

УДК 593.71

ЗООЛОГИЯ

НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПИЩЕВОГО ПОВЕДЕНИЯ ЗИМНИХ КОЛОНИЙ *DYNAMENA PUMILA* (L.) ПРИ РАЗЛИЧНЫХ ТЕМПЕРАТУРНЫХ РЕЖИМАХ

В. Н. Летунов, Н. Н. Марфенин

У зимних колоний *Dynamena pumila*, адаптированных к различным температурам в экспериментальных условиях, обнаружены существенные различия в морфофункциональном состоянии и в реакциях пищевого поведения гидрантов. В зимних колониях в активном состоянии находится только часть гидрантов (у летних активны почти все). Подсчеты показывают, что зимой в условиях Белого моря *D. pumila* получает по крайней мере в 100 раз меньше пищи, чем летом. Температура является одним из регуляторов роста колоний. При ее повышении у модельных колоний начинается рост гидроризы независимо от количества полученной пищи; рост побегов в этих условиях начинается только при наличии пищи.

Зимой в условиях Белого моря колонии гидроида *Dynamena pumila* практически не растут * [1]. Причины этого явления, свойственного, видимо, многим видам сублиторальных гидроидов, до сих пор не изучены. Некоторые гидроиды, такие, как *Obelia longissima*, *O. geniculata*, зимой существуют как бы в инцистированном виде: колонии состоят только из гидроризы и старых побегов без гидрантов и гидротек. Естественно, что они не питаются, не растут и не подают каких-либо видимых признаков жизни. В отличие от этих гидроидов облик колонии *D. pumila* зимой и летом не различается столь значительно: имеются и гидрориза, и побеги, и гидранты, и даже кое-где верхушки роста, которые очень медленно растут. Словом, этот вид производит впечатление активно функционирующего и зимой. Это заставило нас обратить внимание на пищевое поведение гидрантов зимних колоний *D. pumila* и их морфологию при различных температурных режимах.

Данное исследование планировалось как предварительное для отработки применяемых методик и уточнения поставленной задачи. Однако приведенные ниже результаты заставляют по-новому взглянуть на проблему.

Все исследования проводили на колониях гидроида *Dynamena pumila* (L.) (отряд Leptolida, подотряд Thecaphora, семейство Sertulariidae), морфология и рост которого были описаны ранее [1, 2].

Материал брали на незамерзающем участке сублиторали Еремеевского порога Ругозерской губы Кандалакшского залива Белого моря в январе — феврале 1978 г. Работу проводили на Беломорской биологической станции Московского университета. В лаборатории материал содержали в кристаллизаторах с постоянной аэрацией и ежедневной сменой воды при различных температурных режимах: I — от -1° до $+1^{\circ}\text{C}$, II — от $+1^{\circ}$ до $+4^{\circ}\text{C}$, III — от $+4^{\circ}$ до $+12^{\circ}\text{C}$, IV — от $+17^{\circ}$ до $+20^{\circ}\text{C}$.

* Возможно, зимой всё же существует очень медленный рост колоний *D. pumila*, поскольку верхушки роста встречаются у части побегов и ветвей гидроризы колоний. Однако нам его достоверно зарегистрировать не удалось. С этой оговоркой мы будем писать об отсутствии роста зимой у колоний *D. pumila*.

Кормление колоний проводили 1—2-дневными науплисами, которых давали гидрантам с помощью пипетки.

Для определения морфофункционального состояния гидрантов была разработана специальная методика. Побег после отсечения от колонии прикрепляли с помощью липкой ленты на предметном стекле, которое помещали в чашке Петри с морской водой. Затем скальпелем иссекали вскрытую мидию и кусочки ее укладывали с обеих сторон от побега. Через некоторое время все полноценные гидранты высывались из гидротек. Критериями, позволяющими определять морфофункциональное состояние как отдельного гидранта, так и побега в целом, служили следующие признаки: скорость выхода гидрантов из гидротек; морфологическое состояние гидрантов, вышедших из гидротек; доля вышедших из гидротек гидрантов на побеге.

