

довательно, используя найденные показатели, можно подойти к количественному изучению роли гидродинамики в экологии гидроидов, в частности, в дифференцировке их экологических ниш.

IN SEARCH OF INDICES FOR THE WATER STREAM'S ACTION ON HYDROIDS RESEARCH

O. I. Maljutin, N. N. Marfenin

Moscow State University

A water stream force upon 9 colonies of the 9 hydroid species was investigated. Speed of the water stream was regulated within the limits of 0.03—0.29 m/s. Three main results of the stream action have been found: 1) a pressing of the hydroid's uprights to substrate and branches to hydrocaulus; 2) deformation of the whorl of tentacles shape up to dangle them along a strong stream; 3) a swinging or vibration of the uprights. Associating with these results the stream speed values were not the same for different hydroid species, that could be used for interpretation of the hydroid distribution.

ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ РАСПРЕДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ В КОЛОНИИ У ГИДРОИДОВ: НОВЫЙ МЕТОД И ФАКТЫ

Н. Н. Марфенин

Московский государственный университет

Гидроплазма — жидкость, заполняющая гастроваскулярную полость колонии кnidарий, большую часть времени находится в движении. В тех случаях, когда она течет постоянно в одном направлении (как, например, у кораллов *Acropora* [45] или у гидроидов *Tubularia* [94, 47]), понять общую закономерность ее перемещения в разветвленной колонии не представляет особого труда. Однако у большинства гидроидов направление и скорость перемещения гидроплазмы непостоянны: они меняются в одном месте колонии и различаются при одновременном сравнении их в разных ее участках. Неупорядоченность таких перемещений долгое время не вызывала сомнений, чем, видимо, и объясняется отсутствие исчерпывающих исследований в этой области. Тем не менее, имеются две работы, в одной из которых перемещения гидроплазмы автор связывает с пульсациями верхушек роста [144], а в другой — с перистальтикой желудочных отделов гидрантов [133]. К сожалению, из этих работ совершенно не ясно, сколь эффективно способна подобная распределительная система выполнять свои функции и как взаимосвязаны ее многочисленные пульсаторы.

Позднее результаты исследований роста и морфологической целостности колонии дали достаточно оснований предполагать возможность быстрого переноса пищи через всю колонию [44]. Возникла задача изучения функционирования столь необычной нецентрализованной распределительной системы, в которой перемещение гидроплазмы порождается множеством пульсаторов.

Методическая задача оказалась сложной, так как способов одновременной регистрации перемещений гидроплазмы в разных частях колонии не было и до сих пор нет. Поэтому нам пришлось прослеживать гидроплазматические течения (ГПТ), перемещая колонию под микроскопом, а результаты наблюдений заносить на схему колонии. Этот относительно простой способ помог нам выяснить в самых общих чертах механизм образования течений и вывести ряд закономерностей [28, 48].

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ РАСПРЕДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ «ПУЛЬСАТОРНО-ПЕРИСТАЛЬТИЧЕСКОГО ТИПА»

1. Верхушки роста и гидранты (особенно переваривающие пищу или рассасывающиеся) пульсируют, приводя тем самым гидроплазму в движение.

2. Пульсации каждой верхушки роста или гидранта по отдельности не создают мощного протяженного ГПТ и не влияют существенно на такое течение, если оно уже имеется (принцип слабого воздействия части на целое).

3. Эффективность акта пульсации как движителя гидроплазмы зависит от того, насколько пульсатор к моменту сжатия был заполнен гидроплазмой, что, в свою очередь, определяется интенсивностью ее притока из других отделов колонии. Верхушка роста или гидрант могут пульсировать независимо ни от чего, но степень влияния каждого акта пульсации на перемещение гидроплазмы определяется степенью его совпадения с формирующимся течением гидроплазмы (принцип возрастания силы действия части пропорционально соответствуя доминирующему в системе процессам).

