

## ФОРМИРОВАНИЕ РАСПРЕДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ КОЛОНИЙ ГИДРОИДНЫХ ПОЛИПОВ

© 2008 г. Ю. Б. Бурькин

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

119992 Москва, ГСП-2, Ленинские горы

E-mail: burykin@gmail.ru

Поступила в редакцию 21.03.07 г.

Окончательный вариант получен 18.07.07 г.

На примере *Gonothyraea loveni* (Allm., 1859) изучено формирование распределительной системы пульсаторного типа, являющейся основой колониальной организации гидроидов. Установлены закономерности функционирования распределительной системы на разных этапах ее развития.

*Ключевые слова:* колониальные гидроиды, распределительная система, пульсаторный аппарат, гидроплазматические течения.

Основой колониальной организации гидроидных полипов является наличие у них общеколониальной распределительной системы. Изучение принципов ее функционирования, определяющих закономерности распределения пищевого материала на разных стадиях развития колонии, – важнейший этап на пути к пониманию колониального типа организации гидроидов.

Ранее было установлено, что формирование распределительной системы пульсаторного типа у колониальных гидроидов начинается уже во время метаморфоза планулы, т.е. до образования колонии и начала питания полипов (Бурькин, 1998а, 1999; Бурькин, 1999). В этот период увеличивается число пульсирующих участков тела, сжатия которых создают направленные перемещения гидроплазмы в гастроваскулярной полости. Так, уже в период метаморфоза формируется первоначальный пульсаторный аппарат распределительной системы. В процессе образования и роста колонии происходит непрерывное усложнение совокупного пульсаторного аппарата и, как следствие, усложнение системы течений гидроплазмы в колонии. Выяснение особенностей развития общеколониальной распределительной системы и закономерностей ее функционирования на разных этапах формирования – цель настоящей работы.

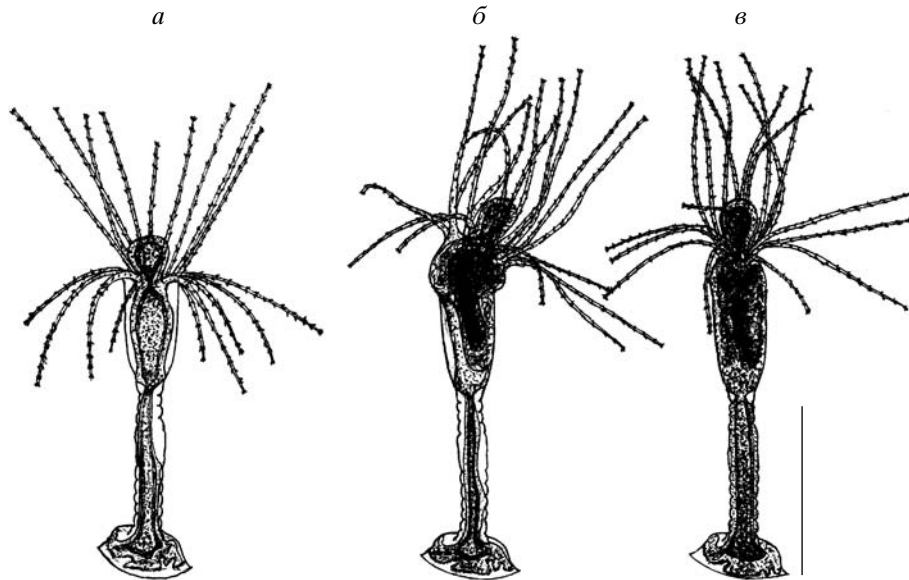
### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования выполнены на Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова (МГУ) в лабораторных условиях. Колонии литорального гидроида *Gonothyraea loveni* (Allm., 1859) (сем. Campanu-

lariidae) брали в проливе Великая Салма Белого моря с апреля по октябрь. Первичные побеги выращивали из осевших планул на покровных стеклах и полиэтилене, а колонии – на дне чашек Петри. Материал содержали при температуре 16–19°C с ежедневной сменой морской воды. Кормление осуществляли из пипетки свежеслушанными науплиусами *Artemia salina*. Наблюдения проводили под микроскопом с различным увеличением. Перемещения гидроплазмы в первичных полипах и побегах изучали при рассмотрении сбоку, а в колониях – сверху, под покровными стеклами. В ряде случаев использовали центрифугу для видеосъемки (видеокамера Panasonic WV-CP610 с видеоматрицей Panasonic AG-6040, Япония).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Первичный полип.* В гастроваскулярной полости только что сформировавшегося первичного полипа (рис. 1, а) содержится относительно небольшой объем гидроплазмы, так как большинство находившихся в ней частиц (остатки желтка, выпавшие из тканей клетки и продукты их распада) к этому времени уже захвачено гастродермой в качестве пищи и использовано на построение гидрокаулюса и головки полипа в процессе метаморфоза планулы. Поэтому отчетливые пульсации заметны только в желудке и базальном расширении. Пульсации же различных участков гидрокаулюса слабо выражены, так как проходящие течения несут мало гидроплазмы и почти не раздвигают их стенок, не вызывая тем самым усиления их сжатия (зависимость силы сжатия пульсирующего участка от степени наполнения



**Рис. 1.** Первичный полип *Gonothyraea loveni* (Allm., 1859):

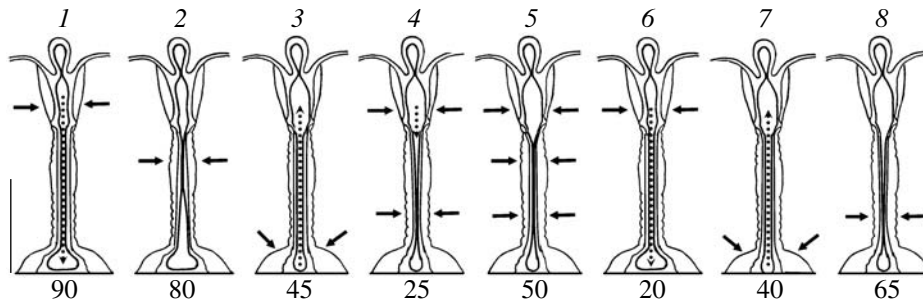
*a* – сформировавшийся в результате метаморфоза планулы; *б* – проглотивший науплиуса *Artemia salina*; *в* – распад тела науплиуса в желудке полипа и поступление пищевых частиц в полость гидрокаулюса и базального диска. Масштаб: 0,5 мм.

