Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: симметрия и асимметрия Серия «Гео-биологические системы в прошлом». М.: ПИН РАН, 2013. С. 105–124 http://www.paleo.ru/institute/publications/geo/

СИММЕТРИЯ В КОЛОНИЯХ ТЕКАТНЫХ ГИДРОИДОВ (CNIDARIA, HYDROIDOMEDUSA, LEPTOMEDUSAE): ПЕРЕХОД ОТ РАДИАЛЬНОЙ СИММЕТРИИ К БИЛАТЕРАЛЬНОЙ

© 2013 г. И.А. Косевич

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Биологический ф-т ikosevich@gmail.com

Гидроидные полипы (Cnidaria, Hydrozoa) характеризуются преобла-дающей радиальной симметрией. На основе модели Беркина (Berking, 2003, 2006), основанной на гипотезах позиционной информации и «само-активации и латерального ингибирования», проанализирован переход от радиальной симметрии первичного модуля колонии текатных гидроидов (подкласс Leptomedusae) к билатеральной симметрии или симметрии скользящего отражения в сложных побегах. Показано, что упорядочение пространственной организации и изменение симметрийной формы является «побочным» эффектом механизмов регуляции формообразования модульных организмов, основанного на циклическом морфогенезе.

Ключевые слова: колониальные гидроиды, циклический морфогенез, радиальная симметрия, позиционная информация, модель.

ВВЕДЕНИЕ

Описание любого организма, а также плана организации, характерного для таксономических групп организмов любого ранга, обязательно включают характеристику симметрии объекта(ов). Без понимания симметрии организма невозможно полноценное его описание и понимание закономерностей его развития и строения (Заренков, 2009). Первоначально считалось, что симметрия конкретного организма или таксономической группы невысокого ранга определяется, в первую очередь, образом его жизни (прикрепленный – подвижный) и симметрией среды обитания (Нутап, 1940; Беклемишев, 1964; Догель, 1981; Хадорн, Венер, 1989). В настоящее время преобладающей можно считать точку зрения, что на ранних стадиях эво-

люции животных симметрия взрослого организма эволюционировала от ассиметричной к радиальной, и далее к билатеральной, и это происходило параллельно с повышением сложности организации животных (Finnerty, 1998; Finnerty, Martindale, 1999; Martindale et al., 2002; Brusca, Brusca, 2003, 2008). Однако молекулярно-филогенетический анализ и данные эволюционной биологии развития свидетельствуют о том, что эволюция плана строения организмов представляют собой гораздо более сложный процесс (Finnerty et al., 2004; Halanych, 2004; Matus et al., 2006; Зоология беспозвоночных, 2008), и нет прямой зависимости между сложностью генетической и морфологической организации (Ball et al., 2004; Kusserow et al., 2005; Technau, 2005). Изменения типов симметрии в течение эволюции животных в основном определялись физическими факторами, структурными ограничениями (самые ранние события в развитии, которые устанавливают основной план строения, определяют набор более поздних событий, отражающихся на организации животного), и естественным отбором, эксплуатирующим щирокий круг адаптивных возможностей, предлагаемых разными типами симметрии в условиях разных условий существования или образа жизни (Manuel, 2009).

Определение симметрии унитарных организмов оказывается зачастую затруднительным – план организации часто основан на комбинации нескольких вариантов симметрии, в зависимости от того, какой уровень рассмотрения выбран. Еще сложнее обстоит дело с модульными организмами. Если определение симметрии отдельных модулей этих организмов зачастую не вызывает затруднений, то весь модульный организм зачастую выглядит диссиметричным, либо для описания таких вариантов симметрии необходимо применение понятий симметрии подобия, спиральной симметрии, теории фракталов, или их комбинаций (Заренков, 2009). При этом сходные варианты сложной симметрии наблюдаются у модульных организмов, относящихся к очень далеким в филогенетическом отношении таксонам: колониальные гидроиды, мшанки, высшие растения (Клюге, 1962; Малыгин, 2001; Ягунова, 2005; Пятаева, Косевич, 2008). Эти многочисленные конвергентные сходства в симметрии и плане организации модульных (и унитарных) организмов свидетельствуют о том, что важные изменения симметрии тела организмов не требуют появления новых генетических или регуляторных механизмов развития (Manuel, 2009).

Полипоидная стадия гидроидных (Cnidaria, Hydrozoa) преимущественно представлена модульными формами¹. В колонии гидроидов выделяют две основные части. Гидрориза, представленная преимущественно сетью трубковидных ветвящихся столонов, служит для прикрепления колонии

¹ В данной работе мы будем использовать исторически «привычные» термины «колониальные гидроиды» и «колония» гидроидов, так как до сих пор нет общепринятого и удобного в употреблении термина для обозначения модульного организма в целом.



Рис. 1. Схемы организации основных типов колоний текатных гидроидов и примеры симметрии их модулей и побегов: a – столониальная колония, δ – побегообразующая колония, e – радиально-симметричный гидрант представителя сем. Sertulariidae, e – радиально-симметричный гидрант представителя сем. Campanulariidae, ∂ – дистальная часть побега Sertularia albimaris (сем. Sertulariidae), e – участок побега представителя сем. Plumulariidae; вр – верхушка роста, врб – верхушка роста боковой ветви, г – гидрант, гт – гидротека, мп – междоузлие побега, мс – междоузлие столона, п – побег, пг – почка гидранта, сг – столоны гидроризы.

