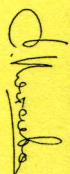


УДК 593.7

на правах рукописи



Пятаева Софья Владимировна

ПЕРЕСТРОЙКИ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ  
ОРГАНИЗАЦИИ В ОНТОГЕНЕЗЕ  
КОЛОНИАЛЬНЫХ ГИДРОИДНЫХ (HYDROZOA)

Специальность 03.00.08 – зоология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва, 2007

Заказ № 284/10/07 Подписано в печать 23.10.2007 Тираж 100 экз. Усл. п.л. 1,5



ООО "Цифровик", тел. (495) 797-75-76; (495) 778-22-20  
www.cfr.ru ; e-mail: info@cfr.ru



Работа выполнена на кафедре зоологии беспозвоночных биологического факультета Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

**Научный руководитель:**

Кандидат биологических наук

**Косевич Игорь Арнольдович**

**Официальные оппоненты:**

Доктор биологических наук

**Райкова Екатерина Викторовна**

Институт цитологии РАН, Санкт-Петербург

Кандидат биологических наук

**Краус Юлия Александровна**

Кафедра биологической эволюции

биологического факультета

МГУ им. М. В. Ломоносова

**Ведущая организация:**

**Зоологический институт РАН**

Защита состоится 26 ноября в 15 ч 30 мин на заседании диссертационного совета Д 501.001.20 в Московском государственном университете им. М. В. Ломоносова по адресу: 119991 Москва, Ленинские горы, МГУ им. М. В. Ломоносова, биологический факультет, аудитория М1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова.

Автореферат разослан 26 октября 2007 года.

Учёный секретарь

диссертационного совета

кандидат биологических наук

**Д. И. Барсова**

**ВВЕДЕНИЕ**

Тип *Spidiata* (стрекающие, или киндарии) рассматривается как наиболее просто устроенная группа из Eumetazoa (Collins et al., 2005). Киндарии отличаются от представителей других типов животных внешней радиальной симметрией тела, наличием уникальных стрекательных клеток (Voiljon et al., 2004) и единственным отверстием, которое сообщает полость тела с окружающей средой (Vrook et al., 1968).

Общепринято, что гидроидные (надкласс Hydrozoa) характеризуются наиболее простой внутренней организацией среди стрекающих. Внутри полости, которая называется гастральной (Наумов, 1960) или гастровакулярной (Thomas, Edwards, 1991), происходит переваривание пищи, отверстием служат рот. Рот окружен щупальцами, захватывающими пищу; непереваренные остатки выбрасываются также через рот (Догель и др., 1981). Стенка тела гидроидных, как и других киндарий, состоит из двух эпителиев – внешнего эпидермиса (большинство клеток которого имеют эктодермальное происхождение) и внутреннего гастродермиса (энтодермального происхождения) (Thomas, Edwards, 1991). Даже мы будем называть эти слои, соответственно, экто- и энтодермой, как принято в современной литературе по гидроидным (Ness et al., 1961). Эпителии разделяет слой нектеточной мезоглии (Thomas, Edwards, 1991).

Жизненный цикл большинства гидроидных включает чередование бесполого полиподного поколения и полового медузоидного поколения и называется **метатегетическим** (Voiljon et al., 2004). Настоящая работа посвящена детальному анализу организации полиподной стадии. Большинство гидроидных на стадии полипа представлено колонией (Наумов, 1960) – то есть, имеют модульную организацию (Rosen et al., 1979).

У большинства гидроидных эмбриональное развитие завершается формированием двухслойной личинки – планулы. Период свободного образа жизни планулы варьирует от нескольких часов до нескольких дней. После нахождения подходящего субстрата планула прикрепляется к нему передним концом, претерпевает метаморфоз и даёт начало первичному побегу (Voiljon et al., 2004).

Первичный побег образует почки стежющихся по субстрату столбцов, на которых формируются вторичные побеги, располагаяющиеся вертикально на определённом расстоянии друг от друга (Kosevich, 2006a). Снаружи тело гидроидных полипов покрыто тонкой кутикулой или жестким хитиноподобным перисарком (Наумов, 1960; Шарпан, 1973). Живые ткани, за исключением гидрантов и их ножек, объединяющие все элементы колонии, называются пеносарком (Наумов, 1960; Voiljon et al., 2004).



С общепринятой точки зрения ценосарк колониальных форм представляет собой разветвленную трубку, стенки которой образованы двумя эпителиальными слоями - эктодермой и энтодермой, разделёнными нектоточной мезоглеей. Оба слоя стенки тела представляют собой однослойный эпителий, состоящий из нескольких типов клеток (Thomas, Edwards, 1991). Однако, несмотря на небольшое число имеющихся работ по анатомии и гистологии гидроидных, такое представление о строении мягких тканей гидроидных до сих пор остается доминирующим, особенно в учебных пособиях и общих зоологических сводах (Дотель, 1981; Doiti et al., 1991). Подавляющее большинство этих работ выполнено на представителях атекатных гидроидных (подкласса Anthomedusae) (например, Bouillon, 1974; 1975; Tardent, 1981). Обобщив представленные в этих работах данные, мы пришли к выводу о том, что внутреннее строение колониальных гидроидных не укладывается в классическую схему.

Анатомическое строение текатных гидроидных (подкласс Leptomedusae) остается ещё менее изученным по сравнению с атекатными гидроидными по методическим причинам. Между тем именно текатные гидроидные характеризуются наибольшим разнообразием строения колонии и часто довольно крупными размерами (Mafrenin et al., 2004). Поэтому мы предполагаем, что для текатных гидроидных характерна и более сложная внутренняя организация.

Подавляющее большинство работ, выполненных на текатных гидроидных, посвящено их систематике. В таких работах приводятся описания морфологии наиболее типичных форм или частей колонии (например, Наумов, 1960; Nuding, 1904; Semelius, 1979; Salter, 1990; Migozzo, 1996). Между тем уже известно, что появлению крупных вторичных побегов, описания которых приводятся в таксономических работах, предшествует определенная цепь процессов в развитии колонии, связанных с ростом и перестройкой внутренней и внешней пространственной организации, характерной для первичного побега. Однако детальные сведения о развитии колониальных гидроидных в течение жизненного цикла за единичными исключениями (Mafrenin, Косевич, 1984; Kosevich, 2006a) отсутствуют.

**Цель данной работы – выявление закономерностей анатомических и морфологических изменений, происходящих при метаморфозе и формировании колонии у текатных гидроидных (Hydrozoa, Leptomedusae).**

Для достижения поставленной цели необходимо решить следующие задачи:

- 1) изучить у ряда видов гидроидных изменения анатомо-гистологической организации на наиболее важных этапах онтогенеза: свободноплывущая личинка планула –

- оседание и метаморфоз личинки – первичные побег и – стolonы гидроризы – вторичные побег и разного возраста;
- 2) исследовать особенности морфологического строения соответствующих стадий развития колонии;
- 3) реконструировать последовательность событий, происходящих при формировании колонии из личинки у исследуемых видов гидроидных.

#### **Научная новизна.**

Впервые исследованы свободноплывущие планулы и планулы на разных этапах метаморфоза у текатных видов гидроидных. Получены данные о различном поведении эктодермального и энтодермального пластов в процессе метаморфоза личинки. У *Settilaria mirabilis* и *Dumetena rutila* (Settaliidae) выявлена реорганизация нервной системы планулы при метаморфозе и формировании полипа.

Дано описание закономерного изменения морфологии и пространственной организации побегов в онтогенезе колонии *S. mirabilis*.

Впервые исследована анатомо-гистологическая организация мягких тканей (ценосарка) текатных гидроидных на всех стадиях формирования колонии. Обнаружено, что у всех исследованных представителей семейства Settaliidae на всех стадиях полипоидной организации (включая первичные побег и, стolonы, вторичные побег и) на внутренней поверхности перисарка образуется слой эктодермальной выстилки. Клетки выстилки подвижны, участвуют в углощении перисарка в течение всей жизни колонии. У видов *S. mirabilis* и *Diphysia fallax* в крупных вторичных побегах выявлена ценосаркальная сеть каналов, образованных энтодермой и погружённых в общую эктодерму. Кроме того, у *D. fallax* в проксимальных частях колонии клетки эктодермы теряют связь с мезоглеей и образуют «смешанную паренхиму» (определение В. Н. Беглемишева (1944)). Впервые в ценосарке колониальных гидроидных обнаружены элементы нервной системы.