его полости гидроплазмой была отмечена Марфениным (1993а). В результате независимые сжатия желудка и базального диска попеременно выталкивают гидроплазму в канал гидрокаулюса с ее перетеканием в полость другого пульсатора, стенки которого в этот момент обычно находятся в состоянии расслабления. Время от времени происходит совпадение фазы сжатия у двух концевых пульсаторов, что приводит к кратковременному столкновению противоположно направленных течений с последующей победой одного из них. В целом же цикл перемещений гидроплазмы в головном первичном полипе имеет довольно правильный возвратно-поступательный характер (Бурыкин, 1999; Burykin, 1999).

Проглоченная полипом добыча мышечными сокращениями гипостома и верхней части желудка постепенно проталкивается в глубь него. Этому, однако, чаще всего препятствует крупная голова науплиуса, которая, находясь внутри желудка полипа, остается вместе с тем над устьем гидротеки (рис. 1, б). Продвижение проглоченной жертвы в глубь желудка сопровождается слабыми течениями гидроплазмы из него в гидрокаулюс и обратно, что свидетельствует о сохранении в это время его пульсаторной активности. После размягчения и частичного растворения покровов жертвы в желудке полипа происходит распад ее тела и поступление частиц пищи в верхнюю часть канала гидрокаулюса. В опыте это начиналось через 17–65 мин с момента заглатывания добычи. Если же полип получал кусочек пищи без покровов (выдавленный из науплиуса) или с повре-

жденными покровами (заднюю половину науплиуса), то проникновение пищевых частиц в канал гидрокаулюса могло произойти почти сразу же, с первым вслед за этим сжатием желудка. При этом полость гипостома может быть отделена от желудка постоянным пережимом, а может временно участвовать в перераспределении гидроплазмы, принимая в себя ее излишки. Следовательно, “первичное пищеварение в гидранте” (Марфенин, 1981, 1993б) есть ни что иное, как размягчение покровов и распад тела жертвы с диссоциацией его на мелкие пищевые частицы, которые становятся доступными для захвата клетками гастродермы. Пищеварение же, как таковое, происходит во всей гастровазкулярной полости, и ничто не указывает на приуроченность к различным ее отделам тех или иных стадий этого процесса (Бурыкин, 1998б).

Первые порции пищи выталкиваются из желудка полипа в канал гидрокаулюса последовательными толчками с одновременным увеличением объема гастровазкулярной полости. За время первых двух-шести выталкиваний пищевые частицы достигают базальной полости, где перемешиваются с прозрачной гидроплазмой благодаря работе ресничек гастродермы, осуществляющих непрерывное круговое движение частиц. Гидроплазма, заполненная частицами пищи, оказывает повышенное давление на стенки ценосарка (рис. 1, в), что приводит к возобновлению активных пульсаций в гидрокаулюсе, усложняя тем самым цикл гидроплазматических течений (рис. 2). После захвата гастродермой большей части пи-



**Рис. 2.** Пример последовательности сжатий пульсаторов и гидроплазматических течений в первичном полипе *G. loveni* после заглатывания добычи:

( $\longrightarrow$ ) – сжатия стенок желудка, базального расширения и участков гидрокаулюса, ( $\downarrow$ ) – течения гидроплазмы; 1–8 – последовательные стадии процесса, каждая из которых без паузы переходит в следующую, продолжительность их указана внизу, с. Масштаб: 0.5 мм.

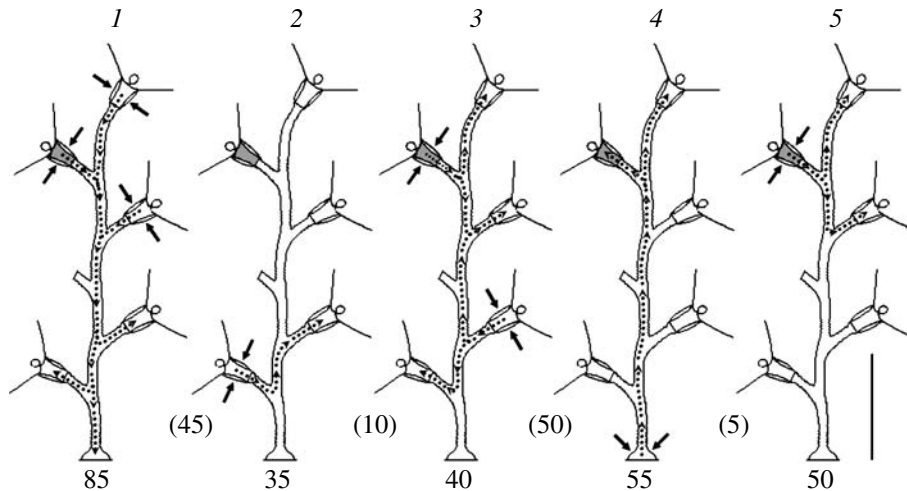
щевых частиц давление гидроплазмы в полости вновь снижается, а пульсации стенок гидрокаулюса при отсутствии поступления новых порций пищи опять постепенно затухают, хотя и не полностью.

