

УДК 593.714.2: 591.112.3: 573.7: 573.22 DOI 10.21685/2500-0578-2023-3-2

ВЫНОСЛИВОСТЬ КОЛОНИАЛЬНОГО ОРГАНИЗМА К ПОВЫШЕНИЮ ТЕМПЕРАТУРЫ СРЕДЫ В ЗАВИСИМОСТИ ОТ ЕГО РАЗМЕРОВ НА ПРИМЕРЕ КОЛОНИАЛЬНОГО ГИДРОИДА *DYNAMENA PUMILA* (L., 1758)

Н. Н. Марфенин¹, В. С. Дементьев², Е. В. Николаев³

^{1, 2, 3} Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, Москва, Россия

¹marf47@mail.ru, ²demvitaly@mail.ru

Аннотация. Экспериментально установлено, что выращенные в лаборатории более крупные колонии *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Cnidaria), включающие 10–11 молодых побегов, менее устойчивы к повышению температуры воды до верхнего температурного предела данного вида (25 °C), чем такие же колонии меньшего размера с одним-двумя побегами. При повышении температуры часть гидрантов временно деградирует, а дефицит пищи в большей степени испытывают колонии с большим числом побегов, так как у них больше зон роста, нуждающихся в непрерывном притоке клеток и пищи. Состояние колоний определяли по пульсациям верхушек столонов, которые регистрировали, используя цейтраферную микровидеоосъемку. Колонии выращивали в аквариумах с морской водой при $T = 14$ °C. В течение первых суток после повышения температуры с 14 до 25 °C ростовые пульсации становились более частыми, без изменения характерной последовательности этапов расширения-сжатия верхушки столона. На вторые сутки и далее ростовые пульсации все более варьировали по частоте и амплитуде вплоть до остановки роста. Быстрое понижение температуры воды через пять суток термошока до 15–16 °C и последующее содержание в течение пяти суток не привело к восстановлению пульсаций у большинства колоний, хотя в предыдущем нашем аналогичном эксперименте, выполненном на малых колониях, восстановление проявилось уже на третьи сутки содержания при 15–16 °C и выразилось в возобновлении роста столонов, стабилизации частоты, амплитуды и последовательности фаз ростовых пульсаций. Результаты экспериментов подтвердили, что, регистрируя показатели пульсаций верхушек роста у гидроидов, можно обнаружить реакцию колониального организма на внешнее воздействие незамедлительно, т.е. в течение одного-двух часов после начала воздействия, и эта реакция по основным характеристикам постоянна, не изменялась в последующие несколько дней.

Ключевые слова: изменение климата, термошок, ростовые пульсации, колониальный организм, модульное строение, Hydrozoa, Cnidaria

Благодарности: авторы благодарят Беломорскую биологическую станцию имени Н. А. Перцова Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова за предоставленные возможности в проведении исследования.

Финансирование: исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме «Адаптивные стратегии в строении, размножении и развитии морских беспозвоночных» № гос. регистрации 121032300118-0 и при финансовой поддержке РФФ, проект № 22-24-00209 «Колониальные гидроиды – индикаторы состояния морской среды».

Для цитирования: Марфенин Н. Н., Дементьев В. С., Николаев Е. В. Выносливость колониального организма к повышению температуры среды в зависимости от его размеров на примере колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2023. Vol. 8 (3). <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-3-2>

TOLERANCE OF A COLONIAL ORGANISM TO INCREASED ENVIRONMENTAL TEMPERATURE DEPENDING ON ITS SIZE: THE EXAMPLE OF THE COLONIAL HYDROID *DYNAMENA PUMILA* (L., 1758)

N. N. Marfenin¹, V. S. Dementyev², E. V. Nikolaev³

^{1, 2, 3} Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

¹marf47@mail.ru, ²demvitaly@mail.ru

Abstract. It has been experimentally established that larger colonies of *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Cnidaria) grown in the laboratory, including 10–11 young shoots, are less resistant to increases in water temperature to the upper temperature limit of this species (25 °C) than the same smaller colonies with one or two shoots. As the temperature rises, some of the hydrants temporarily degrade, and colonies with a large number of shoots experience a greater food shortage, since they have more growth zones that require a continuous influx of cells and food. The state of the colonies was determined by pulsations of the tops of the stolons, which were recorded using time-lapse microvideo photography. Colonies were grown in aquariums with sea water at $T = 14$ °C. During the first day after the temperature increased from 14 to 25 °C, growth pulsations became more frequent without changing the characteristic sequence of stages of expansion and contraction of the stolon apex. On the second day and further, growth pulsations varied more and more in frequency and amplitude until growth stopped. A rapid decrease in water temperature after five days of thermal shock to 15–16 °C and subsequent maintenance for five days did not lead to the restoration of pulsations in the majority of colonies, although in our previous similar experiment performed on small colonies, restoration was evident already on the third day of maintenance at 15–16 °C and was expressed in the resumption of stolon growth, stabilization of the frequency, amplitude and sequence of phases of growth pulsations. The results of the experiments confirmed that by recording the pulsation indicators of the growth tips of hydroids, it is possible to detect the reaction of the colonial organism to external influences immediately, i.e. within one to two hours after the start of exposure, and this reaction, according to its main characteristics, is constant, without changing over the next few days.

Keywords: climate change, thermoshock, growth pulsations, colonial organism, modular structure, Hydrozoa, Cnidaria

Acknowledgments: the authors thank the White Sea Biological Station named after N.A. Pertsov of the Moscow State University named after M.V. Lomonosov for the opportunities provided in conducting the research.

Financing: the research was carried out in the course of fulfilling a state assignment on the topic "Adaptive strategies in the structure, reproduction and development of marine invertebrates" state registration No. 121032300118-0 and with the financial support of the Russian Science Foundation, project No. 22-24-00209 "Colonial hydroids - indicators of the state of the marine environment".

For citation: Marfenin N. N., Dementyev V. S., Nikolaev E. V. Tolerance of a colonial organism to increased environmental temperature depending on its size: the example of the colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758). Russian Journal of Ecosystem Ecology. 2023;8(3). (In Russ.). Available from: <https://doi.org/10.21685/2500-0578-2023-3-2>

Введение

В условиях неустойчивого климата повышение температуры до экстремальных значений становится все более частым явлением [1, 2]. Последствия глобального потепления климата пока непредсказуемы для биоты в целом [3, 4] и особенно для полярных экосистем, в том числе для Арктики [5], где изменение климата прогнозируется сильнее, чем в низких широтах [3].

Реакция на экстремальное повышение температуры среды для большинства видов не известна [4, 6]. В единичных исследованиях была определена критическая температура для ряда видов, при которой наступал летальный исход [7], однако воздействие экстремально высокой температуры в опытах было непродолжительным.

Как быстро проявляются изменения в жизнедеятельности при продолжительном повышении температуры? Насколько эти реакции жизнедеятельности обратимы? Возможна ли адаптация к экстремальным условиям существования? Эти и подобные вопросы имеют прямое отношение к прогнозу реакции экосистем на возможное потепление климата.

Пока в научной литературе преобладают лишь самые общие предположения о смене экосистем, которые основаны нередко на биогеографических данных. Однако методами биогеографии можно надежно определить лишь устоявшиеся соответствия между условиями обитания и биоценозами. В таких случаях об экологических предпочтениях видов судят по типичным характеристикам биотопов, в которых эти виды обитают в пределах своих ареалов. Очевидно, такой метод недостаточен для определения реакции вида на происходящее изменение показателей среды обитания [8], когда устойчивая реакция видов к изменению условий их обитания еще не выработалась.

Поэтому мы предприняли экспериментальное исследование на колониальных гидроидах с целью определения моментальной и пролонгированной реакции некоторых основных показателей роста и состояния организма на значительное повышение температуры морской воды, используя метод пейтраферной микровидеосъемки.

В данной статье приведены результаты изучения реакции роста и пульсаций тела колонии у *Dynamena pumila* (L., 1758) при повышении

температуры воды с 14–15 до 24–25 °C, а также последующего понижения температуры до нормального значения 15 °C.

Подобных исследований на гидроидах ранее было выполнено мало. Все они были разрозненные и давали лишь общее представление о реакции колоний на небольшое повышение температуры воды [9–19]. Лишь в последнее время нами было проведено исследование моментальной реакции колониального гидроида *D. pumila* на различное повышение температуры, где было установлено, что 25 °C – предельная температура, при которой гидроид не погибал [20]. Затем было выполнено исследование, аналогичное данному, на малых колониях.

Цель представленного в данной статье исследования – проверить предположение о большей выносливости крупных колоний к повышению температуры воды по сравнению с такими же маленькими колониями.

Решение этого вопроса стало возможным благодаря тому, что одновременно мы провели точно такое же исследование на маленьких колониях, результаты которого представлены в печать. Ниже при обсуждении результатов экспериментов на более крупных колониях мы сравним их с результатами, полученными при изучении нами маленьких колоний того же вида.

Исследование выполнено на модульном организме, с чем связано несколько особенностей в выборе применяемых методов исследования.

Материалы и методы

Объект исследования. Колониальный гидроид *Dynamena pumila* (L., 1758) – представитель семейства Sertulariidae отряда Leptothecata класса Hydrozoa. Этот вид распространен в Северной Атлантике, Баренцевом и Белом морях. Колонии *D. pumila* обитают на мелководье в Белом море – на водорослях на нижней литорали и верхней сублиторали, образуя массовые поселения. Этот вид удобен для проведения лабораторных исследований, потому что его просто собрать в море и легко содержать в лаборатории. На *D. pumila* было проведено немало исследований роста, интеграции колонии, питания и пр., в том числе и нами [21, 22].

Морфология колоний (рис. 1). Колониальное тело *D. pumila* представлено множеством побегов на нитевидных столонах. Рост побегов и столонов ограничен терминально расположенными зонами, которые называют верхушками роста (ВР). Новые побеги образуются только на участке столона, включающем ВР, а между побегами никогда не возникают. На побегах местами образуются боковые ветви, которые отходят

от ствола под гидрантами. Стволы и боковые ветви побегов устроены стереотипно. Гидранты расположены в два супротивных ряда. Столоны, стволы побегов и гидранты находятся внутри хитиноидного перисарка. Тело между гидрантами называется ценосарком. Ценосарк – это трубковидное тело, стенка которого состоит из двух слоев клеток (гастродермы и эпидермы), разделенных неклеточным веществом мезоглеи. Полость ценосарка (гастроваскулярная полость тела) без перегородок объединяет все побеги и столоны. Это распределительная система, по которой происходит перемещение пищи.

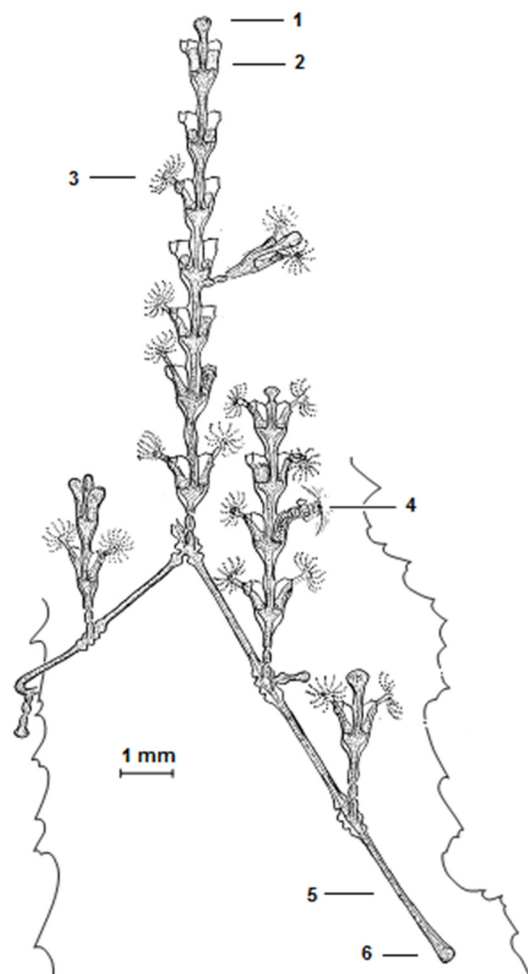


Рис. 1. Морфология побегов *Dynamena pumila*:
1 – верхушка роста побега; 2 – гидротечка;
3 – венчик щупалец гидранта; 4 – гидрант, заглатывающий науплиуса; 5 – стolon;
6 – верхушка роста столона

Fig. 1. Morphology of *Dynamena pumila* shoots:
1 – apex of shoot growth; 2 – hydrotecha;
3 – rim of hydrant tentacles; 4 – hydrant swallowing nauplius; 5 – stolon; 6 – apex of stolon growth

Сбор колоний в море. Материал был собран в плотной популяции *D. pumila* на Еремеевском пороге (66°33.3' с. ш. 33°08' в. д.) в проливе Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря

вблизи от Беломорской биологической станции имени Н. А. Перцова Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова.

