



Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова

На правах рукописи

Дементьев Виталий Сергеевич

**Влияние факторов среды на рост и функционирование
распределительной системы колониального гидроида
Dunatena pumila (L., 1758)**

Специальность 03.02.04 – зоология

Автореферат
диссертации на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Москва – 2019

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

Научный руководитель:

доктор биологических наук, профессор,
Марфенин Николай Николаевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук
Мокиевский Вадим Олегович
ФГБУН «Институт океанологии
имени П. П. Ширшова РАН»
главный научный сотрудник,
руководитель лаборатории

доктор биологических наук
Островский Андрей Николаевич
Санкт-Петербургский
государственный университет,
биологический факультет,
кафедра зоологии беспозвоночных
профессор

кандидат биологических наук
Краус Юлия Александровна
Московский государственный университет
имени М.В. Ломоносова,
биологический факультет,
кафедра биологической эволюции
ведущий научный сотрудник

Защита диссертации состоится «11» ноября 2019 г. в 17:00 на заседании диссертационного совета МГУ.03.07 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, Москва, Ленинские горы, д. 1/12, МГУ, биологический факультет, ауд. М-1.

Факс: 8 (495) 939-43-09;

E-mail: ira-soldatova@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на сайте ИАС «ИСТИНА»: <https://istina.msu.ru/dissertations/234220894/>

Автореферат разослан «__» октября 2019 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



И.Б. Солдатова

Общая характеристика работы

Актуальность работы. Колониальные гидроиды (Cnidaria, Hydrozoa, Hydroidolina) подходят для изучения ряда фундаментальных биологических явлений: целостности организма (Марфенин, 2002, 2016), внутривидовой изменчивости (Blackstone, Buss, 1991, 1993; Dudgeon, Buss, 1996), морфофункциональных адаптаций к условиям существования (Kinne, 1956, 1958; Wyttenbach, 1968, 1974; Kubota, 2004) и пр. Вариативность состояния организмов для большинства известных видов практически не изучена, что мешает решению ряда актуальных задач как фундаментальных, так и прикладных, связанных с оценкой реакции организма на условия существования и воздействие внешних факторов.

Пульсации тела – одна из характерных и в то же время малоизученных особенностей представителей класса Hydrozoa. У колониальных гидроидов пульсируют гидранты, общее тело организма – ценосарк и, особенно, верхушки роста побегов и столонов (Марфенин, 1993б). Эти пульсации определяют все стороны жизнедеятельности гидроидов: пищеварение (Марфенин, 1981), распределение пищи по колониальному организму (Hale, 1960; Fulton, 1963; Марфенин, 1985б, 1993б), рост и морфогенез (Belousov, 1973; Crowell, 1974, Donaldson, 1973, 1974). Наиболее выраженными являются продольные пульсации растущих верхушек побегов и столонов (ростовые пульсации) и поперечные пульсации стенок тела (латеральные пульсации). Пульсации тела способствуют перемещению внутривещной жидкости (гидроплазмы), содержащей пищевые частицы и дедифференцированные клетки рассасывающихся тканей, т.е. доставке пищи в различные части колониального организма. Общеколониальный аппарат, базирующийся на транспортировке гидроплазмы посредством пульсаций, называется распределительной системой перистальтико-пульсаторного типа. Распределительная система выполняет важную интегрирующую роль в жизни гидроидов, соединяя все части колонии воедино (Карлсен, Марфенин, 1976, 1984; Марфенин, 1985б, 2002).

В некоторых исследованиях есть указания на то, что условия существования влияют на рост гидроидов (Kinne, 1956, 1958, 1971; Kinne, Paffenhöfer, 1965, 1966; Марфенин, 1988; Марфенин, Малютин, 1994), но функционирование распределительной системы в связи с факторами среды оставалось неизученным.

D. pumila – один из наиболее изученных видов гидроидов (см. ниже), на котором осуществляют разнообразные исследования. По реакции распределительной системы, выражающейся в показателях пульсаций тела и гидроплазматических течений (ГПТ), можно определить состояние колониального организма: интенсивность процессов жизнедеятельности (скорость роста, интенсивность перемещения пищи по колонии и т.п.) и способность данного вида существовать при различных абиотических воздействиях.

Цели и задачи исследования. Целью работы является определение особенностей роста и функционирования распределительной системы у колониальных гидроидов на примере модельного вида *Dunatena pumila* в зависимости от четырёх факторов внешней среды: температуры, опреснения, осушения и водообмена.

Для достижения поставленной цели необходимо решить следующие задачи.

1. Подобрать наиболее информативные количественные показатели функционирования распределительной системы, используя для этого собственные результаты цитраферной микровидеосъёмки, регистрирующей пульсации ценосарка и перемещение частиц в гидроплазме.

2. Определить реакции этих показателей на изменение выбранных факторов среды в заданных диапазонах, а именно:

2.1. Зависимость ростовых и латеральных пульсаций, а также гидроплазматических течений (ГПТ) от температуры (10, 15, 20, 25, 28°C);

2.2. Зависимость пульсаций и ГПТ от опреснения (26, 20, 15, 10‰);

- 2.3. Реакцию пульсаций и ГПТ на осушение (длительностью 5, 10, 20, 30, 60 мин);
- 2.4. Зависимость пульсаций и ГПТ от отсутствия или наличия водообмена в кювете.
3. Сравнить эффективность функционирования распределительной системы в изученном диапазоне изменения факторов среды.
4. Определить протяжённость ГПТ в колониях.
5. Определить вклад гидрантов в формирование ГПТ.

Результаты исследования могут также ответить на вопросы о степени эврибионтности *D. pumila* и допустимых изменениях факторов среды, в пределах которых сохраняется жизнеспособность вида.

Научная новизна работы. Впервые функциональное состояние колониального организма описано с помощью 25 новых параметров, отражающих пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы в столонах и побегах *D. pumila*. Таким способом установлена реакция роста и распределительной системы на солёность и температуру воды, осушение, водообмен. Установлены диапазоны значений исследованных факторов среды, в пределах которых проявляется устойчивость работы распределительной системы. Разработана методика интактного исследования состояния организма на примере модельного вида колониальных гидроидов. Предложенная система показателей позволяет количественно оценить реакцию организма на воздействие внешней среды при различных функциональных состояниях. Впервые на основании расчётов объёмов внутриволокнистой жидкости показано, что организация однонаправленного течения, способного доставить частицы пищи к другим частям колонии, обеспечивается совместной работой нескольких гидрантов или других пульсаторов.

Теоретическая и практическая значимость работы. Определена степень зависимости роста и параметров работы распределительной системы колониального гидроида *D. pumila* от температуры, солёности, водообмена, осушения. Этот результат диссертации имеет большое *прикладное значение*, так как позволяет определить рамочные условия допустимых режимов проведения экспериментов на гидроидах, которые всё чаще используются в биологии в качестве лабораторных объектов.

Проведённые в ходе работы над диссертацией эксперименты позволили прояснить механизм самоорганизации в необычной децентрализованной распределительной системе. Доказано, что протяжённые течения в гастроваскулярной полости, объединяющие весь колониальный организм, являются результатом взаимодействия коротких локальных токов гидроплазмы. На основе совокупности наблюдений и регистрации параметров пульсаций тела и ГПТ предложено объяснение механизма работы распределительной системы. На основе детальных инструментальных интактных наблюдений функционального состояния колоний и проведённых расчётов перемещаемых объёмов гидроплазмы впервые приводятся данные, подтверждающие возможность формирования протяжённых однонаправленных ГПТ в колонии гидроидных с перистальтико-пульсаторной распределительной системой. Этот *теоретический итог* работы может служить основой для дальнейших исследований на других видах гидроидов.

Положения, выносимые на защиту.

