УДК 593.714.2:591.112.3:573.7:573.22

ПОБЕГИ КАК ГЕНЕРАТОРЫ ГИДРОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ТЕЧЕНИЙ В КОЛОНИАЛЬНОМ ГИДРОИДЕ *DYNAMENA PUMILA* (L., 1758)

© 2020 г. Н. Н. Марфенин^{1, *}, В. С. Дементьев¹

¹Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных Ленинские горы, 1, Москва, 119234 Россия

**E-mail: marf47@mail.ru* Поступила в редакцию 08.07.2020 г. После доработки 17.08.2020 г. Принята к публикации 23.08.2020 г.

Колониальные гидроиды — это реальная модель нецентрализованных систем. Саморегуляция у них лучше всего проявляется в функционировании распределительной системы, выяснению закономерностей которой посвящены наши исследования. У большинства изученных видов колониальных гидроидов перемещение жидкости (гидроплазмы) внутри гастроваскулярной полости происходит в результате поперечных пульсаций гидрантов и общего тела (ценосарка). Регулярность гидроплазматических течений (ГПТ) была изучена до сих пор только в столонах колониальных гидроидов. В данной статье впервые показан порядок формирования исходящих из побега ГПТ, которые возникают за счет пульсации ценосарка ствола побега и дополнительно в результате неравенства между числом одновременно сжимающихся гидрантов и числом одновременно растягиваемых гидрантов (активно расширяться они не могут). Механизм такого несоответствия заложен в соотношении фаз сжатия—релаксации тела гидроида. Роль синхронизатора пульсаций гидрантов выполняет ценосарк ствола побега, который пульсирует ритмичнее, чем гидранты.

DOI: 10.31857/S0044459620060032

Колониальный организм у гидроидов очень похож на систему разветвленных тонкостенных трубок, заполненных жидкостью (гидроплазмой). Система замкнута: морская вода не втекает в распределительную систему и не вытекает из нее. Просвет трубчатого тела (ценосарка) ничтожен по сравнению с его длиной. Теоретически гидроплазма не может перемещаться по таким незакольцованным капиллярам, заканчивающимся тупиками. Однако гидроплазма перемещается и переносит частицы пищи по всему организму от одного конца до другого. Перемещение гидроплазмы вызвано пульсациями, но ни один из пульсаторов не подобен сердцу, так как не преобладает над другими и не прокачивает жидкость по кругу, которого нет.

Ранее нам удалось установить, как подобная пульсаторная распределительная система может транспортировать частицы на большие расстояния (Марфенин, 1985). Исследуя гидроплазматические течения (ГПТ) в столонах колониальных гидроидов, мы обнаружили, что пульсатор продуцирует короткое ГПТ, которое достигает следующих пульсаторов, инициирует их, и те в ответ сжимаются и гонят гидроплазму с частицами дальше. Все основные детали этого красивого способа формирования протяженного ГПТ усилиями множества маломощных пульсаторов были нами описаны ранее (Марфенин, 1988, 2016; Марфенин, Дементьев, 2017). Долгое время оставался нерешенным вопрос о причине появления периодичных ГПТ, выходящих из дальнего побега. Почему перемещения гидроплазмы не ограничены побегом, в котором множество своих пульсаторов, не связанных друг с другом нервной регуляцией?

Пульсации тела – одна из характерных и в то же время малоизученных особенностей представителей класса Hydrozoa. У колониальных гидроидов пульсируют все части организма: и гидранты, и общее тело организма (ценосарк), в том числе ценосарк побегов и столонов. По амплитуде пульсаций выделяются гидранты и дистальные участки ценосарка – верхушки роста побегов и столонов (Марфенин, 1993). Пульсации тела способствуют перемещению внутриполостной жидкости (гидроплазмы), содержащей пищевые частицы и дедифференцированные клетки рассасывающихся тканей. Однако перемещения частиц внутри гастроваскулярной полости трубчатого общеколониального ценосарка попеременно направлены в противоположные стороны. Такие перемещения частиц внутри трубковидного ценосарка воспринимаются как беспорядочные и непротяженные. Но среди них выделяются регулярные быстрые и продолжительные ГПТ (Марфенин, Дементьев, 2019), составляющие основу распределительной (транспортной) системы, формирование которой до сих пор остается загадочным.

Ни гидранты, ни верхушки роста не могут поодиночке породить мощные периодичные ГПТ. Для этого у них недостает объема, точнее рабочего объема – разницы между максимальным и минимальным объемами при пульсациях. Взаимодействие пульсаторов, т.е. взаимное подстраивание гидрантов и дистальных участков столонов и побегов, обладающих наибольшими рабочими объемами, способно быть причиной мощных течений гидроплазмы в колонии (Марфенин, 1993; Марфенин, Дементьев, 2017). Обычно сильное ГПТ начинается из побега и продолжается по столону, заходя в попутные побеги, что вызывает их ответную реакцию – исходящие ГПТ. Уже этот факт подтверждает гипотезу взаимного подстраивания пульсаторов, так как побег можно рассматривать как единицу пульсации. Но побег сам состоит из множества пульсаторов: гидрантов и сегментов ценосарка между ними. Как происходит их взаимодействие, вызывающее исходящее ГПТ? Почему пульсации в пределах побега не самодостаточны, т.е. не замкнуты полностью друг на друга?

В своем исследовании мы зарегистрировали пульсации гидрантов и ствола побега двумя способами: при бо́льшем и меньшем увеличениях (подробности ниже), — а также при бо́льшем увеличении на участке столона под побегом определили динамику перемещения частиц, взвешенных в гидроплазме, и поперечные пульсации ценосарка столона.

Таким способом мы хотели получить ответы на следующие вопросы: 1) Как соотносятся между собой пульсации гидрантов и ствола побега во времени? Пульсируют ли они неупорядоченно, или синхронно, или в противофазе друг к другу? 2) Чем обусловлена ритмичность (периодичность) формирования исходящих из побега ГПТ? Какие пульсаторы или группы пульсаторов являются водителями ритмов (пейсмекерами)?

Мы предполагали, что между пульсаторами существует устойчивое неравновесие в перемещении гидроплазмы, выраженное в синхронных пульсациях группы гидрантов, которая преобладает по объему гидроплазмы над остальными гидрантами, пульсирующими не в такт с ними. Согласно нашей рабочей гипотезе, это и приводит к формированию исходящего из побега магистрального ГПТ вместо простого обмена порциями гидроплазмы между гидрантами в пределах побега. Однако рабочая гипотеза не подтвердилась. Механизм формирования исходящих из побега ГПТ оказался сложнее.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – колониальный гидроид Dynamena pumila (L., 1758) (Sertulariidae, Leptothecata, Hydrozoa), обитающий в зоне нижней литорали-верхней сублиторали на камнях и талломах водорослей. Колониальный организм (для краткости, колония) D. pumila состоит из стелющихся по субстрату прямолинейных столонов и отходящих от них побегов (рис. 1). Гидранты на побегах располагаются попарно супротивно в два ряда, что позволяет при микроскопировании на малых увеличениях видеть сразу в одной плоскости и ценосарк ствола побега, и отходящие попарно от него гидранты. Это удобно при изучении распределительной системы и перемещения гидроплазмы внутри гастроваскулярной полости колонии.

Прирост столонов и побегов осуществляется апикально в зонах, которые называются верхушками роста (ВР). Вблизи ВР ценосарк почти прозрачен, а по мере удаления от ВР становится все более темным и менее прозрачным. ВР столонов и побегов покрыты тонким желтоватым, но прозрачным хитиноидным перисарком. Гидранты у всех гидроидов из отряда Leptothecata (Thecaphora), к которому относится и D. pumila, также окружены перисарком, формирующим убежища, из которых гидранты могут высовываться через устье или прятаться внутри. Перисарк вокруг гидрантов отличается по форме от покрывающего столоны и побеги и называется гидротекой. Перисарк (как и ценосарк) по мере удаления от ВР побега или столона становится более плотным и менее прозрачным. Поэтому визуальное изучение распределительной системы удобнее проводить на молодых колониях или в пределах дистальных частей длинных столонов и больших побегов.

Столоны и побеги состоят из повторяющихся по строению частей, которые условно называются модулями. В столоне модуль ограничен двумя побегами, а в побегах — одной парой гидрантов с участком ствола между ними (рис. 1). Нумерацию модулей мы проводим от апикальной части побега или столона в проксимальном направлении. Апикальный формирующийся модуль называется нулевым, последующие от ВР — соответственно, первым, вторым и т.д.

Колонии *D. ритіla* можно культивировать в лаборатории (Бурыкин и др., 1984). Мы выращивали их на предметных стеклах и на стеклах бо́льшего размера (9 × 12 см) в непроточных аквариумах объемом 10 л с непрерывной циркуляцией мор-



Рис. 1. *а* – небольшая колония *Dynamena pumila* и ее схематическое изображение. *D1* и *D2* – сечения ценосарка в пределах поля зрения одного модуля. *б* – схематическое изображение материнских побегов исследованных колоний. Черная линия – участок столона (столон целиком не прорисован).

ской воды при температуре 14–16°С. Колонии кормили свежевылупившимися науплиями *Artemia salina*. Кормление определялось задачами исследования и могло быть ежесуточным, непрерывным или же дозированным (по числу науплиев, проглоченных определенными гидрантами).



Рис. 2. Участок побега и его схематическое изображение (справа).

В эксперименте использовали 12 колоний *D. pumila* примерно одинаковой длины – до восьми модулей с неразветвленными столонами, несколькими маленькими побегами (по 1–3 модуля) на них и большими (материнскими) побегами, из которых были выращены колонии (обычно по 30–40 модулей). Материнские побеги несли короткие боковые ветви (рис. 1). В материнских побегах почти все гидранты были активны, а верхушки роста оставались растущими или еще не рассасывающимися. Остановка роста материнского побега с последующей резорбцией части ценосарка ствола нередко случается при выращивании от них колоний на стеклах.

