

ЗООЛОГИЯ

УДК 593.714.1

**ФУНКЦИОНИРОВАНИЕ РАСПРЕДЕЛИТЕЛЬНОЙ СИСТЕМЫ
У КОЛОНИАЛЬНОГО ГИДРОИДА *DYNAMENA PUMILA* (L., 1758)****Ю.Б. Бурыкин***(Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова; e-mail: burykin.ub@gmail.com)*

Изучены схема гидроплазматических течений (ГПТ) и закономерности перераспределения объемов гидроплазмы при трех режимах кормления (проксимальном, дистальном, равномерном) в однолучевых колониях *Dynamena pumila* (L., 1758) (Hydrozoa, Sertulariidae). Течения гидроплазмы в колониях никак не синхронизированы, а их совокупность представлена огромным разнообразием неповторяющихся вариантов; период сквозных ГПТ колеблется в широких пределах и имеет крайне высокие значения коэффициента вариации. Функционирование распределительной системы осуществляется целиком на гидравлической основе при отсутствии общеколониальных процессов интеграции и саморегуляции, а эффективность ее работы не зависит от уровня сложности колониального строения.

Ключевые слова: колониальные гидроиды, распределительная система, гидроплазматические течения, колониальная организация.

Повышение уровня колониальной организации у беспозвоночных животных, в том числе у гидроидных полипов, принято связывать с усложнением строения колоний и степенью их интеграции [1–3]. Однако результаты экспериментальных исследований указывают на отсутствие физиологических механизмов общеколониальной интеграции [4–10]. Установлено, что функционирование единственного общеколониального аппарата гидроидных полипов — распределительной системы, базирующейся на перемещениях гидроплазмы в гастроваскулярной полости с переносом пищевых частиц и дедифференцированных клеток рассасывающихся тканей — осуществляется на гидравлической основе, характерной для нематазойных организмов [8–10]. В данном исследовании изучена система течений гидроплазмы и установлены закономерности перераспределения ее объемов в сложно устроенных колониях *Dynamena pumila* (L., 1758) с ценосаркальным ростом побегов и ценосаркальным выталкиванием из них гидроплазмы в столон [7]; сделана сравнительная оценка эффективности проводящей (распределительной) системы у разных видов гидроидов.

Материал и методы

Исследования выполнены на Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова. Материал брали на литорали пролива Великая Салма и содержали в лабораторных условиях, в кристаллизаторах с ежедневной сменой морской воды под продувкой, при 10,5–14,4°C. опыты проводили при температуре около 20°C с кормлением полипов из пипетки свежевылупившимися науплиусами *Artemia*

salina. Колонии для опытов выращивали на предметных стеклах из прикрепленных к ним ниткой одиночных побегов, вычлененных из колоний, росших на бурой водоросли *Ascophyllum nodosum* [11]. В опытах использованы однолучевые колонии с 5 побегами на столоне при трех режимах кормления: проксимальном (пищу получал только проксимальный побег), дистальном, равномерном — по 5 колоний для каждого режима кормления. Регистрацию гидроплазматических течений (ГПТ) осуществляли под микроскопом ЛОМО МИКМЕД-1 (окуляр 10×, объектив 8×): пластиковую чашку Петри (с колонией на предметном стекле в морской воде) закрепляли на препаратоводителе подвижного столика и перемещали ее во время наблюдений ГПТ в двух взаимоперпендикулярных направлениях двумя винтами под столиком. Направление и протяженность ГПТ в столоне отмечали на схемах колоний, а их продолжительность фиксировали по секундомеру электронных часов. Измерения проводили в течение 1,5–2 ч после кормления (первая серия опыта) и через 2–3 ч после кормления (вторая серия). Скорость ГПТ в каждой колонии измеряли во втором или третьем междоузлии столона (на участке длиной 1,4 мм) непрерывно в течение 1 ч для всех подряд течений, отмечая их направление и протяженность (12 колоний в двух сериях: через 0,5–1,5 ч и через 2–3 ч после кормления). Время прохождения контрольного участка частицами средних размеров регистрировали с помощью ручного секундомера, проводя подряд по несколько измерений для каждого очередного течения. Поскольку скорость ГПТ нарастает постепенно, а затем, достигнув максимума, также постепенно снижается, за скорость данного потока

гидроплазмы условно принимали ее максимальное значение. Течения, которые проходили через всю колонию от проксимального побега до дистального и/или верхушки столона, а также в обратном направлении, названы сквозными.