При заглатывании полипом крупной добычи большинство щупалец загибаются внутрь, образуя высокий свод над гипостомом, полость которого при закрытом рте может служить продолжением полости желудка. При этом почти вся гидроплазма выдавливается в канал гидрокаулюса и базальный диск; чрезмерное ее сдавливание делает практически невозможными направленные перемещения ее в гастроваскулярной полости, предельное и постоянное расширение которой блокирует пульсации ее стенок. Однако активное шевеление пищевых частиц свидетельствует о непрерывном перемешивании гидроплазмы ресничками гастродермы, благодаря чему через 1–2.5 ч с момента заглатывания жертвы пища все равно достигает базальной полости. В данном случае ресничное перемешивание является медленным, но единственным способом постепенного перемещения пищи из желудка полипа в полость базального диска. В дальнейшем происходит выталкивание неиспользованного пищевого куска из желудка наружу, после чего амплитуда сжатий всех пульсаторов резко возрастает и восстанавливается возвратно-поступательный цикл течений гидроплазмы. Таким путем полип избавляется от значительной части проглоченной пищи для того, чтобы нормально переварить оставшуюся ее часть и сделать сквозную “прокачку” всей гастроваскулярной полости. Итак, в первичном полипе проникновение пищи из желудка в канал гидрокаулюса и базальную полость происходит за счет ее многократного проталкивания при усиливающихся сжатиях стенок желудка и одновременно за счет работы ресничек гастродермы, обеспечивающих ее перемешивание в гидроплазме.

*Первичный побег.* Пульсаторный аппарат любого гидранта в колонии в принципе не отличается от такового у первичного полипа. Однако, как правило, заметные пульсации свойственны лишь желудкам гидрантов и участкам их ножек в зоне кольчатости. В этом смысле все гидранты в колонии физиологически равноценны. Поскольку при отсутствии давления гидроплазмы на стенки пульсаторов их сжатия слабо выражены, возникает иллюзия, что пульсации возникают “в ответ” на проходящие течения (Марфенин, 1985, 1988, 1993а, 2002), т.е. после наполнения полости пульсатора гидроплазмой. На самом деле не все его сжатия связаны с выталкиванием гидроплазмы из своей полости – некоторые могут оказаться слабыми и “холостыми”, если проходящее течение задерживается (Бурыкин, 2006а).

Обычно первые две-три порции пищи из желудка гидранта выталкиваются в его ножку, возвращаясь обратно в желудок при сжатии ее стенок. В дальнейшем, когда по мере размягчения покровов жертвы сжатия желудка с пищей усиливаются, пищевые потоки начинают проникать в ствол побега, базальную полость и другие гидранты. Это приводит к усилению сжатий других пульсаторов в ответ на повышение в их области давления гидроплазмы, что является причиной возникновения в побеге более продолжительных и быстрых течений. При этом не во все гидранты побега гидроплазма с пищей поступает из его ствола одинаково быстро: в некоторые желудки пищевые частицы начинают проникать лишь спустя 1.5–2 ч.

В процессе роста первичного побега пульсаторный аппарат каждого вновь образующегося гидранта добавляется к совокупному пульсаторному аппарату, все более увеличивая его сложность. Система перемещений гидроплазмы в первичном побеге определяется тем или иным соотношением фаз сокращения всех пульсаторов.



**Рис. 3.** Пример последовательности сжатий пульсаторов и гидроплазматических течений в первичном побеге *G. loveni*: (■) – желудок гидранта, проглотившего науплиуса, остальные обозначения см. на рис. 2, цифры в скобках – продолжительность интервалов между стадиями, с. Масштаб: 1 мм.

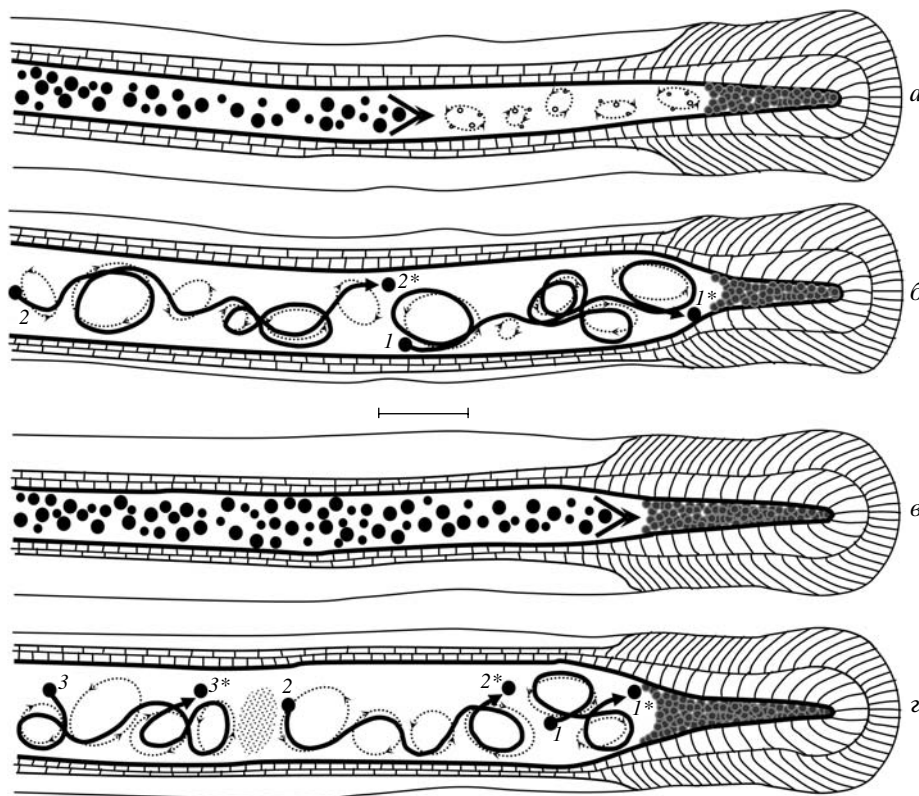
Поскольку, однако, периоды их пульсаций не отличаются строгим постоянством (Бурькин, 2006а), указанное соотношение непрерывно меняется, вследствие чего возникают все новые варианты гидроплазматических течений (рис. 3). Пульсации в ножках гидрантов обычно слабые, хотя в некоторых случаях сжатия этих участков могут перекрывать идущие через них гидроплазматические потоки. Это тем не менее не вносит существенных изменений в общий характер циркуляции гидроплазмы, который практически целиком определяется соотношением фаз сжатия пульсирующих желудков, перекидывающих гидроплазму с пищевыми частицами друг другу.