к субстрату и распространения по нему. На противоположной субстрату стороне столонов располагаются или отдельные гидранты (питающие зооиды колонии), или побеги, несущие большое число гидрантов (рис. $1a, \delta$). Следовательно, колонии гидроидов можно разделить на две группы – столониальные (с отдельными гидрантами на столонах), и побегообразующие (Наумов, 1960; Марфенин, 1993; Bouillon et al., 2006). При этом побегообразующие представители текатных гидроидов (подкласс Leptomedusae) в подавляющем числе случаев имеют побеги пространственно более упорядоченные, характеризующиеся большей регулярностью ветвления и расположения гидрантов на стволе и ветвях, по сравнению с побегообразующими представителями атекатных гидроидов (подкласс Anthomedusae) (Marfenin, Kosevich, 2004; Leclère et al., 2007, 2009; Косевич, 2012).

Основные диагностические признаки текатных гидроидов, относятся к внешнему хитиноидному скелету – перисарку. Формирование новых модулей колонии (междоузлий столонов и побегов, гидрантов – рис. 16) происходит на концах разветвленного тела колонии на основе функционирования специализированных модулей колонии – верхушек роста. Здесь же выделяется материал нового перисарка, и ему придается видоспецифичная форма, которая в дальнейшем не изменяется (Зарайский и др., 1984; Белоусов и др., 1988; Косевич, 1990, 2006; Kosevich, 2005; Косевич, Федосов, 2008; Marfenin et al., 2010). Внешний жесткий скелет служит опорой мягким тканям (ценосарку) гидроидов, и фиксирует взаимное пространственное положение всех модулей колонии.

С точки зрения морфологии мягкие ткани подавляющего большинства модулей колоний текатных гидроидов характеризуются преобладающей радиальной симметрией. Строение гидрантов и ценосарка модулей побегов свидетельствует о наличии главной орально-аборальной оси, через которую можно провести несколько плоскостей симметрии модуля (Беклемишев, 1964; Manuel, 2009) (рис. 1*в*, *г*). В междоузлиях столонов гидроризы также имеется одна главная ось, направленная от центра колонии к верхушке роста столона. Иначе обстоит дело при рассмотрении организации побегов в целом, или детальном изучении организации отдельных модулей и скелетных образований вокруг гидрантов у текатных гидроидов (напр., Наумов, 1960; Cornelius, 1979; Schuchert, 1997; Bouillon et al., 2004, 2006). В этих случаях приходится признать или отсутствие преобладающей симметрии (диссимметрия организации побегов у некоторых видов текатных и атекатных гидроидов), или преобладание разных комбинаций билатеральной и трансляционной («симметрия скользящего отражения») симметрий.

Организация отдельных морфогенетических модулей побегов² у текатных гидроидов в подавляющем числе случаев свидетельствует об их билатеральной симметрии. У верхушек роста столонов (морфогенетических модулей столонов) билатеральная симметрия проявляется в явном виде, что отражается в организации этого модуля: верхушка столона имеет явно выраженую «передне-задняя» ось, и прилежащую и отстоящую от субстрата стороны (Marfenin et al., 2010). Соответственно, имеется лишь одна плоскость симметрии. Ценосарк междоузлий столонов между побегами характеризуется продольной физиологической полярностью, но струк-

² Понятие морфогенетического модуля не совпадает с понятием модуля или междоузлия побега, используемого в морфологии или систематике гидроидных (Косевич, 2008). 108

турно выглядит радиально-симметричным. У междоузлий побегов можно выделить правую и левую, «прилежащую» и «отстоящую» («дорзальную» и «вентральную») стороны модуля (рис. 1*д*, *е*). Зачастую, билатеральность отсутствует лишь в первичном модуле колонии (первичном междоузлии побега, развивающегося из осевшей личинки), организация которого соответствует радиальной симметрии. Однако с появлением вторичных модулей и ростом колонии билатеральная симметрия модулей побегов становится очевидной и определяющей всю организацию побегов.

Дополнительные затруднения в определение симметрии побегов вносят характер ветвления побегов и вариации в расположении гидрантов в стволе и на ветвях побегов. На основании характера ветвления и взаимного расположения ветвей в побеге выделяют несколько основных типов побегов: перистые, древовидные, спирально-закрученные и с нерегулярным характером ветвления. Если учитывать и характер взаимного расположения гидрантов на стволе и ветвях побегов, то сложно определить единственный вариант формы симметрии, соответствующий данному побегу. В большинстве случаев это комбинация разных симметрийных форм, соответствующих побегу в целом и его отдельным частям (стволу и ветвям разного порядка).

В данной работе сделана попытка обосновать предположение о том, что в основе регуляции формирования как отдельных модулей колонии текатных гидроидов, так и пространственной организации их побегов, может лежать единый механизм. Показано, как на основе одного и того же механизма регуляции в результате варьирования определенных параметров развития может происходить закономерное изменение пространственной организации побегов и их симметрии, не связанное с усложнением или изменением плана организации самого организма.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В анализе закономерностей развития и формирования пространственной организации побегов у текатных гидроидов мы будем исходить из высказанного ранее предположения, что в эволюции модульной организации побеги в колонии гидроидов возникли от столониальных форм с гидрантами на ножках (рис. 2) (Marfenin, Kosevich, 2004; Косевич, 2012). Исходным и единственным типом роста побегов у текатных гидроидов следует рассматривать симподиальный тип, который может осуществляться в двух вариантах – вееровидном или серповидном (рис. 2*в*, *г*). Так называемые «моноподиальные побегами с терминальными зонами роста» (Kuhn, 1914; Наумов, 1960; Марфенин, 1993) с морфогенетической точки зрения характеризуются сильно измененным вариантом симподиального роста (Kosevich, 2007; Косевич, 2007, 2012).

Развитие первичного модуля (междоузлия) побега из осевшей личинки у текатных гидроидов начинается с закладки в центре прикрепительного



Рис. 2. Происхождение и варианты организации симподиальных побегов текатных гидроидов: *а* – столониальная колония с сидячими гидрантами, *б* – столониальная колония, гидранты с ножками, *в* – вееровидный симподиальный тип роста побега, *г* – серповидный симподиальный тип роста побега; г – гидранты, с – столоны.

