

ИК, большие и малые *ИК* образуют скопления по 14—20 клеток, а к 48 часам *ИК* образуют почти 1/3 клеточного состава. Они обуславливают дифференциацию специализированных клеточных типов в эпидерме (книдогенез) и в гастродерме (зимогенные клетки). Таким образом, в условиях эксплантации цитогенетические потенции клеток (в частности, *ЭМК*) реализуются значительно шире.

MORPHOGENESIS AND CELL PROCESSES IN HYDROID POLYPS *OBELIA LOVENI* AND *CLAVA MULTICORNIS*

D. G. Polteva, V. V. Donakov, L. G. Markova

Leningrad State University

Quantitative characteristics of the cell composition of the different parts of *Obelia loveni* colony and their changing during different seasons were obtained. It is shown that proportion cells and their differentiated derivatives (proportion between cnidogenic and gametogenic differentiation in particular) depends on physiological state of colony. Hydrorhysa is a depot of the interstitial cells (IC): in summer cnidogenesis takes place in its IC clusters, in autumn their IC migrate into hydrorhysa during vertical stems resorption. It is the epitheliomuscular cells (EMC) physiological activity connected with perisarc substances secretion and nutrient substances accumulation is demonstrated histochemically. It was obtained by experiments, that polyp of *Clava multicornis* can develop from epidermal fragments. Gastroderm develops owing epidermal EMC transformation. A burst of IC proliferation was noted in a day after beginning of the development. The epiderm in gastrodermal explantates forms by gastrodermal EMC migration through mesoglea (which degenerates and substitutes by new one). IC are developing by gastrodermal zymogenic cells transdifferentiation. So cytogenic potentialities of different cell lines can be realized more widely in experimental conditions (during somatic embriogenesis).

К ВОПРОСУ О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *POLYPODIUM HYDRIFORME* USSOV (CNIDARIA)

Е. В. Райкова

Институт цитологии АН СССР, Ленинград

В последнее время удалось расшифровать паразитическую часть цикла развития *Polypodium hydriforme* и на цитологическом уровне замкнуть его [69, 71, 72, 73]. Несмотря на то, что еще остаются загадочными существенные вопросы биологии этого животного, и среди них основной — функция его «женских» гонад, нам кажется уместным высказать свои соображения о положении *Polypodium* в системе книдарий.

Цикл развития *P. hydriforme* состоит из двух фаз: паразитической и свободноживущей. Паразитическая фаза включает следующие стадии, развивающиеся в ооцитах осетрообразных: двуядерная клетка, клетка в клетке, морула, планула, столон без щупалец, столон со щупальцами [72]. Стадии от планулы до stolона со щупальцами включительно инвертированы, т. е. гастродерма у них занимает наружное положение. Переход к нормальному расположению зародышевых пластов происходит непосредственно перед нерестом и выходом паразита в воду. В воде развиваются свободноживущие стадии: столон с наружными щупальцами, быстро распадающийся на фрагменты — сначала из нескольких особей, которые затем распадаются до одиночных животных. В течение всего лета одиночные полипы, имеющие разное число щупалец, кратное 6, делятся паратомией. Деление это продольное и замечательно тем, что начинается на аборальном полюсе, а ротовые конусы разделяются последними (рис. 1).

