

УДК 593.714.2: 591.112.3: 573.7: 573.22

ПРОТЯЖЕННЫЕ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ЧАСТИЦ В СТОЛОНАХ КОЛОНИАЛЬНЫХ ГИДРОИДОВ СЕМЕЙСТВА CAMPANULARIIDAE

© 2024 г. В. С. Дементьев, Н. Н. Марфенин*, Е. В. Николаев

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
биологический факультет, кафедра зоологии беспозвоночных
Ленинские горы, Москва, 119991 Россия
*E-mail: marf47@mail.ru

Поступила в редакцию 21.03.2024 г.

После доработки 20.06.2024 г.

Принята в печать 26.09.2024 г.

В статье на примере колониальных гидроидов показано, как в нецентрализованной биологической системе изредка возникают мощные процессы — перемещения внутриполостной жидкости (гидроплазмы) на расстояния, равные длине всей линейной колонии. Это открытие позволяет существенно дополнить представления о механизмах транспортировки пищи внутри колониального организма. На примере четырех видов колониальных гидроидов из семейства Campanulariidae (*Gonothyrea loveni*, *Laomedea flexuosa*, *Obelia longissima*, *O. geniculata*) изучена дальность перемещения пищевых частиц по распределительной системе в линейных колониях, включавших восемь модулей основного столона (и восемь побегов). Визуальное сканирование, т.е. отслеживание под микроскопом движения отдельных частиц или их скоплений вдоль гастроваскулярной полости столона, проводилось непрерывно в течение 90 мин для каждого из шести-семи сеансов регистрации у указанных выше видов гидроидов. В работе впервые установлены дальность и длительность перемещения отдельных частиц в полости столона у изученных видов между кормлениями, т.е. в состоянии трофической паузы (перерыва в питании), длившейся сутки. Распределительная система даже при голодании функционирует эффективно, что выражается в трансколонияльных непрерывных переносах частиц от одного конца колонии к противоположному. Эти перемещения происходят редко: у *G. loveni*, *L. flexuosa* и *O. geniculata* непрерывные перемещения частиц через всю колонию к верхушке столона могут происходить несколько раз за 90 мин, а у *O. longissima* — в 3–4 раза чаще. На фоне изобилия коротких траекторий (более 200 за 90 мин) трансколонияльные перемещения частиц могут быть упущены при недостаточно продолжительных регистрациях, на чем основывались ошибочные утверждения о хаотичности функционирования распределительной системы.

DOI: 10.31857/S0044459624050047, EDN: UGIONG

В статье представлены доказательства возможности быстрого транспорта частиц пищи по столонам через всю линейную колонию у гидроидов (Cnidaria, Hydrozoa) от одного его конца до противоположного. Организм колониальных гидроидов состоит из множества повторяющихся элементов — модулей, которые представляют совокупность пульсаторов, перемещающих жидкость в общей трубчатой разветвленной полости колониального организма. Интеграция выражается в перемещении полупереваренной пищи из мест поступления в организм к зонам роста. Особый интерес вызывает способность столь несовершенного организма транспортировать пищевые частицы в удаленные от зооидов зоны роста — к верхушкам столон.

Возможность переноса пищи через весь разветвленный колониальный организм была установлена уже давно несколькими методами. Показателен простой эксперимент, в котором кормили только половину колонии *Obelia commissularis* McCrady, 1856¹, но рост и состояние гидрантов были одинаковыми в сравниваемых половинках (Berrill, 1949). Аналогичный опыт был проведен на колониях *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) и *Laomedea flexuosa* Alder, 1857, в которых ограниченное количество корма получали только материнские побеги²,

¹ *Obelia dichotoma* (L., 1758).

² Материнский побег — первый, от которого сформировались столон и “дочерные” побеги на них.

а рост сохранялся прежде всего у верхушки столона на противоположном конце колониального организма (Марфенин, 1993а). Методом ауторадиографического изучения перемещения пищевых частиц в колонии гидроида *Pennaria tiarella* (Ayres, 1854)³ было показано, что после кормления меченая изотопами пища уже через 30 мин была обнаружена вблизи верхушки столона (Rees et al., 1970). Перемещение пищи происходит посредством более или менее упорядоченных движений полостной жидкости (гидроплазмы) в виде гидроплазматических течений — ГПТ (Hammett, Padis, 1935; Hale, 1960; Fulton, 1963; Карлсен, Марфенин, 1976; Марфенин, 1985, 1993а; Harmata et al., 2013).

ГПТ обладают рядом количественных характеристик: скорость течения, объем перенесенной гидроплазмы, протяженность однонаправленного ГПТ, продолжительность его тока и т.п. (Дементьев, Марфенин, 2018, 2019; Марфенин, Дементьев, 2020).

Важной характеристикой распределительной системы является дальность транспортировки переносимых частиц. Дальний транспорт необходим для ускоренного снабжения питательными веществами дистально расположенных, формирующихся частей колониального организма и, следовательно, для роста колонии.

Целью исследования является определение дальности и траекторий движения взвешенных в гидроплазме частиц у четырех видов гидроидов сем. Campanulariidae: *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859), *Laomedea flexuosa* Alder, 1857, *Obelia longissima* (Pallas, 1766), *O. geniculata* (L., 1758). Конструкционные отличия в строении колониального организма существенно влияют на особенности биологии исследуемых видов (Марфенин, 1993б). Настоящее исследование позволяет установить, имеются ли у них различия в работе распределительной системы, связанные с дальностью транспорта пищи.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование проводили на Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, расположенной в проливе Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря. Колонии были собраны с Еремеевского порога (66°33.3' с.ш., 33°08' в.д.).

Исследовали четыре вида гидроидов: *Gonothyraea loveni*, *Laomedea flexuosa*, *Obelia longissima*,

O. geniculata (Campanulariidae, Leptothecata, Hydrozoa). Это родственные виды, ранее относимые к одному роду *Obelia* (Наумов, 1960). Они обладают сходным строением и образом жизни. Обитают в одном биотопе, в зоне легкой доступности на границе литорали и сублиторали (приливно-отливная зона). Питаются мелким зоопланктоном, преимущественно личинками беспозвоночных. Побег гидроидов собирали во время отлива на границе нижней литорали и сублиторали: *G. loveni* и *L. flexuosa* — с талломов фукусов, *O. longissima* — с камней, а *O. geniculata* — с талломов ламинарий. Все колонии были вегетирующие, с растущими верхушками. В лаборатории побеги прикрепляли на предметные стекла: стекло обматывали ниткой несколько раз и подводили под натянутую нитку фрагмент (кусочек побега), ориентируя его плоскостью среза к стеклу. В процессе репаративной регенерации колония на месте среза прилипала к стеклу перисарком, выделяемым на верхушке роста. Затем стекла с колониями помещали в десятилитровые аквариумы с естественной морской водой и активной аэрацией. Воду в аквариумах обновляли полностью два раза в неделю. Перекладывали стекла с колониями в другой аквариум, первый аквариум сливали, протирали от бактериального налета, заполняли свежей водой. Ежедневно кормили в течение 1.5–2 ч свежевылупившимися науплиями *Artemia salina* (L., 1758) в отдельном аквариуме. Температура поддерживалась автоматически в пределах $15 \pm 1^\circ\text{C}$. Для этого аквариумы с гидроидами содержали в более крупной кювете (Евроконтейнер ЕС-8632.4, 800 × 600 × 320 мм), заполненной водой, постоянно прогоняемой помпой через проточный холодильник (“Resun” Mini-650 190 W), поддерживающий заданную температуру. Подробнее методика культивирования колониальных гидроидов для изучения работы распределительной системы описана ранее на примере *Dynamena pumila* (Марфенин, Дементьев, 2018а, б; Dementyev, Marfenin, 2021). *O. geniculata* поддается культивированию в лаборатории хуже, чем три других вида, поэтому для исследований брали в природе небольшие фрагменты талломов ламинарий с уже сформированными колониями.

Четыре вида гидроидов незначительно, но все же различаются между собой по строению колоний, оцениваемому обычно по особенностям перисарка (табл. 1). У *G. loveni* побеги часто ветвятся, а боковые веточки идентичны стволу по диаметру и длине модулей. У *O. longissima* ветвление побегов происходит так же часто, но модули ствола крупнее, чем у ветвей, а модули

³ *Pennaria disticha* Goldfuss, 1820.

столонов длиннее, чем у трех других видов. Побеги *O. longissima* намного крупнее побегов остальных трех видов. Ствол и ветви разных порядков различаются у *O. longissima* по длине и диаметру перисарка междоузлий, а гидротеки различаются незначительно. *L. flexuosa* по размерам побегов подобна *G. loveni*, но ветвление побегов значительно реже. У *O. geniculata* боковых веточек вообще нет, так как вскоре после образования их рост прекращается, а концевые фрагменты становятся фрустулами и отваливаются. Указанные виды различаются также размерами гидротек и гидрантов. Можно было ожидать, что и гидроплазматические течения различаются у этих видов по протяженности, что должно было бы сказаться на протяженности траекторий переносимых в гидроплазме частиц.

Дальность перемещения частиц по столону определяли по методике визуального сканирования (Дементьев, Марфенин, 2022), успешно апробированной ранее на примере колониального гидроида *Dynatena pumila* (L., 1758). Предметные стекла с колониями просматривали под микроскопом при увеличении $\times 100$ на просвет и наблюдали за перемещением частиц в столоне. Колонии *O. geniculata* росли на талломах ламинарии. Поскольку субстрат был непрозрачен, регистрацию перемещения частиц в столонах колоний проводили при верхнем освещении под биноклем при том же увеличении $\times 100$.