- 1) Первым при изменении условий среды нарушается рост. Латеральные пульсации ценосарка и ГПТ более устойчивы к нагреванию, опреснению, осушению, отсутствию водообмена.
- 2) В исследованных пределах от 10°C до 25°C продолжается рост и функционирование распределительной системы колониального гидроида *Dynamena pumila*. Также и при опреснении до 15‰ рост колонии и способность распределительной системы переносить

частицы остаются близкими к норме, характерной для обитания при температуре 15°C и солёности 26‰.

- 3) Выращенные на стёклах колонии *D. pumila* выдерживают осушение, вполне достаточное для манипуляций при переносе их из одного аквариума в другой при постановке опытов. Предел допустимого осушения колоний *D. pumila* находится между 10 и 20 мин. Такое непродолжительное осушение не приводит к нарушениям работы распределительной системы и роста верхушек.
- 4) Распределительная система колониального гидроида *D. pumila* при неизменных температуре и солёности функционирует более интенсивно в непроточных условиях по сравнению с проточными.
- 5) Формирование локальных течений, достаточных для эффективного перемещения гидроплазмы по колонии, возможно при всех исследованных условиях среды.
- 6) Протяжённые гидроплазматические течения, охватывающие всю колонию, не сплошные, а состоят из ряда более коротких течений, последовательно подпитывающих основное ГПТ.
- 7) Рабочие объёмы отдельных пульсаторов (гидрантов) значительно меньше объёма исходящего из побега течения. Возникновение мощного течения возможно при совместной работе нескольких пульсаторов.

Личный вклад автора. Диссертант принимал непосредственное участие на всех этапах осуществления исследования: сборе данных в течение четырёх полевых сезонов, культивировании материала в лаборатории, постановке всех экспериментов, обработке полученных данных, обобщении и интерпретации результатов, представлении результатов работы на конференциях, подготовке научных публикаций.

Впервые систему анализа данных видеосъёмки, характеризующих рост колонии, пульсации и гидроплазматические течения, разработал и опубликовал руководитель диссертанта (Марфенин, 2015), но в данной работе аппарат количественного анализа был значительно усовершенствован и успешно применён на большом материале. Планирование эксперимента на начальных этапах также осуществлялось Н.Н. Марфениным.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на конференции международного общества исследователей Hydrozoa «8th Hydrozoan Society Workshop» (г. Искья, Италия, 20-27 июня 2015); IV Международном конгрессе по морфологии беспозвоночных «ICIM4» (г. Москва, 18-23 августа 2017); XIII Всероссийской конференции «Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря» (г. Санкт-Петербург, 17-20 октября 2017); XXIII, XXIV и XXV международных научных конференциях студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (г. Москва, 2016-2018); международной конференции в честь 80-летия Беломорской биологической станции МГУ имени М.В. Ломоносова «Морская биология, геология, океанология – междисциплинарные исследования на морских стационарах» (г. Москва, 19-20 ноября 2018); юбилейной конференции в честь 160-летия кафедры зоологии беспозвоночных МГУ имени М.В. Ломоносова «Зоология беспозвоночных – Новый век» (г. Москва, 19-21 декабря 2018).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 21 печатная работа, в том числе: 7 статей в журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и/или Web of Science; кроме того, 4 статьи – переведённые на иностранный язык версии работ, опубликованных в отечественных журналах из указанных баз данных; 1 статья в сборнике; 9 тезисов докладов на российских и международных конференциях.

Структура диссертации. Текст работы изложен на 176 страницах машинописного текста и состоит из введения, 4 глав (обзор литературы, материал и методы, результаты, обсуждение результатов), выводов, списка использованной литературы и приложений. Список литературы включает 217 наименований (110 отечественных, 107 иностранных).

Благодарности

Своему научному руководителю – профессору каф. зоологии беспозвоночных д.б.н. Н.Н. Марфенину, всячески помогавшему в освоении биологии гидроидов, постановке экспериментов и наблюдений, в постижении навыков научно-исследовательской работы и интерпретации полученных результатов.

Доценту каф. зоологии беспозвоночных к.б.н. И.А. Косевичу – за многочисленные полезные советы.

Сотрудникам каф. зоологии беспозвоночных к.б.н. А.А. Прудковскому, к.б.н. О.И. Малютину, О.М. Катановой – за ценные консультации по осуществлению экспериментальной работы.

С.М. Молозьеву – за помощь в обработке данных.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во Введении обоснована актуальность темы исследования, показана степень её разработанности, поставлены цель и задачи настоящего исследования.

Глава 1. Обзор литературы

В обзоре литературы приведены известные данные о влиянии различных абиотических факторов на рост гидроидов и работу распределительной системы гидроидов. Большие монографические работы, посвящённые разнообразию Hydrozoa (Наумов, 1960; Степаньянц, 1979; Анцулевич, 2015), не рассматривают эту тему или затрагивают вскользь (в контексте биогеографии).

Реакция гидроидов на факторы среды: субстрат, солёность, температуру, осушение, движение воды, освещённость, загрязнение и т.п. - приведена в двух подробных обзорах (Воеро, 1984; Gili, Hughes, 1995), а также ряде статей, по отдельным видам (Kinne, 1956, 1958; Hündgen, Hartmann, 1979; Бурькин, 1978а, б, 1979; Arndt, 1984). Они посвящены, по большей части, исследованию морфологии составляющих частей колониального организма и темпам роста в зависимости от изменения конкретных внешних условий. Публикаций о влиянии факторов внешней среды на функционирование распределительной системы колониальных гидроидов нет, как будто они существуют в стабильных условиях. Экспериментальные исследования реакции гидроидов на различные абиотические показатели морской воды были проведены до нас на нескольких видах традиционными методами регистрации размеров и состояния гидрантов, прироста и поведения (Morse, 1909; Fulton, 1960, 1962; Симкина, 1963; Tusov, Davis, 1971; Кошелев, 2003). Подробные исследования посвящены действию факторов внешней среды на распространение и репродуктивную биологию (Ma, 2003; Ma, Purcell, 2005) и взаимоотношениям с хищниками (Blezard, 1999) некоторых видов гидроидов. О. Кинне представил обзорные работы о влиянии температуры и солёности на различных растений и животных, в том числе – на колониальных гидроидов (Kinne, 1956, 1958, 1964, 1971; Kinne, Paffenhöfer, 1965, 1966). Ю.Б. Бурькин (1978а, б, 1979, 1980) подробно изучил реакцию колониального гидроида *D. pumila* на содержание при различной солёности и температуре, используя показатели скорости роста, а также формы колоний. В лабораторных экспериментах было установлено, что возможность захвата добычи у гидроидов зависит от скорости перемещения воды и различается между близкими видами (Малютин, Марфенин, 1988; Марфенин, Малютин, 1994). Показана возможность применения гидроидов в качестве индикаторов состояния окружающей среды (Stebbing, 1976; Карлсен, Марфенин, 1988).

Отражено развитие представлений о функционировании распределительной системы гидроидов от первоописания разнонаправленного перемещения гидроплазмы по столону (Lister, 1834) до современных работ (Марфенин, 1985а, б, 2002, 2016). Роль столонов оказывается в распределительной системе главной, так как именно в них происходит объединение разобщённых мелких потоков и формируются дальние течения. До сих пор сведения о пульсациях различных участков ценосарка столонов и их связи с ростом и ГПТ остаются разрозненными и противоречивыми (Hale, 1960; Fulton, 1963; Crowell, 1974; Blackstone, 1996, 1997; Blackstone, Buss, 1993; Бурькин, 2010, 2015). Рассмотрены две альтернативные точки зрения на вопрос об упорядоченности ГПТ. Согласно первой, движение гидроплазмы по колонии происходит более-менее упорядоченно (Карлсен, Марфенин, 1976, 1984; Марфенин, 1985б, 1993б). Согласно другой гипотезе, в распределительной системе у гидроидов локальные токи гидроплазмы в значительной мере независимы, несинхронизированы и не складываются в протяжённые течения (Бурькин, 2010, 2013, 2015).

