

УДК 593.714.1

ОСНОВЫ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ РАСПРЕДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ КОЛОНИАЛЬНЫХ ГИДРОИДОВ

© 2010 г. Ю. Б. Бурыкин

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

119992 Москва, ГСП-2, Ленинские горы

E-mail: burykin.ub@gmail.com

Поступила в редакцию 03.06.09 г.

Окончательный вариант получен 23.12.09 г.

В результате экспериментального изучения гидроплазматических течений у *Gonothyrea loveni* (Allm., 1859) выявлен гидравлический принцип, определяющий функционирование распределительной системы пульсаторного типа у колониальных гидроидов во время метаморфоза планулы, образования первичного побега и роста колонии. Показано отсутствие регуляций цикла перемещений гидроплазмы.

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

Выяснение принципов функционирования распределительной системы — важнейший этап на пути к пониманию колониального типа организации гидроидов. Основу распределительной системы составляют течения гидроплазмы в гастроваскулярной полости колонии, переносящие пищевые частицы и клеточный материал рассасывающихся тканей. Установлено, что основными движителями гидроплазмы являются сжатия желудков гидрантов, их зачатков и зон пульсаций вблизи верхушек столонов (Hale, 1960). У представителей семейства Sertulariidae (и, видимо, некоторых других семейств) активно пульсируют участки ствола побегов, создающие выходящие в стolon течения гидроплазмы (Cavolini, 1813), в то время как мелкие гидранты во время сжатий выталкивают гидроплазму лишь в полость ствола (Бурыкин, 2006а). Разные пульсаторы в колонии функционируют независимо друг от друга, а ритмы их пульсаций никак не связаны между собой (Hale, 1960). Ритмичность сжатий пульсаторов не зависит от наполнения их полости гидроплазмой (Бурыкин, 2006а, б), однако сила сжатий находится в прямой зависимости от этого фактора: чем больше гидроплазма скапливается в полости пульсатора, тем сильнее растяжение его стенок и, следовательно, тем сильнее она выталкивается при очередном их сжатии (Марфенин, 1993).

Исследования показали, что протяженные потоки гидроплазмы образуются в результате: 1) одиночных сжатий концов растущих столонов, протяженная зона пульсаций которых способна выталкивать значительный объем гидроплазмы (Бурыкин, 2006а, б; Hale, 1960); 2) одиночных сжатий желудков относительно крупных полипов у атекатных гидроидов, таких как *Clava* (Марфенин, 1985б, 1993), а также более мелких у текат, таких как *Gonothyrea* (Бурыкин, 2006а); 3) совпадения фаз сжатия у двух или несколь-

ких гидрантов в побеге, что происходит у *G. loveni* весьма часто (Бурыкин, 2006б); 4) сжатий стенок ствола побега с мелкими гидрантами у Sertulariidae (Бурыкин, 2006а); 5) оттока гидроплазмы в стolon из зоны высокого давления в стволе избыточно накормленного побега, что многократно регистрировалось у *G. loveni* (Бурыкин, 2006б). Во всех перечисленных случаях гидроплазма перетекает из области высокого давления (чаще всего образующейся в результате сжатий пульсаторов) в область более низкого в других частях колонии.

В целом же совокупная картина перемещений гидроплазмы в колониях выглядит весьма хаотично (Бурыкин, 2008), что не позволяет оценить характер перераспределения ее объемов в гастроваскулярной полости. Между тем от выявления закономерностей этого процесса в значительной мере зависит понимание принципов функционирования распределительной системы гидроидных колоний на разных этапах их развития. Решению этой проблемы посвящена настоящая работа.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования выполнены на Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова МГУ им. М.В. Ломоносова. Колонии литорального гидроида *Gonothyrea loveni* (Allm., 1859) (сем. Campanulariidae) брали в проливе Великая Салма Белого моря. Материал содержали в лабораторных условиях под продувкой при 11–19°C с ежедневной сменой морской воды; опыты проводили при температуре около 20°C. Кормление осуществляли из пипетки свежесывлупившимися науплиусами *Artemia salina*.

Для получения осевших планул гонотеки со зрелыми медузоидами отделяли от побегов и помещали в неглубокие кюветы из оргстекла, дно которых бы-

Таблица 1. Период сквозных гидроплазматических течений на разных стадиях метаморфоза и роста колонии гидроида

Стадия развития (роста)	Число изученных особей	Период min–max (средний), мин	Коэффициент вариации CV, %	Рисунок
Метаморфоз:				
– зачаток гидрокаулюса	2	1.5–5.0 (3.0)	26 ($n = 31$)	1, <i>a</i>
– рост гидрокаулюса	5	3.5–21.0 (8.3)	42 ($n = 37$)	1, <i>б</i>
– формирование головки первичного полипа	10	1.5–24.0 (7.3)	54 ($n = 75$)	1, <i>в</i>
Первичный полип:				
– голодный	4	3.0–10.5 (7.0)	32 ($n = 18$)	1, <i>г</i>
– с пищей	3	1.5–14.5 (4.0)	79 ($n = 18$)	2, <i>a</i>
Одиночный побег	12	2.5–60.0 (11.5)	117 ($n = 38$)	2, <i>б, в</i>
Колония с двумя побегам, кормление:				
– проксимальное	12	1.5–25.0 (5.3)	81 ($n = 87$)	3, <i>a</i>
– дистальное	12	0.5–17.0 (4.0)	97 ($n = 79$)	4, <i>a, г</i>
Колония с пятью–девятью побегам, кормление:				
– проксимальное	8	5.0–52.0 (11.1)	75 ($n = 38$)	3, <i>б, в</i>
– дистальное	8	4.0–98.0 (24.6)	95 ($n = 19$)	4, <i>б, в, д</i>
– равномерное	13	4.0–90.0 (17.5)	101 ($n = 47$)	5, <i>a, б</i>

Примечание. n – число измерений.

ло закрыто покровными стеклами. После прикрепления к ним планул стекла переносили в чашки Петри. Первичные побеги выращивали из осевших планул на покровных стеклах и полиэтилене. Изучение течений гидроплазмы проводили под микроскопом, наблюдая объекты сбоку на осколках предметных стекол, укрепленных вертикально. В ряде случаев использовали цейтраферную видеосъемку (видеокамера Panasonic WV-CP610 с видеомагнитофоном Panasonic AG-6040, Япония).

Колонии для опытов выращивали на предметных стеклах или на дне чашек Петри из вычлененных перед этим слаборазветвленных побегов, которые удаляли после образования растущих от их оснований столонов с молодыми побегами (Бурыкин и др., 1984). Регистрацию гидроплазматических течений в колониях осуществляли под бинокулярной лупой (ок. $\times 8$, об. $\times 4$ или 7), фиксируя с помощью секундомера их продолжительность. Скорость потоков измеряли во втором или третьем междоузлии столона, на участке длиной 1.4–2.0 мм. Время прохождения контрольного участка частицами средних размеров регистрировали с помощью секундомера, проводя подряд от трех до девяти измерений в зависимости от продолжительности потока. Для каждой серии измерений вычисляли максимальную скорость течения, которую условно принимали за скорость данного потока гидроплазмы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Период метаморфоза и первичный полип. Как установлено ранее (Бурыкин, 1999; Burykin, 1999), возникновение распределительной системы связано с появлением на ранних стадиях метаморфоза при-

крепленной планулы верхушки роста и пульсирующего участка в ее основании, который вместе с пульсациями стенок тела участвует в перераспределении гидроплазмы в гастроваскулярной полости на фоне продолжающегося ее ресничного перемещения. При этом два пульсатора, сокращаясь независимо друг от друга, вызывают направленные перемещения гидроплазмы из округленного тела планулы в зачаток гидрокаулюса и обратно. Период гидроплазматических течений (ГПТ) – отрезок времени между двумя однонаправленными сквозными течениями с обратным сквозным течением между ними – на данном этапе метаморфоза относительно стабилен, о чем свидетельствует сравнительно невысокое значение коэффициента вариации (табл. 1). В это время периоды пульсаций стенок в базальном диске и гидрокаулюсе имеют близкие значения, а соотношение выходящих и входящих течений в полости каждого пульсатора, а также соотношение сквозных разнонаправленных течений и их суммарной продолжительности близко к 1 (рис. 1, *a*). Поскольку скорость течений в обоих направлениях примерно одинакова, их продолжительность пропорциональна переносимому объему гидроплазмы. Следовательно, суммарные объемы гидроплазмы, перемещаемые в обоих направлениях, также примерно одинаковы.