Во время фазы малой воды 2 июня 2022 г. на Еремеевском пороге был выбран один куст *Fucus serratus* с чистыми, слабо обросшими колониями *D. pumila*, а из этих колоний отсечены побеги среднего размера, т.е. от 13 до 20 междоузлий ствола побега. Побеги закреплены поодиночке под поперечными нитями на стеклах по методике, описанной ранее [23–25]. Далее из оснований отсеченных побегов вырастают столоны, которые также крепко прикреплены к стеклу, как и к натуральному субстрату. Через неделю роста колонии включали, кроме первоначального побега, еще короткий столон менее 10 мм в длину и на нем один-два молодых побега. Такие колонии мы называем маленькими. На них было проведено аналогичное исследование, результаты которого представлены в печать (Marfenin et al., 2023). Для данного исследования были использованы колонии большего размера (с 11 побегами), у которых длина столона была в среднем 50 мм. Такой величины они достигали после месяца содержания в лаборатории при 14 °C.

Культивирование колоний. Колонии на стеклах находились в десятилитровом аквариуме, размещенном в большом непрозрачном контейнере, заполненном водой. Воду с помощью помпы (300 л/ч) постоянно прогоняли через проточный холодильник марки Resun CL–200. Так, в контейнере с аквариумами поддерживалась заданная температура 14–15 °C, соответствующая оптимальному температурному диапазону [20]. Кроме того, воду в аквариуме постоянно аэрировали с помощью микрокомпрессора, в основном для того, чтобы приводить ее в движение, имитируя течение.

Кормление колоний проводили ежедневно в течение одного часа в отдельном кормовом аквариуме, в который выпускали свежескормившихся науплиев *Artemia salina*. Воду в аквариуме ежедневно обновляли, а аквариум промывали пресной водой перед тем как залить свежей морской водой. После кормления концентрация науплиев составляла 0,6–1,7 экз/мл. Обычно активная фаза кормления колоний продолжалась 15 мин, но продолжительность кормления всегда выдерживалась в течение одного часа.

Количество колоний в эксперименте. При изучении модульных организмов, к которым относятся колониальные гидроиды, маловероятно иметь выборки из одинаковых объектов. Наш опыт многолетних исследований дает основание считать, что выборки при изучении роста, рассасывания, функционирования распределительной системы должны быть небольшими для того, чтобы иметь возможность индивидуально анализировать исследуемые процессы в каждой колонии, наряду со статистической обработкой.

Модульные и особенно разветвленные организмы отличаются друг от друга несопоставимо больше, чем унитарные (одиночные) организмы. Эти различия не ограничены возрастом и факторами среды. Например, интенсивность ветвления побегов и столонов влияет на скорости роста и характер функционирования распределительной системы. Не меньшее влияние оказывают и процессы рассасывания гидрантов, зависящие от комплекса обстоятельств. Поэтому во время исследования надо стремиться не к увеличению выборки и ограничению учитываемых параметров, а к комплексному индивидуальному рассмотрению множества показателей на примере оптимального количества особей. Такой подход называется «идиографическим» [26]. Кроме того, количество колоний в выборке ограничено необходимым временем на их исследование. В нашем случае при ежедневном отслеживании происходящих в колониях изменений выборка ограничена четырьмя колониями. В нашем эксперименте удалось ежедневно отслеживать только четыре колонии *D. pumila*, так как на регистрацию роста одной колонии методом цейтраферной микровидеосъемки необходимо было потратить более двух часов. Зато небольшой размер выборки позволяет индивидуально изучать каждую колонию, учитывая особенности ее строения и содержания. Поэтому идиографический подход расширяет возможности статистической обработки количественных данных.

Методика картирования колоний. После выбора колоний для эксперимента начиналась регистрация их размеров: длины столона, числа побегов, величины побегов (выраженной в числе междоузлий – пар гидротек), образования боковых ветвей столона, числа активных гидрантов, рассасывания гидрантов и участков ценосарка материнского побега. Все эти показатели получали с помощью простой методики «картирования» колоний под биноклем [27], т.е. составления схем колоний, на которые заносятся измерения и подсчеты (рис. 1), что осуществляли ежедневно с каждой колонией.

Методика цейтраферной микровидеосъемки. Для регистрации показателей жизнедеятельности колоний *D. pumila* использовали цейтраферную микровидеосъемку. Для этого видеокамеру Agiscont AV3100M закрепляли на тубусе микроскопа и подключали к персональному компьютеру. Съемку проводили покадрово с частотой 4 кадра/с. На рабочий столик микроскопа помещали прозрачную кювету с двойными стенками и дном. Внутренний объем – это рабочее пространство, заполненное свежей морской водой для расположения стекла с колониями и проведения съемки, а внешнее пространство между двумя стенками и двумя днами использовали для постоянной протоки

воды определенной температуры, которую прогоняли помпой через проточный холодильник. Учитывая размеры кюветы, удобнее всего использовать самый простой микроскоп МБИ–1 с прямым тубусом, на котором закреплена видеокамера. Для освещения объекта использовали отдельный осветитель, луч которого направляли в поле зрения через зеркало. Это помогало манипулировать освещением для выбора оптимального режима. Для микроскопирования использовали десятикратный объектив микроскопа без окуляра. За счет тубуса общее увеличение было примерно десятикратное. Перед съемкой объекта проводили съемку масштабной микролинейки, по которой проводили калибровку экранной линейки для последующих измерений при камеральной обработке видеозаписей.

Благодаря цейтраферной съемке можно регистрировать рост верхушки столона, пульсации верхушки и стенок ценосарка в любом прозрачном месте столона, а также перемещение частичек в гастроваскулярной полости столона, которые переносятся гидроплазмой (внутренней жидкостью, заполняющей полость). Последний параметр в данной статье не используется.

Тело гидроидов обычно медленно пульсирует, что сложно определить при простом наблюдении, но при ускоренном просмотре видео пульсации ценосарка становятся очевидными и хорошо различимыми. Пульсации ценосарка могут быть экспресс-индикаторами состояния колониального организма гидроидов. Наиболее чувствительный и надежный среди всех показателей пульсации ценосарка – регулярные периодические выпячивания и сокращения терминального конца верхушки у столонов или побегов, которые обычно называют ростовыми пульсациями (РП) или пульсациями верхушки роста [28, 29]. В норме РП ритмичны и могут быть охарактеризованы несколькими показателями, в том числе периодом, амплитудой и приростом за один цикл пульсации. Хотя эти показатели не остаются строго постоянными, тем не менее они удобны для сравнения, в том числе графического. На графиках ростовых пульсаций ясно видны различия в деталях. Из них можно извлечь больше информации, чем от усреднения, но для этого надо анализировать ростовые пульсации индивидуально по колониям.

Расшифровку видеозаписей производили следующим образом. Для того, чтобы регистрировать процессы в ускоренном режиме, соответствующем полуминутному интервалу, осуществляли с определенным пропуском кадров измерения на мониторе компьютера экранной микролинейкой положения апикального края верхушки столона по отношению к краю кадра. На основании измерений положения апикальной точки верхушки ценосарка столона был

определен прирост за один цикл пульсаций. При деградации верхушки и отходе ее от перисарка показатель прироста получался условным, так как пульсирующий стolon не рос, а лишь время от времени верхушка продвигалась вперед внутри пустого пространства в перисарке.

Статистическая обработка. В основном при обработке первичных данных мы ограничивались показателями средних значений и отклонениями от среднего, причем используя оба показателя: и ошибку среднего ($\pm SE$), и стандартное отклонение ($\pm SD$). Показатель ошибки среднего ($\pm SE$) был использован при демонстрации общей тенденции в динамике средних значений, а показатель стандартного отклонения ($\pm SD$) там, где мы хотели обратить внимание на степень вариабельности усредняемых данных. Выбор показателя в тексте статьи всякий раз уточняется соответствующей ремаркой: ($\bar{x} \pm SE$) или ($\bar{x} \pm SD$). Выборки зависели от числа учтенных пульсаций, а они, в свою очередь, от частоты пульсаций и общего времени съемки. Продолжительность стандартной съемки составляла 1,5–2 ч, но также использовали и ночное время для проверки изменений, которые могли происходить за пределами полуторачасового стандартного интервала съемки.

Терминология и параметры. В тексте статьи используются несколько малоизвестных терминов и параметров.

Колониальный организм – обычно называется колонией, но термин «колония» полисемантический, его используют и для обозначения колонии чаек или пчел, и для обозначения модульных колониальных беспозвоночных: гидроидов, кораллов, мшанок и др., тогда как модульные организмы не являются сообществом особей. Однако термин «колония» настолько закрепился, что его использовать проще, чем «колониальный организм». В данной статье эти термины используются нами как синонимы.

Модуль побега – часть побега, включающая у *D. pumila* две супротивно расположенные гидротек и участок ствола между ними. Границы между модулями условны и «привязаны» к самым узким местам на побеге между парами гидротек.

Модуль столона – часть столона между двумя последовательными побегами.

Верхушка роста – апикальная (терминальная) часть ценосарка побега или столона, благодаря пульсациям которой происходит продвижение этой части вперед с растяжением тонкого перисарка и выделением нового перисарка. ВР морфологически отличаются от трубчатого ценосарка, который они венчают.

Прирост за цикл пульсации – расстояние, на которое ВР продвигается вперед за каждый цикл продольной пульсации.

Результаты

Динамика морфологических показателей колоний по ходу эксперимента

При температуре 14–15 °С и наличии пищи колонии *D. pumila* активно растут, так что

к 06.07.22 у них образовались прикрепленные к субстрату столоны протяженностью в среднем 42 мм, на которых уже сформировалось по несколько побегов (табл. 1). По длине столона колонии значительно различались: от 28 до 65 мм. В таких колониях большинство гидрантов расположено на материнских побегах.

Таблица 1

Динамика суммарных значений показателей структуры и роста пяти колоний *D. pumila* после повышения температуры воды до 25 °С

Table 1

Dynamics of the total values of structure and growth indicators of five colonies of *D. pumila* after increasing the water temperature to 25 °С

Дата	06.07.22	07.07.22	08.07.22	09.07.22	10.07.22	11.07.22
Температура воды, °С	14,7	23,8	24,6	25,0	25,1	25,2
Длина столонов (L), мм	200,2	211,5	222,4	223,4	223,4	223,5
Прирост столонов за сутки (ΔL), мм	0	11,3	10,9	1	0	0,1
Число побегов	46	48	51	51	51	51
Прирост числа побегов за сутки	0	2	3	0	0	0
Число растущих верхушек побега (В)	38	38	40	0	0	0
Изменение числа растущих верхушек побега (ΔB)	0	0	2	–40	0	0
Число пар гидрантов в молодых побегах (Н)	169	178	190	191	191	191
Прирост числа пар гидрантов (ΔH) после предыдущей регистрации	0	9	12	1	0	0
Число нерассосавшихся гидрантов	290	298	264	211	119	67
Индекс: Н/В	6,17	6,08	5,08	4,06	2,29	1,29
Индекс: Н/Л	1,45	1,41	1,19	0,94	0,53	0,30

06.07.22 при температуре 14 °С была проведена первая регистрация терминальных пульсаций верхушек столонов. Условия соответствуют оптимальным для роста колоний *D. pumila*. Поэтому показатели пульсаций столона считаются контрольными, и с ними было проведено сравнение результатов всех последующих дней эксперимента.

07.07.22 температура воды в аквариуме с колониями была повышена с 14–15 до 24–25 °С и проведена цейтраферная микровидеосъемка для регистрации моментальной реакции колоний на столь сильное повышение температуры.

08.07.22, т.е. за сутки после повышения температуры воды, все колонии выросли: увеличилась длина столонов, появились новые побеги, прежние побеги выросли в среднем на один модуль (табл. 1).

Еще через сутки, т.е. 09.07.23, прирост у всех колоний прекратился (табл. 1), но рассасывание гидрантов пока незначительное.

10.07.22, т.е. на четвертые сутки термошока заметно активизировалось рассасывание гидрантов (табл. 1), что привело к падению индекса Н/В. Индекс Н/В означает число гидрантов, приходящихся на одну верхушку роста. Теперь

колонии в дополнение к термострессу стали недополучать пищу.

11.07.22 рассасывание гидрантов нарастает: осталось меньше четверти гидрантов, из которых, на самом деле, лишь единичные были способны заякоривать и проглатывать науплиев *Artemia*. Об этом можно судить по результатам картирования колоний после кормления. У всех колоний были видны почти на каждом побеге единичные гидранты с расправленными венчиками щупалец: от 12 до 18 гидрантов в колонии.

