

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ЖУРНАЛ
ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

5

МОСКВА · 1984

A MORPHO-FUNCTIONAL ANALYSIS OF A TEMPORARY HYDROID COLONY,
MOERISIA MAEOTICA (OSTR., 1896) (LEPTOLIDA,
LIMNOMEDUSAE) TAKEN AS AN EXAMPLE

N. N. MARFENIN

Department of Invertebrate Zoology, State University of Moscow

Summary

A study of the biology of *M. maeotica* in the laboratory has shown that the hydroid forms colonies of several hydrants the transport of food between which is possible only sporadically and over insignificant distances, up to 10 mm. Hydrants or parts of the colony can be isolated and continue to exist independently. Such a fragmentation prevents the increase of the colony in size as a result of its growth and the colony itself can be considered as temporary. An asexual reproduction is successfully realized aside from the colony fragmentation: via lateral buds which are separated still before the completion of their differentiation. The importance of the temporary colony consists in the maintenance of young daughter hydrants at the food deficiency, the increase in the number of places of the hydroid attachment to the substrate, and in the movement of the hydroid by means of new attachments which preserves it from the burial under other epibionts. The colonial organization increases the length of the hydroid body, contributing to the formation of a «glomus», an association of several colonies. Such a union helps to catch and eat jointly a rather large prey, to use a large enough space. Young colonies developing in a glomus have more chances to survive.

УДК 593.71 : 576.2

**ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ГИДРОПЛАЗМЫ В КОЛОНИИ У ГИДРОИДОВ
НА ПРИМЕРЕ DYNAMENA PUMILA (L.)
И НЕКОТОРЫХ ДРУГИХ ВИДОВ**

А. Г. КАРЛСЕН, Н. Н. МАРФЕНИН

Обнаружены ритмичные и сильные (так называемые «магистральные») перемещения гидроплазмы в колониях у гидроидов. Благодаря значительной протяженности и продолжительности они могут выполнять транспортную функцию. Причиной гидроплазматических течений являются пульсации ценосарка, особенно верхушек роста, и гидрантов. Формирование «магистральных» течений гидроплазмы возможно только в результате координации пульсаций многочисленных пейсмекеров, которая достигается гидравлически. Транспортируемая гидроплазмой пища отцеживается в верхушках роста благодаря описанным в статье особенностям их пульсаций.

Гидроплазма — жидкость, заполняющая гастрокалулярную полость тела колонии у гидроидов. Через гидроплазму в колонии происходит транспорт пищи, продуктов обмена веществ и клеток, т. е. осуществляется в той или иной мере физиологическая интеграция. До настоящего времени этот процесс изучен очень слабо, что затрудняет не только решение частных физиологических проблем, но и понимание сущности явления колониальности в целом.

Каволини первым в 1785 г. описал перемещение гидроплазмы и его механизм в колонии у гидроидов из семейства Campanulariidae (Cavolini, 1813). Долгое время вслед за Альманом (Allman, 1871—1872) считали, что движение гидроплазмы обусловлено работой энтодермально-го ресничного эпителия, смешивая вместе два типа функционирования распределительной системы. Действительно, у некоторых гидроидов — *Tubularia*, *Corymorpha nutans* — гидроплазма перемещается равномерно, так как движется в пределах ценосарка по независимым параллельным каналам. Однако у всех остальных исследованных к настоящему времени гидроидов гидроплазма перемещается поочередно то в одну, то в другую сторону по единому каналу ценосарка. У этих же гидроидов обнаружена связь между перемещениями гидроплазмы и пульсациями верхушек роста (Huxley, de Beer, 1923; Saint-Hilaire, 1930), которая в дальнейшем более подробно была исследована на гидроиде *Clytia johnstoni* (Hale, 1960). Методом цейтраферной микрокиносъемки было установлено, что пульсации свойственны не только верхушкам роста и гидрантам, но и вообще тканям большинства гидроидов. У *Cordylophora* sp. были обнаружены даже перистальтические волны сжатия и расширения просвета ценосарка, с которыми и связали перемещения гидроплазмы в колонии (Fulton, 1963).

Для дальнейшего развития познания функционирования распределительной системы у гидроидов необходимо иметь более полное представление о порядке гидроплазматических течений. В первую очередь следует дать общую характеристику перемещений гидроплазмы в колонии, поскольку такого описания до сих пор нет. Это и составляет предмет данной статьи, которая основана на результатах собственных исследований, выполненных преимущественно на гидроиде *Dynamena pumila* (L.). Основные выводы были нами проверены также на гидроидах: *Obelia longissima* (Pallas), *Clava multicornis* (Forskal), *Coryne tubulosa* (M. Sars), принадлежащих не только к разным семействам, но и к разным подотрядам гидроидов, что позволяет считать полученную характеристику достаточно общей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Колониальный гидроид *Dynamena pumila* (L.) (сем. *Sertulariidae*, подотр. *Thecaphora*) относится к числу высокоорганизованных в морфологическом отношении гидроидов (Наумов, 1960). В колонии различают: нитевидную гидроризу, подразделяющуюся на отдельные столоны, и побеги, на которых гидранты расположены в два ряда строго супротивно. Все побеги и столоны растут апикально — своими верхушками роста, которые представляют собой специальные органы роста и морфогенеза. Гидрориза и стволы побегов составляют общее тело колонии — ценосарк, который соединяет зооиды между собой. Весь ценосарк, включая верхушки роста, покрыт тонким хитиновым перисарком.

