

УДК 593.714.2:591.112.3:573.7:573.22

## ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ЭФФЕКТ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ЧАСТЕЙ НЕЦЕНТРАЛИЗОВАННОЙ БИОСИСТЕМЫ НА ПРИМЕРЕ ФОРМИРОВАНИЯ МАГИСТРАЛЬНЫХ ТЕЧЕНИЙ ГИДРОПЛАЗМЫ В ПОБЕГЕ КОЛОНИАЛЬНОГО ГИДРОИДА *DYNAMENA PUMILA* (L., 1758)

© 2023 г. Н. Н. Марфенин<sup>1</sup> \*, В. С. Дементьев<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Московский 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 23.12.2022 г.

После доработки 14.03.2023 г.

Принята к публикации 25.05.2023 г.

Описано формирование в побеге у колониальных гидроидов (Hydrozoa) магистральных течений гидроплазмы (ГПТ), выходящих из него в стolon и способных переносить пищевые частицы по стolonу на противоположный конец нецентрализованного организма. Мы разработали простой метод ежеминутной визуальной регистрации направления движений частиц в гидроплазме в каждом модуле побега на протяжении 1.5 ч. Установлено, что магистральные исходящие из побега ГПТ образуются регулярно с периодом  $14.8 \pm 3.4$  мин. Входящие в побег ГПТ также ритмичны ( $15.1 \pm 5.0$  мин), но если исходящие ГПТ обычно наполнены частицами пищи, то возвращающиеся ГПТ, как правило, содержат мало частиц. В пульсациях гидрантов на побеге больше хаоса, чем в стволе побега, т.е. период поступления ГПТ из гидрантов в стolon побега значительно варьирует. Раньше это заставляло предполагать, что исходящие ГПТ формируются только под влиянием входящих, как ответная реакция на растяжение ценосарка при поступлении гидроплазмы в побег (под давлением других пульсаторов в колониальном организме). Однако выяснилось, что между появлением входящего и началом исходящего ГПТ проходит в среднем 5 мин. За это время гидроплазма наполняет не только стolon побега, но и гидранты, которые в ответ сжимаются, хотя и не одновременно. Гидранты выдавливают при сжатии гидроплазму в стolon побега, после чего и ценосарк побега начинает сжиматься. Выяснилось, что при учете пульсаций гидрантов за 3 мин проявляется четкая периодичность, совпадающая с периодичностью исходящих из побега ГПТ, возникающих в результате сжатий ценосарка ствола. При этом гидроплазма еще не может поступить в гидранты до окончания продолжительной фазы их сжатия. В противном случае перемещения гидроплазмы были бы ограничены только пространством побега. Таким образом, в нецентрализованной системе, каковой является колониальный организм у гидроидов, согласование пульсаций гидрантов и ценосарка происходит со значительным люфтом. У ценосарка, как единого целого, пульсации ритмичны с незначительными флуктуациями, в то время как гидранты — источники множества мало ритмичных пульсаций (с большими вариациями периода). Поэтому вклад гидрантов в формирование магистрального ГПТ проявляется не одномоментно, а в течение нескольких минут в интервале между входящим и исходящим течениями.

DOI: 10.31857/S0044459623030041, EDN: SUGOIZ

Колониальные гидроиды — весьма совершенный объект экспериментального изучения функционирования нецентрализованных биологических систем<sup>1</sup>.

Нецентрализованная или децентрализованная система — это целое, состоящее из взаимодействующих частей, ни одна из которых не является

управляющей для остальных (Марфенин, 2016). К нецентрализованным биологическим системам относятся многие растения, грибы, колониальные беспозвоночные и колониальные микроорганизмы, популяции и экосистемы, а также в социальных системах различные неиерархические объединения у людей.

Во всех вариантах нецентрализованных систем основной вопрос, на который до сих пор не получен ответ: каким образом из совокупности

<sup>1</sup> Строеие и терминология колониальных гидроидов кратко описаны в ряде предыдущих статей (например, Марфенин, 2016).

неорганизованных между собой сигналов и действий рождаются отчетливые и более мощные объединенные сигналы или действия?

Основная методическая сложность при изучении нецентрализованных систем — необходимость одновременной регистрации множества источников информации или действий. Некоторые колониальные гидроиды в этом отношении оказываются удобными объектами исследования. Главное их преимущество перед остальными объектами состоит в том, что тело у гидроидов в любых местах доступно для непосредственного наблюдения благодаря ветвистости и тонким стенкам тела. Все столоны и побеги развернуты в пространстве. Стенка тела состоит только из двух слоев клеток. Массивных органов нет. Внешний тонкий хитиновый скелет у молодых ветвей колонии прозрачен. Гастровакулярная полость единая и проходит через весь колониальный организм без разделения поперечными перегородками на отсеки. Размеры объекта удобны для исследования с использованием обычных оптических приборов. Скорость роста соответствует возможностям исследователя регистрировать происходящие изменения, т.е. не слишком медленно и не слишком быстро.

К нецентрализованным процессам у колониальных гидроидов относятся: 1) динамика перемещения клеток в различных местах тела колониального организма, 2) рост побегов и столонов, 3) образование и дедифференцировка гидрантов, 4) пульсации гидрантов и ценосарка, 5) перемещение гидроплазмы в гастровакулярной полости тела (функционирование распределительной системы).

Проще всего регистрировать рост побегов и столонов, для чего не требуется никаких сложных устройств. Достаточно регулярно измерять их длину или прирост (Марфенин, Дементьев, 2018а). Так же просто отслеживать появление новых гидрантов и рассасывание (дедифференцировку) старых. Намного сложнее изучать динамику клеточных процессов. В этой области до сих пор не разработаны удовлетворительные методики параллельного изучения множества изменений в разных местах организма. Исследования роста колонии и динамики состояния гидрантов в ней, хотя и наиболее привлекательны, дают весьма ограниченный результат для понимания взаимодействия локальных процессов. Только при изучении работы распределительной системы можно регистрировать не только разрозненные процессы (пульсации и локальные течения), но и результат их взаимодействия — мощное течение гидроплазмы, пронизывающее весь колониальный организм.

Наиболее ярко нецентрализованная саморегуляция проявляется у гидроидов с пульсаторно-реверсивным<sup>2</sup> типом распределительной системы (Марфенин, 2016). Локальные течения гидроплазмы, порождаемые пульсациями множества гидрантов и участков ценосарка, то и дело меняют направление, причем скорость движения гидроплазмы непрерывно изменяется: от нулевой до максимальной и снова до нулевой. Такое движение гидроплазмы, заполняющей гастровакулярную полость ценосарка, производит впечатление хаотичного. Перемещение частиц пищи у таких гидроидов на сколь-либо значительное расстояние внутри колониального организма представляется маловероятным. Тем не менее наблюдения и опыты однозначно свидетельствуют о том, что частицы, взвешенные в гидроплазме, могут время от времени перемещаться в столоне гидроида от одного его конца до противоположного за незначительное время, несмотря на кажущееся хаотичным мельтешение гидроплазмы на одном месте в интервалы между однонаправленными протяженными гидроплазматическими течениями (ГПТ), ясно различимыми под биноклем или микроскопом, хотя, как выяснилось, это не цельные ГПТ, а составные (Марфенин, Дементьев, 2019).

К настоящему времени уже описан гипотетический механизм возникновения мощных ГПТ в столоне из множества локальных ГПТ (Марфенин, Дементьев, 2017, 2019, 2020, 2022). Однако не вполне понятно, что заставляет часть гидроплазмы выходить из первого побега (инициатора ГПТ) в столон.

Цель нашего исследования — определить условия согласования пульсаторов в пределах побега, необходимые для генерации исходящего из него ГПТ.

Основные задачи исследования — определить следующие показатели:

- ритмичность ГПТ;
- долю времени, которая приходится на активные перемещения гидроплазмы;
- периодичность исходящих и входящих в побег ГПТ;
- продолжительность исходящих и входящих в побег ГПТ и интервал между ними;
- особенности ГПТ в верхней и нижней частях побегов;
- степень синхронности поступления гидроплазмы из гидрантов в ценосарк побега;
- периодичность сокращений гидрантов;
- роль гидрантов в формировании исходящих ГПТ.

<sup>2</sup> В ранних работах система называлась пульсаторно-перистальтической (Марфенин, 1985а). Альтернативный вариант распределительной системы представлен, например, у колониального гидроида *Ectopleura larynx* (Ellis & Solander, 1786) непрерывным однонаправленным течением гидроплазмы с неизменной скоростью (Марфенин, 1985б).

В результате проведенного исследования удалось определить механизм формирования исходящего из побега в столон течения гидроплазмы.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

**Объект исследования.** Исследование выполнено на колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (L., 1758), который относится к семейству Sertulariidae (отряда Leptothecata, подкласса Hydroidolina). Это семейство объединяет группу гидроидов с высокоорганизованными побегами, в которых гидротекки расположены в несколько рядов. Верхушка роста в процессе морфогенеза регулярно образует зачатки гидрантов, не прекращая при этом расти, а у некоторых родов и зачатки боковых ветвей закладываются на верхушке побега. Такой тип роста называется моноподиальным с терминально расположенными зонами роста (Kühn, 1914; Наумов, 1960).

Ствол побега выглядит как череда расширений и сужений, т.е. имеет ярко выраженное модульное строение. Исторически *модули* побегов называются *междоузлиями*. Междоузлие побега начинается и завершается выше пары гидротек, включая в себя у *D. pumila* одну пару гидрантов в гидротекках.

Колония или, точнее, колониальный организм *D. pumila* начинается от первого (или материнского) побега, выросшего из осевшей планулы. От основания этого побега по субстрату растет столон, который, так же как побег, покрыт хитиновидным перисарком, внутри которого – трубковидное тело столона. Интеркалярный (вставочный) рост столона происходит сразу за его верхушкой, которая медленно пульсирует, так что увидеть эти пульсации можно лишь при ускорении демонстрации видеосъемки. На столоне по мере его роста берут начало новые побеги примерно на равных расстояниях друг от друга. Поскольку закладка новых побегов происходит только на верхушке столона, то самые короткие побеги оказываются вблизи верхушки столона, а самые высокие – на противоположном конце столона, ближе к материнскому побегу. На столонах и побегах образуются боковые ветви. Следовательно, наибольшее число гидрантов в колонии *D. pumila* регистрируется на противоположном конце от зоны роста столона на больших побегах. Все побеги, их ветви и столоны имеют общую полость тела, которая называется гастроваскулярной. Полость заполнена гидроплазмой, в которой видны частицы полупереваренной пищи различного размера.

