МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Дементьев Виталий Сергеевич

Влияние факторов среды на рост и функционирование распределительной системы колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758)

Специальность 03.02.04 – зоология

ДИССЕРТАЦИЯ
на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук, профессор
Марфенин Николай Николаевич

Москва – 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 2
1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ 12
1.1. Распределительная система колониальных гидроидов 13
1.2. Ростовые пульсации и рост 18
1.3. Влияние кормления на рост и работу распределительной системы 24
1.4. Влияние факторов внешней среды на гидроидов 26
2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ 34
2.1. Материал 34
2.2. Культивирование 37
2.3. Регистрация роста и функционирования распределительной системы 38
2.4. Статистическая обработка данных 49
2.5. Методики постановки конкретных экспериментов 50
3. РЕЗУЛЬТАТЫ 64
3.1. Рост и пульсации столонов *Dynamena pumila* в стандартных условиях 64
3.2. Опреснение 68
3.3. Температура 75
3.4. Осушение 82
3.5. Водообмен 87
3.6. Функционирование распределительной системы *D. pumila* 89
4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ 102
4.1. Чувствительность роста, пульсаций тела и перемещения гидроплазмы к абиотическим воздействиям 102
4.2. Влияние условий среды на эффективность работы распределительной системы 112
4.3. Определение пределов толерантности *D. pumila* 128
ВЫВОДЫ 144
БЛАГОДАРНОСТИ 145
ЛИТЕРАТУРА 146
ПРИЛОЖЕНИЯ 162

ВВЕДЕНИЕ

Колониальные гидроиды (Cnidaria, Hydrozoa, Hydroidolina) подходят для изучения ряда фундаментальных биологических явлений: целостности организма (Марфенин, 2002, 2016), внутривидовой изменчивости (Blackstone, Buss, 1991, 1993; Dudgeon, Buss, 1996), морфофункциональных адаптаций к условиям существования (Kinne, 1956, 1958; Wyttenbach, 1968, 1974; Kubota, 2004) и пр. Вариативность состояния организмов для большинства известных видов практически не изучена, что мешает решению ряда актуальных задач как фундаментальных, так и прикладных, связанных с оценкой реакции организма на условия существования и воздействие внешних факторов.

Пульсации тела – одна из характерных и в то же время малоизученных особенностей представителей класса Hydrozoa. У колониальных гидроидов пульсируют гидранты, общее тело организма – ценосарк и, особенно, верхушки роста побегов и столонов (Марфенин, 1993б). Эти пульсации определяют все стороны жизнедеятельности гидроидов: пищеварение (Марфенин, 1981), распределение пищи по колониальному организму (Hale, 1960; Fulton, 1963; Марфенин, 1985б, 1993б), рост и морфогенез (Beloussov, 1973; Crowell, 1974, Donaldson, 1973, 1974). Наиболее выраженными являются продольные пульсации растущих верхушек побегов и столонов (ростовые пульсации) и поперечные пульсации стенок тела (латеральные пульсации). Пульсации тела способствуют перемещению внутриполостной жидкости (гидроплазмы), содержащей пищевые частицы и дедифференцированные клетки рассасывающихся тканей, т.е. доставке пищи в различные части колониального организма. Общеколониальный аппарат, базирующийся на транспортировке гидроплазмы посредством пульсаций, называется распределительной системой перистальтико-пульсаторного типа. Распределительная система выполняет важную интегрирующую роль в жизни гидроидов, соединяя все части колонии воедино (Карлсен, Марфенин, 1976, 1984; Марфенин, 1985б, 2002). Перемещение частиц в гидроплазме в такой распределительной системе выглядит как попеременное смещение в противоположных направлениях.

Многие работы, посвящённые колониальным гидроидам, не принимают в расчёт влияние факторов внешней среды на работу распределительной системы, рост и развитие этих организмов. Отсутствие соответствующей информации о росте при известных условиях приводит к тому, что достоверные выводы могут быть получены лишь после многочисленных и продолжительных наблюдений (Tusov, Davis, 1971; Бурыкин, 1980). Воздействие факторов среды на гидроидов показано в немногочисленных обзорах (Boero, 1984; Gili, Hughes, 1995), а также ряде статей, по отдельным видам (Kinne, 1956, 1958;

Hündgen, Hartmann, 1979; Бурыкин, 1978а, б, 1979; Arndt, 1984). Они посвящены, по большей части, исследованию морфологии составляющих частей колониального организма и темпам роста в зависимости от изменения конкретных внешних условий. Публикаций о влиянии факторов внешней среды на функционирование распределительной системы колониальных гидроидов нет, как будто они существуют в стабильных условиях.

Однако встречающиеся на литорали виды гидроидов находятся под действием таких абиотических факторов как температура, солёность, осушение, водообмен и т.д. В некоторых исследованиях есть указания на то, что условия существования влияют на рост гидроидов (Kinne, 1956, 1958, 1971; Kinne, Paffenhöfer, 1965, 1966; Марфенин, 1988; Марфенин, Малютин, 1994), но функционирование распределительной системы в связи с факторами среды оставалось неизученным.

Кроме влияния внешних факторов распределительная система испытывает также воздействие структурных изменений во времени, выражающихся в изменении размеров колонии, а также состава, числа и расположения основных слагающих её элементов: гидрантов, побегов, столонов, верхушек роста (Леонтович, Марфенин, 1990; Марфенин, 2002).

Определение реакции роста на факторы среды обычно требует времени: если не лет, то месяцев или хотя бы дней. Мы использовали метод, с помощью которого можно в течение нескольких часов определить скорость роста разных частей колониального организма по видеорегистрации пульсаций его тела (Wyttenbach, 1968; Белоусов и др., 1984, 1988; Marfenin, 2015). Метод усовершенствован нами с учётом новых возможностей цейтраферной микровидеосъёмки и успешно апробирован на колониальных гидроидах (Marfenin, Dementyev, 2017). Дистанционный способ видеорегистрации позволяет получить данные по пульсациям тела колониального организма и перемещению внутриполостной жидкости (гидроплазмы) в последовательных модулях столона.

Дистанционный метод микровидеосъёмки перспективен для различных целей исследования, включая диагностику функционального состояния объекта. Колониальный гидроид *Dynamena pumila* (L., 1758) может быть использован в качестве тест-объекта. С помощью метода микровидеосъёмки можно интактно, не нарушая целостности объекта, за несколько часов получить характеристику функционального состояния колониального организма. Этого удалось достичь после разработки в ходе проведения исследований ряда количественных показателей, определяющих в совокупности работу распределительной системы (Marfenin, Dementyev, 2017). Используя предложенную нами систему показателей, мы исследовали влияние абиотических факторов на функциональное

состояние тест-объекта: рост, пульсации различных частей тела, перемещение пищи по колонии.

По реакции распределительной системы, выражающейся в показателях пульсаций тела и **г**идро**п**лазматических **т**ечений (ГПТ), можно определить состояние колониального организма: интенсивность процессов жизнедеятельности (скорость роста, интенсивность перемещения пищи по колонии и т.п.) и способность данного вида существовать при различных абиотических воздействиях. Результаты исследования могут ответить на вопросы о степени эврибионтности *D. pumila*, о допустимых изменениях факторов среды, в пределах которых сохраняется жизнеспособность вида, а также проверить предположение о возможности использования показателей работы распределительной системы в качестве экспресс-индикаторов реакции гидроидов на состояние внешней среды.

Совокупность разработанных количественных показателей позволяет подробнее разобраться в функционировании распределительной системы и ответить на следующие вопросы:

Как быстро реагируют пульсации ценосарка на изменение факторов среды?

Каким образом проявляется реакция на изменение условий среды?

Насколько ростовые и латеральные пульсации разных частей (побегов и столонов) колониального организма одинаковы по частоте и амплитуде?

Насколько реакции пульсаций ценосарка побегов и столонов соответствуют друг другу?

Насколько реакция гидроплазматических течений (ГПТ) соответствует реакции пульсаций ценосарка на изменение факторов среды?

Какова граница нормальной жизнедеятельности у *D. pumila* по характеру пульсаций ценосарка и ГПТ на изменение факторов среды?

Актуальность работы. Проведённое исследование касается определения приспособлений вида к различным условиям обитания, выражающимся в зависимости функционирования распределительной системы от абиотических факторов среды, которые необходимо учитывать при экспериментальных исследованиях. Данная работа является закономерным продолжением исследований феномена гидроплазматических течений в колониях гидроидных полипов, обеспечивающего интеграцию данных модульных организмов при отсутствии централизованной системы регуляции. Известные до настоящего времени описания гидроплазматических течений в колониях гидроидных ограничивались либо обоснованием методик регистраций (Марфенин, 1988; Косевич и

др., 1990; Van Winkle, Blackstone, 1997), либо описанием самих течений (Hale, 1960; Blackstone, 1996; Dudgeon, Buss, 1996; Dudgeon et al., 1999; Карлсен, Марфенин, 1976, 1984). В настоящей работе на основе детальных инструментальных интактных наблюдений функционального состояния колоний в реальном времени и проведённых расчётов впервые приводятся данные, реально подтверждающие возможность формирования системы гидроплазматических течений в колонии гидроидных с пульсаторно-перистальтической распределительной системой.

Целью работы является определение особенностей роста и функционирования распределительной системы у колониальных гидроидов на примере модельного вида *Dynamena pumila* в зависимости от четырёх факторов внешней среды: температуры, опреснения, осушения и водообмена.

Для достижения поставленной цели необходимо решить следующие задачи.

1. Подобрать наиболее информативные количественные показатели функционирования распределительной системы, используя для этого собственные результаты цейтраферной микровидеосъёмки, регистрирующей пульсации ценосарка и перемещение частиц в гидроплазме.
2. Определить реакции этих показателей на изменение выбранных факторов среды в заданных диапазонах, а именно:
   - 2.1. Зависимость ростовых и латеральных пульсаций, а также гидроплазматических течений (ГПТ) от температуры (10, 15, 20, 25, 28°C);
   - 2.2. Зависимость пульсаций и ГПТ от опреснения (26, 20, 15, 10‰);
   - 2.3. Реакцию пульсаций и ГПТ на осушение (длительностью 5, 10, 20, 30, 60 мин);
   - 2.4. Зависимость пульсаций и ГПТ от отсутствия или наличия водообмена в кювете.
3. Сравнить эффективность функционирования распределительной системы в изученном диапазоне изменения факторов среды.
4. Определить протяжённость ГПТ в колониях.
5. Определить вклад гидрантов в формирование ГПТ.

Научная новизна работы. Впервые функциональное состояние колониального организма описано с помощью 25 новых параметров, отражающих пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы в столонах и побегах *D.pumila*. Таким способом установлена реакция роста и распределительной системы на солёность и температуру воды, осушение,

водообмен. Установлены диапазоны значений исследованных факторов среды, в пределах которых проявляется устойчивость работы распределительной системы. Разработана методика интактного исследования состояния организма на примере модельного вида колониальных гидроидов. Предложенная система показателей позволяет количественно оценить реакцию организма на воздействие внешней среды при различных функциональных состояниях. Впервые на основании расчётов объёмов внутриполостной жидкости показано, что организация однонаправленного течения, способного доставить частицы пищи к другим частям колонии, обеспечивается совместной работой нескольких гидрантов или других пульсаторов.

Теоретическая и практическая значимость работы. Определена степень зависимости роста и параметров работы распределительной системы колониального гидроида *D. pumila* от температуры, солёности, водообмена, осушения. Этот результат диссертации имеет большое *прикладное значение*, так как позволяет определить рамочные условия допустимых режимов проведения экспериментов на гидроидах, которые всё чаще используются в биологии в качестве лабораторных объектов.

Проведённые в ходе работы над диссертацией эксперименты позволили прояснить механизм самоорганизации в необычной децентрализованной распределительной системе. Доказано, что протяжённые течения в гастроваскулярной полости, объединяющие весь колониальный организм, являются результатом взаимодействия коротких локальных токов гидроплазмы. На основе совокупности наблюдений и регистрации параметров пульсаций тела и гидроплазматических течений предложено объяснение механизма работы распределительной системы. В настоящей работе на основе детальных инструментальных интактных наблюдений функционального состояния колоний и проведённых расчётов перемещаемых объёмов гидроплазмы впервые приводятся данные, подтверждающие возможность формирования протяжённых однонаправленных гидроплазматических течений в колонии гидроидных с перистальтико-пульсаторной распределительной системой. Этот *теоретический итог* работы может служить основой для дальнейших исследований на других видах гидроидов.

Положения, выносимые на защиту.

1) Первым при изменении условий среды нарушается рост. Латеральные пульсации ценосарка и ГПТ более устойчивы к нагреванию, опреснению, осушению, отсутствию водообмена.

2) В исследованных пределах от 10°С до 25°С продолжается рост и функционирование распределительной системы колониального гидроида *Dynamena pumila*. Также и при опреснении до 15‰ рост колонии и способность распределительной системы переносить частицы остаются близкими к норме, характерной для обитания при температуре 15°С и солёности 26‰.
3) Выращенные на стёклах колонии *D.pumila* выдерживают осушение, вполне достаточное для манипуляций при переносе их из одного аквариума в другой при постановке опытов. Предел допустимого осушения колоний *D.pumila* находится между 10 и 20 мин. Такое непродолжительное осушение не приводит к нарушениям работы распределительной системы и роста верхушек.
4) Распределительная система колониального гидроида *D. pumila* при неизменных температуре и солёности функционирует более интенсивно в непроточных условиях по сравнению с проточными.
5) Формирование локальных течений, достаточных для эффективного перемещения гидроплазмы по колонии, возможно при всех исследованных условиях среды.
6) Протяжённые гидроплазматические течения, охватывающие всю колонию, не сплошные, а состоят из ряда более коротких течений, последовательно подпитывающих основное ГПТ.
7) Рабочие объёмы отдельных пульсаторов (гидрантов) значительно меньше объёма исходящего из побега течения. Возникновение мощного течения возможно при совместной работе нескольких пульсаторов.

Личный вклад автора. Диссертант принимал непосредственное участие на всех этапах осуществления исследования: сборе данных в течение четырёх полевых сезонов, культивировании материала в лаборатории, постановке всех экспериментов, обработке полученных данных, обобщении и интерпретации результатов, представлении результатов работы на конференциях, подготовке научных публикаций.

Впервые систему анализа данных видеосъёмки, характеризующих рост колонии, пульсации и гидроплазматические течения, разработал и опубликовал руководитель диссертанта (Марфенин, 2015), но в данной работе аппарат количественного анализа был значительно усовершенствован и успешно применён на большом материале. Планирование эксперимента на начальных этапах также осуществлялось Н.Н. Марфениным.

Апробация работы. Результаты исследований были представлены на конференции международного общества исследователей Hydrozoa «8th Hydrozoan Society Workshop» (г.

Искья, Италия, 20-27 июня 2015); IV Международном конгрессе по морфологии беспозвоночных «ICIM4» (г. Москва, 18-23 августа 2017); XIII Всероссийской конференции «Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря» (г. Санкт-Петербург, 17-20 октября 2017); XXIII, XXIV и XXV международных научных конференциях студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов» (г. Москва, 2016-2018); международной конференции в честь 80-летия Беломорской биологической станции МГУ имени М.В. Ломоносова «Морская биология, геология, океанология – междисциплинарные исследования на морских стационарах» (г. Москва, 19-20 ноября 2018); юбилейной конференции в честь 160-тилетия кафедры зоологии беспозвоночных МГУ имени М.В. Ломоносова «Зоология беспозвоночных – Новый век» (г. Москва, 19-21 декабря 2018).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 21 печатная работа, в том числе: 7 статей в журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и/или Web of Science; кроме того, 4 статьи – переведённые на иностранный язык версии работ, опубликованных в отечественных журналах из указанных баз данных; 1 статья в сборнике; 9 тезисов докладов на российских и международных конференциях.

Список публикаций по теме диссертации

Статьи в рецензируемых научных журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus и/или Web of Science[1]:

1) *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. DOI: 10.1134/S0044459618050044. Импакт-фактор: 0.635.

Переводная версия.

Dementyev V.S., Marfenin N.N., 2019. The effect of desalination on the growth, coenosarcs pulsations, and hydroplasm movement in the colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758) // Biol. Bull. Rev. V. 9. N. 3. P. 250-266. DOI: 10.1134/S2079086419030022.

[1] Часть материала, представленная в опубликованных статьях, не была использована в тексте диссертации. Однако в процессе обсуждения результатов мы будем ссылаться на материал собственных публикаций. Поэтому некоторые статьи приведены и в настоящем разделе, и в списке цитированной литературы.

2) *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. DOI: 10.1134/S0044459619010032. Импакт-фактор: 0.635.

3) *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. Импакт-фактор: 0.635.

Переводная версия.

Marfenin N.N., Dementyev V.S., 2018. Paradox of extended flows in *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) colonial hydroid // Biol. Bull. Rev. V. 8. N. 3. P. 212-226. DOI: 10.1134/S2079086418030088.

4) *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. Импакт-фактор: 0.635.

Переводная версия.

Marfenin N.N., Dementyev V.S., 2019a. Longitudinal stolon pulsations in the colonial hydroid *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) // Biol. Bull. Rev. V. 9. N. 1. P. 42-51. DOI: 10.1134/S2079086419010043.

5) *Марфенин Н.Н., Дементьев В.С.*, 2018б. Рост, пульсации ценосарка и перемещение гидроплазмы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) в проточной и непроточной кюветах // Журн. общ. биологии. Т. 79. № 2. С. 97-107. Импакт-фактор: 0.635.

Переводная версия.

Marfenin N.N., Dementyev V.S., 2019b. Growth, coenosarc pulsations, and hydroplasm movement in the colonial hydroid *Dynamena pumila* (L., 1758) placed in flow-through and nonflow cuvettes // Biol. Bull. Rev. V. 9. N. 1. P. 52-61. DOI: 10.1134/S2079086419010055.

6) *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. DOI: 10.1134/S0044459619050051. Импакт-фактор: 0.635.

7) *Marfenin N.N., Dementyev V.S.,* 2017. Functional morphology of hydrozoan stolons: stolonal growth, contractility, and hydroplasmic movement in *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859) // Mar. Biol. Res. V. 13. N. 5. P. 521-537. DOI: 10.1080/17451000.2016.1276292. Impact Factor: 0.901.

Статьи в сборниках:

1) *Дементьев В.С., Марфенин Н.Н.*, 2017. Функциональная морфология столонов у колониального гидроида *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859): рост, пульсации и перемещение гидроплазмы // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря. СПб.: ЗИН РАН. С. 66-69.

Тезисы и материалы конференций:

1) *Дементьев В.С.*, 2016. Функциональная морфология столона колониального гидроида *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758): ростовые пульсации и движение гидроплазмы / Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2016». Секция «Биология» / Под ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов. М.: Макс Пресс. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2016/data/section_2_8314.htm. Дата доступа: 12.02.2019.

2) *Дементьев В.С.*, 2017. Формирование протяженных течений гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) // Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2017». Секция «Биология» / Под ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов. М.: Макс Пресс. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2017/data/section_2_10740.htm. Дата доступа: 12.02.2019.

3) *Дементьев В.С.*, 2018. Продольные пульсации столона у колониального гидроида *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) / Материалы Международного молодежного научного форума «Ломоносов-2018». Секция «Биология» / Под ред. И.А. Алешковский, А.В. Андриянов, Е.А. Антипов. М.: Макс Пресс. [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2018/data/section_2_12717.htm. Дата доступа: 12.02.2019.

4) *Дементьев В.С., Марфенин Н.Н.*, 2018. Воздействие абиотических факторов на рост и функционирование распределительной системы гидроида *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) / Зоология беспозвоночных – Новый Век: материалы конференции, посвященной 160-летию Кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (19-21 декабря 2018 г.) / Под ред. И. И. Гордеев. М.: Изд-во МГУ. С. 39-39.

5) *Марфенин Н.Н., Дементьев В.С.*, 2018. Упорядоченность и протяженность течений гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) / Зоология беспозвоночных – Новый Век: материалы конференции, посвященной 160-летию

Кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (19-21 декабря 2018 г.) / Под ред. И. И. Гордеев. М.: Изд-во МГУ. С. 83-83.

6) *Марфенин Н.Н., Дементьев В.С., Кожара В.В.*, 2018. Дистальный пульсаторный комплекс у колониального гидроида *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) / Зоология беспозвоночных – Новый Век: материалы конференции, посвященной 160-летию Кафедры зоологии беспозвоночных Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (19-21 декабря 2018 г.) / Под ред. И. И. Гордеев. М.: Изд-во МГУ. С. 84-84.

7) *Dementyev V.S., Kozhara V.V., Marfenin N.N.*, 2017. Functional morphology of stolon in hydroid *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) / The 4th International Congress on Invertebrate Morphology (ICIM4). М.: Изд-во "Перо". P. 109-109.

8) *Dementyev V.S., Marfenin N.N.*, 2018. Environmental influence on the growth and transport system in colonial hydroid *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) / Marine biology, geology and oceanography - interdisciplinary studies based on the marine Stations and Labs. 80th anniversary of the Nikolai Pertsov White Sea Biological Station. Internationsal conference. Abstracts / Ed. E.V. Vorcepneva. Moscow: KMK Scientific Press. P. 51-51.

9) *Marfenin N.N., Dementyev V.S.*, 2015. Functional morphology of hydrozoan stolons. Part 2: Stolonic growth, contractility, and hydroplasmic movement in *Dynamena pumila* (Linnaeus, 1758) / 8-th Hydrozoan Society Workshop. Ischia: Stazione Zoologica Anton Dohrn. P. 59-59.

1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Колониальные гидроиды составляют основу группы Hydrozoa. Они распространены во всех морях и океанах (Наумов, 1960; Степаньянц, 1979; Анцулевич, 2015). Ранее гидроидов включали в подкласс Hydroidea в составе класса Hydrozoa (Наумов, 1960), противопоставляя их пелагическим высокоспециализированным колониям Siphonophora (Степаньянц, 1967). Колониальные гидроиды относились к отряду Leptolida, многие представители которого имели в жизненном цикле колониальную полипоидную стадию. Система гидроидов в настоящее время до конца не установилась; она активно разрабатывается на различных таксономических уровнях – от класса до вида (Bouillon et al., 1992; Cornelius, 1995; Collins, 2000; Анцулевич, 2011). Тщательная ревизия группы и подробный фаунистический анализ морей России по фауне Hydrozoa проведены в последнее время А.Е. Анцулевичем (2011, 2012, 2015). В настоящей работе мы не будем касаться вопросов систематики этой большой и интересной группы. Колониальные гидроиды не являются строго ограниченной таксономической группой, а противопоставляются одиночным формам, от которых отличаются строением и особенностями жизнедеятельности (Марфенин, 1993а, б).

У колониальных гидроидов хорошо различимы гидранты и трубковидное тело (ценосарк)[2] между ними, представляющее собой структурную основу распределительной системы. Термин «колония» отражает историческую неточность. Колония у гидроидов не является популяцией, образованной особями одного вида, и возникает не в результате объединения независимых особей (Марфенин, 1993а, б). Колония – это продукт индивидуального развития, представляющий собой организм с множеством однотипных частей (модулей), у которого, как правило, нет уникальных неповторяющихся органов и никакой физиологической централизации. Нервная система гидроидов развита слабо, специальные пропульсаторные органы (например, сердце) отсутствуют, ни одна часть колониального организма не выполняет функции координации и управления. Целостность достигается на основе взаимодействия паритетных частей и самоорганизации (Marfenin, 2015). Колония возникает в результате модульного роста, т.е. циклического морфогенеза и ветвления (Марфенин, 1999, 2008а). Поэтому распределительная система онтогенетически является единым целым, а гастроваскулярная полость ценосарка остаётся общей для всей колонии и соединяется с желудками всех гидрантов (Hammett, Padis, 1935; Летунов, 1987; Бурыкин, 1999, 2008). Гастроваскулярная полость заполнена гидроплазмой, которая

[2] Строение колонии исследуемого вида *Dynamena pumila* приведено в разделе 2.1. «Материал».

перемещается на значительные расстояния соотносительно размеров колонии. Движение гидроплазмы необходимо для переноса пищи, клеток и продуктов обмена веществ из одной части колониального организма в другую, преимущественно от мест потребления пищи к зонам роста (Карлсен, Марфенин, 1976, 1984; Бурыкин, 2010). В этом выражается физиологическая интеграция колонии, которую можно оценивать количественно по эффективности распределительной системы, т.е. по продолжительности и протяжённости перемещения пищи от зон захвата и первичного переваривания добычи к зонам завершения пищеварения, роста и ветвления колонии (Marfenin, 2015).

Обзор литературы представлен рядом взаимодополняющих секций, посвящённых как функционированию распределительной системы и ростовым процессам гидроидов в целом, так и воздействию факторов внешней среды на них.

Объекты обзора литературы:

- распределительная система колониальных гидроидов;
- ростовые пульсации и рост;
- влияние кормления на рост и работу распределительной системы;
- влияние факторов внешней среды на гидроидов.

1.1. Распределительная система колониальных гидроидов

Исследованию функционирования пульсаторно-перистальтической распределительной системы у гидроидов посвящено относительно немного статей, хотя попеременное перемещение гидроплазмы в противоположных направлениях в трубчатом ценосарке гидроидов известно было давно (Lister, 1834). Н. Беррилл первым дал ясную характеристику особенностей гидроплазматических течений во фрагментах колонии *Obelia* Péron & Lesueur, 1810, основываясь на внимательных наблюдениях (Berrill, 1949a). Он установил, что период регулярных течений гидроплазмы составляет от 3 до 7 мин, а также обратил внимание на отсутствие в колонии каких-либо специальных органов, продуцирующих перемещение гидроплазмы. Несмотря на активное биение ресничек гастродермальных клеток, они не могут быть причиной протяжённых перемещений гидроплазмы. Н. Беррилл пришел к выводу, что течения гидроплазмы вызваны пульсациями ценосарка, в основном дистальными его участками. Поскольку отсечение верхушек ценосарка вызывало моментальную остановку направленных к ним из колонии ГПТ, исследователь предположил, что основным способом перемещения гидроплазмы являются расширения ценосарка (Berrill, 1949a).

Л. Хэйл по результатам своей работы на *Clytia johnstoni* (L., 1767) считал основной причиной гидроплазматических течений в колонии пульсации проксимальных отделов верхушек роста ценосарка, не указывая при этом, как разрозненные течения, порождённые пульсациями разных верхушек, взаимодействуют между собой и почему в итоге образуются мощные протяжённые интегральные течения. Активное биение жгутиков гастродермальных клеток не являлось причиной движения гидроплазмы (Hale, 1960). Ч. Фултон, проведя исследования на *Cordylophora* Allman, 1844, полагал, что перемещения гидроплазмы вызваны перистальтическими волнами сжатия и расширения ценосарка, которые начинаются от гипостома гидрантов. Волны синхронизированы и расходятся одновременно от нескольких гидрантов (Fulton, 1963). Перерезанная колония сохраняет ритмичность волн, но синхронизация гидрантов исчезает. Ч. Фултон наблюдал генерируемые верхушками столонов волны, возникавшие через 7 мин после прихода основной волны от материнского побега (Fulton, 1963). При таком понимании механизма транспорта пищи в гидроплазме колонии также оставалось не ясно, как взаимодействуют между собой перистальтические волны, порождённые многочисленными гидрантами, после их встречи в одной трубке столона.

Первыми описали пульсации гидрантов в средней части тела Ф.С. Хаммет и Н. Падис (Hammett, Padis, 1935) на примере гидроидов рода *Obelia*. Они показали, что токи гидроплазмы в ножках гидрантов могут быть попеременно разнонаправленными. При этом для растущих гидрантов превалируют приходящие течения, а для дегенерирующих – исходящие. Л. Хэйл показал, что желудок гидранта медленно перистальтически сокращается в направлении стебля (Hale, 1960). Эти сокращения могут быть регулярными и нерегулярными и способствуют перемещению гидроплазмы в гидрант и из него. Гидранты могут расширяться и сокращаться под действием прибывающего потока гидроплазмы, выдавленной в другой части колонии (Hale, 1960).

Р.К. Джозефсон обнаружил, что по желудку гидранта *Tubularia* (L., 1758) проходят регулярные волны поперечного сжатия, регулируемые, по-видимому, особыми ритмоводителями (Josephson, 1965, 1974). Ритмоводители в гидранте организованы в группы, которые называются пейсмейкерными системами. В пределах каждой такой группы существует плотная связь, однако различные пейсмейкерные системы полипа друг с другом связаны слабо. Тем не менее, их деятельность в какой-то степени скоординирована и определяет поведение гидроида (Josephson, 1965, 1974). Предполагается, что циклическое поведение столонов *Podocoryne carnea* M. Sars, 1846, выраженное в периодичности пульсаций и течений, также определяется сетью

пейсмейкеров, находящихся в клетках стенок столонов, и количеством и/или состоянием пищевых частиц внутри гастроваскулярной полости (Ašmantas, Venslauskas, 2002).

В.Н. Летунов (1987) считал, что перистальтические сокращения желудков гидрантов у гидроидов рода *Obelia* индуцированы токами гидроплазмы, сгенерированными двигательной активностью зооидов, расположенных выше на побеге. Это способствует синхронизации работы отдельных гидрантов и приводит к усилению слабых локальных токов гидроплазмы, а также к формированию мощных течений. Активное биение жгутиков гастродермы у верхушки столона приводит к формированию неупорядоченного движения гидроплазмы в районе верхушки. Такой механизм способствует скоплению пищи в местах активного роста колонии (Летунов, 1987).

Напротив, Е.П. Макаренкова (1988), используя флуоресцентные красители, не смогла выявить потоки гидроплазмы, направленные преимущественно к растущим частям колонии. Она пришла к выводу, что распределение пищи у гидроидов происходит случайным образом. По её данным, средняя скорость распространения пищи по колонии невелика и при температуре 14°C составляет 1.02±0.12 мм/мин для *O. longissima* (Pallas, 1766) и 0.56±0.10 мм/мин для *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859). Максимальные скорости движения частиц составляют 0.2-0.4 мм/с для *O. longissima* и 0.1-0.2 мм/с для *G. loveni*, однако с такой скоростью частицы движутся лишь непродолжительное время (3-12 с).

Амплитуда пульсаций ценосарка может зависеть от формы колоний (Blackstone, 1996, 1997; Blackstone, Buss, 1993). У лепёшковидной *Hydractinia symbiolongicarpus* Buss & Yund, 1989 самые активные колебания величины просвета целентерона обнаружены в материнском гидранте, не образовавшем столон. С ростом столона мощность пульсаций в материнском гидранте снижается. У линейной колонии *P. carnea*, напротив, ценосарк материнского гидранта пульсирует слабо, но с ростом колонии амплитуда пульсаций возрастает (Blackstone, 1996). В то же время, существуют данные, что пульсации гидрантов, столонов и течения гидроплазмы в колониях *Hydractinia* слабо коррелируют между собой (Schierwater et al., 1992).

Большой вклад в исследование работы распределительной системы внесли отечественные учёные Н.Н. Марфенин и Ю.Б. Бурыкин. Большинство работ выполнено на литоральных видах гидроидов Белого моря, в том числе, на *D. pumila*, используемом в настоящей работе.

Н.Н. Марфенин показал, что распределительная система колониальных гидроидов состоит из большого числа равнозначных пульсаторов, каждый из которых получает сигнал от множества себе подобных (Марфенин, 2002). Вклад таких сигналов в генерацию ГПТ неодинаков и зависит от нескольких факторов: фазы пульсации, удалённости

пульсатора, наличия пищи, синхронизации сигналов. Порождаемое пульсатором течение поступает к множеству других пульсаторов, способных подстраиваться друг под друга. Такая система не имеет единого центра регуляции, т.е. является децентрализованной (Марфенин, 2016), а взаимодействие отдельных частей колонии происходит, по-видимому, на гидравлической основе. Потребление пищи колонией приводит к увеличению объёма внутриполостной жидкости (гидроплазмы), что усиливает давление на стенки пульсаторов, инициирует их сжатие и приводит, в конечном счёте, к формированию течений (Бурыкин, 2010). Ю.Б. Бурыкин визуально изучал изменение системы перемещения ГПТ по мере формирования колонии *D. pumila* после оседания планулы, дальнейшего её роста (Бурыкин, 1999, 2008) и в зависимости от места и количества получаемой пищи (Бурыкин, 2010).

Вопрос об упорядоченности ГПТ остаётся дискуссионным. У гидроида *Tubularia larynx* Ellis & Solander, 1786 гастроваскулярная полость разделена продольным мезентерием на два-три канала, позволяющим пище двигаться по ним в противоположных направлениях по кругу и с постоянной скоростью (Марфенин, 1985а). Разнонаправленное движение гидроплазмы по параллельным каналам описано и для мадрепорового коралла *Acropora* Oken, 1815 (Марфенин, 1983). У большинства изученных гидроидов мезентерий отсутствует, а гидроплазма перемещается попеременно то в одном, то в противоположном направлении (Марфенин, 1985б). Существуют две альтернативные точки зрения в вопросе упорядоченности перемещения гидроплазмы.

Ю.Б. Бурыкин (2010, 2013, 2015) в нескольких статьях приводит факты и доводы в пользу того, что в распределительной системе у гидроидов локальные токи гидроплазмы в значительной мере независимы и не складываются в протяжённые течения. По мнению Ю.Б. Бурыкина, течения гидроплазмы в колониях никак не синхронизированы, а их совокупность представлена огромным разнообразием неповторяющихся вариантов (Бурыкин, 2015). При непродолжительном наблюдении, в течение нескольких минут, движение частиц зачастую не выглядит упорядоченным (Бурыкин, 2008). Согласно этой гипотезе, пульсаторы, создающие ГПТ, работают независимо (Бурыкин, 2008), а функционирование распределительной системы осуществляется целиком на гидравлической основе при отсутствии общеколониальных процессов интеграции и саморегуляции (Бурыкин, 2015). В то же время, основной способ перемещения гидроплазмы в стелющихся колониях *Perigonimus abyssi* G.O. Sars, 1874 и *Stauridia producta* Wright, 1858, не имеющих побегов, является эстафетным (Бурыкин, 2013): от одного гидранта к другому через соединяющий их участок столона или через гидрант к следующему и т.д., что выглядит вполне упорядоченно.

По мнению Н.Н. Марфенина, движение гидроплазмы по колонии происходит более-менее упорядоченно (Марфенин, 1985б). При продолжительных наблюдениях можно обнаружить периодически возникающие однонаправленные течения гидроплазмы, которые проходят по столону с одного конца колонии до противоположного: от крупных побегов с многочисленными гидрантами к зонам роста. Заглотившие пищу гидранты различных видов гидроидов время от времени сокращаются как в поперечном, так и в продольном направлении, выталкивая содержащую пищу гидроплазму в полость колонии (Марфенин, 1981). У колониального гидроида *D. pumila* обнаружена правильная периодичность течений, характеризующихся значительной протяжённостью и продолжительностью (Карлсен, Марфенин, 1976, 1984). Течения в разных частях колонии согласованы между собой таким образом, что побеги поочерёдно то служат источником ГПТ, то принимают их (Карлсен, Марфенин, 1976).

Формирование мощных течений внутриполостной жидкости, обеспечивающих упорядоченный транспорт пищи и клеток в колонии обусловлено гидравлическим взаимодействием множества пульсаторов (Карлсен, Марфенин, 1984), в то время как единый ритмоводитель отсутствует (Марфенин, 1985б). Однако, несмотря на преобладание упорядоченных токов гидроплазмы, отдельные течения в лучах разветвлённой колонии могут длительное время существовать независимо и не приходить в соприкосновение друг с другом (Марфенин, 1985б). При этом ток может быть разнонаправленным как в разных участках колонии одновременно, так и в одном и том же участке разновременно (Марфенин, 1988).

В небольшом количестве работ описана распределительная система коралловых полипов (Марфенин, 1983; Parrin et al., 2010; Harmata et al., 2013). Гастроваскулярная полость шестилучевого коралла *Acropora sp*. и восьмилучевых кораллов *Acrossota amboinensis* (Burchardt, 1902) и *Sarcothelia* Verrill, 1928 разделена продольными перегородками на несколько каналов, по каждому из которых гидроплазма движется в одном определённом направлении. Движение и скорость потока не связаны с изменением диаметра просвета столона и, по-видимому, обусловлены исключительно биением ресничек гастродермы. По мнению некоторых авторов, подобный механизм транспорта гастродермы, связанный с работой ресничек, может быть плезиоморфным состоянием для гастроваскулярной системы стрекающих (Parrin et al., 2010).

1.2. Ростовые пульсации и рост

Рост побегов и столонов у колониальных гидроидов происходит в локальных зонах. Это обусловлено внешним скелетом – перисарком, который не может менять форму после завершения полимеризации. Многочисленные разветвления, такие как образование побегов, гидрантов и боковых ветвей, фиксируют положение ценосарка внутри перисарка. Поэтому все участки между побегами и между гидрантами не растут после того, как они сформировались. Только концевые участки удлиняются, в чём и проявляется прирост столонов и побегов.

Периодичность движений растущей верхушки гидроидных полипов, включающая последовательно сменяющие друг друга стадии удлинения и сокращения, была впервые открыта К.К. Сент-Илером (1926), однако эта работа оказалась не замечена научным сообществом (Goryashko, Fokin, 2013).

С. Кроуелл, изучая рост столонов и формирование гидрантов атекатных гидроидов, показал, что терминальные зоны столонов и гидрантов совершают ритмичные пульсирующие движения, включающие в себя стадии расширения и сжатия. За терминальной зоной находится продолжительная область активно сократимого ценосарка, создающая гидроплазматические течения (Crowell, 1974). Эти сокращения не связаны, однако, напрямую с движениями верхушек роста столонов и развивающимися гидрантами. Растущие зоны не проталкиваются вперёд расположенными позади них участками, а тянут ткани ценосарка вдоль направления роста. С. Дональдсон полагал, что ростовые пульсации *Proboscidactyla flavicirrata* Brandt, 1835 возникают эндогенно в каждой верхушке столона, хотя и зависят от движений гидроплазмы (Donaldson, 1973, 1974).

Ч.Р. Виттенбах изучал ростовые пульсации верхушек роста столонов. Он описал характерный порядок ростовых пульсаций, их ритмичность, зависимость от температуры, видоспецифичность основных параметров пульсаций (Wyttenbach, 1968). Именно Ч.Р. Виттенбах на примере рода *Bougainvillia* Lesson, 1830 описал важный механизм сдвига фазы ростовых пульсаций в результате воздействия приходящего в верхушку роста гидроплазматического течения и изменения внутриполостного давления (Wyttenbach, 1973).

Типичный порядок пульсаций верхушек столонов *Campanularia flexuosa*[3] при 20°C включает несколько стадий (Wyttenbach, 1968). Сперва верхушка расширяется (растёт), после чего рост временно останавливается. Затем верхушка немного сжимается (на 0.5-1

[3] Современное название вида – *Laomedea flexuosa* Alder, 1857.

мкм). Дальнейшее сжатие выражено сильнее и может достигать 25 мкм. На графике динамики ростовых пульсаций эти расширения и сжатия приводят к появлению пиков. Сжатие вновь сменяется растяжением, вследствие чего верхушка продвигается вперёд и достигает нового максимума. После краткого периода покоя рост верхушки возобновляется вплоть до достижения нового пика. Ч.Р. Виттенбах считал, что стадии расширения и сжатия в каждом цикле ростовых пульсаций связаны с изменением давления внутри гастроваскулярной полости, обусловленного движением гидроплазмы (Wyttenbach, 1974). Циклы ростовых пульсаций видоспецифичны и различаются у разных гидроидов (Wyttenbach et al., 1973).

В пределах одного столона период ростовых пульсаций, т.е. время между двумя соседними пиками на графике, является постоянным и составляет 6.15±0.05 мин. Периоды отдельных циклов не различаются более чем на ±0.2 мин. Однако у длинных столонов период ростовых пульсаций может варьировать значительно, отличаясь от среднего значения на ±20%. Скорость роста шестидневного столона составляет 19-21.5 мкм за один цикл пульсаций или 4.5-5 мм за сутки. Скорость роста более молодого столона ниже – около 2 мм за сутки. (Wyttenbach, 1968).

При описании динамики роста столонов Ч.Р. Виттенбах использует четыре параметра: продолжительность цикла пульсаций, средний прирост за цикл, продолжительность провала (в ходе сжатия верхушки), частоту образования вторичных пиков (Wyttenbach, 1969). В различных столонах *C. flexuosa* эти параметры могут существенно отличаться. Продолжительность цикла пульсаций варьирует от 6.05 до 7.18 мин, средний прирост за цикл составляет 8.8-26.5 мкм, продолжительность провала – 2.5-7 мин. Образование вторичных пиков происходит через 0.8-1 мин после возникновения основного пика, однако детально частота появления этих пиков не изучена. Ч.Р. Виттенбах связывает возникновение вторичных пиков с активностью эпидермальных и гастродермальных клеток верхушки роста (Wyttenbach, 1969).

И.А. Косевич (1990) показал, что изменение параметров ростовых пульсаций (период, прирост и т.п.) гидроидов *Obelia* связаны с изменением размеров самих верхушек роста. Чем крупнее верхушка, тем больше у неё прирост за одну ростовую пульсацию. Общее число ростовых пульсаций, необходимое для построения одного междоузлия побега и столона сопоставимо и составляет 140-180 и 160-200 пульсаций соответственно (Косевич, 1990). Верхушки роста побега *Obelia* в значительной степени автономны и не зависят от состояния колонии, в частности, от питания. Независимо от изменения внешних условий, верхушка побега завершит формирование начатого междоузлия. Верхушка столона, напротив, зависит от состояния колонии, а её прирост прямо

пропорционально связан с питанием колонии, хотя и не превышает определённый предел (Косевич, 1991, 1996). Верхушки побега и столона невозможно срастить вместе вследствие тканевой несовместимости и различий в реализуемой наследственной информации (Косевич, 1996).

Отечественными авторами была разработана схема устройства для длительной непрерывной регистрации ростовых пульсаций методом микрофотометрии (Косевич и др., 1990).

Л.В. Белоусов с помощью цейтраферной видеосъёмки, наблюдений за прижизненными объектами и гистологических методов изучил последовательность морфогенеза верхушек роста *D. pumila, G. loveni, O. longissima* и других видов гидроидов. Он описал дистально направленные перемещения отдельных клеток в эпидерме растущих побегов и зачатков гидрантов, а также клеточные ре-ориентации в развивающихся зачатках, предшествующие, как правило, изменению направления роста или формы зачатков (Белоусов, 1961; Beloussov, 1973; Beloussov at al., 1972). Изменения формы растущих участков сопровождаются изменением формы слагающих их клеток (Crowell, 1974). И.А. Косевич детально описал последовательность изменений взаимной ориентации клеток эпидермы и гастродермы в верхушках роста в течение ростовой пульсации. Он предположил, что движущей силой ростовых пульсаций является последовательная активность клеточных слоёв верхушки при условии наличия жесткого внешнего скелета (Косевич, 2006). Слой эпидермы в терминальной зоне верхушки роста сохраняет более-менее постоянную толщину в течение большей части цикла, однако становится тоньше сразу после стадии максимума (Wyttenbach, 1974). Клетки, расположенные позади верхушки роста, участвуют в ростовых пульсациях, проталкивая верхушку вперёд (расширение) при утолщении эпидермы в терминальной зоне и отступая назад (сжатие) при её истончении.

Существует две гипотезы относительно механизма ростовых пульсаций. Изначально Л.В. Белоусов предполагал, что рост и морфогенез гидроидных полипов обусловлены периодическими сокращениями миоэпителиальных клеток эпидермы и гастродермы, приводящих к растяжению и деформации клеточных пластов (Белоусов, 1975). Так, момент наибольшего укорочения растущей верхушки побега *G. loveni* совпадает с наиболее сильным расслаблением миоэпителиальных клеток. В этот момент клетки ориентированы косо, дистальными концами по направлению к оси роста побега. Затем начинается фаза клеточного сокращения, в ходе которой клетки почти одновременно сокращаются, оказываясь ориентированы перпендикулярно оси побега (Белоусов, 1980).

Затем была предложена гипотеза немышечной (осмотической или связанной с самосборкой элементов цитоскелета) основы ростовых пульсаций (Лабас и др., 1981). Последние сопровождаются изменением объёма клеток верхушки и степенью их вакуализации (Зарайский и др., 1984). Клетки гастродермы верхушек столонов у гидроидов несут органеллы, похожие на сократительные вакуоли некоторых простейших. Пульсации таких органелл коррелируют с пульсациями верхушек роста (Schierwater et al., 1992). Описан механизм продвижения верхушки столона, при котором ростовые пульсации «опираются» на подстилающий их гидроскелет – зону с вакуолизированными клетками гастродермы (Косевич, 2006). Фаза удлинения (расширения) верхушки совпадает с обширной вакуолизацией клеток, а фаза ретракции (сжатия) – со слиянием этих вакуолей в удлинённые каналы, открывающиеся во внешнее пространство (Beloussov at al., 1989). При этом в фазе расширения происходит увеличение гидростатического давления в клетках за счёт транспорта одновалентных ионов (Na^+ и $C1^-$) и поступления воды в вакуоли, а в фазе сжатия – выброс воды и ионов в окружающую среду в процессе слияния и открывания вакуолей (Белоусов и др., 1988). Вероятно, выброс воды обусловлен повышением концентрации ионов Ca^{2+} внутри клетки, что, в свою очередь, зависит от растяжения клеточных мембран и активации механозависимых Ca^{2+}-каналов на фазе закачки воды (Белоусов, 2013). Экспериментальное повышение давления в гастральной полости приводит к появлению в эпителиально-мускульных клетках эпидермы мелких электронно-плотных везикул и округлых вакуолей, а снижение давления сопровождается исчезновением вакуолей (Казакова и др., 1997).

Таким образом, движения верхушек в настоящее время объясняются гипотезой осмоциклической пульсации клеток (Beloussov at al., 1989; Белоусов, 2013). Б. Ширвотер с коллегами в своих исследованиях пришел к аналогичному предположению о ведущей роли осмотических процессов в пульсациях клеток у гидроидов (Schierwater et al., 1992).

Л.В. Белоусов (1980) изучил взаимное влияние зачатков в тройной мутовке растущего модуля побега *D. pumila*: удаление обоих боковых зачатков (будущих гидрантов) замедляет рост центрального. Удаление одного бокового зачатка приводит к изгибанию центрального в сторону удалённого. При удалении центрального зачатка боковые начинают расти ближе к оси побега (Белоусов, 1980). Ряд работ посвящён формообразованию модулей колонии текатных гидроидов (Баденко, 1980; Косевич, Федосов, 2008), ветвлению (Kosevich, 2002, 2006), расщеплению единой верхушки роста одновременно на несколько зачатков (Косевич, 2008а) и т.п.

Вопрос о протяжённости зоны роста остаётся дискуссионным. В середине XX в. предполагали, что зона роста локализована апикально, и в ней осуществляется интенсивная пролиферация клеток, в результате чего происходит надстраивание ценосаркальной трубки (Berrill, 1949a, b, c; Bonner, 1952).