Впервые в тканях колониальных гидроидных в обнаружены эндосимбиотические прокариотические организмы, относящиеся, по всей вероятности, к группе цианобактерий.

**Теоретическая и практическая значимость.** Полученные результаты важны для понимания путей эволюции животного царства, так как гидроидные, как представители типа стрекающих, близки в своём строении к предковым формам многоклеточных животных. Сведения об изменении организации колонии в индивидуальном развитии не только значительно дополняют таксономические описания отдельных видов, но и расширяют понимание механизмов и последовательности эволюции колониальной



организации в целом. Сведения о разнообразии анатомо-гистологического строения текатных гидродных значительно расширяют представление об устройстве мягких тканей в целом у гидродных и войдут в программу лекционных курсов по зоологии беспозвоночных.

**Аннотация работы.** Материалы работы были доложены на международном семинаре «Гидра и молекулярная логика регенерации» (2005 г., Туттинг, Германия); на международной конференции «Физиология микроорганизмов в природных и экспериментальных системах» памяти проф. М. В. Гусева (2006 г., Москва); на Втором Хорватском Конгрессе с международным участием (2006 г., Топуско, Хорватия); на Первом заседании Европейского общества по эволюционной биологии развития (2006 г., Прага); на международной конференции «Проблемы эволюционной морфологии животных», посвящённой 100-летию со дня рождения академика А. В. Иванова (2006 г., Санкт-Петербург); на Шестом международном семинаре Общества исследователей гидродных (2007 г., Плимут, Великобритания); на научных семинарах и заседаниях кафедр зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова.

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 12 работ (3 статьи и 9 тезисов).

**Структура работы.** Диссертация изложена на **224** страницах (в том числе **55** рисунков), состоит из введения, обзора литературы, методов и материалов, результатов, обсуждения, выводов, списка литературы, включённого 117 наименований (из них 23 на русском и 94 на иностранном языках), и приложения.

**Благодарности.** Автор выражает глубокую признательность научному руководителю И. А. Косевичу за помощь на всех этапах выполнения этой работы и чуткое руководство. Автор благодарен заведующему кафедрой член-корр. РАН, проф. В. В. Малахову и всем сотрудникам кафедры зоологии беспозвоночных биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова за предоставление возможности проведения данной работы, заботу и внимание; сотрудникам межкафедральной лаборатории электронной микроскопии МГУ им. М. В. Ломоносова за помощь в проведении электронно-микроскопических исследований; руководству и сотрудникам Беломорской биологической станции им. Н. А. Перлова за предоставление возможности для сбора материала; Е. В. Ворпелёвой, М. В. Глишовой, К. А. Соловьёву за помощь при сборе материала легководолазным методом; Ю. А. Краус, А. Б. Петлину, Н. Н. Марфенину, Е. С. Лобаковой, А. Э. Ждан, Н. М. Бисеровой, Е. Н. Темеревой за помощь в освоении методов и интерпретации полученных результатов. Работа была поддержана

Российским Фондом Фундаментальных Исследований, гранты № 05-04-48662-а, 06-04-48626-а, 07-04-00736-а.

## ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Обзор охватывает три подраздела. Первый посвящён описанию обшей морфологии колониальных гидродных (в том числе характеристике типов колоний, описанию различий между двумя основными группами колониальных гидродных – атекатных и текатных гидродных). Во втором подразделе описывается анатомия мягких тканей – ценосарка (данные о клеточном составе, полученные в основном в исследованиях на одиночной гидре; физиология колониальных гидродных). Третий подраздел посвящён описанию процессов, происходящих при оседании и метаморфозе личинки, – этапу онтогенеза колонии гидродных, изученном относительно подробно на примере нескольких видов атекатных гидродных.

Анализ литературных данных выявил практическое отсутствие описания внутренней организации текатных гидродных. Имеющиеся данные весьма отрывочны и в основном касаются лишь деталей организации гидранта (питающего зооида).

## МЕТОДЫ И МАТЕРИАЛЫ

Объектом исследования служили следующие виды беломорских колониальных гидродных:

### Подкласс Leptomedusae:

сем. *Sertulariidae* (*Abietina abietina* (L., 1758), *Diphysia fallax* (Johnston, 1847), *Dumetena rutila* (L., 1758), *Hyalallmania falcata* (L., 1758), *Sertularia mirabilis* (Ventill, 1873));

сем. *Stauranulatiidae* (*Gonolymusca lovani* (Allman, 1859), *Laomedea flexuosa* Alder, 1857, *Obelia longissima* (Pallas, 1766)).

### Подкласс Anthomedusae:

сем. *Scyruidae* (*Scyru lovani* (M. Sars, 1846));

сем. *Nudraestiniidae* (*Clava millicornis* Forskål, 1775)).

Использованный в работе материал был исследован стандартными методами световой и электронной сканирующей и просвечивающей микроскопии, иммуноцитохимическими методами.



## РЕЗУЛЬТАТЫ

Ниже рассмотрена организация планул и участков колонии (первичных побегов, фрагментов столонов и вторичных побегов) на примере нескольких видов текатных и атекатных гидродилых. В описании морфологии вторичных побегов мы остановились лишь на тех деталях, которые не были отмечены ранее (Наумов, 1960; Косевич, 2003; Nutting, 1904; Somelius, 1979; Kosevich, 2006a). Так как описания ценосарка в литературе за единичными исключениями отсутствуют, то основное внимание мы уделили деталям внутренней организации колониальных текатных гидродилых. Наиболее подробно мы остановились на описании организации полиподного поколения представителем сем. Setidiidae, характеризующегося высоко интегрированными колониями с крупными и сложноустроенными побегам. Организация ценосарка представителем сем. Camptodiatidae мало отличается от общепринятой схемы.

Основные сведения об организации свободнокживущей, оседающей и прорастающей планулы были получены на примере *Динамена ринии*.

Свободноживущая планула *D. rinitia* имеет двухслойную эпителиальную структуру и обширную гастральную полость. Передняя половина планулы расширена, задний конец сужен. Планула имеет большое количество включений желтка в тканях, отделимые гранулы желтка наблюдаются также и в провете гастральной полости. Никаких структур, напоминающих мышечные отростки, в тканях планулы нам обнаружить не удалось. Возможно, система мышечных отростков у планулы если и существует, то развита очень слабо. Эктодерма отделена от эктодермы тонкой мезоглеей. Прикрепление планулы происходит, по всей видимости, за счёт секрета слизистых клеток. Концентрированных на переднем конце свободнокживущей планулы, а также за счёт секрета электронно-плотных везикул в апикальной цитоплазме эпителиально-мышечных клеток, за счёт которого образуется перисарк в области прикрепления. На заднем конце планулы в эктодерме обнаружены мультитентные интерстициальные клетки (и-клетки), располагающиеся в небольшом количестве недалеко от мезоглеи.

Оседающая планула прикрепляется передним концом к субстрату, располагается почти вертикально и начинает постепенно сокращаться вдоль передне-задней оси, распластавая по субстрату передний конец и втягивая задний конец. Ткани оседающей планулы ещё содержат большое количество включений желтка. Эктодерма при оседании планулы сохраняет эпителиальную структуру. В отличие от неё эктодерма термет структуру однослойного эпителия и в процессе оседания представлена большим количеством беспорядочно расположенных клеток, среди которых наблюдается

значительное количество и-клеток, капсулы стрекательных клеток. Гастральная полость у оседающей планулы не отмечена.

Клетки переднего конца планулы в месте прикрепления начинают секретировать перисарк, который постепенно распространяется от переднего конца планулы к заднему. Жгутики при этом обнаруживаются под тонким слоем перисарка в «карманах» апикальной поверхности эктодермальных клеток или «замурованными» в перисарк.

В эктодерме в процессе оседания планулы обнаруживаются единичные слизистые клетки. Также в эктодерме постепенно увеличивается число капсул стрекательных клеток, которые дифференцируются из многочисленных и-клеток эктодермы и мигрируют в эктодерму, видимо, пронизывая мезоглею.

Как в свободнокживущей плануле, так и в плануле в течение всего процесса оседания в базальной части эктодермального пласта обнаруживаются отростки клеток, наполненные микротрубочками и везикулами с электронно-плотной сердцевинной. Это отростки нервных клеток, иногда они собраны в пучки.