**Место обитания *D. pumila* в естественных условиях.** Материал для исследования был собран на границе нижней литорали и верхней сублиторали Еремеевского порога Великой Салмы Канда-

лакшского залива Белого моря (66.552005° с.ш., 33.116899° в.д.) вблизи Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова.

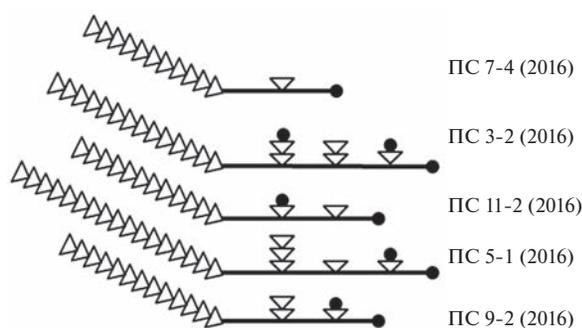
**Культивирование *D. pumila* в лаборатории.** Под биноклем выбирали подходящие побеги *D. pumila*. Обращали внимание на то, чтобы перисарк побега был светло-желтого цвета, что свидетельствует о том, что он еще тонкий, а на его поверхности мало обрастаний. В таких побегах лучше видны перемещения гидроплазмы (Дементьев, Марфенин, 2018, 2019, 2021; Dementyev, Marfenin, 2021).

Эти побеги отделяли от колонии и размещали на поверхности предметных стекол, по одному – два на стекло, плотно обвязывая толстой ниткой. Подготовив таким способом десяток стекол, помещали их в кристаллизатор со свежей морской водой объемом 10 л. В кристаллизатор помещали распылитель аквариумного микрокомпрессора для постоянного перемешивания морской воды. Сам кристаллизатор находился в кювете большего размера, заполненной водой, которая постоянно прокачивалась помпой через проточный холодильник. Так в аквариальной системе поддерживается определенная температура. В наших исследованиях температура воды составляла 15–16°C.

Кормление осуществляли свежесобранной науплиями *Artemia salina* (L., 1758) в отдельном кормовом кристаллизаторе, в который модельные колонии *D. pumila* помещали на 1–3 ч. Концентрация науплиев в начале кормления составляла 1–2 экз./мл. Как правило, активная фаза кормления, в течение которой концентрация науплиев в кормовом аквариуме значительно снижается, продолжалась до 20 мин. Кормление перед началом регистрации осуществляли за сутки, с целью избежать влияния самого кормления на перемещение гидроплазмы в побеге и формирование выходящего из него магистрального течения.

**Регистрация перемещения гидроплазмы и обозначения.** Методика визуального сканирования ГПТ апробирована нами ранее на столонах *D. pumila* (Марфенин, Дементьев, 2017, 2019, 2022). В данной статье мы ограничиваемся изучением системы гидроплазматических течений (ГПТ) только в пределах материнского побега, от которого были выращены модельные колонии на стеклах.

Регистрацию локальных токов гидроплазмы в побеге производили под биноклем МБС-1 (ЛОМО). Материнский побег обычно расположен почти горизонтально по отношению к стеклу, что упрощает процедуру регистрации ГПТ (рис. 1). Подробно изучена динамика системы ГПТ у пяти колоний. Приоритет индивидуального рассмот-



**Рис. 1.** Упрощенные схемы пяти колоний *D. pumila*, использованных в исследовании. Обозначения: треугольник обозначает один модуль побега, включающий две гидротели и участок ствола между ними; черная линия – стolon; черные кружки – растущие верхушки побегов и stolона.

рения объекта и анализа полученных результатов над усреднением данных называется идиографическим подходом. Этот метод подробнее описан в одной из предыдущих статей (Марфенин, Дементьев, 2022). Статистическая обработка лишь дополняет данные, полученные с учетом индивидуальных различий объектов исследования.

Перед началом регистрации картировали колонию, т.е. составляли схему, на которой отмечали ряд показателей: длину stolона, все побеги, расстояния между ними, все модули в каждом побеге, состоянии роста верхушек побегов и stolона. Затем подготавливали бланк регистрации с условным изображением всех гидрантов на побеге (рис. 2). На каждом бланке все строки пронумерованы в формате времени (0:00) для возможности отсылки в тексте рукописи на определенное место бланка регистрации. Продолжительность каждого сканирования – 1.5 ч.

Состояние гидроплазмы в побеге определяли визуально, просматривая каждую минуту колонию на просвет в течение 10–20 с и нанося на схему колонии по модулям побега направление ГПТ и насыщенность ГПТ частицами в двух градациях: ненасыщенные ГПТ (мало частиц) и насыщенные ГПТ (много частиц). Им соответствовали тонкие стрелки (к верхушке побега  $\uparrow$ , к его основанию  $\downarrow$ , из гидранта в ценосарк побега  $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ ) и толстые стрелки (вниз по побегу  $\nabla$  и вверх  $\Delta$ ).

Под ненасыщенными или слабыми ГПТ мы подразумеваем перемещение гидроплазмы отдельных разрозненных частиц. Насыщенные или сильные течения характеризуются множеством частиц, целиком заполняющих просвет гастроваскулярной полости в пределах поля зрения. Размер частиц специально не учитывали: мелкие и крупные частицы могли присутствовать как в насыщенных, так и в ненасыщенных течениях.

При регистрации продолжительности стадий перемещения гидроплазмы или его отсутствия не разделяли стадии полного покоя и хаотического перемещения на одном месте, обозначая и ту, и другую символом “ $\sigma$ ”.

Для удобства обработки первичных данных мы изобразили побег в таблице Excel. Один модуль побега представлен в виде четырех клеток: две клетки – участок stolона побега, две клетки по бокам – два гидранта. В stolоне регистрировали направление ГПТ к его верхушке и к основанию. В гидрантах отмечали только исходящие из них ГПТ, как индикаторы их сжатий. Входящие ГПТ не были отмечены из-за их прозрачности (ненасыщенности частичками) и ограничения времени на каждый проход визуального сканирования.

На основании полученных данных определяли несколько вторичных показателей: период ГПТ, максимальное значение ГПТ, интенсивность ГПТ.

Период исходящих из побега ГПТ определяли по интервалам между максимумами стрелок ( $\downarrow + \nabla$ ) в ГПТ, включающих базальный модуль побега. Возможны следующие варианты: 1) все ГПТ представлены на бланке регистрации только ( $\nabla$ )ГПТ; 2) ( $\downarrow$ )ГПТ переходит без разрыва в ( $\nabla$ )ГПТ; 3) ( $\nabla$ )ГПТ переходит без разрыва в ( $\downarrow$ )ГПТ, которое выходит из побега в stolон. Это позволило точнее определить период входящих и исходящих мощных ГПТ.

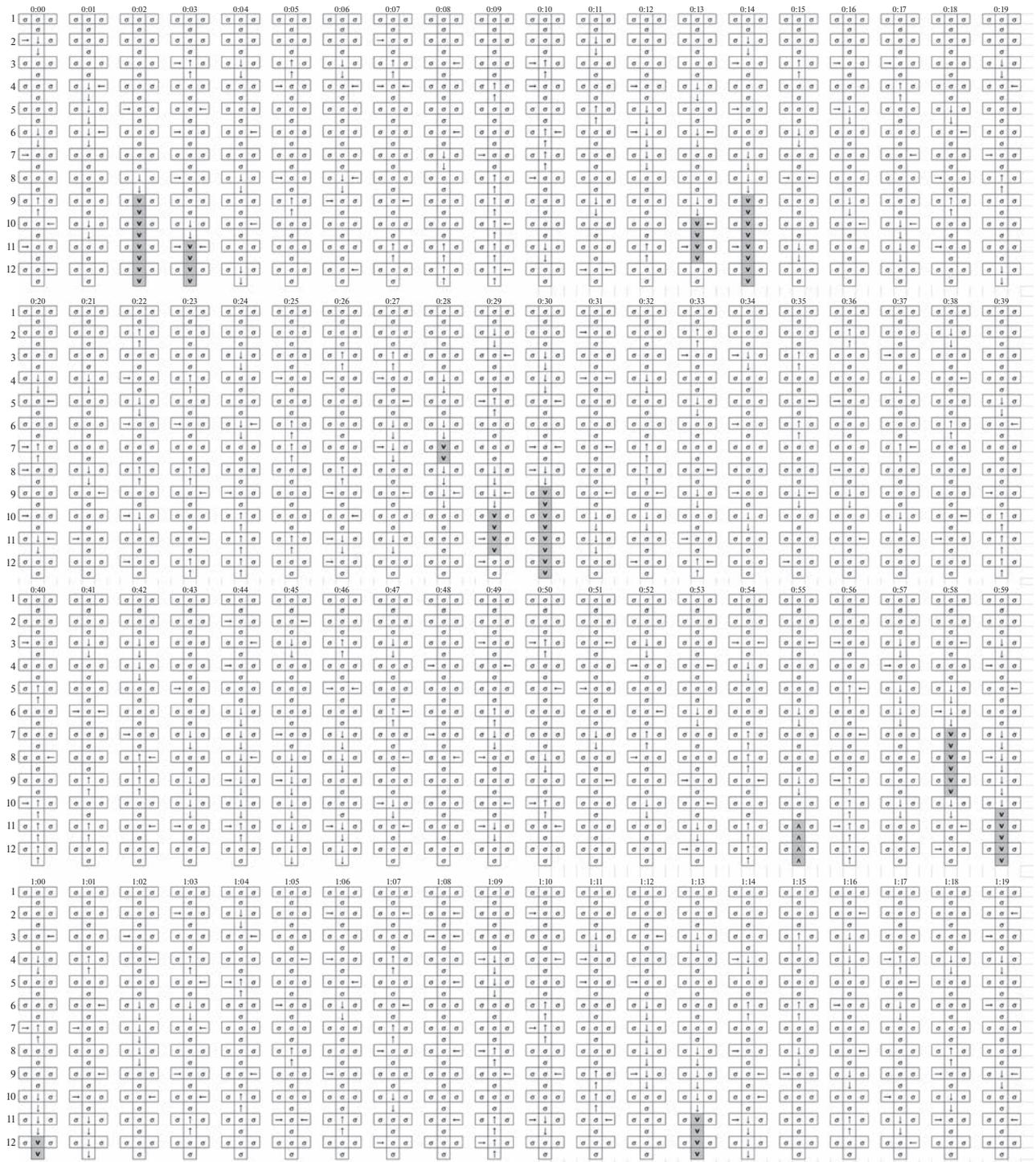
Период исходящих из гидрантов ГПТ определяли по интервалам между обнаружением (регистрацией) первых ГПТ после фаз покоя.