4. Такая ситуация становится возможной благодаря неравнозначности актов сжатия и расширения пульсатора в перемещении гидроплазмы. Достаточно сильным движителем является только акт сжатия пульсатора. Благодаря этому возникает обратная положительная связь между силой сжатия пульсатора и нагнетанием в него перед этим гидроплазмы из других частей колонии.

5. По ценосаркальной трубке может идти перистальтическая волна расширения—сжатия, которая не является самостоятельной. Расширение вызывается нагнетанием гидроплазмы в данную часть трубки, что провоцирует последующее сжатие и выталкивание избыточного объема гидроплазмы дальше по трубке, поэтому перистальтическая волна не имеет постоянной скорости.

6. Благодаря эластичности стенок ценосярка перемещение гидроплазмы происходит не одновременно по всей системе. У ГПТ имеется фронт, т. е. граница между неподвижной и уже находящейся в движении гидроплазмой. Иногда фронт виден хорошо и перемещается медленно, иногда его трудно заметить, так как он перемещается слишком быстро. Вероятно, это определяется разницей во внутриволостном давлении по пути распространения ГПТ.

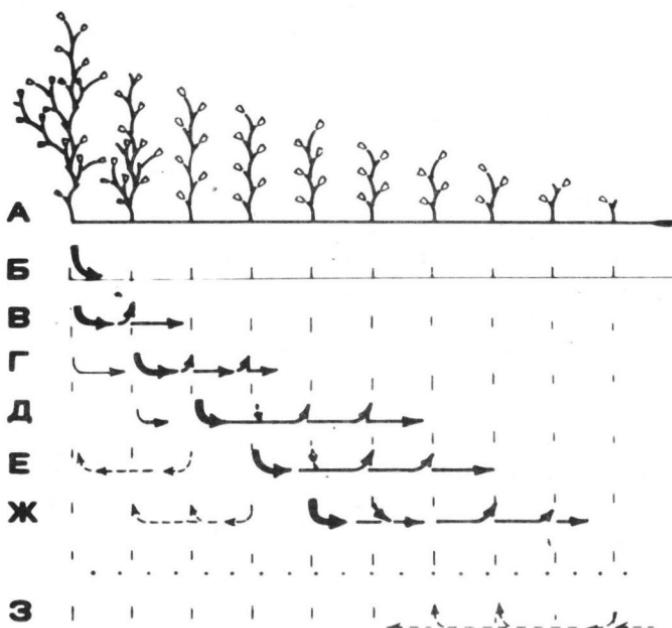


Рис. 1. Порядок перемещения гидроплазмы в листе колонии *Obelia longissima* (А) в течение одного цикла (Б—З)

Сплошные стрелки — магистральный поток, пунктирные — отток гидроплазмы. Толщина стрелок символизирует мощность потока. Между Ж и З вся совокупность течений продолжает перемещаться к верхушке столона без принципиальных изменений

7. Очередное ГПТ возникает в результате спонтанного сжатия отдельных верхушек или гидрантов какого-либо побега, преимущественно в наиболее старой части колонии (рис. 1). Поступая в ближайшие гидранты или верхушки роста того же побега, вытесненная гидроплазма провоцирует и их сжатие. Так процесс становится лавинообразным, мощность ГПТ возрастает, и оно выходит из побега в столон (рис. 1, Б). Продвигаясь по столону, ГПТ заходит в ближайший побег, вызывая в принявших гидроплазму гидрантах и верхушках ответную реакцию сжатия. Формируется течение, которое выходит из побега в столон, но не может поступить обратно в первый побег, так как в нем еще не наступила

релаксация, поэтому ГПТ движется в дистальном направлении, становясь односторонним (Рис. 1, Г). Возникает фронт течения, быстро распространяющийся по столону от основания одного побега к другому (рис. 1, Д). Наступление релаксации в первых побегах приводит к оттоку части гидроплазмы к ним (рис. 1, Е). С этого момента наблюдается разрыв потока — одна его часть по-прежнему представляет сильное дистально направленное течение, которое было названо магистральным, а другая (позади первого) направлена в противоположную сторону и имеет меньшую скорость. Это течение мы назвали компенсаторным. Весь комплекс ГПТ — фронт течения, принимающие гидроплазму побеги, выталкивающие ее побеги, место разрыва потока и группа релаксирующих после сжатия побегов — постепенно смещается обычно в дистальном направлении.