После снижения температуры воды с 25 °С до 15 °С структура колоний за последующие пять суток так и не восстановилась, что выразилось в отсутствии роста побегов и столонов.

После 11.07.22, когда температура в аквариуме с гидроидами была понижена с 25 до 15 °С, все побеги и столоны так и не возобновили рост. Они «замерли» на одном месте. В побегах было завершено формирование последних модулей, а новые не сформировались. Столоны прекратили расти на разных стадиях формирования модуля. Так продолжалось все пять суток восстановительного периода при содержании колоний в оптимальной для них температуре 15 °С. За это

время ценосарк столона подразделился на отдельные фрагменты (фрагментировался), а в побегах усилилось рассасывание гидрантов.

Индекс Н/В уменьшался в течение всего эксперимента (табл. 1). Однако, судя по данным цейтраферной микровидеосъемки верхушек столонов, к 16.07.22 одна верхушка столон из четырех колоний начала восстанавливаться.

Динамика показателей пульсации ценосарка при изменении температуры

06.07.22. Стадия контроля (14–15 °C). В нормальных для лабораторного культивирования

D. pumila температурных условиях при 14–15 °C терминальные пульсации верхушек роста ритмичны со средними ($\bar{x} \pm SD$) значениями показателей: периода $P_{GP} = 15,1 \pm 0,4$ мин, амплитуды $A_{GP} = 42,4 \pm 6,5$ мкм; прироста за цикл $m_{gp} = 14,1 \pm 0,8$ мкм и фазой покоя $(0)GP\% = 81,6\%$ (табл. 2). Стандартное отклонение от среднего значения ($\pm SD$) позволяет яснее представить степень разброса значений по сравнению с ошибкой среднего ($\pm SE$). Период терминальных (ростовых) пульсаций, так же как и прирост за цикл пульсации, варьирует незначительно. Амплитуда РП различается у сравниваемых колоний.

Таблица 2

Динамика средних значений ($\bar{x} \pm SD$) показателей: периода, амплитуды, прироста за один цикл пульсаций и прироста столон за час, а также показателей доли (%) фаз покоя, растяжения и сжатия терминальных пульсаций верхушки столон в колониях по ходу изменения температуры воды

Table 2

Dynamics of average values ($\bar{x} \pm SD$) of indicators: period, amplitude, increase in one cycle of pulsations and increase in stolon per hour, as well as indicators of the share (%) of the phases of rest, extension and compression of terminal pulsations of the apex of the stolon in colonies as water temperature changes

Дата	06.07.2022	07.07.2022	07.07.2022	08.07.2022	09.07.2022	10.07.2022	11.07.2022	12.07.2022	12.07.2022	13.07.2022	14.07.2022	15.07.2022	16.07.2022
Температура, °C	13,9		25,1	25,1	24,9	24,7	24,4		15,3	15,7	16	15,9	16,1
Период, мин	$15,1 \pm 0,4$	Повышение температуры воды с 14 до 25 °C	$8,1 \pm 0,3$	$8,4 \pm 0,5$	$17,2 \pm 2,8$	$6,5 \pm 0,2$	$14,0 \pm 3,5$	Понижение температуры воды с 25 до 15 °C	$11,1 \pm 0,9$	$11,9 \pm 0,7$	$14,4 \pm 1,1$	$16,6 \pm 2,3$	$12,8 \pm 0,9$
Амплитуда, мкм	$42,4 \pm 6,5$		$28,2 \pm 3,8$	$16,6 \pm 1,0$	$13,3 \pm 1,2$	$17,5 \pm 0,9$	$12,5 \pm 0,8$		$14,3 \pm 1,0$	$15,4 \pm 1,7$	$13,3 \pm 1,5$	$6,7 \pm 1,7$	$8,3 \pm 0,7$
Прирост столон за цикл РП, мкм	$14,1 \pm 0,8$		$9,8 \pm 1,2$	$0,2 \pm 0,4$	$-0,8 \pm 0,7$	$1,3 \pm 1,5$	$0,9 \pm 1,0$		$0,1 \pm 1,1$	$1,7 \pm 1,3$	$1,7 \pm 1,6$	$0,4 \pm 0,8$	$6,2 \pm 0,9$
Прирост столон за час, мкм	$65,0 \pm 12,6$		$112,1 \pm 62,9$	$17,2 \pm 13,4$	$5,3 \pm 14,7$	$8,8 \pm 22,4$	$3,9 \pm 10,5$		$-5,3 \pm 41,2$	$13,2 \pm 21,6$	$14,6 \pm 18,1$	$-0,2 \pm 4,6$	$4,2 \pm 11,5$
Фаза расширения, %	11,32		15,12	9,03	3,61	9,16	3,95		5,20	4,39	4,20	1,57	3,71
Фаза сжатия, %	7,05		8,95	9,09	4,02	8,86	4,02		5,98	4,21	4,50	1,39	1,85
Фаза покоя пульсаций, %	81,63		75,93	81,89	92,37	81,98	92,03		88,82	91,40	91,29	97,04	94,44

Терминальные пульсации верхушек столонов при 15 °С в основном представлены фазой покоя, когда апикальный край остается в неизменном положении между очередными актами регистрации, т.е. пульсации не означают постоянного движения, а состоят из коротких интервалов продвижения на фоне преобладающих остановок в продвижении края верхушки вперед или назад. Фаза покоя занимает почти 82 % времени, а фаза выпячивания верхушки в 1,6 раза дольше фазы сжатия (11,3 и 7,1 % соответственно).

10.06.22. Повышение температуры до 25 °С – первые сутки термошока. При быстром повышении (за 1–2 ч) температуры морской воды на 10 °С (с 14–15 до 25 °С) основные показатели пульсаций (период, амплитуда и прирост) изменялись буквально за несколько циклов расширения и сжатия верхушки столона. При сравнении

графиков ростовых пульсаций (рис. 2) – до (слева) и после (справа) повышения температуры воды – видно, что показатели терминальных пульсаций существенно изменились. Значительно увеличилась у всех столонов частота пульсаций, т.е. период РП сократился почти вдвое ($P_{GP} = 8,1 \pm 0,3$ мин). Амплитуда РП уменьшилась в 1,5 раза ($A_{GP} = 28,2 \pm 3,8$ мкм), прирост столона за цикл сократился почти в 1,5 раза ($m_{gp} = 9,8 \pm 1,2$ мкм). Одновременно возросла скорость роста. Прирост за час увеличился в среднем в 1,7 раза ($p < 0,01$). Последнее происходит не за счет возрастания прироста за один цикл (табл. 2), а вследствие увеличения числа циклов пульсаций за тот же срок. По скорости роста колонии значительно различались (рис. 2). Фаза покоя несколько сократилась, занимая 75,9 % времени, фазы расширения и сжатия стали дольше (табл. 2).

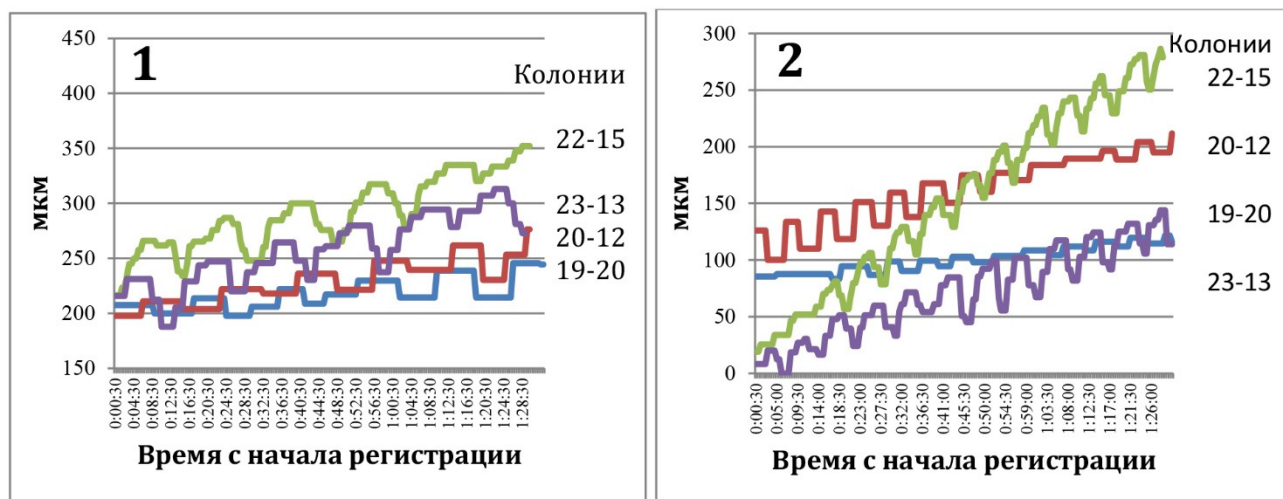


Рис. 2. Терминальные пульсации верхушек столонов у четырех колоний *D. pumila* при 14 °С (слева) и после повышения температуры морской воды до 25 °С (справа). Первые сутки термошока.

Продолжительность съемки – 1 ч 30 мин каждая. Нумерация графиков означает сутки с начала опыта

Fig. 2. Terminal pulsations of the tops of stolons in four colonies of *D. pumila* at 14 °C (left) and after increasing the seawater temperature to 25 °C (right). The first day of thermal shock. Shooting duration is 1 hour 30 minutes each. The numbering of the graphs means the day from the beginning of the experiment

Через сутки после повышения температуры воды, т.е. 08.07.22, терминальные пульсации столонов снова изменились. Период РП у некоторых колоний стал менее стабильным, амплитуда уменьшилась, а прирост у всех колоний почти прекратился ($m_{gp} = 0,2 \pm 0,4$ мкм) (рис. 3, табл. 2). Колонии перестали расти. Доля покоя в перемещениях гидроплазмы вернулась к норме, как 06.07.22.

В последующие трое суток разбалансировка терминальных пульсаций усилилась (рис. 3, 4, табл. 2). В одной из колоний пульсации прекрати-

лись. У всех колоний терминальные участки ценосарка столона перестали плотно прилегать к перисарку, оттянулись назад, в результате образовался зазор между перисарком и ценосарком (рис. 5). Временами этот зазор увеличивался, а иногда уменьшался. В последнем случае верхушка столона продвигалась вперед внутри перисаркальной трубки (см. колонию № 22-15). Доля покоя в пульсации достигла 92 %, а доли расширения и сжатия сократились до 3–4 %. Однако на четвертые сутки пульсации временно усилились, но разбалансировка продолжилась дальше.

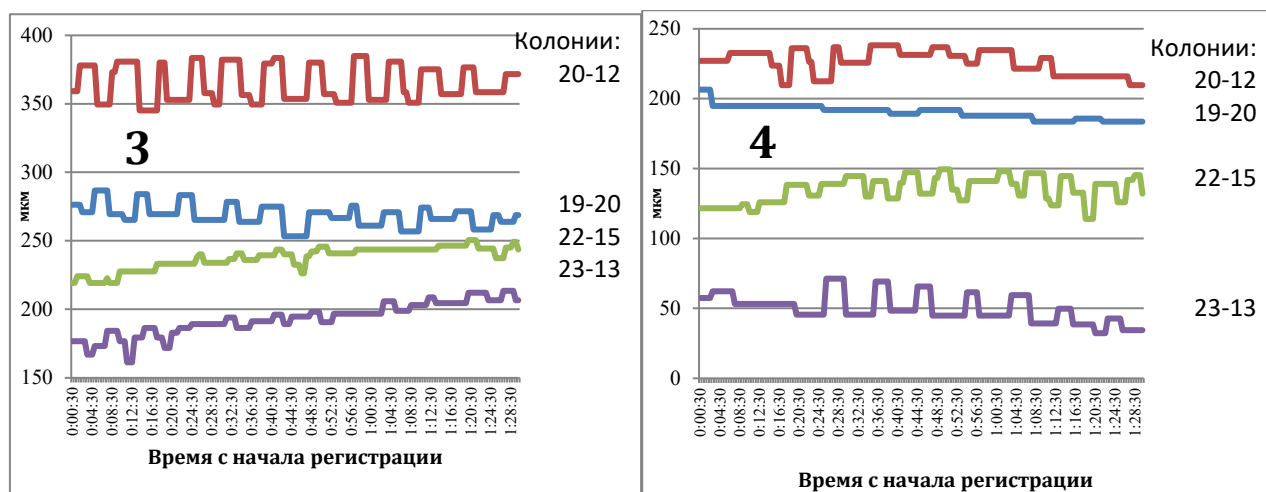


Рис. 3. Терминальные пульсации верхушек столонов у четырех колоний *D. pumila* на вторые сутки (слева) и на третьи сутки термошока (справа). Продолжительность съемки – 1 ч 30 мин каждая. Нумерация графиков означает сутки с начала опыта