Полностью осевшая планула покрыта перисарком и превращается в структуру, которая в дальнейшем будет соответствовать прикрепительному диску первичного полипа. На верхней стороне в центре прикрепительного диска формируется верушка роста. По периферии прикрепительного диска перисарк отстает от мягких тканей в виде «кайм», прилегающей к субстрату. Эктодермальные клетки, располагающиеся по периферии базальной части прикрепительного диска, ориентированы своими апикальными концами центробежно. То есть при оседании планулы клетки эктодермы «расползаются» по поверхности субстрата.

Ткани осевшей планулы ещё содержат большое количество желтка. Эктодерма сохраняет эпителиальное строение. Эпителиально-мышечные клетки эктодермы наполнены большим количеством вакуолей, участвующих в образовании перисарка, и г-ЭПР, то есть секретирование и вторичное утолщение перисарка прикрепительного диска продолжается. Эктодерма представлена большим количеством беспорядочно расположенных клеток, заполняющих практически полностью пространство внутри от мезоглеи. В эктодерме (как верушки роста, так и базальной части осевшей планулы) и в эктодерме обнаруживаются капсулы стрекательных клеток. Слой мезоглеи в районе верушки не сплошной, прерывистый. В области отверстий мезоглеи отмечены фрагменты цитоплазмы, окружённые мембраной и содержащие вакуоли с электронно-плотной сердцевинной. Скорее всего, это детенирирующие элементы нервной системы планулы, мигрирующие из эктодермы в эктодерму для последующего переваривания.



При дальнейшем прорастании планулы клетки энтодермы располагаются беспорядочно, но в области верхушки роста и в верхней части прикрепительного диска они начинают формировать эпителиальный пласт. В энтодермальных пищеварительных клетках прорастающей планулы обнаружены дегенерирующие элементы нервной системы планулы.

Свободноживущая, оседающая и прорастающая планулы *Sertularia mirabilis* также были исследованы методами просвечивающей и сканирующей электронной микроскопии и обнаруживают большое сходство с планулами *D. rimlia*, за тем лишь важным отличием, что свободноживущая планула *S. mirabilis* не имеет гастральной полости. Энтодерма свободноживущей планулы *S. mirabilis* не имеет эпителиальной организации, заполняет полностью всё пространство внутри от мезоглеи. Энтодерма представлена клетками, заполненными очень большим количеством крупных гранул желтка.

Методами сканирующей электронной микроскопии были также исследованы свободноживущие планулы и планулы на разных стадиях оседания *Sponothrua loveni*.

Экземпляры исследованных свободноживущих планул несколько различались по форме. Часть планул были удлинённо-овальные, а у некоторых экземпляров передний конек планулы был чуть расширен, а задний сужен. По всей вероятности, изменение формы планулы происходит непосредственно перед прикреплением планулы к субстрату. Гастральной полости не обнаружено, как и в случае свободноживущих планул *S. mirabilis*, энтодерма заполняет всё пространство внутри от мезоглеи. Энтодерма переднего конца планулы представлена сильно вакуолизированными клетками.

При оседании планула *S. loveni* также прикрепляется к субстрату передним концом и сокращается в передне-заднем направлении. Передний конек планулы при оседании формирует ямочку, окружённую бороздой. Внутри борозды отчетливо видны клетки, образующие филоподии, что говорит об активном взаимном перемещении клеток в процессе оседания планулы. На поверхности оседающей планулы между ресничками находится большое количество глобулярных капель и струящихся нитей — это следы выделяющегося перисарка.

Любопытно, что момент начала секретирования перисарка точно не определён и варьирует от планулы к плануле, но начинает перисарк выделяться всегда на переднем конце, а затем распространяется в направлении заднего конца оседающей планулы. Видимо, перисарк в начале формирования очень тонкий и мягкий, может впоследствии менять форму вместе с поддежащими мягкими тканями оседающей планулы. В таком случае перисарк не окончившей оседание планулы вернее было бы назвать куттикулой.

Полностью осевшая планула также по всей поверхности покрыта перисарком и имеет форму диска (или уплощённой полусферы).

Гастральная полость формируется лишь на поздних стадиях прорастания при формировании основания первичного побега, клетки энтодермы при этом формируют эпителиальный пласт.

Полученные нами в лабораторных условиях первичные побеги *G. loveni* были представлены единственным междузлимем, заканчивающимся гидрантом на кольчатой ножке. По внешнему строению междузлимие и гидрант первичного побега не отличаются от описанных в таксономической литературе у вторичных побегов *G. loveni* (Наумов, 1960). У гидранта отмечаются шупальца с многочисленными зрелыми стрекательными клетками, то есть он способен к самостоятельному планктотрофному питанию.

Методами сканирующей микроскопии также была исследована осевшая планула *Nudibrantia falsata*. Показано, что при оседании планула формирует прикрепительный диск, который мало чем отличается от описанных выше для других текатных гидроидных. Диск значительно уплощён, покрыт перисарком и формирует «кайму» по периферии, прилегающую к субстрату.

Исследования для сравнения свободноживущие и оседающие планулы текатного гидроидного *Clava millicornis* имеют сходное строение с планулами текатных гидроидных *D. rimlia*, *S. mirabilis* и *G. loveni*. Свободноживущая планула *C. millicornis* так же, как и планулы *S. mirabilis* и *G. loveni*, не имеет гастральной полости. Но в отличие от исследованных текатных гидроидных, у *C. millicornis* формирующийся по окончании оседания планулы прикрепительный диск не столь уплощён и имеет полугферрическую форму. Прикрепительный диск *C. millicornis* покрыт перисарком, но не образует «каймы» по периферии.

Подробно описана внешняя морфология колонии *Sertularia mirabilis*. Характерно, что организация первичных побегов *S. mirabilis* значительно отличается от таковой крупных вторичных побегов, описания которых известны из таксономической литературы (Наумов, 1960; Nitping, 1904).

В основании первичного побега располагается прикрепительный диск, сформировавшийся во время оседания планулы. Диаметр ствола плавно увеличивается в дистальном направлении. Первые гидротеки на первичном побеге закладываются парой практически одновременно. С ростом первичного побега последующие гидротеки в подавляющем числе случаев располагаются очерёдно в два продольных ряда. В благоприятных условиях, когда первичный побег развивается относительно



продолжительное время, от двухрядного очередного расположение гидротек переходит к мутовчатому 4-6-рядному. Ни разу не было отмечено ветвление первичных побегов.

От основания первичного побега начинают рост 1-2 столона гидроризы.

На столонках формируются вторичные побеги, размеры и организация которых зависят от количества поступающей в колонию пищи. При недостатке пищи на столонках закладываются мелкие вторичные побеги, размеры и организация которых не отличаются от таковых у первичного побега. В благоприятных условиях и при достаточном питании на столонках гидроризы формируются местные расширения, в центре которых закладывается верхушка роста крупного вторичного побега.

Крупные вторичные побеги *S. mirabilis* имеют перистое строение: боковые ветви первого порядка отходят поочередно с противоположных сторон ствола побега в одной плоскости. Строение ствола побега и ветвей различно.

Основание *ствола* отходит от центра пластинчатого расширения столона. Ствол в основании практически прямой и подразделен перетяжками перисарка на участки различной длины. В самом основании ствол лишен гидротек и перетяжки располагаются на близком расстоянии друг от друга. Чуть выше на стволе между перетяжками появляются гидротеки, расположенные чаще парами почти супротивно. Встречаются и одиночные гидротеки. Но постепенно расположение гидротек становится правильным очередным в два продолжных ряда. На некотором расстоянии от основания побега на стволе появляются боковые ветви, расположенные в норме строго поочередно. Боковые ветви лежат в той же плоскости, что и гидротеки ствола.

Боковые *ветви* на вторичных побегах растут прямолинейно и устроены однотипно. Выше основания ветви гидротеки располагаются в 4-8 продолжных рядов. Эти ряды формируются за счет одновременной закладки на верхушке роста 2-4 гидротек, расположенных на одном уровне мутовками. В каждой следующей мутовке гидротеки закладываются над промежутками между гидротеками предыдущей мутовки. Число гидротек в мутовке на боковых ветвях зависит от диаметра оси ветви. Были отмечены единичные случаи образования ветвей второго порядка, которые лежали в плоскости, перпендикулярной общей плоскости побега.

