

того, известно, что возможен транспорт белков через цитоплазму клеток в межклетники (пиноцитозный комплекс в клетках кишки новорожденных млекопитающих [91]).

В пользу второго предположения говорят данные о существовании пиноцитозных каналов в базо-латеральной области клеток некоторых беспозвоночных [27], а также позвоночных животных [129], где происходит наиболее интенсивное поглощение маркера.

Появление *PX* в межклетниках и везикулах эпидермальных клеток можно объяснить ее проникновением через мезоглею, которая, по-видимому, обладает способностью пропускать *PX*.

Подводя итог, можно сказать, что межклетники и внутриклеточные вакуоли пищеварительных клеток, а также мезоглея играют важную роль в пищеварительных и транспортных процессах. Возможно, что таким образом эпидермальные клетки гидроидов снабжаются белками и другими необходимыми веществами.

DIGESTION OF COLONIAL HYDROIDS: HORSERADISH PEROXIDASE ABSORPTION IN THE GASTRODERMAL CELLS OF OBELIA LOVENI (CAMPANULARIIDAE, HYDROZOA)

H. P. Makarenkova

Zoological Institute Ac. Sci., USSR, Leningrad

Protein absorption in the colonial hydroid *Obelia loveni* was investigated by electron microscopic cytochemistry using horseradish peroxidase (HRP) as a tracer. HRP was injected into the gastric cavity with the help of micropipet. After HRP injections the pieces of colonies were fixated at selected intervals and processed for electron microscopy using the technique of Adams and Graham, Karnovsky for demonstration of HRP activity.

The HRP absorption was noted for absorptive and zymogenetic cells. Mucous cell did not show evidence of HRP uptake. At the short intervals (10—0 s, 15 min) in the absorptive cells HRP is absorbed by pinocytic invagination of the apical plasmalemma and appears to be localized in discoidal vesicles and smooth microvesicles. At the long interval (30—60 min) HRP is localized in macrovesicles, vacuoles, mezoglea and intracellular space between gastrodermal and epidermal cells and also in microvesicles near lateral cytoplasm absorptive cells. Probably the macrovesicles, vacuoles, mezoglea are important sites of intracellular transport and digestion.

ВЫБОР ПОКАЗАТЕЛЕЙ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ ВОЗДЕЙСТВИЯ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ВОДЫ НА ГИДРОИДОВ

O. I. Malutin, N. N. Marfennin

Московский государственный университет

Сила и характер перемещения воды, наряду с другими важнейшими экологическими факторами, определяют распространение колониальных гидроидов в море [201, 243, 99]. Эксперименты

в лабораторных условиях, проведенные ранее одним из авторов данной работы [46], позволили установить, что разным видам гидроидов присущи свои оптимальные значения скоростей обтекания колоний водой, при которых они лучше всего растут. Было одновременно выяснено, что последнее связано с успехом захвата гидрантами пищи. Таким образом, возникла задача сравнительного изучения поведения различных гидроидов в потоке воды с целью выявления обстоятельств, мешающих гидрантам эффективно охотиться. Это позволило бы лучше разобраться в экологии гидроидов и понять, на чем основано разделение экологических ниш между ними. Данная статья посвящена первому этапу работы, на котором был осуществлен поиск наиболее перспективных показателей сравнения.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