Для регистрации пульсаций ценосарка ствола и гидрантов материнского побега использовали методику цейтраферной микровидеосъемки колоний на прозрачном субстрате в контролируемых условиях с записью изображения на компьютер и последующей расшифровкой данных видеорегистрации. Съемку вели при помощи камеры Arecont-AV3100 через микроскоп МБИ-1 при увеличении ×100. Частота съемки – 4 кадра/с. Методика видеорегистрации была неоднократно описана в предшествующих работах, посвященных исследованию распределительной системы у гидроидов (Дементьев, Марфенин, 2018, 2019; Марфенин, Дементьев, 2018а, б). Для получения необходимых данных о пульсациях ценосарка и перемещении гидроплазмы в полости ценосарка через каждые 120 кадров (30 с) производили измерение следующих основных показателей: 1) величины просвета полости ценосарка и желудка гидранта в нескольких сечениях (*D1*, *D2*, *Dc* и *Dh*) и 2) длины пробега любой распознаваемой частицы или группы частиц в полости за 1 с, т.е. за 4 кадра, и на их основе рассчитывали вторичные показатели и индексы. Способ расчета вышеуказанных параметров изложен в табл. 1.

При обработке видеосъемок определяли величины просвета и амплитуды латеральных пульсаций ценосарка столона, ствола побега и желудка гидрантов. В столоне эти измерения проводили на экране компьютера всегда по двум сечениям (D1 и D2) в пределах кадра: ближе к левому и правому краям поля зрения. В побеге — в нулевом модуле и середине ствола; величину просвета ценосарка ствола обозначали Dc, а сечение желудка гидранта — Dh (рис. 1, 2). Таким образом, в побеге удавалось одновременно регистрировать пульсации ценосарка и одного из двух прилегающих к этому участку гидрантов.

При последующей обработке видеосъемок одновременно с замерами просвета ценосарка определяли пробег в течение одной секунды различимых частиц в полости ценосарка. Поэтому пробег за секунду избранных частиц определяли по их положению от края кадра на первом и четвертом кадрах. Эта величина соответствует показателю скорости ГПТ в данном месте (табл. 1).

Съемку осуществляли в трех зонах: 1) в прилегающем к верхушке роста участке материнского побега; 2) в середине ствола материнского побега; 3) в прилегающем к материнскому побегу модуле

Обозначение	1е Определение 1								
Первичные показатели									
D1 и D2, Dc и Dh	Величины просвета ценосарка в двух сечениях ценосарка в пределах поля зрения одного междоузлия. Для модуля столона сечение <i>D1</i> дальше от верхушки столона, чем <i>D2</i> . В нулевом модуле и середине ствола побега параметр <i>Dc</i> относится к ценосарку ствола, а <i>Dh</i> – к сечению желудка гидранта	МКМ							
v _{HF}	Скорость ГПТ, т.е. дистанция, которую проходят распознаваемые частицы в поло- сти столона за 1 с. $(+)\bar{v_{HF}}$ – скорость ГПТ к верхушке столона; $(-)\bar{v_{HF}}$ – скорость ГПТ от верхушки столона								
	Вторичные (производные) показатели	L							
(–) <i>D</i> %	Процентная доля отрицательных ΔD , [$\Delta D = D_{(x+1)} - D_x$], что соответствует сжатию ценосарка, где x – порядковый номер измерения просвета ценосарка	%							
$(+)D_{\%}$	Процентная доля положительных ΔD , что соответствует расширению	%							
$(0)D_{\%}$	Процентная доля нулевых ΔD (или "доля покоя") включает в том числе и фазы мак- симального расширения, ограниченного стенками перисарка	%							
P _{trp}	Период поперечных (латеральных) пульсаций ценосарка: промежуток времени между двумя последовательными максимальными значениями <i>D</i> . <i>P</i> _{trp(D1)} и <i>P</i> _{trp(D2)} – периоды поперечных пульсаций в сечениях <i>D1</i> и <i>D2</i> соответственно	МИН							
A _{trp}	Амплитуда поперечных (латеральных) пульсаций ценосарка: разница между макси- мальным и минимальным значениями <i>D</i> за один цикл пульсации. Условие: макси- мальное значение предшествует минимальному. <i>А_{trpD1}</i> и <i>А_{trpD2}</i> – амплитуды поперечных пульсаций в сечениях <i>D1</i> и <i>D2</i> соответственно	МКМ							
V _{mHF}	Средняя скорость ГПТ в зависимости от направления $(v_{m(+)HF}^{-}$ к верхушке роста и $v_{m(-)HF}^{-}$ от верхушки роста), определенная простым усреднением всех значений скорости в одном направлении за время регистрации, чем отличается от амплитуды пульсаций скорости ГПТ (A_{HF})	МКМ							
P _{HF}	Период колебаний скорости ГПТ, промежуток времени между двумя последова- тельными максимальными значениями ГПТ в одном направлении. $P_{(+)HF}$ – период пульсаций (+)ГПТ, к верхушке роста; $P_{(-)HF}$ – период пульсаций (–)ГПТ, от вер- хушки роста. В данной работе $P_{HF} = P_{(+)HF}$, т.е. период пульсаций ГПТ, определен только по пиковым значениям дистально направленных течений, так как он выра- жен яснее	мин							
A_{HF}	Амплитуда скорости ГПТ, которая равна максимальному значению v_{HF} однонаправленного течения. $A_{(+)HF}$ – максимальная скорость ГПТ за цикл к верхушке столона; $A_{(-)HF}$ – максимальная скорость ГПТ за цикл от верхушки столона	мкм/с							
(+) <i>HF</i> %	Процентная доля ГПТ, направленных к верхушке роста столона	%							
(–) <i>HF</i> %	Процентная доля ГПТ, направленных от верхушки роста столона	%							
(0) <i>HF</i> %	Процентная доля нулевых ГПТ (или "доля покоя")	%							

Таблица 1. Показатели (параметры) пульсаций и гидроплазматических течений, полученные с помощью видеорегистрации

МАРФЕНИН, ДЕМЕНТЬЕВ

Таблица 1. Окончание

Обозначение	Определение	Единица измерения
Z _{HF}	Показатель протяженности переноса частиц за один акт однонаправленного ГПТ. Вычисляется как сумма последовательных измерений скорости ГПТ: $Z = \sum_{i=1}^{n} (v_{HF})_i \Delta t$, где <i>i</i> – порядковый номер измерения скорости ГПТ, v_{HF}^- – скорость ГПТ (протяженность пробега частицы за 1 с); Δt – шаг регистрации (в нашем случае 30 с). $Z_{(+)HF}$ – протяженность переноса частиц к верхушке столона; $Z_{(-)HF}$ – протяженность переноса частиц от верхушки столона	МКМ
V _{HF}	Объем перенесенной гидроплазмы через условную плоскость поперечного сечения побега или столона за интервал, соответствующий одному ГПТ. Вычисляется исходя из данных о скорости ГПТ, продолжительности ГПТ и величины просвета ценосарка столона. Принимая условно скорость ГПТ постоянной между двумя последовательными учетами, т.е. за 30 с, получаем сумму значений объемов перемещенной гидроплазмы за каждый полуминутный интервал на протяжении однонаправленного ГПТ по формуле: $V = \sum_{i=1}^{n} (\pi D_i^2) / 4(v_{HF}) \Delta t$, где <i>i</i> – порядковый номер измерения v_{HF}^- и <i>D</i> ; <i>n</i> – число шагов регистрации; Δt – шаг регистрации (в нашем случае 30 с). $V_{(+)HF}$ – объем перенесенной гидроплазмы от верхушки столона	мкм ³
T _{HF}	Показатель продолжительности переноса частиц за один акт однонаправленного ГПТ, т.е. время, прошедшее от возникновения направленного движения частиц до его прекращения: до начала периода покоя или смены направления движения частиц на противоположное. $T_{(+)HF}$ – продолжительность переноса частиц к верхушке роста столона; $T_{(-)HF}$ – продолжительность переноса частиц от верхушки роста столона	мин

столона. В качестве первого модуля побега снимали участок ствола, заключенный между первой парой гидрантов. Это позволило регистрировать пульсации как выше ответвления гидрантов от ствола (нулевой модуль), так и ниже этого ответвления (первый модуль). При съемке середины ствола выбирали наиболее прозрачные модули, пульсации ценосарка в которых можно было отчетливо наблюдать. В разных колониях эти модули могли находиться на разном удалении от верхушки побега. По своему расположению они были в пределах от 6-го до 15-го модуля побега (от верхушки роста побега). В основании побега нам не удалось провести качественную видеосъемку ввиду снижения прозрачности перисарка и наличия на нем водорослевого оброста. Для определения характеристик порождаемого побегом результирующего течения снимали модуль столона, непосредственно прилегающий к материнскому побегу.

Статистические характеристики представленных в работе результатов (среднее арифметическое значение x, стандартная ошибка среднего $\pm SE$, выборка n) вычислены в программе Excel для всех отснятых эпизодов при одинаковых условиях в пределах эксперимента. Для оценки достоверности различий сравниваемых величин использован двухвыборочный критерий Стью-дента (*t*-критерий).

Помимо видеосъемок 12 колоний под микроскопом с последующим анализом количественных показателей, те же колонии были исследованы под бинокуляром с целью выявления ритмичности работы отдельных пульсаторов побега (табл. 2). Под бинокуляром при увеличении ×10 провели фотосъемку дистальных участков побегов, состоявших из нескольких модулей. Продолжительность каждой съемки — 1.5 ч. При обработке фотоданных представили на схемах модули побега *D. pumila* в виде череды Т-образных фигур (рис. 2). Каждый модуль состоит из фрагмента ценосарка и пары боковых гидрантов. В фрагменте ствола условно выделяли два сегмента: между гидрантами и ниже

			Эпизоды микровидеосъемки					
Колония	Дата съемки	Фотосъемка под бинокуляром	первый модуль побега	середина ствола	модуль столона у материнского побега			
№ 1-4	17 июля 2017 г.	1	189	190	191			
№ 2-5	18 июля 2017 г.	2	194	195	196			
№ E-3	18 июля 2017 г.	3	198	199	200			
№ 3-9	19 июля 2017 г.	4	201	202	203			
№ 7-1	19 июля 2017 г.	5	204	205	206			
№ 8-2	19-20 июля 2017 г.	6	207	208	209			
№ 1-10	20 июля 2017 г.	7	210	211	212			
№ 2-7	20 июля 2017 г.	8	213	214	215			
№ C-1	21 июля 2017 г.	9	216	217	218			
№ E-2	21 июля 2017 г.	10	219	220	221			
Nº 3-4	21-22 июля 2017 г.	11	222	223	224			
№ 7-4	22 июля 2017 г.	12	225	226	227			

Таблица 2. Исследованные колонии и соответствующие им эпизоды микровидеосъемки

их. Иными словами, в каждом модуле регистрировали пульсации четырех составляющих, применяя к каждой из них в равной мере термин "пульсатор". Регистрировали два режима: расширение и сжатие.