При исследовании внутренней организации фрагментов колонии всех представителей сем. Sertulariidae (первичных побегов и столон *S. mirabilis*, столона *Abitolanta abietina*, а также крупных вторичных побегов *S. mirabilis*, *A. abietina*, *H. falsata* и *Diphastia fallax*) был выявлен ряд особенностей, не известных до настоящего момента.

**Верхушка роста** имеет типичное строение: снаружи покрыта тонким перисарком, изнутри мягкие ткани на всем протяжении прилегают к перисарку (Рис. 1А). Эктодерма верхушки имеет отчетливую эпителиальную структуру. Эктодерма верхушки заметно утолщена по сравнению с эктодермой, также, скорее всего, представляет собой эпителий, но это не очевидно, так как составляющие эктодерму клетки очень сильно вакуолизированы. Эктодерма и эктодерма верхушки наполнены моруловидными клетками, участвующими в затвердевании перисарка.

На участке ствола (ветви, столона) непосредственно **под верхушкой роста** перисарк продолжается в виде двухслойной трубки (канала) меньшего диаметра (Рис. 1А). Ценосаркальный канал имеет эпителиальную организацию, но не занимает полностью пространство внутри перисаркальной трубки, прилегающей одной стороной изнутри к перисарку. Таким образом, часть осевого пространства трубки перисарка остаётся свободным. Чуть проксимальнее верхушки роста заметно, как отдельные клетки эктодермы отделяются от ценосаркального канала (в той области, где канал прилегает к внутренней поверхности перисарка), уплотняются и образуют тонкие длинные выросты, таким образом принимая форму фибробластов (Рис. 1Б). Эти клетки переходят на внутреннюю поверхность перисаркальной трубки. Так на внутренней поверхности перисарка формируется неспециализованная выстилка из уплотнённых эктодермальных клеток (Рис. 1В).

Эктодермальная выстилка подстилает изнутри перисарк на всем протяжении ствола (ветви, столона). Составляющие выстилку эктодермальные клетки образуют многочисленные тонкие выросты, идущие по внутренней поверхности перисарка или по поверхности соседних клеток. Клетки эктодермальной выстилки наполнены большим количеством г-ЭПР. Среди клеток выстилки отмечается большое количество моруловидных клеток, участвующих в затвердевании перисарка; встречаются капсулы стрекательных клеток.

Поверхность эктодермы ценосаркального канала часто образует продолженные складки (Рис. 1В). В толще складок отмечаются многочисленные моруловидные клетки, капсулы стрекательных клеток, и-клетки. На складах при исследовании методами сканирующей микроскопии отмечается, что клетки в составе складок удлинённые, образуют многочисленные выросты, то есть, скорее всего, тоже двигаются вдоль мезоглеи ценосаркального канала.

**В проксимальных частях колонии** свободное осевое пространство между ценосаркальным каналом и эктодермальной выстилкой заполнено выростами поверхности клеток эктодермы. Эти выросты тонкие и уплотнённые, наподобие ламеллоподий (или



филоподий), многократно соприкасаются друг с другом. В основании ствола и ветвей вторичных побегов эти выросты улакованы более плотно.

Кроме того, при исследовании ценосарка столона *S. mirabilis* и крупных вторичных побегов *S. mirabilis* и *D. fallax* было отмечено, что на небольшом расстоянии от верхушки роста появляется несколько дополнительных каналов ценосарка (Рис. 2А, 2Б). Каналы образованы энтодермой. Как правило, внутри каналов отмечается просвет гасгтральной полости. Снаружи энтодерма каналов окружена тонкой мезотлей. Один из каналов – главный – более крупный, берет начало от верхушки роста. Несколько меньших по диаметру вторичных каналов располагаются в просвете перисаркальной трубки вдоль внутренней поверхности перисарка. Каналы окружены общей эктодермой, формируют анастомозы между собой, образуя подобие нерегулярной сети в столоне и стволе вторичного побега *S. mirabilis*, а также в стволе и ветвях вторичного побега *D. fallax*. Интересно, что в ветвях *S. mirabilis* формируется сеть из энтодермальных каналов регулярного строения, с ячеей гексагональной формы (Рис. 3А).

У *S. mirabilis* энтодермальные каналы, окружённые общей эктодермой, располагаются лишь по внутренней поверхности перисарка, оставляя свободным часть осевого пространства (при этом в проксимальных частях колонии оно заполнено выростами эктодермальных клеток наподобие дамеллоподий) (Рис. 2Б).

У *D. fallax* энтодермальные каналы более равномерно заполняют пространство внутри перисаркальной трубки. При этом в проксимальных частях ствола вторичного побега эктодерма, окружающая энтодермальные каналы, теряет эпителиальную организацию. Вероятно, это является следствием того, что составляющие эктодерму клетки теряют связь с мезотлей, заполняя всё осевое пространство ствола побега между энтодермальными каналами. В результате эктодерма представлена разнообразными клетками неопределённой формы, расположенными беспорядочно, но плотно по отношению друг к другу. Среди них можно выделить моруловидные клетки, участвующие в затвердевании перисарка; стрекательные клетки.

**Перисарк** в проксимальных частях побегов колоний всех исследованных представителей семейства Setidiaceae значительно более толстый, чем в области верхушки, и имеет отчётливую слоистую структуру, что говорит о его вторичном утолщении в течение жизни колонии гидроидного.

**Мышечные элементы** в ценосарке исследованных колониальных гидроидных были обнаружены лишь у одного вида (*H. falcata*) в верхней части ствола побега. Здесь обнаружены слабо развитые миофибриллы, идущие перпендикулярно продольной оси

ствола вдоль мезотлеи в базальной части энтодермальных клеток ценосаркального канала. Для сравнения нами были исследованы основания гидрантов атетатных гидроидных *Clava milticosmis* и *Coryne loveni*, у которых мышечные элементы обнаружены лишь в эктодерме, но образуют здесь мощный слой мышечных отростков эпителиально-мышечных клеток. Отростки наполнены миофибриллами и ориентированы параллельно продольной оси гидранта.

Для исследования ценосарка на предмет наличия **нервных элементов** по методическим соображениям были взяты междуузлия «типанских» побегов *Ovelia longissima*. Перисарк малопроницаем для веществ, используемых в иммуноцитохимии, поэтому перисаркальную трубку было необходимо удалить с ценосарка. В случае междуузлий *O. longissima* это было трудно сделать при помощи пинцета и препаровальной иглы. Пучки нервных отростков, идущих продольно, были обнаружены в базальной части эктодермального слоя при окрашивании фрагментов ценосарка антигенами на ацетилированный тубулин. Также наличие нервных отростков в составе ценосарка было показано с помощью методов просвечивающей электронной микроскопии у *O. longissima* и *Laomedea festosa*.

При исследовании мягких тканей *S. mirabilis*, *D. fallax*, *A. abietina* и *H. falcata* мы обнаружили внутриклеточные структуры бактериальной природы с расположенными внутри тилакоидами (Рис. 3Б). В цитоплазме некоторых **бактерий** обнаружено большое количество очень плотно улакованных мембран.

### ОБСУЖДЕНИЕ

Рост колонии текатных гидроидных происходит исключительно за счёт функционирования верхушек роста (Косевич, 1990, Нале, 1960, Marfèin, Kosevich, 2004), расположенных терминально на столонах, стволах и ветвях колонии. В области верхушки происходит выделение аморфного перисарка и формирование перисаркальной трубки, нарастание мягких тканей колонии. Таким образом, самые молодые части колонии располагаются в дистальных частях колонии, а старые части находятся в центральной части колонии (Марфенин, Косевич, 1984). То есть, основные закономерности роста и развития таких модульных организмов, как колониальные гидроидные, мы можем изучить на примере лишь одного экземпляра колонии. Для этого достаточно сравнить организацию его более дистальных, то есть более молодых, и проксимальных (более старых) частей. Данный подход и был реализован в настоящей



работе. Для части видов также было исследовано строение свободнокливающей личинки и личинки на разных стадиях метаморфоза.

Анализируя полученные результаты по разным видам гидроидных, можно восстановить порядок изменений мягких тканей, происходящих при формировании колонии из свободноплавающей личинки. Подробнее мы остановимся на наиболее интересных с нашей точки зрения деталях.