В процессе дальнейшего метаморфоза происходит усложнение совокупного пульсаторного аппарата в связи с разделением зоны пульсаций гидрокаулюса на два–четыре пульсирующих участка. Промежуточные пульсаторы начинают препятствовать возникновению сквозных течений, идущих через всю гастроваскулярную полость (Бурыкин, 1999; Burykin, 1999). Как следствие этого, границы коле-

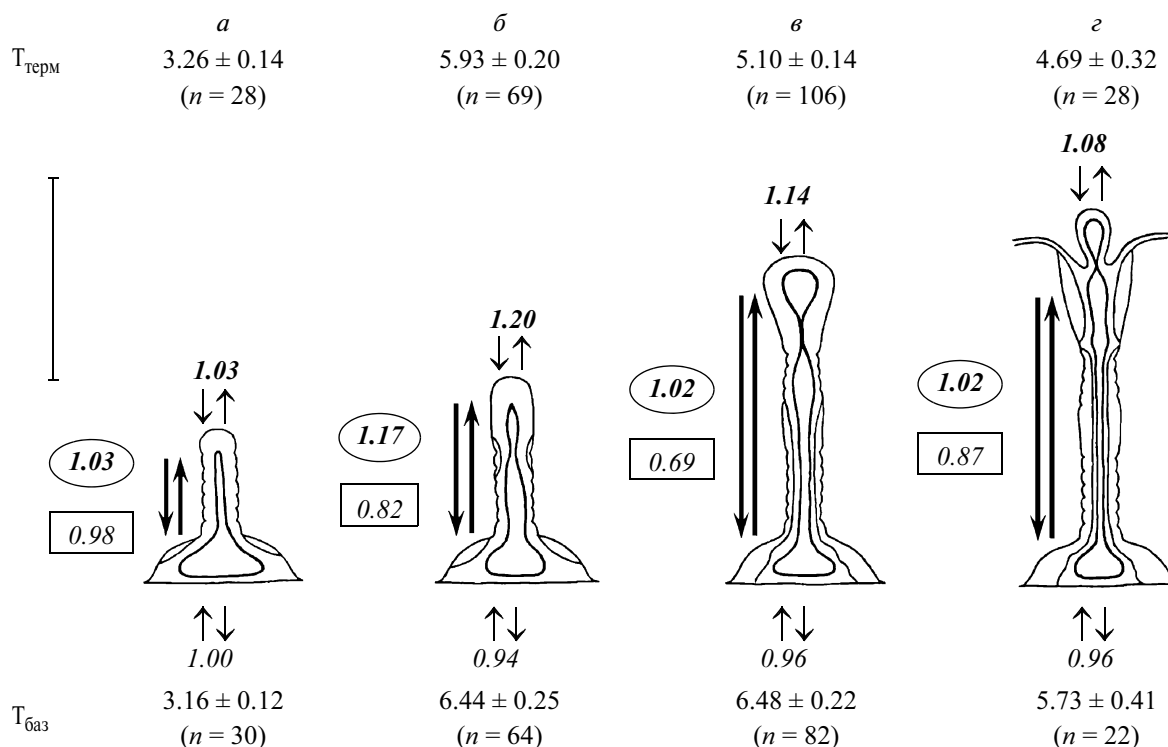


Рис. 1. Параметры перемещения гидроплазмы в гастроваскулярной полости формирующегося первичного полипа (период метаморфоза); суммарное число (продолжительность) течений в сериях: *a* – 64 (63.5 мин), *б* – 102 (82.1 мин), *в* – 198 (185.5 мин), *г* – 52 (40.7 мин).

$T_{\text{терм}}$ – период сжатий терминального пульсатора; $T_{\text{баз}}$ – период сжатий базального диска; n – число измерений; ($\uparrow\downarrow$) – отношение числа течений, выходящих из полости концевой пульсатора, к числу входящих; слева от каждого изображения – соотношение числа (в овале) и продолжительности (в прямоугольнике) нисходящих и восходящих *сквозных* течений гидроплазмы (суммарно для всех экз. серии); значения соотношений, превышающие 1, набраны жирным шрифтом; число экз. в сериях – см. в табл. 1. Масштаб: 0.5 мм.

баний и вариабельность периода ГПТ значительно возрастают (табл. 1). Более частые сжатия терминального пульсатора по сравнению с базальным определяют и более частые выталкивания гидроплазмы из его полости: число выходящих течений заметно превышает число входящих, в то время как в базальном диске это соотношение обратное. Число сквозных течений, проникающих в основание формирующегося первичного полипа, также превосходит число таковых противоположной направленности. Вместе с тем за счет большей продолжительности восходящих течений суммарный объем гидроплазмы, перемещающийся в направлении верхушки роста, явно превышает количество гидроплазмы, поступающей в базальный диск (рис. 1, *б*, *в*). Для замкнутой гастроваскулярной полости, внутри которой гидроплазма нигде не застаивается и не накапливается, такой результат выглядит, на первый взгляд, весьма странно. Необходимо, однако, учесть, что объем гидроплазмы в значительной мере зависит от количества находящихся в ней частиц. Обилие частиц в начале метаморфоза (остатки эмбрионального желтка, выпавшие из тканевых пластов клетки, и продукты распада последних) в дальнейшем постепенно уменьшается, так как они захватываются в качестве пищи преимущественно молодой гастродер-

мой, находящейся проксимальнее верхушки роста (Wulfert, 1902). И, наоборот, ткани базального диска в процессе метаморфоза периодически выдавливают в гастроваскулярную полость отдельные клетки (зарегистрировано видеосъемкой), что увеличивает объем гидроплазмы, выталкиваемый отсюда в терминальном направлении. В результате от верхушки в базальный диск течет гидроплазма, обедненная частицами, т.е. меньшего объема, а в обратном направлении – обогащенная частицами, т.е. большего объема. Наиболее значительной эта разница в объемах становится в период формирования головки первичного полипа, вблизи которой гастродермой захватывается наибольшее количество используемых в качестве пищи частиц (рис. 1, *в*).

К концу метаморфоза увеличение размеров гастроваскулярной полости и значительное уменьшение концентрации частиц в гидроплазме приводят к снижению ее давления на стенки гидрокаулюса и, как следствие, к затуханию в нем пульсирующих участков. Это приводит к тому, что у сформировавшихся первичных полипов заметные сжатия совершают лишь стенки желудка и базального диска, перегоняющие гидроплазму из одного конца гастроваскулярной полости в другой и обратно. Период ГПТ при этом вновь стабилизируется, о чем свиде-