Не на всех колониях удалось ясно различать фазы расширения и сжатия гидрантов и особенно ценосарка, так как при малом увеличении бинокуляра это возможно сделать только при условии отсутствия обрастания на перисарке. Среди 12 отснятых колоний достоверно различимые пульсации по всему материнскому побегу наблюдались только в двух колониях, а именно: № 3-9 (съемка № 4) и № С-1 (съемка № 9), результаты анализа пульсаций в которых представлены ниже.

Исследование проведено на Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидроплазматические течения

Последовательное осуществление цейтраферной микровидеосъемки на трех уровнях побега по его высоте, а именно: 1) апикальном модуле материнского побега, 2) середине этого побега и 3) под побегом в столоне, — позволило определить: максимальные скорости однонаправленного ГПТ, период смены направления ГПТ и средний объем гидроплазмы одного ГПТ в трех исследованных участках (рис. 3).

В каждом из трех рассмотренных мест амплитуды $A_{(+)HF}$ и $A_{(-)HF}$, т.е. максимальные скорости ГПТ, оказались почти одинаковыми и мало вариабельными (табл. 3). Следовательно, ГПТ к верхушке побега и к его основанию, определенные в одном и том же месте, по пиковым скоростям не различались.

Поэтому при сравнении максимальных скоростей ГПТ ограничимся только генерируемыми побегом и направленными в нем к основанию и далее к верхушке столона. Соответствующие обозначения: $A_{(+)HF(1)}$ в верхней и $A_{(+)HF(2)}$ в средней частях побега, что отражает ГПТ, направленные от верхушки побега к его основанию. $A_{(+)HF(3)}$ в столоне у основания побега соответствует продолжению исходящего из побега ГПТ по столону. При сравнении использовали средние значения максимальных скоростей ГПТ.

В верхней части побега и в его середине $A_{(+)HF(1)}$ и $A_{(+)HF(2)}$ мало различались (рис. 3). Средняя амплитуда ГПТ в верхней части побега незначительно меньше, чем в его середине (p < 0.05).

Тот же результат дает показатель средней ско-

рости ГПТ ($\bar{v_{m(+)HF}}$, $\bar{v_{m(-)HF}}$; табл. 2), т.е. показатель, характеризующий весь цикл изменения скорости от начала однонаправленного ГПТ до его окончания.

На выходе из побега скорости ГПТ, как максимальные, т.е. $A_{(+)HF(3)}$, так и средние скорости, т.е.

 $v_{m(+)HF}^{-}$, были в 2–3 раза больше, чем в средней и верхней частях побега. Вдоль верхней части побега ГПТ одинаковы по своей скорости, но у основания побега скорость ГПТ больше, чем в верхней его половине.

Период ГПТ (P_{HF}), судя по средним значениям, казалось бы, сокращается в ряду "нулевой модуль



Рис. 3. Гидроплазматические течения в различных модулях *D. pumila*: период и скорость ГПТ (*a*), протяженность пробега частиц (δ) и объем перенесенной гидроплазмы (*в*). Выборки для модулей первого, среднего и столона соответственно см. в табл. 3.

побега \rightarrow середина ствола побега \rightarrow ближайший к основанию побега модуль столона" (табл. 3, рис. 3), однако это различие недостоверно (p > 0.05). В данном случае нет признаков несогласованности процессов, так как период фактически везде одинаков. Протяженность перемещения частиц (Z_{HF}) в однонаправленном ГПТ определяется средней скоростью и продолжительностью ГПТ. В нашем случае протяженность ГПТ в верхней и средней частях побега неразличимы, а в столоне у основания побега значительно выше (рис. 3). Это соответствует последовательности и кратности изменения амплитуды ГПТ A_{HF} , а главное, средней

скорости ГПТ v_{mHF}^- .

Средняя продолжительность (T_{HF}) однонаправленных ГПТ в побеге одинакова, а в прилежащем к материнскому побегу модуле столона достоверно возрастает (p < 0.01) почти в 3 раза (табл. 3).

Объем гидроплазмы, перенесенной одним течением, зависит от трех показателей: скорости и продолжительности ГПТ, а также площади просвета ценосарка столона. В данном случае увеличение объема перенесенной гидроплазмы на выходе из побега является прямым следствием возрастания средней скорости и продолжительности ГПТ, указанных выше.

 $V_{(+)HF}$ в верхней и средней частях побега близки по значению, а в основании побега больше в 2 раза (рис. 3). Следовательно, в процессе формирования в побеге магистрального ГПТ его объем возрастает в нижней части побега. Также и в процессе приема компенсаторного ГПТ объем переносимой гидроплазмы наполовину поглощается нижней частью побега.

У основания побега доля покоя $\Gamma\Pi T(0)HF_{\%}$ снижается по сравнению с серединой и первым модулем побега более чем в 2 раза: с 96.9 до 41.7% (табл. 3). Доля покоя отражает удельную продолжительность отсутствия перемещений гидроплазмы в ценосарке. Значит, отдаляющиеся от верхушки побега течения становятся не только более быстрыми, протяженными и объемными, но и более продолжительными, а фазы покоя сокращаются.

ГПТ из побега и в него различаются между собой по всем показателям, кроме периода (табл. 3). Поступающие в побег (–)ГПТ отличаются меньшими по сравнению с (+)ГПТ средней и максимальной скоростями, протяженностью и объемом, но бо́льшей продолжительностью. Это характерное различие магистральных и компенсаторных ГПТ (Марфенин, 1985), которое будет подробнее обсуждено ниже.

Пульсации ствола побега и гидрантов

Периоды пульсаций ценосарка побега $P_{trp(Dc)}$ и желудка гидранта $P_{trp(Dh)}$ в середине ствола ненамного, но достоверно возрастают (p < 0.01) по сравнению с расположенным выше первым модулем (табл. 3). Это различие обусловлено не ре-

ПОБЕГИ КАК ГЕНЕРАТОРЫ ГИДРОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ТЕЧЕНИЙ

Таблица 3. Параметры латеральных пульсаций ценосарка и ГПТ в дистальной части материнского побега *D. pumila*, затем в середине этого же побега и в столоне у его основания по данным регистрации в 12 колониях (см. табл. 2)

		Первый модуль по	бега	Середина ствола	a	Модуль столона у материнского побега		
Параметр	Единицы измерения	эпизоды № 189, 194, 1 204, 207, 210, 213, 216, 2 225 (2017)	98, 201, 219, 222,	эпизоды № 190, 195, 1 205, 208, 211, 214, 217, 2 226 (2017)	99, 202, 20, 223,	эпизоды № 191, 196, 200, 203, 206, 209, 212, 215, 218, 221, 224, 227 (2017)		
		$x \pm SE$	п	$x \pm SE$	п	$x \pm SE$	n	
Латеральные пульсации (D1 и Dc)							•	
$P_{trp(D1)}$ и $P_{trp(Dc)}$	МИН	9.0 ± 0.3	201	10.8 ± 0.4	206	13.4 ± 0.5	128	
$A_{trp(D1)}$ и $A_{trp(Dc)}$	МКМ	26.5 ± 1.2	212	16.4 ± 0.7 221		16.1 ± 0.1	146	
$(+)D_{\%}$	%	8.9		7.6		7.7		
$(-)D_{\%}$	%	8.7		7.0		7.9		
$(0)D_{\%}$	%	82.4		85.4		84.4		
		Лат	еральные	е пульсации (D2 и Dh)		r	1	
$P_{trp(D2)}$ и $P_{trp(Dh)}$	МИН	9.6 ± 0.3	189	11.3 ± 0.5	197	13.4 ± 0.5	127	
$A_{trp(D2)}$ И $A_{trp(Dh)}$	МКМ	35.6 ± 1.8	201	45.3 ± 2.0 2		16.4 ± 1.0	146	
$(+)D_{\%}$	%	9.2		9.6		7.8		
(-) <i>D</i> % % 9.0			9.2		7.9			
$(0)D_{\%}$	%	81.7		81.2		84.3		
Гидроплазматические течения								
P_{HF}	МИН	21.1 ± 2.9	20	16.2 ± 1.3	69	15.2 ± 0.3	109	
$A_{(+)HF}$	мкм/с	16.2 ± 1.0	22	19.9 ± 1.1	66	54.2 ± 3.4	121	
$A_{(-)HF}$	мкм/с	$(-)16.0 \pm 1.4$	17	(-)19.8 ± 1.1 53		(-)42.8 ± 2.5	123	
$\bar{V_{m(+)HF}}$	мкм/с	14.7 ± 0.3		17.2 ± 0.4	137	30.8 ± 0.9	901	
$\bar{V_{m(-)HF}}$	мкм/с	$(-)15.3 \pm 0.4$	30	$(-)17.3 \pm 0.4$	116	$(-)23.2 \pm 0.7$	1435	
$(+)HF_{\%}$	%	2.0		4.2		24.8		
$(-)HF_{\%}$	%	1.1		3.1		33.4		
$(0)HF_{\%}$	%	96.9		92.7		41.7		
		Протяженно	сть непре	рывного перемещения	астиц			
$Z_{(+)HF}$	МКМ	1008 ± 134	24	1012 ± 69 70		5036 ± 363	165	
$Z_{(-)HF}$	МКМ	(-)808 ± 115	17	(-)1096 ± 83 55		(<i>—</i>)4241 ± 278	235	
Объем перенесенной гидроплазмы								
$V_{(+)HF}$	мкм ³	2748386 ± 352065 24		2554142 ± 288574 70		6689478 ± 515290	165	
$V_{(-)HF}$	мкм ³	(-)187691 ± 360225	17	(-)2982041 ± 381415	55	(-)4412605 ± 314757	235	
		Продолжитель	ность неп	прерывного перемещени	я частиц	-		
$T_{(+)HF}$	МИН	0.9 ± 0.1	17	1.1 ± 0.1	55	2.7 ± 0.1	165	
$T_{(-)HF}$	МИН	1.2 ± 0.1	24	1.0 ± 0.1 70		3.1 ± 0.2	235	

ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ том 81 № 6 2020



Рис. 4. Вариационный ряд периода латеральных пульсаций в 12 исследованных колониях: ценосарка ствола материнского побега в первом модуле (*a*), ценосарка в середине ствола (*b*), у основания побега в прилежащем модуле столона (*b*). Выборки: a - 201, b - 206, e - 128.