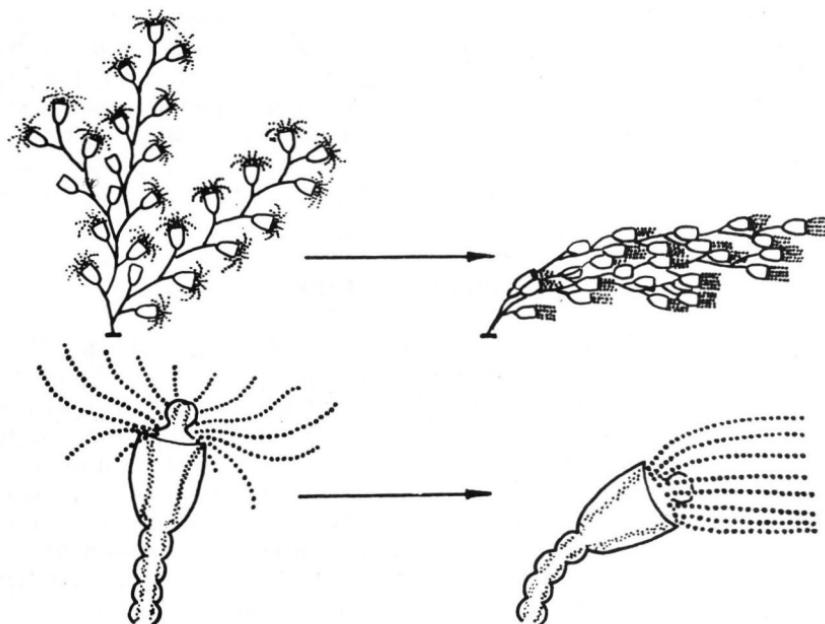
Работа проводилась на Беломорской биостанции МГУ в 1985 г. Отдельные колонии помещали в струю воды, создаваемую внутри аквариума ($500 \times 330 \times 330$ мм) помпой с выходным отверстием диаметром 18 мм. Скорость струи можно было регулировать в пределах 0.03—0.29 м/с (скорость определяли с помощью киносъемки по движению науплиусов артемии). Часть колоний (*Obelia loveni*, *O. flexuosa*, *O. longissima*) была выращена на стеклах, которые закрепляли параллельно потоку, как можно ближе к соплу помпы, так, что расстояние от него до исследуемых колоний обычно было 50—70 мм. Часть колоний (*Obelia geniculata*, *Dynamena rutila*, *Clava multicarinata*) была на естественных субстратах (водоросли), которые закрепляли таким же образом, что и стекла. Большие побеги *Hydrallmania jalcata* и *Abietinaria abietina* закрепляли на иглоподобном держателе и вносили его в струю на расстоянии 20 мм от сопла помпы так, чтобы побег был ориентирован по течению. Регистрацию состояния побегов и гидрантов осуществляли с помощью макрофотосъемки, а также киносъемки («Красногорск», 16 мм). Недостаток метода заключается в том, что скорость течения существенно уменьшается по мере удаления от оси струи. Поэтому мы всякий раз специально следили за тем, чтобы колонии оказались в центре струи.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Непосредственные наблюдения через бинокуляр за состоянием побегов и гидрантов исследуемых гидроидов в спокойной и подвижной воде позволили выявить три группы факторов, влияющих на успех захвата добычи гидрантами.

В спокойной воде у всех гидроидов гидранты были с расправленными и напряженными щупальцами, расположенными венчиками или, как у *C. multicarinata*, торчащими в разные стороны.

Ветви у побегообразующих гидроидов, отходя под определенным углом (около 60°) от ствола, позволяли колониям охватывать наибольший (относительно их размеров) объем окружающего пространства (рис. I, слева).



Действие потока воды на колонии гидроидов

Слева — побег (сверху) и гидрант (снизу) *Obelia* в покое, справа — они же в потоке

В подвижной воде картина была иной. Побеги на достаточно сильном течении налегали друг на друга, а боковые ветви прижимались к стволу. В результате объем охвачиваемого колонией пространства снижался. Гидранты при сильном течении воды не могли удерживать свои щупальца в рабочем ловчем положении. Они вытягивались вдоль течения. Венчик становился похожим на метелку, а при еще более сильном течении — на кисточку (рисунок, справа). Естественно, что способность зажимать добычу при этом значительно уменьшалась. Кроме того, поток воды вызвал раскачивание побегов, которое ускорялось при усилении течения. Возрастание частоты раскачивания вызывало вибрацию побегов.

Перечисленные последствия влияния перемещения воды на положение побегов и гидрантов проявились у исследованных видов гидроидов при разных скоростях течений. Результаты сравнения мы приводим по обсуждаемым показателям.

Наклон побегов и угол между ветвями и стволом

Наиболее гибкие побеги — у *O. loveni*. Уже при скорости течения 0.03 м/с они начинали наклоняться к субстрату. Одновременно уменьшался угол между боковыми ветвями и стволом, причем при скорости течения 0.06 м/с боковые ветви оказывались прижатыми к стволу.

У остальных видов наклон побегов к субстрату начинал проявляться лишь при скорости течения не менее 0.06 м/с. Уменьшение угла между боковыми ветвями и стволом у *O. longissima* можно заметить лишь при скорости течения не менее 0.1 м/с, а у *O. flexuosa* — не менее, чем 0.19 м/с. Данных по *O. geniculata* получить не удалось, так как все побеги были неразветвленными. У *D. pumila* явного уменьшения угла между боковыми ветвями и стволом не было обнаружено даже при наибольших скоростях течения.