Однако впоследствии это предположение было опровергнуто (Suddith, 1974). Вначале методом витального окрашивания участков ценосарка столона у гидроида *Cordylophora* было показано, что на апикальном конце верхушки роста окрашенная зона не увеличивается в размерах, а происходит это позади верхушки роста вплоть до ближайшего побега, т.е. в нулевом модуле. По первому и второму модулям результаты не известны, а в четвёртом модуле окрашенный участок оставался на одном месте, т.е. в нём не было отмечено растяжения за счёт клеточной пролиферации (Overton, 1963; Suddith, 1974).

Дж. Овертон (Overton, 1963) исследовал рост столонов *Cordylophora* на клеточном уровне. Гистологические исследования показали, что генеративный (пролиферирующий) участок столона находится в его основании, а клетки эпидермы верхушки столона, выделяющие перисарк при контакте с субстратом, не пролиферируют. Р.Д. Кэмпбелл (Campbell, 1967), изучая распределение митотических фигур в гидроидах *Tubularia* и *Hydractinia*, выявил наличие митозов во всех частях полипов, однако наибольшее их число было зарегистрировано в пищеварительных клетках.

В более детальном исследовании распределения митозов вдоль по ценосарку столона *Clytia johnstoni*[4] было установлено, что непосредственно позади верхушки роста действительно происходит пролиферация клеток в эпидерме, но без признаков повышенной концентрации митозов. Клеточные деления могут происходить на всём протяжении эпидермы столона, неравномерно, но повсеместно (Hale, 1964). Исключение составляет небольшой участок (до 3 мм) от растущего апекса. Митозы происходят преимущественно в эпидермальных клетках, изредка – в гастродермальных (Hale, 1964).

Этот результат был подтвержден в последующих исследованиях разных видов гидроидов (Donaldson, 1973; Suddith, 1974; Марфенин и др., 1999). Показано, что локальная зона роста ценосарка расположена позади верхушки роста, в то время как удлинение перисарка действительно происходит апикально (Suddith, 1974). Однако эта концепция не принимает во внимание протяжённость зоны удлинения ценосарка столона позади верхушки роста. С. Дональдсон (Donaldson, 1973, 1974) также не обнаружил наличия митозов в верхушках и отметил, что лишённые верхушек столоны не удлиняются, несмотря на сохранение связи с остальной частью колонии, содержащей

[4] Современное название вида – *Clytia hemisphaerica* (L., 1767).

митотические клетки. В ходе развития гидранта митозы происходят редко, в основном в области эктодермы, из которой образуются щупальца (Hale, 1964).

Если продольные пульсации ценосарка столона в удалённых от верхушки участках колонии оказались вне фокуса исследований, то результирующее продольное смещение ценосарка за более-менее значительный интервал было ранее отмечено и описано. Впервые продольное смещение ценосарка было обнаружено методом фотосъёмки с продолжительной выдержкой (Белоусов, 1961) и методом витального окрашивания частей ценосарка (Hale, 1964). Для колониальных гидроидов было показано, что пролиферация клеток имеет место по всему ценосарку (Braverman, 1971), а прирост в дистальной зоне должен сопровождаться продольным смещением клеточных слоёв (Suddith, 1974).

М.Х. Браверман (Braverman, 1973) выяснил, что клетки гидроидов (за исключением книдоцитов) перемещаются как единые когерентные пласты. При этом клетки каждого из пластов сохраняют свое положение друг относительно друга и не мигрируют через мезоглею. Эксперименты, проведённые на одиночном полипе *Hydra* L., 1758, показали, что эпителиальные клетки всегда мигрируют в составе клеточных пластов, и никогда индивидуально. Напротив, для стрекательных и интерстициальных клеток характерны активные одиночные миграции (Campbell, 1974).

В отличие от «текучести клеточного материала» у *Hydra* (Канаев, 1952; Campbell, 1967, 1974) продольное смещение связано с ростом и растяжением участка тела. О протяжённости этого участка (зоны роста) можно было судить по результатам опытов с витальным окрашиванием участков столона (Hale, 1964), выполненных по такой же методике, как и в работе Дж. Овертона (Overton, 1963), но с множеством вариаций. В результате было установлено, что в пределах 10-12 мм от верхушки роста окрашенные пояски клеток со временем становятся более протяжёнными, что свидетельствует о пролиферации в этих областях. Наиболее интенсивно удлинение окрашенных поясков клеток происходит на расстоянии от 2-3 до 4-6 мм от верхушки роста столона. Удлинение было отмечено по всей длине ценосарка вплоть до 10-12 мм от верхушки роста, но с постепенным ослаблением по мере удаления от верхушки. Также при помощи витального окрашивания было показано, что стабилизация роста столона *G. loveni* происходит после того, как в столоне сформируется три модуля (Косевич, 1991).

И.А. Косевич (1999) описал клеточные миграции в колонии *G. loveni*. Одиночные миграции характерны для нематобластов (нематоцитов) и морулярных клеток с гранулированной цитоплазмой. Они мигрируют по эктодерме вдоль базальной мембраны как к верхушке роста, так и от неё со скоростью 7-10 мкм/мин и 4-6 мкм/мин

соответственно. Индивидуально мигрирующие клетки обнаружены по всей колонии, но больше их в молодых её частях и вблизи мест регенерации. В столоне зарегистрированы миграции клеточного пласта, которые прослеживаются на два-три дистальных модуля столона. Непосредственно за верхушкой роста скорость движения клеточного пласта примерно такая же, что и у самой верхушки, но возле первого побега становится в 1.5-2 раза выше, чем возле верхушки. В первом и втором модуле столона скорость перемещения пласта снижается, а в четвёртом и пятом модулях есть лишь перемещение отдельных клеток, но миграция клеточных пластов не обнаружена (Косевич, 1999).

Мы показали[5], что продольные колебания ценосаркальной трубки *D. pumila* отчётливо прослеживаются по маркерам в гастродерме на протяжении двух модулей, хотя и становятся слабее по мере отдаления от верхушки роста (Марфенин, Дементьев, 2018а). Следовательно, верхушка роста столона способствует растяжению следующего за ней участка ценосарка. Зона роста простирается на два модуля столона, а не ограничивается лишь его терминальной частью. Продольные пульсации гастродермы верхушки роста синхронны с ростовыми пульсациями, а их амплитуда в среднем больше, чем у ростовых пульсаций апекса столона. Вдали от верхушек роста ценосарк столона продольно не пульсирует, можно различить лишь отдельные подёргивания (Марфенин, Дементьев, 2018а).

1.3. Влияние кормления на рост и работу распределительной системы

Отечественными учёными была разработана методика культивирования гидроидов в лабораторных условиях: посадка на субстрат, режим кормления и смены воды в аквариуме, применение аэрации и т.п. (Бурыкин и др., 1984). Показано, что через 30 ч содержания колоний в лаборатории (при комнатной температуре, отсутствии корма и смены воды) резко сокращается число растущих верхушек (Марфенин, 1973). Разработана методика картирования пространственной организации колоний, позволяющая исследовать динамику роста культуры (Марфенин, 1980а). Для описания структуры и роста колоний гидроидов был предложен ряд показателей: число гидрантов, верхушек, длина гидроризы (совокупности столонов) и т.п., а также их отношения друг к другу. Эти показатели позволяют изучать пропорциональность слагающих колонию элементов и определять зависимость роста отдельных частей колонии от строения колонии в целом (Марфенин, 1977; Марфенин, Косевич, 1984; Косевич, Марфенин, 1986). Установлено, что

[5] Опубликованные данные относительно зоны роста столона *D. pumila* лишь косвенно связаны с темой диссертации, поэтому представлены в обзоре литературы, а не в результатах исследования.

количество верхушек роста в колонии *D. pumila* связано с числом гидрантов, а соотношение этих показателей является постоянным для колоний, обитающих в сходных условиях (Марфенин, 1973).

Исследован рост колоний *D. pumila* и *G. loveni* в зависимости от режима кормления науплиусами *Artemia salina* (L., 1758) (Марфенин, Бурыкин, 1979; Марфенин и др., 1999). Показано, что при увеличении дневного рациона у колоний *D. pumila* возрастает прирост за сутки, число одновременно растущих побегов и скорость роста столона, в то время как скорость роста побегов меняется незначительно. Снижение суточного рациона вызывает в течение суток резорбцию ряда гидрантов, приводит к торможению роста столона и остановке роста старейших побегов.

Рост текатного гидроида *Campanularia* Lamarck, 1816 связан с питанием и возрастом колонии. Старые побеги растут хуже молодых. Полуголодные колонии образуют меньше побегов, хотя скорость роста столона существенно не меняется. Деградация гидрантов чаще происходит в очень голодных и очень сытых колониях. Возобновление рассосавшихся гидрантов происходит только в сытых колониях (Crowell, 1957). Показано, что ткани рассасывающихся гидрантов *C. flexuosa* служат дополнительным источником пищи колонии, которая называется «вторичной пищей». Затем гастродермальные клетки столона фагоцитируют и переваривают частицы «вторичной пищи» (Lunger, 1963). Старые сегменты побегов в целом менее эффективны для образования гидрантов по сравнению с молодыми (Crowell, Wyttenbach, 1957).

Увеличение суточного рациона приводит к ветвлению побегов и столонов, увеличению скорости роста столонов и восстановлению гидрантов на месте резорбировавшихся (Марфенин и др., 1999). Влияние питания на образование и рост разных частей колонии носит упорядоченный характер и служит основой внутриколониальных процессов регуляции структуры колонии. Скорость поступления пищи уравновешена скоростью её потребления на продукцию новых клеток, необходимых для утолщения ценосарка и удлинения столонов. Избыток корма по достижению предельных скоростей роста приводит к образованию боковых столонов (потребляющих излишки питательных веществ), т.е. к ветвлению (Леонтович, Марфенин, 1990).

Гидранты пульсируют активнее во время переваривания добычи. Ч. Фултон показал, что перистальтические волны расширения и сжатия голодных гидрантов *Cordylophora sp*. проходят каждые 20 мин, хотя у накормленных колоний этот интервал меньше – один раз в 8 мин (Fulton, 1963). Подобные результаты были получены и на других видах гидроидов (Hammett, Padis, 1935; Wagner et al., 1998).

В нескольких работах было изучено возникновение гидроплазматических течений в результате кормления. Захвативший добычу гидрант *P. carnea* активно пульсирует, выдавливая пищу в общую гастроваскулярную полость. При этом инициируются сокращения не получивших пищу гидрантов, приводящие к возникновению мощных гидроплазматических течений, что способствует переносу пищи на большее расстояние и распределению её по колонии (Dudgeon, Buss, 1996; Dudgeon et al., 1999). Пища, полученная самыми старыми побегами на одном конце колонии, оказывается перемещённой к верхушке столона и молодым побегам на противоположный её конец (Марфенин, Бурыкин, 1979). Динамика распределения пищи по колонии, исследованная путём кормления меченым флюоресцирующим кормом, показала, что пища остаётся в организме до шести дней после кормления (Buss et al., 2015).

Методом радиоавтографии было изучено распределение пищи по колонии *Pennaria tiarella*[6] (Rees et al., 1970). Меченая пища, проглоченная терминальным гидрантом, распространялась во всей колонии в течение 30 мин после её приема, но интенсивность метки снижалась по мере удаления от терминального гидранта. Полученные с пищей радиоактивные метки, как правило, обнаруживались в растущих участках колонии. Немаркированная пища, потребляемая латеральными гидрантами примерно в то же время, что и меченый корм терминальным гидрантом, задерживала распространение радиоактивной метки в боковые стебли и гидранты.

По колонии, помимо пищи, могут перемещаться и её собственные клетки. Л. Хэйл показал наличие в гидроплазме клеток, являющихся производными нерастущих частей столона или рассасывающихся частей колонии (Hale, 1964). При движении гидроплазмы эти клетки мигрируют по столону и идут на постройку верхушки столона и гидрантов (Hale, 1964). Д.Г. Полтева в исследованиях клеточного состава гидроидов рода *Obelia* показала, что стволовые интерстициальные клетки (*i*-клетки) могут совершать сезонные миграции между частями колонии (Полтева, Айзенштадт, 1980; Полтева и др., 1987, 1988). Осенью, когда происходит резорбция вертикальных побегов, *i*-клетки мигрируют в гидроризу, где остаются в холодное время года.

1.4. Влияние факторов внешней среды на гидроидов

Влияние факторов внешней среды на организм изучено на различных видах достаточно подробно (Гинецинский, 1963; Карандеева, 1966; Хлебович, 1974, 1981; Бергер, 1986; Connell, 1961; Dietz, Tomkins, 1980; Tsukuda et al., 1985; Tomanek, Helmuth,

[6] Современное название вида – *Pennaria disticha* Goldfuss, 1820.

2002; Bjelde et al., 2015; Chapperon et al., 2016 и т.д.). Однако на гидроидах подобных исследований выполнено мало. Большие монографические работы, посвящённые разнообразию Hydrozoa (Наумов, 1960; Степаньянц, 1979; Анцулевич, 2015), не рассматривают эту тему или затрагивают вскользь (в контексте биогеографии).

Реакция гидроидов на факторы среды: субстрат, солёность, температуру, осушение, движение воды, освещённость, загрязнение и т.п. – приведена в двух обзорах (Boero, 1984; Gili, Hughes, 1995). Достаточно подробные исследования посвящены действию факторов внешней среды на распространение и репродуктивную биологию (Ma, 2003; Ma, Purcell, 2005) и взаимоотношениям с хищниками (Blezard, 1999) некоторых видов гидроидов, не относящихся к беломорским. Влияние абиотических факторов среды на функционирование распределительной системы остаётся до сих пор не изученным. По крайней мере, мы не обнаружили статей на эту тему.

Имеются разрозненные данные о зависимости распределения гидроидов от величины солёности: некоторые виды требовательны к определённому значению солёности воды (Albayrak, Balkis, 2000). Видовое богатство гидроидов в эстуарной зоне увеличивается с ростом солёности (Calder, 1976). Температура воды является важным фактором, влияющим на сезонные циклы активности различных видов гидроидов. Одни виды встречаются преимущественно в тёплое время года, другие – в холодное (Calder, 1971, 1990). Гидроиды и гидромедузы рода *Eugymnanthea* Palombi, 1936 не демонстрируют морфологических адаптаций при помещении в нетипичную для них солёность (Kubota, 2004). Значение температуры и солёности оказывает влияние на бесполое размножение солоноватоводного гидроида *Moerisia lyonsi* Boulenger, 1908 (Ma, 2003; Ma, Purcell, 2005). Более низкая температура (20°C) и высокая солёность (25‰) снижают потребление пищи, увеличивают время развития организма и уменьшают общую скорость бесполого размножения, выраженную в количестве почек, образованных полипом за день. Повышенная температура (29°C) и пониженная солёность (5‰) приводят к противоположным эффектам. Наиболее активное почкование наблюдается при солёности 5-20‰ (Ma, 2003; Ma, Purcell, 2005).

Экспериментальные исследования реакции гидроидов на различные абиотические показатели морской воды были проведены до нас на нескольких видах традиционными методами регистрации размеров и состояния гидрантов, прироста и поведения.

М. Морзе (Morse, 1909) исследовал автотомию гидрантов *Tubularia* при различных внешних воздействиях. Он показал, что *Tubularia* выдерживает охлаждение до 8°C в течение нескольких дней без видимых признаков стресса. Однако при нагревании выше

25°C гидранты поникают и деградируют. В то же время, такие факторы, как воздействие прямого солнечного света, гипоксия и интенсивность движения воды существенным образом не вредят колонии и не являются причиной автотомии (Morse, 1909).

Ч. Фултон (Fulton, 1960, 1962) исследовал влияние факторов внешней среды на *Cordylophora sp.*, установив требовательность колоний к содержанию Na^+, K^+, Ca^{2+} и Cl^- в воде. Эти элементы необходимы для роста, а для максимального роста требуется Mg^{2+}. Освещённость, кислотность среды (pH 6.3-8.6) и температура (18-26°C) заметно не влияют на рост колонии, однако при pH 5.1 колонии прекращают расти. При ежедневном избыточном кормлении науплиусами *A. salina* наблюдается максимальная скорость роста (Fulton, 1962).

На продолжительность периода ростовых пульсаций способны влиять присутствие в морской воде органических примесей (Wyttenbach, 1968), температура воды в кювете и время, прошедшее с момента последнего приёма пищи (Wyttenbach, 1974). С увеличением температуры в исследованном диапазоне (14-26°C) ростовые пульсации верхушки столона *C. flexuosa* учащаются, а прирост не нарушается в диапазоне 14-20°C, но заметно снижается при дальнейшем нагревании (Wyttenbach, 1968).

Р.Г. Симкина (1963) сообщила о своих наблюдениях и опытах с *Perigonimus megas*[7] в Азовском море. При температуре ниже 10°C гидранты *P. megas* редуцируются и в холодное время года (с октября по апрель) гидроид встречается преимущественно в фазе столонов. Происходит массовая редукция гидрантов, а скорость энергетического обмена уменьшается в 10 раз (Симкина, Турпаева, 1980). Регенерация полипов происходит при температуре выше 10°C. Реакция *P. megas* на солёность неоднородна. С опреснением воды темпы роста снижаются, а часть колоний погибает. При солёности воды 1‰ гибнет 85% колоний, однако оставшаяся часть популяции продолжает существовать в условиях сильного опреснения (Симкина, 1963).

Исследовано воздействие абиотических факторов на неидентифицированный вид из рода *Bougainvillia* (Tusov, Davis, 1971). Опреснение нормальной морской воды (35‰) в два раза не приводит к нарушениям роста колонии, но при дальнейшем разбавлении скорость роста снижается в 2.5 раза. Скорость роста колоний в профильтрованной морской воде и воде с искусственным добавлением солей одинакова, как не меняется она при различных режимах питания: ежедневном или с интервалами в 12 ч. Для роста необходимы ионы K^+, Ca^{2+}, Mg^{2+}, Cl^- , их отсутствие в течение 24 ч приводит к процессам распада ценосарка гидроризы. При температуре 11°C колонии гибнут за 2 дня. При 16°C

[7] Современное название вида – *Garveia franciscana* (Torrey, 1902).

колонии остаются живыми, но не растут в течение 3-4 дней, однако затем происходит адаптация и возобновляется медленный рост. В интервале 22-34°C скорость роста увеличивается, но при 34°C скорость роста побегов начинает уменьшаться, в то время как столонов – продолжает расти.

Температурный оптимум гидроида *Eirene viridula* (Péron & Lesueur, 1810) лежит в пределах 11-31°C. Колонии хорошо растут между 19 и 27°C и оптимально при 23°C при условии, что они получают достаточное количество пищи каждый второй день. При недостатке корма рост замедляется, а после 29 дней голодания колонии умирают (Hündgen, Hartmann, 1979).

Солёностный преферендум (15-17‰) у солоновато-водного вида *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771) был установлен по размерам гидрантов (Arndt, 1984). Показано, что *C. caspia* может встречаться во внутренних водах, если в пресной воде присутствуют ионные аномалии в концентрациях хлорида (Arndt, 1984). Этот вид в течение нескольких часов способен переносить действие высоких температур (до 36°C), однако при дальнейшем нагревании колонии погибают. Снижение солёности воды может вести к нарушению нормального метаболизма *C. caspia* (Ringelband, 2001).

О. Кинне представил обзорные работы о влиянии температуры и солёности на различных растений и животных, в том числе – на колониальных гидроидов (Kinne, 1964, 1971). Он считал, что не следует изучать адаптацию организма к одиночному экологическому фактору, а именно только лишь к температуре или солёности. Организмы реагируют не на отдельные факторы, а на их совместное воздействие. Максимальная степень акклиматизации для данной температуры, по-видимому, возможно только при нормальной или близкой к оптимальной степени солёности, и, наоборот, максимальная акклиматизация по солёности, по-видимому, возможна только при соответствующих температурных условиях (Kinne, 1964). Степень клеточной акклиматизации в данной ситуации окружающей среды может очень сильно различаться в разных тканях или органах. Адаптация к изменениям солёности может проявляться в эпителиально-мускульных клетках эпидермы или гастродермы, но не в нервных клетках. Например, у *C. caspia* акклиматизация к различной солёности приводит к значительным изменениям в клетках щупалец и тела гидрантов, в то время как побеги и столоны остаются практически незатронутыми (Kinne, 1958).

Показано, что у *C. caspia* скорость роста максимальна при 22°C, а размеры гидрантов, число и длина их щупалец являются наибольшими при 16.7‰, т.е. оптимальные условия существования этого вида определены по скорости роста и морфологическим параметрам. С повышением солёности уменьшается соотношение

длины гидроризы к суммарной длине побегов. В пресной воде при 10°С на долю гидроризы приходится 75% длины ценосарка всей колонии, а при 20°С до 89%, в то время как при солёности 16.7‰ при 10°С на долю столонов приходится лишь 8%, а при 20°С на долю гидроризы приходится 19% от длины ценосарка всей колонии. Таким образом, с повышением солёности воды, столональная доля ценосарка колонии уменьшается, а стволовая увеличивается. Одновременно усиливается ветвление побегов, и колония становится «древовидной» (Kinne, 1956, 1958).

Рост *Clava multicornis* (Forsskål, 1775) был изучен в лаборатории при температуре 12°С, 17°С, 22°С, солёности 16‰, 24‰, 32‰, 40‰ и одноразовом кормлении (Kinne, Paffenhöfer, 1966). Оптимальными оказались условия роста при 12-17°С и солёности 24-32‰, причём при 12°С рост был наибольшим при 24‰, а при 17°С – при солёности 32‰. Дополнительным признаком оптимальности условий было половое размножение, которое наблюдалось лишь при 12°С и 17°С. Морфометрия гидрантов на девятые сутки после начала опыта показала, что высота взрослых гидрантов в колонии, выросших при 17°С, остаётся постоянной при всех испытанных вариантах солёности (16, 24, 32 и 40‰). А при других значениях температуры, как большей (22°С), так и меньшей (12°С), высота гидрантов была не одинакова при различных значениях солёности (Kinne, Paffenhöfer, 1965).

Факторы внешней среды также оказывают влияние на ростовые процессы, накладываясь на равновесие между количеством получаемой пищи и интенсивностью роста. Так, при повышении температуры у модельных колоний *D. pumila* начинается рост гидроризы вне зависимости от количества потреблённого корма, в то время как рост побегов требует обязательного наличия пищи (Марфенин, Летунов, 1980).

Ю.Б. Бурыкин (1978а, б, 1979, 1980) подробно изучил реакцию колониального гидроида *D. pumila* на содержание при различной солёности и температуре, используя показатели скорости роста, а также формы колоний. Полученные им результаты наиболее важны для нас, так как относятся к тому же виду *D. pumila*, почти к тем же значениям солёности воды (см. раздел 2.5.) и проведены в том же месте, что и наше исследование, т.е. на Беломорской биостанции (ББС) МГУ. Единственное отличие заключалось в том, что Ю.Б. Бурыкин собирал гидроидов осенью, когда температура поверхностного слоя воды достигала 2.5°С, а содержал культуру в лаборатории при 17.1–17.5°С. Колонии были выращены им на стёклах в естественной морской воде в пределах нормальной для Белого моря солёности (в данном случае, при 26.9‰).

В экспериментах по установлению солёностного преферендума (Бурыкин, 1978а) колонии *D. pumila* содержались в лаборатории при ежедневном кормлении в воде с

солёностью 13‰ (7 колоний), 19.5‰ (7 колоний), 26‰ (13 колоний), 35‰ (6 колоний). Вычисляли средние скорости роста побегов и столонов, расстояния между побегами и т.п. Средняя скорость роста побегов во всех группах колоний была одинакова: 0.6-0.7 мм/сут. Средняя скорость роста столонов при солёности 19.5-35‰ примерно одинакова (1.2-1.6 мм/сут), а при 13‰ столоны растут почти в 2.5 раза медленнее (0.6 мм/сут). Следовательно, скорость роста всей колонии не зависит от солёности в интервале 19.5-35‰ (Бурыкин, 1978а).

Форма колонии определяется степенью и характером её разветвлённости, расстоянием между побегами, соотношением скоростей роста побегов и столонов и т.п. Эти величины имеют близкие значения при 19.5-35‰, т.е. форма колонии не зависит от солёности в указанном интервале (Бурыкин, 1978а). В районе ББС МГУ сезонные колебания солёности составляют 20.5-30.5‰. Следовательно, солёность в границах природного колебания этого фактора не влияет ни на скорость роста, ни на форму колонии *D. pumila*.

При 10.8‰ гидранты не высовывались из гидротек, колонии не питались и вскоре их ценосарк фрагментировался. При 6.7‰ во всех колониях гидранты высунулись из гидротек, имели деформированный вид и не реагировали на раздражение и пищу. Вскоре гидранты рассосались, ценосарк распался на части, а через неделю дезинтегрировался (Бурыкин, 1979). Расстояния между побегами оказались не зависимыми от солёности (Бурыкин 1979, 1980).

В экспериментах по установлению температурного преферендума (Бурыкин, 1978б) показано, что зависимость средней скорости роста побегов и столонов от температуры в интервале 6-20°С близка к прямопропорциональной, однако скорость роста столонов изменяется в два раза быстрее скорости роста побегов (Бурыкин, 1978б). При температуре ниже 2°С зарегистрирован медленный, но устойчивый рост побегов и столонов. Прямые наблюдения доказывают наличие активного питания в данных условиях (Бурыкин, 1978б).

Половое созревание при 6-20°С происходит не у всех колоний. Доля половозрелых экземпляров становится выше с увеличением температуры воды. Зависимость сроков созревания от температуры не обнаружена (Бурыкин, 1978б).

Влияние осушения на процессы жизнедеятельности, в частности, на рост и пульсации тела у гидроидов, ранее не изучали. Для гидроидов описано две стратегии, препятствующие высыханию: образование подобных кустарникам структур, которые удерживают воду, или поселение на субстрате, сохраняющем контакт с водой, например,

талломах водорослей (Boero, 1984). Так, средиземноморский вид *Paracoryne huvei* Picard, 1957, гидранты которого не укрыты перисарком, способен предотвращать высыхание путём формирования плотных защитных матов в основании колонии (Bouillon, 1975, цит по: Boero, 1984).

Поселение на субстратах, контактирующих с водой, обычно связано с особенностями расселения в процессе размножения. Показано, что выход основной массы планул из гонотек гидроида *Laomedea flexuosa* приурочен к определённой стадии приливно-отливного цикла: он происходит по окончании осушения, когда вначале прилива возобновляется движение воды (Белорусцева, Марфенин, 2002).

В лабораторных экспериментах было установлено, что возможность захвата добычи у гидроидов зависит от скорости перемещения воды и различается между близкими видами (Малютин, Марфенин, 1988; Марфенин, Малютин, 1994). Усиление течения приводит к снижению объёма пространства, охватываемого колонией, поскольку побеги прижимаются к субстрату потоком воды. Гидранты вытягивают щупальца по течению, оказываясь неспособными удерживать их в ловчем состоянии, что осложняет захват добычи (Малютин, Марфенин, 1988). Воздействие скорости течения на рост колоний *O. longissima, O. geniculata* (L., 1758), *G. loveni, D. pumila* связано с пищевым поведением: заякориванием, удержанием и заглатыванием добычи, приносимой водой (Марфенин, 1984). Скорость течения воды в 9 см/с оптимальна для роста; при 30 см/с замедляется рост колоний, а при скорости более 70 см/с они вовсе перестают расти (Марфенин, 1984).

Показано влияние различных химических веществ на ростовые пульсации гидроидов. Некоторые из них: $MgCl_2$, протеранол, атропин – приводят к усилению ростовых пульсаций и заострению их пиков. Другие: колцицин, цитохалазин B, галоперидол и др. – угнетают их (Белоусов и др., 1984, 1988). Присутствие хлора (5.0 мг/л) в воде тормозит рост колоний *C. caspia* (Folino-Rorem, Indelicato, 2005). А.Р.Д. Стеббинг (Stebbing, 1976) выяснил пороги чувствительности *L. flexuosa* к содержании в воде ионов трёх металлов. Они составили 1.6-1.7 мкг/л для Hg^{2+}, 10-13 мкг/л для Cu^{2+} и 110-280 мкг/л для Cd^{2+}. На второй неделе эксперимента указанные ионы стали оказывать временное стимулирующее действие на скорость роста колонии (Stebbing, 1976). Воздействие низких концентраций (0.1-5 мкг/л) ионов меди и ртути вызывает колебания скорости роста колонии *Clavopsella michaeli*[8], варьирующих от общего стимулирующего эффекта на организм до полного торможения роста (Piraino, 1991).

[8] Современное название вида – *Pachycordyle michaeli* (Berrill, 1948).

Изучено воздействие ионов меди и цинка при различных температурах на колониальных гидроидов *G. loveni, O. geniculata, L. flexuosa*. С увеличением концентрации указанных ионов возрастает скорость рассасывания гидрантов. При температуре 18-19°С чувствительность гидроидов к токсикантам выше, чем при 14-16°С (Карлсен, Марфенин, 1987). При низких температурах и высокой солёности колонии *G. loveni* более устойчивы к загрязнению Cd^{2+}, чем при обратном соотношении температуры и солёности. Концентрация ионов кадмия, вызывающая необратимое рассасывание 50% гидрантов после семидневного воздействия на колонии, варьирует от 3 мкг/л (при 17.5°С и 10‰) до 80 мкг/л (при 7.5°С и 25‰). Накопление Cd^{2+} увеличивается с ростом температуры (Theede et al., 1979). Острая токсичность солей металлов для гидроида *Cordylophora*, определённая по выживаемости гидрантов, составляет 1, 0.1 и 0.01 мг/л для $K_2Cr_2O_7$, $CdSO_4$ и $CuSO_4$ соответственно (Кошелев, 2003). Регистрируя долю рассосавшихся в течение 1-2 суток гидрантов, можно определять содержание в воде токсичных примесей, т.е. использовать гидроидов в качестве индикаторов состояния окружающей среды (Карлсен, Марфенин, 1988).

2. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

2.1. Материал

Для изучения был выбран колониальный гидроид *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Leptothecata, Sertulariidae) – пример модульного организма (рис. 1), в котором гидранты расположены на побегах, а побеги на примерно одинаковых расстояниях отходят от прямолинейных столонов, редко дающих анастомозы. Гидранты на побегах расположены в два ряда строго супротивно (Наумов, 1960). Побеги и столоны покрыты сверху хитиноидным перисарком, который продолжается и на гидранты, образуя расширение – гидротеку с устьем, через которое они могут высовываться, а в случае необходимости сжиматься, прячась в гидротеке. На стволах побегов и первичных столонах образуются боковые ветви, устроенные так же, как и те, от которых они отходят. Гидранты вместе с соединяющим их трубковидным ценосарком образуют единое тело разветвлённого модульного организма. Все составляющие колонии связаны между собой не только телесно, но и общей гастроваскулярной полостью, заполненной гидроплазмой. Перисарк ограничивает рост гидроида. Ценосарк растёт в длину только терминально в виде удлинения последнего сегмента побега или столона, на которых регулярно образуются гидранты или побеги. Этот процесс цикличен (Марфенин, 1993б). В результате каждого цикла происходит формирование стандартного участка столона или побега, который называется междоузлием или модулем. Стенка трубковидного ценосарка состоит из двух клеточных слоёв и мезоглеальной базальной мембраны между ними. Ценосарк повсеместно покрыт перисарком, образуя трубку в трубке, местами прилегая к перисарку, например, на концах побегов и столонов, где они удлиняются по мере роста. Но в основном между перисарком и ценосарком остаётся зазор, благодаря чему ценосарк может пульсировать.

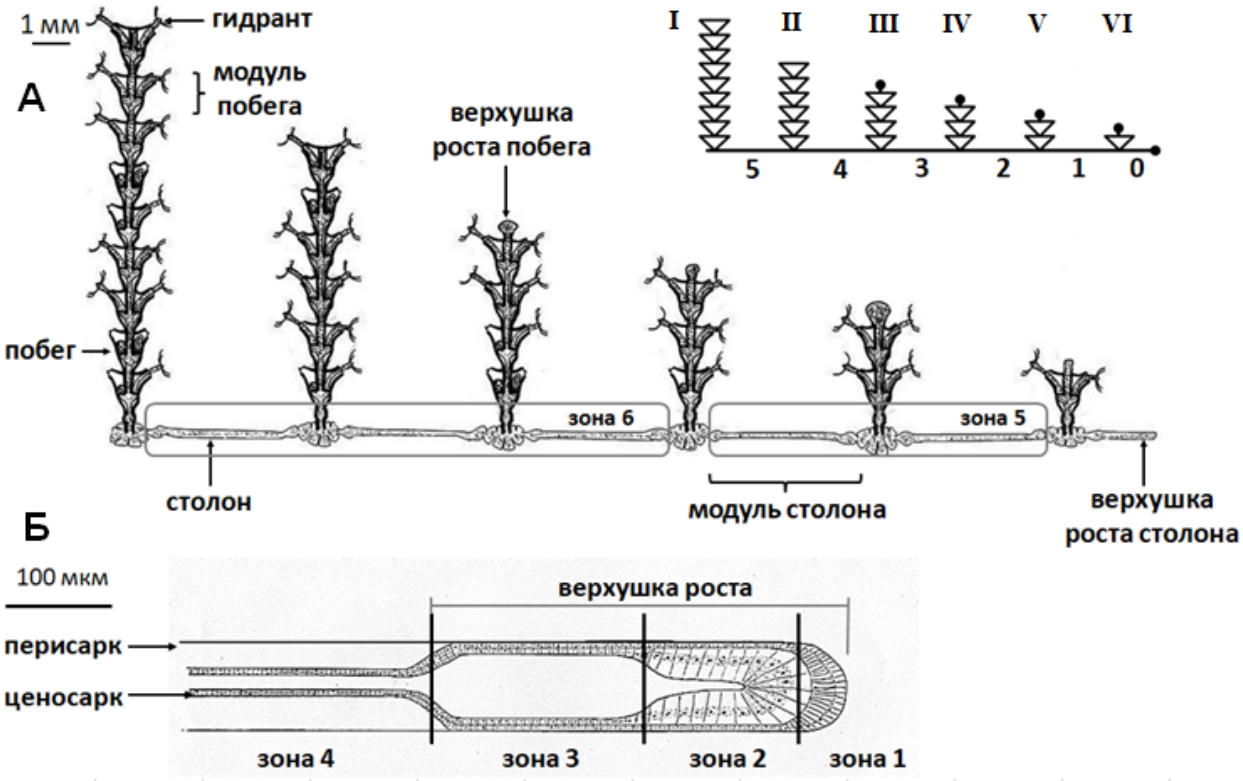


Рис. 1. *А* – небольшая колония *Dynamena pumila* и её схематическое изображение (выше). Арабскими цифрами обозначена нумерация модулей столона, римскими цифрами – нумерация побегов. *Б* – растущий терминальный участок столона.

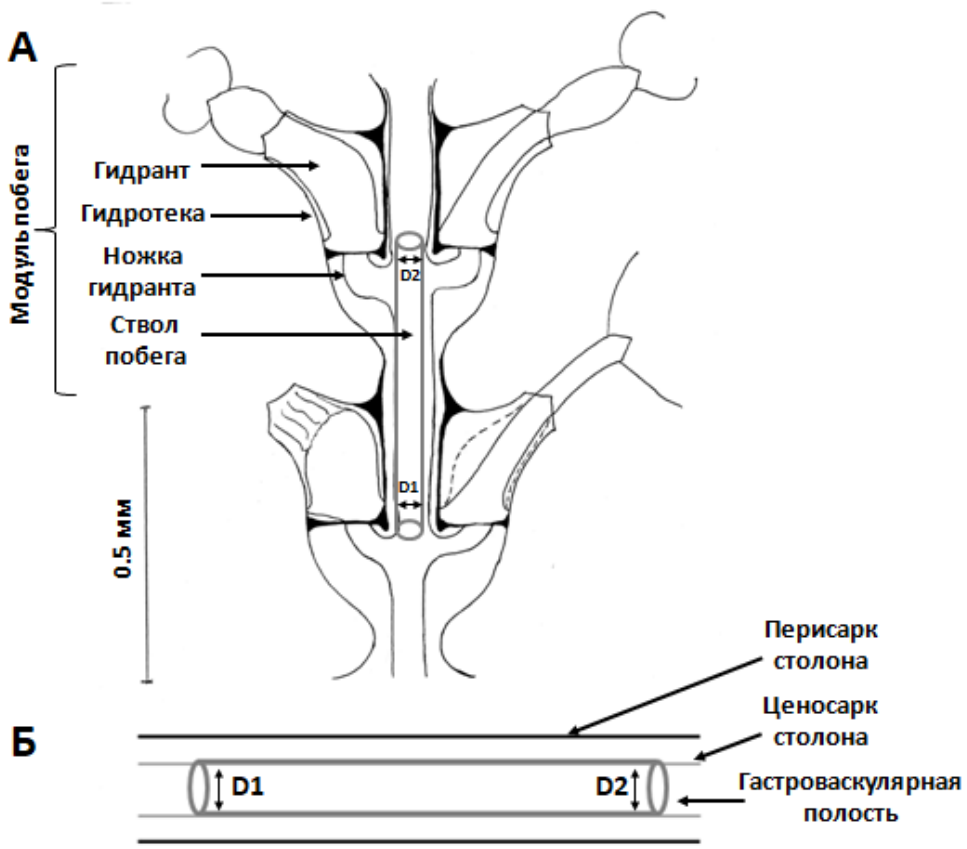


Рис. 2. Схема упрощения формы модуля побега (*А*) и столона (*Б*) *D. pumila*.

В литературе по гидроидам часть побега между двумя последовательными гидрантами называется междоузлием. Также в литературе встречается термин «модуль» (Марфенин, 1999, 2008а; Марфенин и др., 2008; Kosevich, 2006). «Модулем следует считать некоторый повторяющийся конструктивный элемент, представляющий собой физиологически единое целое, обладающее жизнеспособностью, т. е. способностью к развитию и росту, и характеризующийся устойчивостью состояния» (Косевич, 2008б). У побегов *D. pumila* этот участок побега включает пару супротивно расположенных гидрантов и часть ствола между ними от одной пары до другой (рис. 2). Мы будем называть междоузлие побега (с парой гидрантов) модулем побега, а участок столона между последовательными побегами – модулем столона. Нумерацию модулей, необходимую для ориентации при сравнительном изучении функциональной морфологии столона, начинали от верхушки столона, а не от первого (материнского) побега. При такой нумерации оказывается постоянным не местоположение участка столона в колонии, а его морфофункциональные особенности, которые зависят от удалённости от верхушки роста. Дистальный участок столона между его верхушкой роста и первым побегом называется нулевым модулем, между первым и вторым побегами – первым модулем столона и т.д. Нумерацию модулей побега начинали от верхушки роста соответствующего побега.

Столон гидроидов не однороден, а дифференцирован на несколько зон (рис. 1), что было показано нами ранее на примере *Gonothyraea loveni*, однако справедливо и для *D. pumila*. Ранее на основании данных по пульсациям ценосарка нами было выделено шесть зон в колонии гидроидов, обладающих различной морфофункциональной спецификой (Marfenin, Dementyev, 2017; Марфенин, Дементьев, 2018а), а именно.

Зона № 1 ограничена полусферическим торцом растущего столона (апексом), эпидерма которого состоит из удлинённых эпителиально-мышечных клеток, а перисарк предельно тонок. Здесь происходит растяжение торцевой часть перисарка и прикрепление растущего столона к субстрату.

Зона № 2 представлена последующим дистальным участком верхушки роста, отличающимся утолщённой гастродермой и малой величиной просвета ценосарка, Эпидерма плотно прилегает к перисарку, толщина которого выше, чем в зоне № 1. Её функция: продвижение верхушки вперёд, обеспечивающее растяжение ценосарка позади неё.

Зона № 3 представлена проксимальным участком верхушки роста с характерным для него увеличенным диаметром гастроваскулярной полости и плотно прилегающим к перисарку ценосарком. Её функция: депонирование пищи для всей верхушки.

Зона № 4 – участок ценосарка за верхушкой роста до первого побега, как правило, отличается наибольшей амплитудой поперечных пульсаций. Для него характерна слегка утончённая стенка ценосарка как эпидермы, так и гастродермы. Эта зона является местом удлинения ценосарка во время его растяжения при продвижении верхушки вперёд.

Зона № 5 – участок столона между первым и третьим побегами представляет собой переходную зону между областью удлинения основного столона и областью почкования, а именно образования на нём боковых столонов.

Зона № 6 представлена модулями столона, расположенными между третьим и материнским побегами. Это зона накопления клеточного материала.

Гидроид *D. pumila* распространен в Белом и Баренцевом морях, на всём Атлантическом побережье Европы к северу от Бискайского залива, у берегов Канады, Исландии и южной части Гренландии (Наумов, 1960).

Обитает на границе нижней литорали и сублиторали, где обрастает поверхность камней и слоевища водорослей: преимущественно *Fucus serratus* L., 1753, реже встречается на ламинариях и иных бурых водорослях. Колонии небольшие (обычно до 2 см высотой), желтовато-бурого цвета. Обитает на течении, выдерживая потоки воды скоростью до 1 м/с во время прилива. Питается мелким (до 1 мм) зоопланктоном, преимущественно ракообразными. При неблагоприятных условиях среды рост колонии замедляется или полностью останавливается, а гидранты становятся малоактивны или рассасываются. Стадия медузы в жизненном цикле отсутствует. Половое размножение в условиях Белого моря начинается в конце июня: на побегах формируются репродуктивные зооиды (гонангии) с единственным гонофором, внутри которого развиваются гаметы. Гаметы дозревают в слизистых мешках (акроцистах), выделяемых гонангиями вокруг их устий. Зрелые личинки (планулы) покидают акроцисту и оседают на дно, где дают начало новой колонии (Марфенин, 1993б; Цетлин и др., 2010).

2.2. Культивирование

Сбор гидроидов, их культивирование и видеорегистрация роста и функционирования распределительной системы были проведены на Беломорской биологической станции (ББС) им. Н.А. Перцова биологического факультета МГУ (пос. Приморский), находящейся на берегу пролива Великая Салма Кандалакшского залива Белого моря.

Колонии гидроидов *D. pumila* были собраны на малой воде вблизи ББС МГУ на Еремеевском пороге, где этот вид и несколько других образуют массовые поселения площадью около ¼ га. Эта популяция является источником гидроидов для научных исследований на протяжении полувека (Марфенин, 2008б). Наши исследования были проведены в течение летнего сезона с 2013 по 2017 г.

Гидроидов выращивали на искусственном субстрате: фотопластинках и предметных стёклах. Содержали в непроточных термостатируемых аквариумах с постоянной температурой воды 15±1°С и аэраторами, помещённых в светонепроницаемые боксы для предотвращения обрастания диатомовыми водорослями, чьё присутствие осложняет видеорегистрацию пульсаций ценосарка и перемещения гидроплазмы. Колонии выращивали из фрагментов отдельных побегов с участка столона по методу С. Кроуелла (Crowell, 1957; Марфенин, 1993б): стекло обматывали ниткой несколько раз и подводили под натянутую нитку фрагмент (кусок побега), ориентируя его плоскостью среза к стеклу. В процессе репаративной регенерации колония на месте среза прилипала к стеклу выделяемым на верхушке роста хитином, формирующим перисарк. Прикрепившиеся к стеклу колонии образовывали столон. В дальнейшем фиксирующую нить удаляли. Колонии кормили свежевылупившимися науплиусами *Artemia salina*. Кормление науплиусами осуществляли либо 2-3 раза в неделю в отдельном сосуде в течение 2-3 ч, либо добавляли корм в аквариум ежедневно, но в небольших количествах – примерно 10-25 экз/мл. Умеренность в кормлении необходима для того, чтобы колонии хорошо росли и в то же время не ветвились, а ценосарк не терял прозрачность в результате избыточного кормления. При избыточном кормлении колонии растут быстро, но ценосарк становится слабо прозрачным, а ГПТ – плохо различимыми. При недостаточном кормлении рост замедляется, а ценосарк истончается, хотя в таких условиях лучше видны границы клеточных слоёв и перемещение гидроплазмы. Морскую натуральную воду в аквариумах меняли 2-3 раза в неделю. Подвижность воды и аэрация были обеспечены продувкой её воздухом при использовании микрокомпрессоров с пористыми распылителями. Движение воды нужно для поступления пищи и отведения продуктов метаболизма, а также для газообмена (Бурыкин и др., 1984). Раз в две недели стёкла очищали от налипших на них посторонних частиц при помощи ватных тампонов.

2.3. Регистрация роста и функционирования распределительной системы

В наших исследованиях большое внимание было уделено проблеме взаимодействия пульсаторов, а точнее, вызываемых ими ГПТ между собой. Поскольку

колониальный организм у большинства гидроидов весьма разветвлён, возникает проблема взаимодействия множества ГПТ в условиях единой замкнутой среды. Такое взаимодействие можно наблюдать, сканируя колонию под микроскопом, но очень трудно при этом проводить регистрацию. Никому не удалось наладить одновременную регистрацию перемещения гидроплазмы и пульсаций ценосарка сразу в нескольких точках колонии.

В ранних исследованиях регистрацию пульсаций ценосарка и перемещения гидроплазмы осуществляли визуально, используя микрометр, линейку, секундомер и рисовальный аппарат, или микрокиносъёмку (Косевич и др., 1990). В наше время с помощью цифровых видеокамер стало возможным не только проводить регистрацию намного точнее, но и измерять по видеозаписи больше показателей. Это позволяет значительно расширить аналитические возможности исследования пульсаций и перемещения гидроплазмы без разработки методов параллельной регистрации этих процессов в разных точках колонии.

Метод определения основных параметров и эффективности (скорости и дальности перемещения частиц) работы распределительной системы основан на продолжительной регистрации в одном месте всего двух показателей: 1) поперечных пульсаций ценосарка; 2) направления и скорости ГПТ. Для определения эффективности роста верхушек (столона и побега) использован третий показатель – ростовые пульсации. В ходе проверки метода выяснилось, что достаточно проводить продолжительную цейтраферную микровидеосъёмку в одном месте колонии, чтобы получить данные для анализа эффективности распределительной системы в масштабе всей колонии или значительной её части.

Для этого был выбран вид с непигментированным ценосарком (*D. pumila*). Колонии были выращены на стёклах по описанному выше методу. Взвешенные частицы всегда присутствуют в гидроплазме. Даже если колония давно не получала пищу, в её гидроплазме есть частицы – это собственные клетки, попавшие в гастроваскулярную полость в результате рассасывания тканей – процесса дедифференцировки гидрантов и терминальных отделов ценосарка (Braverman, 1969, 1973; Hale, 1964). Рассасывание побегов и столонов снижает затраты на поддержание жизнедеятельности больших участков ценосарка, увеличивая при этом приток клеток в оставшиеся части колонии (Косевич, 1988).