альной разницей между преобладающими значениями периода латеральных пульсаций, а различиями в количестве продолжительных циклов. Вариационный ряд латеральных пульсаций ствола побега в середине ствола шире, чем в верхней его части (рис. 4). По основному пику (преобладающим значениям) они не различимы, но в середине ствола зарегистрировано больше продолжительных циклов сжатия, что оказало влияние на среднее *P*_{trp(Dc)}. Нередко продолжительность выпадающих из общей закономерности пульсаций ценосарка соответствует двум или даже трем циклам пульсаций, т.е. поперечное сжатие ценосарка иногда становится плохо обозначенным. Оно проявляется лишь в виде подергивания, различимого только при просмотре в режиме видео, а при покадровой обработке видеозаписи не учитывается.

Иная картина наблюдается при сравнении поперечных пульсаций гидрантов. Преобладающее значение латеральных пульсаций гидрантов в средней части побега отличается от верхней части, и кроме того, в средней части есть отдельные сверхпротяженные циклы пульсаций, которые выглядят как отклонения от нормы (рис. 5).

Амплитуда пульсаций ценосарка побега $A_{trp(Dc)}$ сущесвенно снижается в середине ствола, а желудков гидрантов $A_{trp(Dh)}$ — возрастает (табл. 3), т.е. наиболее продуктивны среди пульсаторов дистальные участки ценосарка и зрелые гидранты, расположенные на отдалении от верхушек роста. Доли покоя латеральных пульсаций примерно одинаковы и составляют 81—85% (табл. 3).

Данные по латеральным пульсациям в модуле столона (P_{trp} , A_{trp} и др.) приведены в табл. 3, однако



Рис. 5. Вариационный ряд периода латеральных пульсации гидрантов материнского побега в 12 исследованных колониях: в первом модуле (*a*) и середине ствола (*б*). Выборки: *a* – 189, *б* – 196.

сравнивать их по амплитуде с ценосарком побега и гидрантами было бы некорректно в отличие от течений гидроплазмы, проходящих через все эти структуры.

Цейтраферная фотосъемка участков побега под бинокуляром позволила изучить последовательность пульсаций сегментов ствола и гидрантов (рис. 6). Сегменты ствола поперечно пульсируют преимущественно синхронно. В двух колониях из 12 исследованных пульсации были наиболее распознаваемыми. Приведем их в качестве примера. Не было ни одного случая, когда все сегменты ствола (8) и гидранты (8), попавшие в поле зрение, были бы одновременно расширены (Р) либо сжаты (С). В одной колонии (№ С-1) только в одном случае было одновременно расширено 14 пульсаторов (так мы будем называть сегменты ствола и гидрантов обобщенно). В восьми случаях – 13 пульсаторов, в четырех – 12 пульсаторов, в 22 случаях 11 пульсаторов были одновременно расширены (рис. 7). Аналогичная ситуация в колонии № 3-9. Только на 19 кадрах из 90 некоторые сегменты ствола побега были в расширенном состоянии, а некоторые в сжавшемся. На остальных кадрах все сегменты ствола были либо в расширенном состоянии, либо в сжатом.

В семи случаях в дистальном участке ствола сегменты были в состоянии поперечного сокращения ценосарка, а в проксимальной части — в состоянии расширения просвета канала. Через 1–2 мин уменьшение просвета ствола охватывало уже весь

ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ том 81 № 6 2020

ствол, находившийся в кадре, т.е. сокращение распространилось проксимально — к основанию побега (минуты: 9, 22, 33, 44, 56, 71, 83) (рис. 6*a*). Также и расширение ствола побега вначале появлялось в его верхней части (минуты: 15, 29, 37, 48, 65, 78, 87), а затем распространялось на весь ствол побега (рис. 6*a*). Во второй колонии (№ 3-9) все указанные особенности соотношения расширенных и сокращенных пульсаторов сохраняются (рис. 6*б*).

Не обнаружено ни одного случая, когда бы сжатие или расширение распространилось в дистальном направлении.

Если сопоставить состояния ствола побега и гидрантов на нем, то только в шести случаях из 90 все гидранты были расширены, в то время как все сегменты ствола сжаты, т.е. все гидранты оказывались иногда в противофазе с побегом. В то время как ствол побега часто бывает в едином состоянии сжатия или расширения, среди гидрантов, отходящих от этого ствола, обычно одни сжаты, а другие расширены.

Не обнаружено какого-либо порядка и очередности в пульсации гидрантов. На 90 кадрах гидранты оказались в расширенном состоянии 435 раз, а в сжатом — 285 (рис. 8). Это означает, что в расширенном состоянии гидранты пребывают чаще, чем в сжатом. Причем у разных гидрантов в пределах соседних модулей верхней части побега продолжительности фаз расширения (так же как

МАРФЕНИН, ДЕМЕНТЬЕВ

	0:00 8/8 P C P C P C P C P C P C P C P C	0:01 8/8 P C P C P C P C P C P C P C P C	0:02 9/7 P P P P C P C C P C C P C C C P C	0:03 12/4 p p p p p c p p c p c p c p c	0:04 13/3 P P P P P C P P C P P C P P C P P C	0:05 13/3 P P P P P C P P C P P C P P C P P C	0:06 11/5 P P P P C P C P C P C P C P C	0:07 13/3 P P P P P C P P C P P C P P C P P C P P C	0:08 13/3 P P P P P C P P C P P C P P P P	0:09 9/7 P C P C P C P C P C P C P C P P C P
	0:10 8/8 P C P C P C P C P C P C P C P C	0:11 6/10 P C P C P C C P C C C P C C P C C C P C C	0:12 6/10 P C P C P C C P C C C P C C P C C C P C C C P C C	0:13 6/10 P C P C P C C P C C P C C P C C C P C C C C C C C C C C C C C C C	0:14 5/11 P C P C C P C C C C C C C C C P	0:15 5/11 P P P c c c c c c c c c c c	0:16 12/4 P P P C P C P C P C P C P C	0:17 11/5 C P P P P C P C P C P C P C P C	0:18 11/5 C P P P P C P P C P C P C P C P	0:19 10/6 P P P C P C P C P C P C P C P C P C
	0:20 11/5 P P C P C P C P C P C P P P P P	0:21 11/5 P P P C P C P C P C P C P P P	0:22 10/5 P C P C P C P P C P P P C P P P	0:23 9/7 P C P C P C C P C C P C P C P P P P	0:24 7/9 P C P C C P C C P C P C P C P C P	0:25 7/9 P C P C P C C P C P C P C P C P C P	0:26 5/11 P C P C P C C P C C P C C P C C C C C	0:27 6/10 P C P C P C C P C C P C C P C C C C	0:28 6/10 P C P C P C C P C C P C C C C C	0:29 9/7 P P P C P C P C P C P C C P C C C P
	0:30 11/5 P P P P C P C P C P C P C P C P C P C P P	0:31 11/5 P P P C P C P C P C P C P P C P C P P P	0:32 13/3 P P P P P C P P C P P C P P C P P C P P C	0:33 9/7 C C C P C C P C C P P P P P P P P	0:34 8/8 C P C P C P C P C P C P P C P P C P P	0:35 7/9 P C P C C P C P C P C P C P C P	0:36 7/9 P C P C C P C P C P C P C P C P	0:37 13/3 P P P P C P P P P P P P C P C P	0:38 12/4 C P C P C P C P P P P P P P P	0:39 12/4 C P C P C P C P P P P P P P P P
a	0:40 13/3 C P P C P C P P P P P P P P P	0:41 11/5 C P P C P C P P C P C P P C P P C	0:42 11/5 C P P C P C P P C P C P P C P P C P P C	0:43 10/6 c p p c p c p c p c p c p c p c	0:44 8/8 P C P C C C P C P P P P C	0:45 5/11 P C P C P C C C C C C C C C	0:46 6/10 P C P C P C C C C P C C P C C P C C P	0:47 6/10 P C P C P C C C C P C C P C C P C C P	0:48 8/8 P P P P C C C C C C P C C	0:49 14/2 P P P P C P P C P P P P P P
	0:00 8/8 C P C P C P C P P P P P P P P	0:01 8/8 c p c p c p c	0:02 9/7 c p c p c p c	0:03 12/4 C P P C P C P C D C D C D C D C D C D C D C D C D C D C D C D C D C D C D C D C D C D C D C D C D	0:04 13/3 P P P C P C P C P C P C P C P C	0:05 13/3 P P P C P C P C P C P C P C P C	0:06 11/5 P C P C P P C P C P P C P P P C P P C P P	0:07 13/3 P C P C P C C C C C C P C C P C C C C	0:08 13/3 P C P C P C C P C C P C P C P C P C C C	0:09 9/7 P C P C P C P C P C P C P C P C P
	1:00 7/9 P C P C P C P C P C P C P C P C P	1:01 7/9 P C P C P C P C P C C P C C P C C	1:02 7/9 C C P C P C P C P C P C P C P C P C P	1:03 6/10 C C P C C P C P C P C P C P C P	1:04 6/10 c c P c c P c P c P c P c P c P	1:05 5/11 C P C P C C C C P C C P C C P C C P	1:06 7/9 P P C P C C P C P C C C C C	1:07 11/5 P P P P P C P C P C P C P C P C P C	1:08 11/5 P P P P P C P C P C P C P C P C P C	1:09 11/5 P P P P P C P C P C P C P C P C
	1:10 13/3 P P P P P C P P C P P C P P C P P C	1:11 10/6 P C C P P C P P C P P C P P C P P C P P C	1:12 5/11 P C C C P C C P C P C P C P C C C C C C C C C C C C C	1:13 6/10 P C C P C P C P C P C P C P C C C C	1:14 6/10 P C C P C P C P C P C P C C C C	1:15 7/9 P C P C C C C P C P C P C P C P	1:16 7/9 P C P C C C C P C P C P C P C P	1:17 6/10 P C P C P C P C C P C C C C C P C	1:18 6/10 C P C P P C C C C C C C C C	1:19 11/5 P P P P P C P C P C P C P C P C
	1:20 11/5 C P P P C P C P C P C P C P C	1:21 11/5 c p p c p p	1:22 11/5 c P P c P P	1:23 10/6 P C P C P C P C P C P C P C P C P C P C	1:24 7/9 P c P c c P c c P c P C P C P C P C P	1:25 7/9 P c P c c C P c P c P c P c C P c P	1:26 8/8 P C P C P C P C P C P C P C P C	1:27 8/8 C P C P C P C P C P C P C P C P	1:28 11/5 P P P P C P C P C P C P C P C P C P C P P C P P P	01:29 11/5 P P P C P C P C P C P C P P P

Рис. 6. Пульсации ценосарка ствола и боковых гидрантов в дистальной части побега *D. pumila. a* – учет № 9 под бинокуляром (колония № C-1), δ – учет № 4 (колония № 3-9). Обозначения: Р – расширенное состояние пульсатора, С (и темные клетки) – сжатое состояние. Через дробь – отношение фаз расширения к сжатию (Р/С). Сверху – время с начала наблюдения.