диска верхушки роста побега (рис. 3). Верхушка роста в процессе своего функционирования формирует участок будущего ствола побега (междоузлие ствола в морфологическом понимании) и гидрант (с ножкой или без) (рис. 3*e*). При этом верхушка роста побега принимает участие в формировании дистального отдела гидранта, и как самостоятельный модуль прекращает свое существование. Дальнейшее нарастание оси побега в длину обеспечивается закладкой в основании ножки гидранта или в основании гидротеки очередной верхушки роста (рис. 3*e*), которая повторяет морфогенетический цикл формирования междоузлия побега (Марфенин, Косевич, 1984а; Косевич, 1990, 1991b). Таким образом, для текатных гидроидов характерен циклический морфогенез (Марфенин, 1993; Marfenin, Kosevich, 2004).

ГИПОТЕТИЧЕСКИЙ МЕХАНИЗМ

В основе предлагаемого механизма лежат две взаимосвязанные гипотезы:

1. Гипотеза позиционной информации: первичная система регуляции пространственной организации определяется относительно устойчивым скалярным свойством тканей, которое было названо позиционным значением (ПЗ) (Wolpert, 1969, 1971, 2011; Wolpert et al., 1974).



Рис. 3. Схема оседания планулы, формирования первичного междоузлия побега и определение места закладки очередной верхушки роста поблега у *Gonothyraea* loveni (сем. Campanulariidae): a – личинка (СЭМ) (из Mayorova, Kosevich, 2013), δ – осевшая личинка – прикрепительный диск первичного побега, вид сверху (СЭМ), e – схема прикрепительного диска, вид сбоку, 2 – закладка верхушки роста первичного междоузлия, ∂ – формирование междоузлия, стадия формирования средней гладкой части, e – полностью сформированное первичное междоузлие; фигурная стрелка – ингибирующее влияние гидранта, серым цветом выделена область «запрета формирования очередной верхушки роста», прямоугольником выделена область с наибольшей величиной позиционного значения, пунктирная линия – ось радиальной симметрии первичного междоузлия побега; ПЗ – величина позиционного значения, вр – верхушка роста, гт – гидротека, нг – ножка гидранта; масштабная линейка – 50 мкм.

2. Гипотеза само-активации и латерального ингибирования (Gierer, Meinhardt, 1972; Meinhardt, Gierer, 2000).

Обе гипотезы основаны на формировании градиента морфогенов, который и определяет **ПЗ**, воспринимаемое клетками развивающегося организма, и которое определяет их дальнейшее поведение. Но изначально эти гипотезы предполагали необходимость существования пары морфогенов – активатора и ингибитора – для каждой отдельно структуры в составе развивающегося организма, что создавало определенные трудности. Более приемлемой представляется модификация гипотезы позиционной информации, предложенная Беркиным (Berking, 2003, 2006). Его модель объясняет формирование градиента **ПЗ**, который служит основой для первичной «разметки» развивающегося организма или структуры. На основе первичной разметки формируются вторичные градиенты и т. д., в основе которых могут лежать те же принципы.

Основной отличительной особенностью модели Беркина является то, что минимальное число морфогенов, способных контролировать **ПЗ**, равно трем. Величина позиционного значения **D** определяется количеством вещества **A** (активатор), которое производится в клетках. При накоплении **A** в клетках **D** возрастает. Вещество **A** может выделяться из клеток, при этом позиционное значение снижается. Выделенный активатор стимулирует и его выделение из клеток, и его производство в клетках. Таким образом, есть две петли автокатализа. Далее, выделенный активатор стимулирует выделение двух ингибиторов (гетерокатализ). В выделенной форме один их них (**B**) подавляет выделение активатора из клеток, другой (**C**) – подавляет производство активатора в клетках.

На примере гидры экспериментально было показано, что существует градиент снижения величины **ПЗ** ото рта по направлению к базальному диску. В соответствие с величиной **ПЗ** в конкретном месте происходит активация вторичных систем морфогенов, отвечающих за формирование локальных структур. Предложена математическая модель на основе модели Гирера и Мейнхардта (Gierer, Meinhardt, 1972), позволяющая объяснить как закономерности почкования и регенерации у гидры, так и ветвление у стрекающих (Berking, 2003, 2006; Berking, Herrmann, 2010).

Применительно к анализу регуляции пространственной организации побегов колониальных текатных гидроидов основные положения модели заключаются в следующем:

1. Формообразовательная активность верхушки роста зависит от величины **ПЗ**.

2. Величина **ПЗ** определяется концентрацией активатора, которая возрастает по мере функционирования верхушки роста.

3. Минимальное ПЗ соответствует состоянию столона.

4. Максимальное ПЗ соответствует гипостому гидранта.

5. Новая верхушка роста *побега* закладывается в месте с максимальным **ПЗ**.

6. Существующий элемент (структура) ингибирует формирование сходной структуры вблизи себя.

Рассмотрим развитие первичного междоузлия побега на примере представителя сем. Campanulariidae (напр., *Gonothyraea loveni, Laomedea flexuosa, Obelia longissima*). У таких видов гидротеки имеют кольчатую ножку. В процессе оседания личинка прикрепляется к субстрату передним концом и распластывается по нему, принимая форму выпуклого диска, покрытого перисарком (рис. 3*a-e*). В центре выпуклой части закладывается верхушка роста побега. Возможно, определение места закладки верхушки роста связано с бывшим задним концом личинки, однако определение места е инициации легко объясняется гипотезой само-активации и латерального ингибирования (Gierer, Meinhardt, 1972). В начальный момент можно допустить, что в момент закладки верхушки роста **ПЗ** в данном месте имеет минимальную для верхушки побега величину (2-3 условных единицы),

однако превышает таковое, соответствующее состоянию столона. Поэтому верхушка роста начинает цикл формирования междоузлия побега. По мере ее функционирования величина **ПЗ** постепенно возрастает, и в соответствие с величиной **ПЗ** изменяется формообразовательная активность верхушки (рис. 3г-е). Сначала происходит формирование проксимальной кольчатой зоны междоузлия, затем следует участок «гладкого» роста с незначительным увеличением диаметра верхушки, после чего опять наблюдается «кольчатый» рост, отличающийся, однако, от проксимального участка. При достижении определенной «максимальной» величины **ПЗ** верхушка роста расширяется и формирует зачаток гидранта. Удлинение междоузлия заканчивается и происходит дифференцировка гидранта. Первичное междоузлие побега, сформировавшееся из осевшей личинки, можно в высокой степенью достоверности рассматривать как обладающее радиальной симметрией, с единственной орально–аборальной осью.