Максимальное значение ГПТ означает число последовательных модулей в побеге, в которых одновременно зарегистрированы однонаправленные ГПТ.

Под интенсивностью ГПТ подразумевается количество ячеек на схеме с данным типом ГПТ за все время регистрации, т.е. за 90 мин: чем больше таких ячеек, тем интенсивнее соответствующий тип ГПТ.

Для определения долей фаз 1) покоя, а также 2) ГПТ, направленных к верхушке побега и 3) от нее, высчитали процентное соотношение ячеек на всем бланке с соответствующими значками:  $\sigma$ ,  $\nabla$ ,  $\Delta$ ,  $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ . В тексте мы называем результаты такого учета как “процент модулей” в соответствующем состоянии.

Для сравнения интенсивности ГПТ на разном удалении от основания побега мы ограничились выделением трех участков по четыре модуля каждый. Один включал верхушку побега и нижерасположенные модули, второй был в середине побега, а третий – у его основания. Таким образом мы хотели уравнивать выборки вне зависимости от реальной высоты побега.



**Рис. 2.** Пространственное распределение в динамике фаз покоя ( $\sigma$ ), ГПТ из гидрантов в ствол побега ( $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ ), ГПТ к основанию побега ( $\downarrow$ ) и ГПТ к верхушке побега ( $\uparrow$ ) в материнском побеге у колонии *D. pumila* № ПС 9-2 (2016). Значки  $v$  и  $A$  обозначают насыщенные частицами ГПТ.

**Статистическая обработка** сводилась к определению средних арифметических значений ( $\bar{x}$ ) и стандартного отклонения ( $\pm SD$ ) или стандартной ошибки среднего ( $\pm SE$ ), а также определению достоверности различия средних величин в

выборке ( $n$ ). Показатель  $\pm SD$  использовали в тех случаях, когда хотели сравнить между собой вариабельность пульсаций у разных частей, например у гидрантов в зависимости расположения на побеге.

**Таблица 1.** Период по максимуму числа стрелок к основанию побега ( $\downarrow$  и  $\nu$ ) в момент регистрации, мин

	Название колонии					Пять колоний вместе
	ПС 7-4 (2016)	ПС 3-2 (2016)	ПС 11-2 (2016)	ПС 5-1 (2016)	ПС 9-2 (2016)	
$\bar{x}$	14	15.6	14.7	13.5	14.3	14.4
$SD$	1.2	1.5	1.5	2.3	1.9	1.8
$SE$	0.5	0.7	0.6	1.0	0.8	0.3
Выборка	5	5	6	6	6	28

## РЕЗУЛЬТАТЫ

*Ритмичность ГПТ*

Ежеминутная регистрация направлений перемещения гидроплазмы в пределах материнского побега позволила выявить у всех пяти колоний ритмичные ГПТ различной интенсивности, направленные как к основанию побега, так и от основания к верхней части побега (рис. 2, 3 и 4). Ясное всего это видно на исходящих ГПТ, заполненных частичками, что продемонстрировано ниже на примере результатов регистрации перемещений гидроплазмы в колонии *D. pumila* № ПС 9-2 (2016) (рис. 2). На фоне преобладающего состояния покоя или непротяженных ГПТ в течение 1.5 ч шесть раз были зарегистрированы исходящие из побега ГПТ, протяженностью более четырех модулей побега. Интервалы между ними составляли 12, 16, 15, 14, 14, 15 мин. В пяти случаях из шести эти ГПТ были насыщены частичками (обозначение  $\nu$ ).

Ритмичность ГПТ хорошо прослеживается на графиках всех пяти колоний (рис. 3). В них представлены количества ячеек на схемах побегов, в которых ГПТ направлены вверх ( $\uparrow$ ) к верхушке побега, вниз ( $\downarrow$ ) к его основанию, а также из гидрантов в ствол побега ( $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ ). Наиболее убедительно ритмичность выявлена у совокупности всех течений, направленных вниз к столону ( $\downarrow + \nu$ ) ГПТ (рис. 3). Менее четко проявляется периодичность у ( $\uparrow + \lambda$ ) ГПТ, направленных к верхушке побега. Периодичность ГПТ из гидрантов в ствол побега на представленных графиках не ясна.

Несмотря на то, что пять колоний различаются по графикам перемещения гидроплазмы, в них можно отметить общие характеристики:

– ( $\nu$ ) ГПТ у всех более мощные, чем ( $\lambda$ ) ГПТ;

**Таблица 2.** Периоды ГПТ у основания побега на границе со столоном, мин. Средние значения ( $\bar{x}$ ) и стандартное отклонение ( $\pm SD$ ) для пяти колоний *D. pumila*

ГПТ	$\bar{x}$	$\pm SD$	Выборка
$\uparrow$	15.1	5.0	24
$\downarrow$	12.0	4.1	33
$\nu$	14.8	3.4	25
$\lambda$	18.3	6.4	16

– ( $\lambda$ ) ГПТ опережают ( $\nu$ ) ГПТ, т.е. наступают на несколько минут раньше;

– максимальные значения ГПТ<sup>3</sup>, как правило, краткосрочны и имеют на графиках форму пиков, а не плато, т.е. максимальные ГПТ продолжительностью 2–3 мин встречаются значительно реже, чем одноминутные (из 33 пиков 9 раз) (рис. 3).

Сравнивая пять колоний, мы приходим к выводу, что максимальные значения ( $\downarrow + \nu$ ) ГПТ варьируют незначительно (от 10 до 15 стрелок), т.е. исходящие ( $\nu$ ) ГПТ по протяженности примерно одинаковые.

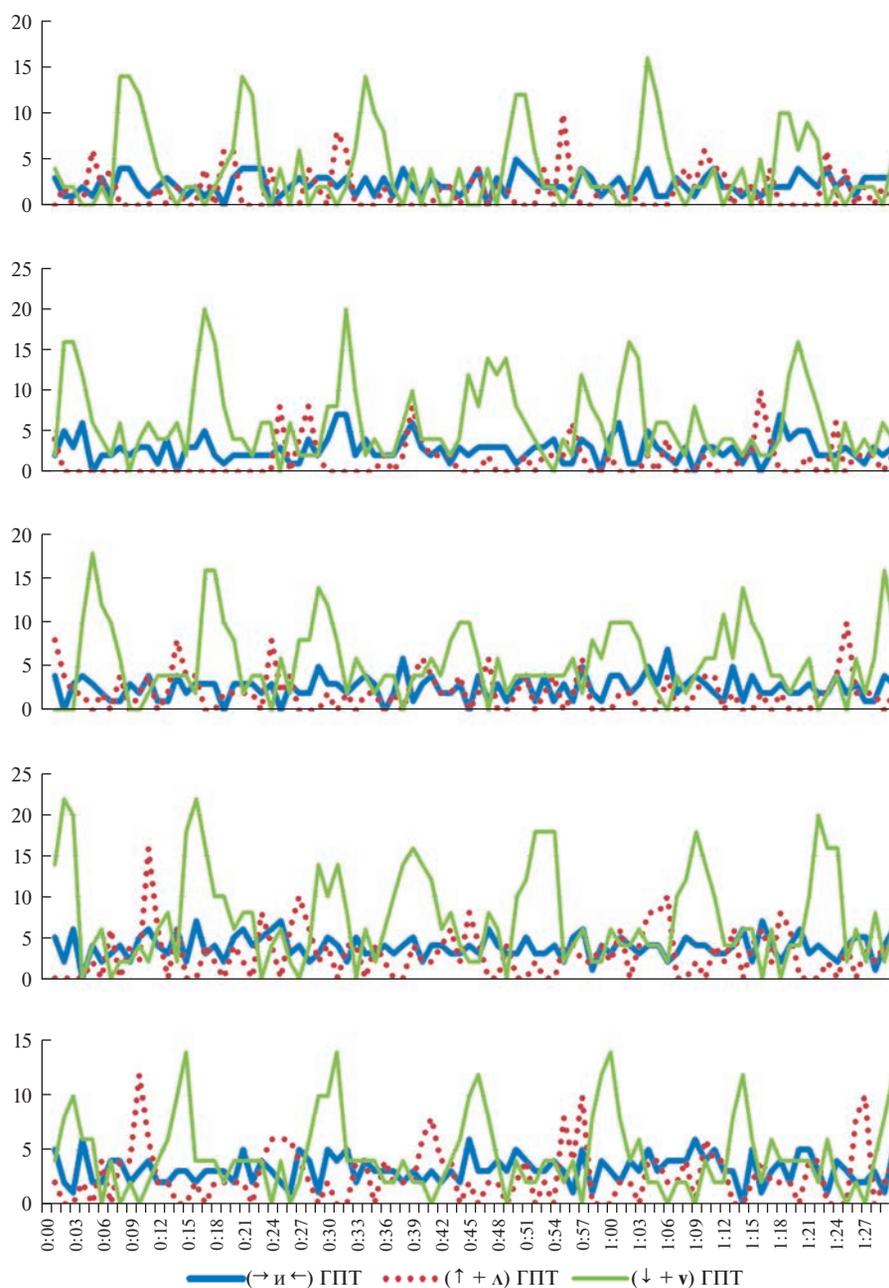
Период исходящих из побега ГПТ, определенный по интервалам между максимумами стрелок ( $\downarrow + \nu$ ) в ГПТ, включающих базальный модуль побега, составлял у всех исследованных колоний в среднем  $14.4 \pm 1.8$  мин ( $\bar{x} \pm SD$ ) (табл. 1).