Траектории перемещения частиц наносили на схемы колоний последовательно по модулям столона в виде стрелочек (рис. 1). *Короткими* или локальными траекториями называли траектории протяженностью до трех модулей столона включительно, *длинными* или *протяженными* — четыре-пять модулей столона, *сверхпротяженными* — от шести до восьми (максимум) модулей.

Длина стрелочки соответствует пути, пройденному частицей. Сплошная стрелка маркирует направление (+)ГПТ к верхушке роста столона, пунктирная — обратное направление (–) ГПТ от верхушки столона. Протяженные ГПТ к верхушке столона называются *магистральными*, а от верхушки столона к материнскому побегу — *компенсаторными*. Кроме протяженных могут быть и локальные короткие ГПТ. Обозначения (+)ГПТ и (–)ГПТ относятся ко всем течениям гидроплазмы: как локальным, так и протяженным. При указании скоростей ГПТ мы использовали знак минуса для компенсаторных течений.

Если частицы переставали двигаться направленно и начинали вращаться на месте, то подобное состояние мы обозначали символом “σ”. На схемах (рис. 1) этим состояниям остановки движения или “толчеи” на одном месте соответствуют пустые ячейки.

Также указывали время начала и окончания движения частиц для определения длительности пути. Мы не стали выдерживать постоянным шаг регистрации, хотя наблюдения проводились непрерывно. Начальное время регистрации зависело от того, когда мы обнаруживали четко различимые частицы, за движением которых можно было следить. При этом путь частицы мог начинаться из любой части колонии, а не только от материнского побега или верхушки столона.

Перемещающимися частицами, чьи траектории мы исследовали, могли быть любые визуально отличавшиеся от окружения структуры, за которыми можно было следить, не теряя их из виду. Сюда относились:

- частицы неправильной угловатой формы (заметные на фоне остальных округлых частиц);

Таблица 1. Морфологические показатели побегов *Gonothyraea loveni*, *Laomedea flexuosa*, *Obelia longissima*, *O. geniculata*

Название вида	Длина модуля побега до ножки гидранта, мм	Диаметр модуля побега по перисарку, мм	Высота гидротеки от диафрагмы до устья, мм	Диаметр устья гидротеки, мм
<i>G. loveni</i>	0.6–0.8 (M&K)	0.13 (M&K)	0.41 ± 0.006 (M)	0.27 ± 0.004 (M)
<i>L. flexuosa</i>	0.7–0.9 (A)	0.21 (0.17–0.25) (X)	0.53 ± 0.012 (M)	0.49 ± 0.004 (M)
<i>O. longissima</i> (ветви первого порядка)	1.07–1.69 (K&M)	0.1–0.35 (K&M)	0.55 ± 0.019 (M)	0.37 ± 0.006 (M)
<i>O. geniculata</i>	0.7 (0.25–1.35) (M&X)	грушевидная форма модуля	0.27 ± 0.005 (M)	0.33 ± 0.005 (M)

Примечание. Данные из: (A) — Анцулевич, 2015; (M) — Марфенин, 1993б, а также: (M&K) — Марфенин, Косевич, 1984 (*G. loveni*); (M&X) — Марфенин, Хоменко, 1988 (*O. geniculata*); (K&M) — Косевич, Марфенин, 1986 (*O. longissima*); (X) — Хоменко, 1984 (*L. flexuosa*).

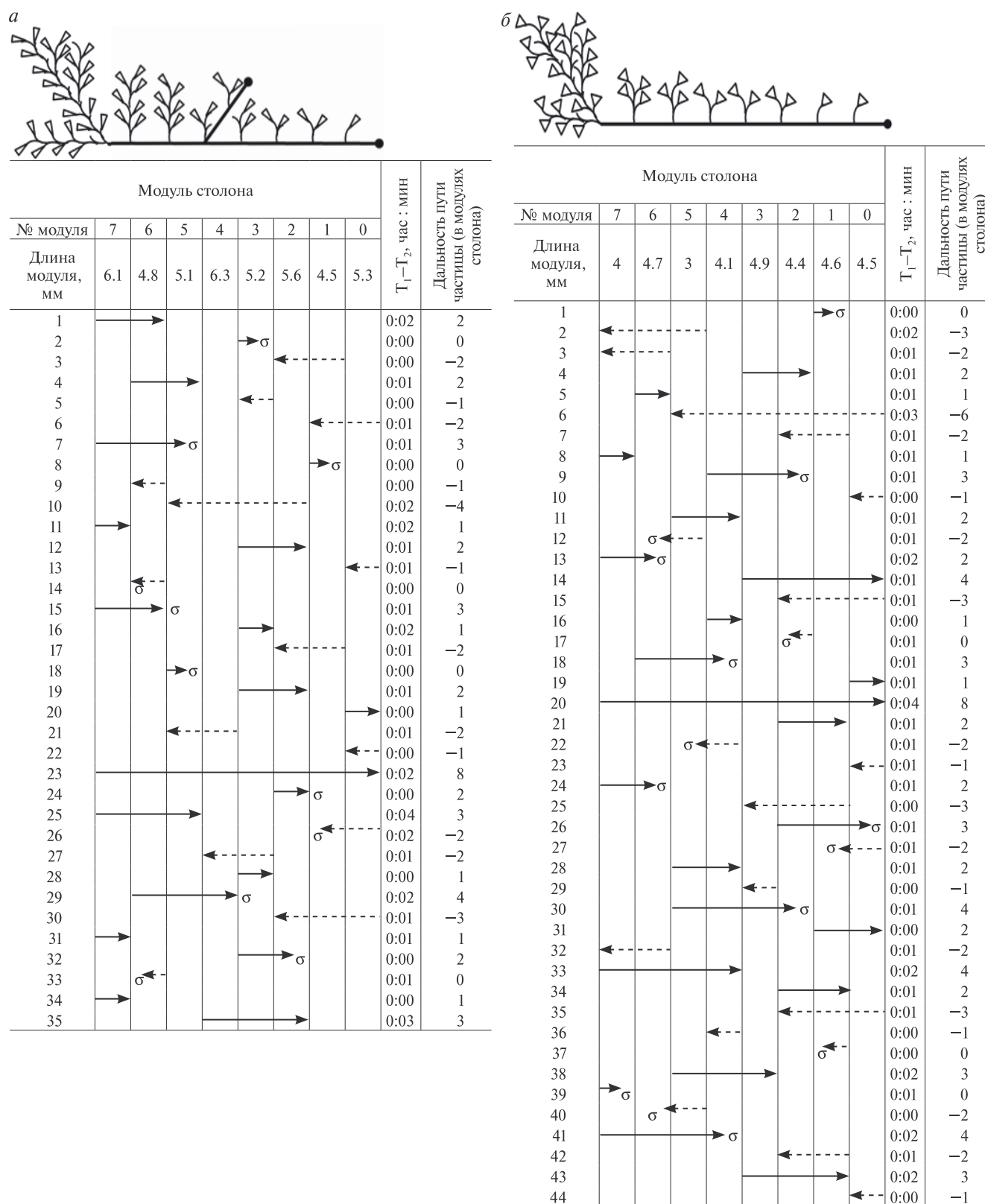


Рис. 1. Траектории движения взвешенных в гидроплазме частиц в колониях *G. loveni* № А-3 (2022) (а) и *L. flexuosa* № F-9 (2022) (б). Обозначения: В левом столбце порядковый номер наблюдения; в крайнем правом – количество пройденных модулей столона (знак “–” означает движение частицы от верхушки столона); во втором справа столбце – время, за которое частица проделала весь путь; сплошные и пунктирные стрелки – направление движения и модули столона, через которые частица прошла; сплошные стрелки – по направлению к верхушке столона, а пунктирные – в обратном направлении; σ – отсутствие поступательного движения.

● скопления частиц, где последние сохраняли постоянное расположение друг относительно друга: например, две мелкие, одна крупная и еще одна мелкая. Частицы в пределах таких скоплений не перемешиваются по ходу движения, благодаря чему можно отследить их полную траекторию движения по столону;

● аномально пигментированные частицы (например, очень черные или рыжие).

Перемещение частиц считали непродолжительным, если оно составляло до 1 мин включительно.

