

Ю.Б. Б у р ы к и н , Н.Н. М а р ф е н и н
ПРИКРЕПЛЕНИЕ И МЕТАМОРФОЗ ПЛАНУЛЫ ГИДРОИДА
DYNAMENA PUMILA (L.)

Динамена один из массовых обрастателей холодных и умеренных морей Северного полушария. В природе обитает в верхних горизонтах вод и в приливо-отливной зоне (литорали) на водорослях и камнях в местах с быстрым течением. Стадия планулы в жизни гидроидов играет важную роль. От того, сможет ли планула прикрепиться и где выберет место прикрепления, зависит судьба колонии. Пассивное распространение неплавающих личинок динамены течениями играет важную роль в расселении вида.

Выбор планулой субстрата, ее прикрепление и метаморфоз изучены у немногих гидроидов /3,5,7-9/. Развитие динамены в 1923 г. описано Тесье /II/. Мы более детально изучили это развитие.

Dynamena pumila (L.) – колониальный гидроид из семейства *Sertulariidae* (подотряд *Thecaphora*, отряд *Leptolida*), объединяющего виды с наивысшей интеграцией колонии. Колония динамены имеет нитевидную, разветвленную гидроризу, от которой вверх отходят побеги, несущие по два ряда супротивно расположенных гидротек. Ветвление в одной плоскости (рис. I). В жизненном цикле динамены отсутствует свободноплавающее медузоидное поколение (замаскированный метагенез) /4/. Редуцированные медузоидные особи – гонофоры – выпοчковываются на видоизмененных полипах – бластостилях, сохранивших лишь половую функцию. Как и прочие полипы, бластостиль окружен перисарком – гонотекой. В гонофорах образуются половые продукты. Яйца развиваются в женских медузоидных особях. На устьи гонотеки из студневидных оболочек образуется пузырек – акроцист. Сюда поступают яйца по мере созревания (рис. I) и здесь формируются личинки-планулы. Вышедшие в воду планулы в отличие от личинок многих гидроидов плавать неспособны и опускаются на дно. Ползая по субстрату, они выбирают место прикрепления и развиваются в молодые колонии.

Материал собран на Еремеевском пороге Ругозерской губы Белого моря близ Беломорской биостанции МГУ летом 1972-1973 гг. Для счета планул акроцисты отделяли от гонотеки, затем разрывали двумя иглами продольно и планулы освобождались нераздавленными.

Число планул в акроцисте

10 II 12 I3 I4 I5 I6 I7 I8 I9 20 2I 22 23 24 25 26 27 28 29 45

Число акроцист

4 6 2 3 6 5 10 I4 8 9 I I2 4 4 3 - I 2 2 3 I

Сбор зрелых планул осуществляли по Бринли /5/, используя способность планул отделяться от колонии под действием яркого света, для чего колонии на талломах фукуса переносили с литорали в лабораторию и помещали в затемненный кристаллизатор на 20 мин, а затем облучали светом лампы 100 Вт с расстояния 20 см около 20–30 мин. Затем колонии удаляли из кристаллизатора, после отстаивания часть воды сливали, а осадок разливали по чашкам Петри и содержали при 10–18°C. Воду меняли раз в сутки.

Для изучения распределения прикрепленных стадий мы взяли четыре концевых участка талломов фукуса *Fucus serratus* длиной 15–18 см, на которых росло много молодых побегов динамены (всего было учтено восемь поверхностей). Таллом условно делили на три участка одинаковой длины, но разной площади. Верхний участок оказался неоднородным по числу побегов: у нижней границы, соответствовавшей примерно месту предпоследнего дихотомического ветвления, – массовое скопление побегов, а концевая, молодая часть почти полностью лишена их. Границу различали по цвету таллома, и участок делили по этой границе. Таким образом, раздельно изучали четыре участка: нижний, средний, верхний и терминальный, и для каждого вычисляли площадь и число прикрепленных стадий динамены (табл. I).

У молодых колоний под бинокуляром просматривали каждый побег, отмечая число пар гидрантов, наличие роста верхушки побега, число септ в его основании (для материнских побегов), направление роста и длину гидроризы. Это позволяло восстановить пространственную схему каждой колонии (табл. 2–4).