Максимальное **ПЗ** соответствует гипостому гидранта. Закладка очередной верхушки роста, которая должна продолжить нарастание оси побега, должна произойти в месте с максимальным **ПЗ**. Однако существующий гидрант ингибирует инициацию верхушки роста как на своем теле, так и на определенном расстоянии от своего основания (в соответствие с гипотезой само-активации и латерального ингибирования) (рис. 3*e*). Участок с максимальной величиной **ПЗ**, где отсутствует ингибирующее влияние гидранта, соответствует границе между средней гладкой частью междоузлия и ножкой гидранта (рис. 3*e*). На этом уровне первичного междоузлия, в произвольной ориентации и происходит закладка очередной верхушки роста побега. Произвольность закладки верхушки роста связана с радиальной симметрией как внешнего скелета, так и мягких тканей первичного междоузлия.

Новая верхушка роста, сформированная на первичном междоузлии, уже заведомо будет обладать «функциональной» билатеральной симметрией. Изначально ее прилежащая (к гидранту материнского междоузлия) сторона будет иметь **ПЗ**, несколько выше, тем отстоящая сторона (рис. 4a, δ). Поэтому в течение дальнейшего функционирования верхушки даже при условии равномерного (по окружности верхушки роста) нарастания **ПЗ** с центром активности на апексе, прилежащая сторона верхушки роста будет иметь **ПЗ** несколько выше, чем отстоящая сторона верхушки роста будет иметь **ПЗ** несколько выше, чем отстоящая сторона. Этих незначительных отличий в величине **ПЗ** достаточно для объяснения отклонения от радиальной симметрии при формировании вторичных междоузлий побегов. В зависимости от величины **ПЗ** может, например, изменяться расстояние, на котором происходит окончательное затвердевание перисарка, приводящее, соответственно, к увеличению или уменьшению диаметра перисаркальной трубки (рис. 4a) (Kossevitch et al., 2001; Косевич, 2006). Когда же граница затвердевания перисарка смещается относительно апекса верхушки асси-



Рис. 4. Возникновение диссимметрии при закладке очередной верхушки роста на первичном междоузлии побега и формирование билатерально-симметричного вторичного междоузлия в побегах с симподиальным ростом: a-z – по Berking, 2006; a – распределение величин позиционного значения (значения выбраны произвольно) в тканях в области «разрешенной» заклалки (выделена прямоугольником) очередной верхушки роста (выделена серым цветом), δ – по мере роста верхушки позиционное значение постепенно возрастает с одинаковой скоростью в тканях, окружающих верхушку; на прилежащей стороне вблизи верхушки скани имеют позиционное значение выше, чем на отстоящей стороне, что и приводит в дальнейшем к закладке очередной верхушки роста в этой области (выделена черным), в – затвердевший перисарк (толстая черная линия) служит опорой для тканей верхушки роста (показаны серым цветом) для поступательного движения. Расстояние от апекса верхушки до границы затвердевания перисарка определяет изменение диаметра перисаркальной трубки (1 – граница находится на определенном постоянном расстоянии – перисаркальная трубка имеет постоянный диаметр; 2 – граница смещается к апексу – диаметр перисаркальной трубки уменьшается; граница отодвигается от апекса – перисаркальная трубка расширяется), г – результат асимметричного сдвига границы окончательного затвердевания перисарка относительно апекса верхушки – изгиб перисаркальной трубки и изменение ее диаметра, ∂ - форма вторичного билатерально-симметричного междоузлия, точками выделен участок с максимальной кривизной, где происходит закладка очередной верхушки роста.

метрично (относительно продольной оси и в соответствие с достижением определенной величины **ПЗ**), то формируемая перисаркальная трубка приобретает изгиб при изменении диаметра (рис. 4*г*) (Berking, 2006).

В результате внешний скелет вторичных междоузлий побегов рассматриваемых колониальных гидроидов приобретает характерную билатерально-симметричную форму. У вторичных междоузлий есть главная 114



Рис. 5. Схема закладки верхушки роста побега на столоне. По мере роста столона ПЗ постепенно возрастает в верхушке роста столона (показано серыми стрелками). При достижении порогового значения (на шкале выделено толстой линией) в проксимальной части верхушки столона происходит закладка верхушки роста побега (выделена серым цветом). С началом функционирования верхушки роста побега в ней возрастает ПЗ, но одновременно в результате ингибирующего воздействия (показано черной фигурной стрелкой) в верхушке столона происходит снижение ПЗ до минимального, и цикл развития междоузлия столона начинается заново. Наличие градиента ПЗ вдоль столона приводит к появлению прилежащей (к верхушке столона) и отстоящей сторон верхушки побега (см. рис. 4). врс – верхушка роста столона, гт – гидротека, с – столон.