Морфология, рост и биология *D. pumila* к настоящему времени нами подробно изучены (Марфенин, 1973, 1974, 1977; Карлсен, 1980, 1982), что позволяет использовать этот вид в качестве удобного объекта для физиологических исследований.

D. pumila широко распространена в наших северных морях, обитает на нижней литорали и верхней сублиторали на водорослях и камнях в местах с достаточно сильным течением. Разработана простая методика культивирования гидроида в лабораторных условиях (Бурыкин и др., 1984), при которой рост и жизнедеятельность объекта практически такие же, как и в естественных условиях (Карлсен, 1980).

Исследование перемещений гидроплазмы в колонии проводили визуально под микроскопом. Для этого колонии выращивали на стеклах из отдельных побегов (Crowell, Rusk, 1950) или из мелких колоний, перенесенных без повреждения с водорослей (Карлсен, 1982).

Для изучения пульсаций ценосарка применяли цейтраферную микрокиносъемку. Пульсации регистрировали также в некоторых случаях визуально с помощью окуляр-микрометра через равные промежутки времени (30 или 15 с).

D. pumila обладает полупрозрачным ценосарком, а частицы пищи и клетки в гидроплазме позволяют исследовать ее перемещения без применения специальных маркеров. Колония при визуальном методе изучения перемещений гидроплазмы не испытывает никакого внешнего воздействия, и ее жизнедеятельность не отличается от нормальной.

Учет размеров и строения колонии проводили по методике картирования (Марфенин, 1980), саму работу вели на Беломорской биологической станции МГУ с 1973 по 1983 г.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика перемещений гидроплазмы. 1. Главная особенность перемещений гидроплазмы в рассматриваемом типе распределительной системы — непостоянство направления и скорости движения. Эта черта гидроплазматических течений в колонии была отмечена еще Каволини (Cavolini, 1813). Гидроплазма сначала со все возрастающей скоростью перемещается в одном направлении по ценосаркальной трубке, затем ее течение ослабевает до полного замирания. После более или менее продолжительной диапаузы (которой может в ряде случаев и не быть) движение возобновляется в противоположном направлении, вновь сначала скорость течения возрастает, затем падает и далее происходит очередное изменение направления движения.

2. Скорости перемещений гидроплазмы могут варьировать в широких пределах как в течение одного цикла (от диапаузы до диапаузы), так и в зависимости от функционального состояния колонии. Максимальная из зарегистрированных нами по движению частиц в гидроплазме скорость была 0,8 мм/с. Все перемещения гидроплазмы мы делим на два типа: магистральные — сильные и достаточно продолжительные течения со скоростями примерно 0,2—0,8 мм/с и компенсаторные — слабые течения разной продолжительности со скоростями менее 0,2 мм/с, а также более сильные, но непродолжительные течения.

Магистральные течения пронизывают значительную часть колонии, и именно в них происходит транспорт пищи и клеток на значительные расстояния в колонии. Компенсаторные течения имеют малые скорости и носят локальный характер, поэтому их транспортная роль невелика.

3. Протяженность гидроплазматического течения редко совпадает с размерами колонии. Обычно течение одномоментно охватывает лишь часть колонии: в то время как в одном конце колонии оно уже началось, в другом конце продолжается фаза покоя. Когда же течение дойдет до противоположного конца, то в первом уже наступает фаза покоя или разворачивается обратное течение. В небольших и слаборазвитленных колониях сильное гидроплазматическое течение обычно проходит по всей колонии, хотя его одномоментная протяженность может быть меньше размеров колонии. В больших и сильноразвитленных колониях течение нередко проходит лишь в пределах части колонии. Дать количественную характеристику типичной протяженности гидроплазматического течения в колонии трудно, так как она зависит от функционального состояния и размеров колонии. Например, в колониях средних размеров с длиной гидроризы более 100 мм одномоментная протяженность магистрального гидроплазматического течения нередко бывает более 50 мм.

4. Продолжительность гидроплазматического течения в отдельной точке и в целом от момента его начала в колонии до полного прекращения, естественно, различается. В последнем случае продолжительность течения тесно связана с размерами колонии. Продолжительность же течения в одной точке меньше зависит от размеров колонии и представляет собой важную характеристику, которая легко может быть использована при изучении функционального состояния колонии. Под продолжительностью гидроплазматического течения подразумевается время от его начала до окончания в одном направлении. Продолжительность перемещения гидроплазмы в одном направлении может быть от нескольких секунд до нескольких минут.

5. Дальность перемещения гидроплазмы зависит от размеров и функционального состояния колонии. Она может быть установлена двумя способами: 1) прослеживанием перемещения отдельной частицы в потоке гидроплазмы и 2) расчетным методом, используя произведение средней скорости данного гидроплазматического течения на его продолжительность. Последний способ дает, как правило, завышенные результаты. По нашим данным, дальность перемещения гидроплазмы за один акт магистрального гидроплазматического течения примерно равна протяженности течения. Были зарегистрированы перемещения частиц в гидроплазме на расстояние до 50 мм.

