

УДК 593.71:576.2

ЗООЛОГИЯ

Н.Н. МАРФЕНИН

ОСНОВНЫЕ МОРФО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СОСТОЯНИЯ КОЛОННИ
У ГИДРОИДА DYNAMENA PUMILA (L.) В ЕСТЕСТВЕННЫХ УСЛОВИЯХ

(Представлено академиком М.С. Гиляровым 1 VII 1980)

Кроме общего подразделения жизненного цикла гидроидов на четыре стадии (полип, медуза, яйцо, личинка), необходимо у колониальных гидроидов дифференцировать морфо-функциональные состояния одной из стадий – полипоидной, различающиеся по морфологии, физиологии, поведению гидрантов и росту колонии. Это обстоятельство, к сожалению, на практике ни экспериментаторами, ни систематиками не учитывается, что иногда досадно обесценивает их труд, так как некоторые данные по колониальным гидроидам без указания морфо-функционального состояния колонии теряют смысл. До сих пор не существует какой-либо градации морфо-функциональных состояний колонии. Немногие разрозненные факты по отдельным состояниям в целом подтверждают приводимую ниже схему. Среди них стоит упомянуть работу Брока (⁸), изучавшего рост колоний гидроида *Campanularia flexuosa* в искусственно поддерживаемых неизмененных условиях и обнаружившего даже в этом случае изменения в жизнедеятельности колонии, сходные с описываемыми в настоящей статье для *Dynamena pumila* в естественных условиях.

Колониальный гидроид *Dynamena pumila* (L), сем. *Sertulariidae*, п/отр. *Thecaphora* обитает на литорали наших северных морей. Колония состоит из побегов с супративно расположеными гидрантами в гидротеках и нитевидных столонов, которые соединяют побеги между собой и по мере роста образуют новые побеги на примерно равных расстояниях друг от друга. Ко времени размножения на старых побегах вырастают гонофоры. Стадия медузы отсутствует. Колонии могут жить несколько лет и обладают собственным циклом чередования морфо-функциональных состояний (этапов) в течение года. Предлагаемая градация состояний основана на исследованиях автора, проводившихся на Беломорской биостанции МГУ им. М.В. Ломоносова в 1969–1978 гг.

Для характеристики морфо-функциональных состояний колонии следует использовать наряду с другими показатели структуры колонии (⁵): H/L – отношение числа гидрантов к длине столона в колонии; H/B – отношение числа гидрантов к числу верхушек роста; B/L – отношение числа верхушек роста к длине столона.

И этап. Образование колонии из планулы. Оседание планул в Белом море происходит в июле. Обычно планула прикрепляется и претерпевает метаморфоз в первые 3 дня после выхода в воду (²). В следующие 2 дня образуется первичный побег. Далее рост идет медленнее и скачкообразно. После того, как на побеге образовалось 12–14 гидрантов, из его основания начинается рост 1–3 столонов. По мере их роста образуются новые побеги. Первичные побеги растут в несколько раз медленнее таких же по размерам побегов больших колоний (⁵). Часто первые гидротеки и гидранты меньше, чем последующие. Подошва первичного побега по форме отличается от оснований остальных побегов. Ветвление побегов и столонов, как правило, в это время отсутствует. Показатели структуры меняются быстро и значительно, приближаясь к устойчивым, характерным для взрослых колоний значениям. В остальном морфология, физиология, рост и поведение молодых коло-

ний не отличаются от таковых у годовалых колоний, растущих после размножения (этап V).

II этап. Переход к зимнему состоянию колонии. По мере снижения температуры воды до минимального значения (от $-0,5^{\circ}$ до $-1,3^{\circ}\text{C}$), происходящего в Белом море в сентябре – декабре, жизнедеятельность *D. pumila* меняется: уменьшается скорость роста побегов и столонов (¹), прекращается их ветвление, возрастают показатели H/L и H/B, увеличивается период пульсации ценосарка (³), уменьшается физиологическая интеграция колонии, осуществляющаяся за счет перемещений гидроплазмы в полости тела колонии, изменяется к концу периода пищевое поведение гидрантов (⁴), увеличивается доля рассосавшихся гидрантов, перисарк постепенно утолщается. Дольше других продолжают расти молодые побеги.