Во всех исследованных случаях свободнокливающая личинка планулы имеет двухслойную организацию. Внешний пласт клеток — это эктодерма, внутренний — энтодерма, оба пласта разделены тонким слоем неклеточной мезоглии. Свободнокливающая планула лепитотрофная, клетки обоих клеточных слоев планулы наполнены большим количеством желтка. Эктодерма свободнокливающей планулы у всех исследованных экземпляров характеризуется эпителиальной организацией. В отличие от энтодермы, которая из числа изученных видов представлена эпителием лишь у исследованной планулы *D. rimia*. Также *D. rimia* — это единственный вид, в свободнокливающей плануле которого была обнаружена гасральная полость. У планул всех других исследованных видов энтодерма представлена большим количеством беспорядочно расположенных клеток. Возможно, большая часть массы энтодермальных клеток — это и-клетки, которые начали делиться и дифференцироваться уже в теле свободнокливающей планулы, готовой к оседанию. Похожие результаты были получены на примере *E. rusemosum* и *P. tiarella* (Sommer, 1990; Martin, Archer, 1997). Было показано, что у свободнокливающих планул этих видов гасральная полость отсутствует, а энтодерма наполнена желтком, большим количеством интерстициальных клеток и незрелых стрекательных клеток.

Поверхность свободнокливающей планулы во всех случаях покрыта ресничками. Мы предполагаем, что удлиненные планулы с большим количеством длинных ресничек на поверхности (такие, например, как планула *G. loveni* и *S. millisomii*) скорее всего более активно плавают в толще воды, или ползают по поверхности субстрата, чем, например, округлые планулы *S. mirabilis* с короткими ресничками. Хорошо выраженного слоя мышечных отростков не было обнаружено ни у одной из исследуемых планул. Возможно, эти отростки в теле планулы всё-таки имеются, но развиты не так сильно, как, например, обнаруженные нами мышечные отростки в гидрантах *S. millisomii* и *S. loveni*. Это представляется нам вполне логичным, так как очевидно, что гидрант во время сокращения выполняет гораздо более мощные и резкие движения, нежели планула во время передвижения в воде или ползания по субстрату.

При оседании планула прикрепляется к субстрату передним концом, распластывается по субстрату, при этом постепенно втягивая задний конец. Большое

значение при прикреплении планулы имеет экскреция слизистых клеток эктодермы планулы, а также выделение перисарка эпителиально-мышечными клетками эктодермы. Выделение перисарка постепенно распространяется от переднего конца планулы к заднему. При этом реснички оседающей планулы оказываются или замурованными в перисарк, или погруженными в «карманы» апикальной цитоплазмы клеток эктодермы, где впоследствии, возможно, «разбираются» этими клетками.

Впервые нам удалось показать, что у исследованных планул текатных гидроидных при оседании происходит не просто сокращение планулы в направлении передне-задней оси, — клетки эктодермы переднего конца планулы активно участвуют в процессе распластывания планулы по субстрату. Клетки эктодермы на переднем конце при прикреплении планулы к субстрату начинают активно двигаться центростремительно и при этом выделяют перисарк. В результате оседания происходит формирование сильно уплотнённого прикрепительного диска, по периферии которого формируется «кайма» из перисарка. Сформированный осевшей планулой прикрепительный диск полностью покрывает перисарком. В отличие от текатных гидроидных, у *S. millisomii* — единственного исследованного нами атекатного гидроидного — «каймы» по периферии осевшей планулы не наблюдалось и сформированный прикрепительный диск имел полуферрическую форму. Стадия диска выделяется при оседании планулы *P. tiarella* (Martin, Archer, 1997; Martin, 2000), но при этом, судя по приведённым в статье фотографиям, диск также скорее напоминает полуферру. При оседании *N. eschinala* (Weis et al., 1985; Weis et al., 1987) и *E. rusemosum* (Sommer, 1990) стадии диска вовсе не выделяется и полностью уплотнения планулы не происходит. Возможно, прикрепительный диск выполняет опорную функцию и необходим для лучшего закрепления первичных побегов текатных гидроидных на субстрате.

Организация эктодермального пласта в процессе оседания планулы остаётся эпителиальной, несмотря на значительные перестройки и взаимные миграции клеток двух пластов. Энтодерма же уже на самых начальных этапах оседания представляется большим количеством дифференцирующихся клеток и клеток, наполненных желтком, и в большинстве случаев полностью заполняет всё пространство внутри мезоглии. Просвет гасральной полости появляется лишь на поздних стадиях прорастания осевшей планулы, при формировании первичного побего. При этом объём энтодермы уменьшается, и она начинает приобретать черты эпителиальной организации. Уменьшение количества энтодермальных клеток происходит из-за того, что часть дифференцирующихся клеток (стрекательных, нервных, половых клеток), продвигивая мезоглию, переходят в



эктодерму. При метаморфозе и прорастании планулы превращается бо́льшая часть желтка в клетках энтодермы, что также приводит к сокращению её объёма.

Интересные перестройки происходят в нервной системе при превращении свободнокливающей планулы в полип. Нервные отростки типичного строения обнаруживаются в базальной части эктодермы свободнокливающей планулы, а также в процессе всего оседания планулы *D. rimilia* и *S. mirabilis*. По окончании оседания, по всей видимости, происходит дегенерация нервной системы планулы, и нервная система будущего полипа формируется заново. Дегенерирующие нервные элементы были нами обнаружены в энтодерме прорастающей планулы *D. rimilia*. Также в области формирующейся верхушки роста прорастающей планулы мы обнаружили нервные элементы, проходящие через отверстия в мезоглее. Скорее всего, это дегенерирующие элементы нервной системы планулы, мигрирующие из эктодермы в энтодерму для последующего переваривания. Полученные данные согласуются с уже имеющимися данными по перестройке нервной системы планулы в процессе метаморфоза (Sommer, 1990; Martin, Archer, 1997; Martin, 2000). Существует мнение, что у *H. eschmida* в процессе метаморфоза планула теряет лишь чувствительные клетки (Weis et al., 1987), а ганглиозные клетки при этом не изменяются (Weis et al., 1985; Weis et al., 1987). Точно определить природу обнаруженных нами дегенерирующих в энтодерме прорастающей планулы *Drimila* фрагментов нервных клеток не представлялось возможным. Поэтому мы также допускаем возможность, что дегенерация нервной системы личинки происходит не полностью.

На примере исследованных нами тектатных гидроидных показано, что при прорастании планулы в центре прикрепительного диска формируется верхушка роста типичного строения. При дальнейшем функционировании верхушки формируется первичный побег с гидрантом (гидрантами), способным (способными) к самостоятельному (планктотрофному) питанию. У атектатных же гидроидных формирование верхушки роста при прорастании осевшей планулы не описано. (На примере атектатного гидроида *H. eschmida* и вовсе показано, что гипостом и зачатки щупалец просто формируются из заднего, не до конца втянувшегося конца планулы (Weis, Buss, 1987)).

При исследовании мягких тканей первичных побегов, столбцов и вторичных побегов колонии тектатных гидроидных выявляется интересная деталь – мягкие ткани полностью заполняют трубку перисарка лишь в области верхушки роста (Рис. 1А). Проксимальнее трубка ценосарка всегда резко сужается и занимает лишь часть осевого пространства побега (столбона), прилегая к внутренней поверхности перисарка лишь одной

стороной. В случае всех тектатных гидроидных, принадлежавших семейству Setidiaridae, в организации ценосарка была выявлена ещё одна интересная деталь – наличие эктодермальной выстилки на внутренней поверхности перисарка (Рис. 1В). Кроме того, у двух видов (*S. mirabilis* и *D. fallax*) было отмечено ветвление ценосаркальной трубки, начинающееся проксимальнее верхушки роста и приводящее к формированию системы каналов ценосарка (Рис. 2А, 2Б, 3А).