6. Периодичность течений гидроплазмы становится заметной при длительном наблюдении и регистрации их. Оказывается, что у магистральных течений время между двумя последующими одинаковыми фазами (например, начало течения в данном направлении) достаточно постоянно — около 10—20 мин (до 30 мин). Коэффициент вариации продолжительности этого периода в ряде случаев при наблюдении в течение 1,5—2 ч не превышал 10% (табл. 1). Продолжительность периода также зависит от функционального состояния колонии и может меняться на протяжении нескольких часов. У других видов период магистральных течений может быть иным. Так, у *Clava multicornis* при 21°С он был лишь 4 мин.

7. Фронт гидроплазматического течения может быть обнаружен при визуальных наблюдениях. Это граница между еще неподвижной и уже находящейся в движении гидроплазмой (реально регистрируемая по частицам, взвешенным в гидроплазме). Фронт течения характеризуется направлением и скоростью. Обычно фронт перемещения гидроплазмы хорошо виден в концевых участках столонов на расстоянии около 2—6 мм от верхушки роста. В остальных местах фронт распространяющегося течения различим далеко не всегда. Часто гидроплазма приходит в движение одновременно на всем участке столона между побегами, расположенными рядом.

Таблица 1

Периодичность «магистральных» течений гидроплазмы в колониях
Dynamea pumila и *Clava multicornis*

№ колонии	Период, мин	CV, %	t° воды, °С	Продолжительность наблюдений, мин
<i>D. pumila</i>				
74	12,75	3,9	21	72
46	16,44	1,5	15	65
88	12,10	10,0	19	120
91	14,28	9,7	19	71
9	17,45	2,9	15	70
<i>Clava multicornis</i>				
1	4,0	0	21	12
1	4,0	0,1	21	21

Примечание. CV—коэффициент вариации.

8. Случаи полного отсутствия перемещений гидроплазмы в колонии или отдельных ее участках на протяжении 0,5—1 ч и более представляют собой также существенную часть характеристики описываемой распределительной системы. Гидроплазматические течения не удается зарегистрировать в колонии зимой при температуре воды ниже 0° С. Летом при положительных температурах также возможны периоды полного отсутствия заметных перемещений гидроплазмы в течение нескольких часов. По нашим наблюдениям, это, по-видимому, связано с резким изменением режима существования колонии, например ее осушением при переносе из сосуда в сосуд. То же наблюдается в пределах части колонии при ее механическом повреждении.

Причина перемещений гидроплазмы. Приведенные характеристики гидроплазматических течений позволяют, по крайней мере в первом приближении, разобраться в механизмах перемещений гидроплазмы по колонии. Благодаря исследованиям Хэйла (Hale, 1960) гидроида *Clytia johnstoni* с использованием цейтраферной микрокиносъемки стало известно, что перемещения гидроплазмы вызываются пульсациями верхушек роста столонов и гидрантов. Наше изучение с помощью того же метода гидроидов *D. pumila*, *Clava multicornis*, *Sogyne tubulosa* и *Obelia longissima* подтвердило вывод Хэйла. Оказалось, что в колониях *D. pumila* — наиболее сложно устроенных из всех перечисленных видов — активно пульсируют не только верхушки столонов, но и верхушки побегов, а также менее регулярно гидранты и со значительно меньшей, чем у верхушек роста, амплитудой сам ценосарк побегов и столонов. Иначе говоря, пульсации свойственны в большей или меньшей степени всему телу колонии (гидрофитону). Несомненно, однако, что пульсации верхушек роста доминируют в колонии, обладая наиболее правильным ритмом и наибольшей амплитудой. При этом следует отличать поперечные пульсации трубки ценосарка в непосредственно прилежащей к верхушке роста зоне (примерно на расстоянии 0,3—0,5 мм от апикальной части верхушки), о которых и писал Хэйл, от ростовых пульсаций апикальной части верхушки. В последние 15 лет ростовые пульсации были наиболее хорошо изучены, и оказалось, что они не являются пассивным следствием пульсаций ценосарка в проксимальной части верхушки, как предполагал Хэйл, а совершенно самостоятельны (Wyttensbach, 1968). Это следует из сравнения апикальных пульсаций верхушек роста столона и побега с поперечными пульсациями ценосарка на расстоянии 2 мм от конца столона. Все три записи были сделаны нами одна за другой на колонии *D. pumila* с 31 побегом, 300 гидрантами и общей протяженностью гидроризы 115 мм при температуре 12° С. Апикальные пульсации верхушек роста и поперечные пульсации столона вблизи верхушки обладали правильными и в то же время различающимися ритмами: 18 мин 50 с, $CV=9,6\%$ (верхушка побега), 13 мин 32 с, $CV=4,3\%$ (верхушка столона), 23 мин 21 с, $CV=9,30\%$ (ценосарк столона).