Прозрачность ценосарка уменьшается проксимально (от верхушки роста столона или побега к его основанию). Поэтому удобнее регистрировать ГПТ в молодых участках столонов и побегов. Продолжительная съёмка в одном месте в большинстве случаев

длится в течение 1.5-2 ч, но в некоторых эпизодах 2-3 ч и более (8-12 ч, иногда более суток). Съёмка позволяет зарегистрировать следующие процессы (Marfenin, 2015):

- ритмичные высокоскоростные ГПТ с периодом обычно 15-20 мин и более на фоне неритмичных малоскоростных ГПТ;
- поперечные пульсации ценосарка (или гидранта), причём не в одном месте, а в нескольких в пределах одного кадра, что позволяет выявить направление волны сжатия/расширения ценосарка, если таковая есть;
- фронт ГПТ, т.е. подвижную границу между зонами покоя и движения гидроплазмы, представляющую собой однонаправленные слабые течения; обычно фронт ГПТ распространяется перед мощным, насыщенным частицами течением;
- перемещения в пределах кадра отдельных мелких и крупных частиц пищи в гидроплазме, а также скоплений частиц (иногда одновременно в противоположных направлениях).

Для регистрации пульсаций участков колонии использовали метод цейтраферной микровидеосъёмки. Стекло с колониями помещали в непроточную термостатируемую кювету водоизмещением 0.25 л. Для изучения влияния водообмена на *D. pumila* также использовали проточную кювету. Мы не располагаем специальными камерами, разработанными для научных исследований, поэтому видеосъёмку производили камерой видеонаблюдения Arecont-AV3100 через микроскоп МБИ-1 при увеличении ×100 с записью изображения на компьютер. Съёмку проводили с частотой 4 кадр/с, но, в некоторых случаях, при формировании особо скоростных ГПТ (например, в месте выхода течения из материнского побега в близлежащий модуль столона), приходилось увеличивать частоту кадров (10 кадр/с), чтобы не пропустить частицы. Изменения, происходящие в колонии по мере роста, регулярно регистрировали, составляя перед проведением съёмки схемы столонов и побегов на них (Марфенин, 1980а). На схеме указывали: 1) побеги; 2) расстояния между ними; 3) длину дистального участка столона от самого молодого побега до верхушки столона; 4) места ответвления боковых столонов; 5) количество модулей в каждом побеге; 6) состояние верхушек роста побегов. Это необходимо для понимания состояния исследуемой колонии, способного внести вклад в работу распределительной системы (чтобы не снимать нерастущую или рассасывающуюся колонию). При проведении съёмки указывали режим кормления и температуру воды в съёмочной кювете. В начале каждого опыта снимали микролинейку (объект-микрометр) для последующей калибровки экранной линейки, с помощью которой будут произведены все количественные замеры. Каждая съёмка какого-либо участка

колонии, не сопровождающаяся сменой кадра или изменением условий опыта (нагреванием, опреснением, осушением и т.п.), называется эпизодом видеосъёмки.

Фронтальной плоскостью мы называем оптический разрез параллельный субстрату при съёмке столона сверху, в котором просвет гастроваскулярной полости наибольший, а стенки ценосарка минимальны по толщине. *Саггитальной или дорсовентральной плоскостью* мы называем оптический разрез при съёмке столона сбоку, т.е. перпендикулярную субстрату плоскость (Marfenin, Dementyev, 2017).

В пределах модуля столона выбирали наиболее прозрачное место, которое могло оказаться посередине модуля или ближе к одному из его концов. Такие места регистрации могли не совпадать в разных эпизодах видеосъёмки, относящихся к одному модулю. С этим могли быть связаны различия в величине просвета ценосарка и амплитуде пульсаций. Чтобы уменьшить разнобой, измерение величины просвета и амплитуды латеральных пульсаций ценосарка проводили по двум сечениям (*D1* и *D2*), ближе к левому и правому краям поля зрения (рис. 3). У побега *D. pumila* участки между последовательно расположенными парами гидрантов выражены слабо, поэтому в качестве первого модуля снимали участок ствола между первой парой гидрантов, чтобы видеть участок дистальнее (нулевой модуль) и проксимальнее (собственно первый модуль).

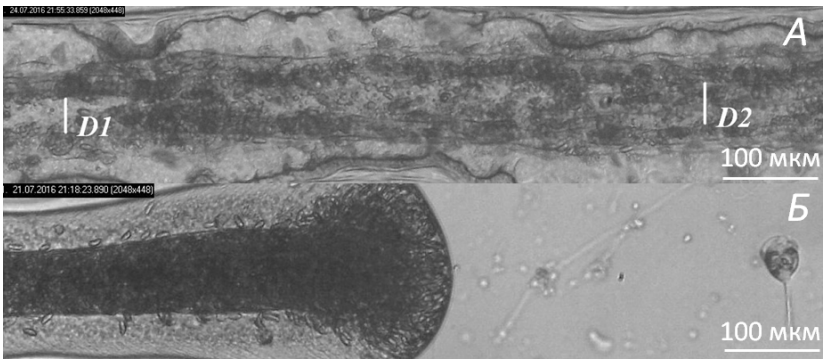


Рис. 3. Участок первого модуля столона (*А*) и верхушка столона (*Б*) колонии *D. pumila*. *D1* и *D2* – сечения ценосарка в пределах поля зрения одного модуля.

Вся последующая обработка видеозаписей проведена визуально вручную, хотя это и трудоёмко. Это сложная часть работы, которую, к сожалению, не удаётся автоматизировать, так как недостаточный контраст и помехи не позволяют надежно использовать программы распознавания образов, хотя известны другие примеры их успешного применения (Blackstone, 1996; Van Winkle, Blackstone, 1997).

Определяются: 1) частота обработки кадров (в настоящей работе – через каждые 30 с); 2) постоянные места регистрации величины просвета ценосарка в пределах кадра; 3) порядок и допуски при измерении величины пробега частиц в гидроплазме.

Для получения необходимых данных о пульсациях ценосарка и перемещении гидроплазмы в полости ценосарка через каждые 120 кадров (30 с) производили измерение трёх основных показателей: 1) величины просвета полости ценосарка в двух сечениях (*D1* и *D2*) в пределах кадра, 2) величины продольных пульсаций терминальной точки верхушки роста, «ростовых пульсаций» (*GP*), и 3) длины пробега любой распознаваемой частицы или группы частиц в полости за 1 с, т.е. за 4 кадра ($\bar{v}_{HF}$). Указанный шаг обработки (30 с) является наиболее оптимальным: при его увеличении (1 мин) часть пульсаций и перемещённых частиц оказываются упущены; при его уменьшении (15 с) график динамики пульсаций существенным образом не изменяется (хотя и выглядит более сглажено), однако время обработки возрастает вдвое (рис. 4).

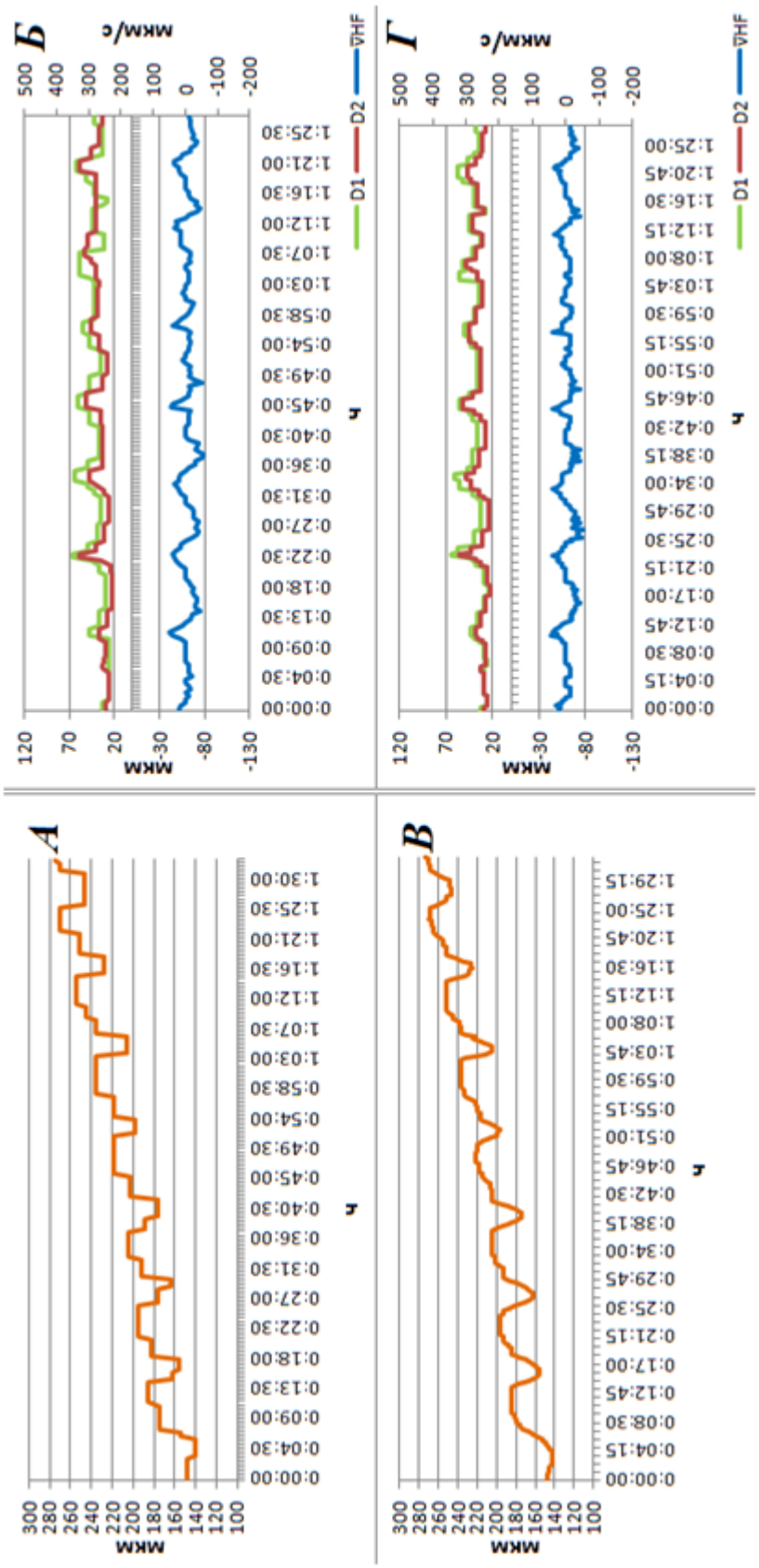


Рис. 4. Динамика ростовых пульсаций верхушки столона (*А*, *В*), латеральных пульсаций ценосарка столона и ГПТ (*Б*, *Г*) *D. pumila* с шагом обработки в 30 с (верхний ряд: *А*, *Б*) и 15 с (нижний ряд: *В*, *Г*).

Видеосъёмка позволяет изучать не только рост и пульсации столона, но также и перемещение гидроплазмы в нём по движению взвешенных частиц в гастроваскулярной полости. Судя по движению частиц, гидроплазма внутри гастроваскулярной полости

может находиться в трёх состояниях: 1) полного покоя, 2) хаотического перемещения на одном месте, 3) направленного перемещения по трубке ценосарка. Состояние полного покоя обычно бывает непродолжительным, а состояние мельтешения на одном месте продолжается значительную часть времени. При регистрации продолжительности стадий перемещения гидроплазмы и его отсутствия мы не разделяли стадии полного покоя и хаотического перемещения на одном месте, называя и ту, и другую (0) ГПТ.

Скорость ГПТ отождествляется с величиной пробега частиц в поле зрения за 1 с. При съёмке с частотой кадров 4 кадр/с соответственно измеряется смещение частиц в поле зрения за 4 кадра. Проще всего регистрировать перемещение крупных частиц, соизмеримых с величиной просвета ценосарка (обычно в 2-4 раза меньше его) или хорошо различимых скоплений частиц. Но в отсутствие таковых можно измерять скорость перемещения единичных мелких частиц или «облака» – скопления мелких частиц.

Время от времени мельтешение частиц на одном месте сменяется их однонаправленным перемещением в течение нескольких минут. Скорость движения частиц возрастает, а затем спадает до полной остановки. После непродолжительного затишья возникает противоположно направленное течение гидроплазмы (ГПТ). На графиках ГПТ ($\bar{v}_{HF}$) представлены пиками: положительными к верхушке роста, и отрицательными от неё (рис. 4). Высота и продолжительность пиков совместно отражают мощь ГПТ, т.е. объём непрерывно перемещённой в одном направлении гидроплазмы. Между более высокими пиками видны мелкие, которые обозначают непродолжительное перемещение частиц с небольшой скоростью. Нередко такие перемещения бывают толчкообразными, как будто возникает разница внутреннего давления между частями колонии, сопровождаемая смещением столба гидроплазмы внутри трубки ценосарка. Возможно, такие перепады давления обусловлены сжатиями отдельных гидрантов. Доля продолжительности всех ГПТ за час – хорошая характеристика степени активности распределительной системы.

Мощные ГПТ возникают с некоторой периодичностью, причём вначале появляются (+) ГПТ, т.е. к верхушке, а за ним (-) ГПТ, т.е. от неё. Направленные к верхушке роста столона мощные ГПТ называют магистральными, а противоположно направленные – компенсаторными (Карлсен, Марфенин, 1984). Промежуточные ГПТ обычно хорошо отличимы от мощных меньшей максимальной скоростью. Если мощные ГПТ не столь сильны, то различие между ними и промежуточными слабыми ГПТ нивелируется, и тогда периодичность мощных ГПТ становится неочевидной.

Максимальные скорости, а также продолжительности ГПТ могут различаться при сравнении соседних модулей столона. Это означает, что часть потока гидроплазмы

заходит в побег или же выходит из него в столон. В первом случае скорость ГПТ в следующем модуле столона будет меньше, а во втором случае больше. Поэтому соотношение скоростей ГПТ в разных модулях столона даёт представление о распределении течений по побегам: поступлении гидроплазмы из столона в побег или наоборот. Это важная характеристика распределительной системы. Аккумулятивным показателем силы ГПТ служит протяжённость переноса частиц (*Z*) за один акт однонаправленного ГПТ.

Показатели видеорегистрации живых колоний можно подразделить на первичные, полученные непосредственным измерением, и вторичные, как производные от манипуляций с первичными показателями (табл. 1).

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

№	Обозначение	Определение	Единица измерения
	Первичных показателей три: *D, GP* и $\bar{v}_{HF}$		
1	«*D1*» и «*D2*»	Величины диаметра (англ.: ***d****iameter*) просвета ценосарка (гидрантов) в оптической плоскости, параллельной субстрату в двух сечениях ценосарка в пределах поля зрения одного междоузлия; сечение *D1* дальше от верхушки столона (побега), чем *D2*. Среднее значение просвета (*D1* и *D2* среднее) – среднее арифметическое из всех измеренных в течение эпизода значений в данной точке. Максимальное значение просвета (*D1* и *D2 max*) – среднее арифметическое из всех измеренных в течение эпизода значений в данной точке, когда канал целентерона расширен. Минимальное значение просвета (*D1* и *D2 min*) – среднее арифметическое из всех измеренных в течение эпизода значений в данной точке, когда канал целентерона сужен.	мкм
2	*GP*	Ростовые пульсации (англ.: ***g****rowth* ***p****ulsations*) – величина продольного смещения верхушки роста, измеряемая по расстоянию от края кадра до выступающей части верхушки столона (побега)	мкм
3	$\bar{v}_{HF}$	Скорость гидроплазматического течения (англ.: ***v****elocity of* ***h****ydroplasmic* ***f****low*), т.е. дистанция, которую проходят	мкм/с

		распознаваемые частицы в полости столона или побега за 1 с. (+)$\bar{v}_{HF}$ – скорость ГПТ к верхушке роста; (–)$\bar{v}_{HF}$ – скорость ГПТ от верхушки роста; $\bar{v}_{maxHF}$ – максимальная скорость; $\bar{v}_{minHF}$ – минимальная скорость	
	Вторичные (производные) показатели:		
4	ΔD	Изменение величины просвета ценосарка за 30 с. [$\Delta D=D_{(x+1)} - D_x$], где: x – порядковый номер измерения просвета ценосарка	мкм
5	(+)$D_{\%}$	Процентная доля положительных ΔD(или «доля расширения»)	%
6	(-)$D_{\%}$	Процентная доля отрицательных ΔD (или «доля сжатия»)	%
7	(0)$D_{\%}$	Процентная доля нулевых ΔD (или «доля покоя»)	%
8	P_{trp}	Период поперечных (латеральных) пульсаций ценосарка (англ.: ***p**eriod of **tr**ansverse (lateral) **p**ulsations*): промежуток времени между двумя последовательными максимальными значениями «*D*». $P_{trp\ D1}$ и $P_{trp\ D2}$ – периоды поперечных пульсаций в сечениях *D1* и *D2* соответственно.	мин
9	A_{trp}	Амплитуда (англ.: ***a**mplitude*) поперечных пульсаций ценосарка: разница между максимальным и минимальным значениями «*D*» за один цикл пульсации. *Условие*: максимальное значение предшествует минимальному. $A_{trp\ D1}$ и $A_{trp\ D2}$ – амплитуды поперечных пульсаций в сечениях *D1* и *D2* соответственно.	мкм
10	ΔGP	Изменение величины продольного смещения верхушки роста за 30 с. [$\Delta GP=GP_{(x+1)} - GP_x$], где: x – порядковый номер измерения величины продольного смещения	мкм
11	(+)$GP_{\%}$	Процентная доля положительных ΔGP (или «доля расширения»)	%
12	(-)$GP_{\%}$	Процентная доля отрицательных ΔGP (или «доля сжатия»)	%
13	(0)$GP_{\%}$	Процентная доля нулевых ΔGP (или «доля покоя»)	%
14	P_{GP}	Период ростовых (продольных) пульсаций верхушки столона или побега: промежуток времени между двумя последовательными максимальными значениями смещения верхушки роста	мин
15	A_{GP}	Амплитуда ростовых пульсаций верхушки столона или побега: разница между максимальным и минимальным значениями «*GP*» за один цикл пульсации. *Условие*:	мкм

		максимальное значение предшествует минимальному	
16	M_{GP}	Прирост (англ.: ***m**agnification*): продольное смещение торца верхушки роста за час	мкм/ч
17	m_{gp}	Прирост: продольное смещение торца верхушки роста за одну пульсацию	мкм
18	P_{HF}	Период колебаний скорости ГПТ, промежуток времени между двумя последовательными максимальными значениями ГПТ в одном направлении. Может быть $P_{(+)HF}$ – период пульсаций (+) ГПТ, к верхушке роста; $P_{(-)HF}$ – период пульсаций (–) ГПТ, от верхушки роста. В данной работе P_{HF} = $P_{(+)HF}$, т.е. период пульсаций ГПТ, определён только по пиковым значениям дистально направленных течений	мин
19	A_{HF}	Амплитуда колебаний скорости ГПТ, которая равна максимальному значению $\bar{\boldsymbol{v}}_{HF}$ однонаправленного течения. $A_{(+)HF}$ – максимальная скорость ГПТ за цикл к верхушке роста; $A_{(-)HF}$ – максимальная скорость ГПТ за цикл от верхушки роста	мкм/с
20	$\bar{v}_{mHF}$	Средняя скорость ГПТ (англ.: ***m**ean **v**elocity of **h**ydroplasmic **f**low*) в зависимости от направления: $\bar{\boldsymbol{v}}_m(+)_{HF}$ к верхушке роста и $\bar{\boldsymbol{v}}_m(-)_{HF}$ от верхушки роста, определенная простым усреднением всех значений скорости в одном направлении за время регистрации, чем отличается от амплитуды пульсаций скорости ГПТ (A_{HF}).	мкм/с
21	$(+)HF_{\%}$	Процентная доля ГПТ, направленных к верхушке роста	%
22	$(–)HF_{\%}$	Процентная доля ГПТ, направленных от верхушке роста	%
23	$(0)HF_{\%}$	Процентная доля нулевых ГПТ (или «доля покоя»)	%
24	Z	Показатель протяжённости переноса (нем.: ***Z**wischenraum*) частиц за один акт однонаправленного ГПТ. $Z = \Sigma^{n}_{i=1} (\bar{\boldsymbol{v}}_{HF})_{\boldsymbol{i}} * \Delta t$ где: i – порядковый номер измерения скорости ГПТ, $\bar{\boldsymbol{v}}_{HF}$ – скорость ГПТ (протяжённость пробега частицы за 1 с); Δt – шаг регистрации (в нашем случае 30 с). $Z_{(+)HF}$ – протяжённость переноса частиц к верхушке роста; $Z_{(-)HF}$ – протяжённость переноса частиц от верхушки роста	мкм
25	V	Объём гидроплазмы (англ.: ***v**olume*). Используем в двух значениях. Первое значение: объём перенесённой гидроплазмы через	мкм^3

		условную плоскость поперечного сечения столона (побега) за интервал, соответствующий одному ГПТ. Вычисляется, исходя из данных о скорости ГПТ, продолжительности ГПТ и величины просвета ценосарка столона (побега). Принимая условно скорость ГПТ постоянной между двумя последовательными учётами, т.е. за 30 с, получаем сумму значений объёмов перемещённой гидроплазмы за каждый полуминутный интервал на протяжении однонаправленного ГПТ по формуле: $V = \Sigma^{n}_{i=1} (\pi D^2_i)/4 * (\bar{v}_{HF})_i * \Delta t$ где: i – порядковый номер измерения $\bar{v}_{HF}$ и D; n – число шагов регистрации; Δt – шаг регистрации (в нашем случае 30 с). $V_{(+)HF}$ – объём перенесённой гидроплазмы к верхушке роста; $V_{(-)HF}$ – объём перенесённой гидроплазмы от верхушки роста; Второе значение: объём пульсатора, заполненного гидроплазмой, например, гидранта или модуля побега/столона, или единицы длины ценосарка побега/столона. При пульсации объём меняется и можно различить максимальный V_{max} и минимальный $V_{\min}$ объёмы в фазах расширения и сжатия. SV – это рабочий объём пульсатора (англ.: ***s**wept **v**olume*); $SV=V_{\max}-V_{\min}$.	

При определении вторичных показателей могут возникать некоторые сложности. Мы оценивали графики динамики пульсаций (*D1*, *D2*) и ГПТ (рис. 4) визуально на предмет совпадения во времени двух процессов: изменения диаметра ценосаркальной трубки и прохождения потока гидроплазмы с частицами. Если промежуток времени между двумя максимумами пульсаций при хорошо выраженной регулярности определить просто, то при слабо выраженной регулярности он может зависеть от решения исследователя относительно выбора максимумов. Иногда между двумя максимумами регулярных пульсаций возникает промежуточный пик на очень короткое время. В другом случае максимумы представляют несколько следующих друг за другом пиков. Такая неопределённость в проявлении максимумов влияет на значение периода. В тех случаях, когда регулярность пульсаций выражена слабее, значения периода и амплитуды варьируют больше, что проявляется при их усреднении.

Указанные показатели (табл. 1) были использованы в большинстве опытов. В некоторых экспериментах мы дополнительно применяли первичный показатель *S*:

S – протяжённость перемещения (итал.: ***s****postamento*) частицы или группы частиц в столоне за интервал, соответствующий одному неразрывному однонаправленному ГПТ, определённая на основе непосредственных наблюдений за движением частиц в столоне. Единица измерения, мкм.

Метод цейтраферной микровидеосъёмки колоний был апробирован нами ранее на другом виде колониальных гидроидов – *Gonothyraea loveni* (Marfenin, Dementyev, 2017). Используемый метод показал свою эффективность при регистрации параметров функционирования распределительной системы. На основании полученных данных о пульсациях ценосарка и перемещении взвешенных в гидроплазме частиц была исследована пространственная дифференцировка на ряд зон столона *G. loveni*, все специализированные участки которого выполняют взаимодополняющие функции, совместно обеспечивающие рост колонии и перемещение пищи к зонам роста (Дементьев, Марфенин, 2017; Marfenin, Dementyev, 2017). Однако впоследствии в качестве основного объекта исследований был выбран гидроид *D. pumila*. Колонии *G. loveni* обладают изогнутыми и сильно разветвлёнными побегами, зачастую мешающими проведению съёмки, в то время как колонии *D. pumila* даже при наличии на побегах боковых ветвей оказываются более удобным объектом для видеорегистрации пульсаций. Поэтому в настоящей работе представлены только результаты экспериментов, выполненных на *D. pumila*.

Всего вручную было обработано более 1.5 тыс. часов видеосъёмки.

2.4. Статистическая обработка данных

Статистические характеристики представленных в работе результатов (среднее арифметическое значение $\bar{x}$, стандартная ошибка среднего ±*SE*, выборка *n*) вычислены при помощи программы *Excel* для всех отснятых при одинаковых условиях (например, при одном и том же значении солёности) эпизодов в пределах эксперимента совместно. В тех случаях, когда продолжительности регистрации у двух одинаковых по времени какого-либо абиотического воздействия опытов различались, уместно применять взвешенное среднее. Однако результаты усреднения методом взвешенного среднего и всей совокупности данных оказались одинаковыми, поэтому в работе приведены количественные значения, полученные последним способом. В выборках указаны количества пульсаций (ростовых, латеральных) и гидроплазматических течений в эпизодах совместно.

При обработке эпизода видеосъёмки удаётся зарегистрировать несколько пульсаций или мощных ГПТ (обычно 4-6 за час). Поэтому, хотя число использованных в каждом эксперименте колоний и невелико (см. раздел 2.5), величина совместной выборки оказывается значительной.

Оценка достоверности различий произведена двумя способами с целью их сравнения: при помощи двухвыборочного критерия Стьюдента (*t*-критерий) для независимых выборок и непараметрического критерия Манна-Уитни (*U*-критерий). Использование критерия Стьюдента предполагает соответствие частотного распределения данных в каждой из сравниваемых групп закону нормального распределения (Лакин, 1990). Проверка данных на нормальность осуществлена при помощи графического метода номограмм, а также на основе расчёта коэффициентов асимметрии и эксцесса и их ошибок (Лакин, 1990, с. 136-137). Проверка полученных эмпирических данных на нормальность показала, что часть их указанному распределению не соответствует. Поэтому для оценки достоверности различий величин, *приведённых в тексте работы*, использован *U*-критерий, не требующий наличия нормального распределения сравниваемых совокупностей. Расчёт *U*-критерия произведён при помощи онлайн-калькулятора: https://www.socscistatistics.com/tests/mannwhitney/Default2.aspx.

Результаты сравнения достоверности различий, полученные двумя методами (критерий Стьюдента, критерий Манна-Уитни), совпадают в большинстве случаев, хотя и не всегда. Даже в случае ненормального распределения наших данных использование *t*-критерия обнаруживает результат сравнения, близкий к результату, полученному непараметрическим методом. К тому же, для выборок, объём которых превышает 30 единиц, *t*-распределение быстро приближается к нормальному (Лакин, 1990, с. 114). Следовательно, *t*-критерий может быть использован для экспресс-диагностики полученных результатов, а *U*-критерий Манна-Уитни позволяет точнее оценить достоверность различия.

2.5. Методики постановки конкретных экспериментов

Рост и пульсации столонов *D. pumila* в стандартных условиях

В опытах по изучению воздействия абиотических факторов на *D. pumila* мы использовали маленькие прямолинейные колонии с неразветвлёнными столонами, состоящими из двух модулей (нулевой и первый), большими материнскими побегами (обычно 20-30 пар гидрантов) и небольшими дочерними, включающими по одной-две

паре гидрантов каждый (рис. 5). Таким образом, каждая колония состояла из двух побегов: большого материнского (который мог быть разветвлённым) и одного дочернего.

Съёмку столонов и побегов пришлось проводить на разных колониях, так как обычно в маленьких колониях, выращенных для данного исследования, высота побегов была ещё недостаточна для того, чтобы можно было снимать их в латеральной плоскости, пригибая их параллельно предметному столику микроскопа. Поэтому для съёмки побегов выбирали колонии, у которых на больших побегах были растущие ветви.

Для исследования ростовых пульсаций верхушек и латеральных пульсаций первого модуля столона *D. pumila* было отобрано 10 растущих колоний. Произведена долгосрочная съёмка (длительностью не менее 7 ч, иногда более суток) их верхушек без промежуточного кормления в нормальных лабораторных условиях: солёность 26±1‰, температура 15±1°C, стоячая вода. Полученные для каждой колонии данные обработки параметров верхушки роста (период P_{GP} и амплитуда A_{GP} ростовых пульсаций, прирост за 1 ч M_{GP} и за одну пульсацию m_{gp}) и пульсаций ценосарка (периоды $P_{trp\ D1}$ и $P_{trp\ D2}$, амплитуды $A_{trp\ D1}$ и $A_{trp\ D2}$) были усреднены для всех колоний вместе. В результате получены значения ($\bar{x}$±SE) параметров стандартных пульсаций верхушки и первого модуля столона. Для выяснения, насколько меняются ростовые пульсации со временем, полученные результаты были подразделены каждый на два последовательных ряда данных (по 0-4 и 4-10 ч) и усреднены для первой части эпизодов и второй по трём основным показателям: среднему приросту за пульсацию (за цикл) m_{gp}, среднему периоду пульсаций P_{GP} и средней амплитуде пульсаций A_{GP}.

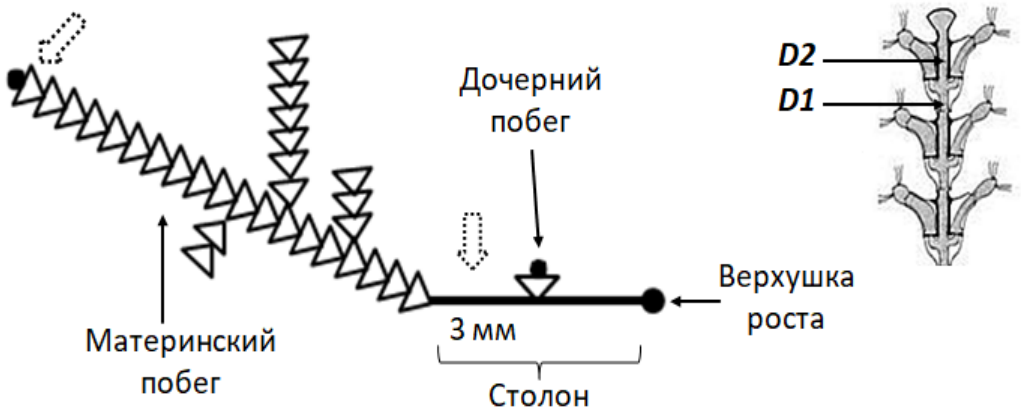


Рис. 5. Обобщённая схема колоний *D. pumila*, использованных для эксперимента с воздействием факторов среды (слева), и участок побега (справа). Пунктирные стрелки указывают места регистрации.

Опреснение

Исследовали параметры роста и функционирования распределительной системы колониального организма в морской воде с солёностью 26‰ (контроль) и поступенчато в ряду последовательных разбавлений этой морской воды: через 20‰, 15‰ до 10‰. На наш взгляд, данные значения солёности должны перекрывать спектр солёности на литорали беломорского побережья при её опреснении дождевой водой и терригенным стоком. Мы выбрали нижним пределом 10‰, а не меньшее значение солёности (например, 5‰ или 1‰), руководствуясь данными Ю.Б. Бурыкина (1979, 1980), согласно которым процессы деградации гидрантов и фрагментации ценосарка *D. pumila* начинались уже при 10.8‰. Темппература составляла 15±1°C.

Разбавление в ряду 26→20→15→10‰ осуществляли путём добавления дистиллированной воды в соответствующей пропорции. Солёность полученной воды проверяли с помощью портативного рефрактометра *RHS-10ATC* (с погрешностью ±1‰). При необходимости воду после разведения дистиллятом выдерживали в течение 2 ч при температуре 15±1°C для стандартизации условий последующего эксперимента.

В каждом опыте использовали по одной колонии, рост и пульсации ценосарка которой сперва регистрировали в неразведённой морской воде в терминальном участке столона (или побега), а также в следующем за ним первом модуле по 1.5-2 ч. Затем в кювете заменяли воду на опреснённую (20‰), не вынимая из неё колонию, после чего повторяли две съёмки по 1.5-2 ч (верхушки роста и первого модуля), вновь повторяли съёмку того же участка колонии в воде 15‰ и т.д. Следовательно, перед опреснением до 15‰ и 10‰ колония уже несколько часов проходила адаптацию к промежуточной солёности. При этом резкого перевода из нормальной (26‰) в крайнюю солёность (10‰) не происходило.

Всего было исследовано 12 колоний (табл. 2): в семи из них была проведена цейтраферная микровидеосъёмка верхушки и первого модуля побега; в пяти других – верхушки и первого модуля столона. Колония № ПС 4-1 (2015) была отснята дважды с разницей в сутки, поэтому выборка равна шести. Хотя для колоний № ПС 4-6 (2016) и № 14-1 (2016) и не был отснят полный ряд опреснения, результаты снятых эпизодов также были использованы для усреднения.

Таблица 2. Исследованные колонии *Dynamena pumila* и соответствующие им эпизоды видеосъёмки в экспериментах с влиянием факторов внешней среды. Помимо указанных полных серий, несколько колоний (в таблице не приведены) были отсняты только при определённых значениях какого-либо из факторов. Материал из таких неполных серий также был использован при усреднении.

Эксперимент с опреснением			
Побег		Столон	
Колония	Эпизоды	Колония	Эпизоды
№ 16-8 (2016)	81-88 (2016)	№ ПС 4-1 (2015)	142-149 (2015)
№ ПС 3-3 (2016)	89-98 (2016)	№ ПС 3-2 (2015)	150-156, 165-166 (2015)
№ ПС 4-6 (2016)	99-101 (2016)	№ ПС 4-1 (2015) (через сутки)	157-164 (2015)
№ 14-1 (2016)	106-110 (2016)	№ 1-4 (2017)	19-26 (2017)
№ 6-1 (2016)	111-118 (2016)	№ 2-4 (2017)	27-34 (2017)
№ 8-2 (2017)	1-10 (2017)	№ 2-5 (2017)	35-42 (2017)
№ E-3 (2017)	11-18 (2017)		
Эксперимент с температурой			
Побег		Столон	
Колония	Эпизоды	Колония	Эпизоды
№ ПС 4-2 (2016)	44-47 (2016)	№ ПС 3-2 (2015)	96-99, 104-107, 114-119 (2015)
№ ПС 3-2 (2016)	48-58 (2016)	№ ПС 2-4 (2015)	100-103, 108-113 (2015)
№ ПС 1-1 (2016)	59-68 (2016)	№ ПС 4-1 (2015)	120-124, 137-140 (2015)
№ 1-10 (2017)	73-82 (2017)	№ 5-2 (2017)	43-52 (2017)
№ 2-7 (2017)	83-92 (2017)	№ E-7 (2017)	53-62 (2017)
№ 7-1 (2017)	93-102 (2017)	№ C-9 (2017)	63-72 (2017)
№ 8-10 (2017)	103-112 (2017)		
Эксперимент с водообменом		Эксперимент с осушением	
Столон		Столон	
Колония	Эпизоды	Колония	Эпизоды
№ 1-8 (2016)	119-120 (2016)	№ ПС 2-4 (2015)	167-171 (2015)
№ 5-4 (2016)	121-124 (2016)	№ 10-2 (2015)	172-175 (2015)
№ 2-4 (2016)	125-128 (2016)	№ 11-3 (2015)	176-177 (2015)
№ 4-9 (2016)	129-132 (2016)	№ ПС 4-3 (2017)	229-238 (2017)
№ 8-11 (2016)	133-136 (2016)	№ ПС 9-2 (2017)	239-248 (2017)
№ 5-4 (2016) (через двое суток)	138, 141 (2016)	№ ПС 8-1 (2017)	249-258 (2017)
№ 6-9 (2016)	144, 147 (2016)	№ ПС 10-3 (2017)	259-268 (2017)
№ 1-8 (2016) (через 6 суток)	150, 153 (2016)	№ ПС 2-2 (2017)	269-278 (2017)

У *D. pumila* съёмку проводили на участках с прозрачным непигментированным ценосарком столона между первым и вторым побегами (рис. 5). У побегов съёмку проводили в промежутке между первой парой гидрантов, чтобы одновременно в кадр попадал и участок дистальнее первой пары гидрантов (нулевой модуль), и проксимальнее его (собственно первый модуль). Верхушка побега *D. pumila* проходит в процессе своего формирования ряд последовательно сменяющих друг друга морфологических стадий (Марфенин, 1993б), условно называемых нами зачатком, кругом, треугольником, трапецией, плато. К сожалению, морфогенез побега происходит достаточно быстро, поэтому произвести полный ряд съёмок одной колонии с неизменной формой верхушки побега сложно. Для снижения вариабельности пульсаций, которая могла быть обусловлена формой верхушки, для съёмки использованы верхушки, находящиеся на одинаковой стадии формирования (круг). Под конец серии съёмок (при 10‰) одной колонии верхушка принимала форму треугольника. Продолжительность съёмки большинства эпизодов – около 1.5-2 ч, однако некоторые эпизоды (№№ 147/2015, 155/2015, 162/2015, 34/2017, 42/2017) после сильного опреснения морской воды до 15‰ и 10‰ снимали в течение 8-12 ч (рис. 6).

Поскольку исследуемые колонии были небольшими (рис. 5), то пульсации побега пришлось изучать на примере материнского побега, который при формировании столона часто прекращает расти, а за счёт своего материала начинает «питать» растущую часть колонии. Остановка роста материнского побега происходит через несколько дней после образования столона, но этого времени оказывается достаточно для изучения реакции верхушки роста на изменения условий среды.

Поскольку измерение диаметра просвета ценосарка производили в наиболее светлых и прозрачных участках модуля, которые могли не совпадать в разных эпизодах, говорить об изменении величины просвета с уменьшением солёности не представляется возможным.

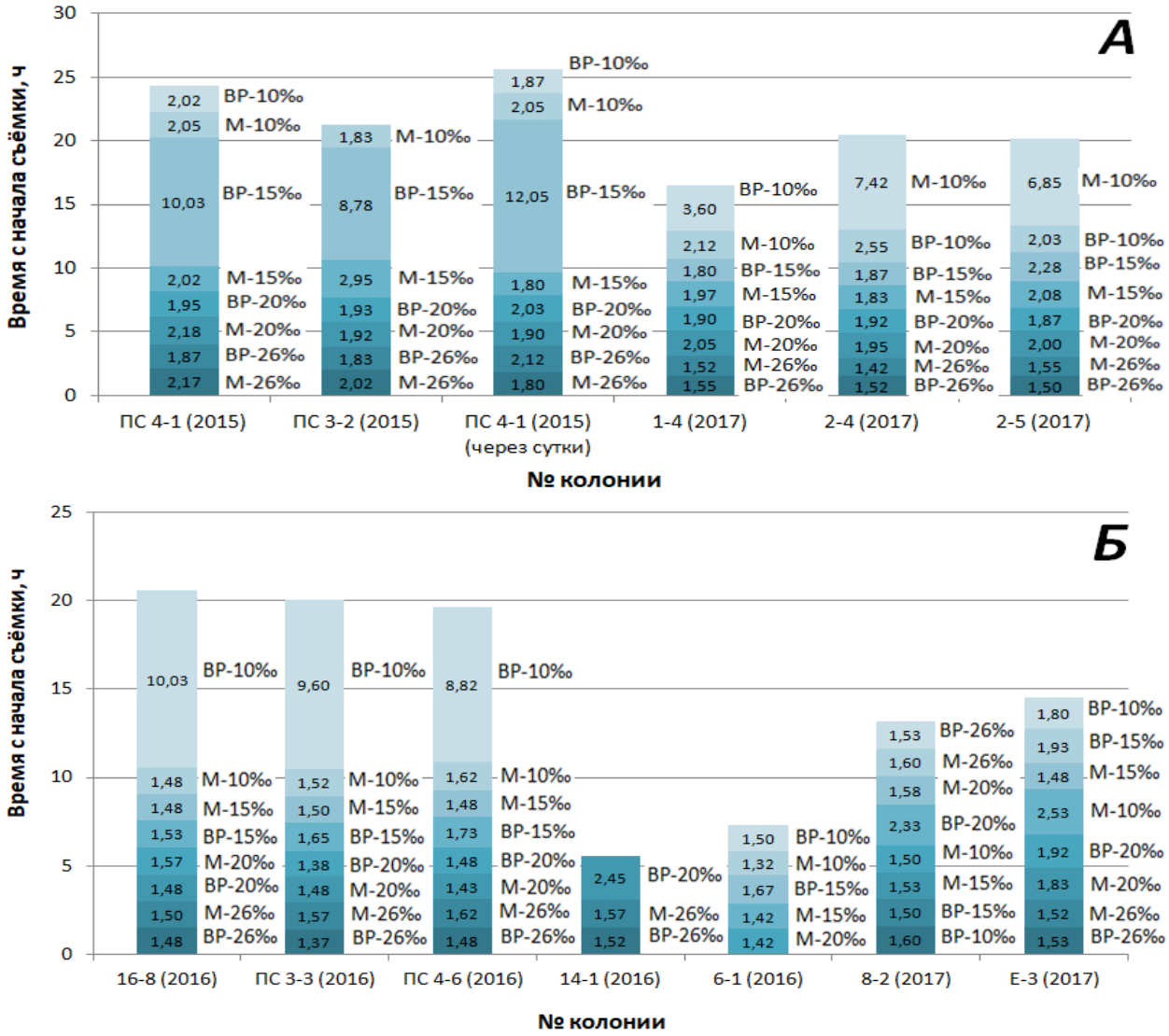


Рис. 6. Последовательность и продолжительность видеорегистрации верхушки роста (ВР) и первого модуля (М) при различной солёности в каждой из исследованных колоний в столоне (*А*) и побеге (*Б*).

Температура

С помощью микровидеосъёмки регистрировали пульсации и рост верхушки столонов и побегов, а также латеральные пульсации ценосарка и перемещение частиц в гастроваскулярной полости в первом модуле (рис. 5) колоний, содержащихся в морской воде при температуре 10, 15, 20, 25, 28°С. Данные значения температуры соответствуют температурным режимам на литорали беломорского побережья в летний период (Наумов, Оленев, 1981; Цетлин и др., 2010). Верхний температурный предел 28°С был выбран на основе предварительно проведённых опытов, которые показали, что при 30°С происходит остановка роста побегов и столонов с последующей фрагментацией ценосарка. Исходно

колонию, выращенную при 15±1°C, помещали в охлаждённую съёмочную кювету с температурой воды 10°C. Видеосъёмку колонии начинали непосредственно после помещения в десятиградусную воду, без периода адаптации к указанной температуре. В дальнейшем температуру поэтапно повышали, постепенно доводя до 28°C и производя видеосъёмку при заданных значениях температуры. Интервал, за который происходил переход от одного температурного режима к следующему, обычно не превышал нескольких минут (до 10 мин), что исключало незарегистрированную видеосъёмкой адаптацию к более высокой температуре. Мы не ставили задачу по изучению адаптации колоний к постепенному нагреванию и исследовали только кратковременную первичную реакцию на изменение температуры. Показатели температуры воды в кювете регулировали при помощи проточного термостата, способного как охлаждать, так и нагревать воду. Непосредственно в съёмочной кювете температуру регистрировали при помощи электронного термометра с погрешностью ±0.1°C.

По каждой колонии (табл. 2) были отсняты полные серии последовательных изменений температуры от 10 до 28°C. Продолжительность съёмки большинства эпизодов – около 1.5-2 ч, однако некоторые завершающие эпизоды после значительного нагревания (25 и 28°C) снимали в течение длительного времени (8-10 ч) для выяснения реакции колоний на значения температур, близких к критическим (30°C) для них. Продолжительные съёмки позволили бы понять, насколько терпимы колонии к аномальным условиям и не начинают ли испытывать стресс (который, быть может, не успевает проявиться за 1.5-2 ч съёмки), находясь в них в течение длительного времени. Помимо вышеуказанных полных серий, несколько колоний были отсняты только при определённых значениях температуры. Материал из таких неполных серий также был использован при усреднении.

Каждая видеорегистрация реакции одной колонии на ступенчатое повышение температуры продолжалась в течение одного дня суммарно не менее 15 ч (по полтора часа дважды: для съёмки верхушки роста и первого модуля при 10, 15, 20, 25 и 28°C).

Осушение

Исследовали параметры роста и распределительной системы в контроле (без осушения) и в ряду последовательных осушений: на 5, 10, 20, 30 мин и 1 ч. В каждом опыте использовали по одной колонии: сперва снимали верхушку столона в морской воде (26±1‰, 15±1°C), а затем – следующий за ней первый модуль. После этого производили осушение стекла с колонией на листе фильтровальной бумаги при комнатной температуре

(23°C) при отсутствии прямого освещения. Осушенную колонию помещали обратно в морскую воду и повторяли съёмку верхушки и первого модуля. После чего вновь осушали на больший срок и т.д. Следовательно, за несколько часов до каждого последующего осушения колония уже находилась без воды некоторое время. В пяти колониях (табл. 2) была проведена цейтраферная микровидеосъёмка верхушки и первого модуля столона. Для трёх других колоний: № ПС 2-4 (2015), 10-2 (2015) и 11-3 (2015) – не был отснят полный ряд осушения, но результаты снятых эпизодов были использованы для усреднения. Продолжительность съёмки большинства эпизодов – около 1.5-2 ч, однако эпизоды после тридцатиминутного осушения снимали в течение ночи (7-9 ч). Реакцию побегов на осушение не изучали.

Водообмен

Для съёмки стекло с колониями последовательно помещали в две различные кюветы: сначала в непроточную термостатируемую кювету объёмом 260 см^3 (10 × 13 × 2 см); затем в проточную кювету объёмом 472 см^3 (14.3 × 11 × 3 см), в которой заданная температура воды поддерживалась за счёт постоянного циркулярного водообмена через проточный термостат. Водообмен кюветы составлял 0.02 л/с. Исходя из расчётов, вода в кювете обновлялась за 24 с. Съёмка после переноса в проточную кювету возобновлялась через 9-10 мин. Температура в каждой кювете поддерживалась автоматически в пределах 15±1°C. Мы исследовали два крайних варианта: отсутствие водообмена и интенсивный водообмен – и не изучали влияние слабого водообмена на колонии.

Приблизительный расчётный объём всех колоний на одном стекле, помещаемом в кювету, определённый по сечению и длине перисарка столонов побегов и гидротек, составлял примерно 13 мм^3. Так что колонии по своему объёму были многократно меньше занимаемого ими объёма воды (> 30 000 раз).

В колониях (табл. 2) была проведена цейтраферная микровидеосъёмка верхушки и первого модуля столона. Реакцию побегов на водообмен не изучали.

Функционирование распределительной системы *D. pumila*

Для исследования использовали семь колоний[9] с прямолинейным неразветвлённым столоном, в которых по числу гидрантов доминировали материнские побеги, из которых

[9] Колонию № 2-5 (2016) использовали дважды, поэтому в некоторых расчётах выборка равна восьми.

они были выращены. Остальные побеги включали всего по несколько пар гидрантов каждый (рис. 7, табл. 3).

При обработке видеозаписей через каждые 120 кадров (30 с) производили измерение величины просвета полости ценосарка в двух сечениях (*D1* и *D2*). Затем вычисляли средние, минимальные и максимальные значения диаметра просвета на данном участке колонии.