Fig. 3. Terminal pulsations of the tops of stolons in four colonies of *D. pumila* on the second day (left) and on the third day of thermal shock (right). Shooting duration is 1 hour 30 minutes each. The numbering of the graphs means the day from the beginning of the experiment

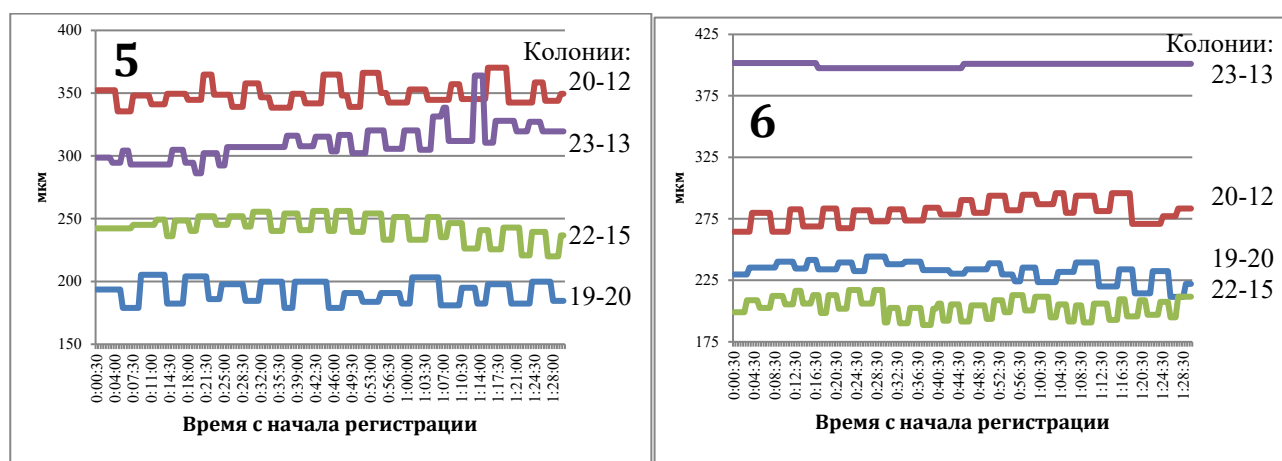


Рис. 4. Терминальные пульсации верхушек столонов у четырех колоний *D. pumila*: на четвертые сутки (слева) и на пятые сутки термошока (справа). Продолжительность съемки – 1 ч 30 мин каждая. Нумерация графиков соответствует числу суток с начала опыта

Fig. 4. Terminal pulsations of the apices of stolons in four colonies of *D. pumila*: on the fourth day (left) and on the fifth day of thermal shock (right). Shooting duration is 1 hour 30 minutes each.

The numbering of the graphs corresponds to the number of days from the beginning of the experiment

С 12 по 16 июля 2022 г. колонии содержались при 15 °С. Предполагалось, что в колониях возобновится рост. Однако вместо восстановления за этот пятидневный период лишь усилилась разбалансировка распределительной системы (рис. 6, табл. 2): нарушилась периодичность пульсаций верхушек столонов, они стали значительно различаться между колониями, фазы

выпячивания верхушек перестали соответствовать на графике нормальной последовательности постепенного выдвижения, непродолжительного плато и постепенного сокращения. Наконец, пульсации прекращались полностью или сводились к отдельным неупорядоченным подергиваниям.

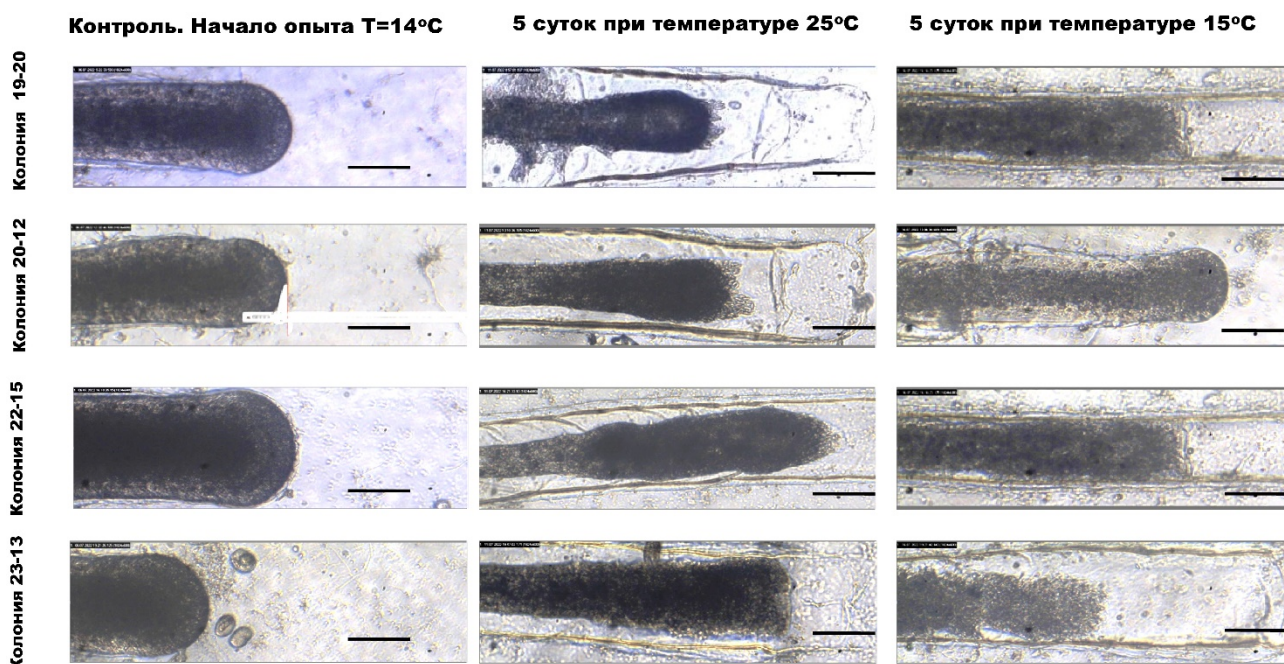


Рис. 5. Фотографии верхушек столонов четырех колоний в начале опыта (слева), в конце пятидневной фазы 25 °С (по центру) и в конце пятидневной фазы восстановления при 15 °С (справа). Масштабная линейка 0,1 мм

Fig. 5. Photographs of the tops of the stolons of four colonies at the beginning of the experiment (left), at the end of the five-day phase at 25 °C (center) and at the end of the five-day recovery phase at 15 °C (right). Scale bar 0.1 mm

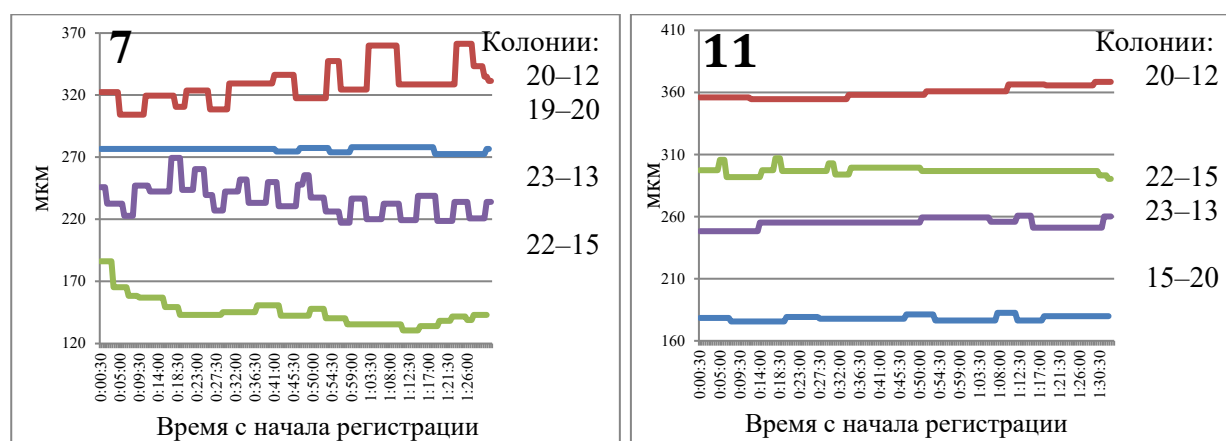


Рис. 6. Терминальные пульсации верхушек столонов у четырех колоний *D. pumila*: в первые сутки восстановления при 15 °С (слева) и на пятые сутки восстановления (справа). Продолжительность съемки – 1 ч 30 мин каждая. Нумерация в левом верхнем углу графика означает число суток с начала опыта

Fig. 6. Terminal pulsations of the stolon apices in four colonies of *D. pumila*: on the first day of recovery at 15 °C (left) and on the fifth day of recovery (right). Shooting duration is 1 hour 30 minutes each. The numbering in the upper left corner of the graph indicates the number of days from the beginning of the experiment

Несмотря на очевидные признаки продолжающейся деградации, в одной из колоний (№ 20-12) на пятые сутки реабилитационного периода при 15 °С верхушка столона по форме полностью восстановилась (рис. 5), хотя ее пульсации отличались от нормы (рис. 6 справа).

Обсуждение результатов

В связи с глобальным изменением климата и регистрируемом в ряде локаций повышением температуры верхнего слоя воды [30] особенно

актуально своевременное определение изменений ареалов видов [31]. В основе понимания и научного прогнозирования биологических последствий потепления климата должна быть фундаментальная информация о реакции биологических видов на изменение температуры среды. К сожалению, термотолерантность, т.е. диапазон допустимых значений температуры, в котором сохраняется жизнеспособность и температурный оптимум организма, для большинства видов не известна. Кроме этого, показатели экологической толерантности и оптимума

должны быть проверены для разных стадий жизненного цикла, а также в комбинации с другими факторами среды, что значительно увеличивает объем необходимой информации и уменьшает число видов, относительно которых уже имеется вся или хотя бы значительная часть этой информации.

К числу таких видов относятся некоторые представители класса Hydrozoa, такие как пресноводные гидры [32–34] и морские колониальные гидроиды [12, 13, 23].

И. И. Канаев суммировал в своей монографии «Гидра ...» [32] результаты изучения реакции гидр на температуру воды, начиная с самых ранних исследований вплоть до середины XX в. В основном эти сведения относятся к способности выдерживать охлаждение, а не нагревание. Первые сведения о низкой температуре, которую выдерживают гидры, встречаются в основополагающей книге А. Трамбле, опубликованной в 1744 г. [35], который отметил присутствие живых гидр зимой в пруду с температурой воды 6,5 °C, указав, что гидры были сжаты и не питались. Позже было установлено, что понижение температуры до 10 °C вызывает медлительность в движениях гидры, а при 0–2 °C они гибнут, хотя А. Трамбле видел гидр, которые сутки пробыли во льду и остались живыми.

Необычайно высокий интерес к гидрам в XVIII в. был вызван результатами опытов А. Трамбле по инициированной регенерации тела у представителя животного мира. Впоследствии гидры и остальные гидроиды привлекали внимание ученых удобством изучения на них фундаментальных проблем биологии, таких как продолжительность жизни (бессмертие), формирование (морфогенез), целостность организма. Поэтому «рядовые» научные проблемы, такие как условия существования вида, не были в фокусе их внимания.

Тем не менее в последующие два столетия постепенно накапливалась информация о термотолерантности гидр. В том числе были описаны массовые скопления гидр *Hydra oligactis* на глубине озера Дуглас (Мичиган) зимой при температуре около +4 °C (нижний температурный предел), а при температуре выше 20 °C эти гидры начинали исчезать из поверхностного слоя воды [36].

Экспериментально было установлено, что реакция на температуру окружающей среды зависит у гидр не только от абсолютных значений температуры, но и от скорости ее изменения. Перенос гидр *Hydra grisea*¹ L., 1767 из воды

с низкой температурой (5–10 °C) в воду с высокой температурой (24 °C) вызывал уже на следующий день деградацию, а затем и гибель [32].

Верхняя граница диапазона термотолерантности, т.е. верхняя летальная температура (ВЛТ) у некоторых видов непостоянна [34]. Так ВЛТ у *Hydra oligactis* Pallas, 1766 была 26 °C при содержании культуры в условиях постоянной температуры в диапазоне от 5 до 21 °C. Однако если выращивать этих же гидр при 27 °C, то ВЛТ повышалась до 31 °C. В том же исследовании у гидр *Hydra pseudoligactis* (Hyman, 1931)² ВЛТ повышалась с 31 до 34 °C по мере повышения температуры выращивания с 5 до 27 °C. Аналогичные результаты были получены в другом исследовании, сфокусированном на зависимости начала полового размножения гидр от температуры [37].