Таблица 2

Вариационный ряд длительности периода ростовых пульсаций у 18 растущих верхушек побегов и 44 растущих верхушек столонов, принадлежащих 15 различным колониям *Dypatena riparia*

Длительность периода, мин	Доля верхушек побегов, %	Доля верхушек столонов, %	Длительность периода, мин	Доля верхушек побегов, %	Доля верхушек столонов, %
8,0	0,0	1,4	11,0	22,2	5,9
8,5	1,2	14,2	11,5	12,4	5,5
9,0	4,9	24,2	12,0	9,9	1,8
9,5	11,0	26,5	12,5	1,2	1,4
10,0	12,4	13,2	13,0	1,2	0,0
10,5	23,5	5,9	Общее число пульсаций	81	219

Различие в ритмах ростовых пульсаций верхушек побегов и столонов подтверждается статистически при сравнении вариационных рядов их периодов пульсаций на значительных выборках при постоянной температуре 18° С. Большая часть ростовых пульсаций верхушек побегов (45,7%) имела период в пределах 10,5—11,0 мин, а большая часть ростовых пульсаций верхушек столонов (50,7%) — период 9,0—9,5 мин. Средние значения — соответственно $10,67 \pm 0,90$ и $9,63 \pm 0,95$ мин. Различие достоверно с вероятностью 0,999 (по критерию Стьюдента) (табл. 2).

Хэйл (Hale, 1960) полагал, что пульсации верхушек независимы друг от друга и порождают перемещения гидроплазмы как к себе, так и от себя, так как считал, что и сжатие, и расширение верхушки происходит активно, а не из-за притока и оттока гидроплазмы. Приведенные выше характеристики перемещений гидроплазмы в колонии противоречат этому мнению.

Наличие фронта распространения течения гидроплазмы свидетельствует в пользу активности сжатия ценосарка, при котором гидроплазма нагнетается из сжимающегося участка в другие места колонии. При активном расширении верхушки должна была бы наблюдаться иная картина — гидроплазма прежде всего начинала бы перемещаться вблизи верхушки по направлению к ней и постепенно это движение к верхушке распространялось бы на более отдаленные участки. Такого мы никогда не наблюдали.

Активность сжатия и наличие в полости ценосарка повышенного давления в том месте, где распространяется течение, доказывается также простым экспериментом с перерезкой столона во время прохождения по нему магистрального течения. После перерезки гидроплазма продолжала с силой вытекать (фонтанировать) наружу из той части, откуда шло течение, в то время как в отсеченной части, в которую течение направлялось, перемещение гидроплазмы сразу же после перерезки прекращалось. Если бы расширение просвета ценосарка и верхушек роста также было активным движителем гидроплазмы, такого результата не могло бы быть.

Иногда удается наблюдать, как довольно крупная частица пищи, соизмеримая с диаметром просвета ценосарка, застревает в русле столона, полностью его перекрывая. С этого момента гидроплазматическое течение дистальнее частицы прекращается, в то время как проксимальнее ее приток гидроплазмы продолжается, что вызывает необычное растяжение ценосарка столона перед частицей. Этот факт и без экспериментального вмешательства наглядно доказывает наличие повышения давления в полости ценосарка интактной колонии и его ведущую роль в перемещении гидроплазмы.

Наличие ритмичных магистральных течений в центральных частях колонии противоречит предположению о совершенной независимости пульсирующих верхушек роста. Напротив, этот факт означает, что пульсации верхушек каким-то образом хотя бы временно скординированы.

Пример такой упорядоченности в перемещении гидроплазмы был описан нами ранее (Карлсен, Марфенин, 1976).

Механизм координации может быть, по нашему мнению, объяснен исходя из обнаруженной Виттенбахом (Wytttenbach, 1973) на *Bougainvillia sp.* зависимости ростовых пульсаций от гидроплазматического давления в полости целентерона вблизи верхушки роста. Когда фаза сжатия (втягивания апикальной части верхушки) совпадает с сильным притоком гидроплазмы в верхушку, акт сжатия задерживается, что выглядит на графике ростовых пульсаций как разовое увеличение продолжительности периода. Это приводит к смещению фазы пульсаций, т. е. к подстраиванию пульсаций верхушки под ритм наиболее сильных перемещений гидроплазмы.

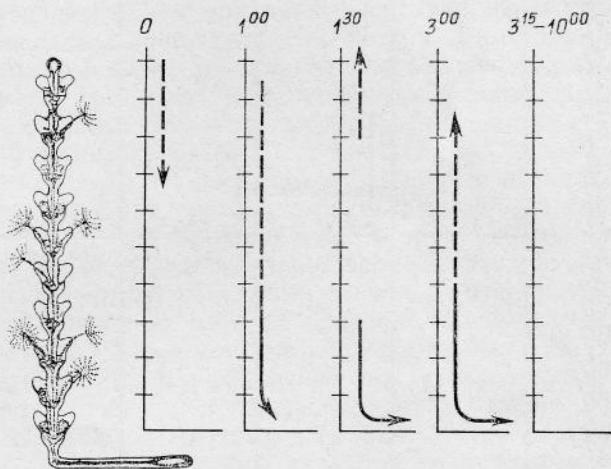


Рис. 1. Схема перемещений гидроплазмы за один цикл в модельной колонии *D. pumila*, состоящей из одного побега с 10 парами гидрантов и столона. Слева — сама колония, правее — схематическое ее изображение в разные моменты цикла (время указано сверху). Пунктиром изображены слабые перемещения, сплошной линией — сильные (объяснения в тексте)