Наблюдения проведены на трех колониях *G. loveni*, четырех колониях *L. flexuosa*, трех колониях *O. longissima*, трех колониях *O. geniculata*. Регистрацию дальности в каждой из них проводили неоднократно в течение нескольких дней. Суммарно было составлено 29 бланков учета траектории движения частиц: семь для *G. loveni*, восемь для *L. flexuosa*, семь для *O. longissima*, семь для *O. geniculata*. Суммарно были зарегистрированы траектории движения 311 частиц для *G. loveni*, 373 для *L. flexuosa*, 341 для *O. longissima*, 374 для *O. geniculata* (табл. 2). Исследования первых трех

Таблица 2. Исследованные колонии, протяженность их столонов, даты регистрации, последнее кормление и количество частиц, траектории перемещения которых были отслежены за 90 мин регистрации

Вид	Колония	Общая длина столона, мм	Дата	Последнее кормление перед регистрацией	Количество зарегистрированных частиц
<i>Gonothyraea loveni</i>	9-2 (2022)	34.9	11 июня 2022	За 19 часов	56
			12 июня 2022	За 18 часов	43
	14-7 (2022)	35.1	11 июня 2022	За сутки	51
			12 июня 2022	За сутки	51
	A-3 (2022)	42.9	11 июня 2022	За сутки	35
			12 июня 2022	За сутки	36
			13 июня 2022	За 20 часов	39
<i>Laomedea flexuosa</i>	K-7 (2022)	32.5	11 июня 2022	За 6 часов	51
			12 июня 2022	За 10 часов	56
	H-3 (2022)	31.6	13 июня 2022	За 19 часов	51
			14 июня 2022	За 19 часов	51
	F-9 (2022)	34.2	13 июня 2022	За 20 часов	44
			14 июня 2022	За 20 часов	46
<i>Obelia longissima</i>	i-4 (2022)	31.4	13 июня 2022	За сутки	51
			14 июня 2022	За сутки	23
	*-2 (2022)	36.2	14 июня 2022	За 8 часов	56
			15 июня 2022	За сутки	51
	*-3 (2022)	39.9	15 июня 2022	За 20 часов	54
			16 июня 2022	За 20 часов	51
<i>Obelia geniculata</i>	*-11 (2022)	34.7	15 июня 2022	За сутки	56
			16 июня 2022	За 9 часов	47
			17 июня 2022	За 20 часов	26
	Og-1 (2023)	27.1	4 июня 2023	За 18 часов	52
			5 июня 2023	За 16 часов	55
			6 июня 2023	За 18 часов	56
<i>Obelia geniculata</i>	Og-4 (2023)	27.7	4 июня 2023	За сутки	51
			5 июня 2023	За 20 часов	53
			6 июня 2023	За 20 часов	56
	Og-6 (2023)	25.1	4 июня 2023	За сутки	53
			5 июня 2023	За сутки	53
			6 июня 2023	За сутки	54

Таблица 3. Число и длина модулей столона исследованных колоний

Вид	Колония	Число модулей в материнском побеге	Длина модуля столона, мм								Общая длина столона, мм
			седьмой	шестой	пятый	четвертый	третий	второй	первый	нулевой	
<i>Gonothyraea loveni</i>	9-2 (2022)	19		6	4.5	4.7	4.5	5.2	6.9	3.1	34.9
	14-7 (2022)	27	4.7	4.2	4.6	4.1	4.2	5	4.6	3.7	35.1
	A-3 (2022)	31	6.1	4.8	5.1	6.3	5.2	5.6	4.5	5.3	42.9
<i>Laomedea flexuosa</i>	K-7 (2022)	47	4.7	4.1	4.5	3.9	5	3.6	3.9	2.8	32.5
	H-3 (2022)	30	3.3	3.5	4.3	4	5.2	4.7	4.9	1.7	31.6
	F-9 (2022)	31	4	4.7	3	4.1	4.9	4.4	4.6	4.5	34.2
	i-4 (2022)	9	5.2	3.4	3.1	5	4.2	4.9	4.7	0.9	31.4
<i>Obelia longissima</i>	*-2 (2022)	10	6	4.7	4.9	4.1	5	4.4	5.2	1.9	36.2
	*-3 (2022)	8	6.8	4.8	4.2	5.1	4.7	5.4	6.1	2.8	39.9
	*-11 (2022)	17		5.7	5.2	4.6	4.9	4	5.1	5.2	34.7
<i>Obelia geniculata</i>	Og-1 (2023)	8	3.8	3.6	3.8	3.2	3.5	3.4	3.3	2.5	27.1
	Og-4 (2023)	11	4.1	3.9	3.2	3.6	3.6	3.4	3.5	2.4	27.7
	Og-6 (2023)	8	3.7	3.4	3.1	3.2	3.4	3	3.8	1.5	25.1

видов были проведены в июне 2022 г., *O. geniculata* — в июне 2023 г.

Отобранные для исследования колонии имели сопоставимые характеристики по числу составляющих их элементов. Их столоны включали восемь модулей: семь сформированных и один растущий (так называемый нулевой); за исключением двух колоний: *G. loveni* № 9-2 (2022) и *O. longissima* № *-11 (2022), которые включали по шесть сформированных модулей и растущий дистальный (нулевой). Длина модулей столона представлена в табл. 3. В соответствии с числом модулей столона было и количество побегов: материнский и шесть-семь дочерних. Все столоны были линейными и не образовывали разветвлений за исключением одной колонии — *G. loveni* № A-3 (2022), сформировавшей одно ответвление из двух модулей (рис. 1a), между которыми был еще один дочерний побег.

Результаты регистрации траектории движения частиц в одной колонии в течение 90 мин заносили в отдельный бланк учета. Температура регистрации составляла $15 \pm 1^\circ\text{C}$, что соответствует значениям в слое воды на глубине 1 м во второй половине июня и июле вблизи ББС МГУ. Время между последним приемом пищи и регистрацией движения частиц составляло от 6 до 24 ч (табл. 2).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вначале рассмотрим в качестве примера учета перемещения частиц в столоне колонии по одному бланку для каждого вида, а затем перейдем к обобщенным данным по всем полученным результатам.

Gonothyraea loveni

Во всех колониях были ясно видны мелкие частицы в гидроплазме, заполняющей гастроваскулярную полость, хотя после кормления прошло более 18 ч (табл. 2). Время от времени частицы в каком-либо модуле столона начинали перемещаться (рис. 1a). Обычно перемещения частиц были непродолжительными и непротяженными, реже траектории частиц простирались на несколько модулей столона, и один раз за 90 мин регистрации частицы перемещались от одного конца столона до противоположного (наблюдение № 23), т.е. от материнского побега до верхушки столона. Этот путь частицы преодолели за 2 мин, переместившись на 42.9 мм.

В колонии *G. loveni* № A-3 (2022) за 90 мин наблюдений были зарегистрированы 35 траекторий частиц, из которых 21 траектория была направлена к верхушке столона (+)ГПТ и 14 — от нее (–)ГПТ.

Всего по семи учетам в трех колониях *G. loveni* (табл. 2) было отслежено перемещение

Таблица 4. Дальность перемещения распознаваемых частиц в столоне при совместном учете всех исследованных колоний четырех видов *Campanulatiidae*, ранжированная по числу модулей столона и по направлению траекторий

Число модулей столона, пройденных частицей	<i>Laomedea flexuosa</i>		<i>Laomedea flexuosa</i>		<i>Obelia longissima</i>		<i>Obelia geniculata</i>		Все виды	
	число траекторий частиц	доля от суммы траекторий, %	число траекторий частиц	доля от суммы траекторий, %	число траекторий частиц	доля от суммы траекторий, %	число траекторий частиц	доля от суммы траекторий, %	число траекторий частиц	доля от суммы траекторий, %
К верхушке столона, (+)ГПТ										
менее одного	30	15	40	18	33	16	55	26	158	19
один	41	21	39	18	30	15	52	24	162	19
два	72	37	79	36	64	31	62	29	277	33
три	32	16	41	18	41	20	26	12	140	17
четыре	10	5	16	7	18	9	8	4	52	6
пять	8	4	3	1	3	1	7	3	21	3
шесть	2	1	3	1	3	1	1	0	9	1
семь	0	0	0	0	6	3	1	0	7	1
восемь	2	1	1	0	6	3	2	1	11	1
Сумма и доля всех траекторий, %	197	100	222	100	204	100	214	100	837	100
Сумма более трех модулей	22	11	23	10	36	18	19	8	100	12
От верхушки столона, (-)ГПТ										
(-) один	-38	-33	-38	-25	-29	-21	-54	-34	-159	-28
(-) два	-49	-43	-65	-43	-51	-37	-55	-34	-220	-39
(-) три	-17	-15	-29	-19	-36	-26	-32	-20	-114	-20
(-) четыре	-7	-6	-9	-6	-7	-5	-12	-8	-35	-6
(-) пять	-2	-2	-3	-2	-8	-6	-5	-3	-18	-3
(-) шесть	0	0	-4	-3	-2	-1	-1	-1	-7	-1
(-) семь	0	0	-2	-1	-2	-1	0	0	-4	-1
(-) восемь	-1	-1	-1	-1	-2	-1	-1	-1	-5	-1
Сумма и доля всех траекторий, %	-114	-100	-151	-100	-137	-100	-160	-100	-562	-100
Сумма более трех модулей	-10	-9	-19	-13	-21	-15	-19	-13	-69	-12

311 частиц: 197 к верхушке столона и 114 в противоположном направлении — к материнскому побегу. Соотношение траекторий перемещения частиц по протяженности представлено в табл. 4 и 5, а по длительности — в табл. 6.

37 и 43% всех перемещений частиц пришлось на траектории протяженностью два модуля, направленных соответственно дистально (к верхушке столона) и проксимально (от верхушки). Меньше

доля траекторий протяженностью один и три модуля. На длинные траектории (от четырех до восьми модулей столона) приходится 11 и 9%.

Три раза за семь сеансов регистрации были отмечены самые протяженные перемещения частиц — между материнским побегом и верхушкой столона. Два из них начинались из материнского побега, а третье — от верхушки столона вплоть до материнского побега.