Тот же результат получился и для периода ГПТ в основании побега, т.е. для исходящих из побега ( $\nu$ ) ГПТ, насыщенных пищевыми частицами ( $14.8 \pm 3.4$  мин). Такие ГПТ наиболее ритмичны, т.е. отличаются наименьшими отклонениями значений от среднего (табл. 2). Это видно также и на графиках (рис. 3).

*Соотношение покоя и движения гидроплазмы*

Динамика перемещения гидроплазмы в каждом участке материнского побега одной из колоний, а именно № ПС 9-2 (2016), представлена на рис. 2. В основном преобладает состояние покоя ( $\sigma$ ), точнее, отсутствия продольного перемещения. Взвешенные в гидроплазме частички могут в таком состоянии оставаться на одном месте, крутиться в поле зрения или же подергиваться. Доля фазы покоя составляет для всех пяти колоний совместно 80.1%. Это означает, что во всех учетных ячейках (см. рис. 2) пяти колоний, помноженных на 90 (мин), т.е. в 23760 ячейках, фаза покоя зарегистрирована в 19032 ячейках. Иными словами, фаза покоя в отдельно взятой ячейке в течение 90 мин регистрации может встречаться реже или чаще. Однако дополнительно к приведен-

<sup>3</sup> Согласно примененному методу, максимальное значение ГПТ означает число последовательных модулей в побеге, в которых одномоментно зарегистрированы однонаправленные ГПТ.



**Рис. 3.** Динамика числа локальных ГПТ: из гидрантов в ствол побега ( $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ ); в стволе к его верхушке ( $\uparrow$  +  $\Delta$ ); в стволе к его основанию ( $\downarrow$  +  $\mathbf{v}$ ) в колониях *D. pumila* сверху вниз: ПС 7-4 (2016); ПС 3-2 (2016); ПС 11-2 (2016); ПС 5-1 (2016); ПС 9-2 (2016). По оси  $Y$  – число участков колонии с данной направленностью ГПТ; по оси  $X$  – время от начала регистрации, мин.

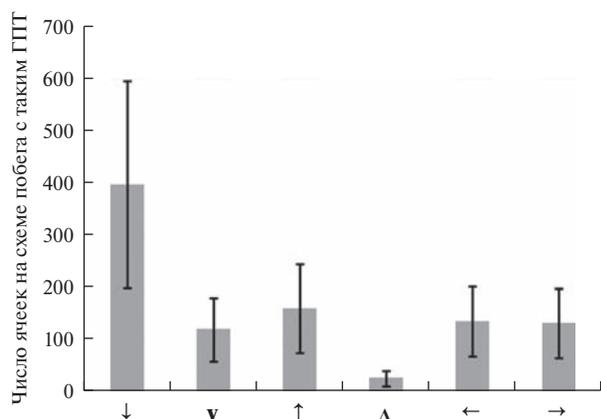
ному усреднению всех ячеек надо учитывать, что в колонии № ПС 9-2 (2016) доля фазы покоя в верхней ячейке ствола побега составляла 100%, а в ячейке, расположенной в основании побега, – 70%.

Иногда в разных местах побега возникают продольные перемещения гидроплазмы. В зависимости от направления перемещения они обозначены на схеме стрелочками ( $\rightarrow$ ,  $\leftarrow$ ,  $\downarrow$ ,  $\uparrow$ ). Время от времени ГПТ в ценосарке ствола побега оказываются насыщены частицами ( $\Delta$ ,  $\mathbf{v}$ ). Таких

ГПТ значительно меньше, чем обычных с небольшой концентрацией частиц (рис. 4).

Больше всего исходящих из материнского побега ГПТ (учитываемых совместно  $\downarrow$  и  $\mathbf{v}$ ). Существенно меньше входящих в побег ГПТ ( $\uparrow$  и  $\Delta$ ).

Насыщенные частичками ГПТ ( $\mathbf{v}$ ,  $\Delta$ ) в основном исходящие ( $\mathbf{v}$ ), но есть и входящие, хотя и значительно реже.



**Рис. 4.** Средние интенсивности различных ГПТ за 1.5 ч регистрации в материнских побегах у пяти колоний *D. pumila* ( $\bar{x} \pm SE$ ). Под интенсивностью понимается сумма ячеек в бланке регистрации за 1.5 ч с соответствующим обозначением: входящие в ствол (↑) и исходящие из ствола (↓) ГПТ, не насыщенные частицами; входящие в ствол (λ) и исходящие из ствола (v) ГПТ, насыщенные частицами; ГПТ из гидрантов в ствол побега (→ и ←).

Суммарная интенсивность ГПТ из всех гидрантов в ствол побега примерно в 2 раза ниже интенсивности исходящих из побега ГПТ. Под интенсивностью ГПТ подразумевается количество ячеек на схеме с данным типом ГПТ: чем больше таких ячеек, тем интенсивнее данный тип ГПТ.

#### Периоды исходящих и входящих в побег ГПТ

Период исходящих из побега прозрачных (↓) ГПТ, не насыщенных частицами, меньше, чем для (v) ГПТ с высокой концентрацией частиц (табл. 2). Сокращение периода обусловлено методическими особенностями. Если насыщенные частицами (v) ГПТ, как правило, продолжительные и регулярные, то прозрачные (↓) ГПТ бывают случайными, т.е. короткими и непродолжительными. Из-за этого интервалы между очередными (↓) ГПТ оказываются иногда укороченными, т.е. в интервал между двумя течениями (v) могут уложиться два или даже три слабых прозрачных (↓) течения. Эти случайные короткие (↓) ГПТ выглядят как толчки, а не как протяженные течения (рис. 2, 0:04 и 0:19). Среди насыщенных частицами (v) ГПТ такие непродолжительные смещения бывают редко. Обычно участки гидроплазмы, насыщенные частицами, смещаются однонаправленно и продолжительно. Толчки и изменения направления движения в (v) ГПТ, тем не менее, могут происходить, но всякий раз в виде продолжения предыдущего ГПТ или части прозрачного (↓) ГПТ (рис. 2, 0:28).

Входящие (↑) ГПТ обычно прозрачны, т.е. содержат мало частиц, и наступают с таким же периодом ( $15.1 \pm 5.0$  мин), как и исходящие магистральные (v) ГПТ ( $14.8 \pm 3.4$  мин) (табл. 2). Возвращающиеся назад в материнский побег ритмичные пустые (↑) ГПТ называются компенсаторными (Марфенин, 1985а). Среди них редко бывают течения, набитые частичками. Поэтому интервалы между такими наполненными частичками (λ) ГПТ, если их считать отдельно, оказываются больше, чем у других ГПТ. Кроме того, они не столь регулярны, т.е. характеризуются наибольшими отклонениями от среднего ( $18.3 \pm 6.4$  мин) (табл. 2).

#### Продолжительность исходящих и входящих в побег ГПТ и интервал между ними

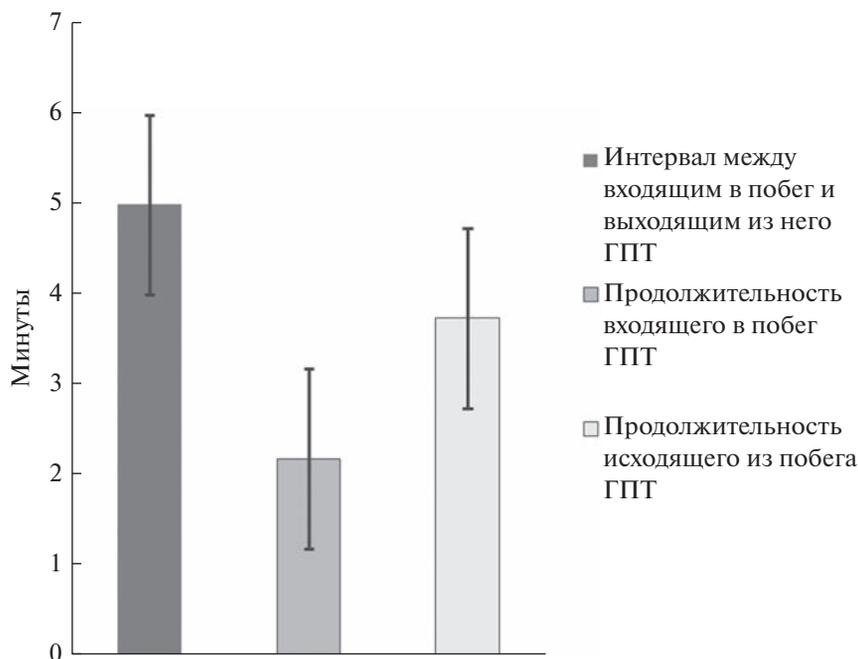
Продолжительность исходящего из побега (↓ + v) ГПТ обычно больше, чем входящего (↑ + λ) ГПТ (рис. 5).

Входящие (↑ + λ) ГПТ в среднем наступают на 5 мин раньше, чем исходящие из побега (↓ + v) ГПТ (рис. 6). Если учесть, что средний период исходящих ГПТ составляет 14.8 мин (табл. 2), то опережение на 5 мин входящего ГПТ означает, что материнский побег сначала наполняется гидроплазмой<sup>4</sup> из других частей колонии, которая распределяется по гидрантам, а затем, спустя несколько минут, из него выходит (↓ + v) ГПТ.