У гидроидов семейств *Campanulariidae*, *Tubulariidae* и некоторых других на зиму рассасываются или даже сбрасываются гидранты, в побегах частично рассасывается ценосарк и одновременно утолщается ценосарк столонов, служащих зимой ханилищем клеточного материала.

III этап. Зимнее состояние колонии. Зимой, при температуре воды ниже 0°C , отмечается лишь очень медленный рост (сотые доли мм в сутки) отдельных верхушек колонии. Пропорции в строении колонии остаются такими же, как в конце этапа II. В колонии много рассосавшихся гидрантов. Лишь около 10% гидрантов способны высасываться из гидротек и распускать щупальца, причем их размеры меньше летних: несколько короче тело гидранта и вдвое меньше диаметр венчика щупалец (⁴). Пищевые реакции замедлены. Попытки кормить их обычной для данного вида лабораторной пищей – наутилусами *Artemia salina* – оказываются безуспешными. Перемещения гидроплазмы редки и узкоблокальны, так что физиологическая интеграция колонии слабо выражена. В целом состояние похоже на гипобиотическое.

IV этап. Переход к активной жизнедеятельности в конце зимы. Об этом этапе мы знаем меньше всего, видимо, потому, что переход из гипобиотического к активному состоянию происходит быстро. В опытах при повышении температуры воды хотя бы до 1°C в течение 3–8 суток восстанавливаются характерные для активной жизнедеятельности размеры гидрантов и их пищевые реакции. В ценосарке колонии возникают мощные и протяженные течения гидроплазмы, свидетельствующие об увеличении физиологической интеграции колонии. При полноценном питании увеличивается доля активных гидрантов, начинается рост столонов и побегов. В результате меняются общие пропорции колонии: уменьшаются H/L и H/B.

V этап. Рост колонии до появления гонофоров. Весеннему потеплению соответствует быстрый рост колоний, скорость которого прямо пропорционально зависит от температуры воды (¹). Кроме того, рост столонов, доля растущих побегов и столонов и ветвление колонии зависят от количества пищи (⁶). В колонии почти все гидранты активны, много молодых побегов. Во всех частях колонии наблюдаются мощные и протяженные течения гидроплазмы, которые переносят пищу и клетки. Общие пропорции колонии, определяемые питанием и температурой, меняются мало, несмотря на интенсивный рост и ветвление, что достигается, вероятно, благодаря эффективной физиологической интеграции.

VI этап. Появление и рост гонофоров, вызревание плавул. Через 1,5–2 недели с начала интенсивного роста колоний в естественных и в лабораторных условиях начинается формирование первых гонофор. Они появляются один за другим, растут и созревают, примерно, за 2–3 недели. Вначале подготовка к размножению не оказывается на жизнедеятельности колонии, но в конце этого периода некоторые побеги и столоны перестают расти. Ближайшие к гонофорам гидранты

иногда рассасываются, что, вероятно, связано с доминированием гонофоров в потреблении клеток из общей с этими гидрантами зоны пролиферации. Показатели структуры колонии Н/L, Н/В начинают возрастать, а В/L – уменьшаться. После оплодотворения яйцеклеток формирование планул идет в споросаках – желеобразных мешках, выпичиваемых из гонофоров. По мере созревания планулы выходят из них наружу.

VII этап. Депрессия после размножения. После размножения рассасывание тканей в колонии усиливается: не только многие гидранты, но и значительные фрагменты колонии дегенерируют. Уцелевшие гидранты становятся неактивными. Рост колонии продолжается только в периферических, самых молодых частях. Общие пропорции колонии меняются: за счет преобладающего уменьшения роста и приостановки ветвления столонов Н/L и Н/В возрастают, а В/L падает. Внешне колонии имеют "замусоренный" вид: видимо части дегенерировавших гидрантов отторгаются, и эти комки, перерабатываемые простейшими и микроорганизмами, долгодерживаются на перисарке колонии. Перемещение гидроплазмы в колонии мало чем отличается от V этапа, однако иногда ценосарк в некоторых местах столонов истончается и рвется, что уменьшает интеграцию колонии. Депрессия продолжается 2–3 недели, очевидно, сопровождаясь тканевой перестройкой в колонии. Причины этого явления еще не ясны.