В экспериментальных условиях в результате сжатия желудка одного из гидрантов выдавленная из него гидроплазма поступала одновременно в два-три других гидранта первичного побега в среднем в 32.0% случаев (суммарно: 75 циклов в трех побегах, имевших три-шесть гидрантов). Таким образом, давление, создаваемое сжатием одного из желудков, часто оказывается достаточным для образования относительно протяженных течений гидроплазмы внутри побега. Основная же причина возникновения течений, идущих через весь побег, – одновременное сжатие двух или более гидрантов; в опыте это происходило более чем в половине всех циклов (57.3% в 89 циклах у трех побегов).

В случае заглатывания добычи одновременно несколькими гидрантами гидроплазма в полости ствола побега оказывается перегруженной пищевыми частицами, а ее течения становятся короткими и сталкивающимися. Наполнение пищей желудков остальных гидрантов происходит быстрее, а смешение частиц пищи с прозрачной гидроплазмой осуществляется не только путем переме-

шивания в концевых расширениях гастроваскулярной полости (в гидрантах, их зачатках, базальном диске), но и в стволе во время частых столкновений объемов гидроплазмы с разным содержанием пищевых частиц, которые постепенно захватываются гастродермой всего побега.

*Первичный побег с зачатком столона.* Наблюдения 78 первичных побегов показали, что верхушка столона может появиться на любой стадии их роста, в том числе в основании первичных полипов. Однако с образованием почки второго гидранта рост зачатка столона при этом прекращается. Одновременный рост первичного побега и столона наблюдался лишь в тех случаях, когда побег имел не менее трех гидрантов. Это полностью соответствует тому, что в колонии гидроидов движение тканевых пластов вслед за верхушкой роста охватывает в основном три дистальных междоузлия (Косевич, 1999). В мелких первичных побегах такое движение тканей может осуществляться, по всей вероятности, только в одном направлении и поддерживать рост только одного зачатка, поэтому появление почки нового гидранта должно вызывать переориентацию движения тканей всего ценосарка на противоположное, что неизбежно приводит к остановке роста столона. И лишь при увеличении размеров побега большая протяженность тканевых пластов позволяет смещаться им (за счет клеточной пролиферации) одновременно в разные стороны, благодаря чему рост первичного побега уже может сопровождаться и ростом столона. Если в основании ствола первичного побега образуется постоянный пережим ценосарка (это может произойти при недостатке пищи), не пропускающий гидроплазму с пищевыми частицами в базальную полость, то зачаток столона образуется над пережи-



**Рис. 4.** Течение гидроплазмы к верхушке столона и перемещение пищевых частиц по системе смежных круговоротов в дистальном направлении:  
*а-б* – в зачатке столона, отходящего от основания первичного побега; *в-г* – в дистальной части столона колонии, состоящей из нескольких побегов. (  $\rightarrow$  ) – направление потока гидроплазмы с частицами пищи; (  $\circ$  ) – круговые движения гидроплазмы; (  $\curvearrowright$  ) – траектории отдельных частиц (1  $\rightarrow$  1\*, 2  $\rightarrow$  2\*, 3  $\rightarrow$  3\*); (  $\bullet$  ) – зона турбулентного перемешивания гидроплазмы. Масштаб: 1 мм.

мом, растет сначала по перисарку базального диска и переходит затем на субстрат.

Короткий зачаток столона не вносит в цикл перемещений гидроплазмы заметных изменений – он функционирует, подобно зачатку гидранта. По мере же его удлинения проникновение гидроплазмы с частицами пищи к верхушке становится все более затруднительным, так как в дистальной части полости скапливается сдавленная прозрачная гидроплазма, а частицы пищи останавливаются проксимальнее этой области. В сдавленной гидроплазме тем не менее хорошо заметны медленные круговые движения отдельных мелких частиц, поддерживаемые, очевидно, работой ресничек гастродермы (рис. 4, *а*). При торможении дистального течения образуются новые вихри вдоль трубки столона. Продвигаясь по цепочке смежных круговоротов, пищевые частицы проникают внутрь прозрачной гидроплазмы и могут достигать основания верхушки, что зарегистрировано видеосъемкой (рис. 4, *б*). При последующем сжатии стенок столона вытолкнутая обрат-

но гидроплазма не может проникнуть глубоко внутрь побега из-за встречного сопротивления пищевой массы, продолжающей поступать в полость ствола из желудков проглотивших добычу гидрантов. При этом обедненный пищевыми частицами объем гидроплазмы достигает обычно лишь основания побега и с очередным выходящим из него течением вновь возвращается в концевую часть столона с проникновением сюда по системе смежных круговоротов новых частиц пищи и дальнейшим продвижением к верхушке частиц, ранее захваченных здесь гастродермой и вновь оторванных от нее пришедшим потоком. Степень проникновения течения гидроплазмы в дистальную часть столона, число, местоположение, размеры и форма образующихся при этом круговоротов весьма различны в разных столонах и зависят от скорости приходящего потока и степени наполнения дистального участка полости гидроплазмой. Таким путем гидроплазма постепенно перемешивается вблизи верхушки столона, а пищевые частицы захватываются гастродер-

мой, поддерживая высокую степень пролиферационной активности тканей в этой области (Белосусов, 1961), в значительной мере ответственной за рост столона.