и сжатия) существенно различаются (рис. 6). Среди сегментов ствола побега такого разброса значений нет. В одном модуле побега два гидранта часто бывают в синхронном состоянии – расширенном или сжатом (рис. 9).

ПОБЕГИ КАК ГЕНЕРАТОРЫ ГИДРОПЛАЗМАТИЧЕСКИХ ТЕЧЕНИЙ

0:00 5/11 P C P C P C C C C P C C P C C C P C C C C	0:01 6/10 P C P C C C C P C C C P C C C P C C C C C P C C C C C C C C C C C C C C C C C C C	0:02 6/10 P C P C C C C C P C P C P C P C	0:03 5/11 P C P C C C C C C C P C P C P C	0:04 9/7 P P P P P C C C P C C P C C	0:05 11/5 P C P C P C P P C P P C P P P	0:06 11/5 C P C P P C P P C P P C P P P P P	0:07 11/5 C P C P P C P P C P P C P P P C P P P	0:08 9/7 C C C P C P P C P P P C P P P	0:09 5/11 C C C P C P C P C P C P C P
0:10 7/9 P C C P C P C P C P C P C P C P C P	0:11 8/8 P C P C P C P C P C P C P C P C P C P C	0:12 7/9 P C P C P C P C P C P C C P C C	0:13 11/5 P P P C P P C P P P C P C C	0:14 12/4 P C P P P P P C P P C P C P C P C P C P C P C P C P C P C P C P C P P P P P P P P P P P P P	0:15 9/7 C P C P C C P C P C P C P C P C	0:16 8/8 C P C P C P C P C P C P C P C P	0:17 9/7 P C P C P C P C P C P C P C P C	0:18 6/10 c c c P c c c P P c c P P C P c	0:19 5/11 C C P C P C P C C P C C P C C C C
0:20 7/9 P C P C P C C C C P C P C P C P	0:21 7/9 P C P C P C C C C C C P C P C P C P C P	0:22 7/9 P C P C C C C C C C C P C P C C P C P	0:23 8/8 P C P C P C P C P C P C P C P C	0:24 8/8 P P C C C C C C P C P C P C P	0:25 10/6 P C P C P P P P C P C P C P	0:26 11/5 C P C P C P C P P P P P P P	0:27 11/5 C P C P C P C P P P P P P P P P	0:28 10/6 P C P C P P P C P C P P C P P	0:29 10/6 P P C P C P C P C P C P C P C P C
0:30 4/12 P C C C P C P C P C P C C C C C	0:31 4/12 P C C C P C P C P C C C C C C C	0:32 4/12 P C C C P C P C P C C C C C C C	0:33 5/11 P C C C P C P C P C P C P C C P C C C C	0:34 11/5 P C	0:35 12/4 P P P P P P P P C P P C	0:36 11/5 C P P C P C P P C P C P P P C P C	0:37 11/5 C P P C P C P P C P C P P P C P C	0:38 5/11 C C P C C C C C C C C P C C P C P	0:39 8/8 P C P C P C P C P C P C P C P
0:40 7/9 P C P C P C P C P C P C P C P C P C P	0:41 6/10 P C P C P C C P C C P C C P C C P	0:42 7/9 P C C P C C P C C P C C P C C P	0:43 12/4 P P C P C P P C P P C P P C P P P	0:44 11/5 P C P C P C P P C P P P	0:45 10/6 C P C P C P P C P P C P P C P P C P P C	0:46 10/6 P C P C P C P C P P C P P C	0:47 10/6 P C P C P C P C P C P C P C	0:48 7/9 C C C P C C P C C P P C P P C P P C	0:49 5/11 P C C C P C P C C C C C P C C
0:50 5/11 P C P C P C C C C C C C C	0:51 5/11 P C P C P C C C C C C C C	0:52 14/2 P P P P P P C P C P P P P P P P P	0:53 12/4 C P P P P C P C P C P P P P P P	0:54 10/6 c p c p c b c c b c c c d d d d d d d d d d	0:55 11/5 C P C P P C P P C P P C P P C P P C P P C	0:56 11/5 c p c p c c p c c b c c b c c c d d d d d d d d d d	0:57 12/4 C P C P P C P P C P P P P P C P P C P P C	0:58 8/8 P C P C P C P C P C P C P C P	0:59 7/9 C P C C P C P C P C P C P C P C
1:00 7/9 P C P C C C C P C P C P C P C P	1:01 8/8 P P P C C P C C P C C P C P	1:02 10/6 P P C P C P C P C P C P C P C P C	1:03 10/6 P P C P C P C P C P C P C P C P C P C	1:04 11/5 P P C P P C P P C P C P C P C P C	1:05 6/10 P C C P C C P C C P C C P C C P C P P C	1:06 8/8 P C P C P C P C P C P C P C P C P C P	1:07 7/9 P C P C P C P C P C P C P C P C P C P	1:08 6/10 C P C P C P C P C P C P C P C P	1:09 6/10 C C P C P C P C C P C P C P C
1:10 11/5 P P P P P C P C P C P C C	1:11 14/2 C P P P P P P P P P	1:12 13/3 C P P C P C P C P P P P P P P P P P	1:13 10/6 C P C P C P C P C P C P C P C P C	1:14 10/6 C P C P C P C P C P P C P P C P C	1:15 4/12 C C C P C C C C C C C P P P P	1:16 3/13 P C C P C P C P C C C C C C C C C C	1:17 4/12 P C C P C P C P C C C C C C C C	1:18 4/12 P C C P C P C P C P C C C C C C	1:19 7/9 P C P C P C C C C C P C P C P C P C P C
1:20 8/8 P C P C P C P C P C P C P C P	1:21 8/8 P C P C P C P C P C P C P C P C	1:22 9/7 P P C P C P C P C P C P C P C P C	1:23 12/4 c p p c p c p c b c c c d d d d d d d d d d	1:24 12/4 C P P C P C P P C P P P P P P	1:25 12/4 C P P C P C P P P P C P P P P P P	1:26 11/5 C P P C P C P C P C P C P P C P P P	1:27 11/5 P P P C P C P C P C P C P P P P	1:28 12/4 P P C P P C P P P C P P C P P P	1:29 6/10 P P C C C P C C P C C P C C P

Рис. 6. Окончание

В двух модулях гидранты одновременно бывают в одинаковом состоянии — расширенном или сжатом. Так, гидранты двух верхних модулей в колонии № 3-9 были одновременно в синхрон-

б

ном состоянии 27 раз из 90 возможных, а в колонии № С-1 – 23 раза из 90. В подавляющем большинстве случаев при этом гидранты двух модулей находятся в противофазе с пульсациями фраг-



Рис. 7. Вариационный ряд числа одновременно расширенных и сжавшихся пульсаторов (гидранты + ствол побега) в дистальной части материнского побега *D. pumila* (съемка № 9, колония № С-1). Из 90 кадров последовательной съем-ки с интервалом 1 мин. Всего в каждом кадре 16 пульсаторов.

мента ствола между ними, т.е. если четыре гидранта одновременно расширены, то фрагмент ствола между ними сжат (93%) и наоборот (100%) (рис. 6).

При количественном сопоставлении пульсирующих гидрантов и сегментов ствола, находящихся в одной фазе (сжатия или расширения), обнаружено, что пульсации ствола и гидрантов происходят преимущественно в противофазе (рис. 10).

На графике отчетливо видно, что в стволе регулярно число сжавшихся сегментов достигает абсолютного максимума и минимума, т.е. восьми и нуля, в то время как число сжавшихся гидрантов редко достигает абсолютного максимума или



Рис. 8. Число кадров из 90 в выборке, на которых гидранты и участки ценосарка были в расширенном либо сжатом состоянии с учетом их местоположения на стволе побега. Учет № 9 под бинокуляром (колония № С-1).

минимума. Хотя в целом число сжавшихся гидрантов изменяется волнообразно, этот показатель значительно варьирует от цикла к циклу. Промежуточные пики соответствуют изменению числа сжавшихся гидрантов, которых становится то больше, то меньше. В этом проявляется независимость пульсаций гидрантов друг от друга. И все же, если регистрировать пульсации гидрантов не по отдельности, а в совокупности, то прослеживается цикличность.

Ствол побега расширяется (Р) и сжимается (С) более-менее одновременно в дистальном участке материнского побега. Лишь порой (рис. 6*a*: 0:09, 0:15, 0:33, 0:48, 1:06, 1:18, 1:27) можно наблюдать



Рис. 9. Число кадров из 90 в выборке, на которых супротивно расположенные гидранты были одновременно в расширенном или сжатом состояниях с учетом их местоположения на стволе побега.