Приведены данные о ростовых процессах колониальных гидроидов. Описаны характерные движения растущих верхушек (Wyttенbach, 1968, 1973, 1974) и предполагаемые механизмы этих движений (Белоусов, 1975, 1980; Лабас и др., 1981; Зарайский и др., 1984; Belousov et al., 1989; Schierwater et al., 1992; Косевич, 2006). Рассмотрены вопросы о протяжённости зоны роста ценосарка (Berrill, 1949а, b, c; Bonner, 1952; Overton, 1963; Suddith, 1974), участках клеточной пролиферации (Hale, 1964; Braverman, 1971) и смещении клеточных пластов (Suddith, 1974; Косевич, 1999)

Глава 2. Материал и методы

Для изучения был выбран колониальный гидроид *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Leptothecata, Sertulariidae) (рис. 1), нередко используемый в качестве модельного объекта в научных исследованиях. Это колониальный организм со множеством питающих гидрантов, расположенными супротивно на побегах. Побеги соединены столонами с общей полостью тела. Терминальные участки столонов и побегов называются верхушками роста. Используемая терминология представлена на рисунке 1.

Колонии выращивали из фрагментов отдельных побегов с участка столона на прозрачном искусственном субстрате. Содержали в термостатируемых аквариумах с аэраторами при постоянной температуре ($15 \pm 1^\circ\text{C}$), регулярном кормлении и смене воды. Сбор гидроидов, их культивирование и видеорегистрация функционирования распределительной системы были проведены на Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова биологического факультета МГУ.

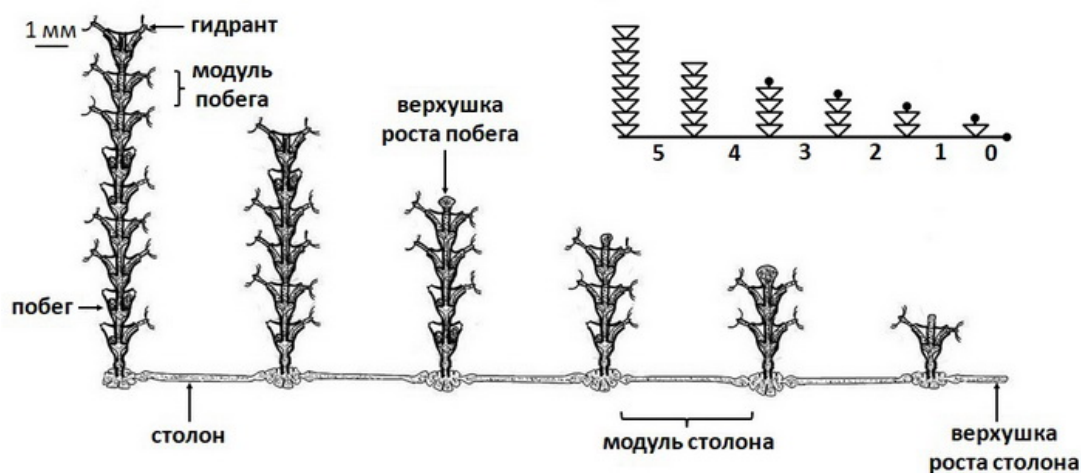


Рис. 1. Небольшая колония *Dynamena pumila* и её схематическое изображение (выше). Арабскими цифрами обозначена нумерация модулей столона.

Использовали метод цейтраферной микровидеосъёмки колоний в течение 1.5-12 ч с последующим анализом количественных показателей (Marfenin, 2015; Marfenin, Dementyev, 2017). Частота съёмки – 4 кадра/с. Для получения необходимых данных о пульсациях ценосарка и перемещении гидроплазмы в полости ценосарка через каждые 120 кадров (30 с) производили измерение трёх основных первичных показателей (рис. 2): 1) величины просвета полости ценосарка в двух сечениях ($D1$ и $D2$) в пределах кадра, 2) величины продольных пульсаций терминальной точки верхушки роста, «ростовые пульсации» (GP), и 3) длины пробега любой распознаваемой частицы или группы частиц в полости за 1 с (\bar{v}_{HF}).

На основании этих первичных количественных показателей вычисляли множество производных («вторичных») показателей: период и амплитуда ростовых пульсаций верхушки роста и поперечных пульсаций трубки ценосарка; прирост столона за час и за одну ростовую пульсацию; период образования однонаправленных ГПТ; скорость ГПТ по направлению к верхушке роста и от неё; протяжённость однонаправленного перемещения частиц в ГПТ; объём перемещённой гидроплазмы за одно ГПТ; доля покоя в пульсациях ценосарка и перемещении гидроплазмы и т.п. Всего 25 параметров. Все они в совокупности характеризуют три главных процесса: 1) рост, 2) пульсации ценосарка и 3) перемещение гидроплазмы по колонии.

Вся последующая обработка видеозаписей проведена визуально вручную. Всего было обработано более 1.5 тыс. часов видеосъёмки.

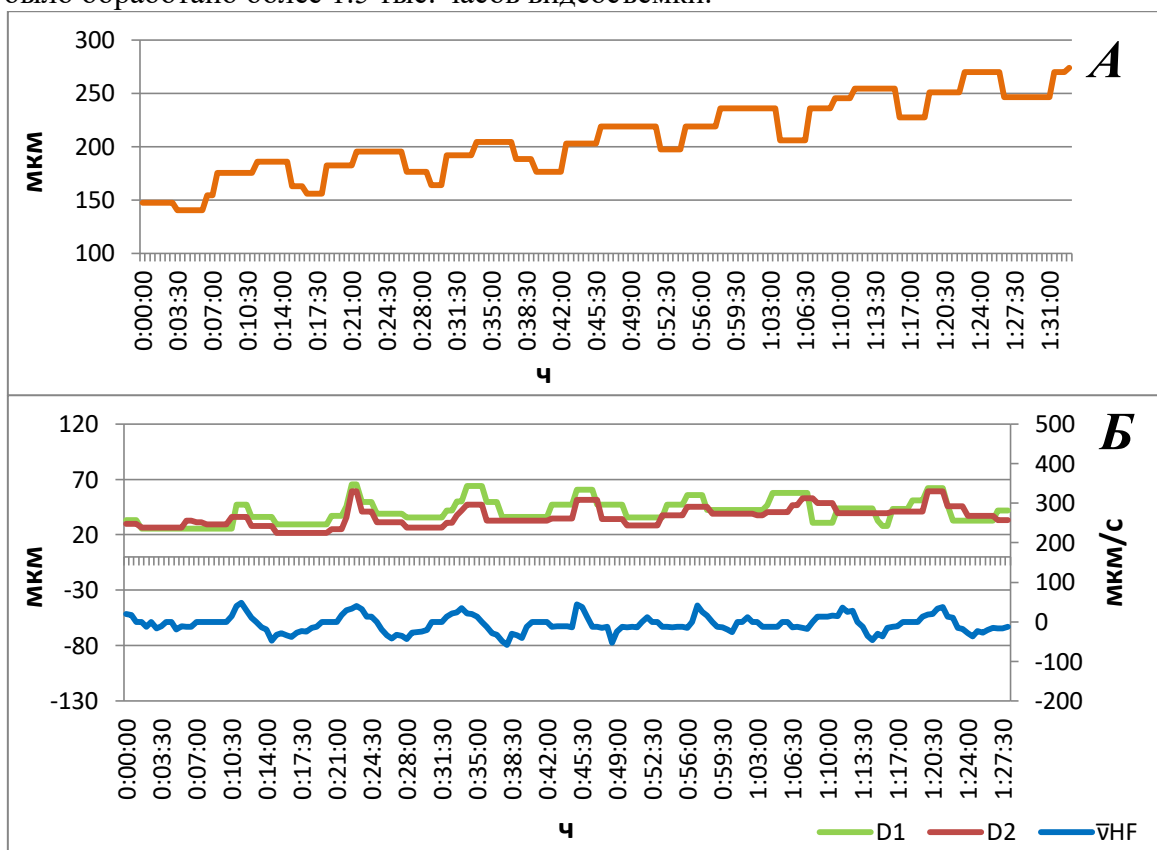


Рис. 2. Пример динамики ростовых пульсаций верхушки столона (А), латеральных пульсаций ценосарка столона и ГПТ (Б) *D. pumila* (эпизоды №№ 269/2017 и 276/2017 при $15 \pm 1^\circ\text{C}$).