*Однолучевая колония.* По мере роста столона и образования на нем новых побегов течения гидроплазмы в колонии увеличивают свою протяженность. Главными ее движителями являются независимые сжатия желудков гидрантов и зон пульсаций вблизи верхушек столонов (Hale, 1960). Как было показано ранее (Бурыкин, 2006б), для возникновения течений, выходящих из побегов в столон, в колониях *G. loveni* достаточно как одиночных сжатий желудков гидрантов, так и совпадений фаз сжатия у двух или нескольких желудков, что наблюдается примерно в половине всех циклов. При активном питании к этому добавляется отток гидроплазмы в столон из зоны высокого давления в стволе побега, где происходит накопление пищевых частиц. Потоки гидроплазмы имеют разную протяженность, но часть из них пронизывают всю колонию и могут охватывать расстояние более 5 см (Бурыкин, 2006б); ранее такая же дальность перемещения частиц в гидроплазматических потоках отмечена для колоний *Dunatena pumila* (Lamouroux, 1812) (Карлсен, Марфенин, 1984; Марфенин, 1993а).

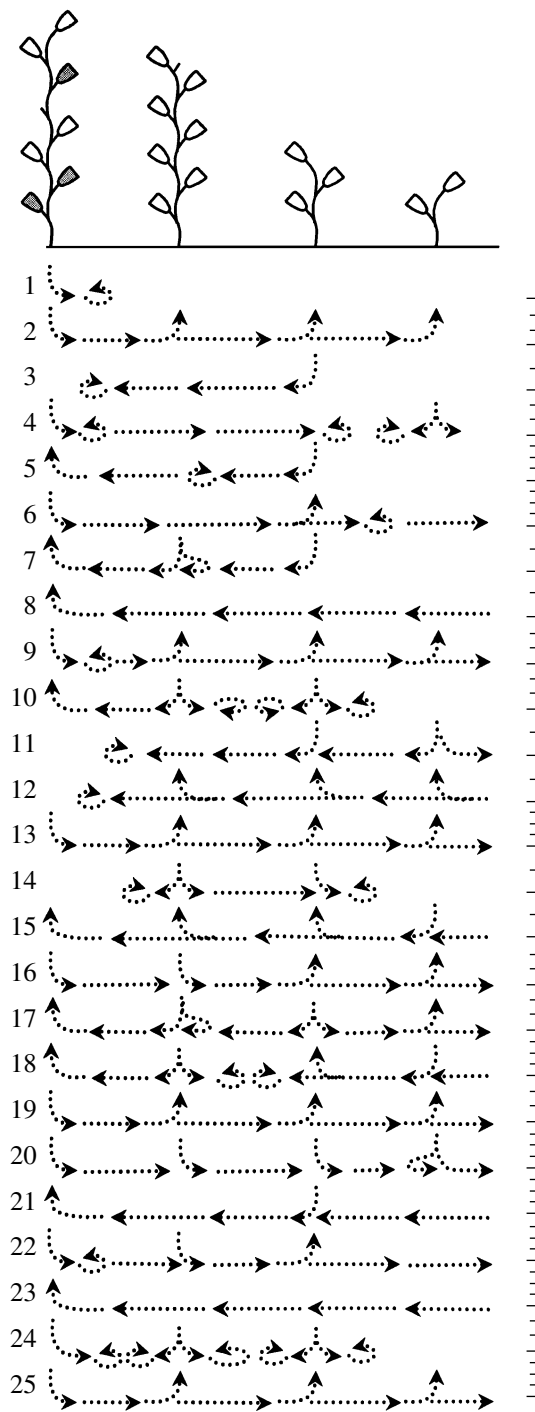
В обычном состоянии эластичные стенки ценосарка почти всюду значительно отходят от перисарка, плотно соприкасаясь с ним только в верхушках роста (рис. 4). Поэтому гастроваскулярная полость при наполнении гидроплазмой может сильно расширяться, что происходит повсеместно при избыточном питании колонии. При умеренном же питании значительное расширение периодически претерпевают лишь концевые отделы полости (желудки и зачатки гидрантов, концы столонов), принимающие в себя гидроплазму приходящих течений. В столоне течение, несущее частицы пищи, проникает обычно сразу в основание верхушки (рис. 4, в), так как чаще всего перед этим гидроплазма была вытолкнута отсюда сжатием зоны пульсаций. При торможении течения от верхушки в проксимальном направлении образуется быстро удлиняющаяся цепь смежных круговоротов (в наблюдавшихся случаях – до 12), по которой происходит дополнительное перемещение частиц в дистальном направлении (рис. 4, г). В некоторых случаях пищевой поток приходит в дистальную часть столона в тот момент, когда она заполнена относительно прозрачной гидроплазмой. Тогда при очередном сжатии зоны пульсаций столона частично смешанная гидроплазма устремляется отсюда в те или иные побеги, разветвляясь и смешиваясь внутри них с пищевыми частицами. Уже следующий дистальный поток несет к верхушке столона, как правило, обогащенную пищей гидроплазму, так что проблемы с ее перемешиванием не возникает. Предложен-

ный ранее механизм смешения гидроплазмы путем “обмена местами ее объемов” в разных частях колонии (Марфенин, 1988) имеет умозрительное происхождение и никакими фактами не подтверждается.

Система перемещений гидроплазмы в колониях включает в себя: 1) течения внутри побегов; 2) результирующие течения, выходящие из оснований побегов в столон; 3) обмен гидроплазмой между побегами через столон; 4) протяженные потоки, идущие по столонам. На всех уровнях гидроплазма перетекает в гастроваскулярной полости колонии из области большего давления в область меньшего. Области повышенного давления образуются внутри и вблизи активных пульсаторов (желудки гидрантов, зоны пульсаций вблизи верхушек столонов) во время их сжатия, пониженного – во время их расслабления. Кроме того, разная степень насыщения гидроплазмы пищевыми частицами в разных концах гастроваскулярной полости также способствует формированию протяженных течений. Поскольку периоды пульсаций и продолжительность фазы сжатия различны у разных пульсаторов и не строго постоянны у каждого из них (Бурыкин, 1999, 2006а), в колонии возникает весьма сложная система гидроплазматических течений, которая непрерывно меняется, демонстрируя огромное разнообразие вариантов.