Таблица 5. Число траекторий частиц, распределенных по видам гидроидов и по протяженности (в количестве модулей столона)

Число модулей столона, пройденных частицей	Число частиц с данной траекторией			
	<i>Gonothyraea loveni</i>	<i>Laomedea flexuosa</i>	<i>Obelia longissima</i>	<i>Obelia geniculata</i>
Перемещение к верхушке столона, (+)ГПТ				
менее одного	30	40	33	55
один	41	39	30	52
два	72	79	64	62
три	32	41	41	26
четыре	10	16	18	8
пять	8	3	3	7
шесть	2	3	3	1
семь	0	0	6	1
восемь	2	1	6	2
Сумма всех траекторий	197	222	204	214
Сумма сверхпротяженных траекторий (6–8 модулей столона)	4	4	15	4
Доля сверхпротяженных траекторий (6–8 модулей столона), %	2	1.8	7.3	1.9
Перемещение от верхушки столона, (–)ГПТ				
(–) один	–38	–38	–29	–54
(–) два	–49	–65	–51	–55
(–) три	–17	–29	–36	–32
(–) четыре	–7	–9	–7	–12
(–) пять	–2	–3	–8	–5
(–) шесть	0	–4	–2	–1
(–) семь	0	–2	–2	0
(–) восемь	–1	–1	–2	–1
Сумма всех траекторий	–114	–151	–137	–160
Сумма сверхпротяженных траекторий (6–8 модулей столона)	–1	–7	–6	–2
Доля сверхпротяженных траекторий (6–8 модулей столона), %	0.9	4.6	4.4	1.2

Таблица 6. Длительность пробега частиц по столону всех исследованных колоний четырех видов Campanulariidae совместно, ранжированная поминутно

Продолжи- тельность пробега частицы, мин	<i>Gonothyraea loveni</i>		<i>Laomedea flexuosa</i>		<i>Obelia longissima</i>		<i>Obelia geniculata</i>	
	число пробегов с указанной продолжи- тельностью	доля от общего числа, %	число пробегов с указанной продолжи- тельностью	доля от общего числа, %	число пробегов с указанной продолжи- тельностью	доля от общего числа, %	число пробегов с указанной продолжи- тельностью	доля от общего числа, %
< 1	114	37	92	25	163	48	137	37
1	138	44	209	56	147	43	175	47
2	48	15	58	16	26	8	49	13
3	9	3	11	3	5	1	12	3
4	2	1	3	1	0	0	1	0
5	0	0	0	0	0	0	0	0
6	0	0	0	0	0	0	0	0
7	0	0	0	0	0	0	0	0
Сумма	311	100	373	100	341	100	374	100

Laomedea flexuosa

Так же как и у *G. loveni*, у *L. flexuosa* во всех колониях были видны мелкие частицы в гидроплазме, заполняющей гастроваскулярную полость. В этой группе колоний после их кормления прошло 6, 10 и более 19 ч (табл. 2). Траектории перемещения частиц фактически не отличаются от рассмотренных выше у *G. loveni* ни по характеру распределения длин, ни по частоте, ни по местам начала (старта) перемещения (рис. 1б). Обычно перемещения частиц были непродолжительными и непротяженными, реже траектории частиц простирались на несколько модулей столона, и один раз за 90 мин регистрации частицы перемещались от одного конца столона до противоположного (наблюдение № 20), т.е. от материнского побега до верхушки столона.

В колонии *L. flexuosa* № F-9 (2022) за 90 мин наблюдений были зарегистрированы 44 траектории частиц, из которых 24 траектории были направлены к верхушке столона (+)ГПТ и 20 — от нее (–)ГПТ.

Суммарно по семи учетам в трех колониях *L. flexuosa* (табл. 2) было отслежено перемещение 373 частиц: 222 к верхушке столона и 151 в противоположном направлении — к материнскому побегу. Соотношение траекторий перемещения частиц по протяженности представлено в табл. 4, а по продолжительности — в табл. 6.

36 и 43% всех перемещений частиц приходится на траектории протяженностью два модуля, направленные соответственно дистально и проксимально. На длинные траектории (от четырех до восьми модулей столона) приходится 9 и 13% всех перемещений частиц.

Самые протяженные перемещения частиц зарегистрированы лишь один раз: от верхушки столона до материнского побега (наблюдение № 20).

Obelia longissima

Частицы в гидроплазме у *O. longissima* встречались чаще, чем у *G. loveni* и *L. flexuosa*, хотя время между последним кормлением и регистрацией составляло не менее 20 ч (табл. 2). Начало перемещения частиц не связано с каким-то определенным местоположением, например, с материнским побегом (рис. 2а). Чаще перемещения частиц были непродолжительными и непротяженными, реже траектории частиц простирались на несколько модулей столона, и четыре раза частицы перемещались от одного конца колонии до противоположного (наблюдения № 20,

27, 31, 42). Этот путь частицы преодолели за 1 мин, пройдя 39.9 мм.

В колонии *O. longissima* № *-3 (2022) за 90 мин наблюдений были зарегистрированы 54 траектории частиц, из которых 30 были направлены к верхушке столона (+)ГПТ и 24 — от нее (–)ГПТ.

Всего по семи учетам трех колоний *O. longissima* (табл. 2) было отслежено перемещение 341 частицы: 204 к верхушке столона и 137 в противоположном направлении — к материнскому побегу. Соотношение траекторий перемещения частиц по протяженности представлено в табл. 4, а по продолжительности — в табл. 6.

31 и 37% приходится на траектории протяженностью два модуля, направленные соответственно дистально и проксимально. На длинные траектории (от четырех до восьми модулей столона) приходится 17 и 14% всех перемещений частиц.

Шесть раз за семь сеансов регистрации были отмечены самые протяженные перемещения частиц — от материнского побега до верхушки столона. Два раза перемещение частиц начиналось от верхушки столона и продолжалось вплоть до материнского побега.

Obelia geniculata

Хотя наблюдения за перемещениями частиц в столонах колоний *O. geniculata* были проведены не в проходящем свете, как у остальных трех видов гидроидов, а в отраженном (см. материал и методы), тем не менее все основные показатели оказались похожими на *G. loveni* и *L. flexuosa*. В этой группе колоний спустя 16 ч после их кормления (табл. 2) было обнаружено в полости столона много мелких частиц. В колониях *O. geniculata* больше доля коротких траекторий относительно трех других видов. Траектории перемещения частиц фактически не отличаются от рассмотренных выше у *G. loveni* ни по характеру распределения длин, ни по частоте, ни по местам начала (старта) перемещения (рис. 2б), но траекторий от одного конца столона до противоположного в колонии № Og-1 (2023) за 90 мин наблюдений не отмечено ни одной.

Всего в колонии *O. geniculata* № Og-1 (2023) за 90 мин наблюдений были зарегистрированы 56 траекторий частиц, из которых 28 траекторий были направлены к верхушке столона и 28 — от нее.

Суммарно по семи учетам в трех колониях *O. geniculata* (табл. 2) было отслежено перемещение 374 частиц: 214 к верхушке столона и 160 в противоположном

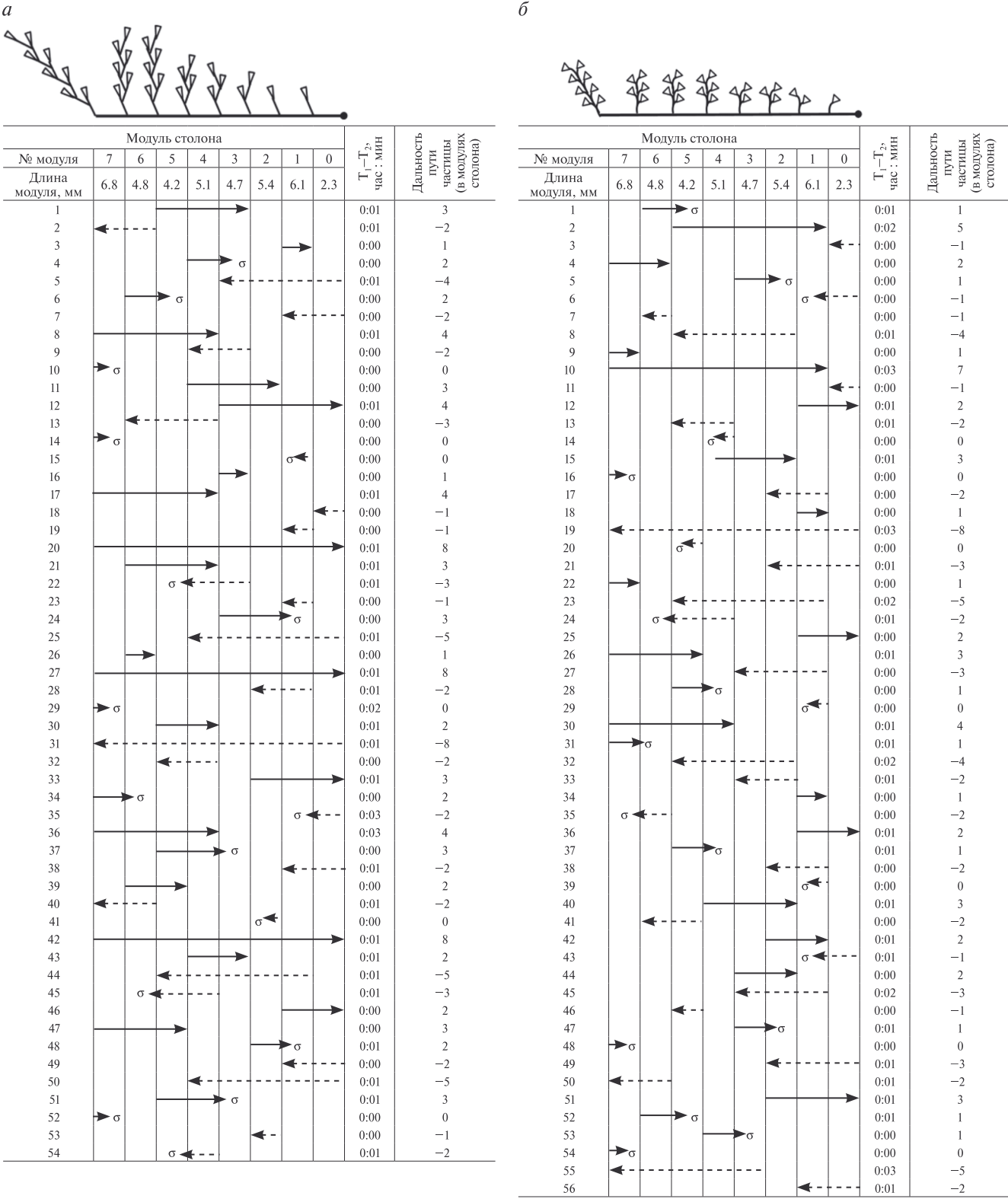


Рис. 2. Траектории движения взвешенных в гидроплазме частиц в колониях *O. longissima* № *-3 (2022) (а) и *O. geniculata* № Og-1 (2023) (б). Обозначения как на рис. 1.