Для упрощения расчётов средних изменений объёма в данной работе использовали приведение наблюдаемой на видеозаписи формы к простым геометрическим фигурам, чьи объёмы нетрудно вычислить (рис. 2).

Для полости ценосарка сделали допущение, что столон в сечении обычно имеет более-менее округлую форму, а его внутренняя полость является цилиндрической. Её объём вычислили по формуле

$$V = \pi r^2 h ,$$

где π – 3.14; r - радиус основания цилиндра; h - высота цилиндра.

Полость желудков гидрантов *D. pumila* изогнута, что затрудняет её сведение к одной геометрической фигуре. Поэтому полости желудков представили в виде двух усечённых параболоидов, чей объём вычисляли по формуле

$$V = 0.5\pi h(r_1^2+r_2^2) ,$$

где π – 3.14; r_1 - радиус нижнего основания усечённого параболоида; r_2 - радиус верхнего основания усечённого параболоида; h - высота усечённого параболоида.

Рассчитали объёмы просвета желудков гидранта *D. pumila* и ценосарка побегов при максимально расширенном просвете гастроваскулярной полости, максимально суженом и среднем. Средний просвет представляется наиболее близкой к реальности величиной, учитывая, что одна часть пульсаторов побега находится в расширенном состоянии, а другая – в сжатом. Чтобы оперировать средней величиной просвета желудка для среднестатистического гидранта мы усреднили значения объёмов по всем исследованным гидрантам. Сделано допущение, что диаметры желудка гидранта и ценосарка побега не зависят от модуля побега и более-менее одинаковы в проксимальных и дистальных модулях. Это допущение в значительной степени соответствует действительности, так как размеры гидранта зависят только от стадии его формирования и одинаковы для всех сформированных гидрантов. Диаметр ценосарка побега увеличен в дистальном модуле у

побегов. Объём гидроплазмы, который может уместиться во все гидранты побега, получали исходя из числа модулей в стволе и боковых ветвях побега с учётом того, что в каждом модуле у *D. pumila* находится пара гидрантов, расположенных супротивно. Чтобы не занизить в расчётах суммарную ёмкость всех гидрантов, мы приняли допущение, что рассосавшихся гидрантов в побегах нет, и каждый модуль несёт пару сформированных гидрантов.

Аналогичным образом посчитали объём полости ценосарка одного модуля побега. Умножив полученный результат на число модулей в побеге, вычислили объём гидроплазмы, который может уместиться в ствол побега (без учёта гидрантов). Суммировали объёмы желудков гидрантов с объёмом полости ценосарка ствола побега. Так получили объём гидроплазмы, который может уместиться в побеге целиком.

Для получения данных по морфометрии провели видеорегистрацию шести гидрантов и десяти модулей побега, отснятых на разных побегах *D. pumila*. Для исследования дальности и объёма перемещения гидроплазмы по столону использованы выращенные на стёклах неразветвлённые колонии, содержащие по шесть-семь модулей столона.

Ценосарк столона упрощённо свели к простой фигуре цилиндра, аналогично ценосарку побега (рис. 2). Объём внутренней полости каждого модуля столона вычисляли по формуле цилиндра. При помощи картирования колоний были измерены длины всех отснятых модулей столона. На основании этих данных вычислили среднюю длину модуля столона *h*, которая соответствовала высоте цилиндра.

Для сравнения пульсаций ценосарка модулей столона по мере отдаления от верхушки роста было изучено семь колоний, из которых одна дважды со значительным промежутком времени. Полученные величины объёмов ценосарка столона усредняли по всем исследованным колониям для каждого отдельного модуля. Также усредняли значения протяжённости течений.

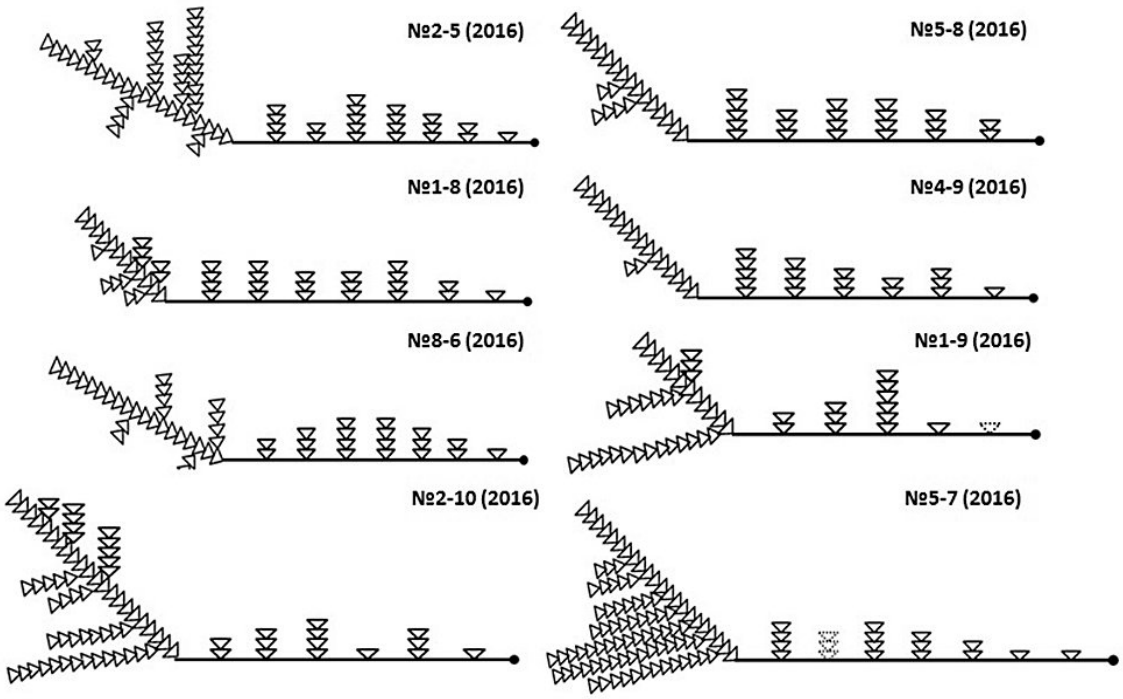


Рис. 7. Упрощённые схемы колоний *D. pumila*, выращенных на стёклах для последующей видеорегистрации пульсаций ценосарка и визуального сканирования протяжённости ГПТ. Пунктирной линией отмечены рассасывающиеся модули побегов. Для эксперимента, посвящённого морфометрии столона и вычислению объёма пульсаторов, колония № 5-7 (2016) не была использована.

Таблица 3. Морфометрические характеристики исследованных колоний *D. pumila*

Показатель	Среднее значение и ошибка среднего ($\bar{x}\pm SE$)	Выборка
Средняя длина столона, мм	21.59±1.4	8
Средняя длина модулей столона, мм	2.98±0.12	58
Средний диаметр просвета модулей столона, мкм	39.78±1.31	112
Среднее число побегов	7.25±0.25	8
Среднее число модулей в материнском побеге колонии	42.13±8.70	8
Среднее число боковых ветвей материнского побега	4.38±0.80	8

Визуальное сканирование протяжённости течений *D. pumila*

Протяжённость неразрывного гидроплазматического течения (ГПТ) определяли визуально, просматривая под микроскопом при увеличении ×100 каждую минуту колонию на просвет в течение 10-20 с и нанося на схему колонии посегментно (по модулям столона) направление ГПТ и насыщенность ГПТ частицами в двух градациях: ненасыщенные ГПТ – мало частиц (тонкие стрелки → или ←) и насыщенные ГПТ – много частиц (толстые стрелки < или >). Под ненасыщенными ГПТ мы подразумеваем перемещение гидроплазмой отдельных разрозненных частиц. Насыщенные течения характеризуются множеством частиц, целиком заполняющих просвет гастроваскулярной полости в пределах поля зрения (рис. 8). При этом просвет ценосарка, как правило, расширен, поэтому насыщенные ГПТ мы также называем сильными, а ненасыщенные – слабыми. Размер частиц мы специально не учитывали: мелкие и крупные частицы могли присутствовать как в насыщенных, так и в ненасыщенных течениях. Процедуру регулярной регистрации ГПТ в каждом модуле столона колонии мы называем посегментной регистрацией или сканированием ГПТ. На каждом бланке учёта (приложение 2) все строки пронумерованы в формате времени (0:00), что позволяет ссылаться в тексте рукописи на определённое место бланка регистрации и учитывать продолжительность ГПТ.

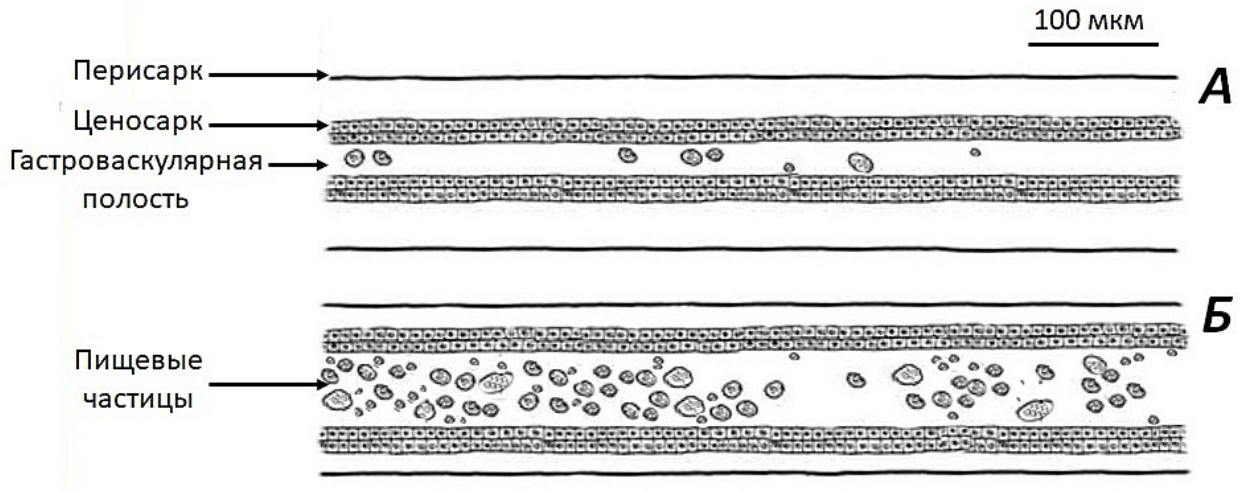


Рис. 8. Фрагмент столона с малым (*А*) и большим (*Б*) числом взвешенных в гидроплазме частиц. При визуальной посегментной регистрации ГПТ колоний состоянию *А* соответствуют тонкие стрелки (→ ←), а состоянию *Б* – толстые (< >). Обычно при движении большого скопления частиц (*Б*) просвет гастроваскулярной полости соответствующего модуля расширен.

При регистрации продолжительности стадий перемещения гидроплазмы или его отсутствия мы не разделяли стадии полного покоя и хаотического перемещения на одном месте, обозначая и ту, и другую «σ». По числу последовательных модулей столона с толстыми однонаправленными стрелками определяли протяжённость неразрывного ГПТ – величину *S* (мкм).

Для определения долей фаз: покоя, магистрального и компенсаторного ГПТ – удобно подсчитывать процентное соотношение ячеек на всем бланке с соответствующими значками: (σ), (>) и (<). В тексте мы называем результаты такого учёта как «% модулей» в соответствующем состоянии.

Общая картина ГПТ была получена нами для восьми колоний (16 бланков учёта), состоявших из шести-восьми побегов. Результаты пяти подобных бланков регистрации, являющихся наиболее типичными, были взяты в качестве образца для данной рукописи (табл. 4). В колонии № 8-6 (2016) регистрацию системы ГПТ провели дважды с промежутком в шесть суток.

Исследованные колонии:

Бланк 1. Колония № 8-6 (2016) – через 4.5 ч после кормления;

Бланк 4. Колония № 2-5 (2016) – через 3 ч после кормления (получила дозированно 10 науплиусов в некоторые гидранты);

Бланк 7. Колония № 1-8 (2016) – через 4 ч после кормления;

Бланк 11. Колония № 8-6 (2016) повторно – через 1 ч после кормления (получила дозировано 12 науплиусов), спустя шесть дней после первой съёмки;

Бланк 16. Колония № 5-7 (2016) – спустя 3 дня голодания.

Также высчитали долю покоя в работе распределительной системы по числу модулей столона, в которых не было ГПТ на момент регистрации, от общего их количества в столоне (табл. 4).

Таблица 4. Характеристики исследованных колоний и показатели динамики гидроплазматических течений в них, полученные методом визуального посегментного сканирования модулей столона. Дозированное кормление (доз.) означает захват определённого числа науплиусов конкретными гидрантами.

№ сканирования ГПТ (бланка)	№ колонии	Дата сканирования	t, °C	Длина столона, мм	Число побегов	Время от начала кормления до начала регистрации, ч	Начальная концентрация науплиусов, экз/мл	Доля ГПТ, %							Доля покоя, %
								Ненасыщенных (+) ГПТ	Насыщенных (+) ГПТ	Всего (+) ГПТ	Ненасыщенных (-) ГПТ	Насыщенных (-) ГПТ	Всего (-) ГПТ	Всего ГПТ	
1	8-6 (2016)	15 июля 2016	14	20.6	6	4.5	2.1	8.5	1.4	9.9	7.5	0.2	7.7	17.6	82.4
4	2-5 (2016)	17 июля 2016	14.3	27.9	7	3	10 экз. доз.	6.2	32.3	38.5	14.0	20.6	34.6	73.1	26.9
7	1-8 (2016)	19 июля 2016	13.8	23.1	7	4	1.6	3.9	9.8	13.7	9.1	8.1	17.2	30.9	69.1
11	8-6 (2016)	21 июля 2016	14.2	24	7	1	12 экз. доз.	4.2	8.6	12.8	7.8	11.7	19.5	32.3	67.7
16	5-7 (2016)	24 июля 2016	13.7	22.4	7	72	2.3	3.9	8.9	12.8	13.9	4.9	18.8	31.6	68.4

3. РЕЗУЛЬТАТЫ

По внешнему виду столоны колоний *D. pumila* на естественном субстрате прямолинейны и однородны, без расширений и сужений. Изучение под микроскопом живых колоний, выращенных на стёклах, позволяет выявить очевидную неоднородность в толщине ценосарка в дистальной части столона, а также перемещения гидроплазмы в гастроваскулярной полости ценосарка. Цейтраферная микровидеосъёмка дополнительно позволяет обнаружить и изучать пульсации ценосарка – ценный источник информации о функциональной морфологии колониальных гидроидов.

3.1. Рост и пульсации столонов *Dynamena pumila* в стандартных условиях

Верхушка роста столона – терминальная часть столона, отличающаяся расширением ценосарка в пределах перисаркальной трубки (рис. 1). Протяжённость растущей верхушки обычно около 0.3 мм, но может быть у разных столонов и больше (до 0.7 мм), и меньше (до 0.15 мм).

При ускоренном воспроизведении видеозаписи обнаруживается, что верхушка ритмично пульсирует, продвигаясь вперёд. Заметнее всего ростовые пульсации апикальной (торцевой) части, которые выражаются в попеременных впячиваниях и выпячиваниях полусферического торца[10] верхушки столона с одновременным продвижением вперёд. При впячивании апекса ценосарк обычно не отделяется от перисарка и пульсирует вместе с ним, но иногда при сильных впячиваниях может отлипать от тончайшего перисарка на его конце, который при этом образует складки, хорошо различимые в проходящем свете. Выпячивание сопровождается продвижением вперёд дистального участка верхушки позади полусферического торца и утончением эпидермы апекса.

Гастроваскулярная полость в дистальной части верхушки роста обычно узкая, но время от времени она расширяется со стороны расположенной позади неё обширной полости проксимальной части верхушки, и вместе с гидроплазмой сюда поступают частицы пищи.

Проксимальная часть верхушки выглядит как «груша» с обширной полостью и неутолщёнными стенками ценосарка, прилегающими к перисарку (рис. 1). Пульсации этой части верхушки происходят не только во фронтальной, но и в дорсовентральной

[10] Зона 1 на рис. 1.

плоскости, перпендикулярной субстрату, что было показано нами ранее на гидроиде *G. loveni* (Marfenin, Dementyev, 2017). На видео, снятом сбоку, видно, что верхняя (дорсальная) сторона ценосарка местами оседает, не отставая от перисарка, т.е. увлекая ещё тонкий перисарк за собой. Благодаря этому, объём полости проксимального участка верхушки роста может меняться, а сама верхушка роста способна, пульсируя, участвовать в перемещении гидроплазмы в колонии, при этом частицы пищи поступают в слепой конец гастроваскулярного канала (Marfenin, Dementyev, 2017).

Период ростовой пульсации P_{GP} в стандартных условиях (26±1‰, 15±1°C, стоячая вода), определённый для культуры *D. pumila*, составляет 13.2±0.4 мин, амплитуда A_{GP} равна 34.5±0.7 мкм. Прирост за 1 ч M_{GP} составляет 54.6±10.7 мкм/ч, а за одну пульсацию m_{gp} – 14.3±0.4 мкм/ч (табл. 5).

Ростовые пульсации стабильны в течение длительного периода времени. На исследованных нами временах различия между первыми четырьмя часами съёмки и последующими (табл. 5, рис. 9) не являются достоверными ($p > 0.05$).

У разных колоний могут быть существенные различия в скорости роста и амплитуде пульсаций (рис. 9). Однако при усреднении данных по нескольким колониям происходит, во-первых, сглаживание различий между колониями и, во-вторых, увеличение вариабельности значений (в ошибке среднего – *SE*).

Фаза расширения верхушки до максимума составляет по времени 9.25% от общего цикла ростовой пульсации, что в абсолютных значениях равно 1.22 мин при периоде в 13 мин. Фаза сжатия в два раза меньше по продолжительности по сравнению с фазой расширения и составляет 4.38% или 0.58 мин. Фаза покоя, когда верхушка не растёт вперёд, но и не отступает от перисарка, составляет 86.37% или 11.40 мин (табл. 6).

Промежуточные пики расширения у *D. pumila* выражены слабо. Изредка ростовая пульсация включает в себя сначала несильное расширение, потом слабое сжатие, затем сильное расширение и сильное сжатие. Однако большинство пульсаций *D. pumila* имеют одну большую фазу расширения, иногда с небольшими плато, но без сжатия.

Помимо 10 растущих колоний, нами в течение долгого времени были отсняты две нерастущие, продолжавшие, однако, активно пульсировать: эпизоды 147 (2015) и 155 (2015). Параметры их пульсаций ниже аналогичных в растущих колониях и достоверно отличаются от последних ($p < 0.01$ для P_{GP}, A_{GP}, M_{GP}, m_{gp}). В нерастущих колониях P_{GP} составляет 11.4±0.5 мин (выборка: $n = 94$), A_{GP} – 23.9±1.1 мкм ($n = 94$), прирост за час и за одну пульсацию фактически отсутствует: m_{gp} – 0.5±0.5 мкм ($n = 92$).

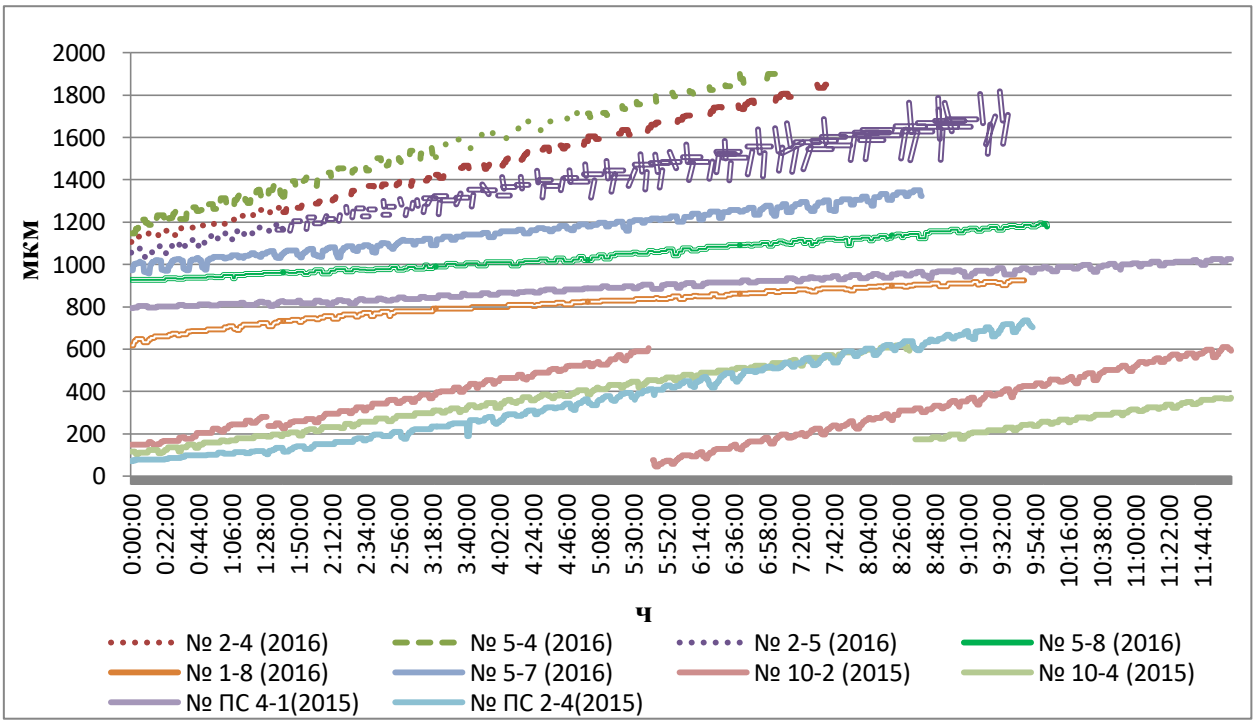


Рис. 9. Динамика роста столонов десяти колоний *D. pumila* в контроле (26±1‰, 15±1°C, стоячая вода) в течение длительного времени. Начальные позиции графиков выбраны произвольно для упрощения сравнения кривых. Разрывы графиков роста колоний № 10-2 (2015) и 10-4 (2015) связаны со сдвигами кадра во время съёмки. Ростовые пульсации не прекращается в течение длительного времени.

Таблица 5. Стабильность ростовых пульсаций при длительных съёмках (в первой и второй половине ночи). Первая часть эпизодов всегда составляет 4 ч, вторая – от 4 до 10 ч. Ниже параметры латеральных пульсаций первого модуля столона. Сечение *D1* дальше от верхушки столона, чем *D2*.

Ростовые пульсации						
Время съёмки	P_{GP}	*n*	A_{GP}	*n*	m_{gp}	*n*
Вся съёмка	13.2±0.4	485	34.5±0.7	483	14.3±0.4	457
Первая часть эпизодов (0-4 ч)	13.4±0.6	194	33.0±1.2	194	14.4±0.8	182
Вторая часть эпизодов (4-10 ч)	13.0±0.5	291	35.5±0.8	289	14.3±0.7	275
Латеральные пульсации						
Просвет ценосарка	$P_{trp\,D}$	*n*	$A_{trp\,D}$	*n*		
D1	12.7±0.5	157	27.2±1.4	184		
D2	13.2±0.5	152	29.8±1.5	176		

Таблица 6. Соотношение фаз пульсаций верхушки ($GP_{\%}$) и первого модуля ($D1_{\%}$ и $D2_{\%}$) столона *D. pumila* друг к другу (%)

Фаза пульсаций	%	Средняя продолжительность фазы, мин
(+)$GP_{\%}$	9.25	1.22
(-)$GP_{\%}$	4.38	0.58
(0)$GP_{\%}$	86.37	11.40
(+)$D1_{\%}$	7.49	0.95
(-)$D1_{\%}$	7.83	0.99
(0)$D1_{\%}$	84.68	10.72
(+)$D2_{\%}$	7.85	1.04
(-)$D2_{\%}$	8.03	1.06
(0)$D2_{\%}$	84.12	11.11

Участок ценосарка за верхушкой отличается самыми сильными поперечными пульсациями по всему столону. Обычно диаметр ценосарка здесь меньше диаметра перисарка, т.е. между ними есть зазор, который то увеличивается при поперечном сжатии трубки ценосарка, то уменьшается при его расширении вплоть до исчезновения. Одновременно и просвет полости ценосарка то уменьшается до полного исчезновения, то расширяется до максимума, определяемого диаметром перисарка за вычетом толщины стенок ценосарка. Иногда сжатие ценосарка происходит поступательно от центра колонии к верхушке роста. Одновременно на видео ясно видны продольные колебания трубки ценосарка, обусловленные продольными колебаниями самой верхушки, что хорошо заметно, когда в кадре оказывается и сама верхушка, хотя бы её проксимальная часть, и следующий за ней участок ценосаркальной трубки, не имеющий постоянного контакта с перисарком.

Латеральные пульсации ценосарка первого модуля столона (табл. 5) происходят ритмично в двух сечениях *D1* и *D2*. Период и амплитуда пульсаций в двух сечениях статистически достоверно не различаются ($p > 0.05$). Амплитуда латеральных пульсаций достоверно ниже амплитуды ростовых пульсаций ($p < 0.01$), периоды P_{GP} и $P_{trp\ D}$ значимо не различаются ($p > 0.05$). Фаза расширения ценосарка столона занимает 7.49-7.85% всего цикла пульсации, что составляет около 1 мин. Фаза сжатия занимает около 7.83-8.03% цикла – тоже около 1 мин, т.е. фазы расширения и сжатия латеральных пульсаций равны по продолжительности. Фаза покоя длится около 11 мин и охватывает 84.12-84.68% времени всей пульсации.

В последующих от верхушки модулях столона амплитуда поперечных пульсаций ценосаркальной трубки меньше по сравнению с нулевым модулем (Марфенин, Дементьев, 2017). По всему столону, за исключением нескольких дистальных модулей, поперечные пульсации незначительны и более хаотичны, однако они свидетельствуют о *сохранении эластичности ценосаркальной трубки*, хоть и не такой сильной, как в нулевом и первом модулях.

Поскольку на прозрачных участках ценосарка видны отдельные клетки, можно судить о продольном смещении слоя клеток и движении отдельных независимых клеток внутри слоя. Мы смогли проследить перемещение пласта клеток по отдельным неокрашенным естественным включениям в клетки в режиме непрерывной съёмки. Оказалось, что ценосаркальная трубка пульсирует не только поперёк, но и продольно с периодом, совпадающим с периодом ростовых пульсаций. Продольные колебания значительно уменьшаются уже в первом модуле, а во втором, третьем, четвёртом модулях столона остаются примерно одинаковыми. Смещение за верхушкой роста уменьшается с каждым модулем по мере отдаления от неё (Марфенин, Дементьев, 2018а).

3.2. Опреснение

Сравнение параметров роста и функционирования распределительной системы *D. pumila* при различных значениях солёности выявило ряд отличий в исследуемых режимах эксперимента.

В контрольной серии (при 26‰) все столоны растут, но прирост за 1 ч и ростовые пульсации не одинаковы (рис. 10*А*). Контрольная серия побегов оказалась неоднородной, что проявилось в различной ритмике ростовых пульсаций (рис. 10*Б*). На (рис. 10) специально приведены ростовые пульсации всех колоний, так как нам удалось наблюдать весь спектр возможных ростовых пульсаций верхушек от нерастущих до интенсивно растущих. Но даже при такой неоднородности используемым методом возможно выявить достоверные различия между сериями. Даже на слабо растущих побегах удаётся обнаружить разную реакцию на солёность, выражающуюся в значениях периода и прироста. У большинства колоний рост сопровождается характерными стадиями: выдвижением вперёд, остановкой, частичным возвращением назад. У некоторых колоний фаза выдвижения вперёд верхушки роста происходит в два этапа. Также в контроле есть примеры ступенчатого роста без возвратной фазы пульсации.

При 20‰ период и амплитуда ростовых пульсаций мало отличаются от контрольной серии (приложение 1.1, 1.2, рис. 11)[11]. *Период ростовых пульсаций* (P_{GP}) верхушек побегов и столонов при опреснении с 26‰ до 15‰ имеет тренд к возрастанию, но он недостоверен ($p > 0.05$). Однако P_{GP} двукратно возрастает при 10‰ по сравнению с большей солёностью ($p < 0.01$). При 10‰ как в столонах, так и в побегах период ростовых пульсаций по сравнению с 15‰ становится больше, а прирост за 1 ч – достоверно меньше (приложение 1.1, 1.2, рис. 11). Характер пульсаций меняется. Они становятся ступенчатыми с весьма варьирующим периодом. Исчезает фаза сжатия – попятного движения верхушки.

Амплитуда ростовых пульсаций (A_{GP}) столона снижается при 10‰ примерно в 10 раз ($p < 0.01$) по сравнению с данными при большей солёности, однако в побеге подобного не происходит (рис. 11). При 15‰ средние значения амплитуды ростовых пульсаций столона становятся меньше в сравнении с колониями, содержавшимися при 26‰ и 20‰, но эти отличия статистически недостоверны ($p > 0.05$). Однако уменьшение амплитуды ростовых пульсаций побега при понижении солёности от 20 до 15‰ статистически достоверно ($p < 0.01$).

Прирост за 1 ч (M_{GP}) верхушек побегов и столонов также почти на порядок снижается при 10‰, но это различие недостоверно ($p > 0.05$), а в случае столона M_{GP} может становиться отрицательным, что означает отслоение мягких тканей верхушки от перисарка. Поскольку этот показатель является аккумулятивным, т.е. объединяющим промежуточные приросты за один акт пульсаций, то можно ожидать, что он в большей мере отражает реакцию ростовых пульсаций, чем каждое из них по отдельности. Однако при сравнении приростов по усреднённым ростовым пульсациям используются существенно бóльшие выборки, чем при сравнении приростов за час. В итоге усреднённые данные по отдельным ростовым пульсациям оказываются точнее, чем усреднённые по приросту за час, о чём можно судить по стандартным ошибкам среднего. *Прирост за одну ростовую пульсацию* (m_{gp}) достоверно не изменяется при 20‰ при сравнении с контролем, однако значимо снижается ($p < 0.01$) в 1.5 раза при опреснении до 15‰ как в побеге, так и в столоне (рис. 11). При дальнейшем опреснении до 10‰ прирост за одну ростовую пульсацию в столоне уменьшается ещё в семь раз, однако в побеге значимо не изменяется ($p > 0.05$). Побеги могут продолжать расти даже при 10‰, однако прирост заметно снижается. Уменьшение прироста в столоне сопровождается увеличением разброса значений этого показателя: одни столоны уже остановились, а другие ещё нет,

[11] Здесь и далее громоздкие таблицы с количественными значениями измеряемых параметров и величиной выборки вынесены в приложение 1.

т.е. в результатах зафиксирован момент перехода из одного состояния (растущего) в другое (нерастущее).

В воде с солёностью 15‰ у трёх колоний рост верхушки столона регистрировали продолжительно: от 8 до 12 ч (рис. 12). В двух случаях из трёх рост продолжался 3-4 ч, затем прирост прекращался при сохранении пульсации верхушки. Отрицательный прирост в данном случае означает отделение ценосарка на апексе верхушки от перисарка. Однако в одном случае (колония № 4-1 (2015)) рост в течение всех 12 ч при 15‰ был линейным с сохранением отчётливого ритма пульсаций верхушки столона. Ритмичность пульсации сохранялась и у двух нерастущих верхушек.

Период латеральных пульсаций ($P_{trp\ D}$) в первом модуле побега проявляет недостоверную тенденцию к возрастанию (10.8 → 9.7 → 12.3 → 14.8 мин), а *амплитуда латеральных пульсаций* ($A_{trp\ D}$) в побеге достоверно уменьшается в последовательности опреснения (34.9 → 23.2 → 22.6 → 18.5 мкм). В столоне период латеральных пульсаций при опреснении постепенно увеличивается двукратно; даже с учётом больших вариаций его значения при 15‰ и 10‰, это существенное возрастание периода достоверно ($p < 0.01$). Амплитуда латеральных пульсаций ценосарка в первом модуле столона остаётся неизменной при 26, 20 и 15‰, а при 10‰ значительно уменьшается ($p < 0.05$) (приложение 1.3, 1.4, рис. 13).

При опреснении возрастает *фаза покоя латеральных пульсаций* (0)$D1_{\%}$ и (0)$D2_{\%}$ и ГПТ (0)$HF_{\%}$ как в побеге, так и в столоне (приложение 1.3, 1.4), что может свидетельствовать о снижении пропульсаторной активности.

ГПТ, зарегистрированные в первом модуле столонов, не различаются при разной солёности по периоду P_{HF} (рис. 14). Амплитуда A_{HF} варьирует: так, у колонии № 4-1 (2015) амплитуда ГПТ меньше при солёности 15 и 10‰ (в эпизодах 142, 144, 146, 148 – 2015 года). Однако у этой же колонии через сутки в повторной проводке по уменьшаемой солёности (эпизоды 157, 159, 161, 163) не обнаружено явного последовательного уменьшения амплитуды ГПТ (приложение 1.4).

Скорость ГПТ в первом модуле столонов проявляет слабую и недостоверную тенденцию ($p > 0.05$) к снижению по мере опреснения, а в побегах перемещение гидроплазмы почти прекращается при опреснении от 15‰ до 10‰ (рис. 15*А*).

Протяжённость перемещённой гидроплазмы (Z) в первом модуле столонов достоверно не различается ($p > 0.05$) при различной солёности, а в побеге этот параметр заметно уменьшается по мере опреснения, сходя на нет при 10‰ (рис. 15*Б*). Также и расчётный объём перемещённой гидроплазмы не меняется при опреснении в столоне, но снижается в побеге (приложение 1.3, 1.4, рис. 15*В*). В побегах (но не в столонах)

протяжённость непрерывного перемещения частиц и вычисленный объём перенесённой гидроплазмы за единицу времени (*V*) становятся меньше как в направлении к верхушке (+), так и от неё (-) (приложение 1.3).

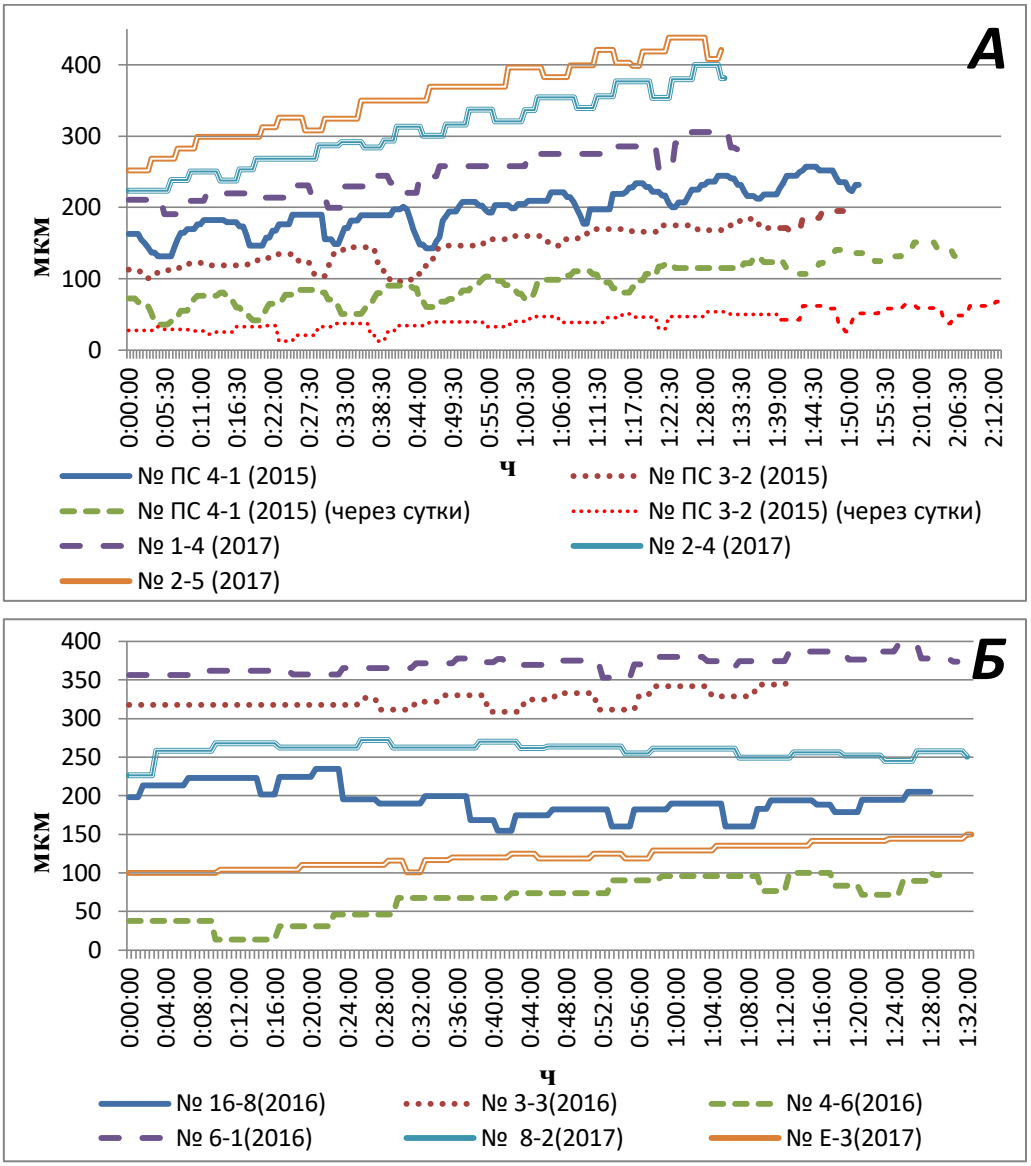


Рис. 10. Ростовые пульсации верхушек столонов (*А*) и побегов (*Б*) колоний, использованных в эксперименте с опреснением, в контроле (26±1‰, 15±1°С). Начальные позиции графиков выбраны произвольно для упрощения сравнения кривых.

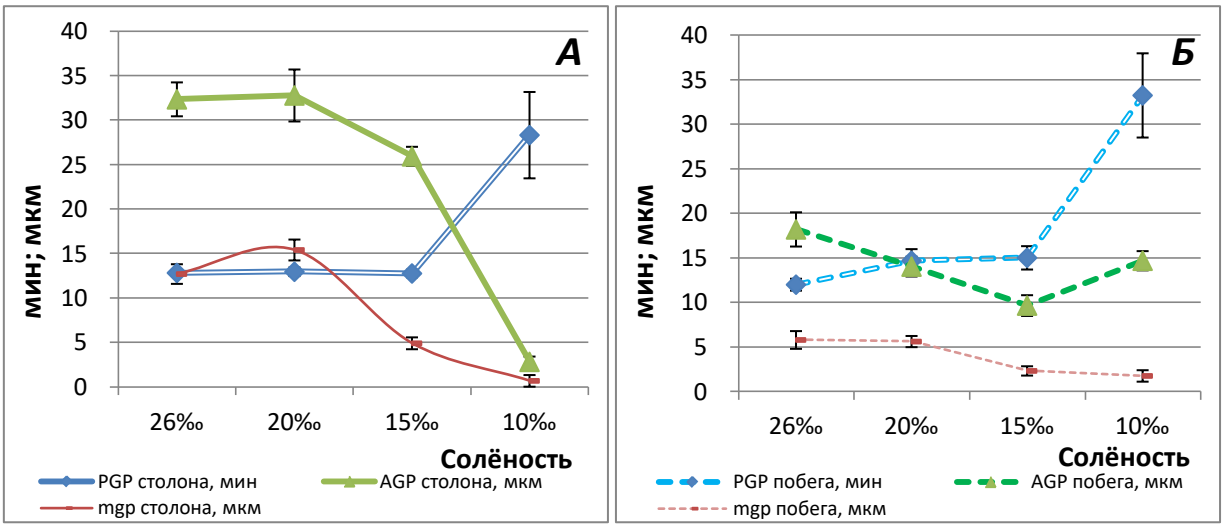


Рис. 11. Период, амплитуда, прирост за цикл ростовых пульсаций верхушки столона (*А*) и побега (*Б*) *D. pumila* в сравнении при различной солёности.

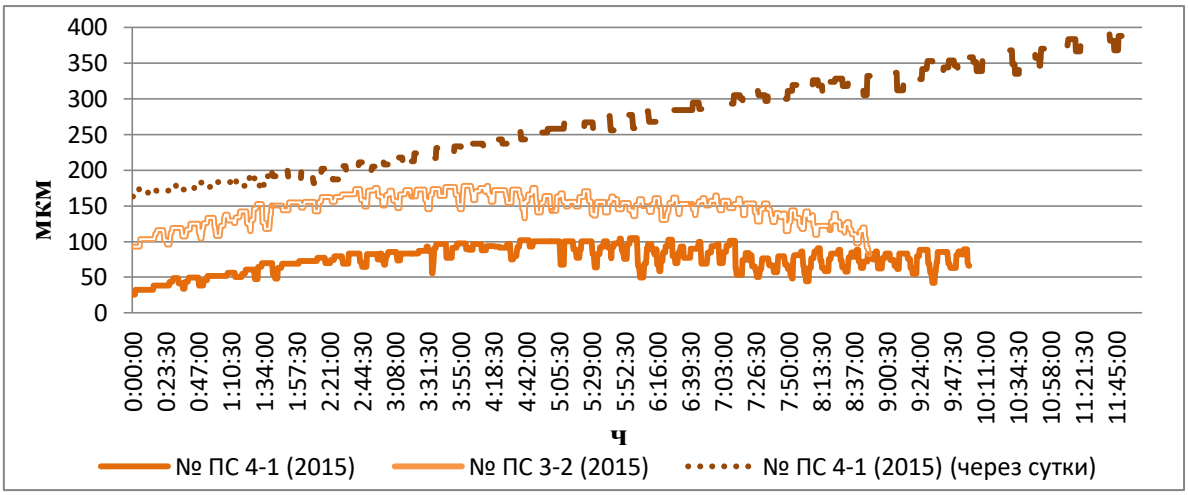


Рис. 12. Ростовые пульсации и рост столонов трёх колоний *D. pumila* при 15‰ в течение 8-12 ч. Ростовые пульсации не прекращаются в течение длительного времени (даже без прироста).

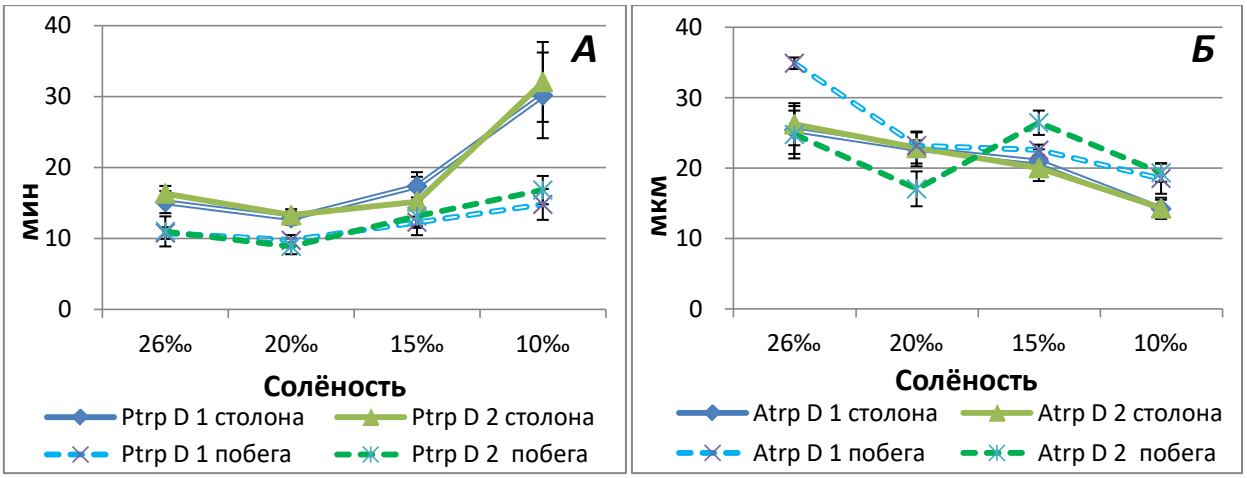


Рис. 13. Воздействие солёности на период (*А*) и амплитуду (*Б*) латеральных пульсаций первого модуля столона и побега *D. pumila* в сравнении.

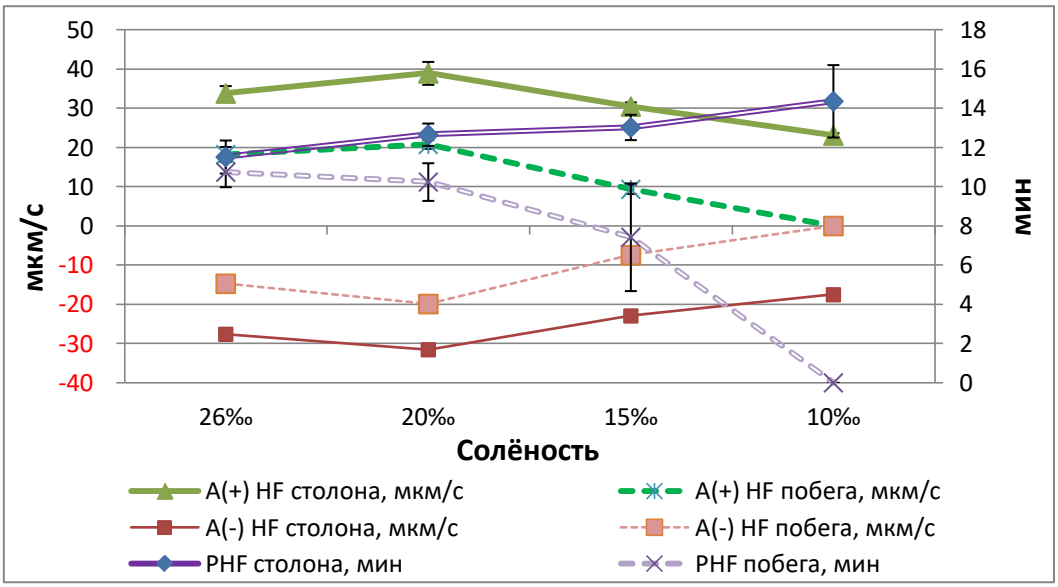


Рис. 14. Воздействие солёности на ГПТ в первом модуле столона и побега *D. pumila*.