Пребывание в течение двух часов на *H. attenuata* при температуре (30 °C) повышает их способность выживать в течение 4 дней при температуре (34 °C), что без предварительной адаптации было бы смертельным. Однако у *H. oligactis* тот же эксперимент не повысил термотолерантность. Причина различий оказалась в способности синтезировать белок теплошока (семейство белков hsp70) в ответ на повышение температуры среды. Например, у *H. attenuata* этот белок вырабатывается при инкубации в условиях повышенной температуры, что способствует формированию термотолерантности, т.е. устойчивости к увеличению температуры воды, а у других видов, например *H. oligactis*, белков теплового шока синтезируется значительно меньше, что и определяет, видимо, переносимость у таких видов значительного понижения температуры [38, 39].

Объединяя то, что известно о нижней и верхней границах температуры, в пределах которых гидры разных видов остаются живыми и дееспособными в естественных условиях, можно считать, что диапазон термотолерантности простирается от 2–4 до 30 °C, причем его границы зависят от условий культивирования гидр. Чем выше температура культивирования, тем выше верхний предел температуры выживания и наоборот, чем ниже температура культивирования, тем ниже может быть нижняя температура выживания.

Во многих работах приводятся сведения об оптимальных условиях культивирования гидр, но лишь в некоторых определена более тщательно оптимальная температура, при которой рост и почкование у гидр максимальны. Исходя из опубликованных данных, можно

¹ Синоним *Hydra vulgaris* Pallas, 1766.

² Первоначальное название *Pelmatohydra pseudoligactis* Hyman, 1931. Современное название *Hydra canadensis* Rowan, 1930.

считать, что оптимальная температура в среднем для гидр составляет 19–20 °C [33, 36, 40], хотя, безусловно, имеются различия между холодолюбивыми видами (*H. oligactis*) и теплолюбивыми (*H. pseudoligactis*) [41].

Среди колониальных гидроидов лучше остальных изучена реакция на температуру воды у трех видов: *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771), *Clava multicornis* (Forsskal, 1775) и *Dynamena pumila* (L., 1758).

Реакция морских видов книдарий на температуру зависит от солености воды. Поэтому в большинстве исследований сравнивают сочетания заданных рядов температуры и солености [13, 42, 43]. Например, при изучении *Clava multicornis* провели сравнение реакции гидроида на 12 различных комбинаций постоянных уровней температуры и солености: температура – 12, 17 и 22 °C; соленость – 16, 24, 32 и 40 ‰.

При 12 и 17 °C колонии выживали в воде с любой из четырех значений солености, а при 22 °C большинство колоний выживало не более одной недели при солености 16 ‰ и 40 ‰.

Оптимальные условия определяли по показателям: длины и ширины тела гидранта, количества и длины щупалец и скорости пищеварения. В воде с соленостью 16 ‰ длина гидранта у *C. multicornis* достигала максимальных значений при 12 °C; при более высокой солености (24 ‰) при 17 °C, а при солености 32 ‰ при 22 °C. Количество щупалец на гидранте уменьшалось с повышением температуры и в зависимости от солености. Максимальное количество щупалец было при 12 °C и 16 ‰, при 17 °C и 24 ‰, при 22 °C и 32 ‰ [13]. В итоге оптимальные условия по разным критериям могли несколько различаться. Так, рост столонов быстрее всего происходил при 12 °C и 32 ‰, а наивысшая скорость увеличения числа гидрантов – при температурах 17 и 22 °C и солености 32 ‰.

Другой вид – *Cordylophora caspia* – растет в широком диапазоне водных сред, различающихся по солености, температуре, течениям, кислороду и т.д. Устойчивость к выживанию среди популяций сильно различается в результате генетических особенностей и акклиматизации [44].

Оптимальные температуры для бесполого роста *Cordylophora caspia* оказались: 11–18 °C для популяций из Германии [9, 10], 18–26 °C для популяций из штата Массачусетс, США [45], 16–25 °C для популяций в эстуарии Сан-Франциско [46] и 23–30 °C для колоний из Ирака [44].

Верхний температурный предел был установлен в опытах по поиску способа избавления от этого вида в биообрастании трубопроводов ТЭС. Колонии *C. caspia* собрали в реке Де Плейнс¹ в городе Джолиот (штат Иллинойс, США) и культивировали в лабораторных условиях в той же воде, а затем подвергли воздействию повышенной температуры: 35 °C в течение 2, 4, 6, и 8 ч, 36,1 °C в течение 1, 3, 5, и 7 ч, 37,7 °C и 40,5 °C в течение 1 и 2 ч. Немаловажно, что повышение температуры производили со скоростью 2 °C за 15 мин, т.е. не одномоментно, хотя и достаточно быстро. В завершение термошока колонии перемещали в аквариум с комнатной температурой воды (19,4 °C) и прослеживали дальнейший рост или восстановление по изменению числа гидрантов через 7 и 12 дней. При всех вариантах термошока колонии переставали расти, а часть гидрантов рассасывалась. Только при воздействии 35 °C в течение нескольких часов, а затем в воде при комнатной температуре происходила регенерация, которую отмечали через 7 и 12 дней. Но после 8 ч термошока при 35 °C колонии не могли восстановиться. После воздействия 36,1 °C колонии регенерировали только в серии с продолжительностью термошока в течение 1 ч. В более продолжительных сериях регенерация колоний не наблюдалась. Из приведенных данных следует, что для популяции *C. caspia* из реки Де Плейнс верхний температурный предел непродолжительного воздействия не превышает 35 °C [47].

При изучении термотолерантности колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) температурные пределы выживания были в фокусе внимания [48, 49]. Нижний температурный предел может быть определен биогеографически по температуре в зимний период в местах обитания популяции *D. pumila*. Исследования были проведены на Белом море.

Нижняя температура поверхности воды в течение зимы опускается до –1,3 °C и даже до –1,7 °C. Однако при осушении во время отливов колонии *D. pumila*, обитающие на фукусах и камнях в зоне границы нижней литорали и сублиторали незамерзающей полыньи, могут подвергаться воздействию и более низкой температуры воздуха. Обычно от промерзания обитатели нижней литорали защищены толстым льдом, покрывающим Белое море, но в оголенных местах литорали на стремнинах (например, на Еремеевском пороге в Великой Салме Кандалакшского залива) колонии остаются осушенными при температуре воздуха вплоть до –20 °C [48].

¹ Des Plaines River in Joliet, IL.

При содержании колоний *D. pumila* в лаборатории при температурах: от (-1) до $+1$ °C, и от $+1$ до $+4$ °C было установлено, что в зимних колониях в активном состоянии оставалась только часть гидрантов. Их размеры были меньше, чем у летних, примерно в два раза, а диаметр венчика щупалец – в три раза. При повышении температуры воды начинался рост столонов вне зависимости от количества полученной пищи. В то же время рост побегов в этих условиях начинался только при наличии пищи [50]. При ежедневном кормлении в воде с различной температурой в четырех параллельных сериях: 20 °C (13 колоний), 12 °C (10 колоний), 6 °C (18 колоний), от -1 до $+1$ °C (5 колоний) – была определена средняя скорость роста побегов и столонов методом регулярного картирования колоний [27]. Регистрировалось также появление гонофоров. Зависимость средней скорости роста побегов и столонов от температуры в интервале 6–20 °C была близка к прямо пропорциональной, при этом скорость роста столонов возрастала при сравнении колоний из различных температурных условий в 2 раза быстрее, чем скорость роста побегов. При температуре ниже 2 °C в колониях были немногочисленные растущие верхушки, как при лабораторном содержании, так и в море. При температуре, близкой¹ к 0 °C, растущие столоны удлиннялись очень медленно (0,04 мм/сут) и побеги примерно так же (0,04–0,05 мм/сут) [14].

Верхний температурный предел нормальной жизнедеятельности *D. pumila* был установлен с помощью цейтраферной микровидеосъемки методом анализа ростовых пульсаций ценосарка столона [20]. Этот метод настолько чувствителен, что позволяет зарегистрировать изменения в росте ценосарка менее чем за два часа после начала воздействия фактора среды, в данном случае – после повышения температуры воды. Оказалось, что оптимальный диапазон, при котором наблюдаются высокая скорость роста, интенсивные перемещения гидроплазмы и наибольший объем перенесенной гидроплазмы, ограничен интервалом от 10 до 20 °C. При 28 °C пульсации ценосарка столона становились неустойчивыми, прирост, как правило, замедлялся, а перемещения гидроплазмы были менее активными [20, 49]. Следовательно, верхним температурным пределом нормальной жизнедеятельности беломорских колоний *D. pumila*, по результатам анализа пульсаций ценосарка, может быть температура в пределах 25–28 °C.

Наш следующий эксперимент, результаты которого представлены в печать (Marfenin et al., 2023), был направлен на выяснение возможности адаптации к быстрому повышению температуры среды в течение пяти суток колоний *D. pumila*. Если в предыдущем исследовании [20] основное внимание было уделено возможности быстрой регистрации реакции колонии на изменения температуры, то теперь нас заинтересовала, прежде всего, степень достаточности экспресс-диагностики для определения долгосрочной реакции организма на произведенное в опыте повышение температуры.

У всех колоний, подвергшихся испытанию значительным повышением температуры воды на 10–11 °C, ростовые пульсации и рост в целом в первые часы термошока сохранились, хотя показатели пульсаций сразу же изменились. Начиная со второго-третьего дня прирост уменьшился и прекратился, а терминальные пульсации верхушек столонов перестали быть регулярными. Амплитуда ростовых пульсаций значительно изменилась. Прирост за цикл пульсаций также стал варьировать от нормального до нулевого или даже отрицательного, а на пятые сутки термошока все колонии прекратили расти, хотя пульсации верхушек столона у некоторых колоний сохранились.

Рост колониального организма у гидроидов зависит от соотношения между количеством усвоенной пищи, скоростью производства клеточного материала и рассасыванием тканей. Если пищи много, то ее хватает на воспроизводство достаточного количества клеток для замены старых клеток в ценосарке и гидрантах и для увеличения тела. Тогда столоны и побеги растут, потребляя избыточный клеточный материал. У модульных разветвленных организмов есть особенность: если пищи и новообразованных клеток хватает не только для роста всех столонов и побегов, тогда происходит образование новых зон роста, т.е. ветвление. Если же пищи не хватает, то происходит остановка роста столонов и побегов в последовательности от самых удаленных побегов по отношению к верхушке роста столона до самых ближних к ней. Активируется рассасывание гидрантов, а потом и ценосарка [21].

Рассасывание гидрантов у колониальных гидроидов – закономерный естественный процесс. Продолжительность жизни гидрантов значительно меньше, чем всей колонии – колониального организма. При температуре в пределах

¹ Температура в осушаемой при отливе зоне не остается постоянной.

10–20 °C у близкородственных гидроидов из семейства Campanulariidae продолжительность жизни гидрантов в среднем составляет одну неделю, хотя и может варьировать от двух дней до двух недель [51–56]. По нашим наблюдениям, примерно такая же продолжительность жизни и у гидрантов *D. pumila*, однако специально продолжительность жизненного цикла гидрантов у этого вида до сих пор не была исследована. После рассасывания гидранта на этом же месте может сразу же начать образовываться новый гидрант, при условии, что в колонии активна пролиферация клеток, а значит, достаточно пищи. Но если нового клеточного материала недостаточно, то формирование новых гидрантов на месте рассосавшихся задерживается. Это приводит к усилению голодания колонии и усилению рассасывания других гидрантов, а вслед за ними частично и ценосарка [21]. Ранее в опытах по влиянию температуры на рост колоний *Hydractinia echinata* (Fleming, 1828) было установлено, что реакция на повышение температуры зависит от достатка пищи [57]. Это явление мы и констатируем в данном эксперименте при термошоке, когда недостаток пищи вызван не ее отсутствием, а уменьшением числа гидрантов в колонии.

Стресс ускоряет наступление фазы рассасывания гидрантов [58–60], а повышение температуры ускоряет все основные процессы, связанные с ростом и размножением. Интерпретируя полученные в нашем исследовании результаты, мы должны учитывать, что повышение температуры воды могло воздействовать на рост колоний опосредованно через ускорение рассасывания гидрантов и, как следствие, недостаток пищи для нормального роста.

В предыдущем нашем эксперименте (Marfenin et al., 2023) подопытными были только что сформировавшиеся из отсеченного большого побега вторичные колонии с 1–2 крошечными побегами. Снижение температуры воды после 5 суток пребывания их при 25 °C привело к быстрому восстановлению нормальной жизнедеятельности. Уже через 2 суток появились активные гидранты, а через 5 суток восстановился рост и ритм пульсаций столонов.