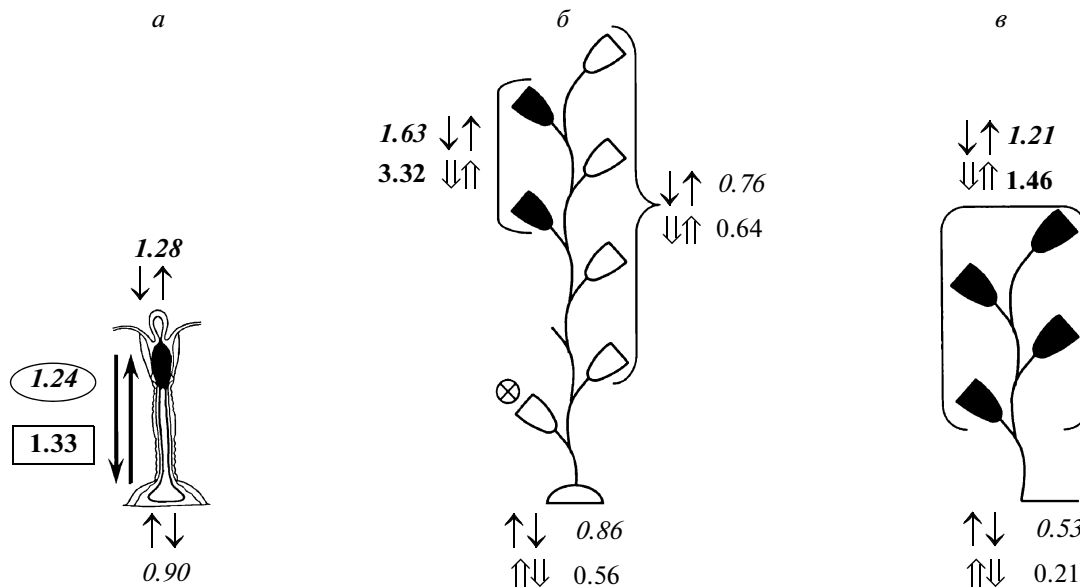


Рис. 2. Соотношение числа ($\uparrow\downarrow$) и продолжительности ($\Downarrow\Uparrow$) выходящих/входящих течений гидроплазмы в первичных полипах (*a*) и гидрантах одиночных побегов (*б*, *в*) после получения пищи: *a* – три первичных полипа, проглотивших по одному науплиусу, всего 60 течений (34.8 мин); *б* – 13 побегов, в каждом из которых один-два гидранта проглотили по одному науплиусу, всего 430 течений (206.3 мин); *в* – два побега, все гидранты которых проглотили по одному науплиусу, всего 112 течений (70.8 мин). (■) – проглотившие добычу гидранты; (⊗) – гидрант, почти не принимавший в себя и не выталкивавший в ценосарк гидроплазму; совокупность гидрантов, получивших пищу ([, []) и не получавших ее ({}); ост. обозначения см. на рис. 1.

тельствует резкое уменьшение границ его колебаний и коэффициента вариации (табл. 1). Течения гидроплазмы, выходящие из желудка, по-прежнему более частые, а их суммарная продолжительность меньше по сравнению с течениями, выходящими из базального диска (рис. 1, *з*). Это можно объяснить продолжающимся ростом (в течение последующих четырех суток) головки полипа и удлинением его шупалец, что сопровождается, как и ранее, потреблением взвешенных в гидроплазме пищевых частиц. В дальнейшем в голодном полипе остается совсем небольшой объем почти прозрачной гидроплазмы, перемещения которой едва заметны.

С началом питания система перемещений гидроплазмы в первичном полипе претерпевает существенные изменения. Поступление пищевой массы из желудка в полость гидрокаулюса резко усиливает сжатия его стенок, которые, сдавливая или пережимая канал, вновь начинают активно влиять на движение в нем гидроплазмы. Период сквозных ГПТ становится столь вариабельным (табл. 1), что о “цикле” перемещений гидроплазмы можно говорить лишь условно. Течения, выходящие из базального диска и желудка полипа, уже не связаны напрямую с периодом их пульсаций, так как отдельное сжатие может породить два и более течений с паузами между ними. Теперь уже наблюдается не только резкое преобладание выходящих из желудка течений (в том числе проникающих в основание полипа) над обратными, но и отношение объемов гидроплазмы, перемещаемых с разных концов гастроваскулярной полости, тоже впервые меняется на обратное (рис. 2, *a*). Очевидно, это свидетельствует о посте-

пенном перемещении избытка гидроплазмы, образовавшимся в желудке полипа при заглатывании добычи, в полость гидрокаулюса и базального диска.

Одиночный побег. В одиночных побегах и колониях, не получавших пищу в течение нескольких часов, заметные течения гидроплазмы, как правило, отсутствуют (если нет рассасывания тканей). После заглатывания добычи гидрантами и последующего поступления пищевых частиц в полость ценосарка движения гидроплазмы становятся более активными и постепенно приобретают характер течений.

В первичном полипе первые порции пищи выталкиваются из желудка при его сжатиях последовательными толчками обычно лишь в канал гидрокаулюса и возвращаются обратно при сжатии его стенок. Следовательно, привести в движение сразу весь столб практически стоячей гидроплазмы с помощью слабых сокращений переполненного пищевой желудка чаще всего не удается. Однако гидроплазма с пищевыми частицами, оказывая повышенное давление на стенки гидрокаулюса, вызывает увеличение амплитуды их сжатий и, как следствие, увеличение мощности возвращающихся в желудок течений. Это в свою очередь приводит к дополнительному растяжению стенок желудка и, следовательно, к усилению их сжатий с образованием все более мощных и протяженных выходящих течений. В результате весь столб гидроплазмы в гастроваскулярной полости первичного полипа начинает “раскачиваться” и после двух-шести выталкиваний пищевых частиц из желудка они достигают, наконец, полости базального диска, пульсации стенок которого после этого то-

Таблица 2. Время “прокачки” гастроваскулярной полости первичных побегов (T , мин) и число выталкиваний из побега гидроплазмы до ее выхода в стolon (базальный диск) (N)

Побеги	Число гидрантов в побеге									
	1	2	3	4	5	6	7	9	15	Всего
Разных размеров:										
– число экз.	6	5	4	7	4	2	2	2	1	33
– N	2–6	1–4	1–6	1–4	2–5	4	6	6–8	1	1–8
– T	3–12'	0–9'	0–10'	0–10.5'	3–12'	6.5–8'	5–24'	20–29'	0'	0–29'
	Стадии роста колонии*									
	I	II	III	IV	V	VI				
Одиночные и в составе колонии:										
– число экз.	6	3	17	2	4	1				33
– N	2–6	1–4	1–8	4–5	1–6	1				1–8
– T	3–12'	0–6.5'	0–29'	8–12'	0–7'	0'				0–29'

Примечание. I – первичный полип, II – первичный побег, III – одиночный побег с зачатком столона, IV – одиночный побег с двумя зачатками столонов, V – колония с двумя побегами, VI – колония с восемью побегами. Во всех случаях контрольный побег получил одного науплиуса; T соответствует N .

же усиливаются (табл. 2). Весь этот процесс зарегистрирован с помощью цейтраферной видеосъемки.

Аналогично обстоит дело и в побеге: обычно первые две–три порции пищи из желудка гидранта выталкиваются в его ножку и возвращаются обратно в желудок при сжатии ее стенок. В дальнейшем по мере усиления сжатий желудка и близлежащих пульсаторов в ценосарке побега протяженность перемещений гидроплазмы с частицами пищи увеличивается, пищевые потоки начинают проникать в ствол побега, его основание и другие гидранты, что является причиной формирования в побеге более продолжительных и быстрых течений.

При наличии в голодном побеге сквозных потоков гидроплазмы уже первая порция пищевых частиц, выдавленная из желудка проглотившего добычу гидранта, обычно проходит через весь побег. А при их отсутствии “прокачка” всего столба гидроплазмы занимала в опыте от 3 до 29 мин, для чего требовалось от 2 до 8 выталкиваний пищевой массы из желудка полипа. Это время не зависело ни от размеров побега, ни от размеров колонии, которой принадлежал данный побег (табл. 2), и, по-видимому, целиком определялось степенью подвижности гидроплазмы в гастроваскулярной полости в момент кормления. У избыточно накормленных первичных побегов с 6–15 гидрантами (4 экз.) время “прокачки” ствола побега также сильно отличалось (0–33.5 мин) и требовало от 1 до 38 выталкиваний пищевой массы из желудков разных гидрантов.

