХИДНЫХ

В связи с внедрением в промышленную культуру и необходимостью разработки технологий выращивания и размножения тропических и субтропических орхидных в последние годы на базе коллекции этих растений, собранной в Ботаническом саду АН УССР, проведено изучение биологии развития ряда видов (*Angraecum eburneum* Bory, *Calanthe vestita* Ldl., *Cymbidium hybridum* hort., *Dendrobium phalaenopsis* Fitzg., *Epidendrum radiatum* Ldl., *Paphiopedilum insigne* (Wall.) Pfitz., *Phalaenopsis amabilis* Bl.). Анализ результатов, часть из которых опубликована (Черевченко, Седова, 1983; Седова, Черевченко, 1985; Седова, Буюн, 1987), показал, что они позволяют дать морфофизиологическую характеристику всех апикальных меристем изученных растений. Такая характеристика включает: 1) местоположение на растении и функциональное назначение меристемы (формирование вегетативного или смешанного — вегетативно-репродуктивного — побега, специализированного репродуктивного побега, спящей резервной почки); 2) длительность жизни меристемы от момента ее обособления как отдельного единого массива (Васильев и др., 1978) до прекращения