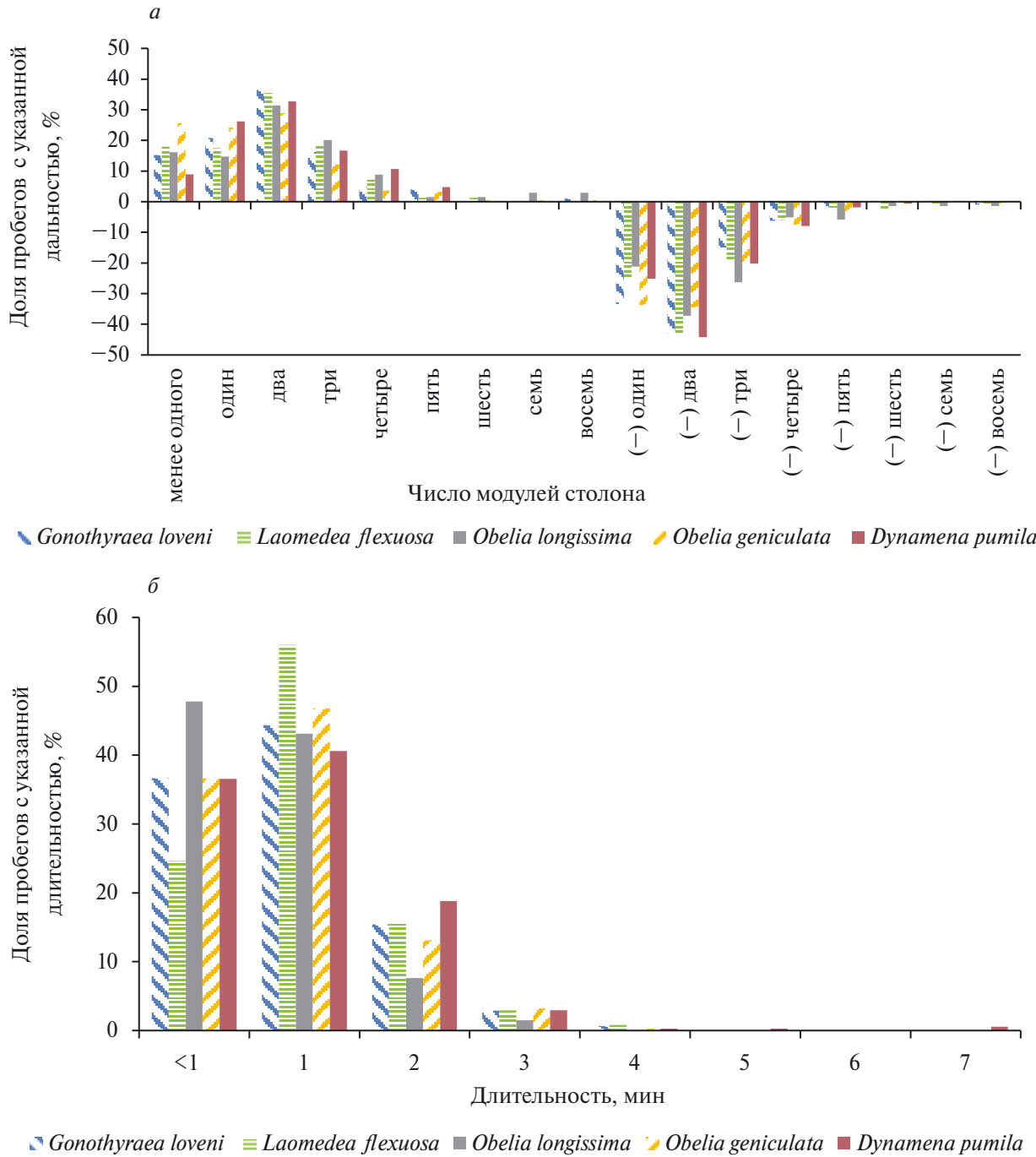


Рис. 3. Вариационные ряды дальности перемещения (а) и длительности пробегов (б) распознаваемой частицы в гидроплазме по столону всех исследованных колоний четырех видов Campanulariidae. Для сравнения приведены аналогичные данные, полученные ранее на *Dynamena pumila* (по: Дементьев, Марфенин, 2022).

направлении — к материнскому побегу. Соотношение траекторий перемещения частиц по протяженности представлено в табл. 4, а по продолжительности — в табл. 6.

29 и 20% приходится на траектории протяженностью по два модуля, направленные соответственно

дистально и проксимально. Чаще встречаются дистально направленные траектории протяженностью менее одного и один модуль столона: 26 и 34% всех перемещений частиц. На длинные траектории (от четырех до восьми модулей столона) приходится 8 и 13% всех перемещений частиц.

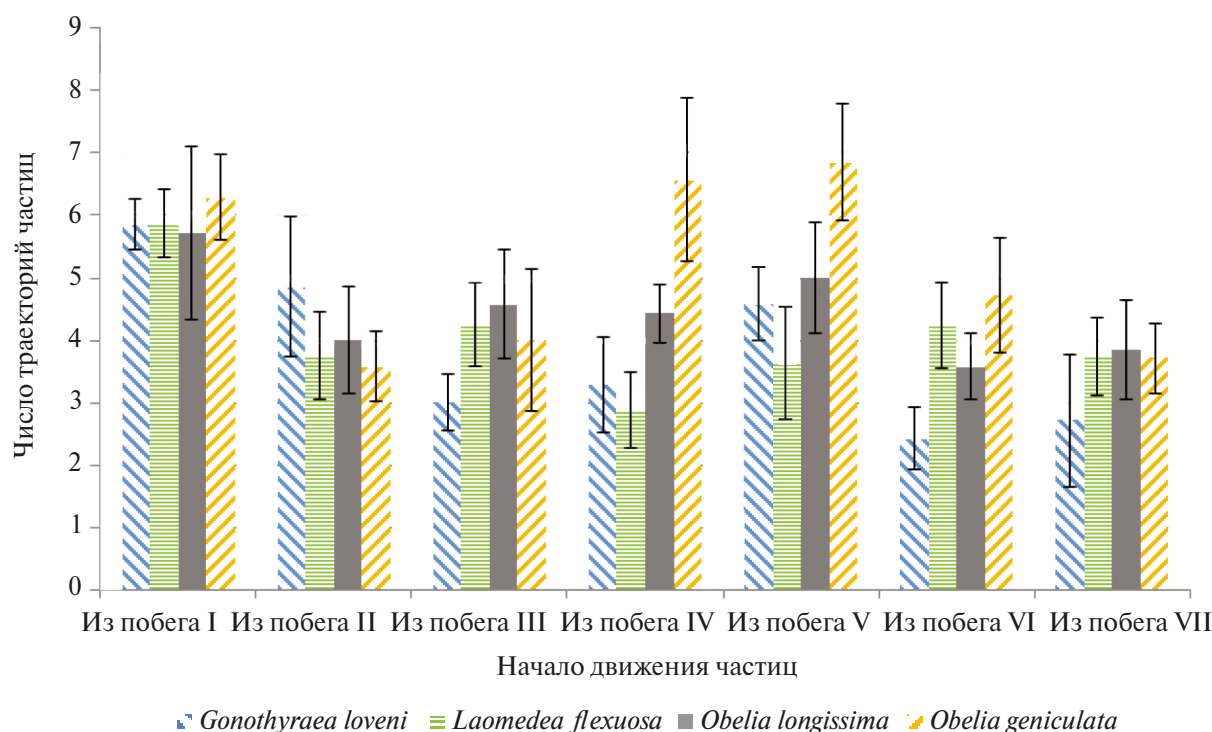


Рис. 4. Вариационные ряды средних значений коротких (один–три модуля) траекторий частиц, направленных к верхушкам столонов, зарегистрированных в гастроваскулярных полостях колоний четырех видов гидроидов за 90 мин, в зависимости от их местоположений в столонах.

Самые протяженные перемещения частиц — между материнским побегом и верхушкой столона — зарегистрированы по одному разу в противоположных направлениях.

Сравнение четырех видов гидроидов по активности распределительной системы

Соотношение траекторий разной протяженности было сходным во всех бланках учета перемещения частиц в столонах каждого вида гидроида. Рассмотрим характеристики траекторий совместно для каждого видов гидроидов и в сравнении между ними.

Больше всего было зарегистрировано коротких траекторий (до трех модулей включительно), а среди них — длиной в два модуля столона, как в направлении верхушки столона, так и в обратном (табл. 4, рис. 3). Далее примерно в равном соотношении по численности находятся траектории длиной в три модуля столона, один модуль и менее одного модуля.

Частицы с короткими траекториями не приурочены к какой-либо определенной части колонии, например, вблизи материнского побега или верхушки столона, а распределены более или менее равномерно по всему столону (рис. 4). Это

можно установить по местоположению начала перемещения частицы, что обязательно учитывалось в процессе регистрации. Некоторое превышение частоты генерации коротких перемещений частиц из материнского побега и двух средних дочерних побегов наблюдалось только у *O. geniculata* (рис. 4).