Само течение становится возможным вследствие обмена местами объемов гидроплазмы. Задняя часть столба гидроплазмы с пищей становится передней, а обедненная пищей — замыкающей. Это повторяется почти в каждом междуузлии столона.

8. Для взаимоподстраивания пульсаций достаточно, чтобы сильный приток гидроплазмы в верхушку или в гидрант сдвинул фазу пульсации у пейсмекера, что описано для ростовых пульсаций у *Bougainvillia sp.* [262].

ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОЕ ИЗМЕРЕНИЕ СКОРОСТЕЙ ГИДРОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ТЕЧЕНИЙ В ОДНОМ МЕСТЕ

Имея представление об основных закономерностях перемещения гидроплазмы в колонии, можно перейти к более точному изучению процесса, основываясь на продолжительных наблюдениях гидроплазматических течений (ГПТ) в каком-либо одном месте, т. е. к изучению ГПТ принципиально иным методом — без сканирования вдоль колонии.

Для этого не менее часа в избранном месте колонии через каждые 30 с отмечали направление и измеряли скорость ГПТ по времени прохождения взвешенными в гидроплазме частицами миллиметрового отрезка. Такая методика дает возможность определять продолжительность течения, его наибольшую и среднюю скорости, примерный объем перенесенной гидроплазмы, продолжительность фазы покоя, соотношение дистально и проксимально направленных течений и объемов перенесенной гидроплазмы, периодику ГПТ и т. д. Благодаря точным количественным измерениям стало возможным сравнение ГПТ в разных местах колонии, а также у разных видов гидроидов. Метод позволяет следить за изменением характера перемещения гидроплазмы и изучать реакцию ГПТ на различные экспериментальные воздействия.

Мы применили его для выяснения степени зависимости ГПТ от различных условий: температуры, осушения колоний, кормления гидроидов, что поможет также избежать возможных арте-

фактов при исследовании функционирования «пульсаторно-перистальтической» распределительной системы. Все опыты проводили на колониях *Obelia loveni*.

Реакция ГПТ на повышение температуры

Наблюдали ГПТ в колонии сначала при 11.5°—12.3° (колония находилась не менее 12 ч до опыта), а затем практически без перерыва при 16.8°—18.0° (добавляли в ту же кювету теплую воду). Характер ГПТ при повышении температуры изменился моментально и существенно. До повышения температуры течения были непродолжительными (обычно 0.5—1.5 мин), слабыми (средняя скорость 0.11 мм/с), редкими — 70% времени гидроплазма находилась в покое. Для таких слабых ГПТ, как правило, характерна неясно выраженная регулярность в смене направления течения (рис. 2, А).

При скачкообразном повышении температуры воды на 4.5° ГПТ сразу же стали более продолжительными (в среднем 5 мин), более быстрыми (средняя скорость 0.18 мм/с), с ясно выраженным периодичностью и сменяемостью направлений течения (рис. 2, Б). Теперь уже период покоя составил только 43%.

Реакция ГПТ на осушение колонии

При перекладывании стекол с колониями из аквариума в кювету для наблюдений ГПТ возможно кратковременное осушение колонии. Нас интересовало, не влияет ли это на характер ГПТ. Был проведен опыт, в котором ГПТ наблюдали до и после трехминутного осушения колонии, при температуре воды 17.5°—18.0°. Общий характер ГПТ остался неизменным — ясно выраженная ритмика, продолжительность течений до и после осушения была около 3 мин, общий вид реограмм весьма сходен. Однако после осушения несколько увеличился период ГПТ (был 7, стал 9 мин), уменьшилась средняя скорость ГПТ (от 0.15 до 0.13 мм/с), увеличилась доля покоя (от 17.5% до 30.0%). В результате на четверть снизился суммарный объем перемещенной гидроплазмы. Все это свидетельствует о некотором снижении активности распределительной системы, вероятно, за счет ее частичной функциональной разбалансированности.

