

- Азими Ш. А. и др. К вопросу о выборе глубин погружения электроискрового источника давления при сейсмоакустических исследованиях на акваториях. «Прикладная геофизика», 1971б, № 65.
- Азими Ш. А. и др. Импульсные и переходные характеристики сред с линейными и квадратичными законами поглощения. «Физика Земли», 1968, № 2.
- Азими Ш. А. и др. Экспериментальные исследования электроискрового источника импульсов давления в морской воде. В сб.: «Комплексные исслед. природы океана», вып. 4. Изд-во МГУ, 1973.
- Иоффе А. И., Наугольных К. А., Рой Н. А. О начальной стадии электрического разряда в воде. «ПМТФ», 1964, № 4.

H. H Марфенин

**АНОМАЛИИ ФОРМЫ ПОБЕГА КОЛОННИ
DYNAMENA PUMILA (HYDROZOA, LEPTOLIDA)**

В настоящей работе представлены результаты сбора на протяжении ряда лет экземпляров побегов *Dynamena pumila* ненормальной для данного вида формы¹. Насколько известно, подобная работа по гидроидным полипам никогда раньше не проводилась, что является досадным упущением. Правильные колонии гидроидных полипов, особенно из сем. *Sertulariidae*, обладают рядом уникальных свойств. Одно из них — циклическое воспроизведение одной и той же формы в течение роста колонии — позволяет наблюдать результаты естественных экспериментов природы. Наиболее ярко это представлено у колоний из рода *Dynamena*, в частности у *Dynamena pumila*.

Нормальные побеги *Dynamena pumila* состоят из двух рядов супротивно расположенных гидрантов, которые отходят от общего тела колонии — ценосарка (Наумов, 1960). Хитиноидная тека покрывает побег снаружи, фиксируя форму, принимаемую им во время роста. Пара супротивно расположенных гидрантов образует междуузлие. Между собой междуузлия разделены толстыми или тонкими перетяжками, которые обычно правильно чередуются в побеге (рис. 1). Во фронтальной плоскости основного находятся боковые побеги, которые отходят от нижних частей междуузлий и имеют такое же строение, что и основной побег. На стволе и ветвях многих побегов в период размножения появляются гонофоры. Форма их гонотеки овальная, нижний ее конец вытянут в короткую ножку. Гонофоры отходят перпендикулярно от фронтальной плоскости побега лишь с одной его стороны. Между собой побеги соединены нитевидной гидроризой. Рост колонии осуществляется верхушками роста гидроризы и ценосарки побегов.

Материал был собран в Ругозерской губе Белого моря в течение пяти лет начиная с 1968 г. Работа проводилась на Беломорской биостанции МГУ. Всего за это время при просмотре очень

¹ Тезисы части данной работы опубликованы раньше (Марфенин, 1972).

большого материала было обнаружено 27 видов аномалий, встречающихся неодинаково часто. Каждый оригинальный экземпляр изучался под микроскопом и затем зарисовывался с помощью рисовального аппарата. Кроме того, для учета частоты встречаемости различных аномалий было исследовано 470 побегов. Для того чтобы данная выборка была репрезентативной, исследование проводили в два этапа. На первом этапе были проанализированы молодые (одно- и двухлетние) колонии. Для этого, по описанной ранее методике (Марфенин, 1973), каждая колония картировалась, что давало возможность точно установить ее границы, после чего под микроскопом исследовался каждый побег колонии. Всего было изучено 17 колоний, которые состояли из 237 побегов. На втором этапе исследовались старые колонии. Их границы практически невозможно установить, поэтому пришлось идти по другому пути. На слоевищах фуксусов со сплошными зарослями старых колоний просматривались подряд все побеги до тех пор, пока выборка не стала равна 233 побегам. В результате было исследовано практически одинаковое количество побегов у молодых и старых колоний.

В таблице приведен полный список обнаруженных автором аномалий формы побега с указанием частоты встречаемости их в выборке (470 побегов). Искусственные аномалии, полученные при экспериментальном вмешательстве, не включены в этот список. На рисунках соответствующие аномалии пронумерованы в том же порядке, что и в таблице.