Рис. 10. Учет № 9 под бинокуляром (колония № С-1), шаг 1 мин, продолжительность 90 мин. Период пульсаций ценосарка ствола -12.0 ± 1.6 мин. *а* – динамика сжавшихся гидрантов к числу сжавшихся модулей ствола *D. pumila*. *б* – соотношение суммарных рабочих объемов сжавшихся гидрантов модулей ствола *D. pumila*.

состояния, при которых часть ствола расширена, а другая сжата. Ценосарк, скорее всего, пульсирует как одно целое, так как фазы Р и С охватывают весь ствол (в зоне видимости). Варианты ССРРРРРР и РРСССССС похожи на перистальтическую волну смены одной фазы на другую. Во всех случаях смена фаз начинается сверху побега. Обычно при расширенных желудках гидрантов мы наблюдали сжатие ствола (рис. 6а: 0:00, 0:09, 0:24, 0:36, 1:00, 1:15, 1:24). И наоборот – при сжатых гидрантах просвет ценосарка ствола обычно расширен. Можно сказать, что гидранты пульсируют в противофазе со стволом, хотя и не всегда синхронно. Иногда сжатыми оказываются одновременно и участок ствола, и боковые гидранты соответствующего модуля (рис. 6a: 0:12, 0:15, 0:27, 0:45, 0:57, 1:03, 1:12, 1:18).

Соотношение количества сжавшихся и расширенных пульсаторов внутри обследованной зоны побега (рис. 6a - см. дробь над схемой побега) только в девяти случаях из 90 было равным (8/8), а во всех остальных – неравным, т.е. в побег входили и выходили ГПТ. Также и в колонии № 3-9 (рис. 6b) паритетное соотношение сжавшихся к расширенным пульсаторам было равным 8/8 только в девяти кадрах.

Положение фаз сжатия и расширения гидрантов по отношению к стволу непостоянно и переменчиво. Из восьми гидрантов лишь у трех количество фаз Р и С было почти одинаковым (рис. 11), у четырех гидрантов фазы расширения преобладали над фазами сжатия, а у одного гидранта превалировали фазы сжатия (он реже расширялся). В целом гидранты пульсируют асинхронно по отношению друг к другу.

Остальные исследованные под бинокуляром колонии обнаружили сходную ритмику пульса-



Рис. 11. Соотношение фаз Р/С для гидрантов *D. pumila*. Учет № 9 под бинокуляром (колония № С-1).

ций: ствол и гидранты пульсировали преимущественно в противофазе.

Пульсации гидрантов не столь правильны, как пульсации ствола. Гидранты в течение многих минут способны оставаться расширенными или сжатыми. Регулярность пульсаций у них выражена слабее, чем у ствола (рис. 12), а в группе одновременно сжавшихся могут оказаться то одни гидранты, то другие (рис. 6).

Если же обратить внимание на динамику соотношения сжатых пульсаторов к расширенным (без подразделения их на гидранты и участки ствола), то отчетливо видно периодическое преобладание сжатия над расширением (рис. 13). Это означает, что пульсаторы не компенсируют друг друга взаимно, не перегоняют гидроплазму только между собой в пределах побега, а регулярно число сжавшихся оказывается больше, чем расширяющихся, и наоборот.

ОБСУЖДЕНИЕ

Исследования порядка перемещения гидроплазмы в колониальном организме гидроидов всегда были ограничены зоной столонов (Hale, 1960; Fulton, 1963; Rees et al., 1970; Wyttenbach, 1973; Blackstone, 1996; Winkle, Blackstone, 1997; Harmata et al., 2013). В столонах формируются быстрые и протяженные ГПТ от отдельных гидрантов и побегов. Столоны – это область взаимодействия локальных ГПТ из побегов или гидрантов. Кроме того, именно в столонах проще всего проводить наблюдения за пульсациями ценосарка и ГПТ (Marfenin, Dementyev, 2017), потому что столоны расположены в одной плоскости, а побе-



Рис. 12. Соотношение пульсаций двух гидрантов ($a \ u \ b$) и участка ствола побега (s) между ними во втором модуле материнского побега колонии *D. pumila* (колония № С-1). По оси абсцисс – время, по оси ординат – состояние гидранта (1 – расширен, 0 – сжат).



Рис. 13. Динамика соотношения числа сжавшихся и расширенных пульсаторов (включая гидранты и фрагменты стволов) в дистальном участке материнского побега *D. pumila*. Учет № 9 под бинокуляром (колония № С-1), шаг 1 мин, продолжительность 90 мин.

ги с боковыми ветвями объемны, что осложняет их изучение под микроскопом. Поэтому не удивительно, что в побегах перемещения гидроплазмы до сих пор почти не изучены. Имеется ряд статей Ю.Б. Бурыкина (1999, 2008, 2010, 2013, 2015), в которых представлены результаты его наблюдений за ГПТ в побегах нескольких видов колониальных гидроидов, в том числе *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859) и *Dynamena pumila* (L., 1758).

При простом наблюдении можно разобраться только в направлении локальных ГПТ и отчасти в скорости течений, и то – скорее на качественном уровне, чем на количественном. К сожалению, у Ю.Б. Бурыкина не было возможности регистрировать пульсации ценосарка и перемещения гидроплазмы с помощью видеосъемки, чтобы затем покадрово расшифровывать видеозаписи, содержащие большой объем точной информации. Так же и мы в своих ранних исследованиях распределительной системы гидроидов ограничивались лишь регулярными замерами положения апикальной точки верхушки роста, диаметра просвета ценосарка и продолжительности пробега частиц в границах поля зрения микроскопа (Карлсен, Марфенин, 1976, 1984; Марфенин, 1985, 1988). Современные возможности оцифрованной видеозаписи позволяют многократно и намного точнее анализировать любой эпизод наблюдений.

Тем не менее подробно описанные наблюдения Ю.Б. Бурыкина весьма содержательны. Они подтвердили наше предположение (Марфенин, 1985) о том, что зарождению исходящего из побега ГПТ предшествуют локальные перемещения гидроплазмы в пределах побега (Бурыкин, 2008). Пульсирующие гидранты перегоняют гидроплазму между собой, причем исходящий из одного гидранта рабочий объем гидроплазмы обычно поступает не в один, а в несколько гидрантов, активизируя их и вызывая ответные сжатия — некое подобие цепной реакции. Однако роль ствола побега в генерации регулярных ГПТ не была отмечена ни в наших ранних исследованиях, ни в работах Ю.Б. Бурыкина.

Пульсации ценосарка ствола побегов были известны всем исследователям, которые так или иначе касались этого вопроса (Hale, 1960; Fulton, 1963; Карлсен, Марфенин, 1984). Однако за исключением апикального отдела ценосарка, примыкающего к верхушке роста, весь остальной ценосарк пульсирует с небольшой амплитудой, выполняя скорее роль трубопровода, чем активного двигателя гидроплазмы. Поэтому никто не рассматривал роль пульсаций ценосарка в перемещении гидроплазмы. Лишь в одной статье были изложены данные, согласно которым сокращение гидранта в колонии *Cordylophora* sp. продолжается перистальтической волной сжатия по побегу к его основанию (Fulton, 1963).

Анализ соотношения пульсаций гидрантов и ствола побега — пусть в ограниченной части побега — проведен нами впервые.

Цейтраферная видеосъемка верхней части материнского побега под бинокуляром при малом увеличении позволила обнаружить закономерное соотношение между числом поперечно сжавшихся гидрантов и числом сегментов ствола с суженным просветом ценосарка. Оказалось, что ствол и совокупность гидрантов, находящихся на нем, пульсируют в противофазе, причем пульсации ствола намного регулярнее, чем отдельных гидрантов (рис. 9 и 10). Сегменты ствола с ясным периодом поперечно сжимаются все вместе, пусть не одномоментно, а в некоторой последовательности. Но они все равно достигают фазы поперечного сжатия всего ствола по крайней мере в четырех модулях в поле зрения бинокуляра.

Совокупность гидрантов на том же участке пульсирует не так согласованно, но все же ритмично, если судить об этом не по отдельным зооидам, а по совокупному рабочему объему всех восьми гидрантов в поле зрения. Под рабочим объемом мы понимаем объем гидроплазмы, выдавливаемый из гидранта или сегмента ствола в фазе наибольшего сжатия (Марфенин, Дементьев, 2017). Регистрируемый в нашем случае совокупный рабочий объем гидрантов меньше максимально возможного суммарного рабочего объема гидрантов, когда все они сжимаются одновременно (см. ниже). Каждый гидрант по отдельности пульсирует менее ритмично. Таким образом, совокупный рабочий объем складывается не из всех рабочих объемов гидрантов, а лишь из некоторых. В то время как одни гидранты почти синхронно сжимаются, другие не участвуют в этом. При этом между гидрантами "роли не закреплены", т.е. в группе синхронно сжавшихся могут оказаться то одни гидранты, то другие. Следовательно, в побеге надо различать ритмично пульсирующий ствол с наименьшими вариациями периода сжатий, а также гидранты, пульсирующие менее регулярно. Период пульсаций лучше других характеризует степень единства процессов, происходящих в разных местах колониального организма. Различие в периодах пульсаций – свидетельство разнобоя и слабой связи между частями организма, ответственными за транспортировку гидроплазмы.

Ранее мы определили рабочие объемы гидрантов и сегментов ствола (Марфенин, Дементьев, 2017). Эти данные были получены путем расчета объемов радиально-симметричных фигур, подобных гидрантам и ценосарку в фазах расширения и сжатия. Согласно расчетным определениям, рабочий объем участка междоузлия ствола (между двумя парами гидрантов) равен 879980 мкм³, а одного гидранта с ножкой — 2179288 мкм³. Используя расчетные величины, мы можем не только сопоставить вклады ствола и гидрантов в генерацию ГПТ, но и вычислить не используемый при пульсациях гидрантов запас рабочего объема.

Суммарный рабочий объем восьми гидрантов равен, следовательно, 17434304 мкм³, в то время как совокупный рабочий объем единовременно сжавшихся гидрантов периодически достигал значений 12–14 млн мкм³ и реже 16 млн мкм³ (рис. 10). Это означает, что на долю не сжавшихся синхронно гидрантов приходится примерно 3.5–5.5 млн мкм³ и реже только 1.5 млн мкм³. Иначе говоря, при каждом акте формирования исходящего ГПТ в нем *не принимают участия* до двух гидрантов из восьми (25%). Из рис. 7 следует, что такими невпопад сжимавшимися гидрантами оказывались не одни и те же гидранты, а разные – то одни, то другие.