Влияние анестезии гидрантов на ГПТ

Перемещение гидроплазмы создается пульсациями верхушек роста и гидрантов. Применяемый нами метод позволяет соотнести их роль в этом процессе. Анестезировали гидрантов добавлением раствора хлористого магния в дистиллированной воде с сохранением изотоничности исходной морской воды. Опыт

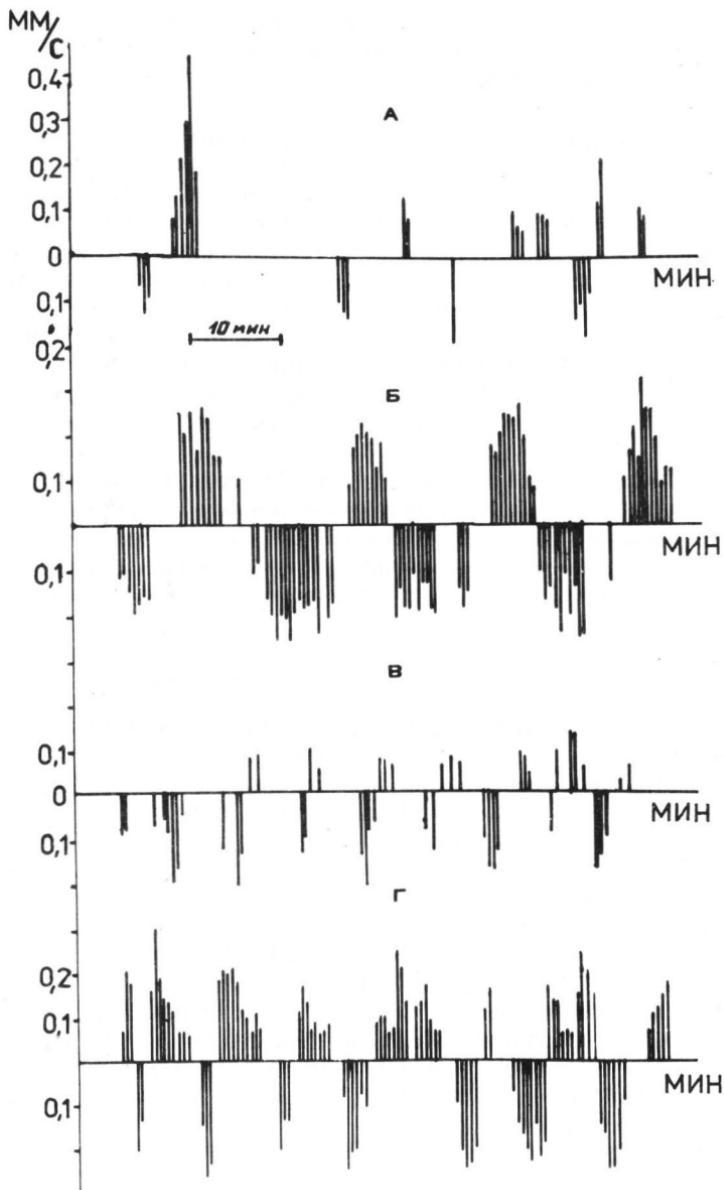


Рис. 2. Диаграммы изменений скоростей перемещения гидроплазмы в столоне у *Obelia loveni* при длительном наблюдении в одном месте
А — при температуре 12° С, Б — при температуре 17—18° С, В — при действии хлористого магния, Г — через 1 час после отмыки хлористого магния. По оси абсцисс — время (мин), по оси ординат — скорость течения (мм/с) в одну или в противоположную сторону

проводили при температуре 19.5° — 20.0° . Сразу после добавления магния характер ГПТ резко изменился (рис. 2, В). Продолжительность течений в одну сторону уменьшилась от 3.0 до 0.6 мин, а в другую — от 3.1 до 1.0 мин. Периодичность ГПТ сохранилась, но средний период уменьшился от 9 до 6.7 мин. Однонаправленные течения (т. е. движение в одну сторону) перестали быть направленными. Скорость ГПТ в противоположных направлениях стала существенно различаться: в одном — 0.07 мм/с, а в другом — 0.14 мм/с. Продолжительность покоя возросла вдвое. В результате всех этих изменений объем перенесенной за час гидроплазмы уменьшился более чем вдвое.