После появления в основании одиночных побегов зачатков столонов проникновение пищевых частиц к их верхушкам может произойти уже с первым их выталкиванием из основания побега (у 4 из 12 побегов в опыте), если во время кормления в побеге уже имели место сквозные течения. В остальных же случаях (8 из 12) требовалась “прокачка” стоячего

столба гидроплазмы в полости столона; в опыте это происходило в результате 2–7 выталкиваний гидроплазмы в стolon из побега, что занимало 1–32 мин с момента первого выталкивания. Это не зависело от величины побега и числа зачатков столонов, но обнаруживало зависимость от длины последних: к верхушкам длинных зачатков течения проникали значительно труднее и медленнее, чем к верхушкам коротких, в связи с большим объемом запираемой в концевых областях столонов гидроплазмы.

Примерно через 3 ч после заглатывания добычи частицы пищи практически отсутствуют в гастроваскулярной полости вследствие их захвата гастродермой. Это приводит к существенному уменьшению суммарного объема гидроплазмы и уменьшению ее давления на стенки тела. Сжатия пульсаторов и создаваемые ими гидроплазматические течения в результате постепенно затухают. Все это в полной мере справедливо и для более крупных колоний. Следовательно, как возникновение, так и исчезновение течений гидроплазмы связано с изменением ее объема в гастроваскулярной полости, что приводит к увеличению или уменьшению ее давления на стенки пульсаторов с усилением или затуханием их сжатий, ответственных за перемещение гидроплазмы.

Внутри одиночных побегов перемещения гидроплазмы весьма хаотичны. Изменение степени их накормленности и появление зачатков столонов в их основании ничего в этом смысле не меняют. Поскольку коэффициент вариации для периода сквозных течений, идущих от одного конца побега к другому и обратно в среднем превышает 100% (табл. 1), а в ряде случаев может быть еще выше, говорить о каком-либо “цикле” перемещений гидроплазмы вообще не приходится.

В проглотивших добычу гидрантах число выходящих течений и их суммарная продолжительность явно преобладают над таковыми обратного направления в отличие от остальных гидрантов, базального диска и зачатков столон, в которых эти отношения обратные. При этом не все гидранты в побеге активны: некоторые практически не принимают и не выталкивают гидроплазму в ствол побега при слабых сжатиях их почти пустых желудков (рис. 2, б, в).

Однолучевая колония. Период сквозных потоков гидроплазмы, идущих по столону в однолучевых колониях, имел коэффициент вариации, близкий к 100% (табл. 1), что указывает на отсутствие в них выраженных “циклов” ГПТ. Ранее уже отмечено (Бурыкин, 2008), что часто наблюдаемая повторность однонаправленных сквозных потоков и неповторяющееся разнообразие локальных течений свидетельствуют об условности этого понятия.

В колониях (как и в одиночных побегах) проглотившие добычу гидранты преимущественно выталкивают гидроплазму в полость ценосарка, а остальные гидранты преимущественно ее принимают. Соотношение же течений, выходящих в стolon из побегов и входящих в них, зависит от способа кормления колоний.

Если давать пищу только гидрантам проксимального побега, то именно в нем непрерывно увеличивающийся объем гидроплазмы приводит к образованию области устойчиво повышенного давления с преимущественным выходом гидроплазмы в стolon. В наибольшей степени это проявляется в случае заглатывания добычи всеми гидрантами проксимального побега: в опыте отношение числа течений, выходящих из избыточно накормленных побегов к входящим в них, достигало 2.10, а их суммарная продолжительность — 2.31 (2 колонии с 8 побегами, проксимальные из которых имели 5 и 13 активных гидрантов). При этом в остальных побегах колонии и на конце столона эти соотношения обратные (рис. 3). Поскольку проксимальный побег обычно самый крупный в колонии, одновременные сжатия двух и более гидрантов происходят в нем чаще, чем в других побегах. Это приводит к преобладанию выходящих из него сквозных течений над потоками противоположной направленности как по числу (в большинстве случаев), так и по продолжительности. После кормления проксимального побега этот эффект усиливается дополнительным давлением в нем избытка гидроплазмы, обогащенной пищевой массой. Ответвления течений в другие побеги более частые и продолжительные от идущих по столону дистальных потоков (обогащенных пищей), нежели от проксимальных (рис. 3). В некоторых случаях, когда проксимальный побег имел относительно небольшие размеры, перемещение из него гидроплазмы с обилием пищевых частиц происходило преимущественно лишь в соседний побег, который становился главным ее выталкивателем в колонии (рис. 3, в). Это, однако, не вносит существенных изменений в систему гидроплазматических течений,

через посредство которой происходит выравнивание объема гидроплазмы по всей гастровазкулярной полости. Скорость же идущих через стolon дистальных потоков, измеренная в двух колониях с пятью побегами (0.28 ± 0.01 мм/с, $n = 12$), оказалась несколько ниже, чем у проксимальных (0.31 ± 0.03 мм/с, $n = 15$). Однако вычисленный объем гидроплазмы, перенесенный из питавшегося проксимального побега к концу столона, все равно в 1.11 раза превосходил ее объем, перемещенный в обратном направлении. Лишь в одной из колоний с проксимальным кормлением общий характер перемещений гидроплазмы имел противоположную направленность. Причиной был аномальный случай наличия на конце столона сразу двух протяженных зон пульсаций, сжатия которых обеспечивали преобладание выходящих отсюда гидроплазматических потоков над входящими и преимущественное ответвление от них течений в побег. В результате пищевая масса оказалась в значительной мере запертой в проксимальном побеге и почти недоступной для остальной колонии.

После дистального кормления у большинства колоний выходящие течения гидроплазмы преобладали над входящими в побегах на обоих концах колонии, а благодаря более сильным ее выталкиваниям из проксимального побега наблюдалось преобладание сквозных течений, направленных к верхушке столона, над обратными и по числу, и по суммарной продолжительности (рис. 4, а, б), аналогично тому, что происходит после проксимального кормления (рис. 3). Если учесть, что скорость дистальных потоков, измеренная в двух таких колониях с восемью побегами (0.28 ± 0.03 мм/с, $n = 18$), значительно превышает таковую проксимальных потоков (0.17 ± 0.01 мм/с, $n = 18$), становится ясно, что содержащая пищевую массу гидроплазма оказывается в значительной мере запертой в дистальной части колонии. В результате проксимальная область снабжается пищей хуже остальной колонии: многие течения гидроплазмы, обогащенные пищевыми частицами, сюда либо не доходят, либо из-за низкой скорости потока успевают потерять по пути существенную часть своего пищевого запаса. В ряде случаев на протяжении 1 ч и более после кормления течения гидроплазмы вообще не проникали в проксимальную половину колонии. Причина этого — молодые гидранты дистального побега, слабо и малыми порциями выталкивающие пищевую массу в ценосарк: пищевой комок от проглоченного науплиуса задерживался в их желудках до нескольких часов. В результате молодой гидрант питал в основном самого себя и близлежащие ткани, о чем свидетельствовала сверхплотная окраска последних от избытка пищевых вакуолей. В колониях *Dynamena pumila* (Lamaroux), росших в условиях дистального кормления, наблюдался усиленный рост именно концевых частей с одновременным истощением тканей в проксимальной области (Бурыкин, 1993б).