Используя эти данные, можно соотнести общий рабочий объем гидроплазмы, выходящей из сжимающихся гидрантов, с общим рабочим объемом участка ствола, от которого эти гидранты отходят. Если эти рабочие объемы соответствуют друг другу, а ствол побега и гидранты на нем пульсируют в противофазе, то естественно предположить, что во время их пульсаций гидроплазма должна перетекать между стволом побега и гидрантами попеременно. В таком случае вся гидроплазма должна оставаться в пределах побега и не выходить из него, т.е. исходящее из побега ГПТ не должно возникать, так как нет избытка выдавливаемой гидроплазмы из ствола (или из гидрантов).

Однако расчеты показывают, что совокупный единовременный рабочий объем пульсирующих гидрантов оказывается существенно больше, чем у ствола (рис. 14). Эта разница составляет 4— 6 млн мкм³, что примерно соответствует среднему объему одного ГПТ, регистрируемого в столоне вблизи основания материнского побега (табл. 3). Следовательно, в разбираемом нами случае именно пульсации гидрантов порождают исходящее из побега магистральное ГПТ. Не совместное сжатие ствола и гидрантов, как мы предполагали раньше (Марфенин, 1993), а сжатие гидрантов при одновременном расширении полости ствола побега.

Мы знаем, что регулярные, но слабые ГПТ в столонах наблюдаются и при отсутствии гидрантов¹, например, при рассасывании гидрантов после голодания гидроида или после отсечения всех побегов. В этих случаях можно полагать, что ГПТ порождают только пульсации ценосарка побегов и/или столона.

При наличии гидрантов на побеге вся система "побег-гидранты" могла бы оказаться замкнутой, т.е. ценосарк ствола и гидранты перегоняли бы гидроплазму друг в друга. Замкнутость системы была бы возможна при условии равенства совокупного рабочего объема гидрантов рабочему объему ствола побега. Однако при неравенстве этих рабочих объемов избыток гидроплазмы, образующийся при одновременном сжатии нескольких (а в больших побегах – многих) гидрантов, не вмещается в расширенный ствол побега и выходит за пределы побега, т.е. в столон. Появляются магистральные ГПТ. Об их регулярности мы можем судить по рис. 14, на котором представлена динамика суммы рабочих объемов сжимающихся гидрантов и ствола побега. Если бы гидроплазма перетекала только в пределах побега из сжимающихся пульсаторов в расширяющиеся, то величина совокупного рабочего объема варьировала бы мало. Однако мы видим, что вариации значительные, что свидетельствует о поступлении гидроплазмы в побег и выходе из него, т.е. появлении магистральных ГПТ. Видно, что пульсации объема избыточной гидроплазмы не столь регулярны, как пульсации ствола побега, и даже менее регулярны по сравнению с совокупностью сжимающихся гидрантов. И это вполне понятно,

¹ Собственные неопубликованные данные.



Рис. 14. Динамика суммарного рабочего объема гидрантов и ствола побега у *D. pumila*. Учет № 9 под бинокуляром (колония № С-1), шаг 1 мин. Средний период пульсаций 12.0 ± 1.6 мин.

так как пульсации ценосарка и гидрантов накладываются друг на друга несовершенно из-за неполной синхронизации пульсаций гидрантов между собой и со стволом побега.

График, полученный на основе расчетов рабочих объемов и регистрации количества сжавшихся гидрантов и модулей ствола в дистальной части материнского побега, в целом соответствует графику динамики объема исходящего из этого побега ГПТ, зарегистрированного с помощью микровидеосъемки в прилежащем к побегу модуле столона (рис. 15). Надо учесть, во-первых, что съемки под микроскопом и под бинокуляром были произведены хотя и на одних и тех же колониях, но не одновременно, а спустя несколько часов, и во-вторых, что на рис. 14 исходящий объем ГПТ соответствует разности между максимальным и минимальным рабочими объемами, а следовательно, равен примерно 10-12 млн мкм³. Объем гидроплазмы на рис. 14 соответствует шагу измерений в 60 с, а на рис. 15 – 30 с. С учетом этого обстоятельства максимальные значения объемов гидроплазмы на рис. 14 и 15 хорошо соответствуют друг другу. Периоды пульсаций суммарного рабочего объема (12.0 ± 1.6 мин) и ГПТ в модуле столона, прилежащем к материнскому побегу колонии (11.0 \pm 3.5 мин), можно считать идентичными.

Итак, причиной выхода из материнского побега избытка гидроплазмы, т.е. возникновения магистрального ГПТ, является сжатие большинства гидрантов. Сами по себе гидранты пульсируют недостаточно ритмично, чтобы ожидать, что они все вместе и регулярно сжимаются и расслабляются. Ранее мы предполагали, что избыток гидроплазмы образуется в результате другого механизма синхронизации гидрантов. В его основе продолжительная фаза покоя, в течение которой гидранты не могут принять входящее в побег ГПТ. Это явление было изучено на ростовых пульсациях ценосарка верхушек роста побегов и столонов (Wyttenbach et al., 1965; Wyttenbach, 1968; Beloussov et al., 1972; Косевич, 2006). После фазы сжатия ценосарка наступает фаза остаточного сжатия (по Wyttenbach, 1968: "retracted and resting"), в течение которой просвет ценосарка остается минимальным вплоть до наступления релаксации. При релаксации возможно растяжение ценосарка, проявляющееся в увеличении его просвета. Было доказано, что ценосарк не может активно расширяться (Марфенин, 1985), а лишь растягивается под воздействием давления других пульсаторов, передающемся гидравлически в замкнутой гастроваскулярной полости колонии. Нами установлено, что фаза остаточного латерального сжатия ценосарка дольше (нередко в несколько раз) фазы активного сжатия ("retraction") (рис. 16). Мы предполагаем, что в это время ценосарк еще не может быть растянут даже под давлением. Поэтому пульсатор в течение фазы сжатия не способен принять избыток гидроплазмы, поставляемый ГПТ.

Однако постепенно напряжение ценосарка ослабляется, приближаясь к некоей грани, после



Рис. 15. Динамика объема перенесенной гидроплазмы в модуле столона, прилежащем к материнскому побегу колонии *D. pumila* (колония № С-1, эпизод № 218/2017). Средний период ГПТ (P_{HF}) составляет 11.0 ± 3.5 мин. Объем ГПТ был вычислен как произведение скорости ГПТ (мкм/с) на величину площади сечения столона (мкм²) и на 30 с, так как регистрация этих показателей происходила с шагом в 30 с.



Рис. 16. Динамика латеральных пульсаций ценосарка столона *D. pumila* в модуле столона, прилегающем к материнскому побегу. Колония № 1-10, эпизод № 212/2017. Обозначения фаз пульсаторного цикла: a - остаточное расширение, b - активное сжатие, с - остаточное сжатие, d - пассивное расширение.

которой ценосарк уже может быть растянут, если давление в гастроваскулярной полости возрастает. Это инициирует возникновение ГПТ как результата сжатия одних пульсаторов где-то в колонии и расслабления других. Приток гидроплазмы вызывает растяжение расслабленного пульсатора и, как реакцию на растяжение, его сжатие. В верхушках роста сжатие наступает вскоре после завершения растяжения (Wyttenbach, 1968). Верхушки роста покрыты очень тонким перисарком, способным растягиваться при его расширении. Поэтому апикальные расширения верхушек роста не испытывают ограничения со стороны перисарка. В отличие от ростовых пульсаций, латеральные пульсации ценосарка в столонах и побегах ограничены неэластичным перисарком. Это обстоятельство помогает понять значение "верхних плато" (b) на графике латеральных пульсаций ценосарка (рис. 16): растяжение еще не прекратилось, но расширяться больше некуда. Тем не менее даже за вычетом фаз "b" совместная продолжительность фаз растяжения и сжатия оказывается существенно меньше, чем продолжительность фазы остаточного сжатия, во время которой пульсатор не способен растягиваться. Отсюда следует, что после сжатия пульсаторы продолжительно сопротивляются притоку ГПТ, и течения поступают в другие пульсаторы, у которых началась стадия релаксации.

Эти характерные особенности пульсации ценосарка можно экстраполировать и на гидрантов. чьи ткани ничем не отличаются от ценосарка. После сжатия гидранта или участка ценосарка гидроплазма поступает в ближайшие пульсаторы (такие же гидранты и участки ценосарка), вызывая в ответ их сжатие. Выдавленный из них избыток гидроплазмы не может поступить обратно в те пульсаторы, из которых первоначально вышел, так как в них еще не началась фаза релаксации. По нашим данным (рис. 12), фаза остаточного сжатия у гидрантов не столь регулярна, как в ценосарке, а фаза остаточного расширения может быть весьма продолжительна. Поэтому ГПТ из сжимающихся гидрантов должно направляться не в прежние, откуда пришло, а в другие пульсаторы в пределах побега, и так повторяется несколько раз, вызывая сжатие большинства пульсаторов в побеге (рис. 9). В результате их сжатия гидроплазма выходит за пределы побега, что выражается в виде ГПТ, продолжающегося в столоне. Эта теоретическая модель образования ГПТ (Марфенин, 1985, 1993) была подтверждена Ю.Б. Бурыкиным (2008). Однако в ней есть свои противоречия. Оставалась необъяснимой периодичность магистральных ГПТ. Каким образом из недостаточно ритмичных пульсаций гидрантов образуется весьма ритмичное исходящее ГПТ?

Теперь это противоречие может быть снято. Ритм задают пульсации ствола побега. Ценосарк по какой-то причине пульсирует более ритмично, чем гидранты, и, видимо, является пейсмекером (рис. 10). Сжатия ценосарка ствола побега оказываются синхронизаторами пульсаций гидрантов. Синхронизация происходит посредством перекачивания части гидроплазмы, заполняющей ствол, в гидранты. Мы видим (рис. 6), что после сжатия модулей ценосарка одновременно расширяется несколько гидрантов. Затем и они сжимаются, перекачивая гидроплазму в другие гидранты. В результате число сжавшихся оказывается больше, чем расширенных, что и приводит к выдавливанию избытка гидроплазмы (совокупного рабочего объема гидрантов и ствола) из побега в столон.