Порядок перемещения гидроплазмы в малых колониях. Из-за большой разветвленности колонии оказывается трудно, а в ряде случаев и невозможно, уследить за последовательностью перемещения гидроплазмы в ней. Исключение представляют только небольшие молодые колонии, которые умещаются в поле зрения бинокуляра и устроены не так сложно. Для примера рассмотрим модельную колонию, выросшую из пересаженного на стекло побега *D. pumila*. Эта колония включала единственный побег из 10 пар гидрантов и столон 2 мм длиной. Состояние покоя, когда перемещение гидроплазмы отсутствует, сменяется хаотичным движением частиц в районе верхушки побега (рис. 1). Через 10—15 с область «танцующих» на одном месте в гидроплазме частиц заметно распространяется вниз по побегу. Одновременно движение частиц приобретает все более поступательный характер. В самой верхушке побега при этом становится заметным некоторое латеральное сжатие. Примерно через 1 мин с момента начала рассматриваемого периода (при 18°C) область перемещения частиц в гидроплазме достигает основания побега, а скорость перемещения может быть уже до 0,05 мм/с. Сформировавшееся течение гидроплазмы перемещается по столону и вскоре достигает его верхушки. Скорость перемещения частиц в ценосарке становится в это время наибольшей — 0,2 мм/с, хотя в средней части побега поступательное движение частиц уже прекращается, сменяясь хаотичным, а в верхней части побега обнаруживается даже слабое перемещение частиц в обратном направлении — к его верхушке. Таким образом,

в этот момент возникает «разрыв» в перемещении гидроплазмы. В течение следующих 1,5 мин место разрыва течения движется по побегу к его основанию и далее по столону к его верхушке.

К тому времени, когда место разрыва достигает верхушки столона, у верхушки побега движение частиц полностью прекращается, а в остальной части ценосарка гидроплазма медленно (со скоростью менее 0,1 мм/с) перемещается в обратном направлении (от верхушки столона).

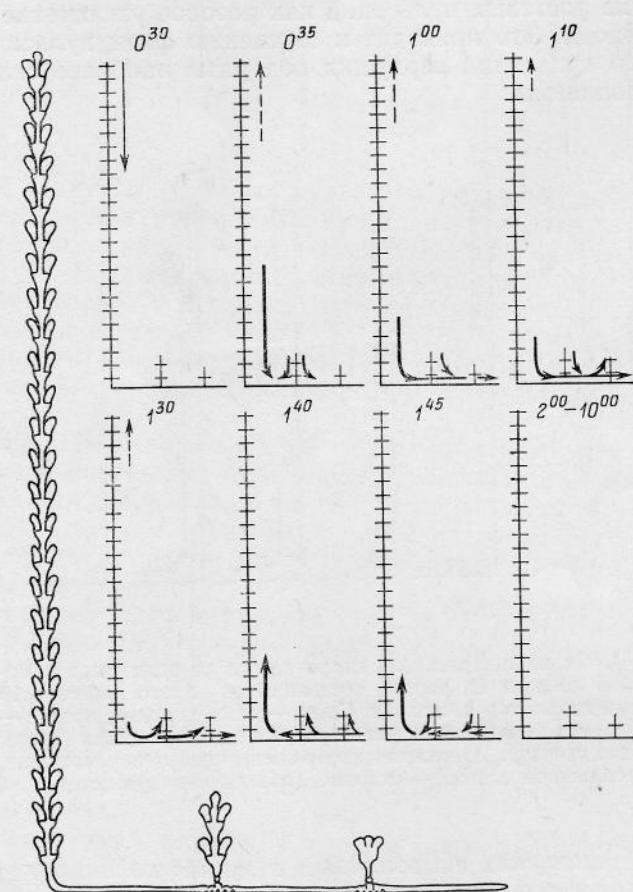


Рис. 2. Схема перемещений гидроплазмы за один цикл в модельной колонии *D. ruminata*, состоящей из трех побегов и одного столона. Слева — сама колония, правее — схематическое ее изображение в разные моменты цикла (время указано сверху). Пунктиром изображены слабые течения. В 0 мин 35 с с момента начала цикла происходит столкновение двух независимо возникших течений гидроплазмы, «побеждает» течение из более крупного материнского побега (объяснения в тексте)

В следующие 15—30 с зона прекращения движения частиц распространяется от верхушки побега на весь остальной ценосарк и наступает стадия покоя. Цикл повторяется при температуре 18°С каждые 9—10 мин.

Мы считаем, что место разрыва течения — это зона поперечного сжатия ценосарка, которая перемещается как перистальтическая волна по ценосарку, вызывая перемещение гидроплазмы: как более мощное течение к верхушке столона, так и более слабое компенсаторное течение позади себя к верхушке побега.