Мы предполагали, что у более крупных вторичных колоний, состоящих из десятка молодых побегов, выносливость к термошоку будет больше, а восстановление жизнедеятельности колоний будет происходить быстрее, чем у маленьких колоний. Однако результаты проведенных опытов, представленных в данной статье, свидетельствуют об ошибке этой гипотезы. На самом деле колонии с длиной столонов примерно 50 мм и одиннадцатью побегами отреагировали

острее на продолжительный термошок, чем колонии, у которых столоны не достигли даже 7 мм, а новых крошечных побегов было всего по одному. Это несоответствие проявилось по всем основным показателям. В табл. 3 сопоставлены наши последние данные по «длинным» колониям с данными по «коротким» колониям, представленными в предыдущей статье (Marfenin et al., 2023). Результаты ежедневной регистрации пульсаций верхушек столонов сведены в этой таблице к трем рубежам: I – начало эксперимента, колонии находятся еще при температуре, в которой они были выращены (14 °C); II – пятый (последний) день термошока – содержания при 25 °C; III – пятый день восстановления при содержании при 15 °C после термошока.

При сравнении роста и ростовых пульсаций длинных колоний с короткими видно, что после восстановительного периода (III) у коротких колоний прирост столонов восстановился, а у длинных уменьшился. Короткие колонии в среднем хуже перенесли термошок (II) по сравнению с длинными, но они быстро восстановились. На пятые сутки содержания при 15 °C терминальные пульсации столонов у коротких колоний были неотличимы от нормы. У длинных колоний, даже в благоприятных температурных условиях после термошока, продолжилась разбалансировка роста столонов. Спустя 5 суток содержания при 15 °C ростовые пульсации столонов и их прирост стали хуже, чем в начале периода реабилитации. Лучше всего это видно на графиках терминальных пульсаций (рис. 6), но и средние показатели периода и амплитуды терминальных пульсаций столонов, а также соотношения фаз покоя, расширения и сжатия верхушек столонов (табл. 3) достаточно ясно указывают на нарушение нормального ритма ростовых пульсаций у длинных колоний.

Пока недостаточно фактов для объяснения этого явления, но можно предложить три гипотезы: конкуренции между верхушками роста; совпадения фазы реабилитации с рассасыванием гидрантов; наступления сезона размножения.

Первая гипотеза отражает особенности модульных организмов, у которых форма и размеры тела нестабильны. Между множеством зон роста всегда существует конкуренция. Каждая верхушка у гидроидов нуждается в клеточном материале для роста. Верхушки роста получают пищу и клетки благодаря пульсациям ценосарка [61]. Чем больше верхушек роста, тем выше конкуренция между ними, в результате которой пищи не хватает всем, и некоторые верхушки, а также участки ценосарка и гидранты начинают деградировать и рассасываться [21]. У более крупных колоний этот процесс должен

быть выражен сильнее, чем у малых колоний с одной-двумя верхушками роста.

Во второй гипотезе основное внимание уделяется цикличности рассасывания гидрантов, каждый из которых имеет ограниченную продолжительность жизни [51, 55]. Если одновременно рассасывается много гидрантов, то колония недополучает пищу и, как следствие, процесс рассасывания охватывает и другие

части колонии, включая верхушки роста. У коротких, а значит молодых, колоний гидранты еще не достигли стадии рассасывания. Дефицит пищи менее вероятен, чем у более крупных – длинных колоний. Поэтому у молодых колоний больше шансов пережить короткий пятидневный период термошока и при понижении температуры сразу же восстанавливаться.

Таблица 3

Сравнение средних значений ($\bar{x} \pm SD$) показателей: периода, амплитуды, прироста за один цикл пульсаций и прироста столона за час, а также показателей доли (%) фаз покоя, растяжения и сжатия терминальных пульсаций верхушки столона в длинных (оригинальные данные, см. табл. 2) и коротких (ювенильных) колониях (по Marfenin et al., 2023) по ходу изменения температуры воды

Table 3

Comparison of average values ($\bar{x} \pm SD$) of indicators: period, amplitude, increase per cycle of pulsations and increase in stolon per hour, as well as indicators of the proportion (%) of resting, stretching and compression phases of terminal pulsations of the stolon apex in long (original data, see Table 2) and short (juvenile) colonies (according to Marfenin et al., 2023) as the water temperature changes

Направление сравнения данных	Короткие колонии (до 7 мм)			Длинные колонии (более 50 мм)		
Дата	I 09.06.22	II 14.06.22	III 20.06.22	I 06.07.22	II 11.07.22	III 16.07.22
Температура, °C	13,9	24,2	15,2	13,9	24,4	16,1
Период, мин	14,4 ± 6,5	13,4 ± 13,9	16,7 ± 1,9	15,1 ± 0,4	14,0 ± 3,5	12,8 ± 0,9
Амплитуда, мкм	15,8 ± 9,5	19,0 ± 13,9	24,0 ± 12,8	42,4 ± 6,5	12,5 ± 0,8	8,3 ± 0,7
Прирост ценосарка столона за цикл РП, мкм	7,0 ± 4,7	-1,4 ± 10,0	9,2 ± 4,1	14,1 ± 0,8	0,9 ± 1,0	6,2 ± 0,9
Прирост ценосарка столона за час, мкм	23,0 ± 9,0	-31,1 ± 24,1	39,7 ± 17,8	66,8 ± 16,7	11,4 ± 11,5	5,1 ± 5,9
Фаза расширения, %	11,0	5,6	11,3	11,32	3,95	3,71
Фаза сжатия, %	7,3	6,8	7,6	7,05	4,02	1,85
Фаза покоя пульсаций, %	81,7	87,6	81,1	81,63	92,03	94,44

В третьей гипотезе на первый план выходит несовпадение времени проведения эксперимента на молодых коротких колониях и на более длинных. Эксперимент проводился последовательно: сначала в июне на только что сформировавшихся колониях, а после завершения опыта с ними в июле был поставлен эксперимент с длинными колониями, которые весь июнь росли при нормальной температуре (14 °C) в лаборатории. В естественных условиях колонии *D. pumila* начинают активно расти по мере повышения температуры воды в мае-июне. Температура сначала ниже 10 °C, и рост колоний медленный. По мере повышения температуры воды колонии растут быстрее и начинают готовиться к размножению. У них формируются половые зооиды, которые увеличиваются в размере и числе. Пищи становится недостаточно для обеспечения одновременно и активного роста, и формирования гонангиев. Поэтому в это время –

как раз в июле – рост колоний замедляется, а процессы рассасывания гидрантов и ценосарка усиливаются.

В каждой из трех гипотез ключевым оказывается количество доступной пищи. Возможно, какая-то из указанных причин недостатка пищи, а может и вместе, обусловили менее активное восстановление крупных колоний после завершения термошока.

Впрочем, существует и четвертая возможная причина повышенной устойчивости ювенильных колоний, не имеющая прямого отношения к достатку пищи. В некоторых исследованиях на представителях других таксономических типов было отмечено, что на определенных стадиях онтогенеза активнее вырабатываются белки терморезистенции. Например, при изучении реакции тихоокеанских речных камбал *Platichthys stellatus* (Pallas, 1787) различного возраста на повышение температуры воды

определяли концентрации в плазме крови кортизола, глюкозы, лактата и лизоцима, а также активность антиоксидантных ферментов и экспрессию белков теплового шока 70 и 90 (HSP70 и HSP90). Сравнение выживаемости и физиологических изменений показало, что молодые особи камбал этого вида обладают лучшей термоустойчивостью, чем взрослые, что приводит к более высокой кумулятивной выживаемости. Более того, взаимосвязь между термоустойчивостью и экспрессией генов HSP показала, что экспрессия HSP70 и HSP90 значительно повышалась при 28 °C как у молоди, так и у взрослых рыб, а экспрессия HSP70 была значительно выше у молоди рыб, чем у взрослых [62].

Реакция молоди на воздействие неблагоприятных факторов среды оказалась сложнее, чем предполагалось ранее. На фоне традиционных представлений о корреляции толерантности с весом тела [63], а значит меньшей устойчивости молоди [64] появились исследования, в которых показано, что выносливость молоди в популяции может быть выше, чем у взрослых, например, у некоторых ящериц [65]. В другом исследовании было установлено, что расчетные показатели выживаемости молодых рептилий были относительно высокими (в среднем лишь примерно на 13 % ниже, чем у взрослых особей своего вида) и сильно коррелировали с показателями выживаемости взрослых особей [66]. Кроме того, значительную экологическую роль играет не столько сама устойчивость к воздействию стресса, сколько пластичность реакции и ее неоднородность [64].

Именно пластичность реакции на термостресс нам и удалось обнаружить у колониальных гидроидов *D. pumila* благодаря индивидуальному анализу¹ пульсаций верхушек столон. Усреднение данных, по сути своей, маскирует разнообразие реакций испытуемых на одно и то же воздействие. Поэтому индивидуальный анализ нескольких особей подчас информативнее, чем статистический на большой выборке. Такая пластичность обусловлена не только множеством факторов среды, не всегда учитываемых в наблюдениях и экспериментах, но и вариативностью самих объектов исследования, таких как экосистемы, популяции и даже организмы. Колониальные организмы в этом отношении особенно показательны. В отличие от

неколониальных (унитарных или «одиночных»), колониальные организмы имеют неодинаковую и непостоянную форму, выражающуюся в ветвистости, расположении зон роста, соотношении между количествами гидрантов и зон роста и пр. Эти вариации намного существеннее, чем вариации в телосложении унитарных организмов. В свою очередь, рост колониальных организмов и их реакция на факторы среды зависят от особенностей расположения и числа ветвей, зооидов, зон роста, что и создает «веер» адаптивных возможностей, далеко не всегда сводимых к нескольким вариантам.

Обычно в исследованиях колониальных организмов приходится больше внимания уделять преодолению разнообразия в реакции объекта на изучаемый фактор с помощью более тщательного подбора похожих друг на друга колоний или же простым увеличением выборки. Однако вариативность объекта исследования сама по себе представляет ценное свойство, если именно вариативность рассматривать как отражение реакции на внешнее воздействие. Назвав это явление «пластичностью реакции», можно специально изучать степень пластичности в ответ на изменение среды обитания. Иными словами, пластичность нельзя ограничивать только приспособительной реакцией, но надо рассматривать шире.

В нашем исследовании мы лишь обратили внимание на пластичность реакции, не сконцентрировавшись на изучении этого явления. Тем не менее мы используем неоднородность реакции колониального организма гидроида на повышение температуры воды как показатель разбалансировки, т.е. предвестник нарушения нормальной жизнедеятельности. Таким способом мы пытаемся обнаружить сигналы негативных изменений в организме до того, как это проявится в жизнедеятельности и морфологии.

Данное исследование подтвердило предположение [20] о том, что обнаруженные ранее почти моментальные изменения характера пульсаций ценосарка, особенно верхушек роста у колониальных гидроидов, после повышения температуры окружающей среды – это устойчивые и надежные показатели нарушения жизнедеятельности, так как последующей адаптации к повышенной температуре не происходит.

Список литературы

1. Pradhan P., Seydewitz T., Zhou B. [et al.]. Climate extremes are becoming more frequent, co-occurring, and persistent in Europe // *Anthr. Sci.* 2022. Vol. 1. P. 264–277.

¹ Идиографическому подходу.