После отмычки в течение часа от магния в колонии восстанавливались активные мощные ГПТ, причем более мощные как раз в том направлении, в котором при анестезии они были слабее (рис. 2, Г). Это объясняется тем, что в той части колонии, откуда происходили более мощные ГПТ, было существенно больше гидрантов. Период снова стал около 9 мин. Средняя продолжительность ГПТ: в одну сторону — 2.5 мин, в другую — 4.4 мин. Возросла и средняя скорость: в одну сторону от 0.07 до 0.12 мм/с, в другую — до 0.17 мм/с. Период покоя сократился от 62.5% до 19.2%. Объем перенесенной гидроплазмы возрос в 2.7 раза. Все это — признаки возросшей активности распределительной системы. В то же время система ГПТ еще не вернулась в исходное состояние. О ее частичной несбалансированности свидетельствуют различия в характеристиках разнонаправленных ГПТ. Оценивая роль гидрантов в функционировании распределительной системы по изменению объема переносимой за единицу времени гидроплазмы, можно предположить, что на них долю приходится такая же нагрузка по перемещению гидроплазмы, что и на верхушки роста.

Реакция ГПТ на кормление колонии

Поступление в колонию пищи, во-первых, активизирует пульсации гидрантов, а во-вторых, увеличивает объем гидроплазмы. И то, и другое должно сказываться на характере ГПТ. С целью проверки этого предположения был поставлен опыт, в котором использовали колонию, получавшую 20 дней строго определенное количество пищи — по 5 науплиусов артемии в день. В колонии регистрировали ГПТ в течение 3 ч после кормления, во время которого колония получила 50 науплиусов.

Кормление привело к быстрому уменьшению периода ГПТ с 9.3 до 6.2 мин, уменьшению средней скорости течений с 0.17 до 0.13 мм/с, резкому уменьшению продолжительности покоя с 39% до 0.8%. За счет всего этого увеличился объем перемещенной за час гидроплазмы в 1.3 раза. Течения стали прерывистыми, толчкообразными.

В течение последующих 3 ч характер ГПТ несколько изменился, но не вернулся к исходному состоянию. Это свидетельствует о продолжительности влияния кормления на функционирование распределительной системы (рис. 3).

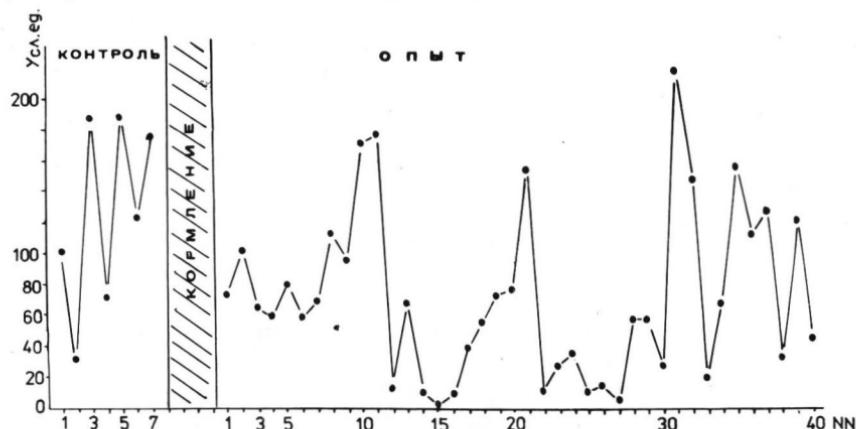


Рис. 3. Мощность гидроплазматических течений до и после интенсивного кормления (на графике — вертикальная полоса)