Более сложную картину нам удалось наблюдать на модельной колонии, состоявшей из большого материнского побега с 25 парами гидрантов, одного столона и двух маленьких побегов на нем, у которых в сумме было три пары гидрантов (рис. 2). Колония к моменту наблюде-

ния неделю не получала пищи и росла за счет постепенного рассасывания гидрантов материнского побега. Перемещения гидроплазмы имели также циклический характер, как и в разобранном выше примере.

Очередной цикл начинался в материнском побеге и развивался вначале по описанному выше образцу. Однако через 35 с после начала процесса во втором побеге также возникло течение гидроплазмы. Оба течения вышли за пределы побегов, и на участке между первым (материнским) и вторым побегом произошло их столкновение. Победило течение от более крупного первого побега. Результирующее течение направилось к верхушке столона и в третий побег, а спустя некоторое время и во второй побег. Затем наступила стадия компенсаторного противотечения, а за ней продолжительная диапауза. Процесс повторялся каждые 10 мин на протяжении всего периода наблюдения в течение 1,5 ч.

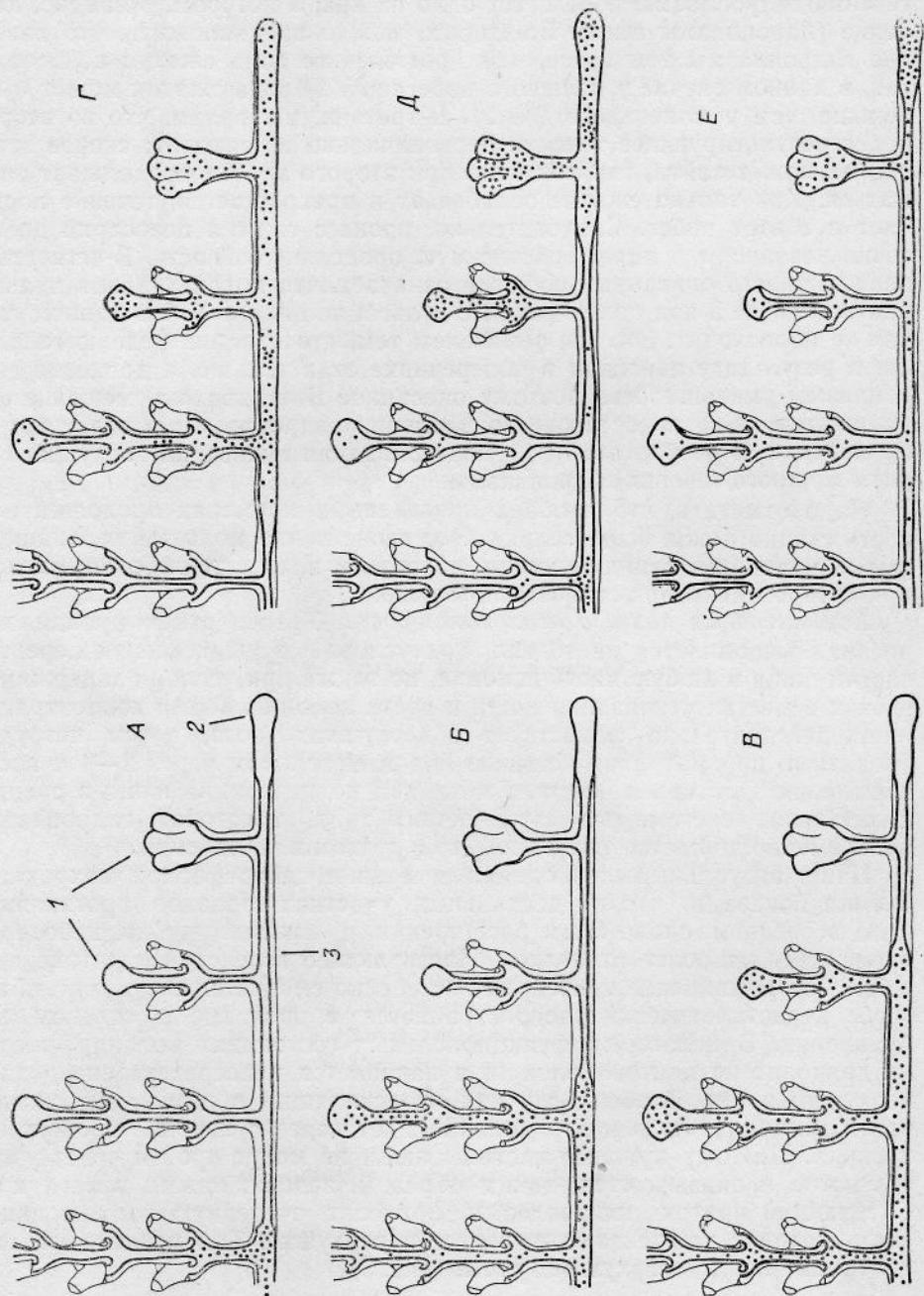
Данный пример интересен в нескольких отношениях. Прежде всего мы можем убедиться, что при взаимодействии независимо возникших течений гидроплазмы побеждает одно из них, в котором, очевидно, давление гидроплазмы выше. Во-вторых, можно предположить, что давление гидроплазмы тем выше, чем протяженнее зона сжатия ценосарка; так, в данном случае у большого побега (№ 1) зона сжатия может быть больше, чем у маленького (№ 2). В-третьих, мы видим, что во второй побег результирующее течение первоначально не заходит; скорее всего оно не может зайти, так как ценосарк второго побега продолжает сжиматься. Как только сжатие ослабевает и прекращается, течение поступает и в этот побег. Следовательно, процесс сжатия ценосарка достаточно независим и имеет собственную продолжительность. В-четвертых, периодичность описанных событий означает, что подстраивания пульсаций побега № 2 под более мощные пульсации побега № 1 в данном случае не происходит. Это мы объясняем тем, что колония неделю голодала, в результате ценосарк в поперечнике стал тоньше, а давление гидроплазмы уменьшилось. Поэтому описанное Виттенбахом смещение фазы сжатия из-за недостаточного давления гидроплазмы в верхушке не происходит. В результате нет и подстраивания пульсаций верхушки под ритм мощного течения гидроплазмы.