Длинные траектории (четыре модуля и более) также встречались, хотя и в меньшем количестве (рис. 3). Доля таких протяженных пробегов частиц среди магистральных ГПТ (направленных к верхушке столона) составляла от 8 до 16%, а среди компенсаторных ГПТ (от верхушки столона) — от 9 до 14% в исследованных колониях сравниваемых видов гидроидов.

Средние протяженности всех траекторий частиц у *G. loveni* — 10 ± 0.7 мм, *L. flexuosa* — 8.1 ± 0.8 мм, *O. longissima* — 9.8 ± 0.8 мм, *O. geniculata* — 7.7 ± 0.6 мм. Сверхпротяженных магистральных траекторий (от шести до восьми модулей столона), направленных к верхушкам столонов, зарегистрировано у *G. loveni* — 4 (2.0%), *L. flexuosa* — 4 (1.8%), *O. longissima* — 15 (7.3%), *O. geniculata* — 4 (1.9%) (табл. 5).

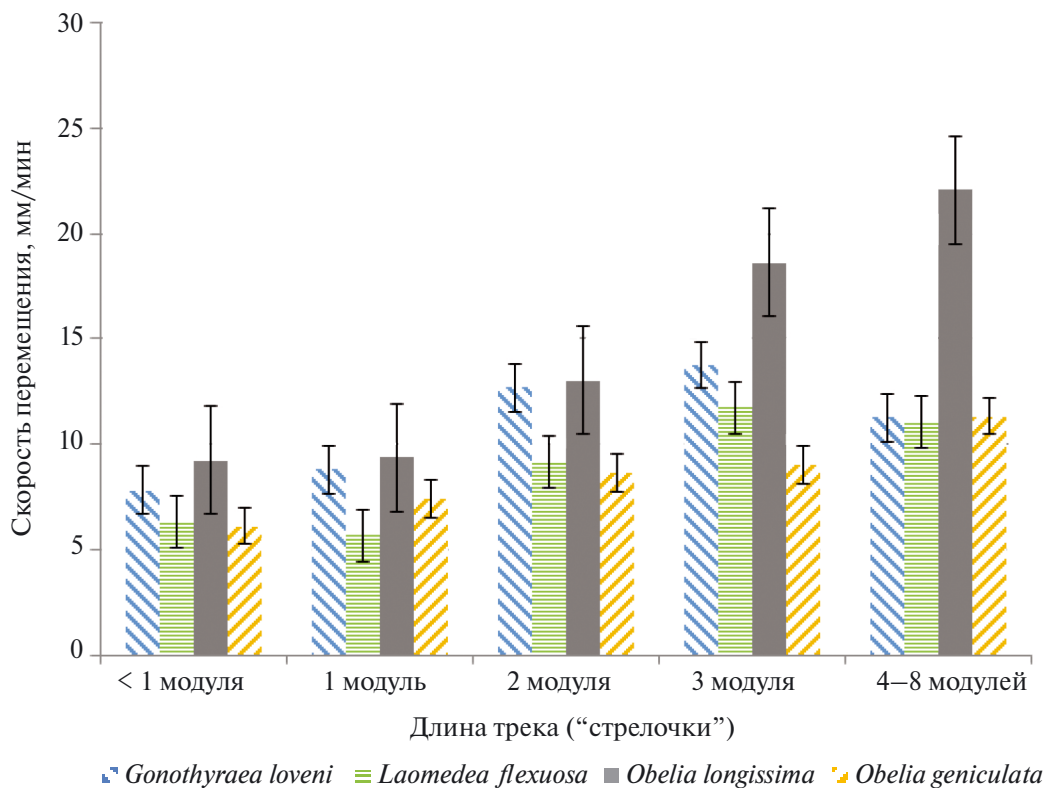


Рис. 5. Средние скорости перемещения частиц в треках (траекториях) разной длины у четырех видов гидроидов, мм/мин, $\bar{x} \pm SE$.

По длительности пробега в обоих направлениях (к верхушке столона и от нее) преобладали краткосрочные перемещения длительностью:

- менее 1 мин (37% для *G. loveni*, 25% для *L. flexuosa*, 48% для *O. longissima*, 37% для *O. geniculata*),

- 1 мин (44, 56, 43, 47% соответственно),
- 2 мин (15, 16, 8, 13% соответственно).

В совокупности краткосрочные ГПТ составляли более 95% всех наблюдений для каждого из четырех видов (табл. 6, рис. 3б). Длительности пробега 3–4 мин составляли 1–4% наблюдений, а длительностей свыше 4 мин не было зарегистрировано вовсе. При этом быстрые перемещения были характерны как для частиц, проходивших короткие дистанции (один-два модуля столона), так и частиц, которые проходили всю дистанцию от материнского побега до дистального модуля столона с верхушкой роста всего за 1–2 мин (табл. 6).

Значительных различий в протяженности и продолжительности перемещения частиц к верхушке столона и от нее в сторону материнского побега не обнаружено (табл. 4, 6).

Разделив длины траекторий на длительность пробега соответствующих частиц (т.е. пройденное расстояние на время), вычислили скорость перемещения частиц и составили вариационные ряды частот встречаемости скоростей у четырех видов (рис. 5). Чаше всего скорость

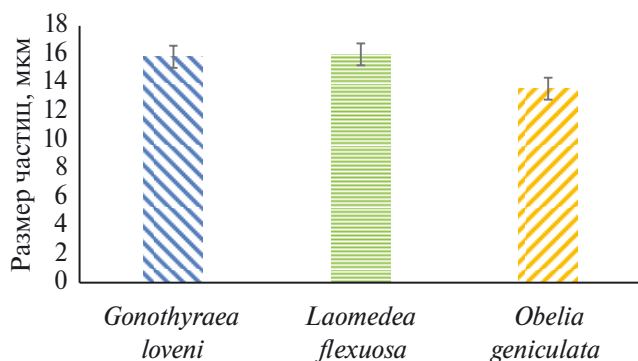


Рис. 6. Средние размеры частиц в гастроваскулярной полости столона у гидроидов *G. loveni*, *L. flexuosa*, *O. geniculata* при температуре 14°C спустя сутки после кормления (по данным цейтраферной микровидеорегистрации; $n = 60$).

Таблица 7. Средние размеры (мкм) частиц в гастрова-
скулярной полости столона у гидроидов *Gonothyrea*
loveni, *Laomedea flexuosa*, *Obelia geniculata*, выра-
щенных на стеклах при температуре 14°C спустя
сутки после кормления (по данным цейтраферной
микровидеорегистрации)

	<i>Gonothyrea loveni</i>	<i>Laomedea flexuosa</i>	<i>Obelia geniculata</i>
Максимальные размеры (крупные)	32.7	27.8	27.1
Минимальные размеры (мелкие)	6.3	4.2	3.5
Среднее ($\bar{x}$)	15.8	16.0	13.6
Стандартное отклонение ($\pm SD$)	6.8	6.8	6.4
Стандартная ошибка ($\pm SE$)	0.9	0.9	0.8
Выборка (n)	60	60	60

(+)ГПТ составляла от 5 до 10 мм/с и от (–)10 до (–)5 мм/с⁴ для противоположно направленных (–)ГПТ. На втором месте по встречаемости оказались скорости от 10 до 15 мм/с (и от –15 до –10 мм/с), на третьем – от 5 до 0 мм/с (и от –5 до 0 мм/с). Высокие скорости (более 20 мм/с) зарегистрированы единично для *G. loveni*, *L. flexuosa* и *O. geniculata*, однако в столонх *O. longissima* они встречаются чаще и составляют до 34% всех наблюдений.

Размеры частиц в гастрова- скулярной полости столона

Спустя сутки после кормления в гастрова-
скулярной полости колоний всех четырех видов присутствовали мелкие частицы. Удалось корректно измерить их у трех видов: *G. loveni*, *L. flexuosa* и *O. geniculata*. Размеры частиц варьировали от 4.2 (мелкие) до 32.7 мкм (крупные) (табл. 7), но в основном были в пределах 10–20 мкм. Средние значения у *G. loveni* и *L. flexuosa* почти совпадали (15.8 и 16.0 мкм), а у *O. geniculata* среднее значение размеров частиц было немного ниже (13.6 мкм) (табл. 7, рис. 6).

⁴ При указании скоростей ГПТ мы использовали знак минуса для компенсаторных течений.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Сведения о протяженности гидроплазматических течений (ГПТ) у колониальных гидроидов относятся по большей части к одному виду – *Dynamena pumila* (Карлсен, Марфенин, 1976; Марфенин, 1985, 1993а; Марфенин, Деметьев, 2017, 2019, 2020, 2022). При этом работ о функционировании распределительной системы других гидроидов мало (Blackstone, Buss, 1993; Blackstone, 1996, 1997), в том числе видов, обитающих с *D. pumila* в одном биотопе, легко доступных для сбора и культивирования в лабораторных условиях. Из литоральных видов гидроидов некоторые данные есть лишь о распределительной системе *G. loveni* (Бурыкин, 1999, 2008, 2010; Marfenin, Dementyev, 2017).

Регистрация траекторий перемещения частиц в полости столона у исследуемых видов (*G. loveni*, *L. flexuosa*, *O. longissima*, *O. geniculata*) выполнена впервые. Полученные новые данные позволили существенно дополнить ранее установленное на примере колоний *D. pumila* удивительное явление трансколонийного переноса частиц в гидроплазме за один непрерывный акт их перемещения. Подтверждено предположение о возможности таких предельно протяженных одноразовых перемещений у разных видов колониальных гидроидов. Теперь это установлено для представителей семейств Sertulariidae и Campanulariidae.