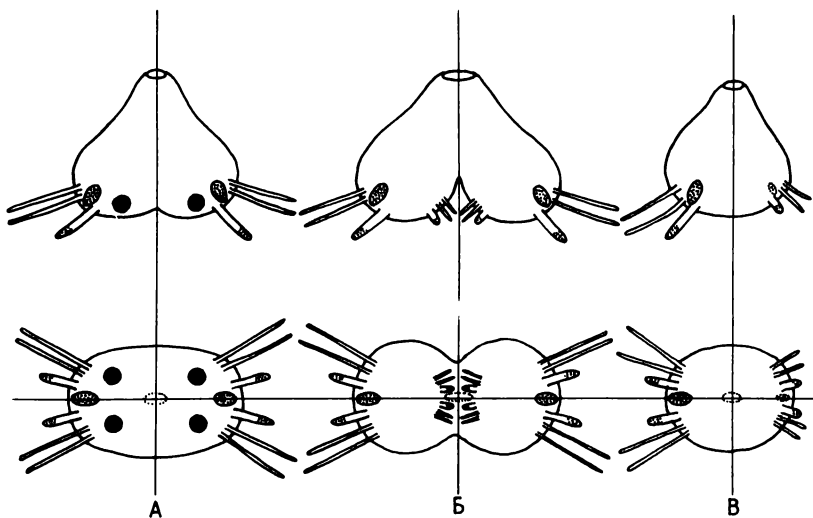


Рис. 1. Схема строения свободноживущих *Polypodium hydriforme* Ussov
Верхний ряд — вид с фронтальной стороны; нижний ряд — вид в плане. А — свободноживущая 12-щупальцевая форма с «женскими» (покрыты точками) и «мужскими» (сплошные черные) гонадами (рот на верхнем полюсе); Б — 12-щупальцевая форма в начале паратомии; В — полип вскоре после деления

Животные не прикреплены к субстрату, ведут придонный образ жизни, передвигаясь с помощью опорных щупалец. В середине лета у них в гастродерме развиваются гонады. «Женские» гонады, которые, по-видимому, не функционируют, устроены очень сложно, имеют выводные протоки, открывающиеся в гастральную полость [40, 71]. Гонады другого типа, исходно мужские, дают необычные половые клетки — двуядерные прегаметы, соответствующие мейоцитам II порядка; полностью мейоз в них завершается только на паразитической фазе цикла [70, 71, 73]

Такой цикл развития можно оценивать по-разному. Мы придерживаемся точки зрения, впервые высказанной В. М. Шимкевичем [87] и поддержанной многими зарубежными учеными [153, 96, 102, 250], о сходстве цикла развития полиподия с такими у паразитических наркомедуз. В этом случае цикл *Polypodium* рассматривается как метагенез, при котором паразитическое поколение (инвертированный столон без щупалец и со щупальцами) чередуется со свободноживущим (12- и 24 щупальцевыми особями). При таком понимании цикла паразитический столон соответствует почкующейся актиноле (т. е. полипоидному поколению), а свободноживущие особи — медузам.

Безусловно, такое толкование цикла дискуссионно. Существуют и другие точки зрения, не рассматривающие паразитический столон полиподия как отдельное поколение, т. е. трактующие цикл не как метагенез [25, 76]

С оценкой цикла *Polypodium* тесно связан вопрос о его систематическом положении. Многие авторы, основываясь как раз на сходстве жизненного цикла *Polypodium* с циклом наркомедуз, включают его в отряд Trachylida [153, 96, 102, 250]

А. Н. Липин [40, 41] и Н. А. Ливанов [37] считают *Polypodium* потомком медуз отряда Coronatae, т. е. представителем класса Scyphozoa. Л. Н. Серавин [76] считает его отдельным отрядом в классе Hydrozoa и более сходным с представителями отряда Athecata.

Поскольку мы рассматриваем цикл *Polypodium* как метагенез, похожий на таковой у паразитических наркомедуз, то остановимся на чертах сходства и различия этих животных. Паразитизм у *Polypodium* еще более акцентирован, так как паразитической стадией оказывается не только личинка и ее производное — столон, но и все доличиночные эмбриональные стадии. Бросаются в глаза также и черты цитологического сходства, а именно ранняя дифференцировка клеток в развитии. У полиподия уже на стадии II мейотического деления дифференцируются ядра будущего яйца и направительного тельца — будущего фороцита и трофамниона [70, 71, 73]. У наркомедуз фороцитами становятся бластомеры: один у *Pegantha* [Bigelow, 1909, цит. по 153] или два у *Cunina*, которые затем служат своеобразной плацентой [90]. Дробление у *Polypodium* [73] и у наркомедуз [57, 90] идет через морулу, а гастрюляция у *Cunina* сходна с таковой у *Polypodium* и идет по типу морульной деляминации [90]. Кроме того, эти животные сходны по соотношению осей симметрии личинки и взрослой формы. Для наркомедуз характерно, что главная ось симметрии планулы не становится таковой у актинолы, а затем медузы; передний конец планулы не отвечает аборальному полюсу, а задний — оральному полюсу будущей медузы. Главной осью медузы становится поперечная ось планулы [18]. То же и у *Polypodium*: продольная ось почек на столоне (будущих свободноживущих особей) соответствует поперечной оси планулы. Та-