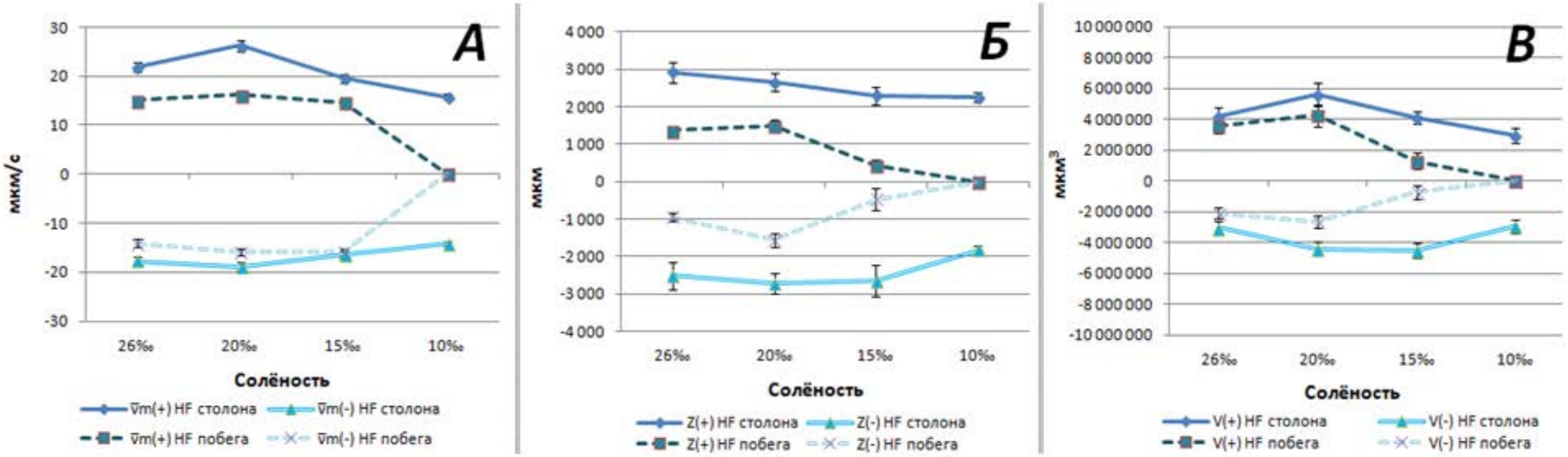


Рис. 15. Воздействие солёности на среднюю скорость ГПТ (*А*), протяжённость пробега частиц (*Б*) и объём перенесённой гидроплазмы (*В*) в столонах и побегах *D. pumila* в сравнении.

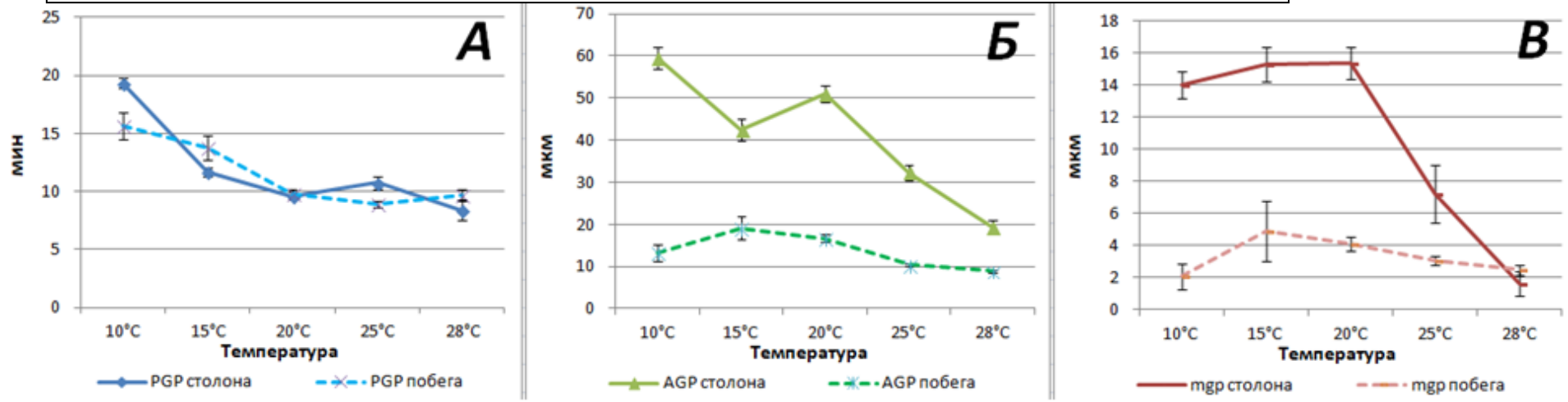


Рис. 16. Воздействие температуры на период (*А*), амплитуду (*Б*) и прирост (*В*) ростовых пульсаций верхушки столона и побега *D. pumila* в сравнении.

3.3. Температура

Сравнение средних значений параметров роста и работы распределительной системы *D. pumila* при различных значениях температуры выявило ряд отличий в пяти исследуемых температурных режимах эксперимента: 10, 15, 20, 25 и 28°C.

Средние значения периода ростовых пульсаций (P_{GP}) верхушек столонов и побегов (приложение 1.5, 1.6, рис. 16) уменьшаются при повышении температуры воды с 10 до 28°C, т.е. пульсации становятся чаще. Эти различия *для столонов* статистически значимы ($p < 0.01$) для большинства попарных сравнений температур, исключая лишь переход от 20 до 25°C ($p > 0.05$).

Для побегов достоверные различия P_{GP} получены при значениях температуры 15 и 20°C ($p < 0.01$), в то же время небольшое уменьшение периода при нагревании с 10 до 15°C оказалось недостоверным ($p > 0.05$). При температурах 20, 25 и 28°C период ростовых пульсаций остаётся в пределах 9-10 мин.

Следовательно, период ростовых пульсаций уменьшается лишь при повышении температуры воды с 10 до 15°C у столонов и с 10 до 20°C у побегов. При дальнейшем повышении температуры до 28°C период ростовых пульсаций верхушек столонов и побегов остаётся постоянным и составляет примерно 9-10 мин (приложение 1.5, 1.6, рис. 16).

Средние значения P_{GP} у верхушек столонов и побегов достоверно различаются между собой при 10 и 25°C ($p < 0.01$), а при остальных температурах различие между ними недостоверно ($p > 0.05$) (приложение 1.5, 1.6, рис. 16).

Среднее значение амплитуды ростовых пульсаций (A_{GP}) изменяется при повышении температуры. У столонов имеется достоверная ($p < 0.05$) тенденция к снижению A_{GP} в диапазоне температур от 10 до 28°C, хотя при 20°C происходит увеличение A_{GP} (рис. 16). У побегов увеличение A_{GP} происходит при переводе колоний из 10 в 15°C, а затем при дальнейшем повышении температуры снижается, но эти изменения достоверны лишь в диапазоне 20-28°C ($p < 0.01$). Максимальное среднее значение A_{GP} у побегов отмечено при 15°C и составляет 19.1±2.7 мкм, а у столонов при 10°C и достигает 59.5±2.5 мкм. Амплитуда пульсаций верхушки столона больше таковой побега примерно в 2-4 раза при одинаковом значении температуры (приложение 1.5, 1.6, рис. 16).

Прирост был измерен у побегов и столонов двумя способами: за 1 ч (M_{GP}) и за один цикл пульсации (m_{gp}). Хотя оба способа описывают один и тот же процесс роста, всё же m_{gp} удобнее для характеристики прироста, так как благодаря большой выборке удаётся точнее определить достоверность различия показателей при разных температурах. У

столонов прирост достоверно снижается при 25 и 28°C ($p < 0.01$), а у побегов не обнаружено достоверной зависимости m_{gp} от температуры, видимо, из-за недостаточной выборки (приложение 1.6, рис. 16). Столоны растут значительно быстрее, чем побеги: величина прироста за 1 ч при 10-20°C у столонов в 4-5 раз больше, чем у побегов (приложение 1.5, 1.6, рис. 16).

При исследованных температурах фаза покоя ростовых пульсаций остаётся неизменной и составляет 80-90% как в побеге, так и в столоне.

Побеги и столоны в отдельных случаях могут продолжать расти даже при 28°C, хотя средний прирост столонов достоверно ($p < 0.01$) снижается по сравнению с 25°C. В качестве примера можно привести колонии № 7-1 (2017) и № 8-10 (2017), сохранившие стабильные пульсации и рост верхушки побега при указанной температуре в течение всего семичасового срока регистрации (эпизоды № 102/2017 и № 112/2017 соответственно).

Итак, подводя итог анализа полученных результатов пульсаций верхушек роста побегов и столонов, можно констатировать, что при повышении температуры от 10 до 28°C P_{GP} сокращается, A_{GP} уменьшается, а m_{gp} существенно уменьшается только у столонов.

Средняя *величина просвета ценосарка* (без учёта амплитуды латеральных пульсаций) не изменяется при повышении температуры воды от 10 до 28°C. Усреднённые значения просвета ценосарка столонов остаются постоянными в первом модуле при всех значениях температур, и в фазе максимума при расширении, и в фазе минимума при сжатии (рис. 17). Небольшое различие между *D1* и *D2* объясняется тем, что конфигурация первого модуля отличается от цилиндрической – дистальная часть немного шире по сравнению с проксимальной, что и отражено на графиках, особенно при сравнении средних и максимальных значений в *D1* и *D2*.

Период латеральных пульсаций (P_{trp}) в первом модуле побегов достоверно снижается ($p < 0.01$) при изменении температуры с 10 до 15°C, а далее при 20, 25 и 28°C различается незначительно ($p > 0.05$). У столонов P_{trp} также снижается при переходе от 10 к 15°C, но это различие недостоверно, зато достоверно ($p < 0.05$) при переходе от 15 к 20°C.

Амплитуда латеральных пульсаций (A_{trp}) при различных значениях температуры в наших опытах различается недостоверно ($p > 0.05$) из-за большого значения ошибки среднего (±*SE*) в диапазоне от 10 до 25°C, но достоверно ($p < 0.01$) снижается при

сравнении результатов при 25 и 28°C для столонов (приложение 1.7, 1.8). Столоны и побеги по амплитуде латеральных пульсаций различаются слабо.

При исследованных температурах фаза покоя латеральных пульсаций (0)$D1_{\%}$ и (0)$D2_{\%}$ не меняется и составляет 80-90% как в побегах, так и в столонах. У столонов при 28°C доля покоя незначительно выше. Доля фаз сжатия и расширения в цикле пульсаций одинаковы и составляют около 6-8%, как у побегов, так и у столонов. Лишь у столонов при 28°C доля активности пульсаций снижается до 4% как в фазе сжатия, так и в фазе расширения, что свидетельствует о снижении активности пульсаций.

Сравнение латеральных пульсаций у побегов и столонов при температурах в диапазоне от 10 до 28°C показывает, что период пульсаций у них реагирует на температуру примерно одинаково (снижается при нагревании), за исключением 28°C, когда P_{trp} столонов увеличивается (впрочем, недостоверно: $p > 0.05$), а побегов остаётся прежним (рис. 18)

Сравнение ростовых и латеральных пульсаций у столонов обнаружило, что период пульсаций примерно одинаково снижается по мере роста температуры от 10 до 25°C, но при 28°C период латеральных пульсаций возрастает, а ростовых – незначительно уменьшается (рис. 19). Обнаружены различия и в амплитуде пульсаций. В то время как амплитуда ростовых пульсаций верхушки столона снижается по мере повышения температуры, амплитуда латеральных пульсаций стенок первого модуля почти не реагирует на повышение температуры до 28°C (рис. 19).

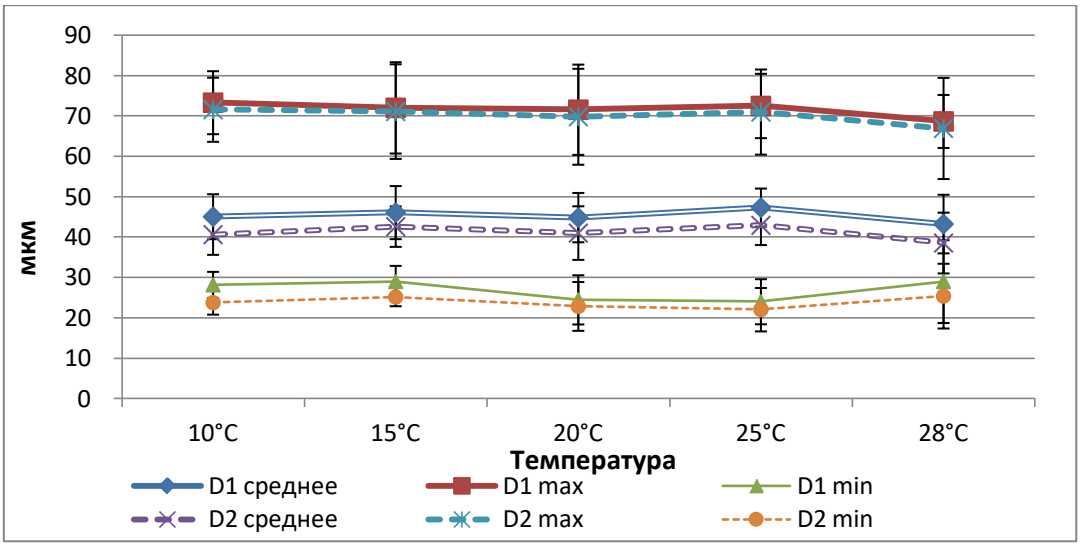


Рис. 17. Диаметры просвета ценосарка в первом модуле столона *D. pumila* при разной температуре.

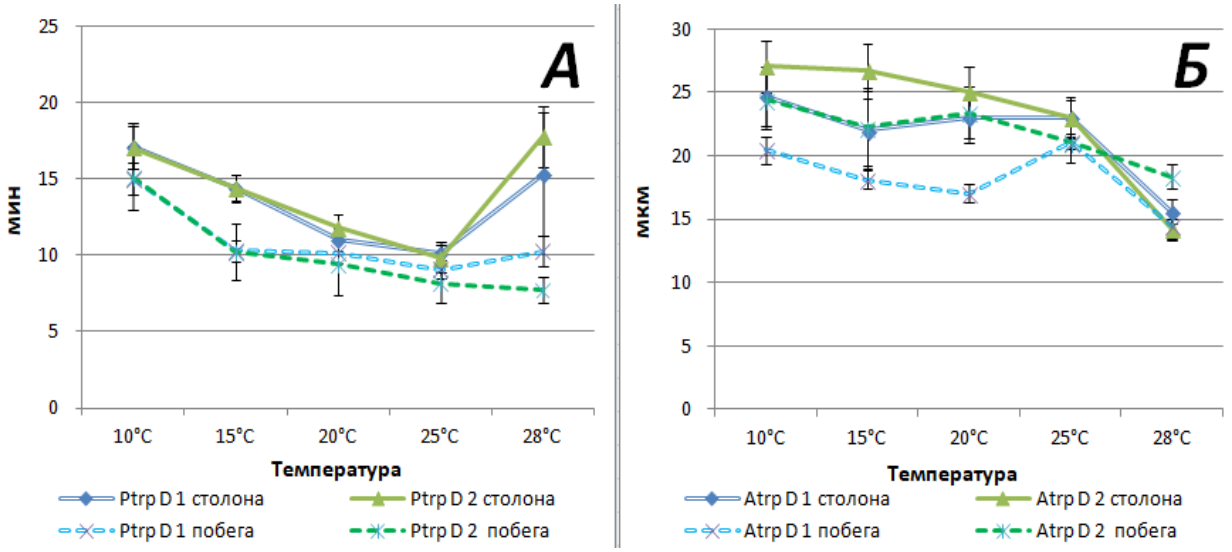


Рис. 18. Сравнение при разной температуре периодов (*А*) и амплитуд (*Б*) латеральных пульсаций побегов и столонов *D. pumila*.

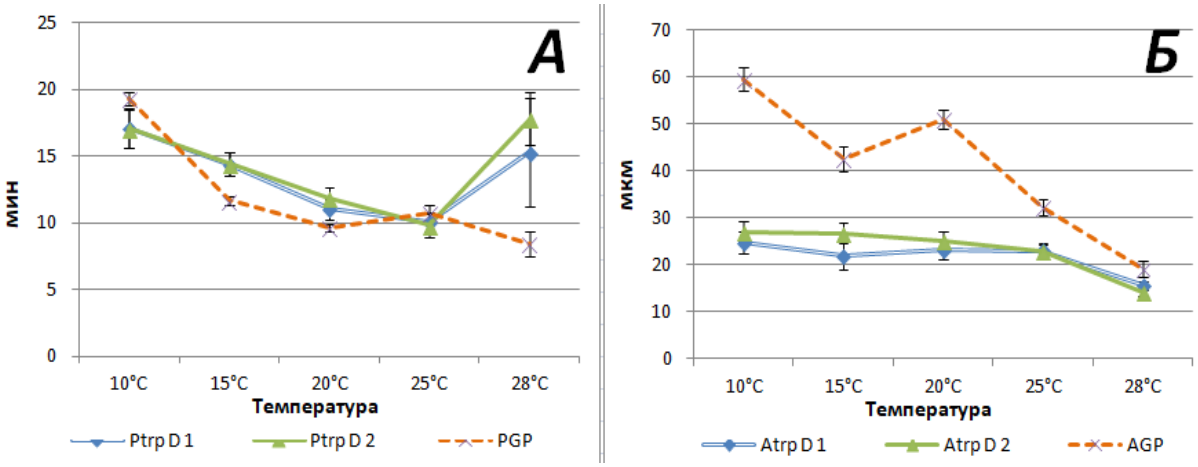


Рис. 19. Сравнение при разной температуре периодов (*А*) и амплитуд (*Б*) ростовых пульсаций верхушки столона и латеральных пульсаций первого модуля столона *D. pumila*.

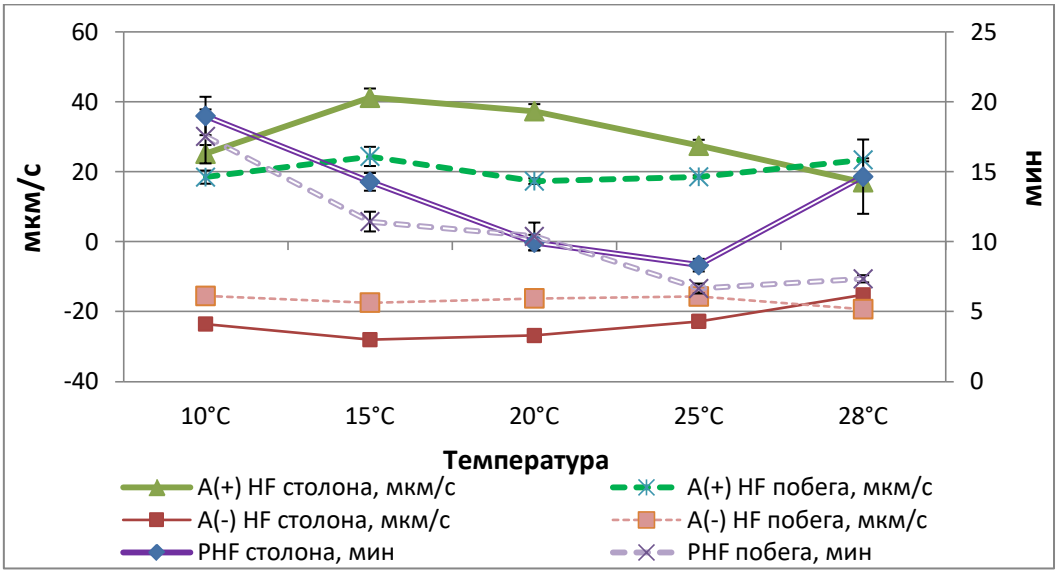


Рис. 20. Воздействие температуры на ГПТ в первом модуле столона и побега *D. pumila*.

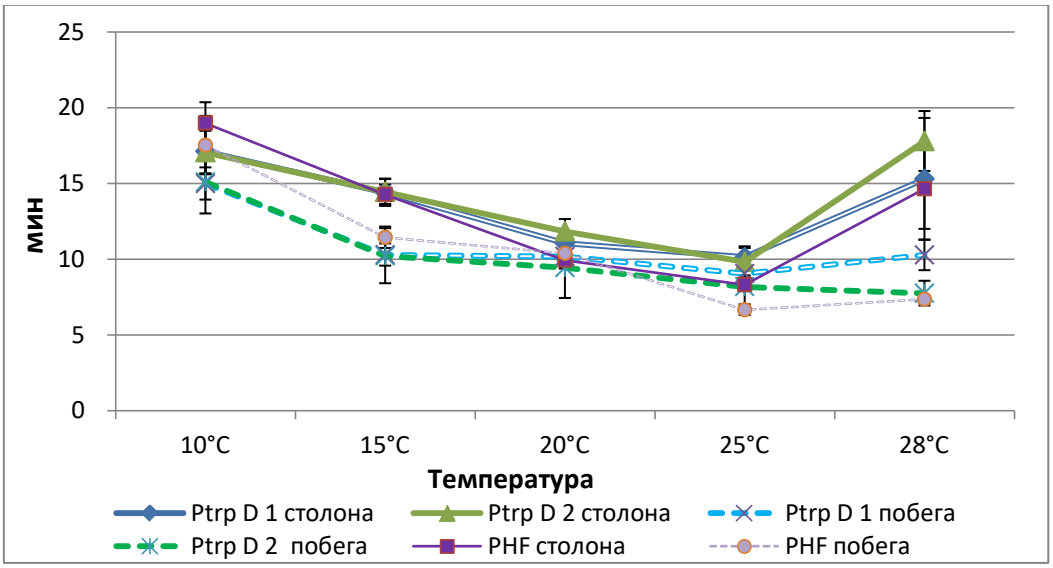


Рис. 21. Сравнение при разной температуре периодов ГПТ и латеральных пульсаций в первом модуле побегов и столонов *D. pumila*.

Период ГПТ (P_{HF}) в первом модуле у столонов и побегов при нагревании морской воды от 10 до 25°С снижается в 2-2.5 раза, однако у столонов P_{HF} затем возрастает при 28°С, а у побегов не увеличивается. Эти различия достоверны ($p < 0.05$) при попарном сравнении P_{HF} по всем пятиградусным интервалам: 10 и 15°С, 15 и 20°С, 20 и 25°С (рис. 20). Вариабельность периодов ГПТ, отражённая в ошибке среднего, невелика, за исключением величины периода ГПТ в столонах при 28°С (приложение 1.7, 1.8).

Реакция P_{HF} на изменение температуры соответствует реакции латеральных пульсаций столона (рис. 21).

В первом модуле столонов *амплитуда ГПТ (максимальная скорость за цикл пульсации)*, направленных к верхушке ($A_{(+)HF}$) и от неё ($A_{(-)HF}$), достигает максимума при 15°С, а при дальнейшем нагревании воды снижается (рис. 20). В побегах такого уменьшения $A_{(+)HF}$ не обнаружено. В них амплитуда ГПТ изменяется по мере повышения температуры незакономерно, а различия между средними значениями амплитуд в заданных температурных диапазонах недостоверны ($p > 0.05$).

Средние значения *амплитуды ГПТ*, направленных к верхушке роста, всегда примерно в 1.5 раза выше, чем у направленных от неё при той же температуре. Вариабельность $A_{(+)HF}$ выше, чем у $A_{(-)HF,}$ и выше, чем у периода ГПТ (приложение 1.7, 1.8). Следовательно, отток от верхушки роста стабильнее, чем приток к ней.

Средняя *скорость* ГПТ ($\bar{v}_{mHF}$) мало зависит от температуры воды (приложение 1.7, 1.8, рис. 22). В столонах $\bar{v}_{mHF}$ выше, чем в побегах, примерно на 20%, а скорость ГПТ к верхушке столона также примерно на 20% больше, чем в противоположном направлении, в то время как в побеге $\bar{v}_{mHF}$ в противоположных направлениях почти равны. Различие $\bar{v}_{mHF}$ между столонами и побегами проявляется также при 28°С, когда $\bar{v}_{mHF}$ в столонах ненамного, но достоверно ($p < 0.05$) уменьшается по сравнению с 10-25°С, а в побегах увеличивается. При 28°С перемещение гидроплазмы в побегах становится более активным, а в столонах – менее активным (рис. 22).

Фаза покоя $(0)HF_{\%}$ преобладает и составляет при 10°С более 50% времени у ГПТ в столонах и более 80% в побегах. По мере повышения температуры доля покоя ГПТ изменяется у столонов и побегов по-разному. В столонах фаза покоя существенно возрастает вплоть до 82% времени при 28°С, а в побегах незначительно сокращается при повышении температуры от 10 до 15°С и затем при дальнейшем повышении температуры не меняется (приложение 1.7, 1.8).

Расчётная протяжённость переноса гидроплазмы ($Z_{(+)HF}$ и $Z_{(-)HF}$) в побегах незначительно зависит от температуры и фактически одинакова в противоположных направлениях, в то время как в столонах эта величина существенно уменьшается по мере

повышения температуры более 15°C (приложение 1.7, 1.8, рис. 22). Протяжённость перемещённой гидроплазмы за один акт однонаправленного ГПТ в столонах в 2-3 раза больше, чем в побегах. Аналогично и расчётный объём перемещённой гидроплазмы ($V_{(+)HF}$ и $V_{(-)HF}$) сильнее зависит в столонах от температуры и больше по величине, чем в побегах.

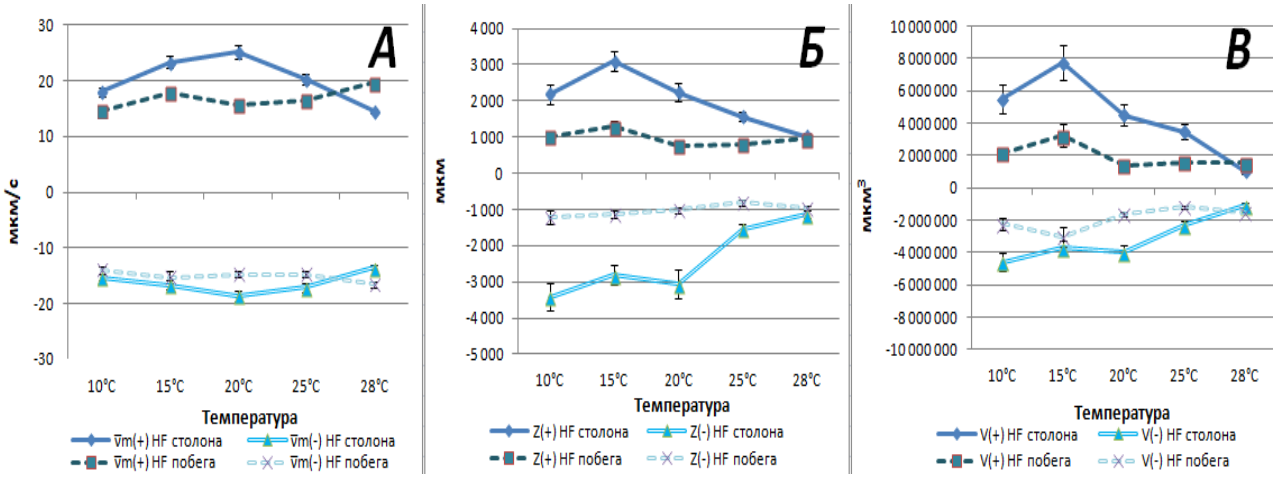


Рис. 22. Воздействие температуры на среднюю скорость ГПТ (*А*), протяжённость пробега частиц (*Б*) и объём перенесённой гидроплазмы (*В*) в столонах и побегах *D. pumila* в сравнении.

Подведём итог воздействия солёности и температуры на *D. pumila* в виде сводных диаграмм (рис. 23), совмещающих реакцию ростовых пульсаций и ГПТ. При опреснении с 26‰ до 15‰ включительно почти все показатели остаются неизменными, кроме прироста (m_{gp}), который начинает снижаться. При 10‰ уменьшается не только прирост, но и амплитуда ростовых пульсаций (A_{GP}), а период ростовых пульсаций (P_{GP}) увеличивается, т.е. пульсации становятся реже. Лишь период ГПТ (P_{HF}) везде остается одинаковым, т.е. он наименее чувствителен к опреснению.

Повышение температуры с 10 до 15°C приводит к уменьшению периодов ростовых пульсаций и ГПТ, при этом A_{GP} снижается, а амплитуда ГПТ $A_{(+)\,HF}$ растёт. Нагревание от 15 до 20°C вызывает только небольшое увеличение средней амплитуды ростовых пульсаций и незначительное снижение периодов (P_{GP} и P_{HF}). Дальнейшее повышение температуры прежде всего приводит к снижению амплитуд ростовых пульсаций и ГПТ, а также к сокращению прироста за цикл (m_{gp}). При 28°C уменьшаются все показатели, т.е. периоды и амплитуды пульсаций, и особенно прирост за цикл. Таким образом, нагревание воды начинает влиять на пульсации ценосарка и систему ГПТ уже при 25°C, но значительно больше при 28°C.

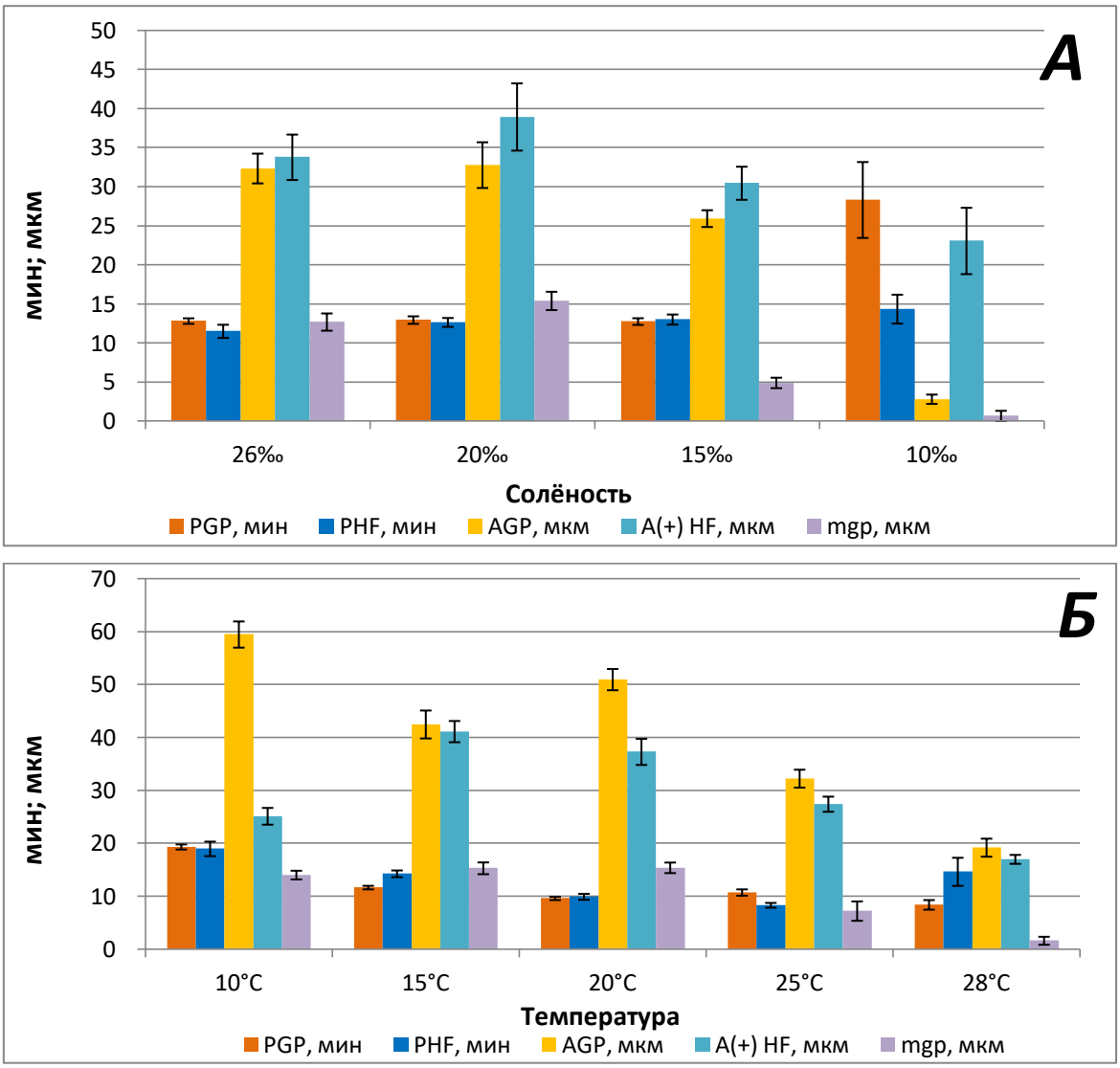


Рис. 23. Воздействие опреснения (*А*) и нагревания (*Б*) на ростовые пульсации верхушки столона и ГПТ в первом модуле столона *D. pumila* в сравнении.

3.4. Осушение

Сравнение основных параметров функционирования распределительной системы колониального гидроида *D. pumila* при осушении до получаса и без него выявило лишь небольшие различия.

Период ростовых пульсаций (P_{GP}) составляет 12.7±1.2 мин в контроле и возрастает до 14.1±1.9 мин после тридцатиминутного осушения. Однако он достоверно не различается ($p > 0.05$) как при сравнении между соседними режимами (контроль и осушение на 5 мин; осушение на 5 и 10 мин и т.п.), так и между результатами продолжительного осушения (на 20 и 30 мин) и контроля.

Амплитуда ростовых пульсаций (A_{GP}) в контроле составляет 26.9±1.7 мкм, снижается после пяти- и двадцатиминутного осушения и опять возрастает после десяти- и тридцатиминутного (приложение 1.9).

Хотя осушение почти не влияет на период и амплитуду ростовых пульсаций, оно приводит к нарушению динамики роста. Под воздействием осушения постепенно исчезает фаза сжатия и так называемого попятного движения верхушки после её выпячивания, а график пульсаций становится всё более ступенчатым с меньшим приростом за один акт пульсации (рис. 24). Доля покоя $(0)GP_{\%}$ возрастает с увеличением продолжительности осушения.

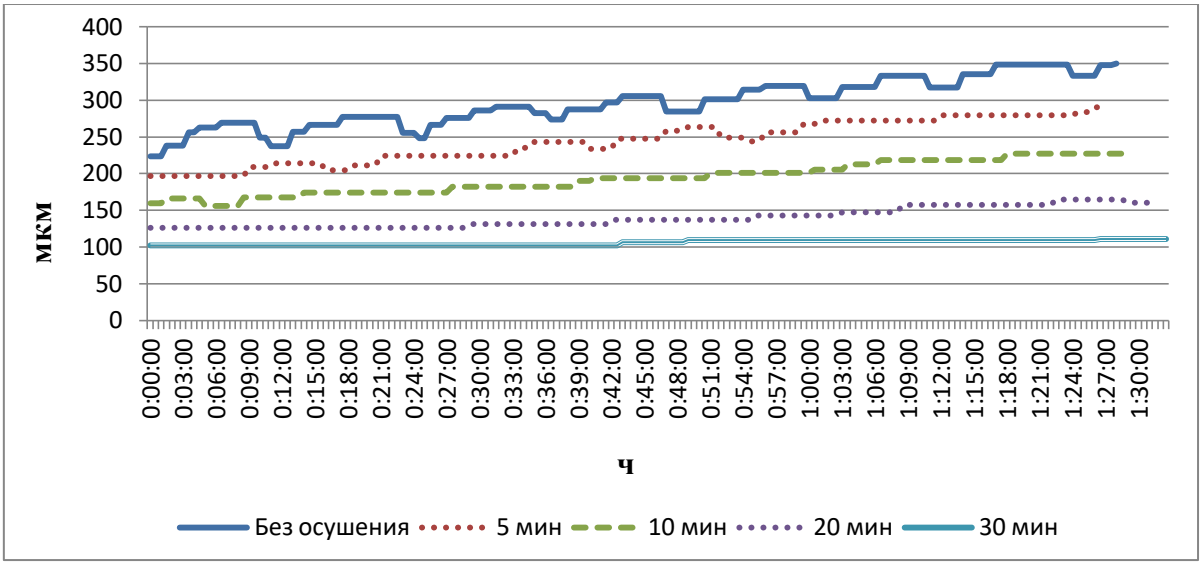


Рис. 24. Динамика ростовых пульсаций верхушки столона колонии № «ПС 8-1 (2017)» в контроле и последовательном ряду осушений (на 5, 10, 20, 30 мин). Температура: 15±1°C. Начальные позиции графиков выбраны произвольно для упрощения сравнения кривых.

Прирост за один цикл ростовых пульсаций (m_{gp}), составлявший в контроле 12.1±1.0 мкм, значимо снижается ($p < 0.01$) после двадцатиминутного осушения до 7.4±0.8 мкм, а после тридцатиминутного – до 3.7±0.7 мкм, хотя при осушении на 5 и 10 мин достоверно не отличается от контроля ($p > 0.05$) (приложение 1.9). *Прирост верхушки за час* (M_{GP}) с большой степенью достоверности ($p < 0.01$) уменьшается с увеличением времени осушения до 20 и 30 мин (приложение 1.9). Судя по этим показателям, значительное снижение роста столонов происходит при увеличении продолжительности осушения от 10 до 20 мин, а также при 30 мин.

Тем не менее, нарушение динамики ростовых пульсаций при тридцатиминутном осушении происходит не всегда. Из восьми колоний, осушенных на 30 мин, три были отсняты в течение всей ночи для определения возможности восстановления нормальной

ритмики ростовые пульсации после относительно длительного стресса. Эти колонии сохранили более-менее ритмичные ростовые пульсации, впрочем, иногда затухающие, но их прирост стал незначительным, т.е. восстановление прироста за 7-9 ч не произошло (рис. 25). Остальные колонии после тридцатиминутного осушения, прослеженные в течение 1.5-2 ч, продемонстрировали слабый ступенчатый характер ростовых пульсаций столонов.

Параметры латеральных пульсаций столона реагируют на осушение (приложение 1.10).

С увеличением продолжительности осушения постепенно и незначительно снижается *период латеральных пульсаций* (P_{trp}) столона, но достоверно значимых различий не обнаружено ($p > 0.05$) (приложение 1.10).

Уменьшается *амплитуда латеральных пульсаций* $A_{trp\ D1}$ с 19.5±1.3 в контроле до 14.6±0.6 после тридцатиминутного осушения ($p < 0.05$). Уменьшение амплитуды в основном происходит при переходе от осушения на 20 мин к 30 мин. (приложение 1.10). Однако величина $A_{trp\ D2}$ соседнего просвета ценосарка фактически одинакова в контроле и при осушении на 20 и 30 мин (приложение 1.10).

Доля покоя в динамике пульсаций ценосарка столона независимо от длительности осушения составляет больше 80% (приложение 1.10).

Период гидроплазматических течений (P_{HF}) слабо снижается при осушении (приложение 1.10), но достоверные различия есть только между осушением на 20 и 30 мин ($p < 0.01$).

Скорость ГПТ, как магистральных $A_{(+)\ HF}$, так и компенсаторных $A_{(-)\ HF}$ возрастает с увеличением продолжительности осушения (приложение 1.10), однако достоверные различия есть лишь между крайними вариантами эксперимента (контроль и тридцатиминутное осушение).

Протяжённость течений Z и *объём перенесённой гидроплазмы V* фактически не зависят от продолжительности осушения в пределах 30 мин (приложение 1.10).

Доля покоя у ГПТ сначала снижается, достигая минимума при осушении на 10 мин, а затем возрастает при 20 и 30 мин (приложение 1.10).

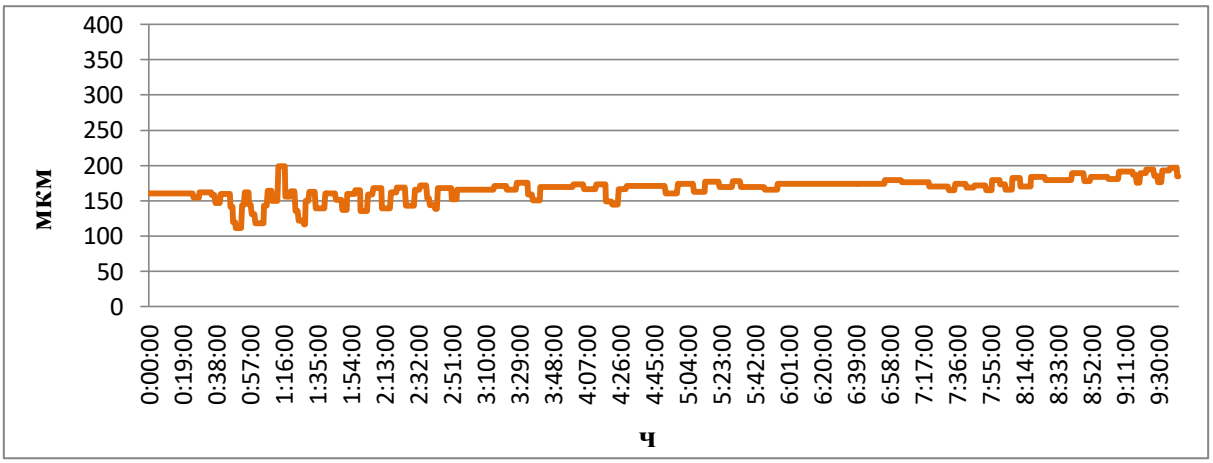


Рис. 25. Динамика ростовых пульсаций верхушки столона колонии № «ПС 10-3 (2017)» после тридцатиминутного осушения, отснятая в течение длительного времени. Ритмика ростовых пульсаций нарушается за время съёмки.

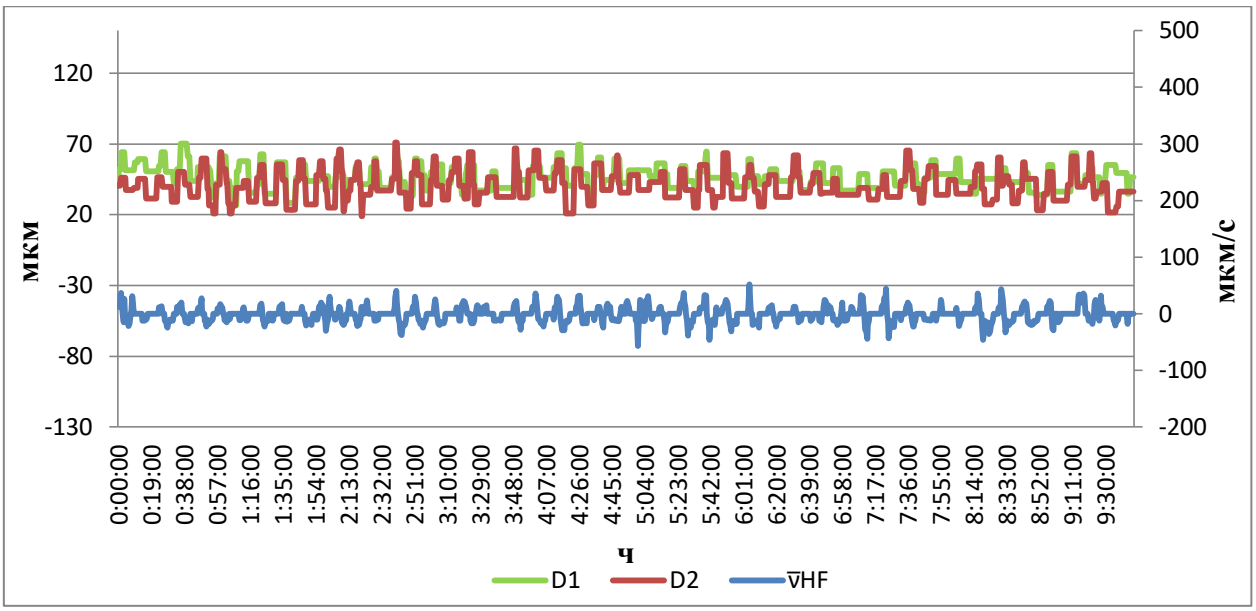


Рис. 26. Динамика латеральных пульсаций и ГПТ в первом модуле столона колонии № «ПС 4-3 (2017)» после тридцатиминутного осушения, отснятая в течение длительного времени. Пульсации просветов столона (*D1*, *D2*) по левой оси *OY* и скорость ГПТ ($\bar{v}_{HF}$) по правой оси *OY*. Латеральные пульсации и ГПТ стабильны и не нарушаются за время съёмки.

В целом, осушение на полчаса не угнетает сколь-либо значительно ГПТ и латеральные пульсации (рис. 26), однако приводит к значительному уменьшению прироста верхушки столона при двадцатиминутной экспозиции по сравнению с контролем.

При осушении на срок 1 ч мы наблюдали особые изменения верхушки и модуля столона. После возвращения осушенной на час колонии обратно в воду происходило её

повреждение. Через несколько минут после возвращения в воду перисарк торцевой части верхушки разрывался, и через образовавшееся отверстие наружу начинали вытекать агрегаты клеток ценосарка (рис. 27). При этом отсутствовали какие-либо пульсации и рост. Из пяти осушенных на 1 ч верхушек подобные изменения были отмечены у четырёх. Верхушка ещё одной колонии по возвращении в воду успела совершить одну пульсацию по направлению вдоль оси столона, после чего остановилась. Ценосарк первого модуля столона после часового осушения также прекращал ритмично пульсировать. Границы просвета гастроваскулярной полости становились неразличимыми, казалось, будто полость заполнена мягкими тканями ценосарка. При этом остатки тканей продолжали двигаться внутри перисарка, как правило, хаотично (рис. 28). В одной из исследованных колоний образовавшаяся клеточная масса направленно двигалась в сторону верхушки роста, по-видимому, продолжая вытекать из деформированного перисарка апикальной части верхушки. Прекращались ГПТ. Поскольку продолжительность съёмок осушенных на 1 ч колоний была всего 1.5-2 ч, мы не можем установить момент остановки деградации и начала регенерации терминальной части столона.

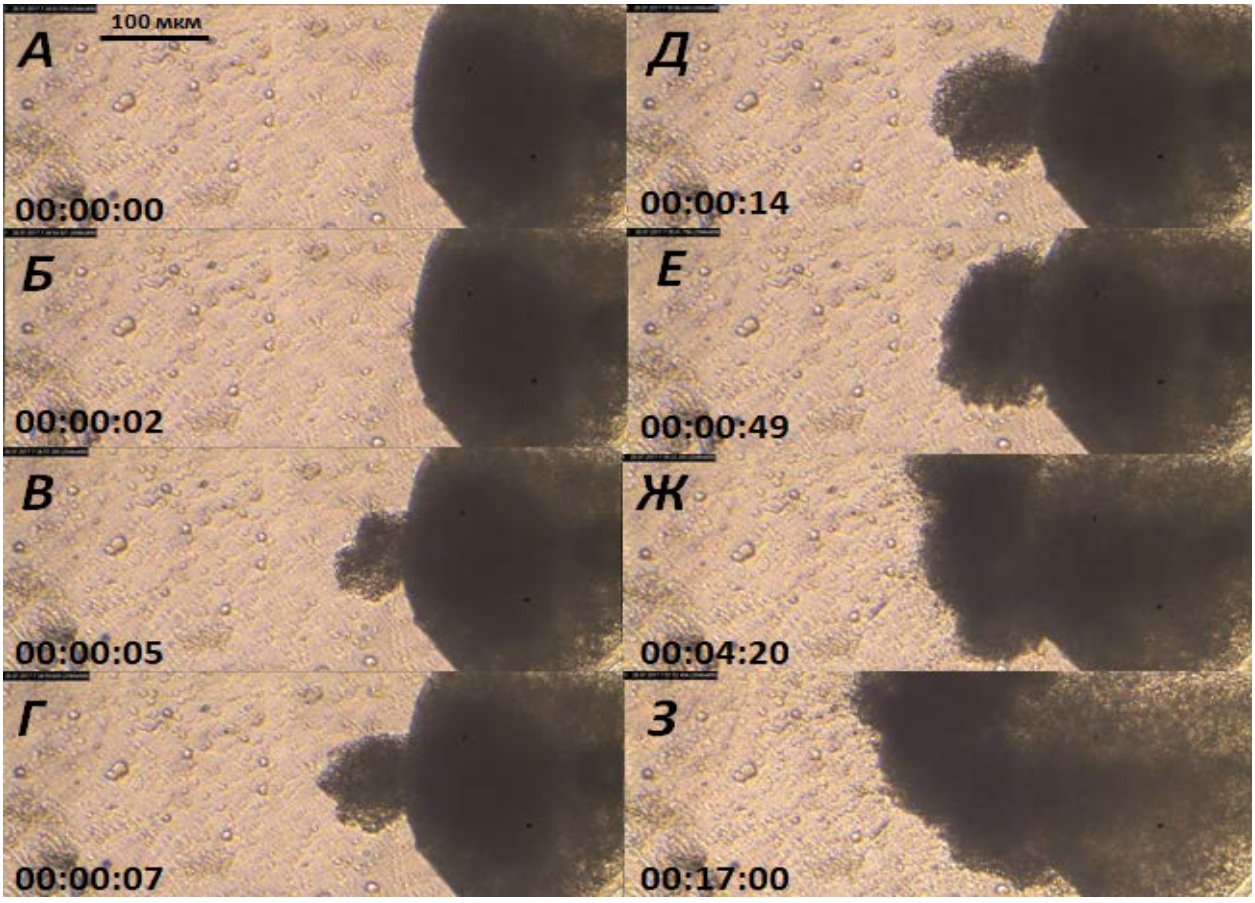


Рис. 27. Последовательные стадии (*А*,…, *З*) деградации верхушки столона *D. pumila* при возвращении колонии в морскую воду после часового осушения. Формат времени: ч:мин:с.