Однако у ряда колоний кормление преддистального побега приводит по существу к обратной ситуа-

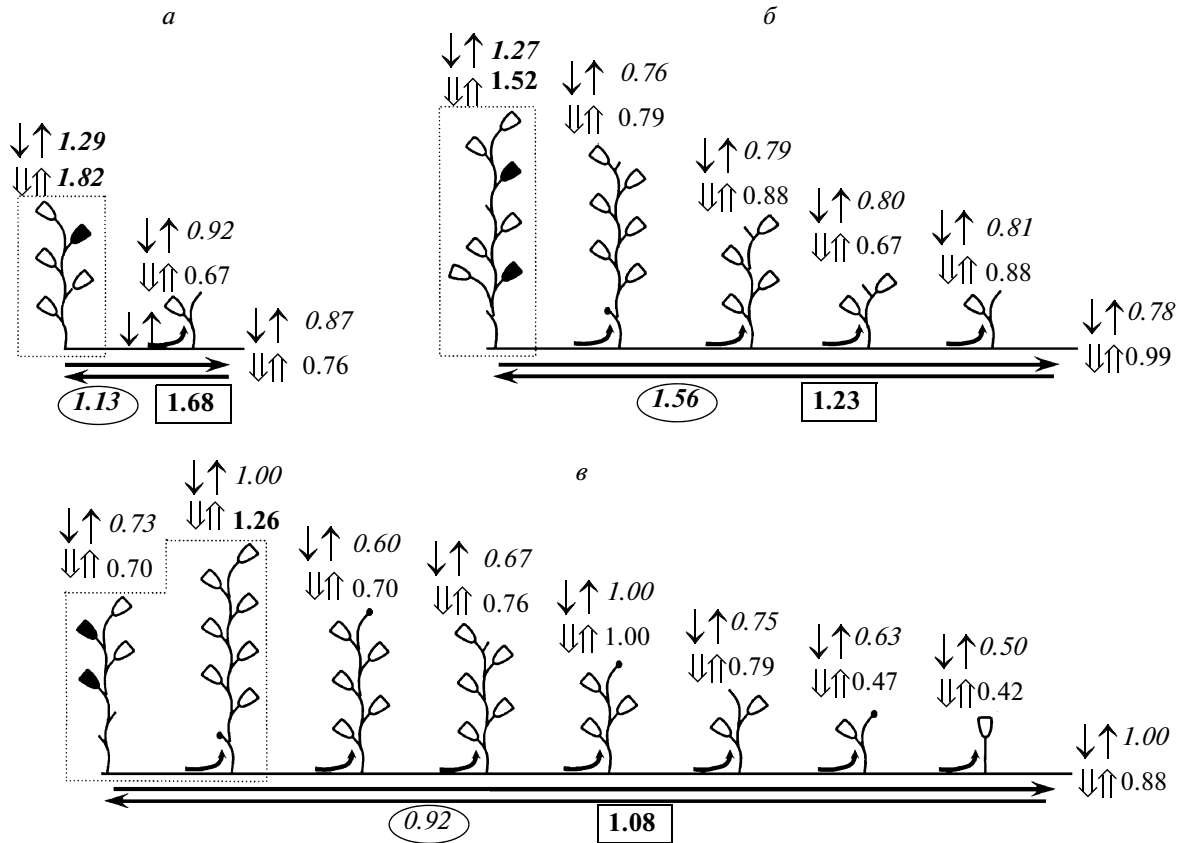


Рис. 3. Соотношение числа ($\uparrow\downarrow$) и продолжительности ($\downarrow\uparrow$) выходящих/входящих течений гидроплазмы в побегах и концевой части столона однолучевых колоний после кормления проксимального побега (один–три гидранта проглотили по одному науплиусу): *а* – 11 колоний с двумя побегами, всего 395 течений (285.9 мин); *б* – пять колоний с пятью побегами, всего 266 течений (377.8 мин); *в* – две колонии с восемью побегами, всего 79 течений (143.5 мин).

(\curvearrowright) – преобладание (числа и продолжительности) входящих в побег ответвлений от идущих по столону дистальных потоков гидроплазмы над ответвлениями от проксимальных потоков; (\square) – зоны преимущественного выталкивания гидроплазмы; ост. обозначения см. на рис. 1–2.

ции (рис. 4, *в–д*). Это может быть обусловлено: *а*) относительно небольшими размерами проксимального побега (рис. 4, *в–д*), многие гидранты которого либо рассосались, либо готовятся к рассасыванию, и поэтому слабо выталкивают гидроплазму, как и побег в целом; *б*) мощными выталкиваниями гидроплазмы из конца столона благодаря достаточно протяженной зоне пульсаций (рис. 4, *в, д*); *в*) более крупными, чем обычно, размерами преддистальных побегов, в основании которых получившие пищу гидранты выталкивают ее в ценосарк более активно, чем только что сформировавшиеся гидранты в других колониях. Указанные причины, особенно в том или ином сочетании друг с другом, на фоне повышенного давления гидроплазмы в дистальной области могут приводить к ее результирующему перемещению в проксимальном направлении. Вместе с тем в промежуточные побеги во всех случаях поступает преимущественно обогащенная пищей гидроплазма из проксимальных потоков, которая создает в столоне большее давление по сравнению с потоками противоположной направленности (рис. 4).

После равномерного кормления большинство побегов в колонии преимущественно выталкивают гидроплазму в стolon и лишь некоторые из них ее принимают: как правило, это почти всегда зачаток самого дистального побега, не получавшего пищу, и один–три побега в середине колонии. Конец столона при этом несколько чаще принимает гидроплазму, зато в среднем более продолжительно ее выталкивает, обычно с полностью закрывающимся каналом (рис. 5). Доминирование проксимальных побегов объясняется их более крупными размерами, в связи с чем на фоне относительно равномерного распределения в колонии объемов гидроплазмы они с большей силой выталкивают ее в стolon, чем в другой конец колонии. Вследствие этого сквозные потоки переносят гидроплазму преимущественно в дистальном направлении (рис. 5). Сильные расширения полости на конце столона во время проходящих течений резко увеличивают амплитуду сжатий находящейся здесь протяженной зоны пульсаций, которая также становится одним из основных выталкивателей гидроплазмы в колонии. Маленькие преддистальные побеги, постоянно заполненные пище-