Результаты и обсуждение

В первые 15–30 мин после кормления проглоченные гидрантами науплиусы находятся в их желудках, где происходит растворение покровов жертв; при отсутствии пищи в полости ценосарка течения гидроплазмы либо отсутствуют, либо слабо выражены. С поступлением в ценосарк пищевых частиц из желудков гидрантов ГПТ становятся значительно более частыми и протяженными. Однако они не являются в целом возвратно-поступательными, как считалось ранее [3]: из главного побега в стolon нередко выходят по 2–3 и более течений подряд, то же — в обратном направлении. Они могут быть сквозными, но чаще всего охватывают только часть колонии — это течения: сталкивающиеся, затухающие в столоне, расходящиеся при выходе из побега или сходящиеся в побег, происходящие одновременно в разных частях колонии и др. Идущий по столону поток гидроплазмы может захватывать течения, выходящие из одних побегов, и ответвляться в другие.

Поскольку период пульсаций различен у разных пульсаторов и не строго постоянен, а продолжительность выталкивания гидроплазмы у каждого из них все время меняется (от нескольких секунд до нескольких минут) [7], в колонии возникает весьма сложная, непрерывно меняющаяся система гидроплазматических течений. В целом картина перемещений гидроплазмы в колониях

выглядит весьма хаотично: течения никак не синхронизированы, а их совокупность представлена огромным разнообразием неповторяющихся вариантов. На фоне локальных перемещений гидроплазмы в колонии время от времени возникают условия для образования протяженных потоков. Такие потоки могут формироваться при сжатиях зоны пульсаций вблизи верхушек столон и внутри побегов при почти одновременном сжатии стенок нескольких междуузлий [7]. Период сквозных ГПТ у *D. pumila*, как и у других гидроидов, колеблется в очень широких пределах и имеет крайне высокие значения коэффициента вариации (табл. 1).

Это указывает, очевидно, на отсутствие в работе распределительной системы какой-либо упорядоченности, обусловленной наличием интеграционных процессов и регуляторных механизмов, что противоречит утверждениям Н.Н. Марфенина [3, 12] о присущей гидроидам общеколониальной интеграции и саморегуляции. Единственный физиологический механизм общеколониальной интеграции, на который он указывает, это “взаимоподстраивание независимых пульсаторов (гидрантов и верхушек роста)” [3]. Однако экспериментальные факты свидетельствуют о прямо противоположном [4, 7]: независимые друг от друга сжатия многочисленных пульсаторов — движителей гидроплазмы в колониях — являются главным *дезинтегрирующим* фактором единственного общеколониального аппарата гидроидных полипов.

Так как каждое конкретное перемещение гидроплазмы не имеет заметного физиологического значения, представляется целесообразным проследить перемещение и перераспределение ее объемов в колониях при разных режимах кормления.

Таблица 1

Период сквозных гидроплазматических течений (время между очередными сквозными течениями одного направления, между которыми имело место хотя бы одно сквозное течение противоположного направления)

а) через 0,5–2 ч после кормления

Виды	Средние значения, мин	Лимиты (min—max), мин	n — число измерений	CV — коэффициент вариации, %
<i>Perigonimus abyssii</i> G.O. Sars, 1874*	29,3	2–92	19	101
<i>Stauridia producta</i> Wright, 1858*	10,9	3–45	15	94
<i>Gonothyrea loveni</i> (Allm., 1859)*	17,6	5–98	55	95
<i>Dynamena pumila</i> (L., 1758)	26,8	3–76	33	80

б) через 2–3 ч после кормления

Виды	Средние значения, мин	Лимиты (min—max), мин	n — число измерений	CV — коэффициент вариации, %
<i>Perigonimus abyssii</i> G.O. Sars, 1874*	10,7	3–27	11	65
<i>Stauridia producta</i> Wright, 1858*	3,4	1–11	33	66
<i>Gonothyrea loveni</i> (Allm., 1859)*	10,1	5–19	70	33
<i>Dynamena pumila</i> (L., 1758)	23,2	4–64	38	64

*Цит. по [10].