2. Ripple W. J., Wolf C., Gregg J. W. [et al.]. World Scientists' Warning of a Climate Emergency 2022 // *BioScience*. 2022. Vol. 72, № 12. P. 1149–1155.
3. Ottersen G., Constable A. J., Hollowed A. B. [et al.]. Climate Change Impacts on Polar Marine Ecosystems: Toward Robust Approaches for Managing Risks and Uncertainties // *Front. Clim.* 2022. Vol. 3. doi: 10.3389/fclim.2021.733755
4. Moron L. S. C., Baumeister M., Nour O. M. [et al.]. Warming and temperature variability determine the performance of two invertebrate predators // *Sci. Rep.* 2020. Vol. 10. doi: 10.1038/s41598-020-63679-0
5. Falardeau M., Bennett E. M. Towards integrated knowledge of climate change in Arctic marine systems: A systematic literature review of multidisciplinary research // *Arctic Science*. 2019. Vol. 6, № 1. P. 1–23.
6. Poloczanska E. S., Burrows M. T., Brown C. J. [et al.]. Responses of marine organisms to climate change across oceans // *Front. Mar. Sci.* 2016. Vol. 3. doi: 10.3389/fmars.2016.00062
7. Evans R. G. The lethal temperatures of some common British littoral molluscs // *Journal of Animal Ecology*. 1948. Vol. 17, № 2. P. 165–173.
8. MacLean S. A., Beissinger S. R. Species' traits as predictors of range shifts under contemporary climate change: A review and meta-analysis // *Global Change Biol.* 2017. Vol. 23. P. 4094–4105.
9. Kinne O. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. II. Salinity and temperature-salinity combinations // *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 1964. Vol. 2. P. 281–339.
10. Kinne O. Temperature: invertebrates. Marine ecology, volume I. Environmental factors, part I. London : Wiley, 1970. P. 407–514.
11. Kinne O. Salinity: invertebrates. Marine ecology, volume I. Environmental factors, part 2. London : Wiley, 1971. P. 821–995.
12. Kinne O., Paffenhöfer G.-A. Hydranth structure and digestion rate as a function of temperature and salinity in *Clava multicornis* (Cnidaria, Hydrozoa) // *Helgolanderwiss. Meeresunters.* 1965. Vol. 12, iss. 4. P. 329–341.
13. Kinne O., Paffenhöfer G.-A. Growth and reproduction as a function of temperature and salinity in *Clava multicornis* (Cnidaria, Hydrozoa) // *Helgolander Wiss. Meeresunters.* 1966. Vol. 13. P. 62–72.
14. Бурькин Ю. Б. Регулирующая роль некоторых экологических факторов в процессах роста и интеграции колониальных гидроидов // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л. : ЗИН АН СССР, 1980. С. 16–19.
15. Лабас Ю. А., Белоусов Л. В., Баденко Л. А., Летунов В. Н. О пульсирующем росте у многоклеточных организмов // ДАН СССР. 1981. Т. 257. С. 1247–1250.
16. Boero F. The ecology of marine hydroids and effects of environmental factors: a review // *P. S. Z. N. I: Marine Ecology*. 1984. Vol. 5, № 2. P. 93–118.
17. Boero F., Fresi E. Zonation and evolution of a rocky bottom hydroid community // *Pubbl. Staz. Zool. Napoli I, Mar. Ecol.* 1986. Vol. 7. P. 123–150.
18. Карлсен А. Г., Марфенин Н. Н. Повышение эффективности использования гидроидов при биотестировании: выбор вида, сезона, температурного режима // Известия АН СССР. Сер. Биологическая. 1988. № 2. С. 198–206.
19. Bavestrello G., Puce S., Cerrano C. [et al.]. The problem of seasonality of benthic hydroids in temperate waters // *Chemistry and Ecology*. 2006. Vol. 22, № 1. P. 197–205.
20. Дементьев В. С., Марфенин Н. Н. Воздействие температуры на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журнал общей биологии. 2019. Т. 80, № 1. С. 22–42. doi: 10.1134/S0044459619010032
21. Марфенин Н. Н. Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб. : ЗИН РАН, 1993. 151 с.
22. Марфенин Н. Н. Децентрализованный организм на примере колониальных гидроидов // Биосфера. 2016. Т. 8, № 3. С. 315–337.
23. Crowell S. Differential responses of growth zones to nutritive level, age, and temperature in the colonial hydroid *Campanularia* // *J. Exp. Zool.* 1957. Vol. 134. P. 63–90.
24. Fulton C. Culture of a colonial hydroid under controlled conditions // *Science*. 1960. Vol. 132. P. 473–474.
25. Марфенин Н. Н., Дементьев В. С. Парадокс протяженных течений гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) // Журнал общей биологии. 2017. Т. 78, № 4. С. 3–20.
26. Марфенин Н. Н., Дементьев В. С. Влияние потребления пищи на функционирование пульсаторно-реверсивной распределительной системы у гидроидов – идиографический подход // Журнал общей биологии. 2022. Т. 83, № 2. С. 83–105. doi: 10.31857/S0044459622020038
27. Марфенин Н. Н. Метод картирования пространственной организации колониальных Hydrozoa и его значение при изучении частей колонии // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л. : ЗИН АН СССР, 1980. С. 66–69.
28. Марфенин Н. Н., Дементьев В. С. Продольные пульсации столона у колониального гидроида *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) // Журнал общей биологии. 2018. Т. 79, № 2. С. 85–96.
29. Марфенин Н. Н., Дементьев В. С. Рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) в проточной и непроточной кюветках // Журнал общей биологии. 2018. Т. 79, № 2. С. 97–107.
30. Tinker J. P., Howes E. L. The impacts of climate change on temperature (air and sea), relevant to the coastal and marine environment around the UK // *MCCIP Science Review*. 2020. P. 1–32.

31. Brooker R. W., Travis J. M. J., Clark E. J., Dytham C. Modelling species' range shifts in a changing climate: The impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change // *Journal of Theoretical Biology*. 2007. Vol. 245, iss. 1. P. 59–65.
32. Канаев И. И. Гидра: очерки по биологии пресноводных полипов. М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. 372 с.
33. Loomis W. F. Environmental factors controlling growth in hydras // *J. Exp. Zool.* 1954. Vol. 126. P. 223–234.
34. Schroeder L. A., Callaghan W. M. Thermal tolerance and acclimation of two species of *Hydra* // *Limnol. Oceanogr.* 1981. Vol. 26, № 4. P. 690–696.
35. Трамбле А. Мемуары к истории одного рода пресноводных полипов с руками в форме рогов. М. ; Л. : ГИ Биологической и медицинской литературы, 1937. 343 с.
36. Welch P. S., Loomis H. A. A limnological study of *Hydra oligactis* in Douglas Lake, Michigan // *Trans. Amer. Micr. Soc.* 1924. Vol. 43, № 4. P. 203–205.
37. Park H. D., Sharpless N. E., Ortmeyer A. B. Growth and differentiation in hydra. I. The effect of temperature on sexual differentiation in *Hydra littoralis* // *J. Exp. Zool.* 1965. Vol. 160. P. 247–254.
38. Bosch T. C., Krylow S. M., Bode H. R., Steele R. E. Thermotolerance and synthesis of heat shock proteins: these responses are present in *Hydra attenuata* but absent in *Hydra oligactis* // *PNAS*. 1988. № 85. P. 7927–7931.
39. Gellner K., Praetzel G., Bosch T. C. Cloning and expression of a heat-inducible hsp70 gene in two species of *Hydra* which differ in their stress response // *Eur. J. Biochem.* 1992. Vol. 210, № 3. P. 683–691.
40. Haase-Eichler R. H. Beiträge zur Reizphysiologie von *Hydra* // *Zool. Jb. Abt. Zool.* 1931. Vol. 50. P. 265–312.
41. Reisa J. F. Ecology. Biology of Hydra. N.-Y. ; London : Academic Press, 1973. P. 60–105.
42. Nipper-Buscariolli M., Moreira G. S. Combined effects of temperature and salinity on *Stylactis hooperi* Sigerfoos 1899 (Hydrozoa, Hydractiniidae). I. Colony growth, development of medusa buds and hydranth degeneration // *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 1983. Vol. 18, № 2. P. 111–120.
43. Schäfer S., Gueroun S. K. M., Andrade C., Canning-Clode J. Combined effects of temperature and salinity on polyps and ephyrae of *Aurelia solida* (Cnidaria: Scyphozoa) // *Diversity*. 2021. Vol. 13, № 11. doi: 10.3390/d13110573
44. Arndt E. A. Ecological niche of *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771) // *Limnologica*. 1984. Vol. 15, № 2. P. 469–477.
45. Fulton C. 1962. Environmental factors influencing the growth of *Cordylophora* // *J. Exp. Zool.* 1962. Vol. 151, № 1. P. 61–78.
46. Meek M. H., Wintzer A. P., Wetzel W. C., May B. Climate change likely to facilitate the invasion of the non-native hydroid, *Cordylophora caspia*, in the San Francisco Estuary // *PLOS ONE*. 2012. Vol. 7, № 10. doi: 10.1371/journal.pone.0046373
47. Folino-Rorem N. C., Indelicato J. Controlling biofouling caused by the colonial hydroid *Cordylophora caspia* // *Water Res.* 2005. Vol. 39, № 12. P. 2731–2737.
48. Марфенин Н. Н. Интеграция колоний гидроидного полипа *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Leptolida). Реакция колонии на промерзание зимой // *Доклады АН СССР*. 1971. Т. 199, № 2. С. 489–492.
49. Дементьев В. С., Марфенин Н. Н. Эффективность распределительной системы гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) при различных абиотических воздействиях // *Журнал общей биологии*. 2021. Т. 82, № 5. С. 323–336. doi: 10.31857/S0044459621050031
50. Марфенин Н. Н., Летунов В. Н. Некоторые особенности пищевого поведения зимних колоний *Dynamena pumila* при различных температурных режимах // *Биологические науки*. 1980. № 1. С. 51–56.
51. Crowell S. The regression-replacement cycle of hydranths of *Obelia* and *Campanularia* // *Physiological Zoology*. 1953. Vol. 26, № 4. P. 319–327.
52. Crowell S. Regression and replacement of hydranths in thecate hydroids, and the structure of hydrothecae // *Hydrobiologia*. 1991. Vol. 216. P. 69–73.
53. Toth S. E. Aging and regression in the colonial marine hydroid *Campanularia flexuosa* with special reference to senescence in hydroids // *International Review of General and Experimental Zoology*. 1969. Vol. 4. P. 49–79.
54. Toth S. E. Inhibition of hydroid aging in *Campanularia flexuosa* // *Science*. 1969. Vol. 166. P. 619–620.
55. Марфенин Н. Н., Косевич И. А. Биология гидроида *Obelia loveni* (Allm.): образование колонии, поведение и жизненный цикл гидрантов, размножение // *Вестник МГУ. Сер. 16, биология*. 1984. № 3. С. 16–24.
56. Косевич И. А., Марфенин Н. Н. Морфология колонии гидроида *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae) // *Вестник МГУ. Сер. 16, биология*. 1986. № 3. С. 44–52.
57. Eder Y., Tschink D., Gerlach G., Strahl J. Physiology of juvenile hydroids – High food availability mitigates stress responses of *Hydractinia echinata* to increasing seawater temperatures // *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2018. Vol. 508. P. 64–72.
58. Thatcher H. F. Adsorption of the hydranth in hydroid polyps // *Biol. Bull.* 1903. Vol. 5, № 2. P. 295–303.
59. Huxley J. S., de Beer G. R. Memoirs: Studies in Dedifferentiation. IV. Resorption and Differential Inhibition in *Obelia* and *Campanularia* // *J Cell Sci.* 1923. Vol. 267. P. 473–494.
60. Vogt K., Harmata K. L., Coulombe H. [et al.]. Causes and consequences of stolon regression in a colonial hydroid // *The Journal of experimental biology*. 2011. Vol. 214. P. 3197–3205.
61. Косевич И. А. Механика ростовых пульсаций как основа роста и формообразования у колониальных гидроидов // *Онтогенез*. 2006. Т. 37, № 2. С. 115–129.
62. Lee H. B., Ji Y., Jung P. [et al.]. A comparison of the physiological responses to heat stress of juvenile and adult starry flounder (*Platichthys stellatus*) // *Israeli Journal of Aquaculture*. 2021. URL: <https://www.researchgate.net/publication/357404255>

63. Beauchamp G. Annual apparent survival across species is lower in juvenile than adult birds but has similar ecological correlates // *Ibis*. 2023. Vol. 165. P. 448–457.
64. Pottier P., Burke S., Zhang R. Y. [et al.]. Developmental plasticity in thermal tolerance: Ontogenetic variation, persistence, and future directions // *Ecology Letters*. 2022. Vol. 25. P. 2245–2268.
65. Clemente C. J., Withers P. C., Thompson G. G. Higher than predicted endurance for juvenile goannas (*Varanidae*; *Varanus*) // *Journal of the Royal Society of Western Australia*. 2008. Vol. 91, № 3. P. 265–267.
66. Pike D. A., Pizzatto L., Pike B. A., Shine R. Estimating survival rates of uncatchable animals: the myth of high juvenile mortality in reptiles // *Ecology*. 2008. Vol. 89. P. 607–611.