Опреснение осуществляли в кювете путём добавления дистиллированной воды в соответствующей пропорции при стабильной температуре. Температуру устанавливали с помощью проточного холодильника, вода из которого омывала кювету. Стёкла с колониями для осушения вынимали из воды и клали нижней стороной на фильтровальную

бумагу в лаборатории при комнатной температуре воздуха (23°C). Водообмен в опыте сравнения роста колоний в стоячей и подвижной воде составлял 0.02 л/с.

С помощью микровидео съёмки регистрировали пульсации и рост верхушки столонов и побегов, а также латеральные пульсации ценосарка и перемещение частиц в гастроваскулярной полости в первом модуле колоний, содержащихся в морской воде при следующих условиях среды: 1) температуре 10, 15, 20, 25, 28°C; 2) солёности 26, 20, 15, 10‰; 3) пребывании в стоячей и проточной воде; 4) осушении на 5, 10, 20, 30 и 60 мин.

Протяжённость неразрывного ГПТ определяли визуально, просматривая под микроскопом при увеличении $\times 100$ каждую минуту колонию на просвет и нанося на схему колонии посегментно (по модулям столона) направление ГПТ и насыщенность ГПТ частицами в двух градациях: ненасыщенные ГПТ – мало частиц (тонкие стрелки \rightarrow или \leftarrow) и насыщенные ГПТ – много частиц (толстые стрелки \Leftarrow или \Rightarrow).

Для упрощения расчётов средних изменений объёма различных пульсаторов использовали приведение наблюдаемой на видеозаписи формы к простым геометрическим фигурам, чьи объёмы нетрудно вычислить. Рассчитали объёмы просвета желудков гидранта *D. pumila* и ценосарка побегов и столонов. Полученные величины объёмов ценосарка столона усредняли по всем исследованным колониям для каждого отдельного модуля. Также усредняли значения скоростей и протяжённостей течений.

Достоверность различия средних значений проведена по непараметрическому *U*-критерию Уитни-Манна.

ОСНОВНАЯ ЧАСТЬ

Глава 3. Результаты

*Рост и пульсации столонов *Dуnапена pumila* в стандартных условиях*

Верхушка столона ритмично пульсирует, продвигаясь вперёд. Ростовые пульсации стабильны часами. Период ростовой пульсации P_{GP} в стандартных условиях ($26 \pm 1\%$, $15 \pm 1^\circ\text{C}$, стоячая вода), составляет 13.2 ± 0.4 мин, амплитуда A_{GP} равна 34.5 ± 0.7 мкм. Прирост за одну пульсацию $m_{gp} = 14.3 \pm 0.4$ мкм/ч (выборка $n - 275$).

Латеральные пульсации ценосарка первого модуля столона происходят ритмично в двух сечениях $D1$ и $D2$. Период и амплитуда пульсаций в двух сечениях достоверно не различаются ($p > 0.05$). Сравнение данных по $D1$ и $D2$ свидетельствует об отсутствии перистальтики в большинстве циклов расширения и сжатия ценосарка.

Опреснение

Колонии *D. pumila* при температуре 14°C способны существовать без проявления признаков угнетения в диапазоне солёности от 26 до 20‰, причем не только 2 ч, но и в течение по крайней мере 8 ч. Об этом можно судить по стабильности ростовых, латеральных пульсаций и ГПТ.

Наибольший прирост столонов и побегов за одну пульсацию был при 26‰ и 20‰. При 15‰ прирост за одну пульсацию уменьшается в 1.5 раза по сравнению с 26‰ ($p < 0.01$). При солёности 10‰ наблюдаются признаки стресса, проявляющиеся в остановке роста столонов и значительном замедлении роста побегов. При 10‰ период ростовых пульсаций верхушек побегов и столонов возрастает двукратно ($p < 0.01$). Реакция столонов и побегов при 10‰ по амплитуде ростовых пульсаций не совпадала: у побегов амплитуда не изменялась, а у столонов снижалась примерно в 10 раз (рис. 3).

При опреснении от 15‰ до 10‰ увеличивается период и снижается амплитуда латеральных пульсаций ценосарка в первом модуле столона. При опреснении возрастает фаза покоя латеральных пульсаций и ГПТ, как в побегах, так и в столонах. Скорость

перемещения гидроплазмы в ближайшем к верхушке роста модуле ценосарка по мере опреснения изменяется в побегах и столонах неодинаково: у столонов уменьшается слабо ($p > 0.05$), а в побегах значительно (перемещение гидроплазмы почти прекращается при опреснении от 15‰ до 10‰).

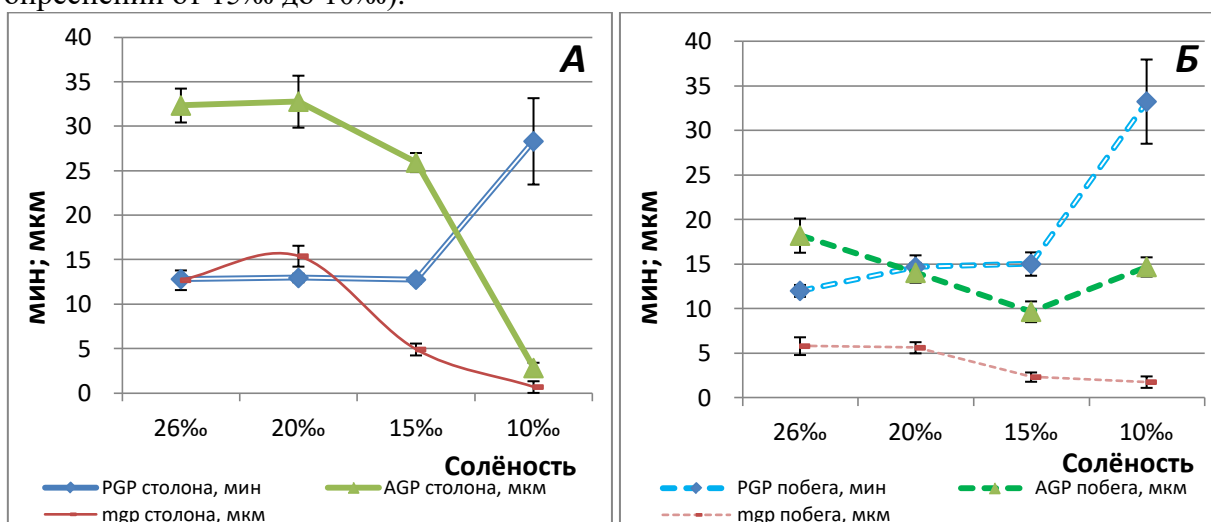


Рис. 3. Период (P_{GP}), амплитуда (A_{GP}), прирост за цикл (m_{gp}) ростовых пульсаций верхушки столона (А) и побега (Б) *D. pumila* в сравнении не менее 2 ч при различной солёности.

Температура

Оптимальный диапазон, при котором наблюдаются высокая скорость роста, интенсивные ГПТ и наибольший объём перенесённой гидроплазмы, составляет от 10 до 20°C. При 28°C пульсации ценосарка столона становятся неустойчивыми, прирост замедляется, перемещения гидроплазмы теряют активность.

В диапазоне от 10 до 28°C повышение температуры воды вызывает, в конечном итоге, сокращение периода и уменьшение амплитуды ростовых пульсаций ценосарка *D. pumila*, однако в столонах и побегах эти процессы выражены по-разному. В столонах уменьшение амплитуды ростовых пульсаций и прироста за цикл при повышении температуры происходит сильнее, чем в побегах. В результате рост столонов при 28°C снижается почти в 10 раз по сравнению с 15-20°C ($p < 0.01$), а в побегах лишь в 1.5-2 раза (рис. 4).