Надо отметить, что в обоих приведенных примерах продолжительность стадии покоя была велика. Это свойственно молодым колониям, а также колониям, существующим в режиме недостаточного кормления, при котором ценосарк становится тоньше.

Концентрация пищи в верхушках роста. Транспортная функция ценосарка выполняется не только при условии осуществления переноса частиц пищи в любую часть колонии, но также при условии задержания частиц в местах утилизации пищи и роста колонии. Такая концентрация пищи действительно существует в верхушках роста, в чем нетрудно убедиться, просматривая колонию под микроскопом через 2—4 ч после кормления. Оставался неясным механизм концентрации пищи в распределительной системе рассматриваемого типа, в которой гидроплазма попеременно движется то в одном, то в другом направлении.

Наши визуальные наблюдения и данные цейтраферной микрокиносъемки показали, что на дистальных участках столонов протяженностью в среднем около 5 мм расширения и сжатия трубки ценосарка происходят наиболее отчетливо. Наступающее вследствие притока гидроплазмы расширение ценосарка постепенно сменяется его сжатием, которое перистальтически распространяется в проксимо-дистальном направлении. В некоторых функциональных состояниях колонии сжатие не приходит из центра колонии, а начинается непосредственно позади верхушки роста. В обоих случаях происходящий в результате сжатия отток гидроплазмы в центр колонии идет через суженный просвет ценосарка. Поэтому крупные частицы пищи не могут пройти через узкое отверстие и оказываются, таким образом, задержанными в верхушке. Следующий приток гидроплазмы приносит очередную порцию пищи, часть которой также задерживается в верхушке. Так происходит концентрация пищи в верхушках роста (рис. 3).

Рис. 3. Схема концентрации пищи, приносимой течением гидроплазмы, в верхушке роста столона. Показан дистальный участок столона, в пределах которого пеносярк наиболее эластичен и подвержен периодическим сжатиям и расширениям, связанным с перемещениями гидроплазмы. Протяженность такого участка завышена примерно в 2 раза в демонстрационных целях. Концентрация пищи в верхушке столона происходит вследствие расширений и сжатий просвета пеносярка, направленных по столону дистально. А — Е — последовательные этапы цикла. 1 — верхушки роста побегов, 2 — верхушка роста столона, 3 — столон. Тонкой линией показан контур перисарка, более толстой — контур пеносярка. Точки обозначены частицы пищи (объяснения в тексте)



ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенные характеристики перемещений гидроплазмы в колонии у гидроидов позволяют представить, что лежит в основе работы их распределительной системы. Прежде всего это пульсации дистальных отделов ветвей ценосарка (столонов и побегов), которые обладают достаточно правильной периодичностью, значительной независимостью и постоянством. Активной, т. е. достаточно мощной, чтобы приводить в движение гидроплазму, является, как мы показали, фаза сжатия. В результате сжатия одних отделов ценосарка гидроплазма перетекает в другие его части, вызывая их расширение и провоцируя соответственно их сжатие. Вся система, таким образом, находится в неустойчивом состоянии, степень которого должна возрастать пропорционально увеличению внутреннего давления гидроплазмы и растяжения ценосарка колонии. Это, по нашему мнению, и служит основной причиной постепенной координации через жидкую внутреннюю среду (гидроплазму) пульсаций многочисленных и относительно независимых отделов ценосарка, что приводит в конечном итоге к их упорядоченному действию и возникновению ритмичных магистральных течений, достаточно продолжительных и быстрых для выполнения транспортной функции в колонии.

Таким образом, мы считаем, что согласованность в работе распределительной системы достигается не путем нервной регуляции и не благодаря эпителиальной проводимости, а с помощью гидравлического взаимодействия периодически сжимающихся зон колонии. Если это так, то мы имеем дело с совершенно необычной формой физиологической интеграции, которая заслуживает более тщательного специального изучения.

Так или иначе, но возможности физиологической интеграции в столь примитивной системе, как колониальные гидроиды, оказываются на удивление высоки. Несмотря на чрезвычайную разветленность колонии, невозможность перемещения гидроплазмы по замкнутому циклу и отсутствие нервной регуляции при множественности пропульсаторных органов, в колонии возникают пронизывающие ее, правильно повторяющиеся течения гидроплазмы.