На данном этапе изученности развития гидроидных можно высказывать только предположения о функциональном назначении дополнительных каналов и эктодермальной выстилки на внутренней поверхности перисарка. Скорее всего, формирование разветвленной системы ценосаркальных каналов связано с увеличением размеров побегов, что даёт определённые экологические преимущества для прикрепленных организмов. Для придания жёсткости высоким побегам необходимо увеличение диаметра их ствола и ветвей. Большой диаметр трубки перисарка обеспечивается увеличением диаметра верхушки роста за счёт сильной вакуолизации эктодермы верхушки. Увеличение верхушки роста происходит также при условии, что колония получает достаточно питание, и пролиферация клеток, то есть наращивание клеточного материала, находится на должном уровне. Однако увеличение диаметра ценосаркального канала (таким образом, чтобы он соответствовал диаметру трубки перисарка) в остальных, находящихся проксимальнее верхушки частях побега, скорее всего, невозможно с функциональной точки зрения. Физиологическая интеграция колонии осуществляется на основе перемещения гидроплазмы – жидкости в просвете гастральной полости гидроида (Карлсен, Марффенин, 1984; Nixley et al., 1923; Saint-Nilaité, 1930; Hale, 1960). Перемещение гидроплазмы и захват мелких пищевых частиц во многом происходит за счёт биения ресничек клеток эктодермы (Allman, 1871; Josephson, 1965). При большом диаметре канала и его просвета перемещение гидроплазматической жидкости ресничками эктодермы оказывается неэффективным. Выход из этого противоречия – ветвление канала ценосарка. При этом сохраняется функционально эффективный диаметр каналов, и значительно увеличивается площадь поверхности эктодермы, покрытой ресничками.

Также для придания жёсткости крупным побегам в первую очередь необходимо увеличение толщины перисарка. Перисарк выделяется эпителиально-мышечными клетками эктодермы (Kossevitch et al., 2001) и затвердевает за счёт фенольных компонентов, экскреторных моруловидными клетками (Knight, 1970; Kossevitch et al., 2001). Таким образом, для формирования и вторичного утолщения перисарка необходим постоянный или периодический контакт эктодермы ценосарка с внутренней поверхностью



перисарка (Knight, 1968, 1970; Kossevich et al., 2001). Постоянный контакт мягких тканей и перисарка наблюдается в области верхушки роста, где перисарк формируется наиболее интенсивно. У исследованных в данной работе представителей семейства *Septimidiidae* диаметр одного пеносаркального канала намного меньше внутреннего диаметра перисаркальной трубки, что делает невозможным даже периодический контакт между пеносарком и перисарком по всей поверхности. Поэтому происходит формирование актодермальной выстилки вдоль внутренней поверхности перисарка (Рис. 1Б, 1В). В состав этой выстилки входят эпителиально-мышечные и моруловидные клетки, отвечающие за вторичное утолщение и склеротизацию перисарка (Knight, 1970). Большое количество отростков клеток в составе выстилки, наполненных большим количеством г-ЭПР, говорит о том, что клетки, составляющие выстилку, подвижны и проявляют высокую синтетическую активность.

Наличие сложной системы каналов у текатных гидроидных упоминается лишь в сводках Дж. Дж. Алмана (Allman, 1871) и Ч. К. Наттинга (Nutting, 1904). Ч. К. Наттинг только упоминает о сложной системе каналов пеносарка у ряда видов сем. *Septimidiidae*, не говоря о строении каналов. Дж. Дж. Алман кратко описывает систему каналов у *Aemeliaria aemelia* (Plimlittidae) и приводит схематический рисунок поперечного среза ствола побега (Allman, 1871, стр. 126). На рисунке правильно изображено расположение каналов, идущих по внутренней поверхности перисарка и соединенных общей актодермой. Однако на рисунке каналы изображены отходящими непосредственно от верхушки роста, что не согласуется с результатами настоящей работы. Кроме того, Дж. Дж. Алман говорит о том, что внутренний просвет ствола побега *A. aemelia* остается совершенно свободным и незаполненным. Между тем в данной работе было отмечено, что свободное от пеносарка осевое пространство побега, особенно в базальных частях стволов и ветвей, часто заполняется выростами наподобие ламеллоподий (или филоподий) (Рис. 2Б), обеспечивающих дополнительное сообщение между каналами пеносарка и актодермальной выстилкой и общность всего пеносарка колонии в целом.

Интересным также представляется преобразование актодермы в стволе *D. fallax*. Клетки актодермы здесь теряют связь с мезоглеей, а следовательно, и эпителиальную организацию, располагаются беспорядочно и заполняют полностью пространство между энтодермальными каналами внутри просвета перисаркальной трубки. Получившаяся структура напоминает описанную В. Н. Беклемишевым «смешанную паренхимую» (Беклемишев, 1944). В отличие от опорной хордальной ткани, обнаруженной у атекатных гидроидных *Rarascorpe livei* (Voillon, 1974; 1975) и *Tyvalaria sp.* (Tardent, 1980), актодерма ствола *D. fallax* не вакуолизируется и вряд ли несет опорную функцию. Скорее,

в случае текатного гидроидного *D. fallax* опорная функция поддержания крупных побегов колонии ложится на очень толстый, многослойный перисарк. А «смешанная паренхима» в этом случае наподобие актодермальной выстилки является лишь «поставщиком» клеток, участвующих в формировании, утолщении перисарка – эпителиально-мышечных клеток и моруловидных клеток.

Новым и интересным фактом, полученным в данной работе, является отсутствие хорошо выраженной системы мышечных отростков клеток в обих эпителиальных пластах пеносарка побегов. Мышечные отростки были найдены лишь в актодерме канала пеносарка в верхней части ствола побега *H. falsata*, но развиты они очень слабо по сравнению обнаруженными нами отростками в основании гидрантов *S. millicornis* и *S. loveni*. Это объяснимо, так как ткани пеносарка не сокращаются столь активно, как гидранты. Нет необходимости и возможности для быстрых продольных сокращений каналов пеносарка – мягкие ткани ограничены в изменении своих размеров точками разветвления (Косевич, 1990). Поперечные сокращения – изменения диаметра каналов – происходят относительно медленно. То есть утверждение, что мускулатура полпа ограничена лишь гидрантом и дистальной частью ножки гидранта, как это было показано на *T. laurux* (Josephson, 1965), неверно. Скорее стоит согласиться с Ж. Буйоном, который при исследовании организации *R. livei* обнаружил мускулатуру в гидроризе, но отметил, что она развита гораздо в меньшей степени, чем у зооидов (Voillon, 1974).

Очень интересным представляется обнаружение в составе пеносарка *L. flexiosa* и *O. longissima* элементов нервной системы. До настоящего момента строение нервной системы подробно было изучено в основном лишь на примере одиночной гидры или гидрантов некоторых колониальных гидроидных (*T. laurux* (Josephson, 1965), *Sordylorhiza lascivitis* (Iha et al., 1967)). Попытки обнаружить элементы нервной системы в пеносарке не были успешными. Обнаружение нами элементов нервной системы в пеносарке не отменяет высказанных ранее предположений о возможности ненервной передачи в теле гидроидных (Ness et al., 1961) и способности эпителиально-мышечных клеток гидроидных к проведению импульса (Iha et al., 1967). Возможно, в теле гидроидных одновременно действуют несколько механизмов передачи нервного импульса, но чтобы утверждать это, необходимо дальнейшее более тщательное исследование.

Также при исследовании ультраструктурных срезов в мягких тканях *S. millicornis*, *D. fallax*, *A. abietina* и *H. falsata* найдены симбиотические бактерии, расположенные внутриклеточно (Рис. 3Б). В цитоплазме найденных симбиотических бактерий обнаружено большое количество внутриплазматических мембран, имеющих вид трубочек,



пузырьков, замкнутых дисков (тилакоидов), собранных в стопки. Такие структуры характерны для пиптоплазмы клеток фототрофных бактерий.

Скорее всего, обнаруженные симбиотические прокариоты относятся к группе цианобактерий. Эта группа полностью доминирует среди остальных бактерий в симбиотических ассоциациях с эукариотами. Современные исследователи считают, что симбиотические отношения цианобактерий и морских организмов вносят существенный вклад в круговорот азота в биосфере, и что большая часть таких симбиозов еще не открыта (Sapreiter, 2002; Raven, 2002). Еще более интересным находжение симбиотических цианобактерий в теле гидродидных представляется потому, что до сих пор о наличии симбиотических отношений кишечнополостных с цианобактериями не было ничего известно. Более того, Д.Смит в своей работе утверждает, что киндари образуют симбиотические ассоциации только с водорослями, но не цианобактериями (Smith, 1991).