Планулы формируются в гонотеке, затем теряют связь с бластостилем и переходят в акроцисту постепенно. Личинки, не потерявшие связи с бластостилем, после искусственного освобождения ползать неспособны. Из личинок же добывших нами из акроцист ползали лишь самые крупные. Очевидно, планулы одна за другой покидают гонотеку, переходя в акроцисту, где неодновременно созревают. Сформировавшаяся планула выходит в воду.

У *Clava squamata* это происходит при ярком свете /5/.

Планула динамены, попадая на субстрат, начинает ползать, выбирая место прикрепления. Ползая, личинки вытягиваются и покачивают передним концом из стороны в сторону. Перемещение планул шло только при свете. При затемнении все планулы останавливались. При направленном луче осветителя все личинки (около 50 в чашке) ползли к источнику света. Некоторые петляли, но в конечном счете все таки ползли на свет и в конце опыта все скапливались на освещенной стенке. При повороте чашки на 180° все личинки ползли вновь

Т а б л и ц а 1

Распределение первичных побегов динамено на различных участках талломов фукусов

Участок таллома	Нижний	Средний	Верхний	Концевой
Площадь участка, см ²	92	132	107	200
Число прикрепленных стадий на участке	82	172	302	20
Число прикрепленных стадий на I см ² участка	0,9	1,3	2,8	0,1

Т а б л и ц а 2

Вариационный ряд распределения побегов динамено в зависимости от числа септ в основании побега (в эксперименте на чашках Петри и в естественных условиях на фукусах)

Число септ в основании побега	2	3	4	5	6	7
В эксперименте на чашках Петри (выборка - 62 побега)	2	14	38	8	-	-
В естественных условиях на фукусах (выборка - 84 побега)	-	3	36	35	9	1
Всего:	2	17	74	43	9	1

П р и м е ч а н и е. Прочерк означает отсутствие побегов с данным количеством септ.

Т а б л и ц а 3

Наличие ветвей гидроризы у первичных побегов разной величины

Число гидрантов в побеге	2	4	6	8	10	12	14	16	18
Общее число побегов	13	61	80	85	51	44	28	5	4
из них с ветвями гидроризы	-	1	-	3	9	22	24	5	4
процент побегов с ветвями гидроризы	-	1,6	-	3,5	18	50	86	100	100

Т а б л и ц а 4

Вероятность появления ветвей гидроризы у материнских побегов с разным числом гидрантов

Число гидрантов в побеге	2	4	6	8	10	12	14	16	18
Вероятность появления ветвей гидроризы, %	-	1,6	-	1,9	14,5	32	36	14	-

Т а б л и ц а 5

Доля планул, имеющих перетяжку от общего числа исследованных планул в каждой серии опыта

Номер чашки	Общее число планул	Число планул с перетяжками	Доля планул с перетяжками от общего числа планул, %
1	40	40	100
2	24	23	96
3	42	41	98
4	28	26	93
5	14	14	100
6	30	30	100
7	24	24	100
В с е г о:	202	198	98

в сторону источника света. При вертикальном направлении луча сверху планулы ползли наверх, обладая положительным фототаксисом. Скорость ползания около 1 мм/мин.

У ползающей планулы динамены мы обнаружили глубокую перетяжку, делящую тело на "головной" и "хвостовой" отделы (рис.2 а-в). Лишь у 2% планул, находившихся в сильно сокращенном состоянии, перетяжку рассмотреть не удалось (табл.5).

При искусственном извлечении планулы, падая на дно, вытягиваются из овальной формы в продолговатую и начинают ползать, не обнаруживая перетяжки, но через несколько часов она появляется. Следовательно, стадия перетяжки обязательна в развитии планулы динамены. Видимо из этой стадии личинка выходит в воду.

Прикрепление личинок динамены в стеклянных чашках идет в основном в первые три дня после выхода в воду (рис.3).

Не все планулы в опытах прикреплялись, что зависело от характера субстрата. В стеклянных чашках Петри в I-й серии прикрепились 23 планулы из 74 (31%). Во 2-й серии на стекле - 45 из 80 (56%), на полиэтиленовой подстилке - 18 из 52 (35%), на подстилке из мельничного газа не прикрепилось ни одной. Видимо, для прикрепления нужен плоский участок, сравнимый с размерами базального диска личинки.