По оси абсцисс — номер течения по порядку (в одну сторону), по оси ординат — мощность гидроплазматического течения в условных единицах ($1 \text{ усл. ед.} = 0.1 \text{ мм}/\text{с} \cdot 30 \text{ с}$)

Итак, проведенные нами опыты позволяют рекомендовать новый метод для изучения широкого круга вопросов, связанных с жизнедеятельностью колониальных гидроидов, обладающих достаточно прозрачным ценосарком. Стало очевидным, что температура, кормление, осушение и, по-видимому, любые факторы, влияющие на пульсаторную активность гидрантов или верхушек роста, сказываются на функционировании распределительной системы. В то же время даже в стабильных условиях картина гидроплазматических течений не остается строго постоянной, так как результирующие трансколониальные ГПТ основаны на подвижном взаимодействии множества пульсаторов, число которых, активность и расположение все время меняются вследствие постоянного роста колонии, рассасывания ее гидрантов и пространственно неравномерного получения пищи. С помощью использованных нами показателей представляется возможным изучение взаимодействия разных частей колонии, степени ее физиологической интеграции, эквифинальности системы и формирования аутоколебательного режима т. е. фундаментальных задач биологии и кибернетики. Сами же колониальные гидроиды безусловно могут быть использованы как замечательные биологические модели примитивных самоорганизующихся систем.

В проведении экспериментов и обработке материала автору помогали А. Л. Беэр и И. И. Зайнев, которым он выражает благодарность.

A TRANSPORT SYSTEM ACTIVITY IN THE HYDROID COLONY:
A NEW METHOD AND EVENTS

N. N. Marfenin

Moscow State University

A new method of quantitative study of a hydroids colony transport system activity consist in a regular (every 30 s) registration of the hydroplasm moving direction and velocity during at last 1 hour. This method permits to get some parameters: period, average and maximum velocity extenstion of a hydroplasma way for one cycle, transporting hydroplasma volume and so on. There was recognised for *Obelia loveni* (Campanulariidae) that temperature changes the pours in the hydroplasma streams cycle (HSC). A draining of colony for 3 min gives smaller result, which nevertheless obviously debalanced transport process. Feeding of the colony gives a shortening of HSC cycle and reducing of an average velocity so as relaxation stage. This result may be recognised during few hours. The MgCl₂ solution in sea water breaks off the hydranths pulsations, which decreases HSC activity by half.

МОРФОГЕНЕЗЫ И КЛЕТОЧНЫЕ ПРОЦЕССЫ
У ГИДРОИДНЫХ ПОЛИПОВ OBELIA LOVENI
И CLAVA MULTICORNIS

Д. Г. Полтева, В. В. Донаков, Л. Г. Маркова

Ленинградский государственный университет

Клеточный состав гидроидов характеризуется небольшим числом дифференцированных клеток и относительным постоянством динамики клеточных популяций при физиологической регенерации полипов. Колониальные гидроиды дают возможность изучать гаметогенную дифференциацию клеток при переходе к половому размножению, поскольку гаметогенез, оплодотворение и эмбриональное развитие происходят в гонангиях колонии *. В эмбриогенезе гидроидов дифференцируются клеточные линии: эпителиально-мышечные клетки (*ЭМК*) эпидермы, *ЭМК* гастродермы и система стволовых интерстициальных клеток (*ССИК*), локализованная преимущественно в эпидерме. Она представлена рядом клеточных популяций: клетки-родоначальницы — большие *IK*, коммитированные предшественники кнidoцитов — малые *IK*, нервные клетки, некоторые типы секреторных клеток; часть дериватов *IK* — зимогенные клетки и гоноциты перемещаются в гастродерму [65, 1]. Использование методик авторадиографии, моноклональных антител и различных трансплантаций позволило выявить отдельные клеточные популяции, их трансдифференциро-

* Речь идет о видах, у которых отсутствуют свободноплавающие медузы.