Рост гидроидов контролировали на модельных колониях, которые получали по следующей методике. На слоевищах фукусов с колониями *D. pumila* выбирали побеги определенного размера (длиной примерно 10 мм с 18—24 гидротеками), сходные по их состоянию. С помощью скальпеля у основания выбранного побега перерезали гидроризу, соединяющую их с другими побегами, которые после операции удаляли с фукуса. Оставшиеся побеги служили удовлетворительными моделями колоний, удобными для исследования. Следует, однако, иметь в виду, что такие колонии отличаются от естественных некоторой диспропорцией в их организации, и это вызывает ряд процессов, направленных на восстановление пропорциональности в строении колоний [1]. Последнее обстоятельство особенно важно учитывать при интерпретации результатов, полученных на таких модельных колониях. 53 модельные колонии содержали при температуре от -1° до $+4^{\circ}\text{C}$ и 25 колоний — при температуре от $+17^{\circ}$ до $+20^{\circ}\text{C}$.

В осуществлении данного исследования на этапе сбора фактического материала на биостанции большую помощь авторам оказали участники студенческой экспедиции биологического факультета Московского университета И. В. Бабаш, М. Н. Воронцова, И. М. Иванова, А. Н. Макаров, А. Л. Озеров (руководитель экспедиции). Авторы пользуются приятной возможностью, чтобы принести благодарность всем членам экспедиции, а также аспиранту А. Г. Карлсену, принимавшему участие в обсуждении результатов.

Состояние гидрантов в зимних колониях

Как правило, у колоний *D. pumila*, перенесенных из моря в лабораторию (без изменения температуры воды), почти все гидранты спрятаны в гидротеках. Только на некоторых побегах можно видеть 1—2 гидранта, высунувшихся из гидротек. Осмотр колоний в море показывал, что и в естественной среде только часть гидрантов находится в активном (раскрывшемся) состоянии. Остальные неактивные (спрятавшиеся внутри гидротек) гидранты могут оказаться рассасывающимися или, наоборот, формирующимися гидрантами, или нормальными, временно сжавшимися по какой-то причине зооидами. Добавление мидиевого гомогената активизирует все гидранты, которые способны высунуться из гидротек. Остальные явно принадлежат к числу полурассосавшихся с редуцированными щупальцами, гипостомом, частью желудочного отдела. Были и совсем пустые гидротеки, в которых гидранты уже полностью рассосались. Оказалось, что доля активных гидрантов у зимних колоний *D. pumila* составляет всего 10 % (табл. 1).

Пищевое поведение гидрантов зимних колоний при разных температурах

I температурный режим. Оказалось, что при температуре, близкой к естественной в это время года, гидранты не способны питаться науплиусами *Artemia salina* — стандартным лабораторным кормом для этого вида гидроидов. При поднесении науплиуса к единичным раскрывшимся гидрантам они, как правило, прячутся в гидротеку или, закрывшая добычу с помощью стрекательных клеток щупалец, не вводят ее в гипостом. Обездвиженная добыча свободно повисает на щупальцах и через 5—10 мин происходит ее сбрасывание. При поднесении гидранту рачка *Pseudocalanus elangatus* (один из массовых видов беломорского зоопланктона зимой), который по длине в 1,5—2 раза меньше *A. salina*, наблюдается весь комплекс реакций пищевого поведения.

Т а б л и ц а 1

Изменение некоторых показателей морфофункционального состояния гидрантов зимних колоний *Dуnаtеnа рimіlа* при переносе их из естественных условий (температура воды—1°C) в воду с температурой от +18° до +20°C

Показатели	Колонии из моря (температура воды —1°C)	Через 3 суток содержания зимних колоний при температуре воды от +18° до +20°C	Через 6 суток содержания зимних колоний при температуре воды от +18° до +20°C
Доля гидрантов, высовывающихся из гидротек в присутствии мидиевого гомогената, %	10	—	90
Латентный период, после которого гидранты начинают высовываться из гидротек в присутствии мидиевого гомогената, мин	60	—	10
Длина высунувшейся из гидротек части желудочного отдела гидранта, мм	0,20	0,30	0,33
Длина щупалец, мм	0,27	0,30	0,54
Диаметр венчика щупалец в расправленном состоянии, мм	0,35	—	0,96

В результате добыча оказывается введенной внутрь желудочного отдела за 6—7 с.