ким образом, способ почкования столона отвечает почкованию актинолы, но у полиподия к нему добавляется еще и продольное деление образующихся почек. Впоследствии каждая почка столон дает взрослую одиночную свободноживущую особь, аналогично тому, как каждая «вторичная» актинола наркомедуз дает взрослую медузу, превращаясь в нее целиком.

Свободноживущих полиподиев можно рассматривать и как полипов [39, 81, 76], и как медуз с редуцированным зонтиком и органами чувств [37, 40, 41, 153, 68, 250]. Медузы с редуцированным зонтиком описаны у аберрантных форм, живущих в псаммоне (*Halammohydra* и др.) [198, 231, 232], или же у глубоководных медуз, как *Tetraplatia* (отряд Pteromedusae) [194].

Щупальца у *Polypodium* расположены вблизи аборального конца тела, имеют сплошную энтодермальную ось и снабжены всего одним типом стрекательных капсул — атрихами изоризами. Так же устроены щупальца и книды наркомедуз, только у них описаны еще и апотрихи изоризы.

В целом цикл развития *Polypodium* сравним с таковым наркомедуз. Кроме того, совпадают оси симметрии, строение щупалец, их расположение, тип книд, приспособления к паразитизму. Таким образом, мнение Шимкевича [87] и других перечисленных выше авторов о принадлежности *Polypodium* к наркомедузам находит довольно веское подтверждение.

Однако имеются факты против отнесения *Polypodium* к наркомедузам. Отчасти это также и признаки, отличающие *Polypodium* не только от животных этого подотряда, но и от всех гидроидных вообще. Это — двулучевая симметрия на всех постларвальных стадиях в сочетании с билатеральной (см. рис. 1), своеобразная паратомия, гастродермальное происхождение и сложная анатомия «женской» гонады, инверсия слоев клеток на большей части цикла, цитологические особенности гаметогенеза в половых железах обоего типа и ряд других цитологических признаков.

Поясним эти различия. Свободноживущие особи *Polypodium* имеют двулучевую симметрию (см. рис. 1), которая на время становится билатеральной, когда особь только что разделилась надвое и пока новые (дочерние) щупальца не доросли до размера прежних (материнских). Таким образом, у каждой особи полиподия щупальца с одной стороны тела старше, чем с другой, и в интервале между делениями животное оказывается в разной степени симметричным, точнее, билатерально-симметричным (рис. 1, В). «Женские» гонады также располагаются в соответствии с принципом двулучевой симметрии: одна плоскость симметрии проходит через них, а другая — между ними (рис. 1, А, Б). После деления у дочерних особей остается только одна «женская» гонада, лежащая в основании более длинных щупалец (рис. 1, В), т. е. по этому признаку животное становится билатерально-симметричным. Вторая гонада, в основании вновь образованных щупалец, уже никогда по размеру и развитию не

догоняет первую. Положение «мужских» гонад также подчиняется принципу двулучевой симметрии (рис. 1, А), а деления особей с «мужскими» гонадами обычно не бывает. Уникальный характер паратомии у *Polypodium* показан на схеме (рис. 1, Б) Ротовые конусы разделяются последними, рот не окружен щупальцами и соответствует месту отрыва почки от столона.