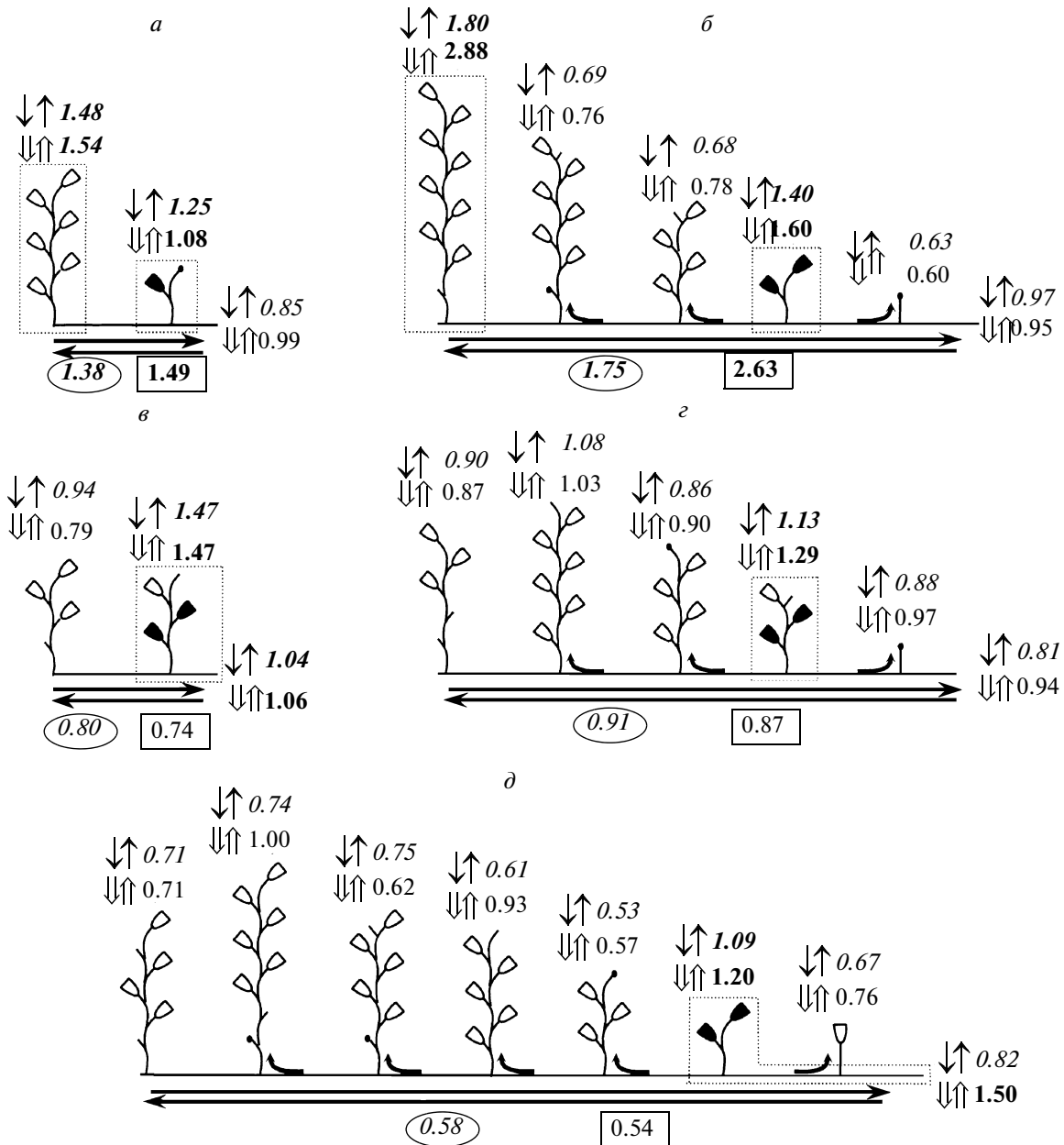


Рис. 4. Соотношение числа (↑↓) и продолжительности (↕↕) выходящих/входящих течений гидроплазмы в побегах и концевой части столона однолучевых колоний после кормления дистального побега двумя науплиусами: *а* – семь колоний с двумя побегами, всего 217 течений (128.6 мин); *б* – четыре колонии с пятью побегами, всего 164 течения (207.2 мин); *в* – четыре колонии с двумя побегами, всего 126 течений (82.6 мин); *г* – две колонии с пятью побегами, всего 156 течений (167.5 мин); *д* – две колонии с семью побегами, всего 139 течений (216 мин). Обозначения см. на рис. 1–3.

вой массой, препятствуют проникновению в них течений из столона, поэтому основными приемниками гидроплазмы становятся в итоге срединные побеги. Заходящие в побеги течения ответвляются от сквозных потоков обоих направлений примерно с равной частотой; лишь в дистальные зачатки побегов гидроплазма поступает главным образом из потоков, идущих к верхушкам столон (рис. 5).

Поскольку после равномерного кормления скорость течений гидроплазмы в столоне примерно одинакова в обоих направлениях (Марфенин, 1988,

1993), а ее выталкивание из большинства побегов колонии явно преобладает над ее обратным перемещением, возникает вопрос, куда же девается ее избыточный объем? Полость дистального конца столона накопителем гидроплазмы не является, а срединные побеги выполняют эту роль лишь отчасти. Основным же уничтожителем избытка гидроплазмы становится гастродерма ценосарка, поглощающая взвешенные в ней пищевые частицы. При этом стolon в отличие от побегов с питающимися гидрантами не является источником поступления в гастродерму

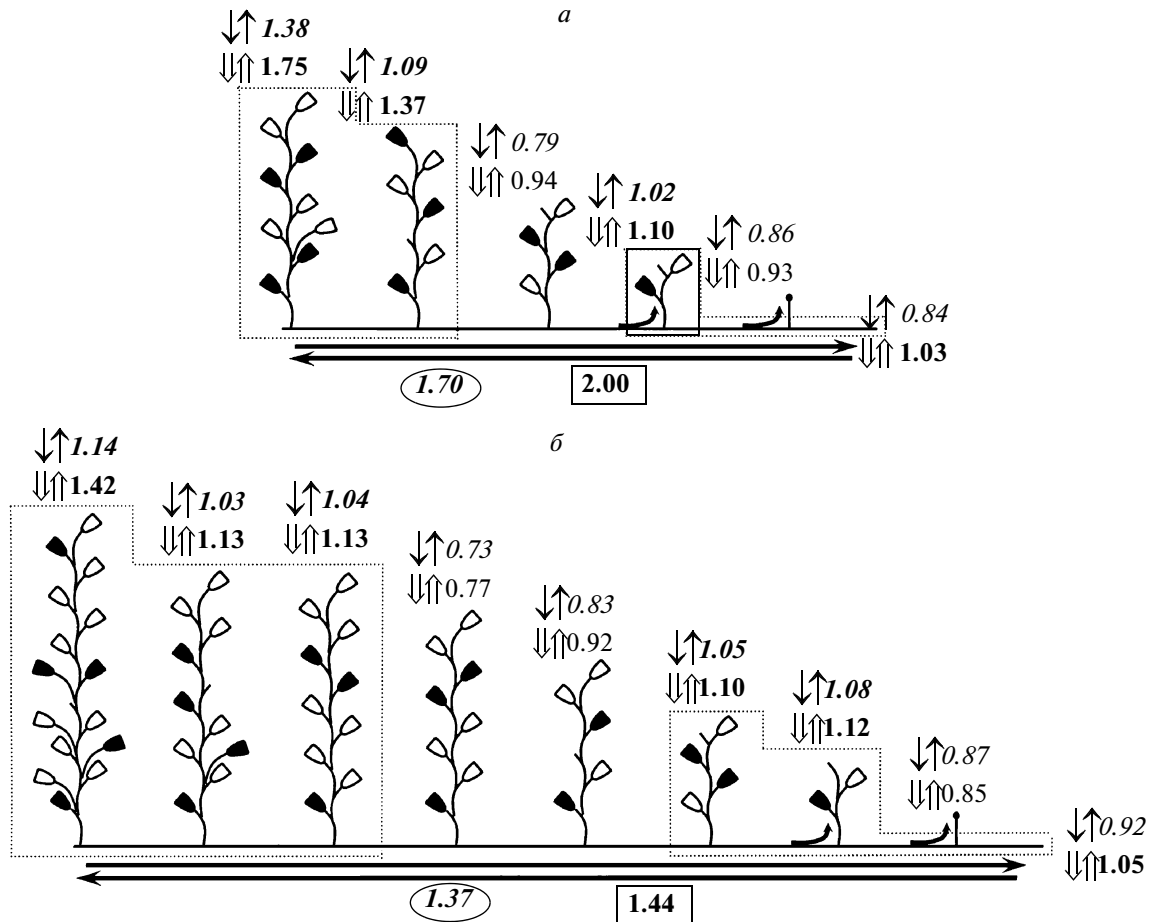


Рис. 5. Соотношение числа ($\uparrow\downarrow$) и продолжительности ($\downarrow\uparrow$) выходящих/входящих течений гидроплазмы в побегах и концевой части stolона однолучевых колоний после равномерного кормления их примерно одним науплиусом двух–трех гидрантов: *a* – семь колоний с пятью побегами, всего 325 течений (503 мин); *б* – шесть колоний с восемью–девятью побегами, всего 586 течений (1025 мин). Обозначения см. на рис. 1–3.

васкулярную полость новых пищевых частиц, а только их поглотителем. Поэтому суммарный объем гидроплазмы, возвращающийся в побеги, всегда меньше поступающего в stolон.