В природе динамена обитает в основном на фукусах, ламинариях и камнях, обильнее всего на *Fucus serratus*. На талломах этого фукуса первичные побеги динамены распределены неравномерно: выделяется скопление побегов в верхнем участке таллома (см. таблицу I) у места предпоследнего дихотомического ветвления (рис.4).

Планулы динамены после выхода в воду должны опускаться на дно или ближайшие фукусы. Действительно, молодые первичные побеги в большом числе представлены лишь на этих фукусах. Мы поместили пять талломов *Fucus serratus* без гидроидов на литорали в 5-7 м от ближайших поселений динамены до начала ее размножения. В начале сентября на этих 10 поверхностях нашли шесть побегов динамены. Малое число подтверждает, что большинство планул оседает на ближайших фукусах, но часть личинок переносится течениями.

Прикрепляющаяся планула встает на передний конец, изгибается аркой, затем поднимает задний конец тела и, покачивая им, становится вертикально. На аборальном (переднем) полюсе образуется ровная площадка (рис.2,а-в). Если на этой стадии прикрепления личинку отделить от субстрата, она вновь приобретает планулообразный вид и продолжает ползать (возможность вторичного прикрепления мы не исследовали).

Прикрепившаяся передним концом планула приступает к метаморфозу. Базальный конец ее расширяется, увеличивается поверхность со-прикосновения тела с субстратом, и личинка образует высокий конус с высотой в 3-4 раза большей диаметра основания (рис.2,г). Затем планула сильно сокращается вдоль продольной оси и превращается в круглую "лепешку" с торчащим посередине бугорком - остатком заднего конца тела (рис.2,д). Вокруг бугорка образуется либо кольцеобразное углубление, как у *Hydrallmania falcata* /7/, либо двустороннее, когда бугорок сплющен с боков. Кольцеобразное углубление может неоднократно обратимо переходить в двустороннее. Стадию "лепешки" вновь сменяет стадия конуса, у которого, однако, высота примерно равна радиусу основания (рис.2,е). С момента прикрепления до образования "низкого конуса" проходит не более 10 мин. На

стадии "низкого конуса" формируется тека, хорошо различимая в его основании, как плоское перисаркальное кольцо. Будучи оторванной от субстрата, такая видоизмененная личинка ползать уже не может.

При помощи цейтраферной киносъемки стадии "низкого конуса" обнаружены ритмические пульсации планулы. Ранее под микроскопом мы наблюдали в отдельных случаях пульсации в неприкрепленных личинках, вероятно характерные для гидроидов с самых ранних стадий развития. Во время роста осевшей планулы пульсации позволяют при ограниченном количестве клеточного материала построить значительный по объему перисарк.

Вначале клеточный материал сосредоточивается в основании конуса. Этим формируется широкая подошва и достигается прочное прикрепление первичного побега к субстрату, закрепляемое перисарком.

Последующие пульсации тела гидроида приводят к оттягиванию его от периферии основания конуса наверх и росту за счет этого верхушки конуса. На периферии же основания между телом и перисарком образуются пустоты в виде радиально-симметричных выемок. Рост ствола первичного побега сопровождается одновременным увеличением размеров выемок по направлению к центру, что приводит к расщеплению содержимого конусообразного основания на лопасти с образованием характерного радиально-симметричного рисунка (рис.5,а). Одновременно с этим выемки заполняются перисаркальными септами. Септы хорошо заметны: 1) при рассмотрении пустой теки молодых побегов, основная масса содержимого которых рассосалась (а также шести побегов перед образованием первой пары гидрантов – рис.5,б); 2) в пустых побегах со случайно попавшим в их основание воздухом. Число септ колеблется от 2 до 7 (см. таблицу 2).