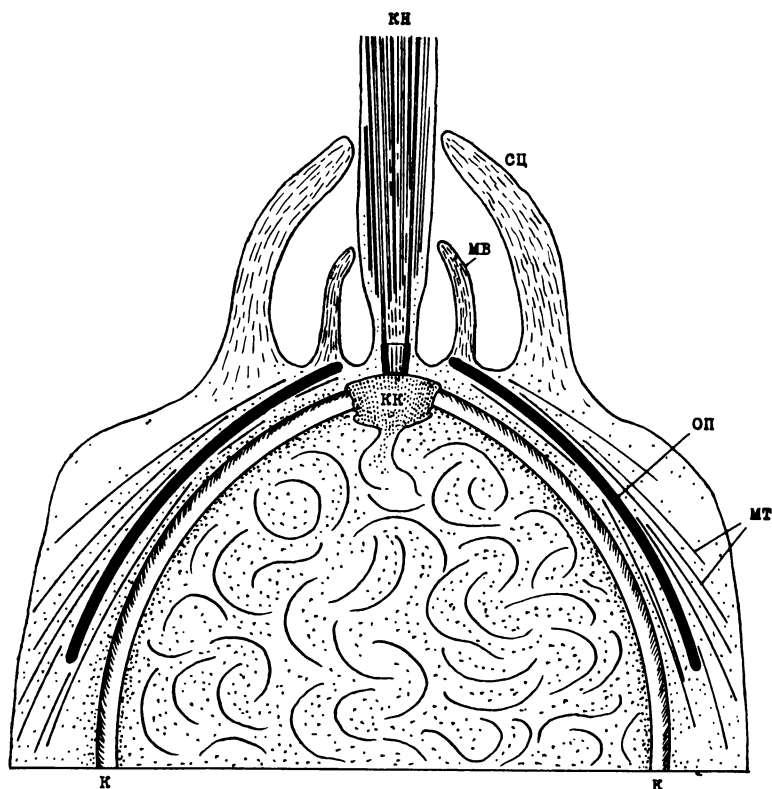


Рис. 2. Схема строения книдоцильного аппарата стрекательной капсулы полиподия

Книдоциль (кн) укреплен под крышечкой капсулы (кк), мв — микровилли; ит — икротрубочки, оп — опорные палочки, к — стрекательная капсула, сц — стереоцилы

Кроме этого, *Polypodium* обладает рядом уникальных цитологических признаков. Это — раздельность эпителиальных и мускульных клеток. Частично такое же обособление миоцитов встречается у представителей класса Cnidozoa [250], у которых, однако, есть и эпителиально-мышечные клетки. Строение книдоцильного аппарата в стрекательных капсулах *Polypodium* пока что представляется нам уникальным: кинетосома книдоциля крепится непосредственно над крышечкой стрекательной капсулы (рис. 2),

и весь книдоциль не смещен эксцентрично от капсулы, как это свойственно книдам остальных книдарий. Аберрантный мейоз, длительная гаплофаза, наличие высокополиплоидных клеток, выполняющих трофическую функцию [71], функционирование гонады в качестве гаметофора, переориентация пола мужской гонады — также специфические признаки *Polypodium*, которые, по-видимому, возникли как приспособление к внутриклеточному паразитизму. Все перечисленные выше уникальные черты организации *Polypodium*, как адаптивные к паразитизму, так и необъяснимые с этих позиций (сложная анатомия «женской» половой системы, строение книдоциля, обособленность мускульных клеток), препятствуют его отнесению не только к отряду Trachylida, но и классу Scyphozoa вообще.

Вывод А. Н. Липина [40] о принадлежности *Polypodium* к классу Scyphozoa и о его родстве с медузами отряда Coronatae не подтверждается ни морфологическим и, ни цитологическими данными. Кроме того, сцифоидные — морские обитатели и не имеют склонности к паразитизму. Единственный признак, сближающий *Polypodium* с этими медузами — строение гастродермальных гонад по типу гастродермальной складки, но гонады у *Polypodium* устроены гораздо сложнее, чем у сцифоидных.