Прежде всего, как и в случае с *G. loveni* [9], при любом способе кормления побеги с проглотившими добычу полипами преимущественно выталкивают гидроплазму в полость столона, а остальные побеги и конец столона преимущественно ее принимают. После кормления гидрантов *проксимального* побега гидроплазматические течения имеют преимущественно дистальную направленность. Поскольку средняя скорость идущих по столону потоков в обоих направлениях одинакова (как показали измерения при всех способах кормления), а их суммарная продолжительность пропорциональна объему гидроплазмы, можно заключить, что ее избыточный объем, насыщенный пищевыми частицами, постепенно перемещается из проксимальной зоны высокого давления в дистальном направлении, стремясь равномерно распределиться по всей колонии. После кормления *дистального* побега наблюдается, по существу, обратная картина. Отличие заключается лишь в том, что молодые гидранты маленького дистального побега с проглоченной добычей слабо выталкивают гидроплазму с пищей в полость ценосарка. В итоге результирующее перемещение избыточного объема гидроплазмы с пищевыми частицами охватывает в основном лишь дистальную половину колонии, обеспечивая более высокий темп ее роста по сравнению с проксимальным кормлением при тех же рационах [13]. После *равномерного* кормления избыточная гидроплазма, насыщенная частицами пищи, постепенно перемещается из побегов в столон и зачаток дистального побега. При этом давление гидроплазмы на концах колонии оказывается выше, чем в ее середине, в результате чего концевые побеги с питавшимися гидрантами преимущественно

выталкивают гидроплазму в столон, а срединные побеги и непитавшийся зачаток дистального побега преимущественно ее принимают. Кроме того, более крупные размеры проксимального побега позволяют ему с большей силой выталкивать гидроплазму в столон по сравнению с другим концом колонии, что приводит к преобладанию сквозных дистальных течений над проксимальными. То же самое имело место в колониях *G. loveni* [9].

Через 2—3,5 ч после кормления доля протяженных и сквозных течений, а также скорость течений существенно увеличиваются (табл. 2). Поскольку до начала кормления протяженные ГПТ в колониях, как правило, отсутствуют, “прокачка” почти стоячего столба гидроплазмы в полости ценосарка требует определенного времени. Это связано с постепенной активизацией сжатий пульсаторов, все более удаленных от мест поступления в колонию пищи по мере проникновения в них гидроплазмы с пищевыми частицами (участки стволов побегов, полость зоны пульсаций на конце столона), что сопровождается увеличением протяженности и скорости ГПТ. После того как избыточный объем гидроплазмы, обогащенный пищевыми частицами, равномерно охватит всю колонию (примерно через 2 ч после кормления), сила сжатий заполненных гидроплазмой пульсаторов существенно возрастает [3]. На этом фоне более частые и продолжительные сквозные течения периодически вызывают переполнение гидроплазмой полостей пульсирующих участков на противоположном конце колонии, продолжительные сжатия которых все чаще совпадают с выдавливанием гидроплазмы из соседних пульсаторов, — в результате на этом конце колонии возникают условия для формиро-

Таблица 2

Протяженность и скорость гидроплазматических течений

а) через 0,5 — 1,5 ч после кормления

Виды	Доля протяженных течений, включая сквозные	Средняя скорость течений, мм/с	Показатель эффективности проводящей системы (доля × ср. скорость, усл. ед.)
<i>P. abyssi</i> *	17% (<i>n</i> = 1237)	0,26 ± 0,01 (<i>n</i> = 185)	4,4
<i>S. producta</i> *	30% (<i>n</i> = 558)	0,51 ± 0,02 (<i>n</i> = 148)	15,3
<i>G. loveni</i> *	47% (<i>n</i> = 659)	0,28 ± 0,01 (<i>n</i> = 260)	13,2
<i>D. pumila</i>	30% (<i>n</i> = 700)	0,26 ± 0,01 (<i>n</i> = 250)	7,8