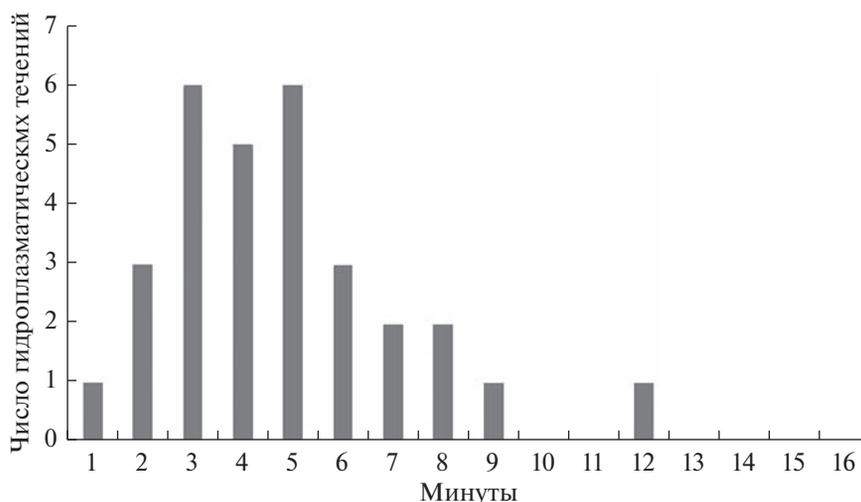
#### ГПТ в верхней и нижней частях у побегов

(v) ГПТ, переносящие частички пищи, были зарегистрированы только в средней и нижней частях побегов. В верхней части побега, включающей четыре междоузлия, ни у одной колонии не было ГПТ, насыщенных частичками. Этот результат представлен в табл. 3 в виде двух показателей. Первый показатель — число течений вне зависимости от протяженности (v) ГПТ в побеге, т.е. от числа стрелок в каждом из них. Второй показатель — сумма ячеек на схеме со стрелками, направленными вниз (↓ или v). По этим показателям видно, что в верхних частях побегов перемещения гидроплазмы вниз к основаниям побегов имеются, хотя их почти вдвое меньше, чем в нижних четырех модулях того же побега (табл. 3). Только эти течения (↓) ГПТ “пустые” — в них мало частичек. В нижней половине побега представлены обе разновидности направленных к основанию побега течений — (↓) ГПТ и (v) ГПТ, — но вто-

<sup>4</sup> О поступлении в гидранты гидроплазмы приходится судить косвенно — от противного, исходя из того, что гидранты пульсируют и время от времени видны исходящие из них ГПТ.



**Рис. 5.** Средний интервал между входящими и исходящими ГПТ, а также средняя продолжительность каждого из них у пяти колоний *D. pumila* ( $\bar{x} \pm SD$ ).



**Рис. 6.** Вариационный ряд интервалов (мин) между началом входящего в побег *D. pumila* ( $\uparrow + \Delta$ ) ГПТ и выходящего ( $\downarrow + \nabla$ ) ГПТ для пяти колоний совместно.

рых по числу значительно меньше, чем первых. Обычно пустые ( $\downarrow$ ) ГПТ предшествуют ( $\nabla$ ) ГПТ, как будто представляют начальную стадию активизации исходящих из побега в столон ГПТ.

Объединив данные по ( $\downarrow$ ) ГПТ и ( $\nabla$ ) ГПТ, мы получили еще более ясную картину различий между верхними и нижними частями побега. По числу ячеек со стрелками ( $\nabla$ ) ГПТ и ( $\downarrow$ ) ГПТ активность в нижних четырех модулях побегов была от 2.2 до 5 раз выше, чем в верхних четырех (рис. 7).

На примере одной из колоний видно, что активность ГПТ, направленных как к его основанию, так и к верхушке побега, возрастает от верхней части побега к нижней (рис. 8).

#### *Поступление гидроплазмы из гидрантов в ценосарк побега*

ГПТ из гидрантов в ствол побега прослеживается на всех уровнях побегов, включая и верхний,

**Таблица 3.** Количество насыщенных частичками ( $\nabla$ )ГПТ, направленных к основанию побега, в четырех верхних и нижних модулях побегов у пяти колоний *D. pumila* в сравнении с “пустыми” ( $\downarrow$ )ГПТ

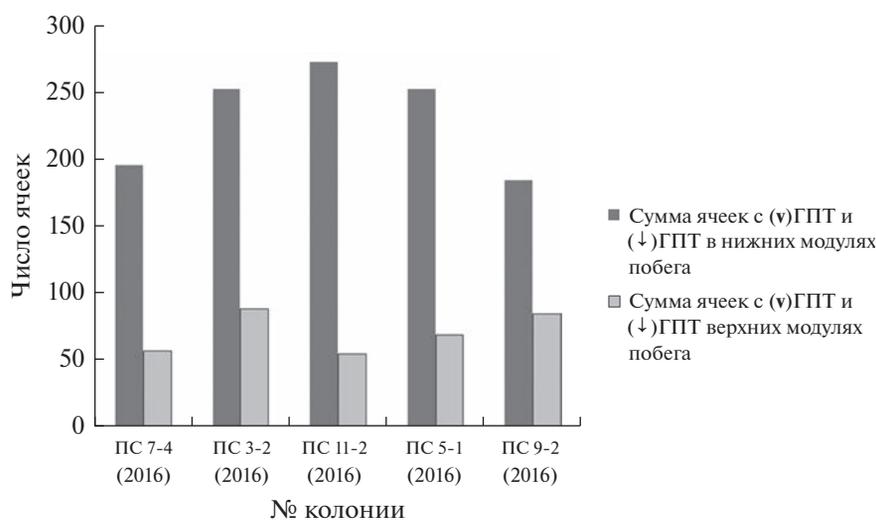
Колония	Число ( $\nabla$ )ГПТ в верхних модулях побега	Число ячеек на схеме с ( $\nabla$ )ГПТ в верхних модулях побега	Число ( $\nabla$ )ГПТ в нижних модулях побега	Число ячеек на схеме с ( $\nabla$ )ГПТ в нижних модулях побега	Число ( $\downarrow$ )ГПТ в верхних модулях побега	Число ячеек на схеме с ( $\downarrow$ )ГПТ в верхних модулях побега	Число ( $\downarrow$ )ГПТ в нижних модулях побега	Число ячеек на схеме с ( $\downarrow$ )ГПТ в нижних модулях побега
ПС 7-4 (2016)	0	0	15	98	13	56	30	97
ПС 3-2 (2016)	0	0	13	90	22	88	46	162
ПС 11-2 (2016)	0	0	17	98	22	54	51	174
ПС 5-1 (2016)	0	0	18	114	28	68	41	138
ПС 9-2 (2016)	0	0	10	49	34	84	50	128

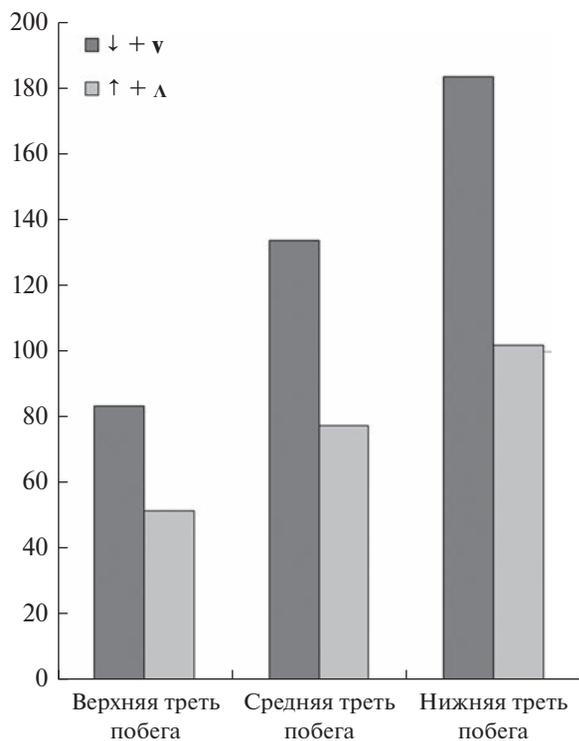
однако больше всего гидроплазмы поступает в ствол побега в его средней и нижней частях (рис. 9).

#### Периодичность сокращений гидрантов

Мы сравнили периоды пульсаций гидрантов по трем уровням побега: верхнем, среднем и нижнем (в каждом по четыре модуля) – на протяжении 90 мин регистрации, объединяя данные по пяти колониям, т.е. на больших выборках. Оказалось, что средние значения периодов пульсаций гидрантов на трех уровнях побега достоверно не различаются, но варьируют в широких пределах, о чем свидетельствуют значения  $\pm SD$  (табл. 4).

В каждом из материнских побегов пульсировали все гидранты, кроме верхних пар, которые к началу регистрации, по-видимому, уже дедифференцировались, так как материнский побег уже не рос, и верхние гидранты, очевидно, не были молодыми (рис. 10). О пульсациях гидрантов мы судим по регулярности выходящих из них течений в ствол побега. Периоды исходящих из гидрантов ГПТ значительно варьируют даже для одного гидранта. Лучше всего это видно по параметру  $\pm SD$ , а не  $\pm SE$ . На рис. 10 показаны отклонения от среднего ( $\pm SD$ ), которые для некоторых позиций (расстояний от верхушки побега) больше средних значений. Следовательно, все гидранты пульсируют примерно одинаково, вне зависимо-

**Рис. 7.** Сравнение суммарной протяженности ( $\nabla$ )ГПТ и ( $\downarrow$ )ГПТ в верхних и нижних модулях побега у пяти колоний *D. pumila*. Единицы измерения – ячейки схемы.



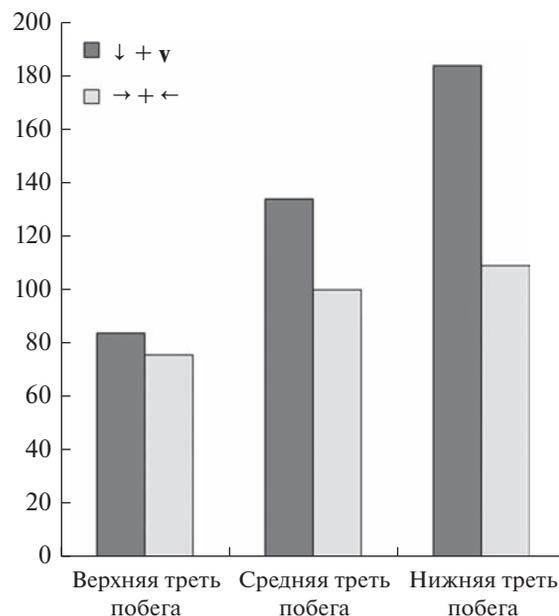
**Рис. 8.** Соотношение ГПТ, направленных вниз и вверх по побегу в его верхней, средней и нижней частях (по четыре модуля) в колонии № ПС 9-2 (2016). По оси  $Y$  – число ячеек с ГПТ соответствующей направленности в четырех модулях на протяжении 90 мин регистрации.