ГПТ обладают наибольшей скоростью при 15 и 20°C. Снижение скорости ГПТ при повышении температуры от 20 до 28°C, по-видимому, означает разбалансировку распределительной системы и является дополнительным аргументом в пользу предположения о приближении к верхнему температурному пределу существования *D. pumila*.

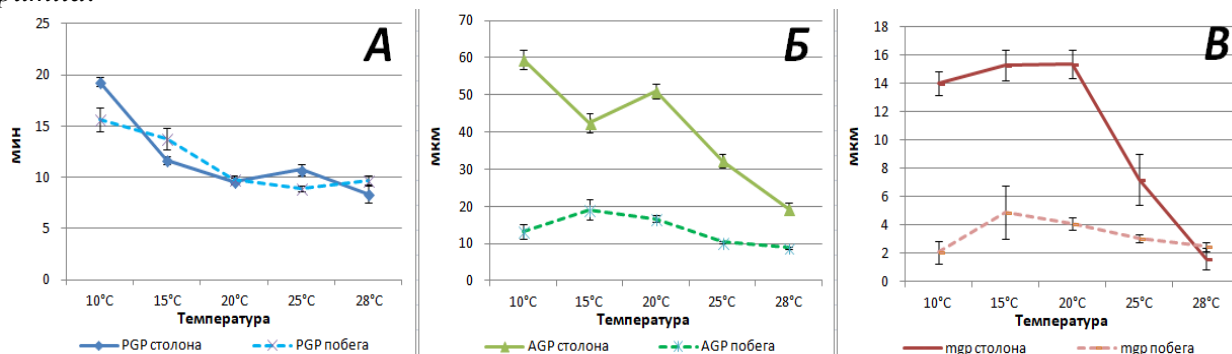


Рис. 4. Воздействие температуры на период (А), амплитуду (Б) и прирост (В) ростовых пульсаций верхушки столона и побега *D. pumila* в сравнении. Солёность: 26±1‰.

Осушение

При осушении на 5 и 10 мин не установлено никаких отличий от контроля - неосушаемых образцов. Осушение на 20 мин приводило к уменьшению прироста за один акт ростовой пульсации более чем на треть, а осушение на 30 мин – ещё в два раза, хотя показатели перемещения гидроплазмы оставались неизменными. При этом значимо не изменялись ($p > 0.05$) ни частота и амплитуда поперечных пульсаций ценосарка, ни активность и протяжённость течений гидроплазмы. Осушение на 20 и 30 мин вызывало снижение амплитуды ростовых пульсаций (рис. 5). Существенных изменений латеральных пульсаций ценосарка и перемещений гидроплазмы при сравнении их на одной и той же колонии последовательно в контроле и в ряду осушений продолжительностью до 30 мин включительно не было выявлено.

Более продолжительное осушение, а именно на 1 ч, становится критическим для колонии, поскольку приводит к нарушению целостности её структуры. Происходит деградация тканей, а сквозь отверстия в лопнувшем перисарке верхушки роста внутреннее содержимое начинает изливаться наружу.

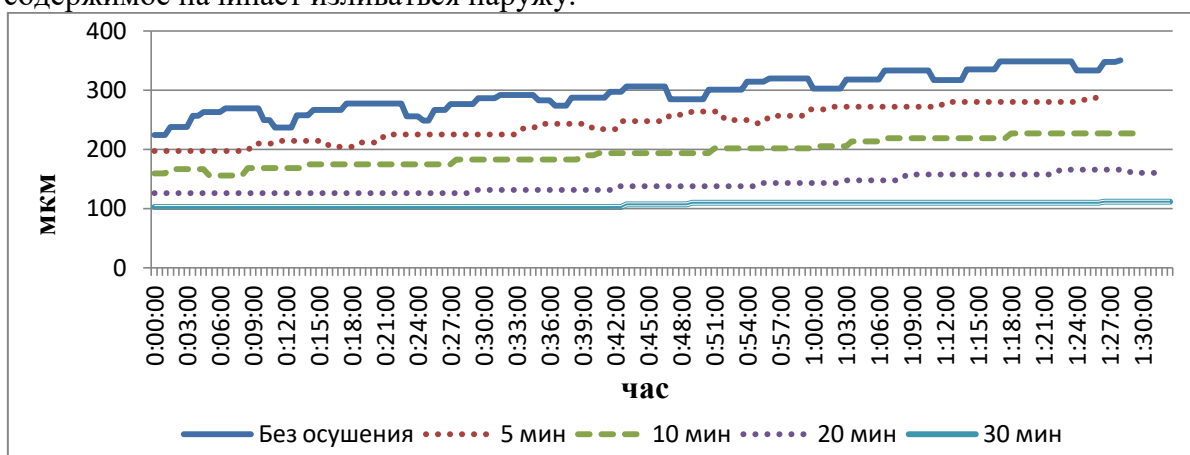


Рис. 5. Динамика ростовых пульсаций верхушки столона колонии № «ПС 8-1 (2017)» в контроле и последовательном ряду осушений (на 5, 10, 20, 30 мин). Температура: $15 \pm 1^\circ\text{C}$, солёность $26 \pm 1\%$. Начальные позиции графиков выбраны произвольно для упрощения сравнения кривых.

Водообмен

Рост и функционирование распределительной системы реагировали на режимы протоки и её отсутствия двояко: по некоторым показателям различий не было обнаружено, но по другим такие различия имеются. Не выявлено существенных изменений ($p > 0.05$) в латеральных пульсациях ценосарка и росте при сравнении их на одной и той же колонии последовательно в стоячей и проточной воде. Однако в проточном режиме по сравнению с непроточным период ростовых пульсаций увеличивается на 20%, период ГПТ в столоне возрастает на 42%, а максимальная скорость течений уменьшается на 20%. В результате расчётный объём перемещенной в столоне гидроплазмы за одно ГПТ уменьшается в проточных условиях на 30%. Вода в кювете обновлялась за 24 с.

Функционирование распределительной системы *D. pumila*

При изучении реакции распределительной системы *D. pumila* на изменение условий содержания возникла необходимость уточнения протяжённости однонаправленных ГПТ и возможных источников их формирования, чтобы судить об

эффективности перемещения частиц по всему колониальному организму. Для этого были сопоставлены данные по: 1) объёмам локальных ГПТ, регистрируемых стационарно микровидеосъёмкой с 2) объёмами пульсаторов (гидрантов, верхушек роста, участков ценосарка ствола побегов и столонов; и с 3) протяжённостями однонаправленных ГПТ по столону, регистрируемыми визуально.

Непосредственные ежеминутные визуальные сканирования направления ГПТ в столоне показали, что неразрывное однонаправленное ГПТ может соответствовать по протяжённости расстоянию от основания материнского побега до верхушки столона, т.е. охватывать значительную часть колонии (семь-восемь модулей столона). Неразрывная протяжённость ГПТ достигает 24 мм как у направленных к верхушке столона магистральных, так и у противоположно направленных компенсаторных ГПТ (рис. 6).

В то же время на основании данных о динамике скорости ГПТ от начала до прекращения однонаправленного течения через «створ» видеорегистрации были рассчитаны протяжённости перемещения (Z) по столону частиц, взвешенных в гидроплазме. За один акт однонаправленного магистрального течения частица из седьмого модуля может быть перемещена на 6.5 ± 0.5 мм ($n = 30$), что покрывает расстояние в два с лишним модуля столона. По мере удаления от материнского побега Z снижается: при прохождении модулей со второго по шестой частицы могут быть перемещены лишь на 1.5 модуля столона (рис. 7).

Средние значения объёма исходящего из проксимального побега в столон магистрального ГПТ варьируют между колониями, но могут достигать значения 26 ± 4 млн мкм³ (при максимальном 44.9 млн мкм³).