В первом приближении протяженные течения гидроплазмы в колонии выглядят как ритмичные, возвратно-поступательные (Марфенин, 1985). В действительности же и ритмичность, и продолжительность таких течений весьма изменчивы. Ритмичность нарушают течения: а) повторные из главного побега в столон с паузой между ними (рис. 5: стадии 1–2, 19–20, 24–25); б) повторные из столона в главный побег (ст. 7–8, 17–18); в) сталкивающиеся, идущие навстречу друг другу (ст. 4, 10, 18, 24); г) временно останавливающиеся, которые затем продолжают в том же направлении (ст. 4, 5, 6, 9, 22) или поворачивают обратно (ст. 7, 17, 20); д) затухающие в столоне (ст. 1, 3, 10–12, 14, 24); е) нерегулярно сходящиеся и расходящиеся в основании побегов (ст. 10, 11, 14, 17, 18, 24); ж) охватывающие лишь часть колонии (ст. 1, 3, 5, 7, 10, 14, 24); з) происходящие одновременно в разных частях колонии (не считая течений внутри побегов) (ст. 10, 18, 24) и т.д. Иногда можно наблюдать достаточно правильное чередование противоположно направленных течений на протяжении некоторого времени (ст. 20–23), что не является, однако, общим правилом.

Течения гидроплазмы могут продолжаться от нескольких секунд до четырех и более минут, что зависит от соотношения фаз сжатия основных пульсаторов в колонии. Кроме того, продолжительность выходящих из главного побега потоков



**Рис. 5.** Гидроплазматические течения в однолучевой колонии с четырьмя побегами; перемещения гидроплазмы в побегах не показаны; одно деление вертикальной шкалы соответствует 1 мин; длина столона – 16,2 мм; обозначения см. на рис. 2, 3.

может заметно возрасти после одновременного заглатывания добычи всеми гидрантами побега.

Роль разных побегов в создании протяженных гидроплазматических течений в колонии не оди-

накова: наиболее протяженные из них берут свое начало вблизи верхушек столонов и в проксимальном побеге, обычно самом крупном в колонии. Течения же, выходящие из оснований промежуточных побегов, в среднем менее протяженные; гидроплазма поступает из них в другие побеги или к верхушке столона. Потоки, идущие по столону, могут по пути ответвляться в одни из них и принимать гидроплазму из других в зависимости от разницы давления в столоне и стволе того или иного побега. Кадры видеозаписи показывают, что течение, выходящее в столон из промежуточного побега, стремится разветвиться в обе стороны под его основанием, но устремляется в ту из них, где давление ниже. В случае прохождения по столону медленного потока одна из указанных ветвей тормозит его, другая – усиливает, что приводит к кратковременному его разрыву (рис. 5: ст. 7, 17, 20). Быстрый же поток сразу захватывает все впадающие в него течения (ст. 11, 21, 22). Выходящие из побегов течения нередко тормозят друг друга (ст. 10, 24) или оказывают сопротивление идущим по столону потокам (ст. 18), что приводит к разрыву последних. Побеги могут вбирать в себя сходящиеся в их основаниях потоки или формировать расходящиеся (ст. 10, 11, 14, 17, 18, 24). Все это, безусловно, свидетельствует об активном и независимом выталкивании гидроплазмы из всех побегов колонии, которые ничем в этом смысле не отличаются друг от друга. Утверждение же о “компенсаторном” характере выходящих из большинства побегов течений (Марфенин, 1985, 1988, 1993а) не соответствует фактам.

С появлением новых побегов в процессе роста столонов система перемещений гидроплазмы непрерывно усложняется и зависит от особенностей питания колонии, представляя собой нерегулярное чередование локальных и протяженных течений.

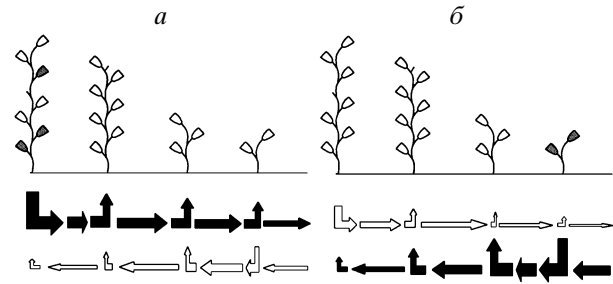
*Многолучевые и разветвленные колонии.* Все сказанное об однолучевых колониях в полной мере относится и к более сложно устроенным колониям. С увеличением числа лучей (отходящих от главного побега столонов с сидящими на них побегами) система течений гидроплазмы в колонии еще более усложняется. Так, при наличии двух столонов выходящее из главного побега течение, нередко раздваиваясь, направляется в виде двух ветвей к верхушкам обоих столонов. Однако обратные течения не синхронизированы: даже в случае их схождения под основанием центрального побега одно из них обычно начинается и заканчивается несколько позже другого. Такие сходящиеся течения нередко имеют продолжение в виде межлучевых потоков, идущих из одного столона в другой, которые могут возникать и без участия центрального побега. В целом расходящиеся и сходящиеся под главным побегом потоки гидроплазмы нерегулярно чередуются с межлучевыми и локальными течениями. Ветвление побегов и

столонов с одновременным увеличением размеров колонии в процессе роста вносят в систему гидроплазматических течений дальнейшее усложнение, однако каких-либо новых механизмов перемещения гидроплазмы, кроме уже рассмотренных, не обнаружено.

**Колония с бластостильями.** С появлением бластостилей на побегах число пульсаторов, принимающих и выталкивающих гидроплазму, еще более увеличивается. Видеосъемка с ускоренным воспроизведением процесса свидетельствует о ритмичных сжатиях желудков медузоидов и стенок бластостилья. Однако общий объем гидроплазмы, поступающий в мелкие желудки медузоидов, относительно невелик, поэтому небольшое число бластостилей на побеге не вносит в систему ее перемещений в колонии заметных изменений. По-видимому, лишь при обильном образовании бластостилей суммарный объем забираемой ими гидроплазмы может оказаться весьма значительным, что неизбежно должно проявиться в перестройке системы гидроплазматических течений.