орально-аборальная ось и различающиеся прилежащая и отстоящая стороны (рис. 4*д*). При этом на прилежащей стороне междоузлия в основании ножки гидротеки появляется характерный, ассиметрично расположенный выпуклый участок перисарка (рис. 4*д*). Эта неоднородность формы перисарка в области, где должна происходить инициация очередной верхушки роста побега, «облегчает» и «фиксирует» место закладки очередной верхушки роста. Взаимодействие мягких тканей с внешним скелетом оказывается неодинаковым по окружности на этом уровне «материнского» междоузлия, что и используется как «сигнал» для выбора места инициации очередной верхушки роста (Kossevitch, 2002; Kosevich, 2005).

При развитии следующего междоузлия все повторяется, но междоузлие оказывается повернутым на 180 градусов вокруг главной оси относительно ориентации материнского междоузлия. Формирование всей оси побега подчиняется правилу вееровидного симподиального роста. Ось побега приобретает билатеральную симметрию, или, строго говоря, симметрию скользящего отражения. Предложенный механизм регуляции может быть использован для объяснения относительного постоянства расстояний между побегами на столоне (рис. 5) (Марфенин, Косевич, 1984b; Косевич, Марфенин, 1986). Кроме того, уже первое междоузлие побега, развивающегося на столоне, формируется билатерально-симметричным, как и любой вторичное междоузлие. У такого междоузлия можно различить прилежащую (к верхушке столона) и отстоящую (смотрящую к центру колонии, к основанию столона) стороны. Это объясняет ориентацию первого междоузлия побега относительно направления роста столона (рис. 16) у видов текатных гидроидов с симподиальным вееровидным типом роста побегов и гидрантами с ножками.

Переход от вееровидного симподиального типа роста побегов к серповидному (рис. 2г) требует двух дополнительных «условий». Первое – отсутствие четко выраженной ножки гидротеки (рис. 6). В таком случае по мере формирования междоузлия происходит постепенное увеличение диаметра верхушки роста, обеспечивающее плавный переход между междоузлием и основанием гидротеки. Такое изменение в организации междоузлия чаще всего коррелирует с уменьшением ингибирующего влияния гидранта на инициацию очередной верхушки роста побега. Это означает, что очередная верхушка роста закладывается в основании гидранта.

Среди видов текатных гидроидов с вееровидным симподиальным типом роста побегов можно проследить тенденцию к увеличению диаметра верхушки роста побега по мере формирования междоузлия и по мере роста побега (напр., Pyataeva, Kosevich, 2008а; Пятаева, Косевич, 2008). В эволюционном плане это приводит к формированию побегов с сидячими гидротеками, а также частичному или полному «срастанию» гидротек со стволом побега (рис. 6*б-г*). Однако в большинстве случаев симподиальный вееровидный тип роста таких побегов остается узнаваемым. Вместе с тем первичное междоузлие побега, развивающегося из осевшей личинки, остается радиально-симметричным (рис. 6*д*).

Второе «условие» перехода от вееровидного симподиального типа к серповидному – это ограничение увеличения диаметра верхушки побега по мере формирования междоузлия. Выполнение этого «условия» приводит к тому, что диаметр гидротеки значительно превышает диаметр верхушки роста в процессе формирования проксимальной и средней части междоузлия (рис. 7*a*).

Выполнение обоих перечисленных «условий» обеспечивает переход к серповидному симподиальному росту побега. Первичное междоузлие сохраняет радиально-симметричную форму внешнего скелета. Также как и при вееровидном симподиальном росте, любое вторичное междоузлие оказывается билатерально-симметричным. Однако в данном случае более высокое **ПЗ** на прилежащей стороне междоузлия означает, что расширение верхушки роста при переходе к формированию гидротеки на прилежащей 116



Рис. 6. Изменение организации побегов с симподиальным ростам вследствие исчезновения ножки гидранта: a – схема изменения междоузлия побега при исчезновении ножки гидранта (выделена серым цветом); δ -z – примеры появление «сидячих» (δ и z) и сросшихся со стволом побега гидротек (s): δ – терминальная часть побега Sertularella gigantea (сем. Sertulariidae), s – участок ствола побега Salacia articulata (сем. Sertulariidae) (по: Cornelius, 1979), z – терминальная часть побега Abietinaria abietina (сем. Sertulariidae), δ – первичной радиально-симметричное междоузлие Hydrallmania falcata (сем. Sertulariidae).

стороне начинается раньше, чем на отстоящей (рис. 7*a*, ср. рис. 4*z*). В результате даже «условно радиально-симметричная» гидротека оказывается расположенной диссимметрично относительно главной орально-аборальной оси вторичного междоузлия. При этом место инициации очередной верхушки роста, соответствующее таковому у видов с вееровидным симподиальным ростам, оказывается расположенным на отстоящей стороне междоузлия в основании гидротеки. Именно в этом месте максимальное **ПЗ** и отсутствие ингибирующего влияния существующего гидранта совпадает с максимальной положительной кривизной перисарка (рис. 7*a*) (Kossevitch, 2002). Как результат – на основе сходного механизма регуляции формообразования мы получаем серповидный вариант симподиального роста побегов, когда все гидротеки на оси побега (ствола или ветви) располагаются на одной стороне (рис. 7*б*, *в*).

Мы рассмотрели формирование основных, базовых вариантов побегов у текатных гидроидов. В действительности, разнообразие вариантов про-



Рис. 7. Изменение организации побегов с симподиальным ростам вследствие исчезновения ножки гидранта и ограничения увеличения диаметра верхушки роста по мере формирования междоузлия до формирования гидротеки: a – схема формирования вторичного междоузлия на первичном радиально-симметричном; серым цветом выделена область «запрета на формирование» верхушки роста, прямоугольником – зона закладки очередной верхушки роста побега; δ - β – примеры побегов с серповидным симподиальным типом роста: δ – побег *Ophinella parasitica* (сем. Kirchenpaueriidae) (по: Bouillon et al., 2006), β – участок ветви *Halopteris alternate* (сем. Halopterididae) (по: Agis et al., 2001); овр – место закладки очередной верхушки роста на вторичном междоузлии побега.