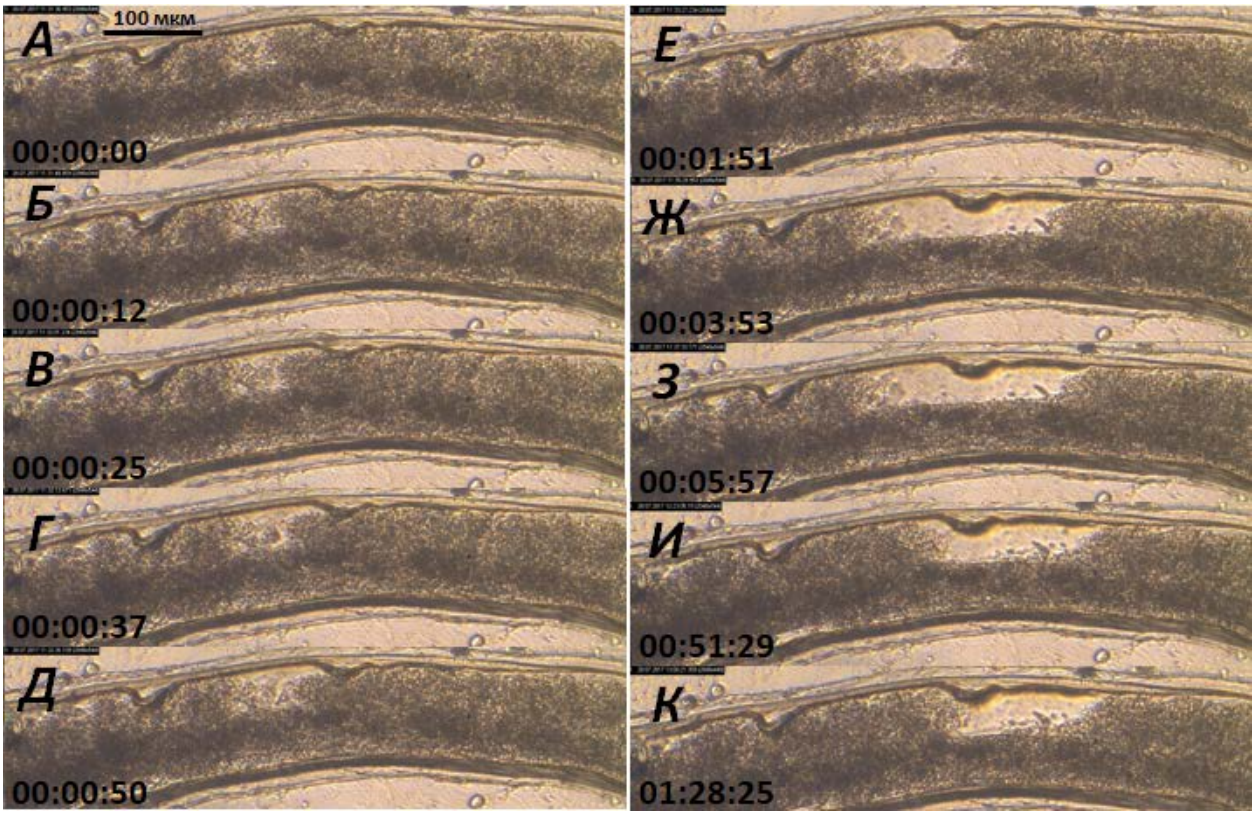


Рис. 28. Последовательные стадии (*А*,…, *К*) деградации ценосарка первого модуля столона *D. pumila* после часового осушения. Отсутствуют различимые границы просвета гастроваскулярной полости, остатки мягких тканей ценосарка заполняют внутреннее пространство трубки перисарка. Формат времени: ч:мин:с.

3.5. Водообмен

Сравнение основных параметров функционирования распределительной системы колониального гидроида *D. pumila* в проточной и стоячей воде выявило ряд различий. Период ростовых пульсаций P_{GP} в стоячей воде составляет 10.1±0.3 мин, а в проточной – немного, но достоверно больше ($p < 0.01$): 12.9±0.6 мин (приложение 1.11). Различия по амплитуде ростовых пульсаций A_{GP} в стоячей и проточной воде недостоверны ($p > 0.05$): соответственно 31.0±1.4 и 32.8±1.1 мкм. Прирост верхушки за час M_{GP} в стоячей воде (70.9±14.6 мкм/ч) больше по сравнению с проточной (61.3±10.0 мкм/ч), но это различие не является достоверным ($p > 0.05$) из-за большой вариабельности прироста при сравнении колоний. Прирост верхушки столона за одну пульсацию m_{gp}: 14.4±2.7 и 8.0±3.1 в стоячей и проточной воде соответственно – различается достоверно ($p < 0.01$). Доля покоя ростовых пульсаций примерно одинакова (85-87%).

Тенденция сокращения периода ростовых пульсаций, установленная при усреднении всех данных по шести колониям, может быть проверена непосредственно по

каждой колонии (рис. 29). Действительно, в пяти из шести колоний период ростовых пульсаций в проточной кювете чуть больше, чем в стоячей воде, но в одной колонии он оказался меньше. Следовательно, закономерность не безусловна.

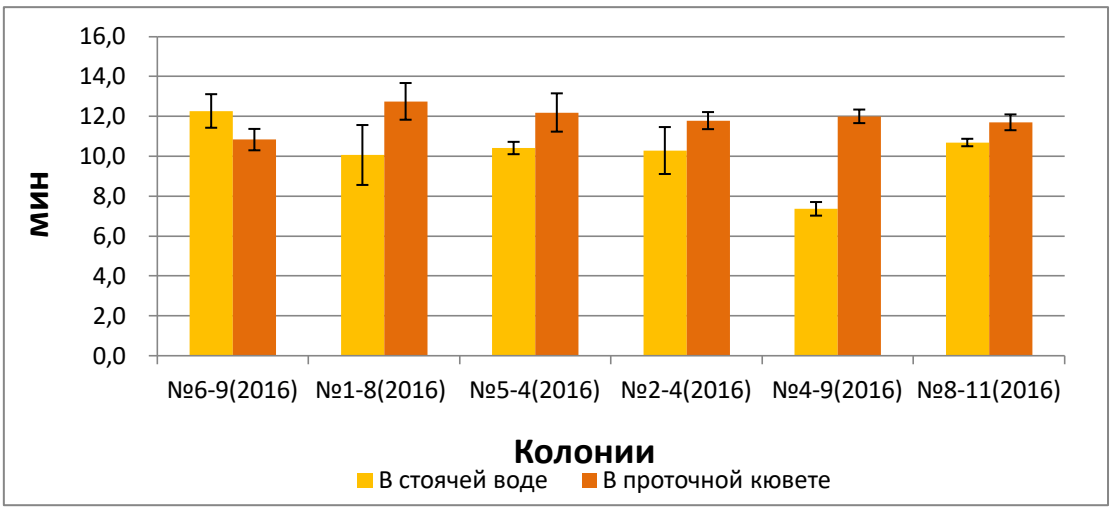


Рис. 29. Сравнение средних периодов ростовых пульсаций верхушки столона *D. pumila* в проточной кювете и в стоячей воде.

Период латеральных пульсаций (приложение 1.12) ценосаркальной трубки в двух сечениях (*D1* и *D2*) ценосарка в пределах поля зрения первого модуля столона: $P_{trp\ D1}$ = 10.6±0.6 мин; $P_{trp\ D2}$ = 11.2±0.6 мин в стоячей воде немного меньше, чем в проточной: $P_{trp\ D1}$ = 12.5±0.7 мин; $P_{trp\ D2}$ = 12.5±0.8 мин. Амплитуда латеральных пульсаций A_{trp} ниже в проточной воде. Однако эти различия недостоверны ($p > 0.05$). Доля покоя латеральных пульсаций примерно одинакова в обоих вариантах эксперимента (80–84%).

Период ГПТ в стоячей воде: P_{HF} = 12.1±0.6 мин заметно ниже, чем в проточной: P_{HF} = 17.6±0.7 мин ($p < 0.01$), т.е. у колоний в проточной воде ГПТ возникают реже. Однако общая доля покоя в перемещении гидроплазмы остаётся одинаковой в проточной и непроточной кюветах и составляет чуть более 50%.

Усреднённая максимальная скорость ГПТ (амплитуда) направленных к верхушке столона магистральных течений $A_{(+)HF}$ в стоячей воде (40.5±2.7 мкм/с) выше, чем в проточной (33.5±2.2 мкм/с), в то время как для противоположно направленных компенсаторных течений достоверных различий в $A_{(-)HF}$ между содержанием в проточной и стоячей водой не установлено ($p > 0.05$).

Расчётная протяжённость переноса взвешенных в гидроплазме частиц, направленных в верхушке столона $Z_{(+)HF}$, в стоячей и проточной воде различается

несущественно ($p > 0.05$). В то же время, расчётная протяжённость переноса частиц в противоположном направлении $Z_{(-)HF}$ достоверно больше в проточной кювете ($p < 0.01$).

Расчётный показатель объёма гидроплазмы, перемещённого к верхушке столона за одно ГПТ, обозначаемый как $V_{(+)HF}$, выше ($p < 0.05$) в стоячей воде (6 544 997 ± 537 849 мкм^3), чем в проточной (5 028 507 ± 396 721 мкм^3), хотя противоположно направленные ГПТ – от верхушки столона к старой части колонии различаются недостоверно ($p > 0.05$) (приложение 1.12).

3.6. Функционирование распределительной системы *D. pumila*

Результаты исследования представлены тремя взаимодополняющими секциями.

В первой секции приведены результаты регулярного визуального сканирования столона колонии, в процессе которого устанавливалась общая протяжённость неразрывных ГПТ как магистральных (к верхушке столона), так и компенсаторных (от верхушки). Определённая визуально протяжённость однонаправленного перемещения частиц (показатель *S*) сопоставлена с данными, полученными методом видеорегистрации течений, проходящих через створ столона с последующим расчётом *Z*, т.е. протяжённости однонаправленного ГПТ.

Во второй секции приведены значения скоростей ($\bar{v}_{HF}$) гидроплазматических течений и диаметра (*D*) просвета столона в динамике на протяжении 2 ч видеорегистрации. На основе этих первичных данных вычислены протяжённость переноса частицы (*Z*), взвешенной в гидроплазме за одно ГПТ, а также объём гидроплазмы (V_{HF}), перенесённой через плоскость поперечного сечения столона.

В третьей секции приведены значения вычисленных объёмов пульсаторов: гидрантов, ценосарка побега и столона в максимально расширенном и сжатом состояниях. Динамика объёмов пульсаторов позволит определить роль отдельных пульсаторов и побега в целом в генерации ГПТ.

Протяжённость зон однонаправленных мощных перемещений гидроплазмы

Большую часть времени частицы в ценосаркальной трубке или остаются в покое, или же вертятся на одном месте, или движутся рывками попеременно в противоположных направлениях с меняющейся скоростью и разной продолжительностью движения. Лишь время от времени частицы устремляются потоком в одном направлении, после чего иногда наступает затишье, а затем – движение назад. Нередко обратное перемещение

частиц наступает сразу же после окончания поступательного движения. Однонаправленные течения характеризуются большой максимальной скоростью, большей продолжительностью и, как правило, сопровождаются расширением просвета ценосаркальной трубки, т.е. такой поток гидроплазмы быстрее и дольше обычных «подёргиваний». Чаще максимальная протяжённость неразрывного ГПТ проявлялась в течение двух-трёх минут, т.е. за это время длина ГПТ увеличивалась. Иногда максимальная протяжённость ГПТ устанавливалась за одну минуту.

Визуальное сканирование состояния гидроплазмы по модулям столона показало, что на фоне всевозможных вариантов перемещений гидроплазмы проявляются регулярные протяжённые ГПТ, насыщенные пищевыми частицами. Рассмотрим разнообразие динамики перемещения гидроплазмы на конкретных примерах[12].

Бланк №16. Колония № 5-7 (2016) является примером распределительной системы, в которой доминирует материнский побег (приложение 2.1). Насыщенные частичками протяжённые ГПТ отмечены на бланке скоплениями серых ячеек со знаками > или <. Чем больше таких ячеек на бланке учёта, тем выше активность ГПТ в колонии. Несмотря на то, что колония не получала пищу в течение трёх дней, в ней были зарегистрированы протяжённые и ритмичные магистральные ГПТ (8.9% модулей), а также связанные с ними компенсаторные ГПТ (4.9% модулей). Также преобладали состояния покоя (68.4%) или ненасыщенных ГПТ (18.8%) (табл. 4). Всего за 96 мин было зарегистрировано пять магистральных ГПТ, всякий раз начинавщихся от материнского побега. Насыщенные течения гидроплазмы были достаточно протяжённы [показатель *S*]. Они охватывали единовременно от двух до восьми модулей столонов, т.е. иногда всю колонию. Максимальной протяжённости ГПТ достигали за 2 мин.

Магистральные ГПТ повторялись каждые 17-18 мин, в такой последовательности: 17, 17, 18, 18 мин. Магистральные ГПТ начинались от материнского побега, охватывали несколько модулей столона, затем продвигались далее к верхушке столона, при этом становясь более протяжёнными, хотя в ближайших к материнскому побегу модулях столона ГПТ могли затихать. Наибольшая протяжённость однонаправленного ГПТ [*S*] к верхушке столона на данном примере составляла восемь модулей столона (семь сформированных и растущий нулевой), т.е. около 24 мм, что повторилось три раза из пяти ГПТ. Достигнув верхушки, течение практически без периода покоя обращалось в противоположную сторону (см. строки 0:37, 0:57, 1:13, 1:31 ч) и компенсаторным током двигалось к материнскому побегу. До материнского побега компенсаторное течение

[12] Схемы динамики направления, протяжённости и интенсивности перемещения гидроплазмы в колониях *D. pumila*, полученные методом визуального сканирования, приведены в приложении 2.

дошло в трёх случаях из пяти. Изредка выходящее из промежуточного побега течение становилось разнонаправленным (←→): часть его двигалась к верхушке столона, другая – к материнскому побегу (модули 1-2 (0:27 ч), модули 0-1 (1:21 ч)). Продолжительность однонаправленного ГПТ в отдельных модулях, принимая в расчёт как насыщенные, так и ненасыщенные ГПТ, не превышала 3 мин. Суммарное число модулей, охваченных магистральными ГПТ, больше, чем компенсаторными ГПТ (табл. 4).

Бланк №7. Колония № 1-8 (2016) получила пищу за 4 ч до визуального сканирования ГПТ. Места распределения проглоченной пищи не известны, но о них можно судить по направлениям ГПТ. Фаза покоя, т.е. доля модулей, в которых не были зарегистрированы ГПТ, от общего числа учтённых модулей составляла 69.1% (табл. 4). На примере этой колонии можно показать инициирующую роль в формировании картины ГПТ не материнского, а промежуточных побегов (приложение 2.2).

Фаза протяжённых ГПТ наступала четыре раза за 1.5 ч сканирования. В трёх случаях активность начиналась от побега № IV, который отстоял от материнского на три модуля (около 8 мм). Отчётливо видно, как ведущий побег с периодичностью в 17-19 мин был источником двух разнонаправленных потоков гидроплазмы: модули 4-5 (0:15, 0:34-0:35 ч) и 1-2 (0:57 и 1:17-1:18 ч). Один из них направлялся в сторону материнского побега и, либо доходил до него, либо быстро затухал, пройдя около 3 мм столона. В случае достижения потоком материнского побега, из последнего спустя 1-2 мин выходило насыщенное ГПТ (0:38, 0:59 ч) в прилежащий седьмой модуль столона. Второй поток устремлялся к верхушке столона, иногда достигая последней (0:17 ч). В двух-трёх дистальных модулях столона часто возникали насыщенные, но непротяжённые течения, не обладавшие явной периодичностью (см. строки 0:03, 0:10-0:11, 0:27-0:28, 0:43-0:44, 0:50, 1:04, 1:07-1:08 ч и т.д.). Эти короткие течения не сливались с ГПТ из лидирующего побега и циркулировали между верхушкой столона и расположенными в непосредственной близости от неё побегами, охватывая два-три модуля столона. Под конец регистрации (1:18-1:20 ч) материнский побег стал инициатором магистрального ГПТ. Тем не менее, в двух случаях из четырёх магистральное ГПТ было зарегистрировано сразу по всем восьми модулям столона (S = 23.1 мм), ещё в одном случае ГПТ было в семи модулях столона (S = 21 мм) и только в одном случае – не более пяти модулей. Продолжительность однонаправленного ГПТ в отдельных модулях, принимая в расчёт как насыщенные, так и ненасыщенные ГПТ, обычно составляла не более 2 мин, но в одном случае магистральное ГПТ длилось до 4 мин (см. строки: 1:17-1:20), а компенсаторное ГПТ – до 8 мин (см. строки 0:30-0:37). Суммарное число модулей, охваченных магистральными ГПТ, ненамного больше, чем компенсаторными ГПТ (табл. 4). Итак, в

колонии № 1-8 (2016) насыщенные ГПТ начинались не в материнском побеге (в трёх случаях из четырёх), но наиболее протяжённые ГПТ были сопряжены с исходом гидроплазмы из материнского побега.

Бланк №1. Колония № 8-6 (2016) представляла пример очень слабых ГПТ (приложение 2.3). Колония была накормлена за 4.5 ч до начала визуального сканирования. Доля покоя составила в этой колонии 82.4% (табл. 4). За 1.5 ч наблюдений было зарегистрировано шесть коротких насыщенных ГПТ (< и >), что составляет всего 1.6% от всех учтённых модулей. Их протяжённость не превышала двух модулей ($S < 6$ мм). Ненасыщенных (слабых) ГПТ (← и →) за всё время было обнаружено 16% от всех модулей. В девяти случаях из восьмидесяти девяти регистраций они были противонаправленными, т.е. в пределах одного акта сканирования были зарегистрированы в противоположных направлениях. В трёх случаях стрелочки ненасыщенных ГПТ отходили от одного побега (←→) или были направлены к нему (→←). Это средние побеги в колонии. Наибольшая протяжённость сплошного неразрывного ГПТ с учётом как насыщенных, так и ненасыщенных частичками течений, составляла 11.4 мм (четыре модуля), а без учёта ненасыщенных ГПТ – только два модуля. Продолжительность однонаправленного ГПТ, принимая в расчёт как насыщенные, так и ненасыщенные ГПТ, составляла не более 1-2 мин, за одним исключением (до 3 мин). Таким образом, система слабых ГПТ была представлена редкими непротяжёнными токами, неспособными охватить весь столон. Периодичность ГПТ не была выражена. Суммарное число модулей, охваченных магистральными ГПТ, больше, чем компенсаторными (табл. 4).

Бланк №11. Колония № 8-6 (2016) является примером неупорядоченных токов гидроплазмы (приложение 2.4). Это повторное визуальное сканирование ГПТ предыдущей колонии (бланк 1) через шесть дней после первого сканирования. Колония непосредственно перед сканированием была покормлена дозировано – прицельно гидрантам разных побегов, что повлияло на характер ГПТ (табл. 4). Всего было проглочено 12 науплиусов: из них шесть – гидрантами материнского побега; один науплиус был в ближайшем к материнскому побеге; три науплиуса – в среднем побеге (№ V), удалённом от материнского на четыре модуля столона; ещё два науплиуса были в гидрантах предпоследнего побега – № VII (см. обозначения на верхней схеме приложения 2.4). В ближайшем к верхушке столона побеге ещё не было гидрантов. Следовательно, колония получила пищу на противоположных своих концах и в середине. В такой системе отсутствовал чётко выраженный лидирующий побег, задающий ритмику магистральных течений. Каждый побег в колонии, включая материнский, генерировал непродолжительные (длительностью 2-3 мин) разнонаправленные течения,

сталкивающиеся и гасящие друг друга и не образующие общий поток (см., например, модули 2-3 (0:05, 0:48 ч), 3-5 (0:30 ч)). Некоторые побеги единовременно выдавливали в столон насыщенные (< >) разнонаправленные ГПТ: модули 1-2 (0:00 ч) и 3-4 (1:01 ч). Несмотря на то, что практически все побеги демонстрировали ритмику и периодичность в генерации ГПТ, общая по столону картина динамики токов выглядела случайной и хаотичной. Доля покоя составляла 67.7% (табл. 4). За время непродолжительного наблюдения активность ГПТ заметно снизилась, а фаза покоя увеличилась. Так, для первых 45 мин регистрации доля покоя составляла 58.9 %, а в последующие 45 мин была 75.2 %. В первые 45 мин максимальная протяжённость магистрального ГПТ даже в такой неупорядоченной системе достигала 15 мм (пять модулей столона). Во второй полупериод регистрации протяжённость однонаправленных насыщенных ГПТ уменьшилась и не превышала трёх модулей. Ни один из побегов не стал ведущим в формировании общеколониальных ГПТ. Суммарное число модулей, охваченных магистральными ГПТ, несколько меньше, чем компенсаторными (табл. 4).

Бланк №4. Колония № 2-5 (2016), накормленная дозировано за 3 ч перед экспериментом, обладала чрезвычайно мощными ГПТ, проходящими через весь столон, т.е. около 28 мм (восемь модулей). Интенсивность таких течений не снижалась в течение всего периода регистрации (приложение 2.5). Колония получила 10 науплиусов, из них пять достались гидрантам материнского побега, а остальные пять – побегам IV, V и VII. Периоды покоя (σ) были непродолжительными, суммарно для всего периода регистрации фаза покоя составляла всего 26.9% (табл. 4). Однако движение потоков не было хаотично. Магистральные течения покидали материнский побег и, дойдя за 2-4 мин до верхушки или расположенного вблизи верхушки побега (см. строчки 0:10-0:14, 0:27-0:31, 0:36-0:41, 0:45-0:49, 0:54-0:57, 1:03-1:07, 1:21-1:24 ч), как правило, сразу меняли направление, устремляясь мощным потоком к материнскому побегу, где безостановочно (см. строчки 0:08-0:09, 0:16-0:17, 0:26-0:27, 0:43-0:44, 0:53-0:54, 1:09-1:11, 1:28-1:29 ч) вновь обращались в противоположную сторону. Доля периода покоя для модуля столона ближайшего к материнскому побегу составляла 10.9%. Суммарное число модулей, охваченных магистральными ГПТ, больше, чем компенсаторными (табл. 4).

ГПТ очень частые, периодичность их возникновения составляла строго 9 мин. Всего за 1.5 ч наблюдений было зарегистрировано одиннадцать магистральных ГПТ, берущих начало от материнского побега. Восемь из них достигли верхушки столона. Два ГПТ из одиннадцати были протяжёнными: от материнского побега до верхушки столона без разрыва. В остальных случаях магистральное ГПТ было меньшей протяжённости, достигая шестого побега (от материнского) и далее завершаясь течением от этого побега к

верхушке столона. Такими же промежуточными «помпами» иногда были четвёртый (см. строчки 0:49 и 1:18 в приложении 2.5) и пятый побеги (см. строчки 0:31 и 0:50 в приложении 2.5).

Анализ бланков учёта показал, что система ГПТ не однообразная, а может значительно варьировать, т.е. период ГПТ, ритмичность, протяжённость и доля покоя не являются постоянными. При этом в колониях, состоящих из восьми модулей столона (семи сформированных и растущего нулевого), почти всегда образуются протяжённые ГПТ, охватывающие всю колонию.

Расчёт скорости гидроплазматического течения (ГПТ)

Скорость ГПТ различается по модулям столона (табл. 7). При сравнении данных измерения скорости течения гидроплазмы в разных модулях всех семи исследованных колоний получилось, что наибольшая скорость магистральных (+) ГПТ, а именно $A_{(+)HF}$, оказывается вблизи материнского побега (48.3 мкм/с), а минимальная – в нулевом модуле столона (19.9 мкм/с). По мере удаления от материнского побега скорость в целом снижается, но нелинейно (табл. 7). Скорость компенсаторных (-) ГПТ, а именно $A_{(-)HF}$, несколько ниже, чем у магистральных в тех же модулях колонии, однако наибольшая скорость при сравнении модулей столона отмечена у материнского побега (-39.5 мкм/с), а наименьшая – у верхушки роста столона (-13.9 мкм/с).

Для определения роли материнского побега в работе распределительной системы были взяты за основу данные видеорегистрации вблизи его основания, т.е. в ближайшем к нему модуле столона каждой из колоний. Чтобы представить пределы вариаций скоростей ГПТ в данной выборке, ниже приведены два крайних примера. На рис. 30*А* представлена динамика скоростей перемещения гидроплазмы в столоне вблизи материнского побега: $\bar{\boldsymbol{v}}_{HF}$ у колонии № 2-5 (2016) (эпизод № 187), которая отличалась наибольшими пиковыми значениями скоростей, а на рис. 30*Б* – наименьшими пиковыми значениями скоростей на примере колонии № 1-9 (2016) (эпизод № 232).

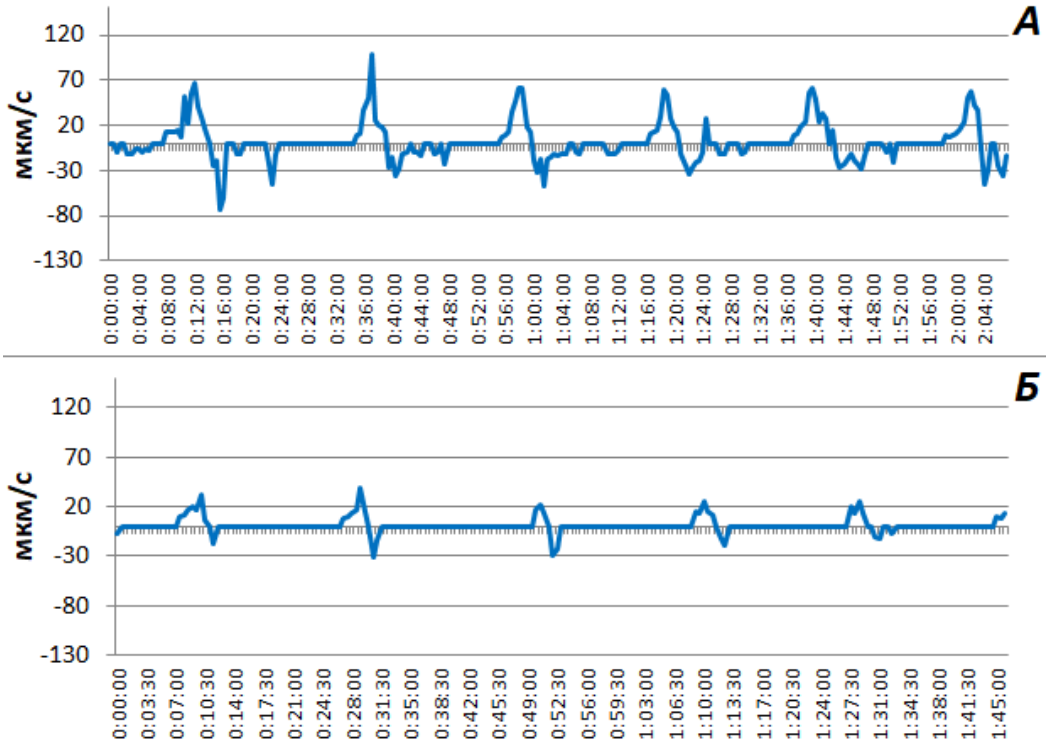


Рис. 30. Динамика скорости гидроплазмы в ближайшем к материнскому побегу модуле столона колоний *D. pumila*; по оси *X* – время с момента начала регистрации, мин. *А* – колония № 2-5 (2016) (эпизод 187), *Б* – № 1-9 (2016) (эпизод 232) при температуре 15.3-15.5°C.

Таблица 7. Скорость гидроплазматических течений ($\bar{x}$±*SE*) по модулям столона *D. pumila*, мкм/с

Модуль столона	$A_{(+)\,HF}$	*n*	$A_{(-)\,HF}$	*n*
0	19.9±2.0	33	(-) 13.9±0.7	64
1	33.3±2.7	54	(-) 18.8±1.2	104
2	36.7±3.1	80	(-) 29.3±2.4	93
3	38.2±3.0	80	(-) 23.2±1.8	90
4	37.4±2.9	83	(-) 26.3±2.0	105
5	46.4±3.2	65	(-) 33.2±2.5	84
6	42.4±3.5	51	(-) 29.6±2.5	74
7	48.3±4.8	40	(-) 39.5±3.8	64

Расчёт протяжённости перемещения взвешенной частицы в столоне

На основании данных о динамике скорости ГПТ от начала до прекращения однонаправленного течения и продолжительности ГПТ можно рассчитать протяжённость перемещения точки, взвешенной в гидроплазме, по столону (*Z*). Средние протяжённости

перемещения гидроплазмы оказываются неодинаковыми в разных модулях столона (табл. 8). За один акт однонаправленного магистрального течения частица из седьмого модуля может быть перемещена на 6.5 мм, что покрывает расстояние в два с лишним модуля столона. По мере удаления от материнского побега *Z* снижается: при прохождении модулей со второго по шестой частицы могут быть перемещены лишь на 1.5 модуля столона, а частицы из нулевого и первого модулей лишь на расстояние около 2 мм, т.е. менее одного модуля столона.

При компенсаторных течениях, направленных от верхушки столона к материнскому побегу, *Z* в нулевом и первом модулях немного выше, чем при магистральных. В остальных модулях столона *Z* при компенсаторном течении, наоборот, немного ниже (табл. 8).

Если сложить по всем модулям расчётные данные пробега частицы в ГПТ, то получается некоторая абстрактная величина, которую мы называем «суммарной протяжённостью ГПТ». Абстрактной мы её называем потому, что в ней не учтены заходы течений из столона в побеги. Поэтому суммарная протяжённость ГПТ оказывается больше длины столона. Суммарная протяжённость магистрального ГПТ составляет в среднем 35 000 мкм, компенсаторного – 31 000 мкм, что превышает среднюю длину столона (табл. 3) в 1.5-2 раза.

На самом деле неразрывная протяжённость ГПТ может достигать 24 мм как у магистральных, так и у компенсаторных ГПТ, что было установлено методом непосредственного визуального сканирования распределения ГПТ в исследованных колониях (приложение 2).

Усреднённые данные протяжённости ГПТ по всем колониям представлены на рис. 31.

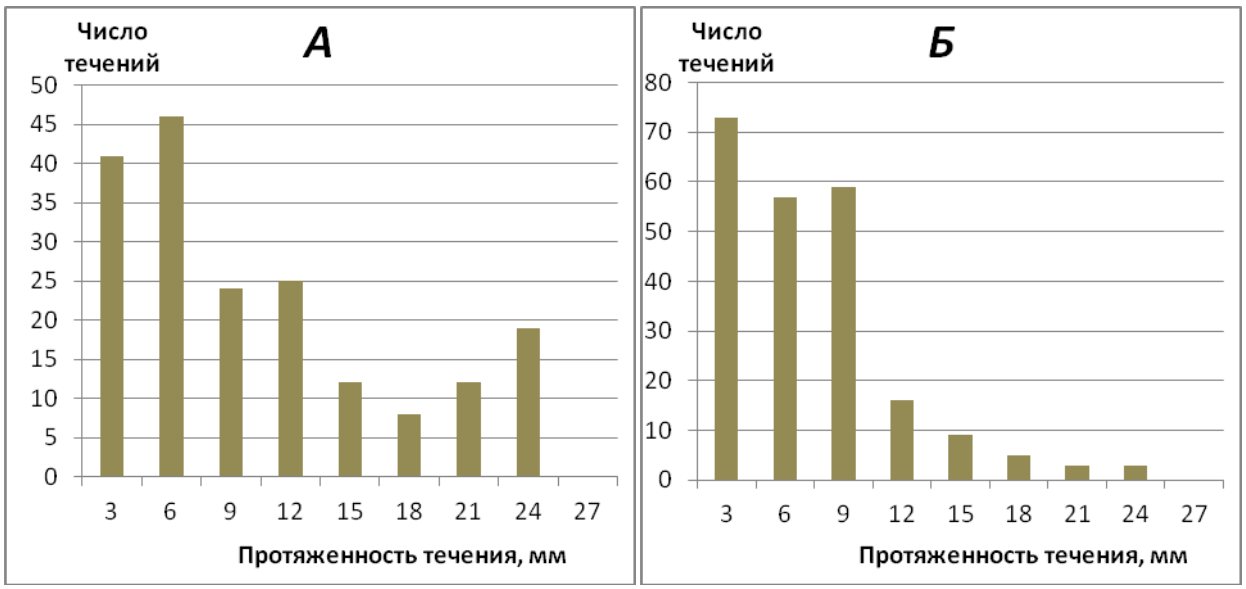


Рис. 31. Вариационный ряд протяжённости магистральных (*А*) и компенсаторных (*Б*) течений гидроплазмы в исследованных колониях *D. pumila*.

Таблица 8. Средняя протяжённость (*Z*, мкм, $\bar{x}\pm SE$) гидроплазматических течений в разных модулях столона *D. pumila*

Модуль столона	Для всех (+) ГПТ	*n*	Только для магистральных (мощных) (+) ГПТ	*n*	Для всех (-) ГПТ	*n*	Только для компенсаторных (мощных) (-) ГПТ	*n*
нулевой	1 220 ± 121	37	2 033 ± 181	11	(-) 1 845 ± 200	66	(-) 3 177 ± 291	29
первый	1 868 ± 146	67	2 794 ± 150	31	(-) 2 206 ± 170	109	(-) 3 559 ± 222	55
второй	2 867 ± 252	93	4 508 ± 333	48	(-) 2 791 ± 235	99	(-) 4 490 ± 278	51
третий	3 071 ± 281	82	4 776 ± 357	43	(-) 2 298 ± 226	97	(-) 4 071 ± 349	43
четвёртый	3 002 ± 278	86	5 145 ± 348	40	(-) 2 300 ± 222	108	(-) 4 604 ± 349	40
пятый	3 538 ± 302	71	5 105 ± 338	41	(-) 2 532 ± 231	87	(-) 4 167 ± 334	39
шестой	3 768 ± 368	56	4 796 ± 477	36	(-) 2 733 ± 237	75	(-) 4 560 ± 509	38
седьмой	4 507 ± 518	46	6 428 ± 513	30	(-) 2 989 ± 355	66	(-) 5 365 ± 559	28

Расчёт объёма гидроплазмы (V_{HF}), перенесённой одним течением

Величина объёма гидроплазмы (V_{HF}), перенесённой через плоскость поперечного сечения столона за однонаправленное ГПТ, отличается от протяжённости ГПТ лишь учётом величины просвета столона, который может различаться по модулям. Средняя величина объёма магистрального ГПТ варьирует при сравнении колоний от 2 586 714 ± 422 335 мкм^3 в колонии № 5-8 (2016) до 26 537 024 ± 4 237 817 мкм^3 в колонии № 2-5 (2016), а компенсаторного ГПТ от 1 542 315 ± 424 183 мкм^3 в колонии № 1-9 (2016) до 11 899 676 ± 2 856 621 мкм^3 в колонии № 2-5 (2016). Максимальные значения магистрального

ГПТ (44 892 519 мкм^3) в колонии № 2-5 (2016) и компенсаторного ГПТ (50 147 268 мкм^3) существенно превосходят средние значения ГПТ (табл. 9).

Для определения роли различных частей колониального организма в генерации гидроплазматических течений целесообразно представить результаты морфометрии по столонам и по побегам.

Таблица 9. Расчётные объёмы гидроплазмы (V_{HF}, мкм^3, $\bar{x}\pm SE$) однонаправленного течения в ближайшем к материнскому побегу модуле столона *D. pumila*

Модуль столона возле материнского побега	№ колонии	Компенсаторные ГПТ			Магистральные ГПТ		
		среднее ($\bar{x}\pm SE$)	максимальное	*n*	среднее ($\bar{x}\pm SE$)	максимальное	*n*
седьмой	2-5 (2016)	(-) 11 899 676 ± 2 856 621	(-) 50 147 268	17	26 537 024 ± 4 237 817	44 892 519	9
седьмой (через сутки)	2-5 (2016) (через сутки)	(-) 6 719 984 ± 1 398 134	(-) 16 443 137	15	24 998 818 ± 2 748 598	33 184 023	6
шестой	5-8 (2016)	(-) 2 536 059 ± 497 782	(-) 7 973 472	15	2 586 714 ± 422 335	5 961 525	14
седьмой	1-8 (2016)	(-) 3 555 514 ± 1 461 590	(-) 12 761 057	8	4 801 991 ± 1 189 388	9 377 703	7
седьмой	4-9 (2016)	(-) 1 906 065 ± 536 844	(-) 6 246 331	13	6 110 277 ± 1 380 527	10 706 822	6
седьмой	8-6 (2016)	(-) 5 868 962 ± 1 275 150	(-) 11 976 406	13	6 398 880 ± 1 729 880	16 559 196	11
шестой	2-10 (2016)	(-) 4 508 227 ± 1 375 821	(-) 9 423 263	8	7 232 879 ± 1 797 065	13 439 186	6
пятый	1-9 (2016)	(-) 1 542 315 ± 424 183	(-) 2 863 310	6	3 872 825 ± 610 593	6 086 341	6

Результаты расчёта рабочего объёма модулей столона

Модули столона различаются между собой по длине без явной закономерности (рис. 32). В среднем длина модуля составляет 3 мм.

Просвет столона (как в *D1*, так и в *D2*) в среднем оказывается почти одинаковым во всех модулях столона (рис. 33)[13], хотя амплитуда латеральных (поперечных) пульсаций ценосарка различается по модулям столона существенно. Наибольшая амплитуда латеральных пульсаций обнаружена в терминальном (нулевом модуле) при условии, что колония продолжает расти (рис. 33). Из-за этого и просвет ценосарка столона кажется больше вблизи его верхушки роста, т.е. в нулевом модуле, хотя на самом деле в среднем он не отличается от остальных (рис. 33).

[13] На рис. 49 представлены для краткости данные только по *D1*.

Поэтому и «рабочий объём» (*SV*), т.е. разность объёмов между максимально расширенным и максимально сжатым состоянием пульсатора, различается по модулям колонии, если его определять для стандартной величины протяжённости участка, принятой нами за 1 мм. Наибольшее значение *SV* в растущем столоне бывает у почти сформированного нулевого модуля столона (табл. 10).

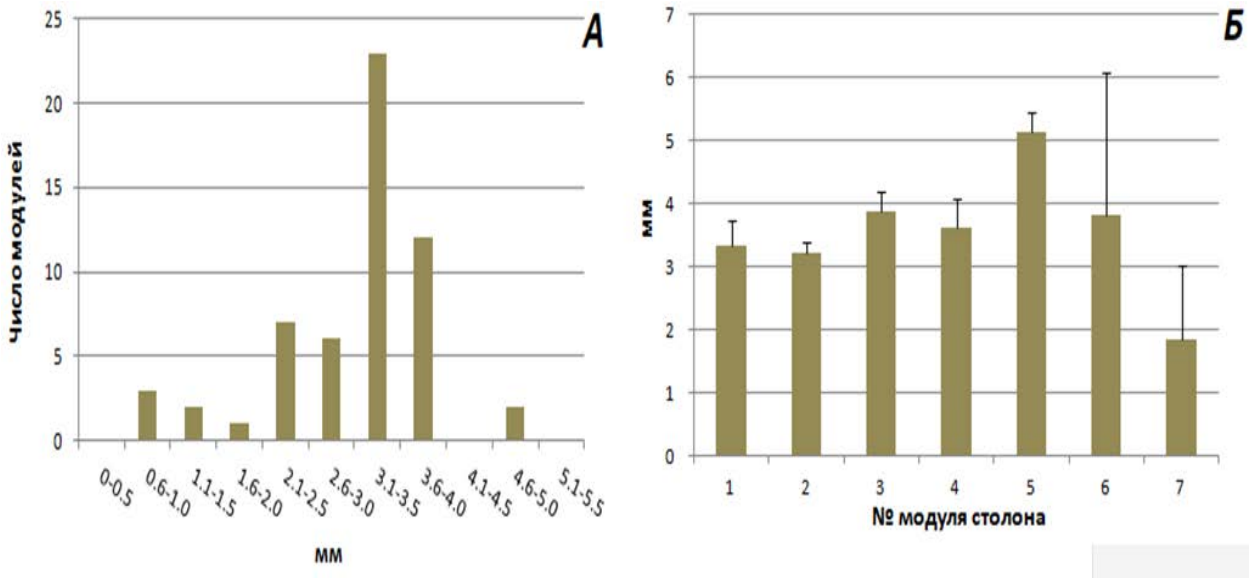


Рис. 32. Вариационный ряд длины междоузлия (модуля) столона (*А*) и средняя длина ($\bar{x}\pm SE$) модуля столона в зависимости от положения (*Б*) в исследованных колониях *D. pumila*.

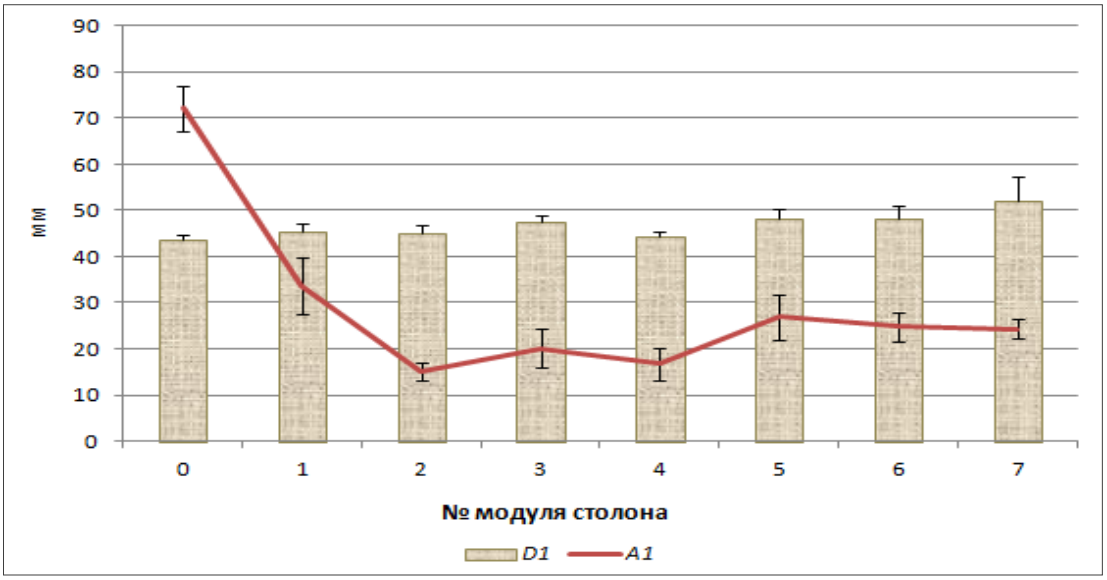


Рис. 33. Средние величины просвета (*D1*) столона *D. pumila* и величины амплитуды (A_{trp}) латеральных пульсаций столона по междоузлиям (модулям) столона, мкм ($\bar{x}\pm SE$).

Таблица 10. Рабочие объёмы *SV* разных участков в колонии *D. pumila*, рассчитанные для натурных размеров, а именно: у модулей столона на 3 мм длины, у ценосарка побега на 0.5 мм длины

Участок колонии	Рабочий объём, мкм^3
0-й модуль столона	16 623 353 ± 1 944 384
1-й модуль столона	8 312 817 ± 1 495 974
2-й модуль столона	3 111 151 ± 433 106
3-й модуль столона	5 085 685 ± 1 115 930
4-й модуль столона	4 056 684 ± 895 276
5-й модуль столона	6 401 027 ± 1 627 816
6-й модуль столона	5 997 184 ± 1 075 640
7-й модуль столона	6 251 867 ± 1 384 485
Междоузлие побега (ценосарк)	2 156 758 ± 471 330
Ножка гидранта	165 286 ± 53 827
Гидрант без ножки	2 151 434 ± 364 668
Гидрант с ножкой	2 316 720 ± 368 619
Пара гидрантов с ножками	4 633 439 ± 521 305
Модуль побега (междоузлие и пара гидрантов с ножками)	6 790 197 ± 702 788

Результаты расчёта рабочего объёма (SV) модулей побега

SV модулей побега складывается из *SV* гидрантов и *SV* участка ценосарка ствола или боковой ветви. Натурное исследование пульсаций гидрантов и ценосарка побега для сравнения модулей побега проводить сложно, из-за возрастающей по мере приближения к основанию побега плотности перисарка, который становится всё менее прозрачным. Видеорегистрация позволяет в худшем случае различить размытый контур ценосарка, но при этом можно видеть насколько ценосарк пульсирует в ширину. Поэтому мы смогли получить данные по величине просвета ценосарка лишь в дистальной части ствола и не можем привести сравнение по модулям в зависимости от расстояния до верхушки побега, как удалось сделать при исследовании столонов тех же колоний. Но это не должно мешать последующей интерпретации результатов, так как роль побегов при расчёте их рабочего объёма по результатам морфометрии дистальных модулей не будет заниженной. Объём ценосарка вблизи верхушки роста всегда больше, чем по мере отдаления от неё. Поэтому

экстраполяция данных по рабочему объёму дистального междоузлия побега на весь побег, безусловно, даёт завышенный результат, что и требуется для определения его максимально возможного рабочего объёма.