**Функционирование распределительной системы при различных условиях питания.** Характер перемещения гидроплазмы в значительной мере зависит от локализации мест поступления пищи в колонию. Удобнее всего рассмотреть этот процесс на примере однолучевых колоний. Если давать пищу только гидрантам проксимального побега, объем гидроплазмы в нем возрастает за счет поступления в полость ствола все новых порций пищевых частиц из проглотивших добычу гидрантов. Одновременно с этим обогащенная пищей гидроплазма наполняет желудки непитавшихся гидрантов побега, резко усиливая тем самым их последующие сжатия с мощными выталкиваниями гидроплазмы обратно в ценосарк. Это приводит в среднем к более высокому гидроплазматическому давлению в проксимальном побеге по сравнению с остальной колонией и, как следствие, к преобладанию выходящих из него течений над входящими. Наоборот, в дистальной части колонии, где давление гидроплазмы ниже, соотношение числа входящих и выходящих течений обратное (рис. 6, а). В дальнейшем происходит постепенное выравнивание объема гидроплазмы в разных частях гастроваскулярной полости колонии. При этом из проходящих по столону потоков в промежуточные побеги ответвляются преимущественно идущие из проксимального конца колонии (рис. 6, а), что обеспечивает питание тканей этих побегов.

В некотором приближении можно говорить, видимо, о “чередовании” пронизывающих колонию дистальных и проксимальных потоков (Марфенин, 1985, 1993а) и, следовательно, о цикле перемещений гидроплазмы в колонии. Однако повторность однонаправленных сквозных потоков



**Рис. 6.** Соотношение противоположно направленных течений гидроплазмы в однолучевой колонии (схема) после кормления гидрантов проксимального (а) и дистального (б) побегов. (→) – течения, идущие от источника пищи, (←) – противоположно направленные; толщина стрелок соответствует числу течений, %; остальные обозначения см. на рис. 3.

и неповторяющееся разнообразие локальных течений (рис. 5) свидетельствуют все же об условности таких представлений. В действительности на фоне бесконечного разнообразия локальных перемещений гидроплазмы в колонии время от времени возникают условия для образования протяженных сквозных потоков, направление и скорость которых зависят от разницы в давлении на концах колонии в данный момент времени. В рассматриваемом случае при непрерывном увеличении объема гидроплазмы в проксимальном побеге такие потоки чаще должны быть направлены к верхушке столона (рис. 5). Это приводит каждый раз к временному скоплению в дистальной области колонии избытка гидроплазмы, усилению сжатий выталкивающих ее пульсаторов и, как следствие, к формированию противоположно направленного потока, который может вернуться в проксимальный побег, так как после выталкивания из него гидроплазмы и последующего ослабления сжатых пульсаторов давление в его полости резко снижается. Однако, если формирование обратного течения задерживается, давление в полости проксимального побега за счет поступления новых порций пищи из желудков гидрантов может вновь возрасти и не пустить в побег восходящий поток гидроплазмы. После этого из проксимального побега в столон может выйти повторное течение, протяженность которого зависит от распределения давления в полости остальной колонии в данный момент времени.

Если пищу получают только гидранты дистальных побегов, то ситуация в гастроваскулярной полости колонии меняется, по существу, на обратную. Однако обогащенные пищей течения гидроплазмы, выходящие из дистальной области колонии с маленькими побегами, часто слабые, не доходящие до проксимального побега: они либо затухают в столоне, либо отклоняются встречными потоками в промежуточные побеги, питая в



основном ткани дистальной половины колонии (рис. 6, б), что обеспечивает ее преимущественный рост (Бурыкин, 1993).

Если же пищу получают одновременно все гидранты колонии, поступление пищевой массы в гастроваскулярную полость приводит к резкому увеличению в ней объема гидроплазмы с сильным повсеместным расширением стенок. В результате выталкивания гидроплазмы из всех побегов становятся затрудненными, а течения – укороченными; лишь время от времени в том или ином побеге или на концах столонов возникают условия для формирования протяженных потоков. В целом же в колонии наблюдается сложное чередование локальных и протяженных течений гидроплазмы.

Кроме добычи, проглоченной гидрантами, другим источником питания колонии является материал рассасывающихся гидрантов и концевых участков ценосарка, который поступает в гастроваскулярную полость в виде дедифференцированных клеток. Этот клеточный материал ничем, по существу, не отличается от пищевой массы, поступающей внутрь колонии из желудков гидрантов: он также увеличивает объем гидроплазмы в побеге, переносится гидроплазматическими течениями по всей колонии и захватывается в качестве пищи клетками гастродермы.

Таким образом, общеколонияльная распределительная система обеспечивает пищей всю колонию и, не имея регуляторных механизмов, сохраняет свою эффективность при изменении условий питания. При относительно равномерном участии гидрантов в захвате добычи все участки колонии находятся вблизи мест поступления пищи в гастроваскулярную полость, поэтому совокупность коротких течений гидроплазмы с пищевыми частицами является достаточным условием для равномерного питания тканей. Если же источник поступления пищи локализован на определенном участке колонии, образующиеся вследствие разницы давления протяженные гидроплазматические потоки переносят частицы пищи к противоположным концам колонии с ответвлениями в промежуточные побеги. При отсутствии пищи перенос клеточного материала рассасывающихся тканей обеспечивает продолжение питания и роста колонии. Примерно через 3 ч после начала питания, когда в гастроваскулярной полости пищевые частицы практически отсутствуют (захвачены гастродермой), а давление гидроплазмы всюду низкое, слабые пульсации желудков гидрантов и участков ценосарка не создают протяженных течений гидроплазмы. Следовательно, при отсутствии пищи и клеточного материала рассасывающихся тканей энергия на формирование гидроплазматических течений

практически не расходуется, а распределительная система временно прекращает работать.