Закономерности перемещения гидроплазмы в колонии гидроидов до настоящего времени оставались непонятными. Объяснения причин возникновения протяженных течений имели умозрительный характер и в дальнейшем полученными фактами не подтвердились. Фалтон (Fulton, 1963) на основе изучения гидроида *Cordylophora* с помощью цейтраферной киносъемки утверждал, что гидроплазму через всю колонию гонят волны перистальтики. Однако, при использованной им скорости съемки (6–8 кадров/мин для stolонов и 1 кадр/мин – для гидрантов) пульсации при воспроизведении оказались ускоренными в 187–1500 раз! При таком мелькании кадров не удалось даже приблизительно наметить границы пульсирующих участков и хоть как-то разглядеть перемещения гидроплазмы (что признает и сам автор), так как вся колония выглядела единой бешено пульсирующей массой. При этом никаких

количественных данных, подтверждающих перистальтику или хотя бы ее внешние проявления, приведено не было, а изложение результатов работы изобилует противоречиями. Так, утверждая, что волны, которые начинаются на верхушках гидрантов, распространялись по ценосарку до концов stolонов, он сразу же замечает, что ориентацию и природу движений участков ценосарка рассмотреть не удалось (Fulton, 1963. P. 43). Сообщая, что кинокадры показывают координированные во всей колонии пульсации гидрантов, стеблей и stolонов, сразу же оговаривается, что ни одна из кинолент не позволяет провести координационный анализ (Fulton, 1963. P. 45) и т.д.

В дальнейшем Марфенин (1985a, 1988, 1993, 2002) вслед за Фалтоном, опять же не приводя никаких фактических данных, тоже утверждал, что в колониях гидроидов периодически проходят перистальтические волны расширения и сжатия, которые поддерживают сами себя через посредство гидроплазмы: ее выдавливание из одного участка при сжатии его стенок приводит к расширению трубки ценосарка в следующем участке, что в свою

очередь провоцирует его сжатие с выталкиванием гидроплазмы дальше в том же направлении и т.д. В результате распределительную систему большинства колониальных гидроидов автор назвал “пульсаторно-перистальтической”.

Однако еще Хэйл (Hale, 1960) особо подчеркнул, что в колониях гидроидов обычно пульсируют только гидранты и концевые участки столонов, в то время как в остальной колонии пульсации отсутствуют. Кадры цейтраферной видеосъемки, представленные автором (Бурыкин, 2006а) в докладе на VII Международной научной конференции ББС МГУ в 2002 г., полностью подтверждая данные Хэйла, демонстрируют явное отсутствие в ценосарке колонии каких-либо “волн”: стенки канала лишь слегка расширяются во время прохождения по нему гидроплазматических течений и вновь спадают по их окончании, не обнаруживая активных сжатий. Что касается предложенного Марфениным (1985а, 1988, 1993) механизма перистальтики через посредство гидроплазмы, то он основан на несуществующем явлении: сжатия участков ценосарка должны происходить в ответ на их предшествующее расширение гидроплазматическим потоком. Однако многочисленные экспериментальные данные, полученные при изучении разных видов гидроидов (Бурыкин, 2006а), свидетельствуют как раз об обратном: сжатия пульсаторов осуществляются ритмично, в том числе без предшествующего наполнения их полости гидроплазмой (хотя амплитуда сокращений в последнем случае значительно меньше, а выходящего течения при этом может не быть вовсе, что делает их менее заметными). Кроме того, на примере ножек гидрантов *G. loveni* показано, что сжатие участка ценосарка порождает течения, направленные от него сразу в обе стороны, а при наличии проходящего через него потока последний может быть либо усилен, либо заторможен или остановлен сжатием пульсирующего участка — никакой перистальтической волны при этом не образуется (Бурыкин, 1999, 2006а).

Сами же зоны пульсаций (концы столонов, стволы побегов у представителей Sertulariidae, желудки гидрантов, их ножки, гидрокаулусы первичных полипов) состоят из совокупности более мелких пульсирующих участков, сжатия которых осуществляются обычно одно вслед за другим, но почти каждый раз в разной последовательности (Бурыкин, 2006а). Время от времени можно наблюдать и последовательные сокращения соседних участков, которые выглядят как перистальтическая волна в пределах зоны пульсаций; однако, как правило, уже в следующем цикле такая последовательность разрушается и сменяется новой. Следовательно, внешние проявления перистальтики имеют место внутри пульсирующих зон лишь как случайное явление, в то время как выталкивание из них гидроплазмы происходит при любой последовательности сжатий отдельных участков. Иллюстрацией этого может служить часто наблюдаемое на конце столона выдавливание остаточной гидроплазмы из полости самого дистального

пульсирующего участка, когда он сокращается последним: гидроплазма, кратковременно раздвигая стенки уже сомкнутого канала в зоне пульсаций, прорывается в стolon, становясь продолжением уже сформировавшегося проксимального потока (Бурыкин, 2006а). Следовательно, утверждения о наличии в колонии гидроидов перистальтики не имеют никаких обоснований и явно противоречат фактам, а само употребление этого термина для обозначения пульсаций немышечной природы вряд ли оправдано.

Другую причину возникновения протяженных течений гидроплазмы упомянутые авторы склонны видеть в согласованной работе разных пульсаторов. Так, редкие и случайные совпадения сокращений желудков гидрантов, зарегистрированные к тому же весьма приблизительно, Фалтон трактует как общую закономерность синхронного сжатия гидрантов в колонии, а многочисленные отклонения от этой “синхронности” объясняет неточностью регистрации пульсаций (Fulton, 1963. P. 42). Марфенин (1985а, 1988, 1993, 2002) считает, что наиболее мощные гидроплазматические потоки зарождаются в побегах вследствие того, что гидроплазма, выталкиваемая из какого-либо гидранта, заходит “по очереди” в другие гидранты того же побега, “провоцируя сжатия” их желудков, которые последовательно, в продолжение сокращения первого из них, подключаются к созданию единого нисходящего потока, постепенно его усиливая. При этом “подстраивание” независимых пульсаторов друг под друга происходит путем “сдвига фазы сжатия” у очередного гидранта. На самом деле гидроплазматические течения, выходящие из соседних гидрантов и входящие в них, никак не синхронизированы, что экспериментально показано для ряда гидроидов, а “сдвиг фазы сжатия” никакими фактами не подтверждается и к реальным побегам отношения не имеет (Бурыкин, 2006а). Более того, поскольку осмотический механизм пульсаций тканевых пластов определяется эндогенным ритмом (Белоусов и др., 1988) и от прихода гидроплазмы в полость пульсатора зависит, очевидно, не может, предположение о сдвиге фазы сжатия под действием гидроплазмы противоречит, видимо, самой природе пульсаций. Не лишне опять же вспомнить, что еще в 1960 г. попытки определить, могут ли гидранты стимулировать друг друга к сокращению, признаны несостоятельными, а при изучении гидроида *Clytia* установлено, что сжатия разных пульсаторов происходят независимо друг от друга, не обнаруживая никакой связи между собой ни в побеге, ни в столонах, ни в целой колонии (Hale, 1960). Как уже отмечено выше, для возникновения протяженных течений гидроплазмы достаточно сжатий гидрантов, концов столонов и (у ряда гидроидов) участков ствола побегов — никаких дополнительных “механизмов” для этого не требуется.

Что касается цикла перемещений гидроплазмы, то лишь в начале и в конце метаморфоза, когда функционируют всего два пульсатора на концах га-

страваскулярной полости, гидроплазматические течения имеют довольно правильный возвратно-поступательный характер, что обусловлено предельным упрощением двигательного пульсаторного аппарата. В целом же перемещения гидроплазмы в побегах и колониях весьма хаотичны; крайне высокие значения коэффициента вариации для периода сквозных течений свидетельствуют о том, что “цикл” ГПТ не регулируется. Поэтому утверждение о наличии в колонии гидроидов “саморегуляции”, основанной на эффективной работе распределительной системы (Марфенин, 2002), не соответствует фактам.

Поскольку гидроплазматические течения никак не синхронизированы, каждое из них в отдельности заметной роли в переносе пищевого материала не играет. Совокупность же течений, проникающих во все участки единой гавтраваскулярной полости, представлена в колонии огромным разнообразием вариантов и сама по себе для понимания принципов работы распределительной системы ничего не дает. Между тем характер перераспределения объемов гидроплазмы после поступления пищи в ценосарк определяет степень пищевого насыщения тканей разных областей колонии, от чего в конечном счете зависят формы колониального роста. Конкретные проявления этого процесса зависят от строения колонии и локализации мест поступления в гавтраваскулярную полость пищевого материала из проглотивших добычу гидрантов и рассасывающихся тканей.