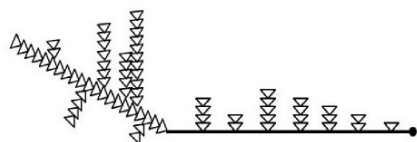
«Рабочие объёмы» основных пульсаторов значительно меньше:

2.3 ± 0.4 млн мкм³ для гидрантов;

6.8 ± 0.7 млн мкм³ для модуля побега, включающего два гидранта и участок ствола между ними;

16.6 ± 1.9 млн мкм³ для терминального участка столона, включающего нулевой модуль.

Следовательно, для генерации среднего магистрального ГПТ, исходящего из проксимального побега, необходимо одновременное сжатие нескольких модулей побегов, включающих примерно 8 гидрантов.



| Время, часы | Модуль столона | | | | | | | |
|-------------|----------------|---|---|---|---|---|---|---|
| | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 | 0 |
| 0:00 | σ | σ | σ | → | σ | σ | σ | ← |
| 0:01 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | ← | ← |
| 0:02 | ← | σ | σ | σ | σ | σ | ← | ← |
| 0:03 | > | > | ← | σ | ← | ← | ← | σ |
| 0:04 | σ | σ | > | > | > | → | σ | σ |
| 0:05 | σ | → | σ | → | σ | > | > | σ |
| 0:06 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | → | > |
| 0:07 | σ | σ | σ | σ | → | → | σ | σ |
| 0:08 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:09 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | < | < |
| 0:10 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:11 | ← | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:12 | σ | σ | σ | σ | → | σ | σ | σ |
| 0:13 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | ← |
| 0:14 | → | ← | σ | ← | σ | σ | σ | σ |
| 0:15 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:16 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:17 | σ | σ | σ | ← | σ | σ | ← | σ |
| 0:18 | σ | σ | ← | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:19 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:20 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:21 | σ | ← | σ | σ | σ | → | ← | σ |
| 0:22 | σ | σ | σ | σ | σ | ← | σ | σ |
| 0:23 | → | σ | ← | ← | σ | σ | σ | ← |
| 0:24 | > | → | σ | σ | σ | σ | ← | ← |
| 0:25 | > | > | > | > | σ | ← | ← | σ |
| 0:26 | → | > | > | > | > | > | → | σ |
| 0:27 | σ | σ | → | > | > | > | > | > |
| 0:28 | σ | σ | σ | σ | ← | ← | σ | σ |
| 0:29 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | < | < |
| 0:30 | σ | σ | σ | σ | → | ← | σ | σ |
| 0:31 | σ | σ | ← | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:32 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:33 | ← | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:34 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | → | σ |
| 0:35 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:36 | σ | ← | ← | σ | σ | σ | σ | ← |
| 0:37 | σ | σ | ← | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:38 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:39 | σ | → | σ | σ | σ | → | σ | σ |
| 0:40 | ← | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:41 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:42 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | → |
| 0:43 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |

| Время, часы | Модуль столона | | | | | | | |
|-------------|----------------|---|---|---|---|---|---|---|
| | 7 | 6 | 5 | 4 | 3 | 2 | 1 | 0 |
| 0:44 | > | ← | σ | σ | σ | ← | ← | ← |
| 0:45 | > | > | > | > | > | σ | σ | σ |
| 0:46 | σ | σ | > | > | > | > | > | > |
| 0:47 | σ | σ | σ | σ | σ | → | > | > |
| 0:48 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | < |
| 0:49 | ← | σ | σ | σ | σ | σ | < | < |
| 0:50 | σ | σ | σ | σ | ← | < | σ | σ |
| 0:51 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:52 | σ | σ | ← | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:53 | σ | σ | ← | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:54 | σ | σ | σ | σ | σ | → | ← | σ |
| 0:55 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | ← |
| 0:56 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 0:57 | σ | σ | σ | σ | → | σ | σ | σ |
| 0:58 | → | σ | σ | σ | σ | σ | ← | σ |
| 0:59 | σ | σ | σ | → | σ | σ | σ | σ |
| 1:00 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 1:01 | σ | σ | σ | σ | σ | ← | σ | σ |
| 1:02 | σ | σ | σ | σ | σ | ← | ← | ← |
| 1:03 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 1:04 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 1:05 | > | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 1:06 | > | > | > | > | > | σ | σ | σ |
| 1:07 | > | > | > | > | > | > | > | σ |
| 1:08 | σ | σ | σ | → | > | > | > | σ |
| 1:09 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | > | > |
| 1:10 | σ | σ | σ | σ | σ | < | < | < |
| 1:11 | σ | σ | σ | σ | σ | ← | ← | σ |
| 1:12 | ← | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 1:13 | σ | → | ← | σ | σ | σ | σ | σ |
| 1:14 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 1:15 | σ | σ | σ | σ | → | σ | σ | → |
| 1:16 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 1:17 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 1:18 | σ | σ | σ | σ | σ | ← | σ | σ |
| 1:19 | σ | ← | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 1:20 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | ← |
| 1:21 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 1:22 | σ | ← | → | σ | σ | σ | → | σ |
| 1:23 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 1:24 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | ← | ← |
| 1:25 | > | > | > | σ | σ | ← | ← | ← |
| 1:26 | σ | → | > | > | > | > | σ | σ |
| 1:27 | σ | σ | σ | σ | → | > | > | σ |
| 1:28 | σ | σ | σ | σ | σ | → | σ | σ |
| 1:29 | σ | σ | σ | σ | σ | < | < | < |
| 1:30 | σ | σ | σ | ← | σ | σ | σ | σ |
| 1:31 | σ | σ | σ | σ | ← | σ | σ | σ |
| 1:32 | ← | ← | σ | σ | σ | σ | σ | σ |
| 1:33 | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ | σ |

Рис. 6. Схема динамики направления, протяжённости и интенсивности перемещения гидроплазмы в колонии *D. pumila* № 2-5 (2016) (Марфенин, Дементьев, 2017). Обозначения. В левом столбце время с начала наблюдения; σ – отсутствие поступательного движения; → ← слабые течения гидроплазмы (с разрозненными частицами); <> сильные течения с множеством частиц в поле зрения.

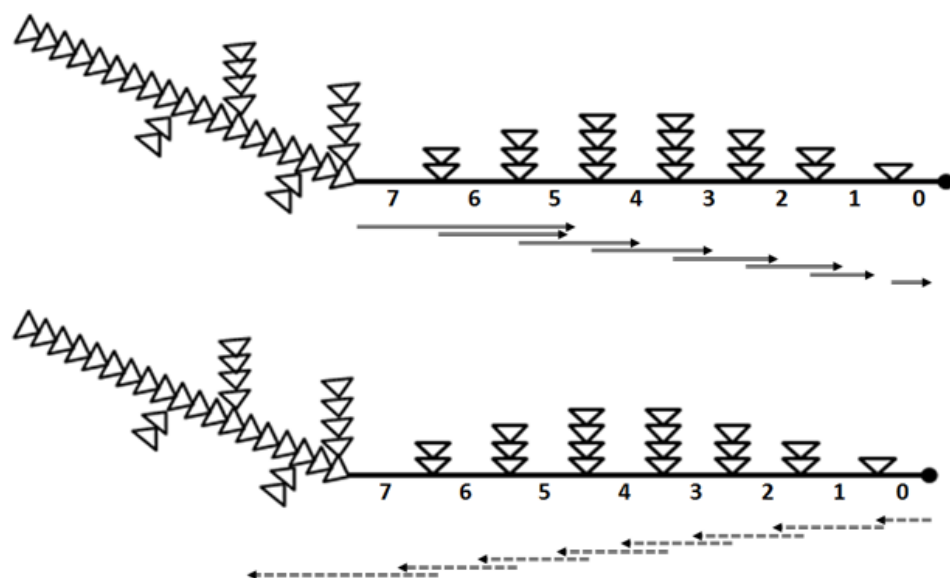


Рис. 7. Схематически расчётная протяжённость (стрелочками) перемещения гидроплазмы в течение одного магистрального (верхний рисунок) и компенсаторного (нижний рисунок) течений в каждом модуле колонии № 8-6 (2016). Длина стрелок соответствует протяжённости течения гидроплазмы, проходящего через середину модуля столона, определённой по данным видеорегистрации.