Далее приводятся описания аномалий с некоторыми комментариями в тех случаях, когда по поводу механизма образования аномалии есть какие-либо сведения или гипотезы.

1. Изгиб ствola может происходить в самые различные стороны относительно побега. Наибольший угол отклонения равен 90°.

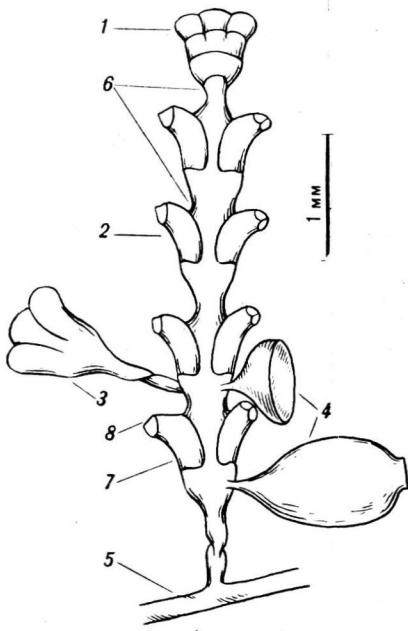


Рис. 1. Схема строения нормального побега *Dynatena pumila*:

1 — верхушка роста основного побега (изолиниями изображены последовательные стадии роста); 2 — основной побег; 3 — боковой побег; 4 — гонофоры на разных стадиях развития; 5 — гидrorиза; 6 — перетяжки; 7 — гидротека; 8 — устье гидротеки

**Полный список аномалий формы побега колонии гидроидного полипа
Dupatena rutila с указанием частоты встречаемости аномалий в выборке
(470 побегов)**

№ аномалии	Название аномалий	Частота встречаемости
Первая группа		
1	Изгиб ствола	11
2	Ствол прижимается к одному из гидрантов	2
3	Утолщение на стволе	21
4	Поворот плоскости колонии вокруг собственной оси	1
5	Отросток	1
6	Самостоятельное образование гидрантов и ценосарка	—
7	Три ствола основного побега	—
8	Два гидранта без ценосарка между ними	2
9	Длинный гидрант	9
10	Из гидротеки растет гидрориза	—
11	Боковой побег расщеплен из гидротеки	—
Вторая группа		
12	На верхушке побега гидрант	2
13	Вместо бокового побега гидрант	—
14	Гидрант растет перпендикулярно фронтальной плоскости побега	1
15	Боковой побег растет перпендикулярно фронтальной плоскости основного побега	1
16	Два боковых побега рядом	2
17	Боковой побег переходит в гидроризу	—
18	Боковой побег из пазухи гидротеки	1
19	Боковой побег в виде триады бластостилей	—
20	Цилиндрическая длинная перетяжка	1
21	На одном междуузлии две пары гидрантов	—
22	Побег растет из гонотеки	—
Третья группа		
23	Поочередное расположение гидрантов	9
24	Однорядное расположение гидрантов	26
25	Переход однорядного расположения гидрантов в двухрядное	—
26	Переход двухрядного расположения гидрантов в однорядное	2
27	Трехрядное расположение гидрантов	—

Местом изгиба является исключительно перетяжка. Возникает после приостановки роста побега в том случае, если при начале очередного периода роста верхушка ценосарка растворяет хитиновую теку не наверху, а сбоку. Кроме того, аномалия возникает в том случае, если растущий побег встречает на своем пути препятствие.

2. Ствол прижимается к одному из гидрантов. Вырастает как бы часть ценосарка, на которой образуется тонкая перетяжка.

Вероятно, вначале на ценосарке должна была возникнуть толстая перетяжка, однако после приостановки роста образовалась тонкая перетяжка. В результате получился уродливый переход от широкого основания к узкой перетяжке.

3. Утолщение на стволе. Утолщение ценосарка между двумя парами гидрантов. Диаметр утолщения равен 1,25—2,0 диаметра перетяжки. Обычно возникает одно утолщение, но может быть и два. Утолщение возникает в случае приостановки роста верхушки (еще не расчленившейся в верхней части на три зачатка) с последующим ростом только центральной части верхушки.