Проведенные теоретические расчёты показали, что у *D. pumila* усреднённый по шести экземплярам максимальный рабочий объём гидранта с ножкой составляет 2 316 720 ± 368 619 мкм^3, а максимальный рабочий объём участка ценосарка, соответствующий одному модулю (длиной 0.5 мм) побега, равен 2 156 758 ± 471 330 мкм^3 (табл. 10). Тогда максимальный *SV* одного модуля побега, включающего два гидранта с ножками и участок ценосарка, в среднем равен 6 790 197 ± 702 788 мкм^3. Этот объём явно завышен, так как данные видеорегистрации позволяют утверждать, что не каждый раз гидранты расширяются и сжимаются максимально. Кроме того, далеко не каждый раз в одном модуле побега одновременно сжимаются (или расширяются) оба гидранта и ценосарк между ними.

Тем не менее, установленная расчётно-эмпирическим путём величина максимального *SV* модуля побега позволяет ответить на вопрос: сколько гидрантов и участков ценосарка побега должны сначала максимально расшириться, затем одновременно сжаться, чтобы сформировалось исходящее из побега в столон ГПТ, которое мы называем магистральным и объём которого нам известен (табл. 10). Так, для обеспечения гидроплазмой седьмого модуля столона колонии № 2-5 (2016) с наиболее объёмными течениями из исследованных нами необходимо одновременное сжатие от двух до восьми междоузлий побега.

4. ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В данном исследовании мы провели сравнение жизнедеятельности колониального гидроида при различной температуре, солёности, длительности осушения, а также в проточной и стоячей воде по нескольким первичным и множеству производных (табл. 1) количественных показателей. Эти показатели в совокупности характеризуют три главных процесса: 1) рост, 2) пульсации ценосарка и 3) перемещение гидроплазмы по колонии. Анализ этих показателей позволит выявить пределы нормального существования *D. pumila*. Под *нормальным существованием* мы подразумеваем сохранение роста и эффективной транспортировки внутриполостной жидкости по колонии.

Мы разберём в обсуждении три основных вопроса:

1. чувствительность роста, пульсаций тела и перемещения гидроплазмы к абиотическим воздействиям;
2. влияние условий среды на эффективность работы распределительной системы;
3. определение пределов толерантности для вида.

4.1. Чувствительность роста, пульсаций тела и перемещения гидроплазмы к абиотическим воздействиям

Реакция ростовых и латеральных пульсаций, а также гидроплазматических течений на изменение факторов среды различная. При изменении какого-либо из факторов внешней среды, например при возрастании температуры или снижении солёности, естественно было бы ожидать единого тренда в изменении пульсаций ценосарка столонов и побегов *D. pumila*, а именно обычного увеличения или уменьшения их частоты. Однако подобного не происходит. Пульсации (ростовые и латеральные) порой изменяются без видимой закономерности, становясь более или менее активными по частоте или амплитуде (рис. 10, 11, 16, 18, 19). ГПТ также могут изменяться не единообразно (рис. 21, 22). Более того, обнаружена несовпадающая реакция частей целого (побегов и столонов в колонии) на внешнее воздействие (приложение 1.3, 1.4, 1.7, 1.8).

Ростовые пульсации

Среди всех показателей пульсаций и роста столонов и побегов наиболее информативными для определения реакции колониального организма на условия среды являются три: 1) прирост за одну пульсацию m_{gp}, 2) период P_{GP} и 3) амплитуда A_{GP}

ростовых пульсаций. Высокий прирост может свидетельствовать о хорошем состоянии колоний (активном ветвлении, высокой скорости роста боковых ветвей, образовании половых продуктов и т.п.), при котором внутренние ресурсы могут расходоваться не только на поддержание собственного существования, но и на освоение нового жизненного пространства и формирование новых частей организма (побегов, столонов, верхушек). Амплитуда и период ростовых пульсаций не только связаны с ростом, но и могут иметь собственное диагностическое значение, поскольку определяют, сколь далеко продвигается вперёд пульсирующий зачаток в фазе расширения за одну пульсацию и как часто такие продвижения происходят. Конечно, ростовые пульсации могут происходить и в отсутствие роста, на одном месте (рис. 12), однако подобное происходит в условиях, отличных от нормальных. Рост гидроидов чувствителен к изменению условий среды. Ранее было показано, что через 30 ч содержания колоний в лаборатории (при комнатной температуре и смене воды) резко сокращается число растущих верхушек (Марфенин, 1973). Рост замедляется и при недостатке корма (Марфенин, Бурыкин, 1979).

Ростовые пульсации выделяются среди всех других разновидностей пульсаций ценосарка своей регулярностью, о чём можно судить по малой (относительно значения среднего $\bar{x}$) величине ошибки $\pm SE$ при большой выборке n (приложение 1.1, 1.2, 1.5, 1.6, 1.9). Высокая регулярность ростовых пульсаций была отмечена ранее (Wyttenbach, 1968; Wyttenbach et al., 1973; Beloussov, 1973).

Период ростовых пульсаций (P_{GP}) столонов и побегов сокращается в диапазоне от 10 до 20°C и остаётся на одном уровне при дальнейшем повышении температуры с 20 до 28°C. Сокращение P_{GP} у столонов происходит более отчётливо, чем у побегов: если у столонов на 7.5 мин в диапазоне пяти градусов, то у побегов на меньшую величину в диапазоне десяти градусов (приложение 1.5, 1.6). P_{GP} столонов и побегов достоверно не различается ($p > 0.05$) при одинаковых значениях солёности. Опреснение приводит к увеличению P_{GP}, недостоверному с 26 до 15‰ ($p > 0.05$), но отчётливо возрастающему в 2 раза ($p < 0.01$) при 10‰ для побегов и столонов. Получается, опреснение влияет на ростовые пульсации незначительно, по крайней мере, до определённого предела. Таким пределом, по нашим данным, является 10‰. При этом основным исполнительным механизмом ростовых пульсаций принято считать осмотические процессы в клетках верхушек роста (Зарайский и др., 1984; Белоусов и др., 1988; Beloussov et al., 1989; Белоусов, 2013). Ростовые пульсации нарушаются при изменении солёности и ионного состава среды и полностью прекращаются в отсутствие ионов Ca^{2+} при наличии в среде Na^{+} (Зарайский и др., 1984). Вероятно, используемого нами разбавления морской воды

оказывается недостаточно для инактивации ростовых пульсаций верхушек, хотя уже при 10‰ пульсации становятся редкими.

Амплитуда пульсаций ценосарка включает фазы его расширения и сжатия. Поэтому величина амплитуды ростовых пульсаций зависит не только от продвижения верхушки роста вперёд, но и от степени впячивания апекса (его отхода назад). Степень впячивания, по-видимому, обусловлена величиной внутриполостного давления в притерминальном участке столона или побега. Чем ниже давление, тем легче верхушке сжаться. Ранее предполагали, что на ростовые пульсации может оказывать воздействие приток или отток гидроплазмы к/от верхушки роста (Hale, 1960), и что при совпадении притока гидроплазмы в верхушку роста с фазой её сжатия происходит сдвиг пульсаций по фазе (Wyttenbach, 1968).

Происходит ли компенсация параметров ростовых пульсаций при изменении температуры и солёности со временем (за несколько часов)? Влияние на прирост может оказывать продолжительность съёмки (т.е. пребывания колонии при данном значении температуры и солёности). Остановка роста столонов при 28°C и 10‰ могла бы быть обусловлена большой продолжительностью нахождения в воде, отличной по своим характеристикам от оптимальной (15°C, 26‰). В то же время, в нашем распоряжении имеются продолжительные (8-12 ч) ряды наблюдений, в течение которых закономерной реакции адаптации не было обнаружено (рис. 12). Впрочем, промежутка времени в 8-12 ч может быть недостаточно для проявления адаптационных явлений у беспозвоночных, что было показано на примере моллюсков (Бергер, 1986, 2005).

Даже при остановке роста ростовые пульсации сохраняются. Хотя период и амплитуда пульсаций и изменяются, но не столь значительно по сравнению со снижением прироста за цикл пульсации и за час наблюдений (приложение 1.1, 1.2, 1.5, 1.6, 1.9).

Латеральные пульсации

Изменение периода латеральных пульсаций (P_{trp}) ценосарка *D. pumila* при нагревании происходит сходным образом с ростовыми пульсациями (рис. 18, 19) в диапазоне от 10 до 25°C, однако возрастает при 28°C (P_{GP} оставался на одном уровне при 20-28°C). Но при 28°C период латеральных пульсаций (P_{trp}) побегов и столонов достоверно не отличается ($p > 0.05$) по среднему значению $\bar{x}$ и разбросу $\pm SE$ от 15-25°C. По мере опреснения от 20 до 10‰ показатель P_{trp} возрастает и в побегах и в столонах, но в столонах больше (рис. 13). В отличие от ростовых, для латеральных пульсаций ценосарка характерна бóльшая вариабельность интервалов между пиками (менее

стабильный период), проявляющаяся в бóльшем отклонении от среднего значения (приложение 1.3, 1.4, 1.7, 1.8), что зачастую не позволяет считать различия статистически достоверными. Отличие в периоде латеральных пульсаций побегов и столонов при 28°C и 10‰ соответствует снижению прироста колоний и прекращению роста многих из них при соответствующей температуре и солёности. В то время как побеги продолжают расти вплоть до завершения формирования модуля, столоны могут прекратить рост на любом этапе до образования очередного побега (Косевич, 1991). В диапазоне солёности 26-15‰ периоды латеральных и ростовых пульсаций примерно одинаковы, однако в побеге при 10‰ ростовые пульсации становятся в два раза реже латеральных (рис. 11, 13). Т.е. при 10‰ P_{GP} и P_{trp} увеличиваются, но на разную величину. Разница в частоте ростовых и латеральных пульсаций может быть обусловлена связью последних с перемещением течений по колонии. Возрастающее внутриполостное давление приводит к расширению канала ценосарка, но, поскольку порождающие ГПТ пульсаторы сокращаются не синхронно и независимо друг от друга, то и изменение диаметра просвета ценосарка будет происходить не всегда закономерно – вслед за изменением давления. Изменение последнего должно реагировать не на один пульсатор, а на несколько. Мы обнаружили, что количество кратковременных циклов латеральных пульсаций в столоне выше, чем ростовых (Дементьев, Марфенин, 2019), т.е. латеральные пульсации происходят чаще и являются менее регулярными. Нам неизвестны статьи, в которых бы специально исследовали ритмику и наличие промежуточных пиков латеральных пульсаций, хотя данные о многофазности ростовых пульсаций существуют (Wyttenbach, 1969; Косевич, 2006). Не вдаваясь специально в эту тему, мы лишь констатируем факт, что латеральные пульсации *могут быть* нерегулярными, однако это лишь подтверждает гипотезу значительной независимости работы пульсаторов в нецентрализованной системе (Бурыкин, 2010, 2013, 2015).

В обработанном нами материале отдельные промежуточные (с малой амплитудой) пики латеральных пульсаций иногда возникали, но они никогда не были регулярными. У ростовых пульсаций кратковременные циклы выражены слабее, так как верхушка находится на торце столона/побега и, по-видимому, испытывает влияние только от ближайшего пульсатора или группы пульсаторов. Т.е. гидроплазма может оказывать на верхушку давление только с одной стороны – нулевого модуля. Кроме того, само строение верхушки благодаря прилегающему к перисарку ценосарку и наличию утолщённой гастродермы (Schierwater et al., 1992; Косевич, 2006) может служить «стабилизатором» ростовых пульсаций, т.е. снижать влияние других пульсаторов на апикальный пульсатор.

Мы не знаем наверняка, влияют ли сокращения гидрантов и притерминальных участков столона на латеральные пульсации ценосарка прочих участков столона, однако выдавливаемые пульсаторами порции гидроплазмы должны увеличивать давление в общей полости, следовательно, приводить к расширению ценосаркальной трубки. Но, если такое влияние действительно существует, то на латеральные пульсации первого модуля могут оказывать влияние разобщённые пульсаторы как со стороны материнского побега, так и побега, разделяющего нулевой и первый модуль столона (рис. 5), нарушая ритмичность пульсаций. Анализ вариационных рядов периодов ростовых и латеральных пульсаций столонов позволил установить, что в сравнении с ростовыми пульсациями у латеральных пульсаций намного больше непродолжительных сокращений и расширений (Дементьев, Марфенин, 2019), отражающих гидродинамическое взаимодействие множества пульсаторов, которые, по некоторым данным (Бурыкин, 2010, 2013, 2015), могут работать несогласованно.

Сдвиг фазы пульсации может быть способом самоподстраивания множества пульсаций, в результате чего их совокупное влияние на ГПТ становится значительно сильнее, а сами ГПТ – протяжённее (Марфенин, 1993б). Внутреннее давление зависит от степени сжатия ценосаркальной трубки, а также от соотношения между потреблённым количеством пищи и увеличением объёма гастроваскулярной полости колонии по мере её роста. Одно и то же количество пищевых частиц будет создавать высокое полостное давление в маленькой колонии, но низкое – в большой. Голодная колония начинает рассасываться (Марфенин и др., 1999), поэтому её ценосарк истончается, а величина просвета становится меньше. В сытой колонии величина просвета увеличивается, однако возросшее внутреннее давление будет мешать сжатию ценосаркальной трубки, поэтому амплитуда пульсаций уменьшается. Всё это определяет значительную вариабельность данных по амплитудам ростовых и латеральных пульсаций. Эта вариабельность информативна, так как в ней отражаются взаимодействия пульсаторов. Однако данное явление остаётся совершенно не исследованным.

У части колоний, использованных в эксперименте с температурой, амплитуда латеральных пульсаций значительно ниже, чем ростовых (рис. 19), и лишь по мере приближения температуры к 28°C ростовые пульсации побегов и столонов уменьшаются, а это различие сглаживается. Возможно, большая амплитуда ростовых пульсаций обусловлена опорой, которую имеет апекс в виде зоны утолщённой гастродермы (Schierwater et al., 1992; Косевич, 2006). Выпячивание апекса происходит не под влиянием растущего давления в полости верхушки роста, а по большей части независимо от него из-за регулярного изменения размеров клеток, вызванных циклическими осмотическими

процессами, описанными ранее (Beloussov et al., 1989). Но амплитуда латеральных пульсаций не всегда меньше таковой ростовых. У колоний из эксперимента с солёностью аналогичной закономерности при опреснении не обнаружено (рис. 11, 13). Более того, в первом модуле побега латеральные пульсации превалируют по амплитуде над ростовыми при той же солёности. За пределами верхушки, в первом модуле, ценосарк по своему поперечнику значительно тоньше перисарка и не прилегает к нему вплотную (хотя в побеге это выражено менее отчётливо по сравнению со столоном), т.е. его стенки не упираются изнутри в жёсткий экзоскелет, что теоретически могло бы ограничивать его расширение и размах пульсаций. А меньшая амплитуда ростовых пульсаций в побеге может зависеть не столько от солёности, сколько определяться накладкой иных процессов, в частности, изменением формы верхушки *D. pumila* (Марфенин, 1993б). Показано, что динамика ростовых пульсаций может существенно различаться в процессе формирования междоузлия побега: период ростовых пульсаций уменьшается по мере образования модулей побегов, но не столонов, у которых он остаётся неизменным (Косевич, 1991). Несмотря на то, что для каждой серии опытов с побегами были отобраны верхушки, находящиеся на одинаковой стадии формирования (стадии круга), под конец опыта они принимали конфигурацию треугольника, что могло бы нарушать характеристики пульсаций. Изменение формы верхушки происходит быстро, что осложняет получение полного ряда съёмок одной колонии с неизменной формой верхушки. Это недостаток методики, который мы не можем устранить. А использование других колоний на разных стадиях опреснения может, на наш взгляд, лишь усилить вариабельность результатов.

Фазы пульсаций

И для ростовых пульсаций верхушек, и для латеральных пульсаций ценосарка столонов и побегов стадия расширения наступает раньше стадии сжатия, если брать за начало отсчёта состояние покоя, разделяющее циклы пульсаций. Особенно отчётливо это видно на примере ростовых пульсаций. Верхушка выпячивается вперёд (стадия расширения), немного отходит назад (стадия сжатия), после чего наступает период покоя, а затем цикл повторяется. В нескольких работах описан многофазный характер ростовых пульсаций у некоторых видов гидроидов, при котором фазы расширения, сжатия и покоя несколько раз сменяют друг друга в пределах одного цикла (Wyttenbach, 1968, 1969, Косевич, 2006). В обработанном нами материале циклы пульсаций начинались, как правило, с расширения, т.е. продвижения верхушки вперёд, однако иногда встречались

случаи, когда начальной стадией пульсации было сжатие. Например, на рис. 4 первая ростовая пульсация начинается с небольшого отступа назад, хотя все последующие – с продвижения вперёд. Латеральные пульсации, в большинстве случаев, тоже начинаются с увеличения просвета ценосаркальной трубки, однако иногда сами циклы пульсаций являются столь невыраженными, что судить об очерёдности трудно. Первоочерёдность расширения можно обнаружить и методом визуального сканирования ГПТ, при котором расширение стенок ценосарка столона происходит за несколько секунд перед прохождением ГПТ через соответствующий модуль.

Для ростовых пульсаций верхушек побегов и столонов стадия расширения $(+)GP_{\%}$ преобладает по продолжительности (примерно в 1.5-2 раза) над стадией сжатия $(-)GP_{\%}$ при том же значении температуры (приложение 1.5, 1.6) и солёности воды (приложение 1.1, 1.2), а также длительности осушения (приложение 1.9). Превалирование расширения над сжатием позволяет верхушке продвигаться вперёд, а колонии – расти. В случае преобладания стадии сжатия мягкие ткани ценосарка отслоились бы от перисарка. Доля покоя всегда выше доли пульсаций: расширения и сжатия. С усилением отклонения от привычных для колонии условий (опреснение, нагревание, осушение) происходит разбалансировка системы и увеличение доли покоя ростовых пульсаций. Гидроплазматические течения обнаруживают схожую закономерность: фаза покоя $(0)HF_{\%}$ превалирует над фазами пульсаций. В динамике ГПТ могут преобладать как направленные к верхушке роста $(+)HF_{\%}$ (приложение 1.3, 1.4), так и идущие в противоположном направлении $(-)HF_{\%}$ (приложение 1.7, 1.8, 1.10). Доли расширения $(+)D_{\%}$ и сжатия $(-)D_{\%}$ латеральных пульсаций примерно равны и уступают по продолжительности стадии покоя $(0)D_{\%}$. С опреснением стадия покоя латеральных пульсаций возрастает (приложение 1.3, 1.4), а при нагревании и осушении изменяется без явной закономерности (приложение 1.7, 1.8, 1.10). Увеличение фазы покоя может свидетельствовать о снижении активности колоний в условиях стресса.

Эффект перистальтики в системе пульсаций

Явление перистальтики, т.е. волнообразных неодновременных сокращений стенок ценосарка и гидрантов, способствующих перемещению гидроплазмы по колонии, описано в нескольких работах (Hale, 1960; Fulton, 1963; Летунов, 1987). Мы не можем выявить перистальтические волны при помощи применяемого метода видеосъёмки. Это может быть связано с выбранным по условиям расшифровки данных видеосъёмки шагом регистрации (30 с), однако при меньшей величине шага (15 с) перистальтика также не

обнаружена (рис. 4). Изменение величины просвета ценосарка в двух сечениях (*D1* и *D2*) происходит синхронно как при расширении, так и при сжатии. Тем не менее, регистрируя направление течений методом визуального сканирования, нам иногда удавалось наблюдать ритмичные, но неравномерные расширения и сужения ценосаркальной трубки. Такие волны распространяются в направлении от материнского побега к верхушке роста и предшествуют продвижению больших скоплений пищевых частиц, переносимых гидроплазматическим течением, вышедшим из материнского побега. При этом сперва расширяется ценосарк прилегающих к материнскому побегу модулей столона, в то время как в удалённых от материнского побега модулях просвет канала остаётся узким. По мере продвижения течения дальше по столону, ценосарк соответствующих модулей расширяется, в то время как в участках столона, через которые течение уже прошло, величина просвета вновь уменьшается. К сожалению, мы не имеем возможности снимать одновременно всю колонию целиком, поэтому не обладаем никакими количественными данными для характеристики подобных неодновременных пульсаций. Очевидно, что съёмка в границах протяжённости кадра, составляющего несколько сот мкм, не позволяет зарегистрировать перистальтику, поскольку измеряемые нами значения величины просвета в оптических поперечных сечениях *D1* и *D2* находятся слишком близко друг к другу (в масштабах всей колонии).

Гидроплазматические течения

Перемещения гидроплазмы в общей гастроваскулярной полости колониального организма вызваны активным сжатием одних участков ценосарка и пассивным расширением других (Карлсен, Марфенин, 1984, Марфенин, 1985б, 1993б). Вблизи верхушек роста ГПТ всецело зависят от пульсаций терминальных участков ценосарка – самих верхушек и прилежащих к ним нулевого и первого модулей. Кроме них, значительный вклад в генерацию течений вносят активно пульсирующие гидранты (табл 10).

Проведённое исследование зависимости гидроплазматических течений *D. pumila* от температуры и солёности показало (рис. 21), что периодичность ГПТ (P_{HF}) близка к таковой латеральных пульсаций (P_{trp}). Нагревание воды в кювете приводит к снижению P_{HF}, т.е. изменение направления движения течений в исследуемом первом модуле становится всё более частым. При этом амплитуда ГПТ (A_{HF}), т.е. наибольшая скорость, при нагревании становится ниже в столонах, а в побегах заметно не меняется (рис. 20). При 28°C средняя скорость ГПТ в столонах снижается, а в побегах немного ($p < 0.05$)

возрастает (рис. 22). От солёности P_{HF} в столонах зависит слабо, а в побегах снижается с опреснением (рис. 14). A_{HF} и $\bar{v}_{mHF}$ немного возрастают при 20‰ по сравнению с 26‰, но при дальнейшем опреснении вновь уменьшаются. Такое несоответствие между побегами и столонами в реакции ГПТ на нагревание и опреснение нельзя объяснить уменьшением амплитуды латеральных пульсаций терминальных отделов столона и побега, так как, по нашим данным, A_{trp} в первых модулях столонов и побегов мало зависит от температуры (рис. 18), а от солёности зависит нелинейно (рис. 13). Т.е. гидроплазматические течения в побегах при 28°C становятся чуть активнее, но в столонах ГПТ не ускоряются, а даже замедляются. Возможно, уменьшение скорости течений в столонах связано с взаимодействием локальных ГПТ, исходящих из побегов. Побеги выдавливают объёмы гидроплазмы в столоны, в которых происходит взаимодействие слабых ГПТ (Марфенин, 1993б). Если гидранты одного побега сжимаются несинхронно, то выдавливаемые ими порции гидроплазмы будут сталкиваться друг с другом, мешая формированию мощного быстрого ГПТ. Однако при 15°C и 20‰, т.е. при значениях факторов среды, близких к естественным в местах обитания *D. pumila* в летний сезон, скорость течений в столоне наибольшая. Отклонение от нормальных условий разбалансирует систему течений. В результате расчётная протяжённость и объём однонаправленного переноса гидроплазмы за один цикл ГПТ в первом модуле столона существенно уменьшаются по мере повышения температуры более 15°C (приложение 1.7, 1.8, рис. 22) и опреснения ниже 15‰ (приложение 1.3, 1.4). Если скорость ГПТ и протяжённость пробега частиц в столонах выше по сравнению с побегами, как мы видим при 15-20°C (рис. 22), а при 25 и 28°C оба показателя снижаются в столонах, то можно предполагать, что при оптимальной температуре (15-20°C) в столонах происходит синергетический эффект согласованности и взаимного усиления локальных ГПТ, а при менее благоприятной для гидроида температуре баланс локальных течений в столоне нарушается, что и приводит к снижению активности течений. В то же время, реакция ГПТ на опреснение в побегах выражена ярче, чем в столонах (рис. 14): при 10‰ течения в столонах становятся менее активными, в побегах исчезают вовсе. Мы не можем сказать, с чем это связано, ведь, по нашим данным, латеральные пульсации в побеге полностью не затухают при опреснении (рис. 13). Однако мы регистрировали пульсации ценосарка ствола и не изучали реакцию гидрантов на факторы среды, которая может не совпадать с таковой других частей колонии. Согласно результатам Ю.Б. Бурыкина (1979, 1980), изучавшего долгосрочную реакцию на изменение солёности у того же вида *D. pumila*, при 10.8‰ гидранты перестают высовываться из гидротек и отказываются брать пищу, после чего начинают рассасываться. Если основной вклад в генерацию ГПТ вносят гидранты, которые при

работе в паре выдавливают в два раза больше гидроплазмы, чем участок ствола между ними (табл. 10), и они действительно испытывают стресс при низкой солёности, то инактивация их пульсаций при опреснении приведёт к существенному ослаблению течений.

В целом, составляющие работы распределительной системы (латеральные пульсации ценосарка, периодичность, скорость, протяжённость и объём ГПТ) более устойчивы к нагреванию и опреснению, чем ростовые пульсации. Подобная устойчивость может быть связана с простотой организации колоний гидроидов. Колониальные гидроиды являются модульными организмами, не обладающими единым центром управления происходящими в организме процессами. Анатомически и функционально модульный организм устроен проще, чем унитарный. Децентрализованные организмы оказываются устойчивыми к внешним воздействиям, легко переносят повреждения, распад на фрагменты (Марфенин, 2016). Одни части организма могут подстроиться под другие, в результате чего серьёзных нарушений в функционировании колонии не происходит. В то же время, обнаружено непостоянство параметров пульсаций и ГПТ: в изученном диапазоне изменений факторов среды исследуемые количественные показатели зачастую меняются без видимой закономерности и порой демонстрируют большие отклонения ±*SE* от средних значений. По-видимому, такое непостоянство также вызвано простотой организации и пластичностью децентрализованной системы, которая «… выражается в увеличении самостоятельности её частей, …, в возрастании вариативности целого, усилении неопределённости во всех её видах и, в конечном итоге, в значительной гибкости алгоритмов реализации жизненно важных процессов» (Марфенин, 2016, с. 316).

В начале раздела «Обсуждение результатов» мы отметили отсутствие чёткой закономерности в изменении ростовых и латеральных пульсаций (рис. 10, 11, 16, 18, 19), а также ГПТ (рис. 21, 22) при нагревании и опреснении. Графики реакции пульсаций и ГПТ на изменение условий среды отдалённо напоминают *S*-образную кривую. Подобная зависимость часто встречается в биологии, особенно при описании развития организмов или роста популяций (Гэлстон и др., 1983; Бродский, 2000; Ризниченко, 2002; Тейлор и др., 2004). В идеальном виде *S*-образная кривая включает в себя несколько фаз. Сперва происходит медленный рост одного из параметров, затем перегиб кривой и переход к более быстрому развитию на втором участке, после чего следует второй перегиб и резкое замедление изменения динамики параметра вплоть до нулевых. Мы исследовали воздействие на колонии определённых *дискретных* значений температуры (10, 15, 20, 25,

28°C) и солёности (26, 20, 15, 10‰) и не имеем данных по реакции исследуемых нами параметров пульсаций и перемещения гидроплазмы в *непрерывном* диапазоне нагревания (с шагом 1°C) и опреснения (с шагом 1‰), что позволило бы построить более точные графики. Характер кривой сложно определить по четырём-пяти точкам. Однако этого и не требуется. Важно понимать, что есть фаза стабильного функционирования какого-либо параметра (периода, амплитуды и т.п.), за которой следует фаза нарушения (остановки, плато). Такая «остановка» может выражаться в существенном сбое в работе системы (например, на рис. 11*А* при опреснении до 10‰ явно уменьшаются прирост и амплитуда ростовых пульсаций и возрастает их период) или полном прекращении определённого процесса (при 10‰ в побеге исчезают ГПТ (рис. 15)).

Подведём итог анализа реакции колоний *D. pumila* на два абиотических воздействия: температуру и солёность. Вблизи экстремальных значений параметров среды:

- рост снижается вплоть до остановки;
- у ростовых и латеральных пульсаций изменяются период и амплитуда;
- гидроплазматические течения продолжаются.

Сохранение гидроплазматических течений свидетельствует о том, что распределительная система продолжает функционировать даже в условиях стресса. Но насколько эффективно? Пришло время ответить на этот вопрос.

4.2. Влияние условий среды на эффективность работы распределительной системы

Наше исследование посвящено определению условий эффективного функционирования распределительной системы колониальных гидроидов. Под эффективностью мы подразумеваем скорость в сочетании с дальностью перемещения частиц по каналам гастроваскулярной полости, которые, в свою очередь, определяются активностью работы пульсаторов: гидрантов, верхушек, ценосарка. Пульсации определяют все стороны жизнедеятельности гидроидов: пищеварение (Марфенин, 1981), распределение пищи по колониальному организму (Hale, 1960; Fulton, 1963; Марфенин, 1985б, 1993а, б), размножение, рост и морфогенез (Beloussov, 1973; Crowell, 1974, Donaldson, 1973, 1974; Баденко, 1980). Эффективная и слаженная работа распределительной системы необходима для перемещения пищи к удалённым от места её

приёма частям колонии, в частности, к растущим верхушкам и молодым побегам (Марфенин, Бурыкин, 1979; Косевич, 1991).

Изучение воздействия факторов среды на колонии показало, что пульсации ценосарка и показатели перемещения гидроплазмы зачастую существенно варьировали (приложение 1), в том числе в случаях, когда значения абиотических факторов были близки к естественным для колонии. Отмеченная вариативность данных может являться следствием постоянных процессов саморегуляции в колонии (Марфенин, 2016). В нашей работе удалось выявить генеральные тенденции при нагревании, опреснении, осушении и изменении водообмена, а наличие отклонений от этих трендов указывает на влияние других факторов, как внешних, так и внутренних. Работа распределительной системы зависит не только от факторов внешней среды, но и от процессов, происходящих в самой колонии. В частности, ранее было показано, что ритмика пульсаций может зависеть от степени накормленности колонии (Fulton, 1963; Dudgeon, Buss, 1996; Dudgeon et al., 1999; Wagner et al., 1998). Но главную роль в определении эффективности работы распределительной системы играет взаимодействие пульсаторов: гидрантов, участков ценосарка, верхушек роста столонов и побегов. В отсутствие общего центра управления пульсаторы в колонии функционируют в значительной мере самостоятельно и независимо друг от друга. Их взаимодействие порождает «шум» – дополнительные толчки, сопровождаемые выбросами новых порций гидроплазмы и повышением давления внутри полости колонии, которые отражаются на регулярности пульсаций и ГПТ. Таким образом, воздействие на распределительную систему является многофакторным.

Однако транспортировка гидроплазмы – непростой процесс, и механизмы этого процесса до конца не расшифрованы. ГПТ могут являться периодичными и связанными с одним источником или происходить от разных источников. Могут быть активными или слабыми, что проявляется в скорости и доли покоя, в направлении ГПТ, дальности и объёме перенесённой гидроплазмы. Для использования параметров ГПТ при оценке внешних воздействий на колонию необходимо разобраться в механизме возникновения течений. Основная цель изучения ГПТ – выделение наиболее надёжных параметров, характеризующих перемещение гидроплазмы.

Эффективность работы распределительной системы выражается в скорости и дальности переноса взвешенных в гидроплазме частиц по колонии, т.е. в формировании быстрых и протяжённых течений, связывающих отдалённые части колонии между собой. Протяжённые ГПТ, возникающие время от времени в колонии гидроидов, имеют первостепенное значение для интеграции организма. Благодаря им, частицы пищи достаточно быстро доставляются к зонам роста – прежде всего, к верхушкам роста

столонов и прилегающим к ним участкам, в которых формируются новые побеги или гидранты. Экспериментально было доказано, что пища, получаемая проксимальными побегами колонии *G. loveni,* используется в первую очередь для роста верхушки основного столона и ближайшего к ней самого молодого побега и лишь затем остальными побегами (Косевич, 1991; Марфенин, 1993б). Поэтому при недостатке пищи удалённые от верхушки столона побеги перестают расти, а столон продолжает удлиняться, формируя новые побеги. Более того, рост дистальной части луча колонии обеспечивается также и за счёт рассасывания (дедифференцировки) гидрантов на старых побегах, чей клеточный материал также поступает в гастроваскулярную полость и используется в качестве пищи (Huxley, de Beer, 1923; Lunger, 1963). Первоочередное обеспечение пищей периферических зон роста позволяет гидроидам не только увеличиваться в размерах, но и смещаться по субстрату, уходя из одних зон и осваивая другие. Поэтому протяжённые ГПТ играют ключевую роль в жизнедеятельности колониальных гидроидов.

Аккумулятивными показателями работы распределительной системы являются протяжённость переноса частиц (*Z*) за один акт однонаправленного ГПТ и объём перенесённой гидроплазмы (*V*), содержащей эти частицы. Протяжённость переноса является более важным показателем, поскольку без возможности транспортировки по колонии даже большие объёмы внутриполостной жидкости, насыщенные пищей, оказываются бесполезны. Они просто будут скапливаться вблизи получившего пищу гидранта. В сущности, эффективность мы определяем через способность распределительной системы быстро доставлять пищевые частицы от одного конца колонии к другому. Чем дальше и в бóльшем количестве могут быть транспортированы частицы, тем эффективнее функционирует система ГПТ.

Перемещение частиц через всю колонию возможно при последовательном подключении промежуточных побегов, каждый из которых помогает проталкивать столб гидроплазмы, когда тот окажется в непосредственной близости от побега (Марфенин, 1985б, 1993б; Марфенин, Дементьев, 2017). Чтобы каждый последующий побег «сработал», порция гидроплазмы должна пройти участок столона, отделяющий данный побег от предыдущего. Если протяжённость ГПТ больше длины одного модуля столона, то возможен дальний перенос частиц. Если же *Z* составляет менее величины одного модуля столона, то дальний перенос теоретически невозможен: частицы будут перемещаться вперёд и назад между двумя побегами в пределах одного модуля столона. Средняя длина сформированного модуля столона *D. pumila* составляет 2.98±0.12 мм, т.е. около 3 мм (табл. 3), хотя у отдельных колоний может быть и меньше, и больше (рис. 32). Продолжающий расти нулевой модуль столона более короткий. Расчётная протяжённость

переноса частиц в первом модуле столона в исследованных колониях варьирует, но, в целом, условия среды в исследованном диапазоне слабо влияют на протяжённость ГПТ.

Необходимо отметить, что показатель протяжённости переноса частиц (*Z*) является *усреднённой* величиной. Он позволяет сравнивать ГПТ между собой при различных условиях среды, но не решать вопрос о дальности переноса частиц. Среди множества зарегистрированных течений при каждом из изученных значений факторов среды присутствуют и более протяжённые ГПТ. Малая величина *Z* (меньше 3 мм) вовсе не означает, что взвешенная в гидроплазме пища не может быть доставлена в другую часть колонии. Её могут переносить наиболее протяжённые из всей совокупности зарегистрированных течений. Доля протяжённых течений (более 3 мм) обычно составляет 10-40% от общего числа ГПТ (рис. 34), но может быть и меньше (при 28°C), и больше (при 15°C).

При контрольных значениях параметров среды (26‰, 15°C), близких к естественным в местах обитания вида в летний период, показатель *Z* в столоне примерно (с учётом отклонения ±*SE*) равен 3 мм, т.е. расстоянию между соседними побегами (табл. 3). Поскольку протяжённость перемещённой гидроплазмы в первом модуле столона достоверно не различается ($p > 0.05$) при различной солёности (приложение 1.4., рис. 15*Б*), то дальность переноса частиц оказывается устойчива к опреснению.

В столонах величина *Z* существенно уменьшается ($p < 0.01$) по мере повышения температуры более 15°C (приложение 1.7, 1.8, рис. 22). Хотя расчётная протяжённость перемещения частиц к верхушке столона $Z_{(+)HF}$ при 10 и 20°C и составляет в среднем менее 3 мм, работа распределительной системы не должна нарушаться, поскольку отдельные течения обладают большей протяжённостью (рис. 34). Т.е. верхушки достигают не все течения, а только наиболее мощные из них. При дальнейшем нагревании до 25 и 28°C величина *Z* в обоих направлениях снижается до 1-1.5 мм, что покрывает лишь половину длины модуля столона. Эти показатели температуры оказываются пороговыми, при их превышении эффективное перемещение гидроплазмы нарушается.

От длительности осушения протяжённость течений (приложение 1.10) зависит слабо. Низкие значения $Z_{(+)HF}$ в контроле (без осушения) и при осушении на 20 мин, по-видимому, следует считать несущественными, поскольку противоположно направленные (-) ГПТ являются протяжёнными (2.5-3.5 мм) при тех же воздействиях, что не мешает эстафетной передаче (Бурыкин, 2013). В стоячей и проточной воде (приложение 1.12) протяжённость переноса частиц составляет 2-2.5 мм.

Длина модуля побега меньше, чем столона, но тоже постоянна – 0.5 мм (Марфенин, 1993б). Несмотря на то, что ГПТ в побегах слабее таковых в столонах (приложение 1.3,

1.8), их протяжённости оказывается достаточно для покрытия указанного расстояния при изученных значениях солёности и температуры. Лишь при 10‰ ГПТ в побегах полностью исчезают, и эффективность работы распределительной системы в них приближается к нулевой. Однако, по нашим данным, при 10‰ ГПТ в столоне сохраняются (приложение 1.4), т.е. гидроплазма (вернее, маркирующие её частицы) продолжает циркулировать по колонии, не заходя в побеги.

Расчётная протяжённость, определяющая, по нашим представлениям, эффективность работы распределительной системы, не всегда превышает длину модуля столона. Но это вовсе не означает, что эстафетная передача гидроплазмы невозможна. Формирование единого протяжённого ГПТ из цепочки коротких локальных течений было изучено на относительно длинных колониях, чей столон включал нескольких модулей (рис. 7). Именно в таких колониях средняя протяжённость переноса частиц, рассчитанная для удалённых от верхушки столона модулей, покрывает расстояние более 3 мм. По мере приближения к верхушке столона *Z* снижается (табл. 8, рис. 35). Но в экспериментах по изучению воздействия условий среды на гидроидов мы использовали стандартизированные маленькие колонии со столонами, состоящими из двух модулей: нулевого и первого (рис. 5). Это позволило получить сопоставимые результаты и нивелировать влияние на пульсации и ГПТ морфометрических показателей колоний, которые неизбежно бы возникли из-за невозможности культивирования идентичных образцов *D. pumila*. Расчётная средняя протяжённость *Z* в первом модуле столонов коротких колоний (2-3.5 мм) соответствует таковой в аналогичном модуле длинных (табл. 8). Эстафетный способ передачи гидроплазмы (Бурыкин, 2013), характерный для колониальных гидроидов, в молодых коротких колониях выражен хуже. Расчётные значения протяжённости *Z* в первом модуле достаточны для покрытия расстояния до верхушки столона, поскольку нулевой модуль полностью не сформирован и продолжает расти (т.е. его длина менее 3 мм). Сначала столб гидроплазмы заходит в первый побег, а из него поступает в нулевой модуль к верхушке столона. Это типичная эстафета, только короткая. Поскольку видеорегистрацию осуществляли в наиболее прозрачной части модуля (часто посередине модуля), то для достижения следующего нулевого модуля частицам было достаточно преодолеть не 3 мм, а меньшее расстояние, после чего они оказывались в зоне пульсации первого побега, который проталкивал гидроплазму дальше.

Несмотря на то, что *усреднённая* величина *Z* может составлять менее длины одного модуля, отдельные течения, проходящие через первый модуль, бывают более протяжёнными. Достаточно зарегистрировать хотя бы одно течение больше длины модуля, чтобы показать возможность переноса гидроплазмы через этот участок столона.

Но протяжённые ГПТ не единичны. Доля протяжённых ГПТ (более 3 мм) от общего числа течений в первом модуле столона значительна при всех испытанных значениях абиотических факторов (рис. 34). Значит, транспортировка пищи в первом модуле столона возможна, но не с любым проходящим ГПТ, а только с наиболее мощными из них.

Только при нагревании до 25-28°C наблюдается снижение эффективности функционирования распределительной системы, но даже при столь высокой для гидроида температуре протяжённые ГПТ не исчезают полностью (хотя становятся редкими). В остальных случаях распределительная система остаётся эффективной, несмотря на уменьшение прироста и даже остановку роста колонии.

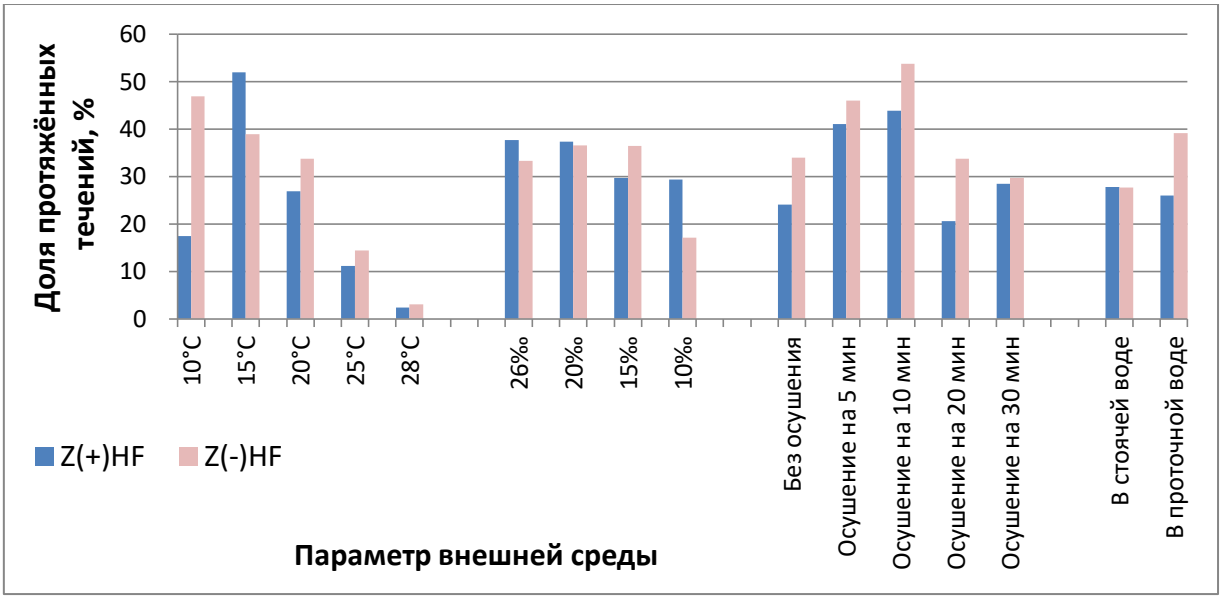


Рис. 34. Доля протяжённых (более 3 мм) течений в первом модуле столона *D. pumila* при исследованных условиях среды.

При расчёте протяжённости $Z_{(+)HF}$ мы определяем, как далеко частицы могут быть перенесены от места регистрации ГПТ к верхушке роста, предполагая, что диаметр ценосаркальной трубки остаётся неизменным. В некоторой степени, расчётная протяжённость условна, так как амплитуда латеральных пульсаций ценосарка в нулевом модуле столона больше, чем в месте регистрации (первом модуле столона), о чём мы знаем на примере более длинных колоний *D. pumila*, изученных при неизменных условиях среды (Марфенин, Дементьев, 2017). Правильнее было бы рассчитать протяжённость ГПТ не вперёд *от места* регистрации, а *к месту* регистрации, т.е. во втором и последующих модулях столона. Хотя используемые нами маленькие колонии и не позволяют определить показатель Z во втором и третьем модулях столона (они ещё не сформировались), мы можем косвенно судить об эффективности распределительной системы в этих модулях на основании объёмов течений. Поэтому мы вычисляем объём

течения гидроплазмы, чтобы затем сопоставить его с рабочими объёмами отдельных пульсаторов, генерирующих это течение.

Фактически объём ГПТ (V_{HF}) представляет собой произведение протяжённости (т.е. длины) течения Z на площадь поперечного сечения ценосарка, через которое это течение проходит. Латеральные пульсации ценосарка во втором и последующих модулях столона значительно слабее, чем в первом и особенно нулевом модулях (Marfenin, Dementyev, 2017). Диаметр просвета ценосарка (D) во втором и последующих модулях столона составляет в среднем около 45 мкм (рис. 33). Площадь поперечного сечения ценосарка ($(\pi D^2)/4$) в таком случае равна 1 590 мкм^2. Распределительная система эффективна, если протяжённость ГПТ покрывает расстояние между соседними побегами (3 мм или 3 000 мкм) в колонии *D. pumila*. Перемножив протяжённость «эффективного» течения на площадь сечения ценосарка столона, мы получим объём «эффективного» ГПТ – 4 800 000 мкм^3. Аналогичным способом можно вычислить и объём ГПТ (9 600 000 мкм^3), проходящего два модуля столона (6 мм или 6 000 мкм). Эти объёмы несколько завышены по сравнению с расчётными, однако они позволяют представить, какой объём гидроплазмы должен поступать в первый модуль столона (где проводили видеорегистрацию) для эффективной транспортировки частиц по колонии. «Объёмные» ГПТ составляют значительную долю (иногда до 30-40%) от общего числа течений в изученном диапазоне факторов среды (рис. 35*А*), хотя ГПТ более 9 600 000 мкм^3 (т.е. более 6 мм) встречаются реже (рис. 35*Б*). Исключение составляет температура 28°С, при которой «объёмных» протяжённых ГПТ очень мало или вообще нет. Получается, что интенсивные протяжённые ГПТ (более одного модуля столона) в колонии существуют, они не единичны, и на них основывается дальний транспорт частиц.

Исследованные показатели среды не приводят к полному прекращению транспортировки гидроплазмы по колонии (даже при 10‰ в столонах сохраняются ГПТ, а при 28°С встречаются течения протяжённостью более 3 мм). Распределительная система остаётся эффективной при любых испытанных значениях температуры, солёности, длительности осушения и отсутствии водообмена. Установленная стойкость распределительной системы (в первые часы воздействия фактора) – доказательство толерантности колониального гидроида к отклонению показателей среды от оптимальных для организма значений.