сти от их положения на побеге, за исключением самой верхней пары и, возможно, второй, но интервалы между сжатиями у гидрантов варьируют в широких пределах.

Между гидрантами в двух супротивных рядах также нет существенных различий в пульсациях (рис. 11).

#### Роль гидрантов в формировании исходящих ГПТ

Поскольку период пульсаций гидрантов может варьировать в широких пределах, то целесообразно провести учет числа стрелок, направленных из гидрантов в ствол побега, не только за 1 мин, но и за 2 или 3 мин. Если анализировать результаты учета ( $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ ) ГПТ ежеминутно, то периодичности пула гидрантов не видно (рис. 3), но при учете тех же ГПТ за 2 и особенно за 3 мин совместно



**Рис. 9.** Соотношение ГПТ, направленных вниз по побегу и из гидрантов в ствол побега в его верхней, средней и нижней частях (по четыре модуля) в колонии № ПС 9-2 (2016). По оси  $Y$  – число ячеек с ГПТ соответствующей направленности в четырех модулях на протяжении 90 мин регистрации.

проступает ясная периодичность, соответствующая периодам исходящих ( $\downarrow + v$ ) ГПТ и входящих ( $\uparrow + \Lambda$ ) ГПТ. Этот эффект проявляется при анализе колоний по отдельности. Поэтому ниже приведен график динамики интенсивности ГПТ в одной из пяти колоний, которая была выбрана нами в качестве типичной (рис. 12).

Максимумы ( $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ ) ГПТ всегда опережают ( $\downarrow + v$ ) ГПТ и часто совпадают с максимумами ( $\uparrow + \Lambda$ ) ГПТ. Это означает, что приток в побег гидроплазмы происходит почти одновременно с выходом гидроплазмы в ствол из гидрантов. По количеству стрелок оба источника поступления в ствол побега гидроплазмы выглядят сопоставимыми.

Средний период исходящих за 3 мин ГПТ у гидрантов несколько меньше, чем у побегов, а вариации в стандартном отклонении от среднего существенно больше, чем у побегов (табл. 5). Меньший период объясняется наличием промежуточных пиков. На графике (рис. 12) ясно вид-

**Таблица 4.** Периоды латеральных пульсаций гидрантов в исследованных колониях *D. pumila*, мин

Участок побега	$\bar{x}$	$\pm SD$	$\pm SE$	Выборка
Верхняя треть побега	7.9	8.0	0.4	421
Середина ствола	7.3	6.8	0.3	556
Нижняя треть побега	8.0	8.2	0.5	313

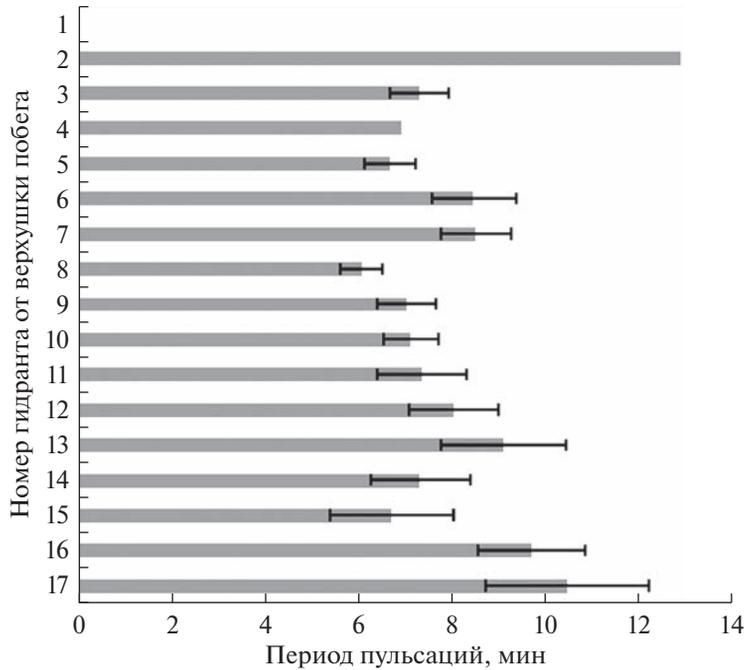


Рис. 10. Периоды ГПТ из гидрантов *D. pumila* ( $\pm SE$ ) в зависимости от их положения на побеге.

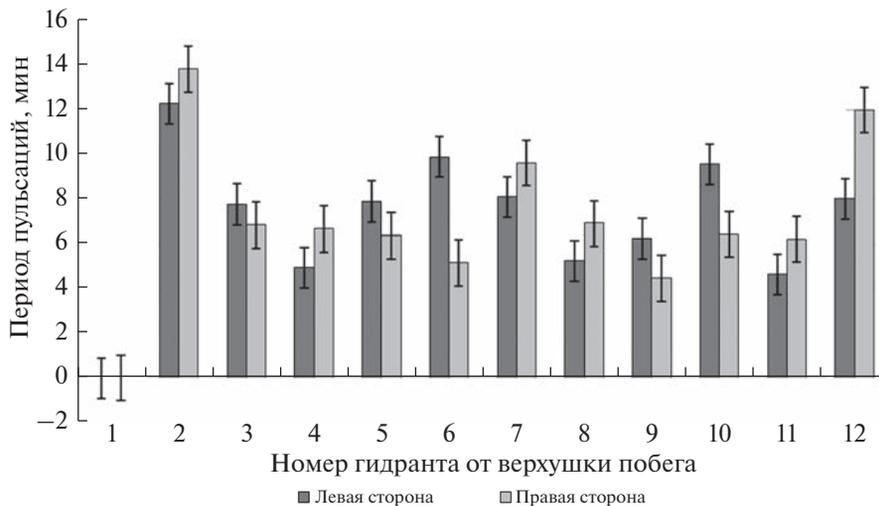


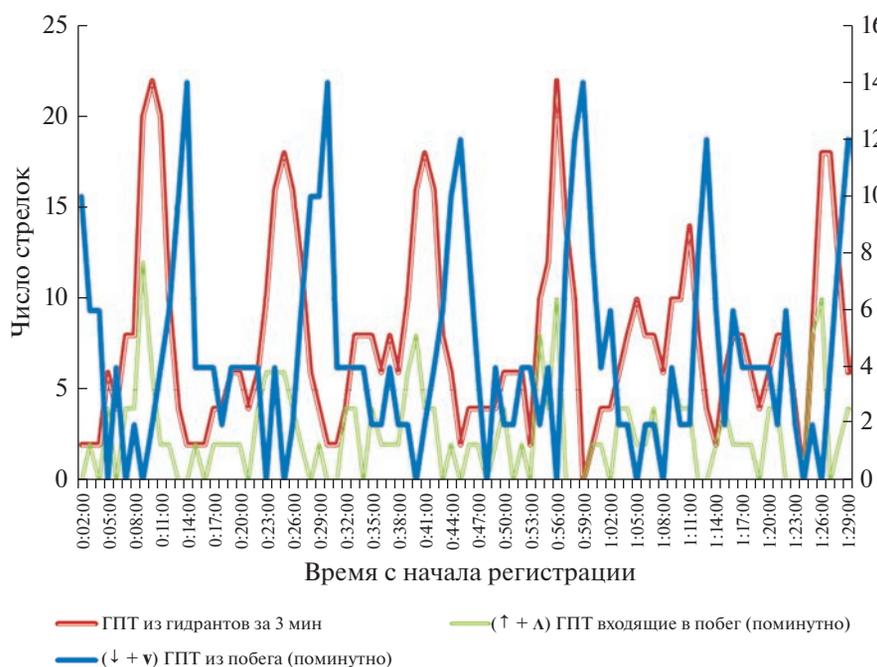
Рис. 11. Сравнение средних ( $\bar{x} \pm SE$ ) периодов ГПТ из гидрантов, расположенных на левой и правой сторонах материнского побега колонии № ПС 9-2 (2016).

но, что каждому пику ГПТ в стволе побега соответствует опережающий его пик поступления в ствол побега гидроплазмы из гидрантов, но между этими высокими пиками есть и пики меньшей величины.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Функционированию распределительной системы у гидроидов было посвящено очень мало статей. По-видимому, долгое время эта тема казалась несущественной, стоящей особняком от

крупных биологических задач. Мешало правильной оценке значимости подобных исследований бытовавшее долгое время представление о низкой организменной интеграции колониальных беспозвоночных. Априори считалось, что разветвленная и незакольцованная, не имеющая пропульсаторного органа, подобного сердцу, система перемещения гидроплазмы не может справиться с быстрой доставкой пищи на значительные расстояния по колонии. Прямых утверждений этого в научной литературе нет, но косвенные имеются. Все исследователи, изучавшие переме-



**Рис. 12.** Соотношение интенсивностей ( $\downarrow + v$ ) ГПТ (магистральных), ( $\uparrow + \lambda$ ) ГПТ (компенсаторных) по минутно (левая ось Y) и ( $\rightarrow$  и  $\leftarrow$ ) ГПТ из гидрантов в ствол за 3 мин (правая ось Y) у колонии № ПС 9-2 (2016). Единицы измерения – число ячеек на схеме регистрации ГПТ с однонаправленными стрелками.

шение частиц в гидроплазме у гидроидов, отмечали, что они непродолжительны и неупорядочены (Hale, 1960; Fulton, 1963; Карлсен, Марфенин, 1984; Марфенин, Дементьев, 2018б).