Лопасти содержимого в основании побега имеют и неглубокие вторичные выемки внешнего края, но в них никаких септ не образуется (рис.5). Образование на стволе косых складок теки (I на рис. 2,ж и 2,з) и закладка выше их первой пары гидрантов также сопровождаются пульсациями и перемещением клеточного материала. Перед сформированием гидрантов практически все содержимое образующейся колонии сосредоточено в стволе побега, в основании же остаются лишь короткие тонкие лопасти. Таким образом, клеточный материал сначала используется для построения прикрепительной подошвы, а затем, первой пары гидрантов. Такая "поочередность" в построении колонии возможна лишь благодаря наличию экзоскелета (перисарк), в котором закрепляется достигнутая на отдельных этапах форма.

Образование первых гидрантов происходит в опыте обычно через 2 сут после прикрепления планулы, иногда позднее. Со стадии подвижной планулы в последующем метаморфозе при помощи редких рит-

мичных пульсаций осуществляется непрерывное перемещение клеточно-го материала. После сформирования гидрантов образуются три самостоятельных пульсатора: два гидранта и верхушка роста между ними. Эти три части целого приобретают впоследствии и другие признаки относительной самостоятельности: независимость в движениях гидрантов, способность к рассасыванию лишь одной из трех частей и т.д. Поэтому момент распадения одного пульсатора (верхушки роста) на три, видимо, можно считать концом существования особи и началом существования колонии.

Если первоначально побег растет за счет тела планулы, то с появлением первых гидрантов дальнейший рост идет уже за счет добываемой ими пищи. В опыте с недостаточным питанием лишь единичные побеги образовали 2 пары гидрантов, рост же большинства остановился после сформирования первых двух гидрантов.

Дальнейший рост колонии динамены изучали на материале из естественного местообитания. Лишь 14% первичных побегов имели растущие верхушки, а 86% роста не обнаруживали. Это соотношение растущих и нерастущих побегов не меняется после появления первых ветвей гидроризы и свидетельствует, что первичный побег растет не непрерывно, а скачкообразно: после образования очередной пары гидрантов наступает продолжительная пауза, возможно обусловленная накоплением питательных веществ, нужных для роста следующей пары.

Первые ветви гидроризы можно обнаружить у первичных побегов разной величины (табл.3). Для того чтобы из этих данных выяснить, при каком числе гидрантов в первичном побеге наиболее часто появляются первые ветви гидроризы, надо из доли побегов данного размера, обладающих ветвями гидроризы, вычесть соответствующую долю побегов предыдущего размерного класса (имеющих на одну пару гидрантов меньше). Проделав такие вычисления с данными из табл.3, мы обнаружили, что первые ветви гидроризы чаще всего появляются у первичных побегов с 12-14 гидрантами (табл.4): из 154 побегов с зачатками гидроризы 88% имели по одному зачатку, 12% - два зачатка. Одновременное появление трех ветвей гидроризы было один раз. Начальные этапы роста молодой колонии представлены на схеме (рис. 6). Растущая гидрориза через некоторое время дает один вторичный побег, а если от первичного побега отходят две ветви гидроризы - то образуются сразу два побега. В первом случае колония может дать в дальнейшем либо второй вторичный побег (46 из 65 наблюдений), либо новую ветвь гидроризы (19 наблюдений). Затем во втором случае происходит либо появление еще двух побегов, либо образование новых ветвей гидроризы. Дальнейший рост колонии уже освещен нами ранее /1,2/.

Аномальное прорастание планул в чашках Петри начинается лишь на 7-й день (рис.?) после освобождения личинок. Период аномального прорастания в 1972 г. длился с 7-го по 16-й день, а в 1973 г. - 7-8 дней. Доля аномально проросших планул от числа всех прикрепившихся в 1972 г. составила 47% (20 из 43), а в 1973 г. - лишь 4% (3 из 79).

Некоторые планулы, несколько дней проползав по дну и не выбрав места прикрепления, замирают, сильно сокращаются, прилипают ко дну при помощи, по-видимому, выделенной ими слизи, и несколько дней лежат неподвижно. Затем часть из них начинает прорастать аномально, не меняя положения. На их теле образуется почка (реже несколько), из которых вырастает ствол колонии. Так как "прикрепление" не связано с определенными частями тела, ствол может быть или лежачим, или наклонным, или вертикальным. Он растет искривленно (первично вертикальный может загибаться до соприкосновения с субстратом и затем стелиться по нему). До образования первой пары гидрантов он может стать и длиннее, и короче обычного. Часто он с самого начала стелется по дну. Из 20 аномально проросших планул 11 имели один ствол, шесть имели два стволова, у одной планулы длинный ствол имел на себе еще два стволова второго порядка, одна планула была с тремя и одна с четырьмя стволами.