References

1. Pradhan P., Seydewitz T., Zhou B. et al. Climate extremes are becoming more frequent, co-occurring, and persistent in Europe. *Anthr. Sci.* 2022;1:264–277.
2. Ripple W.J., Wolf C., Gregg J.W. et al. World Scientists' Warning of a Climate Emergency 2022. *BioScience*. 2022;72(12):1149–1155.
3. Ottersen G., Constable A.J., Hollowed A.B. et al. Climate Change Impacts on Polar Marine Ecosystems: Toward Robust Approaches for Managing Risks and Uncertainties. *Front. Clim.* 2022;3. doi: 10.3389/fclim.2021.733755
4. Moron L.S.C., Baumeister M., Nour O.M. et al. Warming and temperature variability determine the performance of two invertebrate predators. *Sci. Rep.* 2020;10. doi: 10.1038/s41598-020-63679-0
5. Falardeau M., Bennett E.M. Towards integrated knowledge of climate change in Arctic marine systems: A systematic literature review of multidisciplinary research. *Arctic Science*. 2019;6(1):1–23.
6. Poloczanska E.S., Burrows M.T., Brown C.J. et al. Responses of marine organisms to climate change across oceans. *Front. Mar. Sci.* 2016;3. doi: 10.3389/fmars.2016.00062
7. Evans R.G. The lethal temperatures of some common British littoral molluscs. *Journal of Animal Ecology*. 1948;17(2):165–173.
8. MacLean S.A., Beissinger S.R. Species' traits as predictors of range shifts under contemporary climate change: A review and meta-analysis. *Global Change Biol.* 2017;23:4094–4105.
9. Kinne O. The effects of temperature and salinity on marine and brackish water animals. II. Salinity and temperature-salinity combinations. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 1964;2:281–339.
10. Kinne O. *Temperature: invertebrates. Marine ecology, volume I. Environmental factors, part I*. London: Wiley, 1970:407–514.
11. Kinne O. *Salinity: invertebrates. Marine ecology, volume I. Environmental factors, part 2*. London: Wiley, 1971:821–995.
12. Kinne O., Paffenhöfer G.-A. Hydranth structure and digestion rate as a function of temperature and salinity in *Clava multicornis* (Cnidaria, Hydrozoa). *Helgolanderwiss. Meeresunters.* 1965;12(4):329–341.
13. Kinne O., Paffenhöfer G.-A. Growth and reproduction as a function of temperature and salinity in *Clava multicornis* (Cnidaria, Hydrozoa). *Helgolander Wiss. Meeresunters.* 1966;13:62–72.
14. Burykin Yu.B. The regulatory role of some environmental factors in the processes of growth and integration of colonial hydroids. *Teoreticheskoe i prakticheskoe znachenie kishchnopolostnykh* = Theoretical and practical significance of coelenterates. Leningrad: ZIN AN SSSR, 1980:16–19. (In Russ.)
15. Labas Yu.A., Belousov L.V., Badenko L.A., Letunov V.N. On pulsating growth in multicellular organisms. *DAN SSSR* = Proceedings of the USSR Academy of Sciences. 1981;257:1247–1250. (In Russ.)
16. Boero F. The ecology of marine hydroids and effects of environmental factors: a review. *P. S. Z. N. I: Marine Ecology*. 1984;5(2):93–118.
17. Boero F., Fresi E. Zonation and evolution of a rocky bottom hydroid community. *Pubbl. Staz. Zool. Napoli I, Mar. Ecol.* 1986;7:123–150.
18. Karlsen A.G., Marfenin N.N. Increasing the efficiency of using hydroids in biotesting: choosing a species, season, temperature regime. *Izvestiya AN SSSR. Ser. Biologicheskaya* = Proceedings of the USSR Academy of Sciences. Biological series. 1988;(2):198–206. (In Russ.)
19. Bavestrello G., Puce S., Cerrano C. et al. The problem of seasonality of benthic hydroids in temperate waters. *Chemistry and Ecology*. 2006;22(1):197–205.
20. Dement'ev V.S., Marfenin N.N. The effect of temperature on growth, pulsations of the coenosarcus and the movement of hydroplasm in the colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758). *Zhurnal obshchey biologii* = Journal of General Biology. 2019;80 (1):22–42. (In Russ.). doi: 10.1134/S0044459619010032
21. Marfenin N.N. *Funktsional'naya morfologiya kolonial'nykh gidroidov* = Functional morphology of colonial hydroids. Saint Petersburg: ZIN RAN, 1993:151.
22. Marfenin N.N. Decentralized organism exemplified with colonial hydroids species. *Biosfera* = Biosphere. 2016;8(3):315–337. (In Russ.)
23. Crowell S. Differential responses of growth zones to nutritive level, age, and temperature in the colonial hydroid *Campanularia*. *J. Exp. Zool.* 1957;134:63–90.
24. Fulton C. Culture of a colonial hydroid under controlled conditions. *Science*. 1960;132:473–474.

25. Marfenin N. N., Dementyev V. S. The paradox of the extended flow of hydropasm in the colonial hydroid *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758). *Zhurnal obshchey biologii* = Journal of General Biology. 2017;78(4):3–20. (In Russ.)
26. Marfenin N.N., Dementyev V.S. The influence of food consumption on the functioning of the pulsatory-reversible distribution system in hydroids - an idiographic approach. *Zhurnal obshchey biologii* = Journal of General Biology. 2022;83(2):83–105. (In Russ.). doi: 10.31857/S0044459622020038
27. Marfenin N.N. A method for mapping the spatial organization of colonial Hydrozoa and its implications for studying parts of a colony. *Teoreticheskoe i prakticheskoe znachenie kishchnopolostnykh* = Theoretical and practical significance of coelenterates. Leningrad: ZIN AN SSSR, 1980:66–69. (In Russ.)
28. Marfenin N.N., Dementyev V.S. Longitudinal pulsations of stolon and colonial hydroid *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758). *Zhurnal obshchey biologii* = Journal of General Biology. 2018;79(2):85–96. (In Russ.)
29. Marfenin N.N., Dementyev V.S. Growth, pulsations of coenosarcus and movement of hydropasm and colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758) in flow-through and non-flow cuvettes. *Zhurnal obshchey biologii* = Journal of General Biology. 2018;79(2):97–107. (In Russ.)
30. Tinker J.P., Howes E.L. The impacts of climate change on temperature (air and sea), relevant to the coastal and marine environment around the UK. *MCCIP Science Review*. 2020:1–32.
31. Brooker R.W., Travis J.M.J., Clark E.J., Dytham C. Modelling species' range shifts in a changing climate: The impacts of biotic interactions, dispersal distance and the rate of climate change. *Journal of Theoretical Biology*. 2007;245(1):59–65.
32. Kanaev I.I. *Gidra: ocherki po biologii presnovodnykh polipov* = Hydra: essays on the biology of freshwater polyps. Moscow; Leningrad: Izd-vo AN SSSR, 1952:372. (In Russ.)
33. Loomis W.F. Environmental factors controlling growth in hydras. *J. Exp. Zool.* 1954;126:223–234.
34. Schroeder L.A., Callaghan W.M. Thermal tolerance and acclimation of two species of Hydra. *Limnol. Oceanogr.* 1981;26(4):690–696.
35. Tramble A. *Memuary k istorii odnogo roda presnovodnykh polipov s rukami v forme rogov* = Memoirs to the history of a genus of freshwater polyps with arms shaped like horns. Moscow; Leningrad: GI Biologicheskoy i meditsinskoy literatury, 1937:343. (In Russ.)
36. Welch P.S., Loomis H.A. A limnological study of Hydra oligactis in Douglas Lake, Michigan. *Trans. Amer. Micr. Soc.* 1924;43(4):203–205.
37. Park H.D., Sharpless N.E., Ortmeyer A.B. Growth and differentiation in hydra. I. The effect of temperature on sexual differentiation in Hydra littoralis. *J. Exp. Zool.* 1965;160:247–254.
38. Bosch T.C., Krylow S.M., Bode H.R., Steele R.E. Thermotolerance and synthesis of heat shock proteins: these responses are present in Hydra attenuata but absent in Hydra oligactis. *PNAS*. 1988;(85):7927–7931.
39. Gellner K., Praetzel G., Bosch T.C. Cloning and expression of a heat-inducible hsp70 gene in two species of Hydra which differ in their stress response. *Eur. J. Biochem.* 1992;210(3):683–691.
40. Haase-Eichler R.H. Beiträge zur Reizphysiologie von Hydra. *Zool. Jb. Abt. Zool.* 1931;50:265–312.
41. Reisa J.F. *Ecology. Biology of Hydra*. New York; London: Academic Press, 1973:60–105.
42. Nipper-Buscarioli M., Moreira G.S. Combined effects of temperature and salinity on Stylactis hooperi Sigerfoos 1899 (Hydrozoa, Hydractiniidae). I. Colony growth, development of medusa buds and hydranth degeneration. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*. 1983;18(2):111–120.
43. Schäfer S., Gueroun S.K.M., Andrade C., Canning-Clode J. Combined effects of temperature and salinity on polyps and ephyrae of Aurelia solida (Cnidaria: Scyphozoa). *Diversity*. 2021;13(11). doi: 10.3390/d13110573
44. Arndt E.A. Ecological niche of Cordylophora caspia (Pallas, 1771). *Limnologica*. 1984;15(2):469–477.
45. Fulton C. 1962. Environmental factors influencing the growth of Cordylophora. *J. Exp. Zool.* 1962;151(1):61–78.
46. Meek M.H., Wintzer A.P., Wetzel W.C., May B. Climate change likely to facilitate the invasion of the non-native hydroid, Cordylophora caspia, in the San Francisco Estuary. *PLOS ONE*. 2012;7(10). doi: 10.1371/journal.pone.0046373
47. Folino-Rorem N.C., Indelicato J. Controlling biofouling caused by the colonial hydroid Cordylophora caspia. *Water Res.* 2005;39(12):2731–2737.
48. Marfenin N.N. Integration of a colony of the hydroid polyp Dynamena pumila (Hydrozoa, Leptolida). Colony reaction to freezing in winter. *Doklady AN SSSR* = Proceedings of the USSR Academy of Sciences. 1971;199(2):489–492. (In Russ.)
49. Dementyev V.S., Marfenin N.N. Efficiency of the distribution system of the hydroid Dynamena pumila (L., 1758) under various abiotic influences. *Zhurnal obshchey biologii* = Journal of General Biology. 2021;82(5):323–336. (In Russ.). doi: 10.31857/S0044459621050031
50. Marfenin N.N., Letunov V.N. Some features of the feeding behavior of winter colonies of Dynamena pumila at different temperature conditions. *Biologicheskie nauki* = Biological sciences. 1980;(1):51–56. (In Russ.)
51. Crowell S. The regression-replacement cycle of hydranths of Obelia and Campanularia. *Physiological Zoology*. 1953;26(4):319–327.
52. Crowell S. Regression and replacement of hydranths in thecate hydroids, and the structure of hydrothecae. *Hydrobiologia*. 1991;216:69–73.
53. Toth S.E. Aging and regression in the colonial marine hydroid Campanularia flexuosa with special reference to senescence in hydroids. *International Review of General and Experimental Zoology*. 1969;4:49–79.
54. Toth S.E. Inhibition of hydroid aging in Campanularia flexuosa. *Science*. 1969;166:619–620.

55. Marfenin N.N., Kosevich I.A. Biology of the hydroid *Obelia loveni* (Allm.): formation of colonies, behavior and life cycle of hydrants, reproduction. *Vestnik MGU. Ser. 16, biologiya* = Proceedings of Moscow State University. Series 16, Biology. 1984;(3):16–24. (In Russ.)
56. Kosevich I.A., Marfenin N.N. Morphology of hydroid colonies *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae). *Vestnik MGU. Ser. 16, biologiya* = Proceedings of Moscow State University. Series 16, Biology. 1986;(3):44–52. (In Russ.)
57. Eder Y., Tschink D., Gerlach G., Strahl J. Physiology of juvenile hydroids – High food availability mitigates stress responses of *Hydractinia echinata* to increasing seawater temperatures. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 2018;508:64–72.
58. Thatcher H.F. Adsorption of the hydranth in hydroid polyps. *Biol. Bull.* 1903;5(2):295–303.
59. Huxley J.S., de Beer G.R. Memoirs: Studies in Dedifferentiation. IV. Resorption and Differential Inhibition in *Obelia* and *Campanularia*. *J Cell Sci.* 1923;267:473–494.
60. Vogt K., Harmata K.L., Coulombe H. et al. Causes and consequences of stolon regression in a colonial hydroid. *The Journal of experimental biology*. 2011;214:3197–3205.
61. Kosevich I.A. Mechanics of growth pulsations as the basis for growth and morphogenesis in colonial hydroids. *Ontogenez* = Ontogenesis. 2006;37(2):115–129. (In Russ.)
62. Lee H.B., Ji Y., Jung P. et al. A comparison of the physiological responses to heat stress of juvenile and adult starry flounder (*Platichthys stellatus*). *Israeli Journal of Aquaculture*. 2021. Available at: <https://www.researchgate.net/publication/357404255>
63. Beauchamp G. Annual apparent survival across species is lower in juvenile than adult birds but has similar ecological correlates. *Ibis*. 2023;165:448–457.
64. Pottier P., Burke S., Zhang R. Y. et al. Developmental plasticity in thermal tolerance: Ontogenetic variation, persistence, and future directions. *Ecology Letters*. 2022;25:2245–2268.
65. Clemente C.J., Withers P.C., Thompson G.G. Higher than predicted endurance for juvenile goannas (Varanidae; *Varanus*). *Journal of the Royal Society of Western Australia*. 2008;91(3):265–267.
66. Pike D.A., Pizzatto L., Pike B.A., Shine R. Estimating survival rates of uncachable animals: the myth of high juvenile mortality in reptiles. *Ecology*. 2008;89:607–611.