странственной организации побегов и их симметрийных форм в данной группе животных гораздо выше. Это связано с тем, что у многих видов текатных гидроидов со сложно организованными побегами ряд параметров развития (изменение диаметра верхушки роста, расстояние ингибирующего воздействия существующих структур на закладку сходных образований и т. п.) могут изменяться в зависимости от места положения на побеге (верхушка роста ствола, боковой ветви 1-го, 2-го порядка) или в колонии (первичный побег, вторичный побег и т. п.). В результате, пространственная организация и симметрийная форма частей побегов (ствол, ветви разного порядка и т. п.) может быть разной. Примеры этому иногда встречаются в описании видов (Наумов, 1960; Bouillon et al., 2004), но подробно изучены лишь для небольшого числа видов гидроидов (Косевич, Марфенин, 1986; Косевич, 1991а, 2003; Kosevich, 2006; Руаtaeva, Kosevich, 2008b; Пятаева, Косевич, 2008). Эти вариации могут быть объяснены с позиций одной обсуждаемой модели, с учетом варьирования параметров.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

На основе одного и того же базового механизма регуляции формообразования (модель Беркина (Berking, 2003, 2006), основанная на гипотезах «позиционной информации» и «само-активации и латерального ингибирования») возможно объяснение пространственной организации основных вариантов побегов у текатных гидроидов. Важными параметрами развития оказываются диаметр верхушки роста (основного морфогенетического модуля колонии) и время закладки очередной верхушки роста относительно момента завершения формирования материнской структуры (междоузлия) (Косевич, 2012). Если наше предположение верно и регуляция формообразования у колониальных текатных гидроидов осуществляется на основе модели Беркина, то мы получаем ответ на вопрос, почему у животных с преобладающей радиальной симметрией наблюдается переход к билатеральной симметрии или комбинации билатеральной симметрии (модулей) с симметрией скользящего отражения (побег колонии в целом). В основе такого изменения симметрийных отношений лежит изначально циклический характер формообразования текатных гидроидов. Связь формообразовательных циклов с симметрийными формами в данном случае подтверждается тем, что сходные пространственные отношения модулей обнаруживаются у неродственных организмов, например, у разных групп растений и колониальных гидроидов (Мамкаев, 2004).

На данный момент сложными для понимания и объяснения остаются причины изменения диаметра верхушки роста – не в течение одного морфогенетического цикла, а в онтогенезе некоторых видов гидроидов, и в эволюции этой группы в целом. План организации гидроидных остается очень консервативным, и можно было бы ожидать, что и механизм поддержания размеров (в первую очередь – диаметра двухслойной трубки тела) сохраняется у всех представителей. Вместе с тем, анализ реальных форм показывает, что диаметр трубки тела даже в пределах одного организма может различаться чуть ли не на порядок. Предложена модель, позволяющая объяснить формирование трубчатых структур и поддержание их пропорций, основанная на механизме «латеральной активации взаимно исключающих клеточных состояний» (Berking, Herrmann, 2010) (основанная, в том числе, и на гипотезе «само-активации и латерального ингибирования»). Эта модель также основана на существовании некоторых сигнальных механизмов или «морфогенов». Одними из кандидатов в морфогенетически важные сигнальные механизмы у стрекающих в последнее время рассматриваются элементы Wnt-сигнального пути (Wnt, b-catenin и Tcf) (Hobmayer et al., 2000; Hoffmann, Kroiher, 2001; Guder et al., 2006).

Другой сложный для понимания вопрос – это наличие или отсутствие ножки гидротеки у текатных гидроидов. Наличие ножки гидротеки огра-

ничивает потенциальное разнообразие пространственной организации побегов немногочисленными вариациями, основанными на вееровидном симподиальном типе роста. Функциональные преимущества наличия ножки гидротеки очевидны (определенная гибкость, предотвращающая излом перисаркальной трубки на сильном течении), но не очевидны механизмы и причины «потери» или «приобретения» ножки в эволюционном плане.

Автор выражает благодарность проф. Ш. Беркину и др-ру К. Херману (Зоологический институт Университета г. Кёльна, Германия) за конструктивное обсуждение проблемы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Зоология беспозвоночных. 2008. Т. 1. От простейших до моллюсков и артропод. М.: КМК. 512 р.
- *Беклемишев В.Н.* 1964. Основы сравнительной анатоми беспозвоночных. В 2 т. Т. 1. Проморфология. М: Наука. 432 с.
- Белоусов Л.В., Лабас Ю.А., Казакова Н.И., Баденко Л.А. 1988. Ростовые пульсации у гидроидных полипов. Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований / Ред. М.В. Колтун, С.Д. Степаньянц. Л.: Зоол. инт АН СССР. С. 47–57.
- *Догель В.А.* 1981. Зоология беспозвоночных: учебник для ун-тов. М.: Высшая школа. 603 с.
- Зарайский А.Г., Белоусов Л.В., Лабас Ю.А., Баденко Л.А. 1984. Исследование клеточных механизмов ростовых пульсаций у гидроидных полипов // Онтогенез. Т. 15. С. 163–169.
- Заренков Н.А. 2009. Биосимметрика. М.: Либроком. 320 с.
- *Клюге Г.А.* 1962. Мшанки северных морей СССР. М.-Л.: изд-во Зоол. ин-та АН СССР. 584 с.
- Косевич И.А. 1990. Развитие междоузлий побегов и столонов гидроидов рода Obelia (Campanulariidae) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 3. С. 26–32.
- *Косевич И.А.* 1991а. Регуляция строения «гигантских» побегов колониального гидроида *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae) // Онтогенез. Т. 22. С. 308–315.
- Косевич И.А. 1991б. Сравнение функционирования верхушек роста побегов и столонов в колонии *Obelia loveni* (Allm.) (Hydrozoa, Campanulariidae) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 2. С. 44–52.
- Косевич И.А. 2003. Морфология побегов *Diphasia fallax* (Johnston, 1847) (Hydrozoa, Sertulariidae) // Тр. Беломорской биол. станции им. Н.А. Перцова. Т. 9. С. 69–78.
- Косевич И.А. 2006. Механика ростовых пульсаций как основа роста и формообразования у колониальных гидроидов // Онтогенез. Т. 37. С. 115–129.
- Косевич И.А. 2007. Гетерохронии в эволюции и развитии колониальных гидроидных. Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза. Сим-

позиум с международным участием, 9–11 октября 2007 г. / Ред. Л.В. Белоусов. М.: КМК. С. 91–93.