После аномального прорастания у восьми из 20 личинок образовалась прикрепительный вырост, лопатообразно расширенный на конце и выросший из середины тела планулы (1 на рис.8,а,з,д); у двух других - пленчатое прикрепительное расширение в месте соприкосновения перегиба ствала с дном чашки (2 на рис.8,е). У 10 личинок прикрепительные выросты не образовались. Гидротеки были обычного строения, но, как правило, либо плотно сомкнутые, без растущей верхушки (рис.8,а,в), либо развивалась только одна из них (рис.8, б). Аномалии получены при прорастании на стекле, в природе пока не обнаружены.

Видимо, в условиях литорали личинки прикрепляются на ближайших фукусах, часть на камнях, очень редко на ламинариях, остальные гибнут. Часть разносит приливо-отливные течения. Планула динамены ползет только на свет не выше 3 сут, не быстрее 1 мм/мин, и самостоятельное перемещение на другой субстрат практически невозможно, что вынуждает ее к тщательному выбору места прикрепления. Почти полное отсутствие планул на конце таллома фукуса говорит, что эта самая молодая часть фукуса непригодна для прикрепления, так как здесь обильно выделяется слизь. Планулы, осевшие или переползшие сюда под действием света, вероятно, срывается течение. Найденные нами побеги с наполовину отклейенной подошвой подтверж-

дают это. Скопление их в зоне предпоследнего дихотомического ветвления объяснимо остановкой планул у границы с концевым участком.

Очевидно, кроме положительного фототаксиса есть и механизмы поведения, связанные с организацией планулы. Известны чувствительные клетки передней половины тела, при помощи которых планула "прощупывает" субстрат /6,8,10/. Таким образом, распределение прикрепленных стадий динамены на фукусе обусловлено: 1) движением планул вверх к свету; 2) срывом планул с концевого участка; 3) остановкой планул у границы со слизистым концевым участком таллома. Свойству фукусов рости верхушкой таллома (а не основанием, как ламинарии) соответствует свойство планул динамены перемещаться вверх к свету, заселяя поверхности таллома, выросшие за последнее время.

Л и т е р а т у р а

1. Марфенин Н.Н. Журн. общей биол., 1973, т.34, вып.5.
2. Марфенин Н.Н. Рост и интеграция колоний гидроидных полипов на примере *Dinamena pumila* (L.). Автореф. дис. на соиск. учен. степени канд. биол. наук. МГУ, 1973.
3. Мечников И.И. Избранные биологические произведения, М., 1950. Учпедгиз.
4. Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1960.
5. Brinley W.G. J.mar.Biol.Ass.U.K. 1965, vol.45.
6. Harm K. Z.wiss.Zool., 1903, Bd.73, N1.
7. Houvenaghel-Crèvecœur N. C.r.Acad.sci., 1973, vol.D276, N20.
8. Korn H. Z.Morph.Okol.Tiere, 1966, Bd.57, N1.
9. Kühn A. Erg.u.Fortschr.Zool., 1914, Bd.4, N1.
10. Morgenstern P. Z.wiss.Zool., 1901, Bd.70.
11. Teissier G. Tr.st.biol.Roscoff, 1923, N1.