На основании собственных исследований цикла развития, морфологии и цитологии последовательных стадий его развития и анализа полученных данных мы пришли к выводу о том, что *Polypodium* заслуживает выделения его в новый класс Polypodiozoa, пока с одним представителем — *Polypodium hydriforme*.

КЛАСС POLYPODIOZOA

Д и а г н о з. Одиночные, полупаразитические книдарии, обитающие в пресных водах. Свободноживущая стадия — придонные малоподвижные животные медузоидного происхождения, с редуцированным зонтиком, передвигающиеся по дну с помощью щупалец. Количество щупалец кратно 6. Щупальца имеют гастродермальную ось. Мускульные клетки отделены от эпителиальных. Эпидермальные клетки лишены жгутиков. Стрекательные капсулы — атрихи изоризы снабжены книдоцилем, укрепленным над крышечкой капсулы. Животные размножаются продольным делением, начинающимся с аборального полюса. Нервная система диффузная. Гонады двух типов, гастродермальные. Животные раздельнополы, но могут временно быть гермафродитами (протерогинический гермафродитизм). Гонады одного типа — «женские» — имеют выводные протоки, но не дают зрелых половых продуктов. Гонады второго типа (исходно мужские) продуцируют одновременно большое количество двудерных клеток (прегамет), которые остаются в гонаде и выводятся из тела животного вместе с гонадой, целиком превращающейся в гаметофор.

Гаметофоры прикрепляются к субстрату с помощью стрекательных капсул. Дальнейшее развитие проходит внутри ооцитов осетровых. Эмбриональное развитие и формирование личинки и столона длится несколько лет. Эмбриогенез и все дальнейшие стадии развития согласованы с ходом нормального оогенеза осетровых. Во время эмбрионального развития образуется морула, гастрюляция проходит по типу морульной деляминации. Планула и столон инвертированы. Питание на паразитической фазе осуществляется с помощью высокополиплоидной клетки — трофамниона — гомолога II направительного тельца. Столон размножается вегетативно, образуя почки (зачатки будущих свободноживущих особей) со щупальцами, лежащими внутри почек. Почки на столоне делятся продольно, так что из одной планулообразной личинки внутри одного ооцита в итоге образуется около 40—90 почек, в зависимости от размера зараженного ооцита. Перед нерестом рыбы столон с почками выворачивается внутри икринки эпидермой наружу и выметывается вместе со здоровой икрой. В воде каждая почка становится отдельной свободноживущей особью с 1—24 щупальцами.

По-видимому, *Polypodiozoa* имеют общего предка с *Hydrozoa*, который был близок к наркомедузам, так как черты сходства с последними у *Polypodium*, как было показано, весьма велики. По мнению Ж. Буйо [103] Наркомедузы — одно из наиболее примитивных семейств в классе *Hydrozoa*.

Эволюция *Polypodium* шла, по-видимому, по пути адаптации ко внутриклеточному паразитизму в яйцах осетровых и привела к упрощению его некогда сложной организации. Желателен видовой анализ полиподиев из разных хозяев и географических зон. Возможно, что такой анализ позволит выявить новые виды *Polypodium* и внести новые данные для уточнения положения этого животного в системе.

ON THE SYSTEMATIC POSITION OF POLYPODIUM HYDRIFORME USSOV, 1885

E. V. Raikova

Institute of Cytology Ac. Sci. USSR, Leningrad

Life cycle of *Polypodium hydriforme* is considered as metagenesis like that of the Narcomedusae one. Anatomical and cytomorphological characters of these groups of animals are compared. However, the unique organization of *Polypodium* (complex female gonads with gonoducts, separate epithelial and muscle cells, inversion of germ layers during the period of parasitic life, aberrant meiosis, position of cnidocil above operculum of cnidae, adaptation to intracellular parasitism) brings us to consider it as a representative of a new class of Cnidaria — *Polypodiozoa*.