Лишь у небольшой группы колониальных гидроидов функционирование распределительной системы представлялось ясным и достаточно эффективным (Марфенин, 1985а). Канал ценосарка у них разделен продольным мезентерием. Гидроплазма перемещается по одной стороне канала в направлении к терминально расположенному гидранту или верхушке роста, а по второй стороне канала движется в противоположном направлении. Разворот осуществляется ниже гидранта или верхушки роста, где продольного мезентерия нет – он кончается, не доходя до этих мест. Поступательное движение в таком варианте распределительной системы происходит из-за однонаправленного биения жгутиков гастродермы. К этой группе гидроидов относятся, вероятно, все представители сем. Tubulariidae, хотя описан этот ва-

риант функционирования распределительной системы только у одного вида *Ectopleura larynx* (Ellis & Solander, 1786) (Lister, 1834; Allman, 1871; Марфенин, 1985а). Как достигается синхронность биения жгутиков и нужна ли она вообще для достижения однонаправленного перемещения гидроплазмы в канале ценосарка, до сих пор не известно. Впрочем, для интерпретации работы такой нецентрализованной системы, ответы на эти вопросы не представляются существенными. Достаточно представить, что биение каждого жгутика результативно лишь в одном направлении и что ориентация жгутиков задана генетически. Примерно также организована и распределительная система у кораллов р. *Acropora* (Марфенин, 1983; Marfenin, 2015) и восьмилучевых кораллов благодаря множеству параллельных каналов, по которым движется гидроплазма (Parrin et al., 2010; Harmata et al., 2013).

У большинства колониальных гидроидов продольного мезентерия в ценосарке нет. Гидроплаз-

**Таблица 5.** Сравнение средних периодов ГПТ в побегах и в гидрантах по пяти колониям совместно

Показатель	Побеги ( $\downarrow + v$ ) ГПТ за 1 мин	Побеги ( $\uparrow + \lambda$ ) ГПТ за 1 мин	Гидранты ( $\rightarrow$ и $\leftarrow$ ) ГПТ за 3 мин
$\bar{x}$	14.4	13.9	11.2
$\pm SD$	1.8	2.7	14.2
$\pm SE$	0.3	0.5	2.7
Выборка	28	26	27

ма приводится в движение за счет пульсаций ценосарка и гидрантов (Hale, 1960; Fulton, 1963; Dudgeon et al., 1999). Подробнее всего эти пульсации были изучены у верхушек побегов (Wytenbach, 1968, 1973). Поэтому казалось, что именно верхушки роста являются главными движителями гидроплазмы (Марфенин, 1985а). Позже появились свидетельства о значительной роли гидрантов (Dudgeon, Buss, 1996; Wagner et al., 1998; Марфенин, Дементьев, 2020). Поскольку пульсаторов много и они не скоординированы, то перемещения гидроплазмы не упорядочены. Гидроплазма движется не однонаправленно, а попеременно, то в одном направлении, то в противоположном (реверсивно), но большую часть времени движения частиц вообще нет. Казалось, что интегративная функция такой системы ничтожна, если вообще имеется.

Однако два факта противоречат этому умозрительному предубеждению. В период увлечения методами автордиографии вышла статья (Rees et al., 1970), в которой авторы изложили результаты опыта на колониальном гидроиде *Pennaria tiarella* (Ayres, 1854) (признанное ныне название — *Pennaria disticha* Goldfuss, 1820). Меченная изотопами пища оказывалась на противоположном конце колонии через полчаса после того, как она попала в гидрант.

В другом исследовании (Косевич, 1991) был изучен рост колониального гидроида *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) в зависимости от количества полученной пищи. Свежевылупившихся науплиев давали определенным гидрантам материнских побегов, из которых были выращены колонии на предметных стеклах, и регистрировали рост столона и побегов на противоположном конце колонии. Оказалось, что при скудном рационе (один науплий в сутки) расти продолжали только столон и ближайший к его верхушке молодой побег, т.е. зоны роста, расположенные дальше всего от места поступления пищи. При рационе пять науплиев в сутки росли еще два–три побега, ближайших к верхушке столона. Получалось, что ограниченное количество пищи получал удаленный от верхушки столон побег, но сам не рос, а пища оказывалась на противоположном конце колонии. Это было ясно видно по желтой окраске, которую приобретали дистальные концы столон, соответствующей цвету свежевылупившихся науплиев *Artemia* (Косевич, 1991; Марфенин, 1993).

Приведенные выше два факта убедительно свидетельствовали о наличии физиологической интеграции в колонии гидроидов, которая выражалась в достаточно эффективном переносе частиц пищи в гидроплазме через всю колонию за непродолжительное время. Было установлено, что в колониях *D. pumila*, *G. loveni* и других родственных им видов периодически возникают мощные ГПТ, пронизывающие всю колонию от одного ее конца до противоположного (Marfenin,

Dementyev, 2017; Дементьев, Марфенин, 2022). Мощные ГПТ представляют собой цепочки локальных течений, каждое из которых имеет протяженность всего один–три модуля столона (Марфенин, Дементьев, 2017).

Открытым оставался вопрос о происхождении локальных ГПТ. Почему гидроплазма вытекает (скорее, выжимается) из побега в столон? Ответ прост при условии, если предполагать, что в побеге лишь один мощный пульсатор, например, верхушка роста побега или дистальный участок ценосарка, а остальные пульсаторы (гидранты) незначительны по своему объему. Однако оказалось, что “рабочие объемы”<sup>5</sup> у гидрантов больше, чем у дистального участка ценосарка побега (Марфенин, Дементьев, 2017). В побеге среднего размера множество гидрантов. Если все они пульсируют, то гидроплазма может вытекать из побега в столон лишь при условии, что фазы сжатия у гидрантов наступают одновременно, т.е. их пульсации каким-то образом скоррелированы. В противном случае гидроплазма должна без конца перетекать из одних гидрантов в другие, а не выходить за пределы побега.

Это предположение было частично подтверждено в единственном детальном описании токов гидроплазмы внутри побега, выполненном Ю.Б. Бурькиным (2010, 2013, 2015). Он просто наблюдал и зарисовывал на схеме побега *D. pumila* перемещения частиц внутри одного побега. Получилась хаотичная картина, но время от времени гидроплазма вытекала из побега в столон и поступала обратно. Автор пришел к заключению, что никакой корреляции пульсаций гидрантов нет, а перемещения гидроплазмы в колонии случайны, однако из этих случайных токов могут складываться цепочки — “эстафеты”, как он их назвал.

Позже было установлено, что не только пульсации гидрантов создают токи гидроплазмы в ценосарке побега, но и сам ценосарк пульсирует с определенной частотой, а его рабочий объем значителен (Марфенин, Дементьев, 2020).

Теперь мы получили новые факты, которые позволяют дополнить прежние представления о ГПТ в побеге. Гидранты действительно пульсируют неслаженно. Проследившая динамику пульсаций, мы не обнаружили закономерного чередования пиков и провалов на графиках суммарного числа течений, поступающих из гидрантов в ценосарк побега (рис. 3). В то же время пульсации ценосарка по числу вовлеченных в сжатие участков ствола побега испытывают правильные колебания с определенным периодом. Казалось бы, получен исчерпывающий ответ на вопрос о природе исходящих из побега ГПТ, однако способ формирования протяженного ГПТ оказался более совершенным.

<sup>5</sup> Рабочий объем — это разница между максимальным и минимальным объемами пульсатора.

Синхронность сжатий гидрантов обнаруживается при объединении полученных при ежеминутной регистрации данных за 2–3 мин (рис. 12). Процессы в распределительной системе у гидроидов происходят так медленно, что не укладываются в одну минуту и тем более в меньший интервал. Объем исходящего из гидранта в ценосарк побега микропотока гидроплазмы определяется предыдущими событиями. Он зависит от объема полученной гидрантом гидроплазмы, которая поступила в него из ценосарка, куда, в свою очередь, поступает из других гидрантов и через столон из других побегов. Этот объем накаченной в гидрант гидроплазмы, очевидно, определяется внутренним давлением, т.е. числом сжимающихся в данный момент пульсаторов, а также фазой релаксации самого гидранта. Мы предполагаем, что если гидрант уже прошел фазу сжатия и его релаксация велика, то стенки тела гидранта могут значительно растянуться под напором гидроплазмы, и он принимает в себя большую порцию гидроплазмы. Расширение стенок вызывает, в свою очередь, ответную реакцию сжатием (Марфенин, Дементьев, 2020). Порция гидроплазмы снова выходит из ценосарка, который сам в это время находится в одной из фаз цикла сжатия–расширения. Одновременное поступление в побег гидроплазмы из столона (рис. 12) означает, что ценосарк побега (по крайней мере его нижней части) способен расширяться, т.е. находится в фазе завершения релаксации. По этой причине в него одновременно поступает гидроплазма как из столона, так и из гидрантов.

Принципиально новым оказалось то, что ценосарк пульсирует более регулярно, чем гидранты. Это выражается в широте разброса значений периодов пульсаций ГПТ в сравнении ценосарка и гидрантов (табл. 5). Кроме того, пульсации ГПТ в ценосарке отличаются почти в 2 раза большим периодом по сравнению с гидрантами. Однако объединенное ГПТ, исходящее из гидрантов за 2–3 мин, имеет практически тот же период, что и у ГПТ ствола побега. Получается, что ценосарк выполняет роль своеобразного пейсмейкера, задающего “свободный” ритм. В фазе его расслабления в побег поступает гидроплазма из столона, т.е. из других побегов, а также из некоторых гидрантов, находящихся в фазе сжатия. Остальные гидранты также способны принять дополнительно гидроплазму, так как находятся не в фазе сжатия, а на различных этапах релаксации. Наступающее затем сжатие ценосарка усиливает давление, и те гидранты, которые были на завершающих этапах релаксации, должны отвечать на приток гидроплазмы сжатием. Остальные гидранты еще не способны принять гидроплазму, поэтому в них локальные ГПТ не заходят, а формируется магистральное ГПТ, которое выходит из побега в столон. Объем этого ГПТ больше, чем рабочий объем пульсирующей части ценосарка, так как он формируется из рабочих объемов не только ценосарка, но и гидрантов.