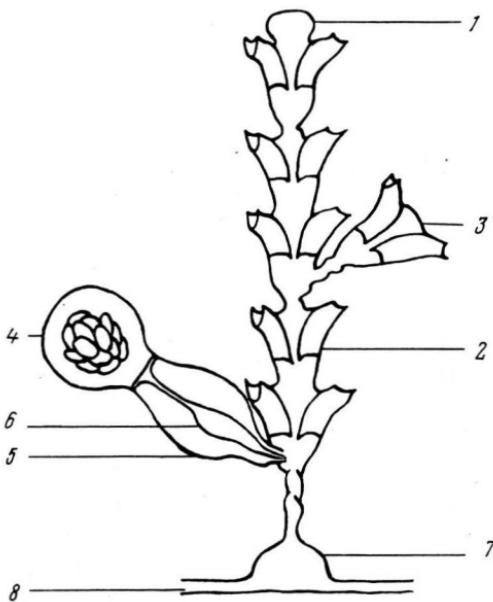
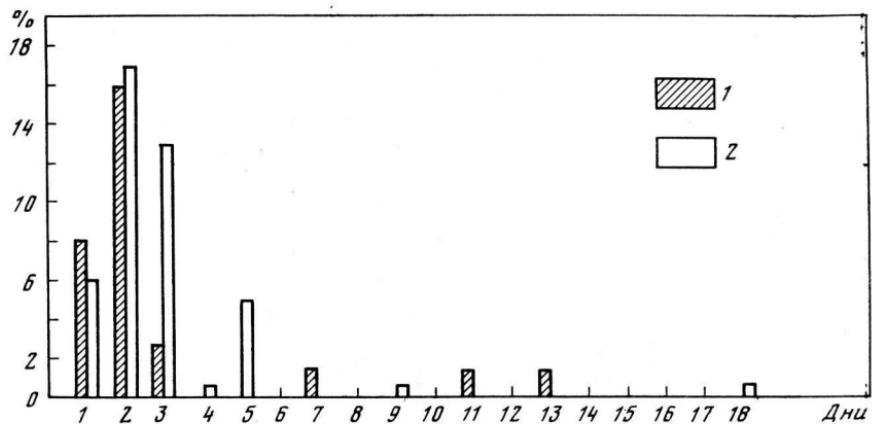


Рис. 1. Схема строения первичного побега у *D. pumila*

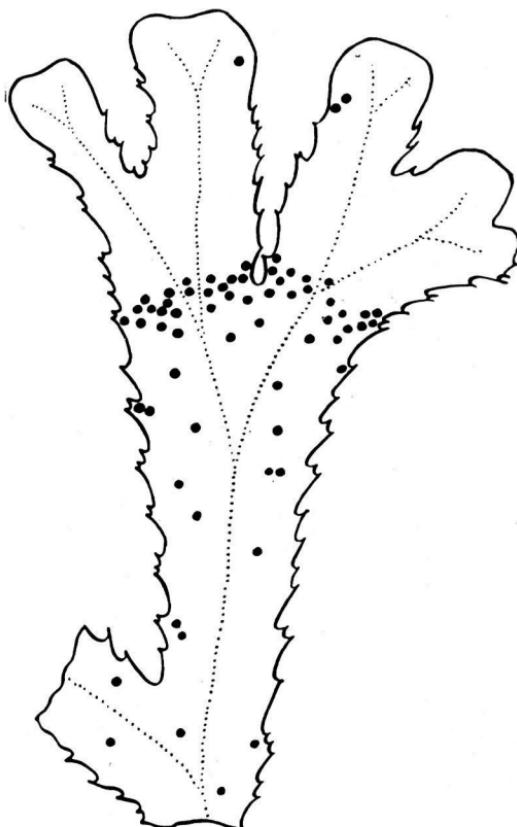
1 - верхушка роста; 2 - гидротека; 3 - боковой побег; 4 - акроциста; 5 - гонотека; 6 - бластостиль; 7 - базальное расширение побега; 8 - гидrorиза



Рис. 2. Схема прикрепления планулы и стадий ее метаморфоза. Объяснения см. в тексте



Р и с. 3. Прикрепление планул в чашках Петри
По оси абсцисс отложены дни, начиная с момента выхода планул в воду; по оси ординат – процент прикрепившихся планул в данный день от общего числа всех планул.
1 – данные 1972 г.;
2 – 1973 г.