## ВЫВОДЫ

1. В процессе оседания и метаморфоза личинки (планулы) изученных видов текатных гидродидных ее эктодерма сохраняет эпителиальную организацию. Эктодерма подвергается значительным преобразованиям, приобретая окончательную эпителиальную организацию лишь в начале формирования первичного побега. Большая часть нервной системы личинки разрушается, и у первичного побега нервная система формируется заново.
2. У исследованных видов текатных гидродидных сем. *Settaliidae* с характерными крупными и сложно организованнными побегами (*Settalaria mivahilis*, *Hyalittmania falsata*, *Dirphasia fallax*) формирующийся при прорастании планулы миниатюрный первичный побег сильно отгибается по размерам, внешнему строению и организации от крупных вторичных побегов. По мере развития колонии этих видов происходит закономерное изменение морфологии и пространственной организации побегов. У исследованных нами представителей сем. *Sampraliatiidae* организация вторичных побегов не отличается от таковой первичного побега.
3. У всех исследованных представителей сем. *Settaliidae* на внутренней поверхности внешнего скелета (перисарка) побегов на всех стадиях их развития за счет миграции клеток происходит формирование эктодермальной выстилки, которая обеспечивает вторичное утолщение перисарка в течение всей жизни колонии.
4. У видов *Dirphasia fallax* и *Settalaria mivahilis* (сем. *Settaliidae*) ценосарк крупных вторичных побегов представлен системой энтодермальных каналов, окруженных общей

эктодермой. Каналы формируют между собой анастомозы и располагаются по внутренней стороне перисарка. Это отгибает данные виды от большинства исследованных к настоящему времени колониальных текатных гидродидных. Ценосарк побегов которых представлен одним центральным каналом. Формирование сети каналов ценосарка связано с увеличением размеров побегов (диаметра ствола и ветвей).

5. Значительная часть осевого пространства внутри ствола и ветвей крупных побегов у исследованных видов текатных гидродидных сем. *Settaliidae* заполнена фило- и ламеллоподобными эктодермальных клеток. У *Dirphasia fallax* эктодерма ствола крупного вторичного побега на большем протяжении принимает вид паренхимы. Это может служить дополнительным отличием текатных колониальных гидродидных от атекатных (*Hudtozoa*, *Anhomedusae*), для которых сходные "перенхиматозные" ткани имеют энтодермальное происхождение.

6. В тканях исследованных видов бегоморских колониальных гидродидных обнаружены симбиотические микроорганизмы. На основании ультраструктурных данных с большой долей вероятности можно утверждать, что это прокариотические организмы, относящиеся к группе цианобактерий.

### Подписи к рисункам:

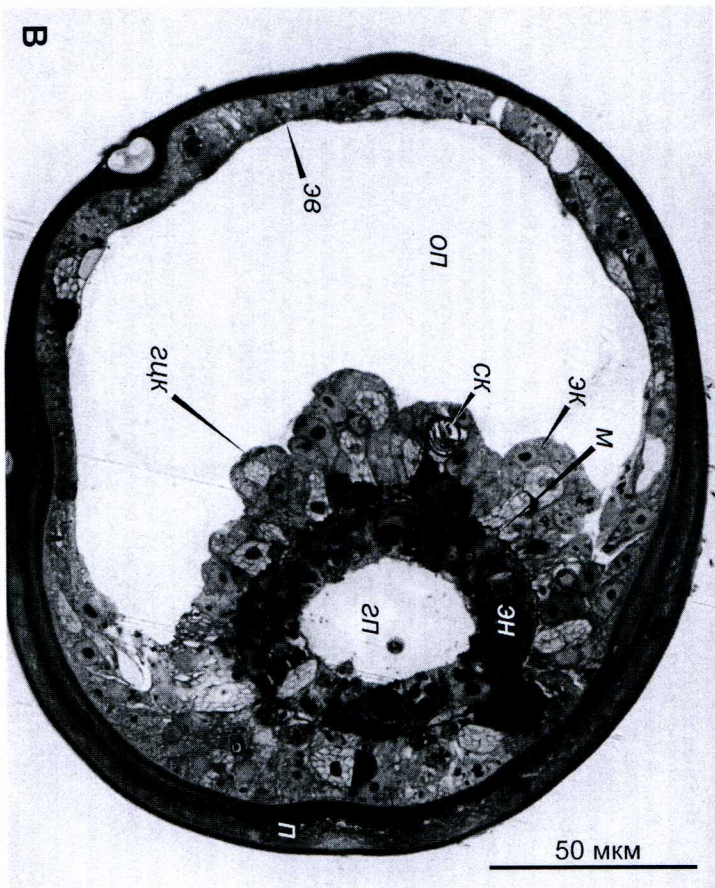
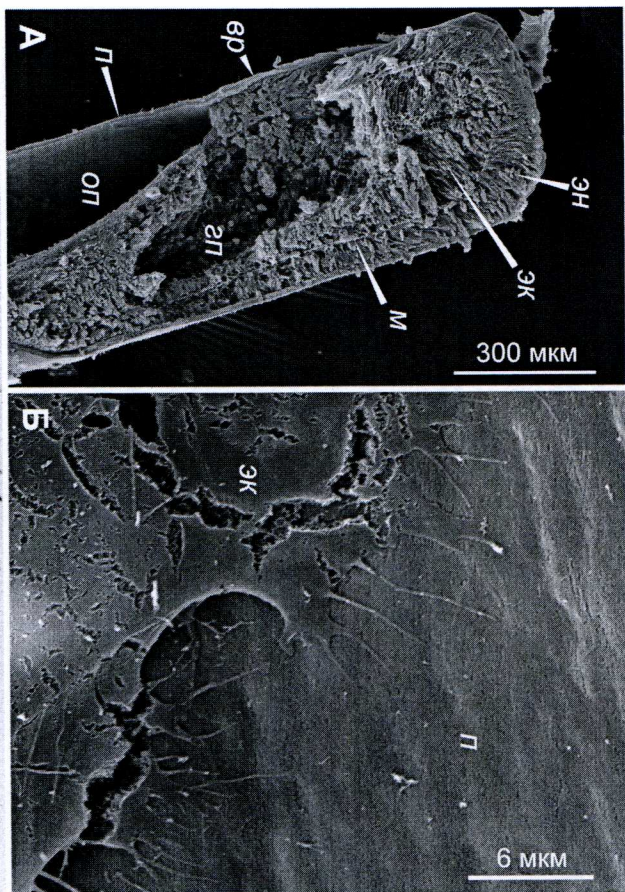
**Рис. 1.** Строение побега *Hyalittmania falsata*. А – организация дистальной части ствола побега, продольный срез (по данным СЭМ); Б – участок внутренней поверхности перисарка в месте сопряжения с эктодермой ценосаркального канала чуть проксимальнее верхушки роста (по данным СЭМ); В – организация боковой ветви первого порядка, поперечный срез; *вр* – верхушка роста, *гп* – гастральная полость, *гпк* – главный ценосаркальный канал, *м* – мезоглея, *оп* – осевое пространство, *п* – перисарк, *ск* – капсула стрекательной клетки, *эв* – эктодермальная выстилка, *эк* – эктодерма, *эн* – энтодерма.

**Рис. 2.** Организация основания ствола побега *Settalaria mivahilis*. А – общий вид. Б – поперечный срез; *бв* – боковая ветвь, *гпк* – главный ценосаркальный канал; к – вторичные энтодермальные каналы, *лв* – выросты на подложке ламеллоподобий (филлоподий), *м* – мезоглея, *оп* – осевое пространство, *п* – перисарк, *сп* – ствол побега, *эв* – эктодермальная выстилка, *эк* – эктодерма, *эн* – энтодерма.

**Рис. 3.** А – схематическое трехмерное изображение организации сети энтодермальных каналов в боковой ветви *Settalaria mivahilis* (энтодермальные каналы показаны серым цветом, эктодерма и гидранты внутри гидротек не показаны); Б – симбиотическая бактерия в клетке энтодермы *Dirphasia fallax* (по данным ТЭМ); 2 – гидротекта, *пп* – тилакоиды.