Если в начале метаморфоза объемы гидроплазмы, перемещаемые в направлении верхушки и обратно, равны по величине, то уже в период роста гидрокаулуса количество гидроплазмы, перемещаемой в терминальном направлении, начинает преобладать. Это происходит за счет выпадения клеток из тканей базального диска с увеличением здесь объема гидроплазмы и одновременного захвата их гавтродермой гидрокаулуса с уменьшением в нем ее объема. Процесс продолжается и в сформировавшемся первичном полипе, у которого в течение первых четырех суток происходит увеличение размеров головки и удлинение щупалец.

С началом питания первичного полипа выравнивание объемов гидроплазмы идет уже в противоположном направлении: ее избыток вместе с пищевой массой из желудка полипа постепенно перемещается в полость гидрокаулуса и базального диска. По существу, то же самое происходит и в колонии: гидранты и побеги, получившие пищу, в основном выталкивают из своей полости обогащенную пищевыми частицами гидроплазму, а остальные ее преимущественно принимают.

После кормления проксимального побега, который обычно является самым крупным в колонии, объем гидроплазмы в нем и сила ее выталкивания в столон наибольшие. Это предопределяет постепенное перемещение избытка гидроплазмы из проксимальной части колонии через столон в непитающие-

ся побеги. В случаях, когда проксимальный побег имеет относительно небольшие размеры, роль главного выталкивателя гидроплазмы берет на себя соседний крупный побег с сохранением преимущественного перемещения гидроплазмы в направлении верхушки столона. По существу, тот же характер перераспределения объемов гидроплазмы имеет место и у большинства колоний с дистальным кормлением, у которых более сильные выталкивания гидроплазмы из проксимальных побегов запирают пищевую массу в дистальной области колонии. Наконец, после равномерного кормления обогащенная пищей избыточная гидроплазма равномерно распределяется по всей колонии, и на этом фоне более сильные ее выталкивания из проксимального побега определяют постепенное смещение гидроплазмы в дистальную половину колонии и срединные побеги.

Таким образом, уменьшение размеров побегов в направлении от центра к периферии (что характерно для природных колоний) обуславливает наибольшую силу выталкивания гидроплазмы с частицами пищи из центральных (проксимальных) побегов и постепенное ее перемещение в концевые области при любом способе кормления колонии. Поэтому именно концевые растущие ее части находятся в условиях наилучшего питания тканей. Если учесть к тому же, что большинство взвешенных в гидроплазме пищевых частиц захватывается молодой гавтродермой вблизи верхушек (Бурыкин, 1998), становится ясно, почему пищевой материал в колонии гидроидов используется главным образом на рост, даже нередко в ущерб поддержанию тканей центральных (проксимальных) побегов, которые вследствие этого постепенно рассасываются (Бурыкин, 1993а; Марфенин, 1993). Зона роста, включающая в себя верхушки столон и ближайшие к ним растущие побеги, тем протяженнее, чем больше пищи получает колония (Crowell, 1957; Бурыкин, 1980, 1993б; Косевич, 1991; Марфенин, 1993); при избыточном питании, когда все побеги растут, а на столонах и побегах образуются боковые ветви, зона роста охватывает всю колонию (Бурыкин, 1992).

Проксимально-дистальная полярность преимущественного перемещения гидроплазмы характерна для периода активного роста, в течение которого поддерживается указанный тип строения колонии. Она может смениться на обратную, если сила выталкивания гидроплазмы на дистальном конце колонии превышает таковую на проксимальном. В опыте это происходило при возникновении аномально протяженной зоны пульсаций на конце столона, сжатия которой обеспечивали выталкивание значительных объемов гидроплазмы, и при дистальном кормлении колоний с относительно небольшими проксимальными побегами, которые не способны были противостоять пищевым потокам, идущим от верхушки столона.

В целом же полученные результаты дают основание утверждать, что гидравлический принцип в

функционировании распределительной системы колониальных гидроидов имеет основополагающее значение. Само возникновение течений гидроплазмы обусловлено увеличением ее объема в гастровакулярной полости в связи с поступлением в нее пищевого материала; это приводит к возрастанию давления на стенки пульсаторов, усилению их сжатий и, как следствие, к формированию течений. Преимущественное перемещение обогащенной пищей гидроплазмы в дистальном направлении, в зону наиболее активного роста колонии, также осуществляется на гидравлической основе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белуосов Л.В., Лабас Ю.А., Казакова Н.И., Баденко Л.А. Ростовые пульсации у гидроидных полипов // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: ЗИН АН СССР, 1988. С. 47–57.
- Бурыкин 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.
- Бурыкин Ю.Б. Рост колоний *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) при избыточном питании // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. 1992. № 7. С. 37–44.
- Бурыкин Ю.Б. Зависимость роста и строения колонии *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) от путей проникновения в нее пищи // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1993а. № 1. С. 38–46.
- Бурыкин Ю.Б. Взаимосвязь в росте разных частей колонии *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) при различном количестве пищи // Журн. общ. биологии. 1993б. Т. 54. № 6. С. 722–738.
- Бурыкин Ю.Б. О механизме накопления, перераспределения и использования пищи на рост в колониях гидроидных полипов // Матер. науч. конф., посвящ. 60-летию Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1998. 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 Ко., 2006б. С. 96–99.
- Бурыкин Ю.Б. Формирование распределительной системы в процессе развития колоний гидроидных полипов // Онтогенез. 2008. Т. 39. № 3. С. 1–10.
- Бурыкин Ю.Б., Марфенин Н.Н., Карлсен А.Г. Опыт содержания морского колониального гидроида *Dynamena pumila* (L.) в лабораторных условиях // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1984. № 1. С. 102–106.
- Косевич И.А. Сравнение функционирования верхушек роста побегов и столонов в колонии *Obelia loveni* (Allm.) (Hydrozoa, Campanulariidae) // Вестн. МГУ. Сер. 16, Биология. 1991. № 2. С. 44–52.
- Марфенин Н.Н. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. 1985а. Т. 46. № 2. С. 153–164.
- Марфенин Н.Н. Образование компактных стелющихся колоний у гидроидов на примере *Clava multicornis* (Leptolida, Athecata) // Зоол. журн. 1985б. Т. 64. Вып. 7. С. 975–981.
- 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, 1993. 239 с.
- Марфенин Н.Н. Децентрализованная саморегуляция целостности колониальных организмов // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. № 1. С. 26–39.
- Буркин Ю.В. The role of pulsations in metamorphosis of *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) planula // Zoosystem. Rossica. 1999. № 1. Suppl. P. 129–133.
- Cavolini P. Philipp Cavolini's Abhandlungen über Pflanzen-Tiere des Mittelmeers. Nurnberg, 1813. 132 S.
- Crowell S. Differential responses of growth zones to nutritive level, age, and temperature in the colonial hydroid *Campanularia* // J. Exp. Zool. 1957. V. 134. № 1. P. 63–90.
- 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.
- Wulfert J. Die Embrionalentwicklung von *Gonothyrea loveni* // Z. Wiss. Zool. 1902. Bd. 71. Ht. 2. S. 296–327.

The Principles of Functioning of the Distribution System in Colonial Hydroids

Yu. B. Burykin

Moscow State University, Leninskie gory, Moscow, 119992 Russia

e-mail: burykin.ub@gmail.com

Abstract—Experimental study of the hydroplasmic flows in *Gonothyrea loveni* (Allm., 1859) uncovers a hydraulic principle determining the functioning of a pulsatory-type distribution system in colonial hydroids during metamorphosis of the planula, formation of the primary shoot, and colony growth. The absence of regulation of the hydroplasmic movement cycle is demonstrated.

Key words: colonial hydroids, distribution system, pulsatory apparatus, hydroplasmic flows, metamorphosis