Функционирование распределительной системы у колониальных гидроидов вначале изучали, регистрируя вручную скорости и направление движения частиц под микроскопом (Карлсен, Марфенин, 1984; Марфенин, 1988, 1993б). Затем был освоен метод цейтраферной микровидеосъемки (Марфенин, Деметьев, 2017). Используя эти методы, оказалось результативным проводить многократную регистрацию перемещения частиц в кадре за определенный интервал времени. Полученные данные позволили определять не только периодичность и направление перемещения частиц, но и скорость их перемещения, что в совокупности с данными о продолжительности ГПТ позволяло вычислить протяженность ГПТ и объем перенесенной гидроплазмы за одно ГПТ.

Результат оказался неожиданным. У всех ГПТ расчетная протяженность оказалась не более 7 мм, т.е. двух модулей столона колонии, хотя предполагалось, что ГПТ проходят от одного конца колонии до противоположного (Деметьев, Марфенин, 2018, 2019, 2021). Гипотеза

относительно возможного способа переноса частиц серий коротких ГПТ была описана ранее (Марфенин, 1985, 1993а, б). Суть ее в том, что непротяженное ГПТ, генерируемое отдельным побегом, движется по столону и заходит в ближайший или следующий за ним побег. Принявший ГПТ побег, в свою очередь, генерирует ГПТ, которое направляется дальше по столону. Теоретически это событие может повторяться неограниченное число раз, в результате чего частички в гидроплазме доставляются до верхушки столона и ближайшего к ней молодого побега. В дальнейшем была предложена удачная аналогия подобного перемещения частиц с эстафетой (Бурыкин, 2013). Теория “эстафетного” перемещения частиц в полости колонии у гидроидов основывалась главным образом не на противоречивых непосредственных наблюдениях за частицами, заходящими в побеги, а на расчетах. Расчетный метод определения протяженности ГПТ достаточно надежен, но тем не менее он нуждался в подтверждении непосредственным отслеживанием перемещения частиц вдоль по ценосарку, ограничиваясь только зоной столон, что и стало причиной дополнительных наблюдений методом визуального сканирования частиц по мере их продвижения в колонии.

Проще всего провести непосредственные наблюдения перемещений частиц, взвешенных в гидроплазме под микроскопом при небольшом увеличении ($\times 80$). По перемещению частиц можно судить о направлении ГПТ, скорости течений и их продолжительности. Выяснилось, что отдельные частицы либо их скопления могли преодолевать безостановочно предельно большие расстояния (с учетом размеров выращенных колоний). Это расстояние равнялось шести–восемь модулям столона, т.е. всей дистанции от материнского побега до верхушки столона, от 25 до 42 мм (табл. 2).

Такой результат получен для колоний одинакового размера всех четырех видов гидроидов. При этом частота протяженных (более трех модулей столона) траекторий у *G. loveni*, *L. flexuosa* и *O. geniculata* примерно одинакова, а у *O. longissima* в 1.5–2 раза больше (табл. 2).

Кроме того, в колониях *O. longissima* значительно больше так называемых сверхпротяженных траекторий частиц, а именно длиной шесть–восемь модулей столона, соответствующих его полной длине. Если у *G. loveni*, *L. flexuosa* и *O. geniculata* таких длинных траекторий по 3 за 90 мин регистрации, то у *O. longissima* их 12

за то же время. Безусловно, это показатель большей активности и мощи распределительной системы у *O. longissima*.

Мы предполагаем, что подобная частота генерации сверхпротяженных перемещений частиц в полости колонии обусловлена анатомическими отличиями *O. longissima* от трех других сравниваемых видов, а именно: существенно большими размерами ствола и ветвей первого порядка побега. В табл. 1 длина модуля побега представлена для молодых колоний *O. longissima*, но по мере роста побегов размеры модулей увеличиваются (Наумов, 1960; Косевич, 1991). Таким образом, в колониях существуют предпосылки для образования мощных ГПТ, однако связь между особенностями конструкции побегов и характеристиками ГПТ, к сожалению, до настоящего времени недостаточно изучена.

На основании данных по формированию магистральных (+)ГПТ у *D. pumila*, опубликованных нами ранее (Дементьев, Марфенин, 2022), можно было ожидать, что такие мощные течения гидроплазмы возникают достаточно регулярно с неким периодом. Однако при регистрации траекторий частиц в колониях четырех видов спустя значительное время после кормления (> 8 ч) не было установлено никаких признаков регулярности. По-видимому, отсутствие периодичности обусловлено тем, что колонии долгое время не получали пищу. При голодании в колонии чаще возникают локальные ГПТ, что было отмечено нами ранее. Также и в данном исследовании мы обнаружили многочисленные короткие траектории частиц, берущие начало от самых разных побегов в колонии (рис. 4). В исследованных ранее колониях *D. pumila* преобладали протяженные ГПТ, которые чаще начинались из тех побегов, которые получили больше пищи. Ритмичность протяженных ГПТ сохранялась в колониях *D. pumila* по меньшей мере несколько часов (Марфенин, Дементьев, 2022).

Сходные данные относительно возникновения гидроплазматических течений в результате кормления известны и для других видов гидроидов. Захвативший добычу гидрант *Podocoryne carnea* M. Sars, 1846 активно пульсирует, выдавливая пищу в общую гастроваскулярную полость. При этом инициируются сокращения гидрантов, не получивших пищу. Эти сокращения гидрантов, в свою очередь, приводят к возникновению мощных гидроплазматических течений, что способствует переносу пищи на большее

расстояние и распределению ее по колонии (Dudgeon, Buss, 1996; Dudgeon et al., 1999).

Установлена не только протяженность, но и приблизительная продолжительность таких единичных актов перемещения частиц по всей длине столона. В подавляющем большинстве случаев частицы проходят через весь стolon за 1–2 мин, а иногда и менее чем за минуту. Такое событие возможно при условии совпадения по времени двух процессов: повышения давления на одном конце распределительной системы и понижения давления на противоположном конце. Оба процесса основаны на цикличности фаз сжатия и расслабления участков ценосарка, а также гидрантов, пульсирующих в значительной мере независимо, но находящихся в одном замкнутом объеме, передающем изменения внутреннего гидростатического давления. Следовательно, даже в отсутствии пищи, увеличивающей объем гидроплазмы, распределительная система продолжает эффективно функционировать, но с меньшей регулярностью и частотой возникновения трансколонияльных магистральных и компенсаторных ГПТ. Представить это без предположения о некоторой согласованности хотя бы части пульсаторов вряд ли возможно (Марфенин, Дементьев, 2020, 2023).

Из опубликованных данных о перемещении частиц в полости столона у колоний *D. pumila* следовало также, что распределительная система эффективно функционирует не только после кормления, но и спустя сутки и даже более. По нашим наблюдениям, усвоение пищи происходит у гидроидов в течение нескольких часов. В этот период в полости столона хорошо различимы крупные частицы — конгломераты клеток добычи, появляющиеся после первой фазы переваривания пищи в гидрантах (Летунов, Марфенин, 1980; Марфенин, 1981). Спустя несколько часов в гастровакулярной полости остаются лишь мелкие частицы (табл. 7). У некоторых гидроидов пища поглощается клетками гастродермы за 2–3 ч (Buss et al., 2015).

ГПТ в гастровакулярной полости колонии продолжаются и спустя сутки после кормления. Это отмечено и в данном исследовании. Однако ГПТ в колониях, давно переваривших пищу, по большей части короткие, т.е. непротяженные и непродолжительные. Это обстоятельство следует учитывать при оценке эффективности распределительной системы, т.е. способности быстро переносить пищу на значительные расстояния. В противном случае

возможны методологические ошибки в интерпретации данных. Три примера иллюстрируют это утверждение.

Первый пример. Если использовать показатель средней протяженности траекторий частиц, то у всех колоний, представленных в данной статье, он находится в пределах 7.7–10 мм, при том что траектории, определяющие эффективность транспорта пищевых частиц в колониальном организме, по протяженности максимальны: от 22 до 26 мм. Не уделив должного внимания редким протяженным ГПТ, можно прийти к ошибочному выводу о неэффективности всей распределительной системы. Этот пример кажется наивным, но последующие два примера иллюстрируют, насколько он жизненный.

Во втором примере автор (Бурыкин, 2010, 2013) пришел к ошибочному заключению о невозможности эффективной работы распределительной системы, поскольку он регистрировал скорости ГПТ по движению частиц недостаточно долго — всего от трех до девяти раз подряд. Как мы теперь знаем, протяженные и достаточно быстрые трансколонияльные переносы частиц случаются всего лишь несколько раз за 90 мин. Все остальное время перемещения частиц могут выглядеть как хаотические. Кроме того, автор регистрировал не траектории частиц, а скорости прохождения ГПТ в постоянном месте измерения (Бурыкин, 2015), что не дает представления о протяженности траекторий частиц.

В третьем примере автор (Макаренкова, 1988) изучал скорость перемещения гидроплазмы, используя флуоресцентную краску. Средняя скорость распространения флуоресцентных маркеров по побегу была невелика и при температуре 14°C составляла 1.02 ± 0.12 мм/мин для *O. longissima* и 0.56 ± 0.10 мм/мин для *G. loveni*. Теперь мы понимаем, что эта скорость отражала, скорее всего, преобладающее по времени состояние покоя. Тогда не было известно о быстрых и слабых ГПТ в колониях и тем более о редкости быстрых и протяженных ГПТ.