- Косевич И.А. 2008. Что считать модулем в колонии гидроидных? // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. № 9. С. 306-–07.
- Косевич И.А. 2012. Морфогенетические основы эволюционных усложнений организации побегов текатных гидроидных (Cnidaria, Hydroidomedusa, Leptomedusae) // Изв. РАН. Сер. биол. № 2. С. 213–227.
- Косевич И.А., Марфенин Н.Н. 1986. Морфология колонии гидроида Obelia longissima (Pallas, 1766)(Campanulariidae) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 3. С. 44–52.
- Косевич И.А., Федосов А.Э. 2008. Формообразование у колониальных гидроидных: расщепление пульсирующего зачатка // Онтогенез. Т. 39. С. 345–361.
- *Малыгин А.Г.* 2001. Теория филлотаксиса. І. Геометрическая модель образования спиральных форм очередного филлотаксиса // Онтогенез. Т. 32. С. 393–400.
- *Мамкаев Ю.В.* Эволюционное значение морфогенетических механизмов // Биол. моря. 2004. Т. 30. С. 415.
- *Марфенин Н.Н.* 1993. Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб: Зоол. ин-т РАН. 152 с.
- Марфенин Н.Н., Косевич И.А. 1984а. Биология гидроида Obelia loveni (Allm.) (Campanulariidae): образование колонии, поведение и жизненный цикл гидрантов, размножение // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 3. С. 16–24.
- Марфенин Н.Н., Косевич И.А. 19846. Морфология колонии у гидроида Obelia loveni (Allm.) (Campanulariidae) // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. № 2. С. 37-46.
- Наумов Д.В. 1960. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 626 с.
- Пятаева С.В., Косевич И.А. 2008. Особенности морфологии и анатомии колониального гидроидного Sertularia mirabilis (Sertulariidae) // Зоол. журн. Т. 87. С. 1-17.
- Хадорн Э., Венер Р. 1989. Общая зоология. М.: Мир. 528 с.
- Ягунова Е.Б. 2005. Астрогенез Cribrilina annulata (Fabricius, 1780) (Bryozoa: Cheilostomata): норма и аномалии. Зоология беспозвоночных. Т. 2. С. 203–216.
- Agis J.A., Ramil F., Vervoort W. 2001. Atlantic Leptolida (Hydrozoa, Cnidaria) of the families Aglaopheniidae, Halopterididae, Kirchenpaueriidae and Plumulariidae collected during the CANCAP and Mauritania-II expeditions of the National museum of natural history, Leiden, the Netherlands // Zool. verhand. V. 333. P. 1–268.
- Ball E.E., Hayward D.C., Saint R., Miller D.J. 2004. A simple plan Cnidarians and the origins of developmental mechanisms // Nat. rev. V. 5. P. 537–577.
- *Berking S.* 2003. A model for budding in hydra: pattern formation in concentric rings // J. theor. biol. V. 222. P. 37–52.
- *Berking S.* 2006. Principles of branch formation and branch patterning in Hydrozoa // Int. j. dev. biol. V. 50. P. 123–134.

- *Berking S., Herrmann K.* 2010. A model for tube formation and branching in Cnidaria // Centr. europ. j. biol. V. 5. P. 710–723.
- *Bouillon J., Gravili C., Pages F.* et al. 2006. An introduction to Hydrozoa. Paris: Muséum national d'Histoire naturelle. 591 p.
- *Bouillon J., Medel M.D., Pages F.* et al. 2004. Fauna of the Mediterranean Hydrozoa // Scientia Marina. V. 68 P. 5–449.
- Brusca R.C., Brusca G.J. 2003. Invertebrates. Sunderland: Sinauer. 936 p.
- Cornelius P.F.S. 1979. A revision of the species of Sertulariidae (Coelenterata: Hydroida) recorded from Britain and nearby seas // Bul. Brit. mus. nat. hist. Zool. ser. V. 34. P. 243–321.
- *Finnerty J.R.* 1998. Homeoboxes in sea anemones and other nonbilaterian animals: implications for the evolution of the Hox cluster and the zootype // Curr. top. dev. biol. V. 40. P. 211–254.
- *Finnerty J.R., Martindale M.Q.* 1999. Ancient origins of axial patterning genes: Hox genes and ParaHox genes in the Cnidaria // Evol. dev. V. 1. P. 16–23.
- *Finnerty J.R., Pang K., Burton P.* et al. 2004. Origins of bilateral symmetry: Hox and dpp expression in a sea anemone // Science. V. 304. P. 1335-1337.
- *Gierer A., Meinhardt H.* 1972. A theory of biological pattern formation // Kybernetik. V. 12. P. 30–39.
- *Guder C., Philipp I., Lengfeld T.* et al. 2006. The Wnt code: cnidarians signal the way // Oncogene. V. 25. P. 7450–7460.
- Halanych K.M. 2004. The new view of animal phylogeny // Ann. rev. ecol., evol., and syst. V. 35. P. 229–256.
- *Hobmayer B., Rentzsch F., Kuhn K.* et al. 2000. WNT signalling molecules act in axis formation in the diploblastic metazoan Hydra // Nature. V. 407. P. 186–189.
- *Hoffmann U., Kroiher M.* 2001. A possible role for the cnidarian homologue of serum response factor in decision making by undifferentiated cells // Dev. biol. V. 236. P. 304–315.
- *Hyman L.H.* 1940. The Invertebrates: Protozoa through Ctenophora. N.-Y., London: McGraw-Hill book comp. 26 p.
- *Kosevich I.A.* 2005. Branching in colonial hydroids. Branching Morphogenesis / Ed. J. Davis. N.-Y.: Eurekah. com Springer Science + Business Media. P. 91–112.
- Kosevich I.A. 2006. Changes in the patterning of a hydroid colony // Zoology. V. 109. P. 244–259.
- *Kosevich I.A.* 2007. Parametric system of thecate hydroids. Intern. workshop "Hydra and the development of animal form". 17–20 September 2007 / Evangel. akad. tutz., Germany. P. 84.
- *Kossevitch I.A.* 2002. Role of the skeleton in determination of the branching points in hydroid colonie // Журн. общ. биол. Т. 63. С. 40–49.
- Kossevitch I.A., Herrmann K., Berking S. 2001. Shaping of colony elements in Laomedea flexuosa Hinks (Hydrozoa, Thecaphora) includes a temporal and spatial control of skeleton hardening // Biol. bull. V. 201. P. 417–423.