4. Поворот плоскости колонии вокруг собственной оси. Местом поворота является тонкая перетяжка. Поворот может быть на самый различный угол, вплоть до 90°. Возникает после приостановки роста. Часто сопровождается формированием косой перетяжки после начала следующего периода роста. В норме косая перетяжка образуется только на зачатке основного побега при его образовании на гидроризе.

5. Отросток представляет собой остановившуюся в росте цилиндрическую верхушку. От ее основания отходит продолжение побега, тека которого значительно более светлого оттенка, чем отросток с нижележащей частью побега. Это указывает на длительную остановку роста побега, может быть, из-за уродливой верхушки.

6. Самостоятельное образование гидрантов и ценосарка. Оба гидранта и ценосарк выросли из соответствующих зачатков остановившейся в росте верхушки. Тека зафиксировала форму верхушки в момент остановки роста. На этой стадии верхушка всегда бывает уже расчлененной на три зачатка.

7. Три ствола основного побега. Аномалия аналогична предыдущей за исключением того, что из всех трех зачатков остановившейся в росте верхушки образовались побеги.

8. Два гидранта без ценосарка между ними. Аномалия свойственна верхней паре гидрантов побега. В крайнем своем выражении аномалия представлена двумя гидрантами, между которыми отсутствует ценосарк. Чаще остается ничтожное место для ценосарка, в котором невозможно его нормальное существование. Из экспериментов ясно, что аномалия возникает при голодании колонии, когда перестает расти верхушка, которая находится на поздних стадиях роста. В этом случае гидранты все равно дорастают до конца, хотя все междоузлие образуется меньших, чем обычно, размеров.

9. Длинный гидрант представляет собой необычное удлинение гидротеки. Все остальные ее морфологические характеристики обычно остаются нормальными. Часто гидротека как бы торчит в сторону, оказываясь почти не контактирующей своей прилежащей стороной с ценосарком. Аномалия возникает либо после дедифференцировки гидранта, о чем свидетельствует след устья старой гидротеки при повторном возникновении гидранта (рис. 2, 9а);

либо в результате задержки дифференцировки зачатка гидранта (рис. 2, 9б).

10. Из гидротеки растет гидрориза. На гидротеке видны ясные следы устья. Это означает, что в гидротеке был нормальный гидрант, который рассосался (дедифференцировался). При повторном росте зачатка образовалась гидрориза.

11. Боковой побег растет из гидротеки. Аномалия полностью аналогична предыдущей за исключением того, что из зачатка рассосавшегося гидранта при повторном росте образовалась не гидрориза, а боковой побег.

12. На верхушке побега гидрант. Гидрант ненормален по форме, что выражается либо в его больших размерах, либо в необычной искривленности гидротеки. В результате этой аномалии дальнейший рост побега становится невозможен.

13. Вместо бокового побега гидрант. Гидрант в общих чертах нормален, однако образуется в необычном месте: в нижней части междоузлия, где обычно возникают боковые побеги.

14. Гидрант растет перпендикулярно фронтальной плоскости побега. Гидрант нормален по форме и местоположению, но изгиб его гидротеки происходит в плоскости, перпендикулярной фронтальной, тогда как должен происходить в рамках последней.

15. Боковой побег растет перпендикулярно фронтальной плоскости основного побега. Боковой побег образуется в плоскости, перпендикулярной фронтальной. Растет он от нижней части междоузлия. По форме нормален.

16. Два боковых побега рядом. Оба побега нормальны по форме и растут из положенного места. Аномально то, что из одного места образуются два побега. В норме два побега из одного междоузлия могут образоваться только супротивно.

17. Боковой побег переходит в гидроризу. Ценосярк боковой ветви продолжается сверху в гидроризу. Можно было бы предположить, что такая аномалия возникла при повторном росте побега после частичного рассасывания, однако нет никаких следов остановки роста на теке.