Итак, развитие распределительной системы колониальных гидроидов начиная с ее возникновения в период метаморфоза планулы связано с усложнением пульсаторного аппарата в процессе роста колонии – с непрерывным увеличением числа выталкивающих гидроплазму пульсаторов (желудки гидрантов и медузоидов, их зачатки, участки ценосарка вблизи верхушек). Соответственно этому происходит непрерывное усложнение системы гидроплазматических течений, обеспечивающей перенос пищевого материала в гастроваскулярной полости колонии. Каждый из пульсаторов функционирует независимо от других; ритмичность их сжатий не зависит от наполнения их полости гидроплазмой.

Основным условием образования течений гидроплазмы является различное давление гидроплазмы в разных частях гастроваскулярной полости. В колониях *G. loveni* локально повышенное давление возникает в основном в местах сжатия желудков гидрантов и концов столонов (особенно при совпадении сжатий близко расположенных пульсаторов), а при избытке пищи, кроме того, в стволах побегов. Отсюда гидроплазма устремляется по трубке ценосарка, заходя в побеги, где давление ниже, и в гидранты, желудки которых находятся в этот момент в состоянии расслабления. Протяженность течений зависит от наличия сопротивления, создаваемого встречными потоками. Установлен механизм медленного направленного перемещения пищевых частиц к верхушкам роста по цепочкам смежных круговоротов, образующихся с участием ресничек гастродермы при торможении дистальных течений гидроплазмы. Вместе с тем в распределительной системе пульсаторного типа реснички гастродермы не вызывают заметных направленных перемещений гидроплазмы; их роль сводится к ее перемешиванию в местах временного накопления – желудках гидрантов и медузоидов, их зачатках, вблизи верхушек столонов, в полости базального диска первичных полипов и побегов. Попытки объяснить возникновение гидроплазматических течений с помощью механизмов перистальтики и подстраивания пульсаторов друг под друга (Fulton, 1963; Марфенин, 1985, 1988, 1993а, 2002) лишены фактических оснований (Бурыкин, 2006а).

Наличие и соотношение гидроплазматических течений в разных частях колонии непрерывно меняется в соответствии с изменением соотношения сжатий пульсаторов, выталкивающих гидроплазму. При отсутствии регуляторных механизмов распределительная система колониальных гидроидов, перенося пищевую материал, обеспечивает физиологическое единство колонии. Это является основой пассивного питания гидрантов из га-

страваскулярной полости (независимо от их участия в добывании пищи) и условием существования непитающихся видоизмененных зооидов у ряда гидроидов.

*Автор благодарен И.А. Косевичу за возможность работы с видеоустановкой.*

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоусов Л.В.* Клеточное размножение и рост гидроидных полипов // Журн. общ. биологии. 1961. Т. 22. № 4. С. 281–291.
- Бурыкин Ю.Б.* Зависимость роста и строения колонии *Dunatena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) от путей проникновения в нее пищи // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1993. № 1. С. 38–46.
- Бурыкин Ю.Б.* Начальные этапы формирования распределительной системы у колониальных гидроидов на примере *Gonothyrea loveni* (Allm., 1859) // Матер. науч. конф., посвящ. 60-летию Беломор. биостанции им. Н.А. Перцова МГУ. М., 1998а. С. 24–26.
- Бурыкин Ю.Б.* О механизме накопления, перераспределения и использования пищи на рост в колониях гидроидных полипов // Там же. 1998б. С. 26–28.
- Бурыкин Ю.Б.* Возникновение и формирование распределительной системы у колониальных гидроидов в процессе метаморфоза планулы // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 10. С. 1139–1148.
- Бурыкин Ю.Б.* О механизмах направленного перемещения гидроплазмы в колониях гидроидных полипов // Тр. Беломор. биостанции им. Н.А. Перцова МГУ. Т. 10. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006а. С. 19–43.
- Бурыкин Ю.Б.* Механизмы формирования течений гидроплазмы в колониях гидроидных полипов // Матер. X науч. конф. Беломор. биостанции им. Н.А. Перцова МГУ. М.: Гриф и К, 2006б. С. 96–99.
- Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н.* Перемещения гидроплазмы в колонии у гидроидов на примере *Dunatena pumila* (L.) и некоторых других видов // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45. № 5. С. 670–680.
- Косевич И.А.* Миграции клеток в процессе роста колонии гидроидов // Там же. 1999. Т. 60. № 1. С. 91–98.
- Марфенин Н.Н.* Некоторые особенности пищеварения в гидрантах у различных колониальных гидроидов // Там же. 1981. Т. 42. № 3. С. 399–408.
- Марфенин Н.Н.* Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов // Там же. 1985. Т. 46. № 2. С. 153–164.
- Марфенин Н.Н.* Функционирование распределительной системы в колонии у гидроидов: новый метод и факты // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: ЗИН АН СССР, 1988. С. 103–111.
- Марфенин Н.Н.* Феномен колониальности. М.: МГУ, 1993а. 239 с.
- Марфенин Н.Н.* Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб.: ЗИН РАН, 1993б. 152 с.
- Марфенин Н.Н.* Нецентрализованная саморегуляция целостности колониальных организмов // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. № 1. С. 26–39.
- Burykin Yu.B.* The role of pulsations in metamorphosis of *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) planula // Zoosystem. Rossica. Suppl. 1999. № 1. P. 129–133.
- Fulton C.* Rhythmic movements in *Cordylophora* // J. Cell. Comp. Physiol. 1963. V. 61. № 1. P. 39–51.
- Hale L.J.* Contractility and hydroplasmic movements in the hydroid *Clytia johnstoni* // Quart. J. Micr. Sci. 1960. V. 101. Pt. 3. P. 339–350.

## Distribution System Formation in Hydroid Polyp Development

**Yu. B. Burykin**

*Moscow State University, Vorob'evy gory, Moscow, 119992 Russia*

*e-mail: burykin@gmail.ru*

**Abstract**—The formation of the pulsatory distribution system, which is the basis of the colonial organization in hydroids, was studied in *Gonothyrea loveni* (Allm., 1859). The patterns of the distribution system functioning were established at different developmental stages.

*Key words:* colonial hydroids, distribution system, pulsatory apparatus, hydroplasmic flow.