- Kuhn A. 1914. Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Teil: Die Hydroiden. Ergebnisse und Fortschritte der Zoologie / Ed. J.W. Spengel. Jena: Verlag von Gustav Fischer. P. 1–284.
- *Kusserow A., Pang K., Sturm C.* et al. 2005. Unexpected complexity of the Wnt gene family in a sea anemone // Nature. V. 433. P. 156-160.
- *Leclère L., Schuchert P., Cruaud C.* et al. 2009. Molecular phylogenetics of Thecata (Hydrozoa, Cnidaria) reveals long-term maintenance of life history traits despite high frequency of recent character changes // Syst. biol. V. 58. P. 509–526.
- Leclère L., Schuchert P., Manuel M. 2007. Phylogeny of the Plumularioidea (Hydrozoa, Leptothecata): evolution of colonial organisation and life cycle // Zool. scr. V. 36. P. 371–394.
- *Manuel M.I.* 2009. Early evolution of symmetry and polarity in metazoan body plans // Comp. rend. biol. V. 332. P. 184–209.
- Marfenin N., Kosevich I. 2004. Morphogenetic evolution of hydroid colony pattern // Hydrobiologia. V. 530–531. P. 319–327.
- Marfenin N.N., Kosevich I.A., Kraus J.A. 2010. Growth tips as specific organs in colonial hydroids. 7 Intern. Workshop Hydrozoan soc., 10–18 September 2010. Porto Cesareo, Lecce (Italy). Abstr. P. 54.
- Martindale M.Q., Finnerty J.R., Henry J.Q. 2002. The Radiata and the evolutionary origins of the bilaterian body plan // Mol. phylogenet. evol. V. 24. P. 358–365.
- Matus D.Q., Pang K., Marlow H. et al. 2006. Molecular evidence for deep evolutionary roots of bilaterality in animal development // Proc. nat. acad. sci. V. 103. P. 11195–11200.
- Mayorova T., Kosevich I. 2013. FMRF-amide immunoreactivity pattern in the planula and colony of the hydroid *Gonothyraea loveni* // Zoology. V. 116. P. 9–19.
- Meinhardt H., Gierer A. 2000. Pattern formation by local self-activation and lateral inhibition // BioEssays. V. 22. P. 753–760.
- Pyataeva S.V., Kosevich I.A. 2008a. The morphological and anatomical characteristics of the colonial hydroid Sertularia mirabilis (Sertulariidae) // Zool. zhurn. V. 87. P. 1-17.
- Pyataeva S.V., Kosevich I.A. 2008b. Soft tissue organization in some sertulariid colonial hydroids (Hydrozoa: Sertulariidae) // J. mar. biol. ass. Un. Kingdom. V. 88. P. 1703–1713.
- Schuchert P. 1997. Review of the family Haplopterididae (Hydrozoa, Cnidaria) // Zool. verhand. V. 309. P. 1-162.
- *Technau U.* 2005. Maintenance of ancestral complexity and non-metazoan genes in two basal cnidarians // Trends Genet. V. 21. P. 633–639.
- Wolpert L. 1969. Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation // J. theor. biol. V. 25. P. 1–47.
- Wolpert L. 1971. Positional information and pattern formation // Curr. top. dev. biol. V. 6. P. 183–224.

Wolpert L. 2011. Positional information and patterning revisited // J. theoret. biol. V. 269. P. 359–365.

Wolpert L., Hornbruch A., Clarke M.R.B. 1974. Positional information and positional signaling in Hydra // Amer. zool. V. 14. P. 647–663.

A SYMMETRY IN THE THECAPHORE HYDROZOA COLONIES (CNIDARIA, HYDROIDOMEDUSA, LEPTOMEDUSAE): TRANSITION FROM RADIAL TO BILATERAL SYMMETRY

I.A. Kosevich

Hydroid polyps (Cnidaria, Hydrozoa) are characterized with the dominated radial symmetry. With the help of Berking's model (Berking 2003, 2006), which is based on the position information and "self-activation and lateral inhibition" hypothesis, we analyzed the transition from radial symmetry of the primary module to a bilateral symmetry or glide symmetry of complex shoots among thecaphore hydroids (subclass Leptomedusae). We showed that regulating of three-dimensional structure and alteration of symmetry type are side effects of mechanisms of the modular organisms development's regulation, which are based on cyclic morphogenesis.

Keywords: colonial hydrozoa, cyclic morphogenesis, radial symmetry, position information, model.