Порядок развертывания течений в колонии не постоянен, зависит от функционального состояния колонии (определенного соотношением интенсивности питания, рассасывания и роста в колонии), ее размеров, температуры воды и пр. Эта лабильность позволяет распределительной системе эффективно выполнять свои функции практически при любых условиях и даже при любых повреждениях колонии. Пример такой совершенной эквифинальности сам по себе заслуживает особого внимания.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурыкин Ю. Б., Марфенин Н. Н., Карлсен А. Г. Опыт содержания морского колониального гидроида *Dynamena pumila* (L.) в лабораторных условиях. — Биол. науки, 1984, вып. 1, с. 102—106.
- Карлсен А. Г. Изучение строения, роста и процессов интеграции колоний у гидроидов при лабораторной культивации на примере *Dynamena pumila*. — В кн.: Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л.: ЗИН АН СССР, 1980, с. 34—40.
- Карлсен А. Г. Саркон как уровень организации колониальных гидроидов (*Leptolida*, *Hydrozoa*). — Докл. АН СССР, 1982, т. 263, № 2, с. 510—512.
- Карлсен А. Г., Марфенин Н. Н. Упорядоченность перемещения гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (L.) (*Thecaphora*, *Sertulariidae*). — Ж. общ. биол., 1976, т. 37, № 6, с. 917—923.
- Марфенин Н. Н. Морфология роста в колонии гидроидного полипа *Dynamena pumila* (*Hydrozoa*, *Leptolida*). — Ж. общ. биол., 1973, т. 34, № 5, с. 727—737.
- Марфенин Н. Н. Структура колонии гидроидного полипа *Dynamena pumila*. — Тр. Беломорской биол. ст. МГУ. М.: Изд-во МГУ, 1974, т. 4, с. 140—147.
- Марфенин Н. Н. Опыт изучения интеграции колонии гидроида *Dynamena pumila* (L.) с помощью количественных морфологических показателей. — Ж. общ. биол., 1977, т. 38, № 3, с. 409—422.
- Марфенин Н. Н. Основные морфофункциональные состояния колонии у гидроида *Dynamena pumila* (L.) в естественных условиях. — Докл. АН СССР, 1980, т. 255, № 1, с. 253—256.

- Наумов Д. В.* Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресных бассейнов СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 329—330.
- Allman G. J.* A monograph of the Gymnoblastic or Tubularian Hydroids. V. 1—2. L., 1871—1872, p. 1—450.
- Cavolini F.* Philipp Cavolini's Abhandlungen über Pflanzen — Thiere des Mittelmeers. Nürnberg, 1813.
- Crowell S., Rusk M.* Growth of Campanularia colonies. — Biol. Bull., 1950, v. 99, p. 357.
- Fulton C.* Rhythmic movements in Cordylophora. — J. Cell. Comp. Physiol., 1963, v. 61, p. 39—51.
- Hale L. J.* Contractility and hydroplasmic movements in hydroid *Clytia johnstoni*. — Quart. J. Microscop. Sci., 1960, v. 101, p. 339—350.
- Huxley J., de Beer C. R.* Studies in differentiation. IV. Resorption and differential inhibition in *Obelia* and *Campanularia*. — Quart. J. Microscop. Sci., 1923, v. 67, p. 473—495.
- Saint-Hilaire K.* Morphogenetische Untersuchungen der nichtzellulären Gebilde bei Tieren. Periderm der Hydroiden. — Zool. Jahrb., 1930, B. 47, S. 511—622.
- Wyttensbach C. R.* The dynamic of stolon elongation in the hydroid *Campanularia flexuosa*. — J. Exptl Zool., 1968, v. 167, № 3, p. 333—352.
- Wyttensbach C. R.* The role of hydroplasmic pressure in stolonic growth movements in the hydroid *Bougainvillia*. — J. Exptl Zool., 1973, v. 186, № 1, p. 79—90.

Московский государственный
университет им. М. В. Ломоносова,
кафедра зоологии и сравнительной
анатомии беспозвоночных

Поступила в редакцию
20.XII.1983

HYDROPLASM MOVEMENTS IN THE COLONY OF HYDROIDS, DYNAMENA PUMILA L. AND SOME OTHER SPECIES TAKEN AS EXAMPLES

A. G. KARLSEN, N. N. MARFENIN]

Biological Faculty, State University of Moscow

Summary

The hydroplasm movements in the colony are inconstant with respect to both the direction and rate. They can be subdivided in strong long-term «mainline» with the rate of up to 0.8 mm/sec and weak local «compensatory» with the rate below 0.2 mm/sec. The mainline flows can last up to several min at a distance of up to 50 mm. The longest path of individual particles in the flow roughly corresponds to its length. The mainline flows are rhythmic. Their period, about 10—20 (up to 30) min, does not coincide with that of pulsations of the stolon or hydrocaulus growth tips or shoots. They causes the local hydroplasm movements in the colony and can form the mainline flows through their interaction only. The coordination of the pulsations of numerous pacemakers is realized hydraulically. The hydroplasm movement during pulsation is induced by compression, rather than by expansion. The food transported by the hydroplasm is filtered in the growth tips due to the peculiarities of their pulsations.