Положение щупалец

При малых скоростях течения — 0.03—0.04 м/с — у всех сравниваемых видов гидрондов щупальца оставались расположеными в виде венчиков. При 0.06 м/с у *O. loveni* и *O. longissima*, а при 0.1 м/с у *O. geniculata* и *O. flexuosa* такое расположение щупалец нарушалось; они уже не держивались перпендикулярно телу гидранта, венчики деформировались и становились похожими на метелки. У *D. pumila* это было зарегистрировано лишь при 0.19 м/с.

Возрастание скорости течения приводило к тому, что щупальца вытягивались по течению и венчик становился похожим на узкую метелку. Это происходило у изученных видов при разных скоростях течения.

Положение гидротек

При достижении течением скорости 0.06 м/с у *O. loveni* было видно, как гидротеки начинали прижиматься течением к ветвям. У *O. longissima* это происходило при скорости не менее 0.1 м/с, а у *O. geniculata* и *O. flexuosa* лишь при 0.19 м/с. У *D. pumila* гидротеки неподвижны, так как они не имеют ножек и неотделимы от ветвей.

Вибрация побегов

У всех сравниваемых видов, кроме *O. longissima*, относительно которой не удалось получить данных, при скорости течения 0.1 м/с и более наступала вибрация верхушек побегов. У *O. loveni* это сразу же проявлялось сильно, т. е. амплитуда вибрации и захваченная вибрацией часть дистального участка побега была больше,

чем у других видов. У *D. pumila*, наоборот, вибрация при 0,1 м/с выглядела еще очень слабо. Увеличение скорости течения в исследуемых пределах приводило к усилению вибрации, что выражалось в амплитуде и длине вибрирующего участка. Особенно сильно вибрировали побеги у *O. loveni* и *O. flexuosa*, меньше — у *O. geniculata* и *D. pumila*.

Реакция на течение у других видов гидроидов

Реакцию побегов обелий и динамены на перемещение воды вокруг колонии можно считать средней. Есть виды, более и менее чувствительные к течению.

В колониях *Clava multicornis* крупные гидранты, лишенные гидротек, непосредственно отходят от столонов. Уже при скорости течения 0,04 м/с сами гидранты и их щупальца перемещением воды разворачиваются по течению. Сфера облова в результате значительно уменьшается. Таким образом, наибольшая сфера облова колонии *C. multicornis* сохраняется при затишье. Даже слабое течение, такое как 0,04 м/с, отрицательно сказывается на способности колонии облавливать окружающее пространство.

Другой пример: гидротеки стелющихся колоний *Calycella syringa* оказались очень устойчивыми в потоке воды — они не отклонялись в сторону и не вибрировали даже при скорости течения 0,29 м/с. Также у *Abietinaria abietina* боковые ветви не сгибались к стволу, и сам побег не вибрировал при этой скорости.

Побег *Hydrallmania falcata* высотой 70 мм в потоке воды сгибается по течению. При этом его проксимальные, наиболее длинные ветви первого порядка экранируют собой всю дистальную часть побега от прямого воздействия течения. Остальные, более молодые веточки оказываются в зоне затишья или значительного ослабления силы потока. В то время, как проксимальные ветви при скорости течения 0,29 м/с частично пригибаются к стволу, остальные ветви не меняют угла наклона и не вибрируют.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Проведенные наблюдения позволили представить реальное положение побегов и гидрантов в подвижной среде, которое существенно отличается от свойственного гидроидам положения в покое. Происходящие с ними изменения можно подразделить на пять основных процессов: изгиб или разворачивание побегов по течению; прижимание боковых ветвей к стволу, разворачивание гидрантов по течению; деформация венчиков щупалец; раскачивание или вибрация побегов и гидрантов. Мы убедились на основе первичных наблюдений, что для каждого вида характерно свое сочетание этих процессов. Даже у весьма близких по строению и родству видов значения скоростей течения, при которых происходят описанные изменения, оказываются различными. Сле-

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 КОЛОННИИ У ГИДРОИДОВ: НОВЫЙ МЕТОД И ФАКТЫ

Н. Н. Марфенин

Московский государственный университет

Гидроплазма — жидкость, заполняющая гастроаксулярную полость колонии книдарий, 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.