Цикличность этого процесса могла бы быть не столь правильной, если бы не регулярность пульсаций ствола побега. Хотя рабочий объем ствола побега существенно меньше, чем у отходящих от него гидрантов (Марфенин, Дементьев, 2017), этого оказывается достаточно для инициации пульсаций гидрантов, чей собственный рабочий объем в основном и составляет объем магистрального ГПТ.

Важно, что не все гидранты оказываются синхронизированы. Это означает, что система имеет значительный запас вариабельности, т.е. может подстраиваться под различные ситуации, связанные, например, с питанием и увеличением объема гидроплазмы внутри колониального организма, а также с изменением конфигурации всей системы в процессе роста или рассасывания.

Регистрацию пульсаций четырех модулей побега под бинокуляром при малом увеличении удалось осуществить только в верхней его части, где прозрачность перисарка и тканей достаточна для измерений величин просвета ценосарка и путей перемещения частиц в гидроплазме. В нижней части побега мы не смогли выполнить такие же измерения. Тем ценнее оказались результаты регистрации под микроскопом при большем увеличении тех же параметров в первом модуле побега, в его середине и у основания побега в столоне. Оказалось, что ГПТ на выходе из побега в столон в 2 раза мощнее, чем в середине побега и около его верхушки. Под мощностью ГПТ мы понимаем объем перенесенной гидроплазмы за акт однонаправленного ГПТ от начала до остановки. Этот показатель определяется, в свою очередь, тремя другими: скоростью и продолжительностью ГПТ, а также площадью поперечного сечения полости ценосарка.

Примечательно, что мощность ГПТ не изменяется на пути от верхушки побега до его середины, а затем возрастает в нижней части побега. Что же способствовало возрастанию скорости и объема ГПТ? Дополнительными "ускорителями" ГПТ могли быть боковые веточки, которые отходили от нижних частей материнских побегов (рис. 1). Все они могли быть резервуарами, способными временно вместить гидроплазму от входяшего в побег ГПТ, а затем выдавить ее обратно в столон. Судя по форме пиков на графике динамики объема перенесенной гидроплазмы в столоне у основания материнского побега (рис. 15), резонно предположить, что ГПТ из ствола и его боковых ветвей в колонии № C-1 слагались не полностью синхронно.

Тем не менее результирующее магистральное ГПТ, направленное из материнского побега в столон и далее по колонии, оказывается периодичным, хотя и со значительными вариациями в амплитуде A_{HF} (табл. 3), отражающей максимумы перемещения объемов гидроплазмы в единицу времени. В этом и проявляется основная особенность нецентрализованного колониального организма – сохранение порядка в главном при значительных отклонениях в частностях (Марфенин, 2016). Вполне возможно, что это свойственно любым нецентрализованным системам, обладающим целостностью.

442

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

С помощью анализа пульсаций ценосарка и гидрантов нам удалось прояснить механизм формирования магистральных течений гидроплазмы (ГПТ). Впервые обнаружено различие ролей гидрантов и ценосарка в генерации ГПТ. Исходная модель, описанная четверть века назад (Марфенин, 1985), подтверждена новыми подробностями. Мощные периодические ГПТ возникают в результате подстраивания пульсаторов друг к другу, пусть еще достаточно несовершенному и "расхлябанному", т.е. отчасти случайному. Однако ясная периодичность пульсаций обязана не только подстраиванию и не только верхушечным комплексам с наибольшими рабочими объемами, но и ритмичности пульсаций ценосарка, который задает тон гидрантам – тем из них, кто готов срабатывать синхронно.

Этот результат имеет общебиологическое значение для понимания жизнедеятельности модульных организмов, не имеющих единого центра регуляции происходящих в организме процессов. В нецентрализованных системах отсутствует однозначный и четко прогнозируемый ответ на поступивший сигнал (Марфенин, 2016). Тем не менее такие системы функционируют по-своему эффективно. Они маневренны, неуязвимы. Колониальные гидроиды представляют собой прекрасную модель того, как может "анархия" сочетаться с эффективностью и порядком, демонстрируя в итоге слаженность действий.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бурыкин Ю.Б., 1999. Возникновение и формирование распределительной системы у колониальных гидроидов в процессе метаморфозы планулы // Зоол. журн. Т. 78. № 10. С. 1139–1148.
- Бурыкин Ю.Б., 2008. Формирование распределительной системы в процессе развития колоний гидроидных полипов // Онтогенез. Т. 39. № 3. С. 212– 221.

- *Бурыкин Ю.Б.*, 2010. Основы функционирования распределительной системы колониальных гидроидов // Онтогенез. Т. 41. № 4. С. 300–311.
- Бурыкин Ю.Б., 2013. Эстафетный способ перемещения гидроплазмы в колониях гидроидных полипов // Онтогенез. Т. 44. № 2. С. 115–125.
- Бурыкин Ю.Б., 2015. Функционирование распределительной системы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. № 3. С. 44–48.
- Бурыкин Ю.Б., Марфенин Н.Н., Карлсен А.Г., 1984. Опыт содержания морского колониального гидроида Dynamena pumila (L.) в лабораторных условиях // Биол. науки. № 1. С. 102–106.
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2018. Влияние опреснения на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dy*namena pumila (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 5. С. 376–392.
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2019. Воздействие температуры на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 1. С. 22–42.
- Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н., 1976. Упорядоченность перемещения гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (L.) (Thecaphora, Sertulariidae) // Журн. общ. биологии. Т. 37. № 6. С. 917–923.
- Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н., 1984. Перемещение гидроплазмы в колонии у гидроидов на примере *Dynamena pumila* (L.) и некоторых других видов гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 45. № 5. С. 670– 680.
- Косевич И.А., 2006. Механика ростовых пульсаций, как основа роста и формообразования у колониальных гидроидов // Онтогенез. Т. 37. № 2. С. 1–15.
- Марфенин Н.Н., 1985. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 46. № 2. С. 153–164.
- Марфенин Н.Н., 1988. Функционирование распределительной системы в колонии у колониальных гидроидов: новый метод и факты // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 103–111.
- Марфенин Н.Н., 1993. Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 151 с.
- *Марфенин Н.Н.*, 2016. Децентрализованный организм на примере колониальных гидроидов // Биосфера. Т. 8. № 3. С. 315–337.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2017. Парадокс протяженных течений гидроплазмы в колониальном гидроиде Dynamena pumila (Linnaeus, 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 4. С. 3–20.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018а. Продольные пульсации столона у колониального гидроида *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 85–96.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2018б. Рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у ко-

лониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) в проточной и непроточной кюветах // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 97–107.

- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2019. К вопросу о протяженности гидроплазматических течений у колониального гидроида Dynamena pumila (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 80. № 5. С. 348–363.
- Beloussov L.V., Badenko L.A., Katchurin A.L., Kurilo L.F., 1972. Cell movements in morphogenesis of hydroid polyps // J. Embr. Exp. Morphol. V. 27. P. 317–337.
- *Blackstone N.W.*, 1996. Gastrovascular flow and colony development in two colonial hydroids // Biol. Bull. V. 190. № 1. P. 56–68.
- *Fulton C.*, 1963. Rhythmic movements in *Cordylophora* // J. Cell. Comp. Physiol. V. 61. № 1. P. 39–51.
- Hale L.J., 1960. Contractility and hydroplasmic movements in the hydroid *Clytia johnstoni* // Quart. J. Microscop. Sci. V. 101. № 3. P. 339–350.
- Harmata K.L., Parrin A.P., Morrison P., Bross L.S., Blackstone N.W., 2013. Quantitative measures of gastrovascular flow in octocorals and hydroids: Towards a compar-

ative biology of transport systems in cnidarians // Invertebr. Biol. V. 132. № 4. P. 291–304.

- Marfenin N.N., Dementyev V.S., 2017. Functional morphology of hydrozoan stolons: Stolonal growth, contractility, and hydroplasmic movement in Gonothyraea loveni (Allman, 1859) // Mar. Biol. Res. V. 13. № 5. P. 521– 537.
- Rees J., Davis L.V., Lenhoff H.M., 1970. Paths and rates of food distribution in the colonial hydroid Pennaria // Comp. Biochem. Physiol. V. 34. № 2. P. 309–316.
- Winkle D.H., van, Blackstone N.W., 1997. Video microscopical measures of gastrovascular flow in colonial hydroids // Invertebr. Biol. V. 116. № 1. P. 6–16.
- Wyttenbach C.R., 1968. The dynamics of stolon elongation in the hydroid, *Campanularia flexuosa* // J. Exp. Zool. V. 167. № 3. P. 333–352.
- Wyttenbach C.R., 1973. The role of hydroplasmic pressure in stolonic growth movement in the hydroid, *Bougainvillia* // J. Exp. Zool. V. 186. P. 79–90.
- Wyttenbach C.R., Crowell S., Suddith R.L., 1965. The cyclic elongation of stolons and uprights in the hydroid, Campanularia // Biol. Bul. V. 129. P. 429.

Stems as a generators of the hydroplasmic currents in *Dynamena pumila* (L., 1758) colonial hydroid

N. N. Marfenin^{a, *}, V. S. Dementiev^a

^aLomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Dept of Invertebrate Zoology Lenin Hills, 1, Moscow, 119234 Russia *e-mail: marf47@mail.ru

In most studied colonial hydroids, the movement of fluid (hydroplasm) inside the gastrovascular cavity occurs as a result of transverse pulsations of hydrants and the general body (coenosarc). The regularity of hydroplasmic flows (HPF) has been studied so far only in the stolons of colonial hydroids. This article shows for the first time the formation of HPFs originating from the shoot, which arise due to pulsation of the coenosarc of the shoot and additionally as a result of the inequality between the number of simultaneously squeezed hydrants and the number of simultaneously stretched hydrants (they cannot actively expand). The mechanism of such a mismatch lies in the ratio of the compression—relaxation phases of the body of the hydroid. The role of the hydrant pulsation synchronizer is performed by the coenosarc of the shoot's stem, which pulsates more rhythmically than hydrants.