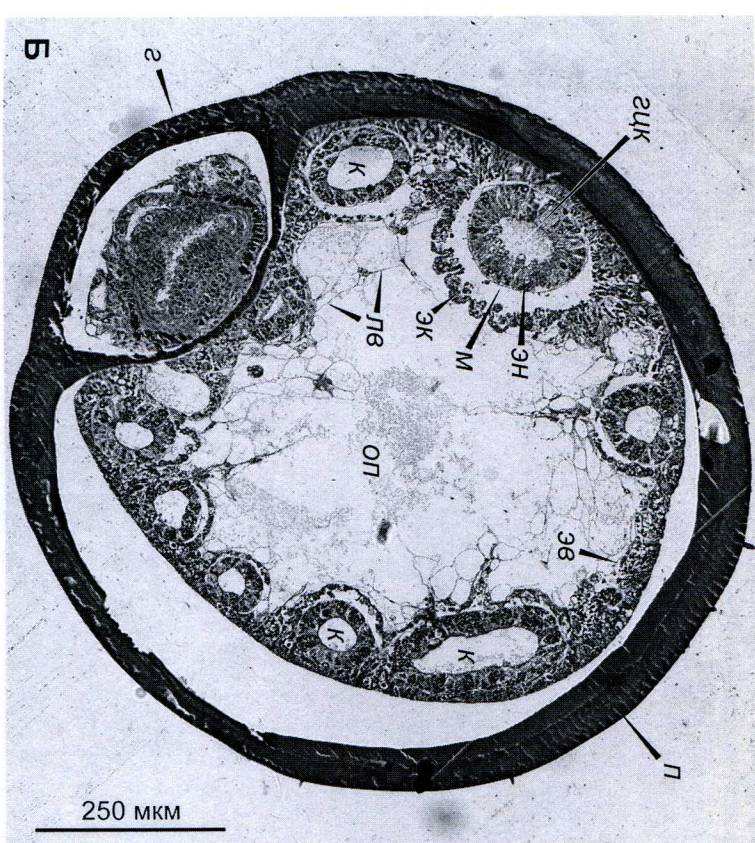
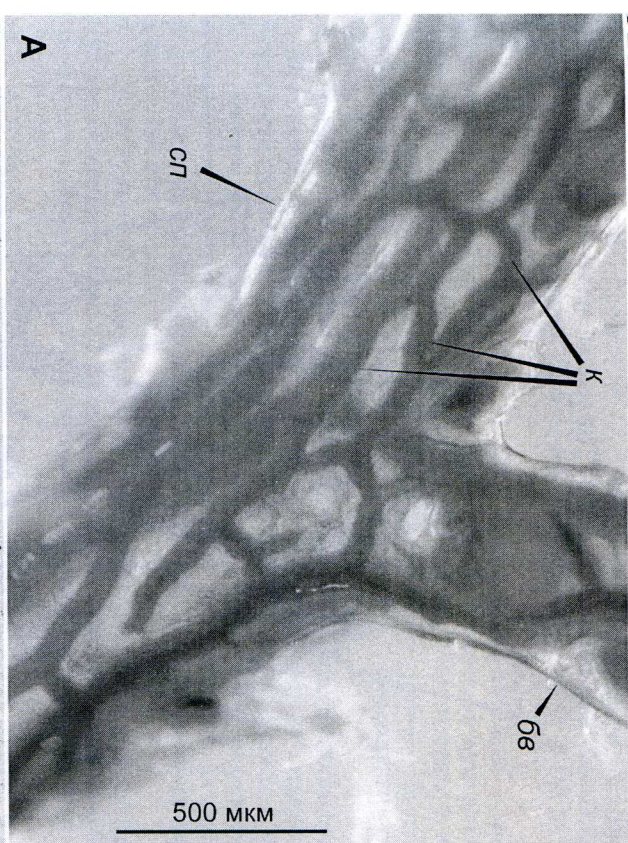


Рис. 1.



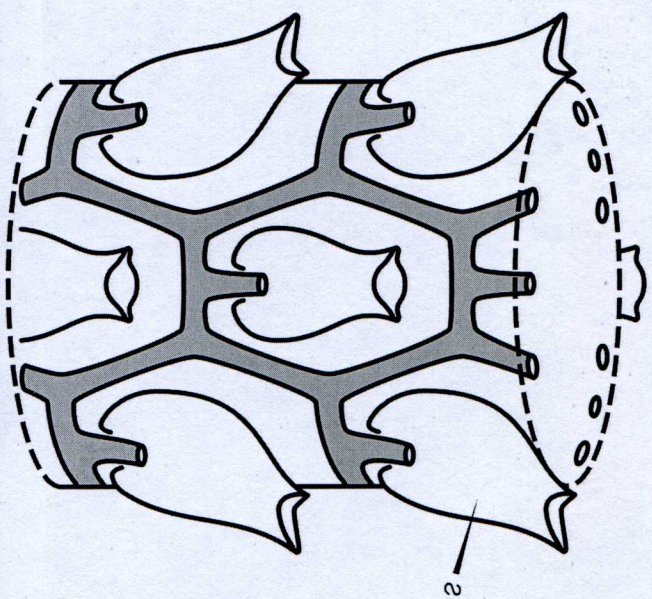
22

Рис. 2.



23





А



Б

Список публикаций по теме диссертации:

1. Пятаева С. В., Косевич И. А. **2003**. Роль соотношения эктодермы и энтодермы в морфогенезе гидроидов. – Труды Беломорской Биологической Станции им. Н. А. Перлова биологического факультета МГУ. Т.IX. М.: Т-во научных изданий КМК С. 169-178.
2. Kosevich I. A., Ryataeva S. V. **2003**. Ectoderm end endoderm – which is responsible? – International Workshop on “Nudra and the evolution of signal pathways”, Evangelische Akademie Tutzing, Germany, 15-18 September, 2003. Abstracts: P. 87.
3. Ryataeva S. V., Kosevich I. A. **2005**. Size regulations in hydroids. – International Workshop on “Nudra and the molecular logic of regeneration”, Evangelische Akademie Tutzing, Germany, 19-22 September, 2005. Abstracts: P. 96.
4. Ryataeva S. V., Kosevich I. A. **2005**. Endosymbiotic bacteria in colonial hydroids. – International Workshop on “Nudra and the molecular logic of regeneration”, Evangelische Akademie Tutzing, Germany, 19-22 September, 2005. Abstracts: P. 90.
5. Пятаева С. В., Косевич И. А., Лобякова Е. С. **2006**. Эндосимбионты колониальных гидроидов. – Труды Беломорской Биологической Станции им. Н. А. Перлова биологического факультета МГУ. Т.Х. М.: Т-во научных изданий КМК. С. 168-179.
6. S. V. Ryataeva, I. A. Kosevich. **2006**. Investigation of ectoderm surface in colonial hydroids. Proceedings of the 2<sup>nd</sup> Croatian Congress on Microscopy with International Participation. Croatian Society for Electron Microscopy, Zagreb, Croatia, May 18-21, 2006. P. 107.
7. S. V. Ryataeva, I. A. Kosevich. **2006**. Суаобактерија (?) in colonial hydroids. Proceedings of the 2<sup>nd</sup> Croatian Congress on Microscopy with International Participation. Croatian Society for Electron Microscopy, Zagreb, Croatia, May 18-21, 2006. P. 202.
8. Пятаева С. В., Лобякова Е. С., Косевич И. А. **2006**. Цианобактерии – эндосимбионты колониальных гидроидов. Вестник Московского Университета. Сер. 16. Биология. № 4. С. 39-42.
9. I. A. Kosevich, S. V. Ryataeva. **2006**. Sharing of the skeleton and tissue morphogenesis are uncoupled. - European Society for Evolutionary Developmental Biology. The First and Founding Meeting, August 2006, Prague: P. 267.
10. Пятаева С. В., Косевич И. А. **2006**. Усложнение эволюционной морфологии развитии колони текатных гидроидов. – Проблемы эволюционной морфологии животных: Тезисы международной конференции, посвящённой 100-летию со дня рождения академика А. В. Иванова. Санкт-Петербург, 30 октября – 2 ноября 2006 г. С.-Петербург, ЗИН РАН, 2006: 98-99.
11. Пятаева С. В., Лобякова Е. С., Баулина О. И., Косевич И. А. **2006**. Цианобактерии – возможные эндосимбионты гидроидных. – Физиология микроорганизмов в природных и экспериментальных системах (памяти профессора М. В. Гусева): Материалы международной научной конференции, Москва, МГУ им. М. В. Ломоносова, Биологический факультет, 16-19 мая 2006 г. - М.: МАКС Пресс 2006. С. 63.
12. Ryataeva S. V., Kosevich I. A. **2007**. Complexity in the organization of colonial hydroids within the limits of the ground plan. VI Workshop of the Nudrozoon Society. 18-30 June, Plymouth 2007. Programme and abstracts.