Глава 4. Обсуждение результатов

Преферентные значения температуры (15-20°C) и солёности (26-20‰), при которых жизненные процессы в колонии *D. pumila* наиболее активны, в целом соответствуют естественным в месте обитания популяции гидроида. Даже при 28°C и 10‰, когда происходит остановка или существенное торможение роста, а также (при 10‰) исчезают ГПТ в побеге, *D. pumila* остаётся жизнеспособной, хотя эти значения температуры и солёности не являются типичными для вида в естественных местах обитания.

В стоячей воде распределительная система функционирует более интенсивно: с более высокой частотой возникновения мощных течений гидроплазмы, бóльшей их скоростью и бóльшими объёмами переносимой гидроплазмы. Следовательно, жизненные процессы в колонии *D. pumila* выражены более отчётливо в стоячей воде. Данный факт существенно упрощает исследование колоний в лабораторных условиях, поскольку делает необязательным использование проточных кювет для съёмки, обращаться с которыми значительно труднее из-за постоянного риска переполнения кюветы и необходимости периодически откачивать лишнюю воду.

Даже находясь вне воды, гидроиды способны ещё вплоть до 20 мин жить так же, как и в воде. Эта инерция в реакции колоний на осушение важна для понимания того, что краткосрочное осушение во время обычных отливов на нижней литорали не приводит к приостановке роста столонов и функционирования распределительной системы. Продолжительность инерции следует учитывать при постановке экспериментальных исследований с использованием гидроидов, в частности, при переносе стёкол с культурами между аквариумами и в съёмочные кюветы.

Вблизи экстремальных значений параметров среды:

- рост снижается вплоть до остановки;
- у ростовых и латеральных пульсаций изменяются период и амплитуда;
- ГПТ продолжают.

Перемещение частиц через всю колонию возможно при последовательном подключении промежуточных побегов, каждый из которых помогает проталкивать столб гидроплазмы, когда тот окажется в непосредственной близости от побега (Марфенин, 1985б, 1993б). Чтобы каждый последующий побег «сработал», порция гидроплазмы должна пройти участок столона, отделяющий данный побег от предыдущего. Если протяжённость локального ГПТ (т.е. Z) больше длины одного модуля столона, то возможен дальний перенос частиц. Если же Z составляет менее величины одного модуля столона, то дальний перенос теоретически невозможен: частицы будут перемещаться вперёд и назад между двумя побегами в пределах одного модуля столона. Средняя длина сформированного модуля столона *D. pumila* составляет 2.98 ± 0.12 мм ($n = 58$), т.е. около 3 мм.

Исследованные показатели среды не приводят к полному прекращению транспортировки гидроплазмы по колонии (даже при 10‰ в столонах сохраняются ГПТ, а при 28°C встречаются течения протяжённостью более 3 мм). Распределительная система остаётся теоретически эффективной при любых испытанных значениях температуры, солёности, длительности осушения и отсутствии водообмена (рис. 8). Установленная стойкость распределительной системы (в первые часы воздействия фактора) – доказательство толерантности колониального гидроида к отклонению показателей среды от оптимальных для организма значений.

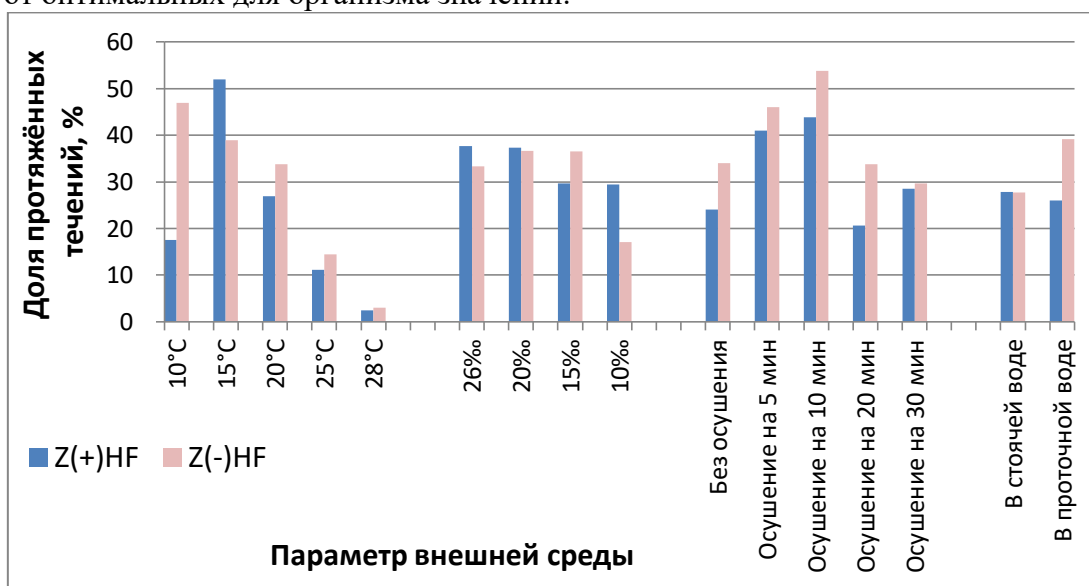


Рис. 8. Доля протяжённых (более 3 мм) течений в первом модуле столона *D. pumila*, направленных к верхушке столона ($Z_{(+)HF}$) и от неё ($Z_{(-)HF}$), при исследованных условиях среды.

Являясь характерным обитателем нижней литорали Белого моря, *D. pumila* демонстрирует высокую устойчивость к меняющимся абиотическим воздействиям, что делает вид удобным модельным объектом для изучения колониальной организации в лабораторных условиях.

Каким образом формируются протяжённые ГПТ, выполняющие первостепенную роль в интеграции колонии?

Расчётная протяжённость переноса частиц по столону составляет не более двух-трёх модулей, т.е. около 6 мм (рис. 7). Однако согласно результатам визуального сканирования неразрывное однонаправленное ГПТ может соответствовать по протяжённости расстоянию от основания материнского побега до верхушки столона - до восьми модулей столона (24 мм) в исследованных колониях (рис. 6). Расчёты рабочих объёмов позволили выяснить, что наблюдаемое в микроскоп ГПТ не сплошное, а состоит

из коротких потоков, выдавливаемых разрозненными пульсаторами. Получено подтверждение теории последовательного участия промежуточных побегов в продвижении ГПТ по столону. Согласно этой теории (Марфенин, 1985, 1993б), возможно неограниченное однонаправленное перемещение частиц пищи при установившейся в распределительной системе колонии согласованности реакции побегов на проходящее под ними в столоне ГПТ.

Один гидрант способен выдавить $2\,316\,720 \pm 368\,619$ мкм³ гидроплазмы, т.е. около 0.002 мм³. Наибольшее по объёму течение, зарегистрированное нами по скоростям частиц, проходящих через «створ» микровидеорегистрации в колонии № 2-5 (2016), составляло 50 147 268 мкм³, т.е. 0.05 мм³. Этот объём в 25 раз превышает рабочий объём отдельного гидранта.

Следовательно, возникновение протяжённого ГПТ возможно лишь при условии синхронизации сжатий гидрантов или/и участков ценосарка между ними. Гидранты пульсируют независимо друг от друга, перегоняя гидроплазму из одной части побега в другую (Dudgeon et al., 1999; Бурькин, 2010, 2015). Учитывая, что в побеге множество гидрантов, кажется странным, что из побега может выходить мощное течение гидроплазмы. Все пульсации должны взаимно гаситься внутри побега. Сам факт генерации побегом исходящего течения гидроплазмы означает возможность синхронизации пульсаторов, в результате чего нарушается баланс между числом сжимающихся и числом расширяющихся пульсаторов. Одновременно сжимающихся пульсаторов оказывается больше, чем одновременно расширяющихся, и за этот счёт часть гидроплазмы выдавливается из побега в столон, с чего и начинается магистральное ГПТ по направлению к верхушке столона.