18. Боковой побег из пазухи гидротеки. Аномалия представляет собой оригинальный вид раздвоения, когда зачаток гидранта дает побег и гидрант. Механизм образования аномалии не ясен. Можно, однако, предположить, что причиной ее является задержка дифференцировки гидранта, в результате которой зачаток достигает больших, чем положено, размеров и закономерно расчленяется на два, как в случае однорядности (см. аномалию 24).

19. Боковой побег в виде триады гонофоров. В боковом побеге после расчленения верхушки на три зачатка из каждого зачатка образовался гонофор. Из трех гонофоров центральный более крупный. Все гонофоры не отличаются от нормальных, находящихся на той же стадии развития. Аномалия возникла в период интенсивного образования гонофоров на колонии, в которой этот процесс протекал особенно бурно.

20. Цилиндрическая длинная перетяжка. Возникает не только в сочетании с аномалией 21, но и отдельно. Может быть различной длины, но не более чем в одно междуузлие. Характерно некоторое расширение в дистальной части перетяжки по сравнению с базальной.

21. На одном междуузлии две пары гидрантов. Аномалия встретилась один раз. Над цилиндрической перетяжкой образовались два гидранта, ненормально ориентированные на побеге, затем два нормальных гидранта. Междуузлие заканчивается терминальным гидрантом ненормальной формы и величины.

22. Побег растет из гонотеки. На дистальной части пустой гонотеки выросло два молодых побега. Побеги, по всей вероятности, образовались в результате прорастания планул. Побеги связаны с материнским побегом гидроризами, которые проходят внутри гонотеки.

23. Поочередное расположение гидрантов. Аномалия представляет собой смещение гидрантов одного междуузлия по отношению друг к другу по вертикали. Чаще всего первоначальное смещение незначительно, однако если несколько пар гидрантов подряд отделены друг от друга толстыми перетяжками, то в каждой последующей паре смещение увеличивается. После образования тонкой перетяжки смещение исчезает.

24. Однорядное расположение гидрантов. Аномалия представляет собой оригинальную форму бокового или, реже, основного побега, которая состоит из одного ряда гидрантов и ценосарка. Обычно аномалия повторяется на протяжении нескольких междуузлий. Между междуузлиями перетяжек не бывает. После образования перетяжки побег растет нормально, образуя двухрядную колонию.

25. Переход однорядного расположения гидрантов в двухрядное. Аномалия представляет собой постепенный переход от однорядного расположения гидрантов в двухрядное по мере роста побега. Сначала образуется гидрант больших, чем обычно, размеров, затем в следующем междуузлии раздвоенный гидрант, в следующем — два сближенных гидранта и, наконец, два нормальных супротивно расположенных гидранта.

26. Переход двухрядного расположения гидрантов в однорядное. Аномалия аналогична предыдущей, только порядок перехода противоположный.

27. Трехрядное расположение гидрантов. Аномалия представляет собой правильное трехрядное расположение гидрантов, повторяющееся, чаще всего, в последующих междуузлиях. Иногда расположение гидрантов оказывается не столь правильным (рис. 4, 27б), что выражается в уменьшении линии контакта прилежащей стороны одной из гидротек с ценосарком. Механизм аномалии неясен.

Все обнаруженные аномалии формы побега можно подразделить на три группы по предполагаемым основным причинам их

возникновения. В первую группу (рис. 2) попадают аномалии с 1 по 11. Их образование обусловлено, как мне кажется, остановкой в росте или частичной дедифференцировкой (рассасыванием), после которой следовала редифференцировка. Так, в результате