II температурный режим. Колонии способны питаться науплиусами *A. salina*. При этом большая часть активных гидрантов заякоривает добычу. Только некоторые гидранты пытаются ввести науплиуса внутрь желудочного отдела, но это удается не всегда. В лучшем случае это заканчивается тем, что только часть науплиуса заглатывается, в то время как другая торчит из гипостома. Видимо, это объясняется меньшими размерами зимнего гидранта. Находящаяся в гидранте часть науплиуса переваривается, другая обычно отбрасывается. Реакции на всех этапах захвата пищи замедленные, некоторые реакции повторяются по нескольку раз, например реакция поднесения пищи к гипостому. Довольно часто наблюдается сильное выворачивание гипостома энтодермой наружу с одновременным опусканием щупалец вдоль тела гидранта.

III температурный режим. Через несколько дней содержания колоний *D. рimіlа* при третьем температурном режиме у гидрантов наблюдается нормальный комплекс реакций пищевого поведения, свойственный летним колониям. При этом порядок захвата пищи следующий: 1-й этап — заякоривание добычи с помощью стрекательных клеток щупалец; 2-й этап — поднесение добычи к гипостому, складывающееся из одновременно происходящих расширения венчика щупалец, широкого раскрытия гипостома, незначительного сокращения всего гидранта; 3-й этап — обволакивание гипостомом ближнего к нему конца добычи с одновременным обхватом ее с помощью щупалец сверху; 4-й этап — введение добычи внутрь желудочного отдела за счет работы стенок гипостома; 5-й этап — опускание щупалец вдоль гидранта.

Один гидрант за короткий промежуток времени способен поглотить до 3 науплиусов. Все реакции пищевого поведения проходят в течение нескольких минут.

IV температурный режим. Комплекс реакций пищевого поведения тот же, что и при предыдущем температурном режиме.

Размеры гидрантов при разных температурах

Различия в реакциях пищевого поведения, вероятно, связаны с морфологией гидранта, в частности с его размерами. Оказалось, что при

повышении температуры размеры тела гидранта из зимней колонии и его пропорции меняются (см. табл. 1). Так, длина высунувшейся из теки части гидранта в колонии, адаптированной к условиям существования при температуре от $+17^{\circ}$ до $+20^{\circ}\text{C}$, в 1,5 раза больше, чем в колониях, взятых из моря (температура воды -1°C), длина щупалец в 2 раза больше, а диаметр венчика щупалец почти в 3 раза больше.

Так же существенно (в 6 раз) отличается у зимних колоний от колоний, адаптированных к летним условиям, время выхода гидрантов из гидротек в ответ на внесение в чашку Петри с гидроидами мидиевого гомогената. И, наконец, доля активных гидрантов у зимних колоний в 9—10 раз меньше, чем у летних (летом в нормальных условиях обитания в колониях *D. pumila* рассосавшиеся гидранты встречаются, как правило, единично, кроме короткого периода депрессии, наступающего после размножения).

Оценка интенсивности питания колоний *Dumetena pumila* зимой

Приведенные факты в определенной степени проясняют некоторые особенности экологии колоний *D. pumila* в зимних условиях. Во-первых, зимой лишь часть гидрантов способна питаться. Во-вторых, очевидно, меняется рацион колоний. Если летом колонии легко захватывают добычу длиной 1 мм (многие планктонные ракообразные и личинки), то зимой, как показывает пример с *Pseudocalanus elongatus*, гидранты могут захватывать только более мелкую пищу (длиной примерно 0,6—0,7 мм). В-третьих, количество подходящей пищи в поверхностных прибрежных водах зимой в Белом море уменьшается, по крайней мере, в 10 раз [3]. В-четвертых, на основании наших наблюдений и общих соображений можно предположить, что усвоение пищи зимой идет медленнее, чем летом.

Следовательно, колонии *D. pumila* зимой получают пищи, необходимой для поддержания жизнедеятельности и роста, во много раз меньше (по крайней мере, в 100 раз), чем летом. Это в определенной степени должно объяснять прекращение роста колоний в зимний период.

Роль температуры в регуляции роста колоний

Мы попытались установить в опыте, не является ли температура воды вторым фактором, определяющим прекращение роста колоний в зимний период. На этот вопрос можно ответить, проследив зависимость роста колоний от температуры на фоне различного количества пищи, полученной гидрантами. Однако наши попытки накормить науплиусами *Artemia salina* модельные колонии, которые содержали при температуре от -1° до $+1^{\circ}\text{C}$, не увенчались успехом. Поэтому нельзя окончательно сказать, влияет ли низкая температура на скорость роста колонии, или уменьшение скорости роста определяется только недостатком пищи. Однако при повышении температуры даже у голодающих колоний начинается рост гидроризы (табл. 2).