б) через 2—3 ч после кормления

Виды	Доля протяженных течений, включая сквозные	Средняя скорость течений, мм/с	Показатель эффективности проводящей системы (доля × ср. скорость, усл. ед.)
<i>P. abyssi</i> *	57% (<i>n</i> = 147)	0,56 ± 0,02 (<i>n</i> = 70)	33,1
<i>S. producta</i> *	70% (<i>n</i> = 121)	0,82 ± 0,03 (<i>n</i> = 52)	57,4
<i>G. loveni</i> *	62% (<i>n</i> = 455)	0,30 ± 0,01 (<i>n</i> = 146)	18,6
<i>D. pumila</i>	47% (<i>n</i> = 487)	0,32 ± 0,01 (<i>n</i> = 123)	15,0

Примечание: протяженные течения охватывали 3 и более междоузлий столона, *n* — число измерений; *цит. по [10].

вания мощного обратного течения, которое может пройти через всю колонию и создать в свою очередь на другом ее конце область повышенного давления и т.д. Столб гидроплазмы в полости колонии таким образом “раскачивается” [9], а сквозные течения становятся более быстрыми и ритмичными (табл. 2), а на некоторых временных отрезках даже возвратно-поступательными, что, однако, не является общим правилом.

Распределительную систему колониальных гидроидов можно рассматривать и как проводящую с оценкой ее эффективности у разных видов (табл. 2). В первые 1,5 ч после кормления доля протяженных течений оказалась наибольшей в колониях *G. loveni*, а у *S. producta* и *D. pumila* она несколько ниже, но одинакова, хотя различия в сложности строения их колоний более чем значительны; наименьшее же значение этой величины — у *P. abyssi* с мелкими гидрантами. Средняя скорость течений гидроплазмы наибольшая у *S. producta*, а у *P. abyssi* при таком же строении колоний — в 2 раза меньше, как и у двух других гидроидов, имеющих колонии с побегами. Через 2—3 ч после кормления благодаря активизации ГПТ доля протяженных течений и их скорость в колониях всех видов гидроидов заметно возрастают, однако эффективность проводящей системы по этим двум параметрам оказывается наибольшей у *S. producta* с наиболее просто устроенной колонией (табл. 2). Все это, очевидно, свидетельствует об отсутствии корреляций между архитектурной сложностью колоний и степенью эффективности их проводящей системы. Ранее это было показано для колониальных гидроидов с сидячими на столонках гидрантами (к ним, по всей вероятности, относится изучавшаяся ранее *Campanularia platycarpa* Bale [14]) в сравнении с *G. loveni*, имеющей побеги [10].

В целом же можно утверждать, что функционирование распределительной (проводящей) системы у *D. pumila*, как и у других колониальных гидроидов [9, 10], осуществляется целиком на гидравлической основе: 1) само возникновение в колонии заметных ГПТ обусловлено поступлением в полость ценосарка пищевых частиц с повышением давления в пульсирующих участках, активи-

зацией их сжатий и усилением выталкивания из них гидроплазмы, движение которой приобретает характер течений; 2) побеги с проглотившими добычу гидрантами, в которых концентрация пищевых частиц, а значит, и давление гидроплазмы более высокие, преимущественно выталкивают ее в столон, в то время как остальные побеги, в которых давление гидроплазмы ниже, преимущественно ее принимают; 3) протяженные течения, выходящие из побегов, формируются при почти одновременном сжатии нескольких пульсирующих участков ствола, временно образующих область повышенного давления в побеге; то же самое происходит на конце столона во время сжатия протяженной зоны пульсаций, способной выталкивать значительный объем гидроплазмы; 4) гидроплазма всегда перетекает из области более высокого давления в область низкого, благодаря чему ее избыточный объем с пищевыми частицами постепенно распределяется по всей колонии; 5) “раскачивание” столба гидроплазмы в гастроваскулярной полости колонии после получения пищи связано с попеременным возникновением области высокого давления на разных концах колонии вследствие усиления и увеличения продолжительности сжатий пульсирующих участков, принимающих встречные гидроплазматические потоки.