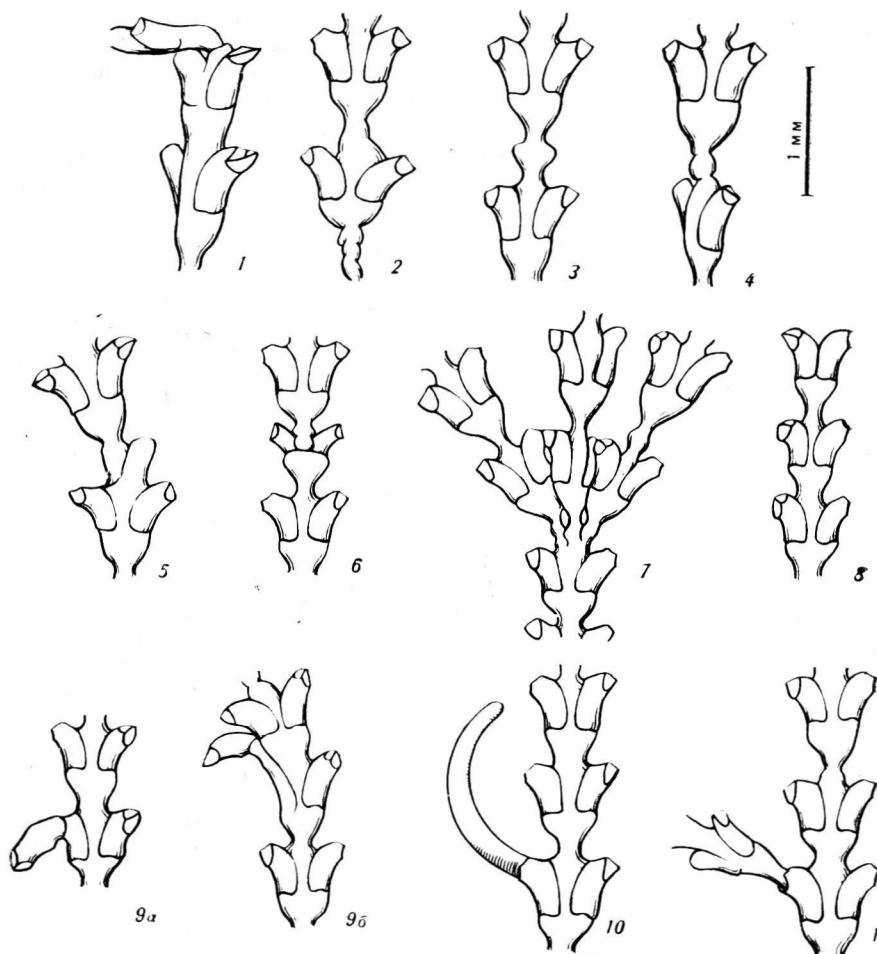
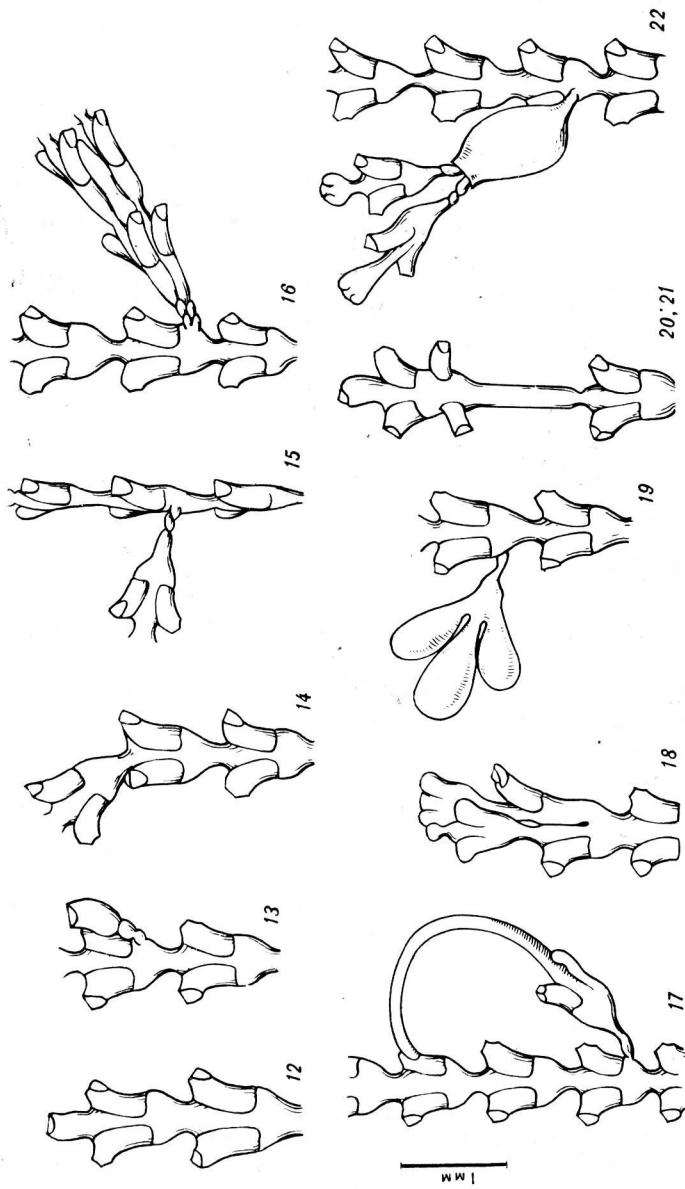