Только при втором температурном режиме (от $+1^{\circ}$ до $+4^{\circ}\text{C}$) колонии начали питаться. Но и в этом случае не удалось дать одной колонии более 19 науплиусов за 3 суток. После трехдневного содержания колоний в этих условиях температура воды была повышена до $+17^{\circ}$ — $+20^{\circ}\text{C}$; в последние 4 суток наблюдений пищу колониям не давали. Этот эксперимент показал, что с повышением температуры связано начало роста гидроризы и ветвления гидроризы независимо от количества полученной в опыте пищи (табл. 3). Рост побегов при отсутствии пищи практически не начинался, несмотря на повышение температуры. Однако ранее [1] в естественных колониях *D. pumila* наблюдалась обратная кар-

Таблица 2

Прирост модельных зимних колоний *Дупатена румила* при голодании и кормлении (температура воды от $+17^{\circ}$ до $+20^{\circ}\text{C}$)

Общее число полученных колоний науплиусов	Выборка, число экз.	Средний прирост гидроризы, мм	Средний прирост побегов, усл. ед. роста	Среднее число новых верхушек гидроризы в колонии
0	8	2,8	0	2
1—10	17	2,1	0,3	3

Примечание. Здесь и в табл. 3 1 усл. ед. роста равна $1/4$ междоузлия побега *D. pumila*, т. е. прирост на 4 усл. ед. роста означает образование на побеге одной пары гидрантов.

тина: при повышении температуры воды у голодающих колоний начался рост части побегов, а гидрориза не росла. Поэтому, возможно, что рост и ветвление гидроризы в нашем эксперименте являются проявлением специфики модельных колоний, о которой мы упоминали выше.

Таблица 3

Прирост модельных зимних колоний *Дупатена румила* за 3 суток при температуре воды от -1° до $+4^{\circ}\text{C}$ и затем за 4 суток при переносе в воду с температурой от $+18^{\circ}$ до $+20^{\circ}\text{C}$

Общее число полученных колоний науплиусов	Выборка, число экз.	Температура воды от -1° до $+4^{\circ}\text{C}$ —средний прирост за 3 суток		Температура воды от $+17^{\circ}$ до $+20^{\circ}\text{C}$ —средний прирост за 4 суток		Среднее число новых верхушек гидроризы в колонии
		гидроризы, мм	побегов, усл. ед. роста	гидроризы, мм	побегов, усл. ед. роста	
0	31	0	0	0,7	0,5	2
1—10	18	0	0,8	1,1	1,0	1
11—19	4	0	0,8	1,3	2,0	3

В другом эксперименте модельные колонии с момента взятия из моря содержали 6 суток при температуре от $+17^{\circ}$ до $+20^{\circ}\text{C}$. За это время колонии получали разное количество пищи (от 1 до 10 науплиусов) либо совсем не получали пищи. Результаты этого опыта мало чем отличаются от результатов предыдущего эксперимента, в котором колонии росли при той же температуре и том же количестве пищи (см. табл. 2).

Следовательно, температура является фактором, регулирующим, по крайней мере, при голодании или малом количестве получаемой пищи рост и ветвление гидроризы модельной колонии. Возможно, что роль температуры в регуляции жизнедеятельности колоний значительно больше, если описанные выше морфофункциональные особенности гидрантов зимних колоний *D. pumila* связаны непосредственно с понижением температуры.

Литература

1. Марфенин Н. Н. Рост и интеграция колонии гидроидных полипов на примере *Дупатена румила* (L.) (*Leptolida*, *Tecarphora*). — Автореф. канд. дис. М., 1974.
2. Наумов Д. В. Гидроиды и гидромедузы. М. — Л., Изд-во АН СССР, 1960.
3. Перцова Н. М. Особенности циклов тепловодных неретических видов и их роль в сезонных изменениях количества зоопланктона в Белом море. — В сб.: Комплексные исследования природы океана, т. VI. — В печати.

Рекомендована кафедрой зоологии беспозвоночных Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 12 июня 1978 г.