VIII этап. Рост колонии после размножения. После периода депрессии рост колонии возобновляется, почти не отличаясь от роста перед размножением. Снова активно функционируют гидранты, которые после дедифференцировки заново сформировались, не отличаясь по своему виду и размерам от прежних. Восстанавливается целостность ценосарка в местах разрывов. Восстанавливаются общие пропорции колонии, характерные для периода роста. Однако образования гонофоров на этом этапе не происходит. У некоторых же видов, например *Perigonimus megas* (⁷), после депрессии начинается снова рост, приводящий к размножению (т.е. этап VI). Такой рост, следовательно, нельзя смешивать с этапом VIII. В естественной среде рост *D. pumila* на этапе V по мере осеннего похолодания уменьшается и происходит плавный переход к этапу II, т.е. цикл замыкается. В искусственных же постоянных условиях рост *D. pumila* на этапе VIII может продолжаться, по крайней мере, несколько месяцев в зависимости от температуры, питания и свободного места на субстрате. Примерно через каждые 4 недели активного роста (этап VIII/I) при температуре 14–18 °С наступает период депрессии (этап VIII/II), сходный с этапом VII, продолжающийся 1–2 недели. Пока что не ясно, представляют ли рост и депрессия 2 самостоятельных морфо-функциональных состояния (этапа) или же это плавно меняющийся процесс попеременного доминирования одного над другим.

Итак, жизнедеятельность колоний гидроида *D. pumila* в течение года в естественных условиях все время меняется. Используя объективные показатели: структуры колонии, скорости ее роста и ветвления, наличия гонофоров, рассасывания гидрантов и ценосарка, доли активно функционирующих гидрантов, морфометрии гидрантов, характера перемещений гидроплазмы в гастральной полости колонии, поведения гидрантов и другие, можно в этом непрерывном процессе обнаружить моменты некоторых принципиальных изменений, разграничитывающие собой различные морфо-функциональные состояния (или этапы).

На этапе I происходит преобразование подвижной многоклеточной особи в прикрепленную к субстрату колонию с достижением характерной для взрослой колонии пропорциональности в строении. На этапе II в колонии постепенно замедляется, а местами прекращается рост, изменяются общеколониальные пропорции. Идет подготовка к зимнему гипобиотическому состоянию (этапу III), при котором колония почти не растет и не питается, гидранты уменьшаются в размерах, а многие из них рассасываются. Физиологическая интеграция колонии минимальна. На этапе IV незначительное повышение температуры воды служит сигналом к активизации

жизнедеятельности колонии, выходу ее из гипобиотического состояния. При дальнейшем повышении температуры наступает этап V, во время которого колонии быстро растут, сохраняя оптимальные пропорции в строении, что позволяет наиболее полно использовать благоприятные условия для максимального быстрого увеличения размеров колонии и захвата субстрата. Появление генофор знаменует начало этапа VI, во время которого все основные процессы в колонии постепенно все более подчиняются задаче обеспечения размножения. После размножения на этапе VII происходит тканевая перестройка колонии: преобладают процессы рассасывания и дедифференцировки гидрантов, лишь некоторые молодые участки колонии продолжают расти. На смену этому приходит этап VIII, когда колонии интенсивно растут, не образуя, однако, половых продуктов. Осеннее похолодание вызывает переход на этап II. Цикл замыкается.

Московский государственный университет
им. М.В. Ломоносова

Поступило
1 VII 1980

ЛИТЕРАТУРА

- ¹Ю.Б. Бурыкин, Деп. ВИНИТИ, № 2427-78, 1978. ²Ю.Б. Бурыкин, Н.Н. Марфенин, Биоповреждения материалов и защита от них, М., "Наука", 1978, стр. 54. ³А.Г. Карлсен, Н.Н. Марфенин, Журн. общ. биол., т. 37, 6, 917 (1976). ⁴В.Н. Летунов, Н.Н. Марфенин, Биол. науки, т. 1, 51 (1980). ⁵Н.Н. Марфенин, Журн. общ. биол., т. 88, 3, 409 (1977). ⁶Н.Н. Марфенин, Ю.Б. Бурыкин, Вестн. МГУ, сер. биол., т. 1, 65 (1979). ⁷Р.Г. Симкина, Е.П. Турпаева, Теоретическое и практическое значение кишечнополостных, Л., 1980. ⁸M.A. Brock, Am. Zool., v. 14, 2, 757 (1974).