Рис. 2. Аномалии первой группы (числа соответствуют номерам аномалий, данным в таблице)

приостановки роста, во время которой тека на верхушке роста утолщается, последующий рост оказывается иногда затруднен, и верхушка пробивает себе путь не в обычном месте (аномалии 1, 2, 3). Такие аномалии, как рост гидоризы или побега из гидротеки (аномалии 10, 11), возникают после частичного или полного

Рис. 3. Аномалии второй группы



рассасывания гидранта с последующим повторным ростом. В связи с этим надо сказать, что гидранты в колонии рассасываются и восстанавливаются заново довольно часто, так что нет ничего удивительного, что иногда этот механизм «омоложения» побега дает осечку.

Во вторую группу (рис. 3) попадают довольно разнообразные аномалии с 12 по 22, причины возникновения которых далеко не

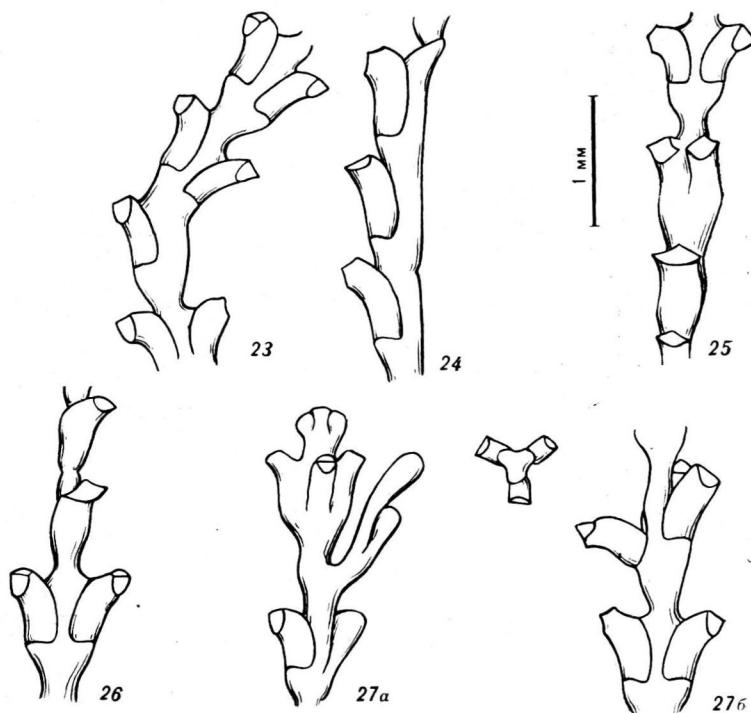


Рис. 4. Аномалии третьей группы

так просто объяснить, как в первом случае. Здесь мы сталкиваемся с загадками морфогенеза, которые в настоящее время еще весьма далеки от своего разрешения. Наиболее интересным в этой группе является однообразие возникаемых форм. Приступая к изучению уродств, мы вправе надеяться встретить самые неожиданные формы. На деле же оказывается, что практически все аномалии представляют собой комбинацию обычных для побега частей, таких, как гидранты, гонофора, боковые побеги, гидрориза. Это и гидрант вместо бокового побега (аномалия 13), и боковой побег в виде триады гонофоров (аномалия 19), и гидрориза, растущая