При этом каких-либо проявлений интеграции и саморегуляции в работе распределительной системы мы не обнаруживаем. По всей видимости, у гидроидных полипов для указанных явлений на общеколониальном уровне не существует физиологической основы. Очевидно, гидравлический принцип функционирования распределительной системы направляет развитие колониальности по метазойному пути. При полном отсутствии в колониях беспозвоночных общеколониальных регуляторных органов и регуляторных систем [2, 15], неметазойный, или растительный, тип организации колониального организма (разумеется, на основе животной природы протекающих в нем процессов) сочетается с метазойной организацией входящих в него зооидов. В этом дуализме — суть колониальной организации гидроидов и, очевидно, колониальных беспозвоночных в целом.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 626 с.
2. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных: В 2 т. Т. 1. Проморфология. М.: Наука, 1964. 432 с.
3. Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. М.: МГУ, 1993. 239 с.
4. Hale L.J. Contractility and hydroplasmic movements in the hydroid *Clytia johnstoni* // Quart. J. Micr. Sci. 1960. Vol. 101. N 3. P. 339—350.
5. Burykin Yu.B. The role of pulsations in metamorphosis of *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) planula // Zoosyst. Rossica. Suppl. 1999. N 1. P. 129—133.
6. Бурькин Ю.Б. Возникновение и формирование распределительной системы у колониальных гидроидов в процессе метаморфоза планулы // Зоол. журн. 1999. Т. 78. № 10. С. 1139—1148.
7. Бурькин Ю.Б. О механизмах направленного перемещения гидроплазмы в колониях гидроидных полипов // Труды Беломорской биостанции им. Н.А. Пер-

цова МГУ. Т. 10. М.: Т-во научн. изданий КМК, 2006. С. 19—43.

8. Burykin Yu.B. Distribution system formation in hydroid polyp development // Russ. J. Dev. Biol. 2008. Vol. 39. N 3. P. 172—180.

9. Burykin Yu.B. The principles of functioning of the distribution system in colonial hydroids // Russ. J. Dev. Biol. 2010. Vol. 41. N 4. P. 255—265.

10. Burykin Yu.B. Relay-Ray Way of hydroplasm movement in hydroid colonies // Russ. J. Dev. Biol. 2013. Vol. 44. N 2. P. 90—99.

11. Бурькин 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.

12. Марфенин Н.Н. Нецентрализованная саморегуляция целостности колониальных организмов // Журн. общ. биол. 2002. Т. 63. № 1. С. 26—39.

13. Бурькин Ю.Б. Зависимость роста и строения колонии *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) от путей проникновения в нее пищи // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология. 1993. № 1. С. 38—46.

14. Бурькин Ю.Б., Марфенин Н.Н. Рост и строение колоний гидроидного полипа *Campanularia platycarpa* Bale (Hydrozoa, Campanulariidae) // Зоол. журн. 1983. Т. 62. № 9. С. 1417—1419.

15. Марфенин Н.Н., Бурькин Ю.Б., Остроумова Т.В. Организменная регуляция сбалансированного роста гидроидной колонии *Gonothyrea loveni* (Allm.) // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 80—90.

Поступила в редакцию
10.08.2014

THE FUNCTIONING OF A DISTRIBUTION SYSTEM IN COLONIAL HYDROID *DYNAMENA PUMILA* (L., 1758)

Yu.B. Burykin

The hydroplasmic stream system and the conformities of hydroplasm volumes redistribution at three mode of feeding (proximal, distal, uniform) in uniradiate colonies *Dynamena pumila* (L., 1758) (Hydrozoa, Sertulariidae) were studied. The hydroplasmic flows in the colonies are not synchronized and the net flow is represented by a vast variety of unique variations. The period of flow-through varied very widely and had an extremely high coefficient of variation. The functioning of the distribution system is realized on the hydraulic basis in absence of general colonial processes of integration and self-regulation, and its efficiency does not depend on the level of complexity of the colonial structure.

Key words: colonial hydroids, distribution system, hydroplasmic streams, colonial organization.

Сведения об авторе

Бурькин Юрий Борисович — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова биологического факультета МГУ. Тел.: 8-499-125-23-46; e-mail: burykin.ub@gmail.com