Полученные в данном исследовании результаты ясно свидетельствуют о реальности существования дальнего переноса частиц пищи в колониях у *G. loveni*, *L. flexuosa*, *O. longissima*, *O. geniculata* не только при получении пищи, но и спустя значительное время после завершения ее усвоения. Транспортировка пищи в гастровакулярной полости колоний не ограничивается медленными постоянными перемещениями при взаимодействии локальных течений гидроплазмы, но существенно дополняется

дискретными протяженными и сверхпротяженными переносами частиц от одного конца колонии до противоположного, т.е. из центра потребления пищи самыми большими побегами на периферию к местам расположения дистальных зон роста. Распределительная система у изученных видов гидроидов эффективна не только после получения пищи, но и в фазе голодания колониального организма. Поскольку протяженные течения возникают через значительные промежутки времени, то их можно упустить при недостаточно продолжительных регистрациях.

ВЫВОДЫ

1. В столонах у всех четырех видов гидроидов из сем. Campanulariidae (*Gonothyrea loveni*, *Laomedea flexuosa*, *Obelia longissima*, *O. geniculata*) даже через сутки после приема пищи продолжались дистально и проксимально направленные гидроплазматические течения, переносящие частицы преобладающего размера 14–16 мкм, что свидетельствует о сохранении активности распределительной системы в колониях.
2. Среди всех перемещений частиц абсолютно преобладали траектории длиной один-два модуля столона как в направлении верхушки столона, так и в обратном. Они составляли более 70% от всех зарегистрированных перемещений.
3. Протяженные траектории частиц (четыре модуля столона и более) составляли от 8 до 17% от общего числа траекторий в зависимости от вида гидроидов, а сверхпротяженные (шесть и более модулей столона) — от 1 до 7%. Отдельные частицы безостановочно проходили от одного конца колонии до другого за несколько минут.
4. Преобладание коротких перемещений частиц создает ложное впечатление о низкой эффективности распределительной системы, если ограничиться усредненными данными. На самом деле именно редкие протяженные переносы частиц обеспечивают быструю доставку пищи к зонам роста.
5. По длительности пробега в обоих направлениях (к верхушке столона и от нее) преобладали краткосрочные перемещения длительностью менее 1 мин (37% для *G. loveni*, 25% для *L. flexuosa*, 48% для *O. longissima*, 37% для *O. geniculata*), 1 мин (44, 56, 43, 47% соответственно) и 2 мин (15, 16, 8, 13% соответственно). В совокупности они составляли более 95% всех наблюдений для каждого из четырех видов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят Беломорскую биологическую станцию им. Н.А. Перцова Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова за предоставленные возможности в проведении исследования.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследования проведены в ходе выполнения государственного задания по теме “Адаптивные стратегии в строении, размножении и развитии морских беспозвоночных” № гос. регистрации 121032300118-0 и при финансовой поддержке РФФ, проект № 22-24-00209 “Колониальные гидроиды — индикаторы состояния морской среды”.

ВКЛАД АВТОРОВ

Марфенин Н.Н. — концептуализация, методология и руководство, а также участие в написании и редактировании рукописи статьи; Николаев Е.В. и Дементьев В.С. — осуществление экспериментальной части исследования; Дементьев В.С. — обработка экспериментальных данных, участие в написании и оформлении рукописи.

Все авторы прочитали и согласились с представленной версией рукописи.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ ИНТЕРЕСОВ

Биоэтическая экспертиза не требуется, поскольку Директива 2010/63/Еу Европейского парламента и Совета от 22 сентября 2010 г. о защите животных, используемых в научных целях, не распространяется на низших беспозвоночных.

КОНФЛИКТЫ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анциулевич А.Е., 2015. Hydrozoa (гидроиды и гидромедузы) морей России. СПб.: СПбГУ. 859 с.
- 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.

- Бурькин Ю.Б., 2015. Функционирование распределительной системы у колониального гидроида *Dynatena pumila* (L., 1758) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. Вып. 3. С. 44–48.
- Дементьев В.С., Марфенин Н.Н., 2018. Влияние опреснения на рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynatena 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 *Dynatena 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 *Dynatena 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 *Dynatena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 3. С. 170–182.
<https://doi.org/10.31857/S0044459622030046>
- Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н., 1976. Упорядоченность перемещения гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynatena 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 *Dynatena pumila* (L.) и некоторых других видов гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 45. № 5. С. 670–680.
- Косевич И.А., 1991. Регуляция строения “гигантских” побегов колониального гидроида *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae) // Онтогенез. Т. 45. № 3. С. 308–315.
- Косевич И.А., Марфенин Н.Н., 1986. Морфология колонии гидроида *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. № 3. С. 44–52.
- Летунов В.Н., Марфенин Н.Н., 1980. Некоторые особенности пищевого поведения зимних колоний *Dynatena pumila* при различных температурных режимах // Биол. науки. № 1. С. 51–56.
- Макаренкова Е.П., 1988. Определение скорости движения гидроплазмы у колониальных гидроидов рода *Obelia* с помощью флуоресцентных красителей // ДАН СССР. Т. 302. № 5. С. 1275–1277.
- Марфенин Н.Н., 1981. Некоторые особенности пищеварения в гидрантах у различных колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 42. № 3. С. 399–408.
- 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., 1993а. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ. 237 с.
- Марфенин Н.Н., 1993б. Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб.: ЗИН РАН. 151 с.
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2017. Парадокс протяженных течений гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynatena 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 *Dynatena 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 *Dynatena 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 *Dynatena 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 *Dynatena 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>
- Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., 2023. Интегральный эффект взаимодействия частей нецентрализованной биосистемы на примере формирования магистрального течения гидроплазмы в побеге колониального гидроида *Dynatena pumila* (L., 1758) // Журн. общ. биологии. Т. 84. № 4. С. 296–312.
<https://doi.org/10.31857/S0044459623030041>
- Марфенин Н.Н., Косевич И.А., 1984. Морфология колонии у гидроида *Obelia loveni* (Allm.) (Campanulariidae) // Вестн. МГУ. Сер. 16. Биол. № 2. С. 37–46.
- Марфенин Н.Н., Хоменко А.В., 1988. Морфология колонии, биология и признаки морфофункциональной

- адаптации гидроида *Obelia geniculata* (L.) к существованию в местах с сильным течением // Биол. науки. № 5. С. 35–44.
- Наумов Д.В., 1960. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 626 с.
- Хоменко Т.Н., 1984. Морфология и особенности биологии колониального гидроида *Obelia flexuosa* (Hincks, 1861) в летний период на Белом море. Курсовая работа на кафедре зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета МГУ им. М.В. Ломоносова. Рукопись. 89 с.
- Berrill N.J., 1949. The polymorphic transformations of *Obelia* // Quart. J. Microscop. Sci. V. 90. P. 235–264.
- Blackstone N.W., 1996. Gastrovascular flow and colony development in two colonial hydroids // Biol. Bull. V. 190. P. 56–68.
- Blackstone N.W., 1997. Dose-response relationships for experimental heterochrony in a colonial hydroid // Biol. Bull. V. 193. P. 47–61.
- Blackstone N.W., Buss L.W., 1993. Experimental heterochrony in hydractiniid hydroids: Why mechanisms matter // J. Evol. Biol. V. 6. P. 307–327.
- Buss L.W., Anderson C.P., Perry E.K., Buss E.D., Bolton E.W., 2015. Nutrient distribution and absorption in the colonial hydroid *Podocoryna carnea* is sequentially diffusive and directional // PLoS One. V. 10. № 9. P. 1–36. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136814>
- 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) // Invertebrate 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 hydropasmic movements in the hydroid *Clytia johnstoni* // Quart. J. Microscop. Sci. V. 101. Pt 3. P. 339–350.
- Hammett F.S., Padis N., 1935. Correlation between developmental status of *Obelia* hydranths and direction of hydropasmic streaming within their pedicels // Protoplasma. V. 23. № 1. P. 81–85.
- 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 // Invertebrate Biol. V. 132. P. 291–304.
- Marfenin N.N., Dementyev V.S., 2017. Functional morphology of hydrozoan stolons: Stolon growth, contractility, and hydropasmic movement in *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) // Marine Biol. Res. V. 13. № 5. P. 521–537. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1276292>
- 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.

Extended movements of particles in stolons of colonial hydroids of the family Campanulariidae

V. S. Dementyev, N. N. Marfenin*, E. V. Nikolayev

Lomonosov Moscow State University, Faculty of Biology, Department of Invertebrate Zoology
Leninskie Gory, Moscow, 119234 Russia

*E-mail: marf47@mail.ru

The range of movement of food particles along the distribution system in colonies with a length of 8 stolon modules was studied in colonies of four species of hydroids from the Campanulariidae family (*Gonothyrea loveni*, *Laomedea flexuosa*, *Obelia longissima*, *O. geniculata*). Visual scanning, i.e. tracking under a microscope the movement of individual particles or their clusters along the gastrovascular cavity of the stolon was carried out continuously for 90 minutes for each of six to seven recording sessions. For the first time, the range and duration of movement of individual particles in the stolon cavity of the studied species in a state of trophic pause, which lasted a day, were established. The distribution system functions quite efficiently even during fasting. This is expressed in transcolonial continuous transfers of particles from one end of the colony to the opposite. The most extended movements of particles along the stolon of the colony occur relatively rarely: in *G. loveni*, *L. flexuosa* and *O. geniculata* from one to three times in 90 minutes, and in *O. longissima* 12 times in the same period. Against the backdrop of an abundance of short trajectories (more than 200 in 90 minutes), transcolonial movements of particles may be missed if registrations are not long enough, which was the basis for erroneous claims about the chaotic functioning of the distribution system.