Подобная синхронизация пульсаций гидрантов могла бы быть абсолютной, но на самом деле она гибкая, поскольку ответная реакция сжатием происходит у гидрантов в побеге не одновременно, а растянуто во времени. Это важная особенность нецентрализованной распределительной системы. Как входящие, так и исходящие из побега потоки гидроплазмы могут быть различной мощности. Побег как двигатель гидроплазмы способен приспособиться к различным нагрузкам по ее перемещению. Поскольку гидранты пульсируют менее строго, чем ценосарк, и часть из них пульсирует не в такт, т.е. в различных противоположных фазах сжатия–расширения, то общая емкость резервуара, принимающего гидроплазму из побега, всегда недогружена. Если давление возрастает, то число пульсирующих в унисон гидрантов, возможно, увеличивается, но это лишь предположение. Достаточно понимать, что в основе высокой адаптивности пульсаторно-реверсивной распределительной системы у гидроидов находится сочетание строго пульсирующего ценосарка с более произвольно пульсирующим множеством гидрантов, представляющих вместе с ним одно целое.

Весьма возможно, что этот принцип имеет всеобщее значение и может быть использован при познании и конструировании всевозможных децентрализованных систем.

## ВЫВОДЫ

1. Гидроплазма в побеге чаще остается на месте, чем перемещается. В большинстве случаев, когда возникают перемещения гидроплазмы, они краткосрочны. Среди них время от времени выделяются более продолжительные перемещения, отличающиеся периодичностью появления. Такие течения гидроплазмы были зарегистрированы как в пределах побега, так и на его границе со столонем. Это означает, что объем гидроплазмы в побеге периодически становится то избыточным, то недостаточным.

2. Исходящих течений по сумме ячеек в бланке учета, в которых они зарегистрированы, и продолжительности больше, чем входящих в побег и направленных к его верхушке.

3. Ритмичные исходящие течения гидроплазмы обычно были наполнены частицами, а во входящих их было мало.

4. Отмечено, что сначала проявлялось входящее в побег течение, а спустя несколько минут (в среднем 5 мин) — исходящее из него течение.

5. В верхней трети побега активность перемещений гидроплазмы значительно ниже, чем в средней и нижней частях побегов, кроме того, в верхней трети побега ни разу не были зарегистрированы течения, наполненные частицами.

6. Почти все гидранты пульсируют и в фазе сжатия выдавливают гидроплазму в ствол побега. Синхронности в пульсациях гидрантов в течение

1 мин регистрации не выявлено, однако при учете числа течений из гидрантов за 3 мин обнаружена ясная периодичность.

7. Формирование магистральных исходящих из побега в столон течений гидроплазмы происходит в последовательности: 1) входящее в побег течение; 2) течения из некоторых гидрантов в ствол побега в течение примерно 3 мин; 3) исходящее из побега в столон мощное течение, наполненное частицами. Этот процесс циклический с характерными для нецентрализованных систем флуктуациями.

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят сотрудников Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова за благоприятные условия проведения многолетних полевых и экспериментальных лабораторных исследований.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование поддержано грантом Российского научного фонда № 22-24-00209.

#### КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

#### СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием теплокровных животных в качестве объектов экспериментов.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 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.
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2018. Влияние опреснения на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 5. С. 376–392. <https://doi.org/10.1134/S0044459618050044>
- 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. <https://doi.org/10.1134/S0044459619010032>
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2021. Эффективность распределительной системы гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) при различных абиотических воздействиях // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 5. С. 323–336. <https://doi.org/10.31857/S0044459621050031>
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2022. Экспресс-перемещение частиц в столоне колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 82. № 3. С. 170–182. <https://doi.org/10.31857/S0044459622030046>
- 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., 1991. Сравнение функционирования верхушек роста побегов и столонов в колонии *Obelia loveni* (Allm.) (Hydrozoa, Campanulariidae) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. № 2. С. 44–52.
- Марфенин Н.Н., 1983. Морфология колонии и распределительная система у двух видов герматипных кораллов рода *Acropora* // Зоол. журн. Т. 62. № 1. С. 5–13.
- Марфенин Н.Н., 1985а. Морфофункциональный анализ организации моноподиальных колоний гидроидов с терминально расположенными зооидами на примере *Tubularia larynx* Ell. et Sol. // Изв. АН СССР. Сер. Биол. № 2. С. 238–247.
- Марфенин Н.Н., 1985б. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 46. № 2. С. 153–164.
- Марфенин Н.Н., 1993. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ. 237 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 колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) в проточной и непроточной кюветках // 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. <https://doi.org/10.1134/S0044459619050051>
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2020. Побег как генераторы гидроплазматических течений в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 81. № 6. С. 421–443. <https://doi.org/10.31857/S0044459620060032>
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2022. Влияние потребления пищи на функционирование пульсаторно-реверсивной распределительной системы у гидроидов – идиографический подход // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 2. С. 83–105. <https://doi.org/10.31857/S0044459622020038>
- Науом Д.В., 1960. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 626 с.

- Allman G.J., 1871. A Monograph of the Gymnoblasic of Tubularian Hydroids. L.: Ray Society. 450 p.
- Dementyev V.S., Marfenin N.N., 2021. Effect of air exposure on the growth and distribution system in the colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758) // *Invert. Zool.* V. 18. № 2. P. 69–79. <https://doi.org/10.15298/invertzool.18.2.01>
- Dudgeon S.R., Buss L.W., 1996. Growing with the flow: On the maintenance and malleability of colony form in the hydroid *Hydractinia* // *Am. Nat.* V. 147. № 5. P. 667–691.
- Dudgeon S.R., Wagner A., Vaisnys J.R., Buss J.W., 1999. Dynamics of gastrovascular circulation in the hydrozoan *Podocoryne carnea*: The one-polyp case // *Biol. Bull.* V. 196. P. 1–17.
- 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. 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 comparative biology of transport systems in cnidarians // *Invert. Biol.* V. 132. P. 291–304.
- Kühn A., 1914. Entwicklungsgeschichte und Verwandtschaftsbeziehungen der Hydrozoen. I. Teil: Die Hydroiden // *Ergebn. Fortschr. Zool.* Bd. 4. S. 1–284.
- Lister J.J., 1834. Some observations on the structure and function of tubular and cellular polypi, and of ascidiae // *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* V. 124. P. 365–388.
- Marfenin N.N., 2015. Non-radial symmetry of the transport system of *Acropora* corals // *Invert. Zool.* V. 12. № 1. P. 53–59.
- Marfenin N.N., Dementyev V.S., 2017. Functional morphology of hydrozoan stolons: stolonial growth, contractility, and hydroplasmic movement in *Gonothyrae aloveni* (Allman, 1859) // *Mar. Biol. Res.* V. 13. № 5. P. 521–537. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1276292>
- Parrin A.P., Netherton S.E., Bross L.S., McFadden C.S., Blackstone N.W., 2010. Circulation of fluids in the gastrovascular system of a stoloniferan octocoral // *Biol. Bull.* V. 219. P. 112–121.
- 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. P. 309–316.
- Wagner A., Dudgeon S., Vaisnys J.R., Buss L.W., 1998. Non-linear oscillations in polyps of the colonial hydroid *Podocorynecarnea* // *Naturwissenschaften.* V. 85. P. 117–120.
- Wytenbach C.R., 1968. The dynamics of stolon elongation in the hydroid, *Campanula riaflexuosa* // *J. Exp. Zool.* V. 167. № 3. P. 333–352.
- Wytenbach C.R., 1973. The role of hydroplasmic pressure in stolonial growth movement in the hydroid, *Bougainvillia* // *J. Exp. Zool.* V. 186. P. 79–90.

## Integral effect of a non-centralized biosystem parts interaction with the example of major hydroplasma flow formation in the shoots of colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758)

N. N. Marfenin<sup>a</sup>, \*, V. S. Dementiev<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Lomonosov State University, Faculty of Biology, Department of Invertebrate Zoology  
Leninskiye Gory, 1, Moscow, 119234 Russia

\*e-mail: marf47@mail.ru

The emergence of the main hydroplasmic flows (HFs) in the shoot of colonial hydroids (Hydrozoa), flowing from it into the stolon and capable of transporting food particles along stolons to the opposite end of the non-centralized organism, is described. We developed a simple method for minute-by-minute visual registration of the direction of particles movement in hydroplasm in each shoot shaft module for 1.5 hours. The HFs entering the shoot are shown to be rhythmic ( $15.1 \pm 5.0$  min), but if the outgoing HFs are usually filled with food particles, the returning HFs, as a rule, contain few particles. There is more chaos in the pulsations of hydrants on the shoot than in the stem of the shoot, i.e. the period of receipt of HF from hydrants to the stem of the shoot varies significantly. Previously, it has been assumed that outgoing HFs are formed only under the influence of incoming ones, as a response to coenosarc stretching when hydroplasma enters the shoot (under the pressure of other pulsators in the colonial organism). However, it turned out that from the appearance of the incoming to the beginning of the outgoing HF, 5 minutes elapsed as an average. During this time, hydroplasma fills not only the stem of the shoot, but also the hydrants, which contract in response, although not simultaneously. The hydrants squeeze out the hydroplasma during compression into the stem of the shoot, after which the coenosarc of the shoot begins to shrink. It turned out that when taking into account the pulsations of hydrants for 3 minutes, a clear periodicity is registered, coinciding with the periodicity of HF emanating from the shoot, resulting from compression of the coenosarc of the stem. At the same time, hydroplasma cannot enter the hydrants until the end of the long phase of their compression. Otherwise, the movements of the hydroplasma would be limited only by the escape space. Thus, in a non-centralized system such as colonial hydroids organism, the coordination of pulsations of hydrants and coenosarc occurs with significant backlash. In the coenosarc, as a whole, the pulsations are rhythmic with minor fluctuations, while the hydrants are sources of many little rhythmic pulsations (with large variations in the period). Therefore, the contribution of hydrants to the formation of the main HF does not appear at once, but for several minutes in the interval between the incoming and outgoing flows.