Р и с. 4. Схема расположения молодых колоний *D. pumila* (черные кружочки) на талломе *Fucus serratus*

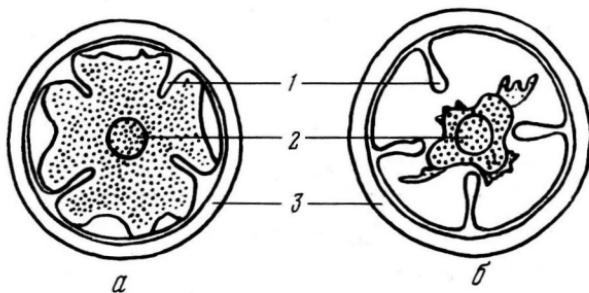


Рис. 5. Основание первичного побега сверху
а - на стадии роста ствola; б - перед образо-
ванием первой пары гидрантов. 1 - септа,
2 - основание ствola, 3 - перисаркальное кольцо.
Увеличение х50

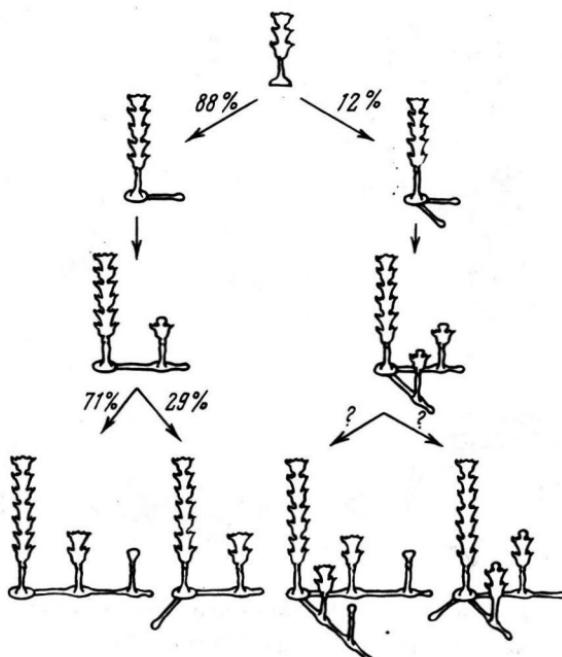
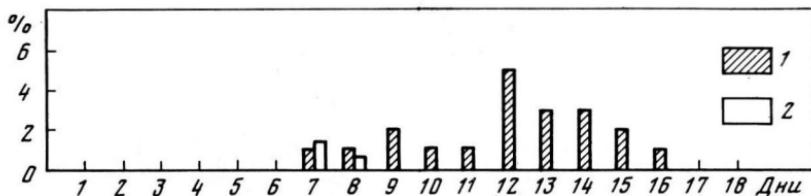
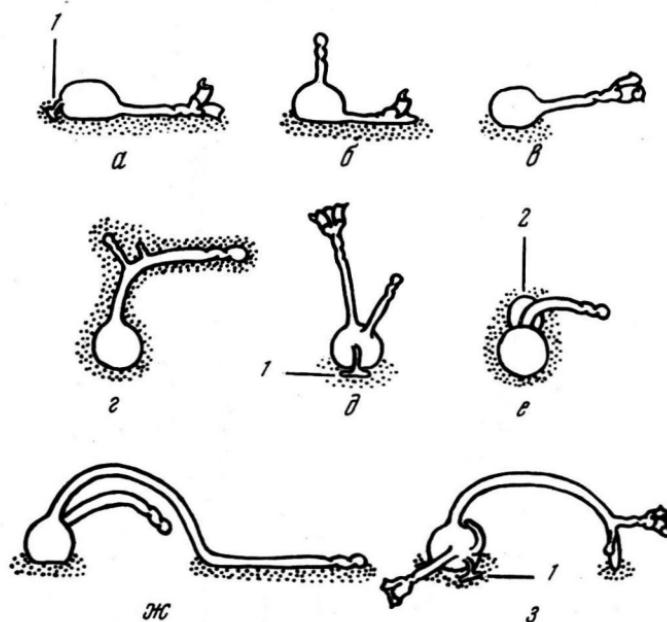


Рис. 6. Схема вариантов роста молодой
колонии
Объяснения см. в тексте



Р и с. 7. Аномальное прорастание планул в чашках Петри
По оси абсцисс отложены дни, начиная с момента выхода планул
в воду; по оси ординат – процент аномально проросших планул
в данный день (от общего числа всех планул). 1 – данные
1972 г.; 2 – 1973 г.



Р и с. 8. Основные виды аномально проросших планул
а-в, д, ж, з – вид сбоку; г, е – вид сверху. 1 – прикрепительный
вырост; 2 – пленчатое прикрепительное образование