Таким образом, протяжённые ГПТ не могут быть порождены единичными пульсаторами, а только *сочетанием действия множества пульсаторов* как внутри одного побега, так и вместе с теми, куда течение гидроплазмы заходит по своему пути.

ВЫВОДЫ

- 1) Из 25 исследуемых параметров роста и функционирования распределительной системы колонии наиболее чувствителен к абиотическим воздействиям у *Dynamena pumila* прирост столонов. При изменении условий среды рост снижается вплоть до остановки, у ростовых и латеральных пульсаций изменяются период и амплитуда, гидроплазматические течения продолжаются, хотя их скорости, объёмы и протяжённости снижаются.
- 2) По характеру пульсаций ценосарка и перемещения гидроплазмы на изменение факторов среды установлены границы нормальной жизнедеятельности вида *D. pumila* отдельно при повышении температуры, снижении солёности и осушении.
 - Гидроид *D. pumila* способен без выявленных нарушений существовать при температуре, не превышающей 25°C, и опреснении до 15‰ включительно;
 - Предел допустимого осушения колоний *D. pumila* в лаборатории, при котором не нарушаются ни рост, ни пульсации и ГПТ, находится в диапазоне между 10 и 20 мин;
 - В непроточной кювете распределительная система *D. pumila* функционирует интенсивнее по сравнению с проточной, что выражается в более высокой частоте возникновения мощных течений гидроплазмы, большей их скорости и больших объёмах переносимой гидроплазмы.
- 3) Локальные течения гидроплазмы протяжённостью более 3 мм, достаточные для протяжённого перемещения частиц, сохраняются в любых испытанных значениях температуры, солёности, длительности осушения и отсутствии водообмена, что свидетельствует об эффективности распределительной системы в широком диапазоне значений показателей среды.

- 4) Расчётная протяжённость перемещения взвешенных частиц в одном течении (от 3 до 6 мм) существенно меньше протяжённости гидроплазмы, одновременно перемещающейся по столону колонии (до 24 мм), что косвенно свидетельствует о согласованном участии промежуточных побегов в создании совокупного течения.
- 5) Периодически поступающие из самого крупного побега течения гидроплазмы *D. pumila* по объёму (до 0.05 мм³) в 25 раз превышают рабочие объёмы отдельных гидрантов (до 0.002 мм³), генерирующих эти течения, что свидетельствует о совместном участии гидрантов в формировании регулярных результирующих гидроплазматических течений.

Список публикаций по теме диссертации

Статьи в рецензируемых научных журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и/или Web of Science:

1) Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2018. Влияние опреснения на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 5. С. 376-392. DOI: 10.1134/S0044459618050044. Импакт-фактор: 0.635.

Переводная версия.

*Dementyev V.S., Marfenin N.N., 2019. The effect of desalination on the growth, coenosarcs pulsations, and hydroplasm movement in the colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758) // Biol. Bull. Rev. V. 9. N. 3. P. 250-266. DOI: 10.1134/S2079086419030022.*

2) Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2019. Воздействие температуры на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 1. С. 22-42. DOI: 10.1134/S0044459619010032. Импакт-фактор: 0.635.

3) Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2017. Парадокс протяженных течений гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 4. С. 3-20. Импакт-фактор: 0.635.

Переводная версия.

*Marfenin N.N., Dementyev V.S., 2018. Paradox of extended flows in *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) colonial hydroid // Biol. Bull. Rev. V. 8. N. 3. P. 212-226. DOI: 10.1134/S2079086418030088.*

4) Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018а. Продольные пульсации столона у колониального гидроида *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 85-96. Импакт-фактор: 0.635.

Переводная версия.

*Marfenin N.N., Dementyev V.S., 2019a. Longitudinal stolon pulsations in the colonial hydroid *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) // Biol. Bull. Rev. V. 9. N. 1. P. 42-51. DOI: 10.1134/S2079086419010043.*

5) Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018б. Рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) в проточной и непроточной кюветах // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 97-107. Импакт-фактор: 0.635.

Переводная версия.

*Marfenin N.N., Dementyev V.S., 2019b. Growth, coenosarc pulsations, and hydroplasm movement in the colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758) placed in flow-through and nonflow cuvettes // Biol. Bull. Rev. V. 9. N. 1. P. 52-61. DOI: 10.1134/S2079086419010055.*

6) Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2019. К вопросу о протяженности гидроплазматических течений у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 5. С. 348-363. DOI: 10.1134/S0044459619050051. Импакт-фактор: 0.635.

7) *Marfenin N.N., Dementyev V.S.*, 2017. Functional morphology of hydrozoan stolons: stolonial growth, contractility, and hydroplasmic movement in *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859) // *Mar. Biol. Res.* V. 13. N. 5. P. 521-537. DOI: 10.1080/17451000.2016.1276292. Impact Factor: 0.901.

Статьи в сборниках:

1) *Дементьев В.С., Марфенин Н.Н.*, 2017. Функциональная морфология столонов у колониального гидроида *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859): рост, пульсации и перемещение гидроплазмы // *Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря.* СПб.: ЗИН РАН. С. 66-69.

Тезисы и материалы конференций:

1) *Дементьев В.С.*, 2016. Функциональная морфология столона колониального гидроида *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758): ростовые пульсации и движение гидроплазмы / *Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2016».* Секция «Биология» / Под ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов. М.: Макс Пресс. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2016/data/section_2_8314.htm. Дата доступа: 12.02.2019.

2) *Дементьев В.С.*, 2017. Формирование протяженных течений гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) // *Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2017».* Секция «Биология» / Под ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов. М.: Макс Пресс. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2017/data/section_2_10740.htm. Дата доступа: 12.02.2019.

3) *Дементьев В.С.*, 2018. Продольные пульсации столона у колониального гидроида *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) / *Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2018».* Секция «Биология» / Под ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов. М.: Макс Пресс. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2018/data/section_2_12717.htm. Дата доступа: 12.02.2019.

4) *Дементьев В.С., Марфенин Н.Н.*, 2018. Воздействие абиотических факторов на рост и функционирование распределительной системы гидроида *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) / *Зоология беспозвоночных – Новый Век: материалы конференции, посвященной 160-летию Кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (19-21 декабря 2018 г.)* / Под ред. И. И. Гордеев. М.: Изд-во МГУ. С. 39-39.

5) *Марфенин Н.Н., Дементьев В.С.*, 2018. Упорядоченность и протяженность течений гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) / *Зоология беспозвоночных – Новый Век: материалы конференции, посвященной 160-летию Кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (19-21 декабря 2018 г.)* / Под ред. И. И. Гордеев. М.: Изд-во МГУ. С. 83-83.

6) *Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., Кожара В.В.*, 2018. Дистальный пульсаторный комплекс у колониального гидроида *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) / *Зоология беспозвоночных – Новый Век: материалы конференции, посвященной 160-летию Кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (19-21 декабря 2018 г.)* / Под ред. И. И. Гордеев. М.: Изд-во МГУ. С. 84-84.

7) *Dementyev V.S., Kozhara V.V., Marfenin N.N.*, 2017. Functional morphology of stolon in hydroid *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) / *The 4th International Congress on Invertebrate Morphology (ICIM4).* М.: Изд-во "Перо". P. 109-109.

- 8) *Dementyev V.S., Marfenin N.N.*, 2018. Environmental influence on the growth and transport system in colonial hydroid *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) / Marine biology, geology and oceanography - interdisciplinary studies based on the marine Stations and Labs. 80th anniversary of the Nikolai Pertsov White Sea Biological Station. International conference. Abstracts / Ed. E.V. Vorcepneva. Moscow: KMK Scientific Press. P. 51-51.
- 9) *Marfenin N.N., Dementyev V.S.*, 2015. Functional morphology of hydrozoan stolons. Part 2: Stolon growth, contractility, and hydroplasmic movement in *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) / 8-th Hydrozoan Society Workshop. Ischia: Stazione Zoologica Anton Dohrn. P. 59-59.