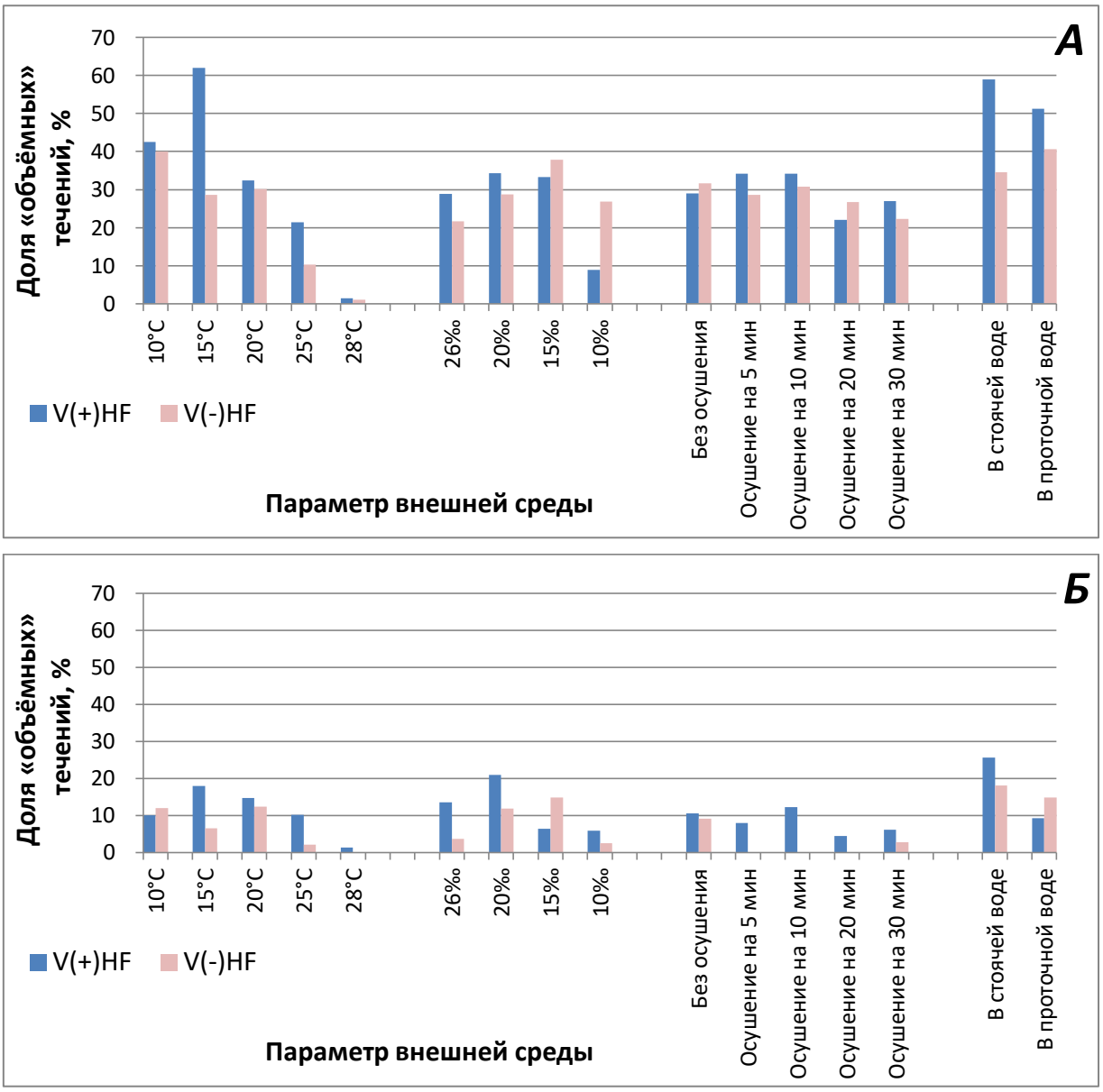


Рис. 35. Доля течений, объёмом более 4 800 000 (*А*) и 9 600 000 (*Б*) мкм^3, поступающих в первый модуль столона *D. pumila* при исследованных условиях среды.

Мы выяснили, что распределительная система гидроида сохраняет работоспособность при изменении условий среды в исследованном диапазоне. Теперь нам предстоит ответить на вопрос: «Каким же образом формируется гидроплазматическое течение?»

Чтобы течения могли распространяться через всю колонию, порождающие их пульсаторы должны работать согласованно. В противном случае, хаотично возникающие токи гидроплазмы будут гасить друг друга, и эффективное распределение пищи окажется невозможным. Однако такого не происходит. Хотя при непродолжительном наблюдении перемещение взвешенных в гидроплазме частиц и кажется хаотичным (Бурыкин, 2010, 2015), более тщательное изучение позволяет обнаружить сильные однонаправленные

течения, возникающие с определённым периодом (Марфенин, 1985б). Мощные течения попеременно идут сперва однонапаравленным потоком, названным магистральным, к верхушке роста, а затем – от неё, обеспечивая тем самым компенсацию недостатка гидроплазмы в центре колонии (Карлсен, Марфенин, 1984). Однако большую часть времени в теле колониального организма нет поступательного движения жидкости, следовательно, большую часть времени пульсаторы не сокращаются и не выдавливают гидроплазму в общую полость столона.

Механизм формирования протяжённых гидроплазматических течений до сих пор не раскрыт, однако предполагается наличие некоторой гидравлической координации пульсаторов (Карлсен, Марфенин, 1984; Марфенин, 1985б; Бурыкин, 2008). Гидранты и, вероятно, другие пульсаторы колонии сокращаются независимо друг от друга, но их собственный ритм зависит от расширения полости пульсатора в результате наполнения жидкостью. Так, по-видимому, возникает авторегуляторный цикл: поступающая в побег в достаточном объёме жидкость от соседнего побега расширяет стенки его полостей (ценосарка и гидрантов) и вызывает одновременное их сжатие. Вследствие этого происходит выдавливание гидроплазмы назад в полость побега, а затем – в столон. Регулярность ростовых пульсаций (рис. 9, 10, 12), латеральных пульсаций (рис. 4, 26) и гидроплазматических течений (рис. 30) отмечена нами неоднократно.

Скорость и дальность перемещения гидроплазмы определяется «мощностью» пульсаторов. Чем активнее сжимается пульсатор, тем на более значительное расстояние он способен протолкнуть выдавленную из него гидроплазму, следовательно, тем больший отрезок пути покроет новообразованное течение. Поэтому важным шагом в понимании работы распределительной системы является определение объёма пульсаторов. Этот шаг позволит выяснить, насколько аккумулятивным является ГПТ, т.е. сколько пульсаторов участвует в его создании.

Объёмы пульсаторов

Для определения числа пульсаторов, необходимых для генерации одного локального ГПТ мы вычислили «рабочие объёмы» пульсаторов и сравнили их с объёмом гидроплазматического течения, т.е. объёмом гидроплазмы, перемещённой через плоскость поперечного сечения столона, соответствующему однонаправленному непрерывному течению гидроплазмы. Такие расчёты до нас не были опубликованы и, по-видимому, никем не производились.

Морфометрия ценосарка столонов и побегов, а также гидрантов позволяет расчётным путём определить разницу между объёмами в процессе пульсаций, т.е. между расширением и сжатием каждого участка, которую мы назвали «рабочим объёмом» (*SV*). *SV* пульсаторов – это избыток гидроплазмы, благодаря которому происходит перемещение гидроплазмы по ценосарку колонии, это часть ГПТ. Мы установили средние значения *SV* гидрантов, модуля побега и модуля столона.

Стационарная (неизменная, неподвижная) продолжительная видеосъёмка перемещения гидроплазмы в середине какого-либо модуля столона позволяет определить объём перенесённой гидроплазмы на протяжении однонаправленного ГПТ через плоскость поперечного сечения столона в месте наблюдения.

Сопоставление этих результатов показывает, что для обеспечения одного локального ГПТ в ближайшем к материнскому побегу модуле столона необходимо от 1 542 315 мкм^3 (максимум 2 863 310 мкм^3) до 11 899 676 мкм^3 (максимум 50 147 268 мкм^3) гидроплазмы (табл. 9) для колоний № 1-9 (2016) и № 2-5 (2016) соответственно. В то же время один модуль побега по данным видеорегистрации может поставить не более 6 790 197 ± 702 788 мкм^3 гидроплазмы (при условии одновременного сжатия двух гидрантов и ценосарка).

Следовательно, для обеспечения гидроплазмой одного небольшого по объёму локального ГПТ в колонии № 1-9 (2016) требуется синхронное сжатие одного-двух гидрантов, а в колонии № 2-5 (2016) необходимо от двух до восьми междоузлий побега, т.е. одновременного сжатия от четырёх до шестнадцати гидрантов и ценосарка между ними. Два крайних примера (рис. 30): наиболее сильного ГПТ в колонии № 2-5 (2016) и наиболее слабого в колонии № 1-9 (2016) – позволяют представить, как образуется протяжённое совокупное ГПТ, состоящее из череды локальных, что можно наблюдать визуально (приложение 2).

Протяжённость гидроплазматических течений

Мы показали, что дальность переноса гидроплазмы слабо зависит от изменения условий среды в достаточно широком диапазоне. Рассмотрим теперь механизм возникновения протяжённого ГПТ при нормальных условиях (26±1‰, 15±1°C).

Использованная нами визуальная ежеминутная посегментная регистрация (сканирование) направления движения частиц в каждом модуле столона в течение 1.5 ч позволила описать пространственную картину динамики гидроплазмы в столонах небольших линейных колоний *D. pumila*, чего раньше не удавалось достичь другими

способами. Мы регистрировали не перемещение отдельных частиц вдоль всего столона, а направление движения любых частиц последовательно в каждом модуле (посегментно) за 10-20 с сканирования, т.е. почти одномоментно. При таком учёте можно точно определить протяжённость всего ГПТ в целом по сумме длин модулей, в которых были зарегистрированы однонаправленные движения частиц, не придавая значения маршруту отдельных частиц.

Как и следовало ожидать, система течений в столонах разнообразна. В представленных нами результатах имеются примеры как отсутствия протяжённых ГПТ (приложение 2.3) или неупорядоченных коротких ГПТ (приложение 2.4), так и чёткой периодики и направленнности мощных ГПТ (приложение 2.1).

Неупорядоченность коротких ГПТ и невыраженность протяжённых течений вполне естественны для модульных организмов, у которых отсутствует централизованное управление, а гидроплазма приводится в движение не одним пропульсаторным органом, а множеством пульсаторов (Марфенин, 1993б, 2016). Интерес представляют не разнообразные варианты неупорядоченности ГПТ, а примеры протяжённых однонаправленных ГПТ, которые представлены на бланках 16 и 7.

На бланке 16 видно, что время от времени в колонии *D. pumila* возникают сплошные сквозные ГПТ, сопоставимые по протяжённости с длиной всего столона (приложение 2.1). Оказалось, что сквозные ГПТ от одного до другого конца столона могут возникать менее чем за 1 мин, хотя чаще формируются на протяжении 2-4 мин, постепенно распространяясь вперёд.

Означает ли это, что при возникновении сквозных магистральных ГПТ, частицы проходят за 1 мин путь, равный длине всего столона? Особенность метода сканирования заключается в том, что по каждому модулю определяется лишь направление ГПТ, а не скорость движения частиц. По результатам сканирования обычно нельзя определённо ответить на вопрос: прошёл ли фронт ГПТ всю дистанцию от основания материнского побега до верхушки столона. Ясно лишь, что частицы во всех модулях движутся в одном направлении, при этом их скорость и пройденный путь остаются неизвестными.

С одной стороны, частицы в ценосаркальной трубке могут одновременно сдвинуться в одну сторону при условии увеличения давления с одной стороны ценосарка, например, в результате сжатия гидрантов в материнском побеге или ослабления давления в противоположной части ценосарка, т.е. прекращения сжатия ценосарка вблизи верхушки роста или при ослаблении гидрантов. Протяжённость такого ГПТ может быть значительной, но длина пути, пройденного частицами, намного меньшей. В движение приходит гидроплазма по всему столону, но сдвигается она ненамного, лишь на величину

рабочего объёма растягиваемого пульсатора – дистального участка столона. После того, как иссякнет течение из материнского побега, ГПТ в столоне остановится, а затем гидроплазма начнёт двигаться в противоположном направлении, так как растянувшийся дистальный участок ценосарка столона начнёт сжиматься.

По другой версии, частицы теоретически могут пройти весь путь от материнского побега до верхушки роста столона при условии, что ёмкость принимающего пульсатора столь велика, что превышает объём полости всего ценосарка столона. Однако проведённые расчёты опровергают такое предположение. Рабочие объёмы пульсаторов существенно меньше (табл. 10).

Тем не менее, в некоторых случаях на бланках представлены явные доказательства того, что за одну минуту частицы прошли расстояние, соответствующее длине нескольких модулей столона. Например, когда зарегистрировано, что ненасыщенное ГПТ сменяется в модулях насыщенным, можно предполагать, что частицы действительно преодолели расстояние, равное совокупной длине этих модулей за время, не превышающее 1 мин. Такие примеры мы находим на описанных выше бланках. Например, на бланке 7 (приложение 2.2, см. строчки 0:37 и 0:38) компенсаторное ненасыщенное ГПТ в пределах трёх модулей за 1 мин сменяется магистральным насыщенным ГПТ. Такой же переход на бланке 11 (приложение 2.4, см. строчки 0:24 и 0:25), на бланке 4 (приложение 2.5, см. строчки 0:14 и 0:15, 0:41 и 0:42).

Подобные примеры дают нам основание считать, что менее чем за 1 мин фронт ГПТ может распространиться на расстояние, равное длине, по меньшей мере, трёх модулей, т.е. в среднем на 8-9 мм. В таком случае, скорость фронта ГПТ превышает 150 мкм/с. Этот результат согласуется с данными прямого учёта скорости ГПТ по движению взвешенных в гидроплазме частиц, полученными ранее (Карлсен, Марфенин, 1984). Было показано, что средняя скорость ГПТ в некоторых столонах *D. pumila* равна 200 мкм/с, а максимальная – 800 мкм/с. При таких скоростях за 1 мин частицы могут пройти от 12 до 48 мм.

Однако надо учитывать, что перемещение частиц по столону возможно не только вследствие поступления гидроплазмы из одного источника (одного побега), но и при последовательном поступлении непротяжённых ГПТ в побеги по пути продвижения. Опубликованные ранее результаты наблюдений свидетельствуют, что в ответ на поступление ГПТ в побег сразу же образуется исходящее ГПТ, которое оказывается очередным двигателем магистрального ГПТ. Так, подключаясь поочерёдно, промежуточные побеги участвуют в продвижении гидроплазмы, в результате чего магистральное ГПТ оказывается неограниченно протяжённым (Марфенин, 1985б, 1993б).

Поясним это на следующем примере. Из побега, получившего пищу, выходит в столон насыщенное частичками ГПТ. Продвижение этого фрагмента ГПТ по столону возможно лишь при условии, что находящийся перед ним в столоне «пустой» объём гидроплазмы должен также сместиться. Если смещение ограничится только зоной столона, то эффект получится таким же, как описан в первой версии. Иной результат получится в том случае, если «пустой» объём гидроплазмы продвинется не только по столону, но и зайдёт в следующий побег, что неизбежно приведет к ответному сжатию ценосарка в нём и выдавливанию того же «пустого» объёма гидроплазмы обратно в столон. Однако между входом ГПТ в побег и выходом из него проходит некоторое незначительное время. Было замечено, что исходящая из очередного побега порция пустой гидроплазмы прошла по столону дальше, а «пустой» объём гидроплазмы, выдавленной обратно в столон, оказался в хвосте продвинутой вперёд порции гидроплазмы с частичками пищи, т.е. эти объёмы гидроплазмы меняются местами. Инициатива в проталкивании ГПТ переходит ко второму побегу, после чего частицы пищи продолжают движение по столону, а пустой объём гидроплазмы перед ними загоняется в следующий побег. И снова расширение ценосарка провоцирует его сжатие и, следовательно, генерацию исходящего ГПТ, а «пустой» объём гидроплазмы, который сначала был перед объёмом, насыщенным частичками, оказывается позади него. Подобие игры в «пятнашки». Такая модель однонаправленного непрерывного ГПТ полностью снимала противоречие между тем, что частички могут пройти весь путь от материнского побега до верхушки столона за один акт однонаправленного перемещения, и тем, что протяжённость локального ГПТ, регистрируемая видеосъёмкой в любом месте столона, оказывается значительно меньше протяжённости всего столона.

Данные визуального сканирования ГПТ, приведённые в приложении 2, дают примеры, подтверждающие эту теорию. На бланке 16 (приложение 2.1) видно, что в арьергарде ГПТ возникают зоны покоя (см. строчки 0:18-0:20, 1:28-1:30). Следовательно, двигателем ГПТ в это время являлся уже не материнский побег, а один из промежуточных побегов: дистально от него ГПТ есть, а проксимально нет.

Ещё ярче пример на том же бланке, когда от промежуточного побега идут противоположно направленные ГПТ. Так, на строчке 0:56 от побега № V отходят два ненасыщенных ГПТ (приложение 2.1), которые пришли на смену насыщенному однонаправленному магистральному ГПТ на строчке 0:55. Побег № V, а за ним № VI стали главными двигателями магистрального ГПТ.

В то время как фронт ГПТ приближается к верхушке столона, задняя граница ГПТ отдаляется от побега, из которого оно изначально вышло. Если первоначально

магистральное ГПТ начиналось от первого побега, то спустя минуту – уже от третьего побега, а ещё через минуту – от четвёртого (приложение 2.1, строчки 0:18-0:20). Такая последовательность смены «толкателей» – задних побегов, из которых выходит течение, формирующее магистральное ГПТ в столоне, повторяется в приведенном примере четыре раза из пяти.

Во многих случаях методом посегментного сканирования можно не только определить заднюю границу магистрального или компенсаторного ГПТ, но и переднюю, т.е. выделить продвижение фронта ГПТ вперёд по столону. На бланке 16 наиболее ярко это проявилось на строчках 0:52-0:55 (приложение 2.1). Если ГПТ есть в одном модуле и отсутствует в следующем, значит, гидроплазма поступает в побег, расположенный на границе этих модулей. В указанном примере приемником гидроплазмы были последовательно побеги № II, V и VII и затем верхушка столона.

Через 1-2 мин после поступления ГПТ в побег происходит инверсия, и течение выходит из побега, что может быть зарегистрировано методом визуального сканирования в тех случаях, когда на смену покоя (σ) или ненасыщенного ГПТ (→) приходит насыщенное ГПТ (>), как, например, представлено на строчках 0:15-0:19 (приложение 2.1).

Следовательно, перемещение частиц из одного конца столона до другого не соответствует модели двух пульсаторов, соединённых трубкой. Пульсаторы могут поочередно подключаться к «прокачиванию» ГПТ. Это больше соответствует теории участия промежуточных побегов в генерации протяжённого насыщенного частичками ГПТ (Марфенин, 1985б, 1993б).

Взаимодействие пульсаторов при генерации ГПТ

Расчёты рабочих объёмов позволили выяснить, что наблюдаемое в микроскоп ГПТ не единое, а состоит из коротких потоков, выдавливаемых разрозненными пульсаторами. В таком случае можно было бы предположить, что никакого пронизывающего колонию ГПТ (магистрального или компенсаторного) не существует. Однако визуальные картирования направлений потоков позволяют считать, что в ряде случаев все локальные ГПТ направлены в одну сторону. Это не случайный результат, а закономерный и регулярный, зарегистрированный в различных колониях *D. pumila*.

Хотя единовременно перемещение гидроплазмы визуально распознаётся на трёх-четырёх модулях столона (приложение 2), расчётная протяжённость течения, проходящего через плоскость сечения столона, повсеместно оказывается меньше – не

более двух модулей (рис. 36). Из этого факта можно сделать вывод, что сплошное перемещение гидроплазмы по столону обеспечивается не одним материнским побегом, но и остальными побегами. Мощность ГПТ, зарегистрированных в промежуточных модулях, обычно меньше, чем в крайнем модуле у основания материнского побега (табл. 10), что отражается также и в величине расчётной протяжённости ГПТ (табл. 8). В средних модулях столона, в исследованных нами колониях, ГПТ могли пройти дистанцию, равную одному модулю. Это означает, что приемниками ГПТ являются ближайшие (очередные) побеги. Поскольку и в следующем модуле всегда регистрируются регулярные ГПТ, то их генераторами являются промежуточные побеги. При быстром сканировании столона в течении 10-20 с видно, что ГПТ неразрывны, т.е. продолжаются на два, три, четыре и более модулей (приложение 2).

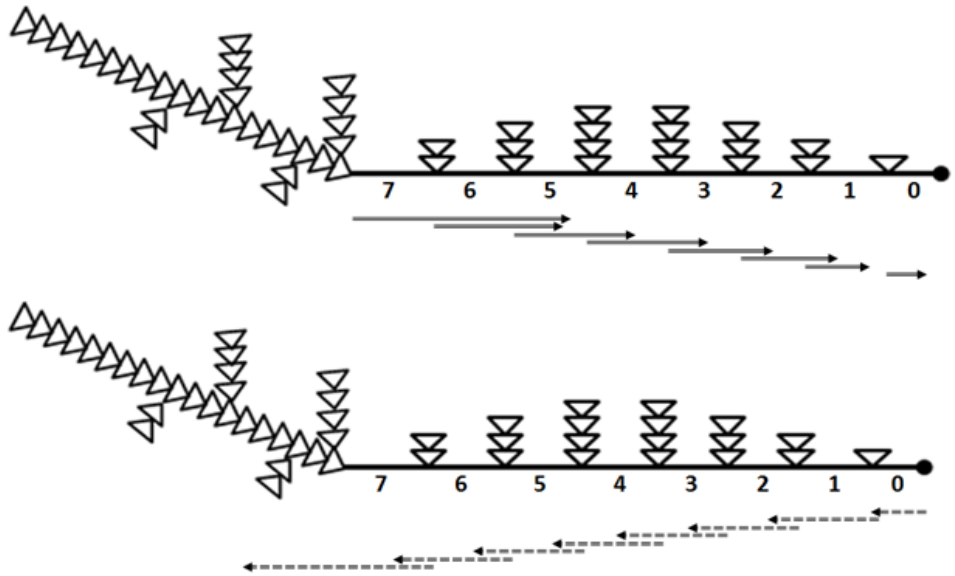


Рис. 36. Схематически расчётная протяжённость (стрелочками) перемещения гидроплазмы в течение одного магистрального (верхний рисунок) и компенсаторного (нижний рисунок) течений в каждом модуле колонии № 8-6 (2016). Длина стрелок соответствует расчётной протяжённости течения гидроплазмы, проходящего через середину модуля столона, определённой по данным видеорегистрации.

Зарегистрировать непосредственно участие промежуточных побегов в перемещении гидроплазмы сложно, так как для этого надо проводить съёмку сбоку, что технически непросто, и сам процесс регистрации замедляется, а сканирование становится растянутым. Поэтому в данном исследовании мы не учитывали ГПТ «в» и «из» средних побегов, а только из крайнего – материнского побега. Однако имеются данные предшествующих исследований, где было показано, что ГПТ из материнского побега

заходит в последующие побеги, а затем выходят из них снова в столон (Карлсен, Марфенин, 1984; Марфенин, 1985б; Бурыкин 2010).

Из результатов предшествующих исследований оставалось не ясным, как далеко один концевой пульсатор способен проталкивать гидроплазму, и сколько пульсаторов должны сжиматься синхронно для обеспечения магистрального ГПТ в таких колониях, как *D. pumila*, у которых гидранты расположены на побегах. Теперь на эти вопросы можно ответить.

Один гидрант способен выдавить 2 316 720 ± 368 619 мкм^3 гидроплазмы (табл. 10), т.е. около 0.002 мм^3. Наибольшие по объёму течения, зарегистрированные нами в колонии № 2-5 (2016), составляли 44 892 519 мкм^3 к верхушке роста и 50 147 268 мкм^3 от неё (табл. 9), т.е. 0.045-0.05 мм^3. Этот объём почти в 25 раз превышает рабочий объём отдельного гидранта.

Кроме самых слабых ГПТ, для формирования которых достаточно сжатия одного гидранта (Бурыкин, 2006), все остальные возможны лишь при условии синхронизации сжатий гидрантов или/и участков ценосарка между ними. Гидранты пульсируют независимо друг от друга, перегоняя гидроплазму из одной части побега в другую (Бурыкин, 2010, 2015). В то время как одни гидранты сжимаются, другие вынуждены расширяться после стадии релаксации, наступающей после сжатия, если давление в полости возрастает. Гидроплазма из сжимающихся гидрантов поступает в соседние гидранты, способные расшириться, что инициирует их сжатие после расширения (Dudgeon et al., 1999; Бурыкин, 2010). Учитывая, что в побеге множество гидрантов[14], и они пульсируют независимо друг от друга, кажется странным, что из побега может выходить мощное течение гидроплазмы. Все пульсации должны взаимно гаситься внутри побега. Следовательно, сам факт генерации побегом исходящего течения гидроплазмы означает возможность синхронизации пульсаторов, в результате чего нарушается баланс между числом сжимающихся и числом расширяющихся пульсаторов. Одновременно сжимающихся пульсаторов оказывается больше, чем одновременно расширяющихся, и за этот счёт часть гидроплазмы выдавливается из побега в столон, с чего и начинается магистральное ГПТ по направлению к верхушке столона.

Таким образом, протяжённые ГПТ не могут быть порождены единичными пульсаторами, а только *сочетанием действия множества пульсаторов* как внутри одного побега, так и вместе с теми, куда течение гидроплазмы заходит по своему пути.

[14] В первичных побегах, из которых были выращены в наших опытах на стёклах колонии, к началу видеорегистрации оставались активными от двух до шести десятков модулей, т.е. от сорока до ста двадцати гидрантов.

4.3. Определение пределов толерантности *D. pumila*

Мы показали, что в условиях абиотического стресса первым нарушается рост. Распределительная система более устойчива к изменениям условий среды. Настала пора определить преферентные для вида диапазоны температуры и солёности, допустимую длительность осушения и возможность существования в отсутствие водообмена. Однако, прежде чем мы рассмотрим реакцию организма в целом, кратко затронем выявленный феномен неравнозначной реакции двух составляющих частей колонии (побегов и столонов) на нагревание и опреснение.

Разница реакции побегов и столонов

Различные части колонии *D. pumila* неодинаково реагируют на изменения температуры и солёности. Реакция столона на изменение этих факторов выражена более отчётливо по сравнению с побегом. В диапазоне от 10 до 28°C повышение температуры воды вызывает, в конечном итоге, сокращение периода и уменьшение амплитуды ростовых пульсаций ценосарка *D. pumila*, однако в столонах и побегах эти процессы выражены по-разному. В столонах уменьшение амплитуды ростовых пульсаций и прироста за цикл при повышении температуры происходит сильнее, чем в побегах. В результате рост столонов при 28°C снижается почти в 10 раз по сравнению с 15-20°C, а в побегах лишь в 1.5-2 раза. При опреснении до 10‰ столоны перестают расти, а рост побегов заметно замедляется (в 10 раз). Однако рост побегов при неблагоприятных обстоятельствах продолжается лишь до завершения формирования модуля (Косевич, 1991).

Различная реакция на опреснение у побегов и столонов приводит к изменению формы колонии и торможению её роста по субстрату. Этот эффект был отмечен ранее (Kinne, 1956, 1958; Бурыкин, 1979). Подобная трансформация колонии сопровождается изменением пропорции между числом гидрантов и числом верхушек роста (Марфенин, 1977, 1993а, б): гидрантов в пересчёте на одну верхушку роста становится больше, т.е. для обеспечения роста пищей при прочих равных условиях требуется больше гидрантов.

У столонов наибольший средний прирост за один цикл ростовых пульсаций (m_{gp}) был зарегистрирован нами при 10, 15 и 20°C, а при дальнейшем повышении температуры до 25 и 28°C происходило значительное падение прироста вплоть до полной остановки роста столонов.

У побегов результат зависимости m_{gp} от температуры получился иной. При повышении температуры до 25 и 28°C не обнаружено значительного снижения m_{gp}. На графике видно (рис. 16), что m_{gp} у побегов при 10°C несколько ниже, чем при 15, 20, 25°C и даже при 28°C. Наибольший прирост зарегистрирован при 15°C. Однако все эти различия недостоверны с учётом величины отклонения от средних значений. Следовательно, температурный оптимум у побегов *D. pumila* не ограничен 15-20°C, как у столонов этого же вида.

Различия параметров ростовых пульсаций побегов и столонов в зависимости от солёности обнаружены лишь для амплитуды A_{GP} (рис. 11). A_{GP} столона сильно уменьшается при 10‰ по сравнению с 15‰, в то время как для побега отмечено небольшое увеличение A_{GP} в указанном солёностном диапазоне.

Сравнивая при определенной солёности и температуре приросты столонов и побегов за ростовой цикл (или за 1 ч), мы видим, что столоны растут примерно в 4 раза быстрее, чем побеги[15]. В то же время столоны сильнее реагируют на превышение температурного и солёностного оптимумов. Если у побегов скорость роста при 28°C и 10‰ уменьшается лишь незначительно, то у столонов уменьшение роста происходит почти на порядок величин. При более высокой температуре рост колонии становится преимущественно «вертикальным», а при более низкой (10°C) – преимущественно «горизонтальным». Это соответствует сезонным стадиям развития гидроида, когда в начале биологического лета колонии *D. pumila* активно осваивают субстрат и растут «вширь», а в разгаре лета при самых больших температурах образуется более всего гонангиев, в которых происходит половое размножение и формируются планулы (Марфенин, 1980б). Аналогичные различия между скоростями роста побегов и столонов *D. pumila* были ранее обнаружены обычными методами измерения длины ценосарка через каждые двое или четверо суток при изучении изменения формы и размеров колонии, культивируемых как в лабораторных, так и в естественных условиях (Бурыкин, 1980). Было установлено, что столоны растут вдвое быстрее, чем побеги. При этом длину побега автор рассчитывал, суммируя длины ценосарка и формирующихся гидрантов. Если же не прибавлять к длине ценосарка длины гидрантов, то разница между скоростями роста столонов и побегов получится вдвое большей, т.е. в 3-4 раза, что соответствует нашим результатам, полученным методом регистрации ростовых пульсаций ценосарка.

[15] Необходимо отметить, что в колонии одновременно растут не все побеги, а преимущественно молодые, расположенные ближе к верхушке столона. Поэтому незначительное снижение роста побегов относится только к тем из них, которые формируют очередной модуль, в то время как остальные уже могут вовсе не расти. Следовательно, показатель роста побегов менее надежный по сравнению с показателем роста столонов.

Такое различие реакции скоростей роста столонов и побегов на температуру и солёность могут иметь экологическое значение и отражать способ адаптации колоний *D. pumila* к неблагоприятным условиям существования. Прирост побегов сопровождается увеличением числа гидрантов, но не верхушек роста, а прирост столонов автоматически приводит к увеличению числа побегов, т.е. новых верхушек роста. Каждая из верхушек роста нуждается в достаточном количестве клеточного материала, причём, чем выше температура, тем больше требуется новых клеток, если скорость роста увеличивается. Рост побегов может создать условия для получения большего количества пищи, а рост столонов создаёт условия не только для образования большего числа гидрантов, но и большего числа верхушек роста – потребителей клеточного материала. Побеги *D. pumila* ветвятся лишь при избытке пищи, а столоны образуют новые побеги при любых условиях по мере своего роста (Марфенин, 1993б). Механизм, лежащий в основе различий реакции побегов и столонов, полностью не раскрыт. Принято считать, что параметры роста верхушек побегов не зависят от состояния колонии (Косевич, 1996). Рост побегов не прекращается до завершения построения модуля, а новообразованная верхушка в независимости от внешних воздействий завершит своё функционирование формированием питающего колонию гидранта (Косевич, 1990, 1991). Эквифинальность образования модуля исключает трату ресурсов на создание не до конца сформированной структуры. Раз верхушка побега возникла, значит, клеточный материал, необходимый для построения модуля побега, был заранее запасён в колонии. Возможно, завершение построения модуля происходит за счёт изначально накопленных запасов клеточного материалала, а без такого запаса рост модуля не начинается. Однако это предположение не было никем проверено. В то же время, рост столонов чётко не запрограммирован на облигатное формирование нового модуля (и побега на нём) и может завершиться в любой момент при недостатке пищи в колонии (Косевич, 1991). Наши данные показывают, что абиотический стресс, обусловленный нетипичными для гидроида значениями температуры и солёности, тоже способен привести к остановке роста столона.

Преферентные значения температуры и солёности

Являясь характерными организмами, обитающими на границе нижней литорали и сублиторали, исследованные нами колонии гидроида *D. pumila* подвергаются сильному абиотическому воздействию. До сих пор оставалось совершенно не ясно, вызывает ли абиотический стресс какие-либо нарушения в работе распределительной системы, а если и вызывает, то насколько сильные. Анализ множества параметров функционирования

распределительной системы позволил показать, сколь устойчивыми могут быть пульсации тела и гидроплазматические течения при внешних воздействиях (температурных, солёностных и т.п.), близких к естественным в местах обитания вида в летний период.

Относительно *D. pumila* до настоящего времени не были известны ни температурный и солёностный пределы, ни оптимумы, впрочем, как и для всех остальных гидроидов. Было лишь установлено, что в пределах от 1 до 20°С колонии нормально живут, хотя при 1°С рост едва заметен (Бурыкин, 1980). Колонии *D. pumila* хорошо приспособлены к жизни в нижней части литорали. Этот вид переносит промерзание, осушение и связанные с ним колебания температуры (Марфенин, 1971а, б). В дополнение к этим данным нами с помощью методики регистрации пульсаций ценосарка установлено, что в диапазоне температуры от 10 до 28°С у *D. pumila* сохраняются пульсации ценосарка и ГПТ. Не было ни одного случая, когда пульсации ценосарка или перемещения гидроплазмы прекращались. Это означает, что даже при 28°С колониальный организм *D. pumila* остаётся жизнеспособным, хотя в местах обитания этого вида в Белом море вода, считается, не бывает такой тёплой (Наумов, Оленев, 1981, с. 38).

Наибольшие изменения происходят в температурном диапазоне между 10 и 15°С из изученного промежутка от 10 до 28°С. Оптимальный диапазон, при котором наблюдаются высокая скорость роста, интенсивные перемещения гидроплазмы и наибольший объём перенесённой гидроплазмы, составляет от 10 до 20°С. При 28°С пульсации ценосарка столона становятся неустойчивыми, прирост, как правило, замедляется, перемещения гидроплазмы теряют активность.

Колонии *D. pumila* при температуре 15°С способны существовать без проявления признаков угнетения в диапазоне солёности от 26 до 20‰, причём не только 2 ч, но и в течение по крайней мере 8 ч. Наибольший прирост столонов и побегов как за один час, так и за одну пульсацию был при 26‰ и 20‰. При 15‰ прирост за одну пульсацию уменьшается в 1.5 раза по сравнению с 26‰. При солёности 10‰ наблюдаются признаки стресса, проявляющиеся в остановке роста столонов и значительном замедлении роста побегов. При 10‰ частота ростовых пульсаций верхушек побегов и столонов сокращается двукратно.

Следовательно, верхним температурным пределом *нормальной* жизнедеятельности беломорских колоний *D. pumila* по результатам анализа пульсаций ценосарка является температура в пределах 25-28°С. Нижнее значение солёности, лимитирующее рост, находится в пределах 15-10‰.

Проведённое исследование позволило выявить разницу величин температуры и солёности между преферентными условиями роста и остановкой роста. Мы назвали этот

показатель «летальным сдвигом», подразумевая при этом, что остановка роста предшествует переходу организма в фазу переживания неблагоприятных условий. Иными словами, это количественный показатель изменения фактора среды, достаточного для превращение организма из процветающего в выживающего. Рост верхушек побегов и столонов сохраняется при нагревании вплоть до 25°C и опреснении до 15‰, а уже при 28°C и 10‰ происходит остановка или существенное замедление роста. Следовательно, величина «летального сдвига» для колоний *D. pumila* составляет 3°C (от 25 до 28°C) и 5‰ (от 15 до 10‰).

В данном исследовании мы хотели выяснить, как проявляется реакция пульсаций, прироста и ГПТ на изменение факторов среды, а также определить рубеж (предельные значения факторов), при котором проявляется быстрая, фактически моментальная, реакция колониального организма на изменение факторов среды до того, как происходит рассасывание гидрантов и фрагментация ценосарка. Предположение, что таким рубежом может быть 28°C и 10‰, подтвердилось, что проявилось в динамике нескольких параметров: скорости роста, периода (частоты) и амплитуды ростовых пульсаций. Выше было отмечено, что по нашим наблюдениям, проведённым до начала данного исследования, повышение температуры до 30°C негативно влияет на рост столонов и побегов, сопровождается дедифференцировкой гидрантов и фрагментацией ценосарка. Согласно литературным данным, критическим значением солёности, при котором гидранты рассасываются, а ценосарк дезинтегрируется, является 6.7‰, однако процессы распада можно обнаружить уже при 10.8‰ (Бурыкин, 1979, 1980). Нам не удалось наблюдать процесс деградации ценосарка при соответствующем опреснении (10‰). Вероятно, это происходит не в первые часы воздействия низкой солёности, а позже.

Полученные нами данные позволяют установить пределы толерантности *D. pumila* лишь частично. Мы не обладаем данными о реакции колоний на охлаждение (ниже 10°C) и осолонение (выше 26‰), поэтому нижний предел термотолерантности и верхний предел галотолерантности остаются невыясненными.

Преферентные значения температуры (15-20°C) и солёности (26-20‰), при которых жизненные процессы в колонии *D. pumila* наиболее активны, в целом соответствуют естественным в месте обитания популяции гидроида. Температура воды в окрестностях ББС МГУ достигает десятиградусной отметки в конце июня, а в середине лета, когда проводилось наше исследование, становится 15-16°C в верхнем слое (Цетлин и др., 2010, с. 12). *D. pumila* относится к атлантическим бореальным видам и распространена вокруг Европы со стороны Баренцева моря вплоть до Бискайского залива, а также вдоль побережья Канады в основном на нижней литорали (Наумов, 1960). Верхняя температура

поверхностного слоя воды у побережья Европы составляет 10-12 °С летом и 4-6 °С зимой, что объясняется влиянием тёплого Норвежского течения (Деев, 2013, электронный ресурс, режим доступа https://bigenc.ru/geography/text/2670775). В условиях Белого моря развитие половых продуктов и последующее размножение *D. pumila* в верхней сублиторали происходит в конце июня и июле при температуре поверхностного слоя воды в пределах 9-15°С (Припузова, Марфенин, 2001). По нашим данным, 16°С – это наивысшая температура естественного обитания *D. pumila* в Белом море, если не считать непродолжительные периоды обсыхания фукоидов (во время малой воды в нижнем горизонте литорали), на которых эти гидроиды преимущественно обитают. Глубже, где можно встретить *D. pumila*, температура, очевидно, ещё ниже. Поэтому выживание, хотя бы в течение десяти часов и рост при 25°С, а тем более при 28°С, представляется существенным расширением представлений о температурном диапазоне выживания этого вида.

Поскольку у нас нет сопоставимых данных по пульсациям ценосарка при температуре ниже 10°С, мы пока не можем чётко установить нижнюю границу термотолерантности, но нам известно (Марфенин, 1971а, б, 1973; Марфенин, Карлсен, 1983; Бурыкин, 1980), что *D. pumila* выдерживает самую низкую из возможных за год в месте обитания температур для морской воды. Вблизи биостанции МГУ это -1.0°С. При такой температуре колонии почти не растут, но многие гидранты остаются на побегах и не рассасываются. Если рассасывание всё же происходит, то его считают следствием голодания, а не оледенения и промерзания колоний (Марфенин, 1971б). У других видов в том же биотопе, например у *G. loveni* и *L. flexuosa*, на зиму гидранты рассасываются (Марфенин, Карлсен, 1983), а их клеточный материал перемещается в столоны (Полтева и др., 1987).

Исследуемые показатели прироста, пульсаций и перемещения гидроплазмы дают возможность определить пределы нормальной жизнедеятельности организма (без учёта последующей акклимации). Так, в нашем примере при опреснении до 15‰ снижается амплитуда ростовых пульсаций побегов и уменьшается прирост за одну ростовую пульсацию, как в побегах, так и в столонах. В побегах уменьшается протяжённость непрерывного перемещения частиц и объём перенесённой гидроплазмы за единицу времени. При последующем опреснении до 10‰ все показатели пульсаций изменяются сильнее, что проявляется, в конечном счёте, в уменьшении прироста вплоть до остановки, особенно сильно выраженном в столонах. На фоне постоянной температуры при снижении солёности увеличивается период пульсаций – наиболее стабильный показатель пропульсаторной активности. Следовательно, опреснение до 10‰ неблагоприятно для *D.*

pumila, хотя и не летально. Ранее получены похожие данные по выживаемости гидроидов *Perigonimus megas* и *Cordylophora caspia* в агалинных водоемах (Kinne, 1956, 1958; Kinne, Paffenhöfer, 1965, 1966; Arndt, 1984).

Показатели роста, пульсаций и ГПТ после изменения температуры и солёности устойчивы не только в пределах 1.5-2 ч, но и в течение большего времени. Это возможно установить даже по небольшому числу имеющихся в нашем распоряжении продолжительных съёмок, сделанных в течение ночи (8-12 ч). По данным продолжительных съёмок, динамика ростовых пульсаций верхушек столона *D. pumila* заметным образом не нарушается (рис. 9) в течение 8-12 ч пребывания колонии в нормальных для неё условиях (15°C, 26‰). В условиях, отличных от нормальных, ростовые пульсации также стабильны в исследуемом диапазоне солёностей и температур, даже в случае прекращения прироста (рис. 12). Латеральные пульсации и ГПТ также сохраняют ритмику, даже после тридцатиминутного осушения (рис. 26). Аналогичные результаты стабильности пульсаций и ГПТ в течение продолжительных съёмок получены и для другого вида гидроидов – *G. loveni* (Marfenin, Dementyev, 2017).

Допустимая продолжительность осушения

Многие водные растения и животные подвергаются в естественных условиях осушению (Рессель, Йонг, 1934; Зенкевич, 1963). Проще всего морские животные предохраняются от высыхания уходом из осушаемой зоны в частично осушенную. Некоторые прячутся в лужах, которые остаются в зоне осушки (например, бокоплавы), другие пережидают осушение в зарослях водорослей или зарывшись в грунт (Наумов, Оленев, 1981). Прикрепленные к субстрату колониальные гидроиды не могут переместиться. Они не выделяют слизь, а тело покрыто хитиноидным перисарком лишь частично. Через устья гидротек воздух может проникнуть в пространство между перисарком и ценосарком. Как долго гидроиды способны выдержать осушение, до сих пор было не известно. Определение реакции роста и распределительной системы колониальных гидроидов на осушение позволяет ответить на этот вопрос.

Анализ полученных данных показывает, что колонии *D. pumila* не могут выдержать продолжительного осушения: спустя 20 мин пребывания вне морской воды при 23°C проявляются нарушения роста верхушки столона (рис. 24). Однако существенных сбоев в работе распределительной системы (латеральные пульсации, перемещение гидроплазмы) осушение на полчаса не вызывает (приложение 1.9). Осушение приводит к сокращению периодов латеральных пульсаций (P_{trp}) и ГПТ (P_{HF}). Тем не менее, наблюдаемая

тенденция к изменению периодов пульсаций при осушении не является достоверной, несмотря на значительные выборки, но вследствие высокой вариабельности. Значит, параметры распределительной системы менее чувствительны к осушению по сравнению с ростом.

Более продолжительное осушение, а именно на 1 ч, становится критическим для столона, поскольку приводит к нарушению целостности ценосарка. Происходит деградация тканей, а сквозь отверстия в лопнувшем перисарке верхушки роста внутреннее содержимое начинает изливаться наружу[16].

В то же время, краткосрочное осушение (в пределах 10 мин) не приводит к каким-либо заметным нарушениям в работе распределительной системы. Нами не выявлено существенных изменений в пульсациях ценосарка и перемещении гидроплазмы при сравнении их на одной и той же колонии последовательно в контроле и при дальнейших осушениях (5 и 10 мин).

Представленные результаты имеют большое значение для проведения лабораторных исследований с использованием колониального гидроида *D. pumila*. Перенос колоний из одной ёмкости с морской водой в другую – обычная процедура при использовании водных организмов в экспериментах. Зачастую стёкла с колониями, содержащиеся в жилых аквариумах, приходится извлекать оттуда. Это происходит при смене воды в жилых аквариумах, переносе колоний в съёмочную кювету, составлении карт колоний, очистке стёкол от налёта обрастаний, посадке новых колоний на стекло взамен рассосавшихся. Обычно процесс переноса колоний занимает несколько секунд, однако тщательное удаление налёта со стёкла может занять несколько минут, в течение которых колонии будут находиться вне воды. Реакция на осушение могла бы исказить отклик объекта исследования на запланированное экспериментальное воздействие. Теперь мы знаем, что не только быстрый перенос колоний *D. pumila* из одной ёмкости в другую, но и более продолжительное пребывание вне воды, не оказывают значительного влияния на работу распределительной системы.

Мы производили съёмку большинства эпизодов в течение непродолжительного времени (около 1.5-2 ч). Однако отснятые нами сюжеты продолжительностью 7-9 ч, произведённые после тридцатиминутного осушения колоний, позволяют оценить не только первоначальную реакцию на осушение, но и последующее состояние колонии или хотя бы распределительной системы. В течение 7-9 ч мы не обнаружили каких-либо заметных изменений динамики работы распределительной системы, которые могли бы

[16] Похожее явление разрыва перисарка и вытекания мягких тканей наружу мы наблюдали на других колониях *D. pumila*, помещённых в пресную или сильно опреснённую морскую воду.

быть связаны с адаптацией и восстановлением после осушения (рис. 26). Исходя из имеющихся данных реакции распределительной системы на тридцатиминутное осушение, можно предположить, что осушение на меньшие сроки (5, 10, 20 мин) также не приводит к нарушениям динамики на длительном временном промежутке, хотя такие съёмки и не были произведены.

Стабильность функционирования распределительной системы имеет решающее значение для выживания колонии в течение длительных периодов времени. Способность дважды в день во время отлива в течение нескольких часов выдерживать осушение (и связанные с ним изменения температуры и солёности) – необходимое условие существования видов на литорали.

Мы понимаем, что созданные нами условия осушения: полное обезвоживание стекла с колониями при комнатной температуре – едва ли встречаются в естественном для гидроидов биотопе. В момент отлива гидроиды на литорали не осушаются полностью, а оказываются укрытыми талломами водорослей-макрофитов, на которых они произрастают. Здесь сохраняется влага, да и сами колонии на ощупь влажные. Однако мы ставили перед собой задачу установить первые признаки реакции на внешнее воздействие и время, достаточное для возникновения нарушений в росте и работе распределительной системы. Таким порогом, по нашим данным, оказывается осушение продолжительностью от 30 до 60 мин, по прошествии которого ценосарк столона начинает разрушаться, вновь оказавшись в воде.

На основании литературных данных можно сделать вывод о том, что различные литоральные организмы оказываются в разной степени устойчивыми к воздействию осушения. Водоросли быстро (в течение 1-2 ч) высыхают на воздухе, однако также легко возвращаются в активное вегетативное состояние по возвращению в морскую воду всего по прошествии нескольких минут (Lipkin et al., 1993; Schagerl, Möstl, 2011). Аналогичные свойства присущи и губкам (Rützler, 1995). Несравненно более сложно организованные брюхоногие и двустворчатые моллюски обладают плотной раковиной, надёжно защищающей организм от высыхания в течение долгого времени: от нескольких часов до нескольких суток в зависимости от вида (Davenport, Wong, 1986; Sokolova, Pörtner, 2001; Altieri, 2006). Чувствительны к извлечению из воды и ракообразные (Jensen, Armstrong, 1991; Stillman, Somero, 1996; Bell, 2010; Свитина, Гудимов, 2017). Однако нарушение сложной системы оказывается необратимо, и превышение максимально возможного для организма предела устойчивости ведёт к гибели, чего не случалось с просто устроенными водорослями и губками. Гидроиды, характеризующиеся модульной организацией и простотой строения, реагируют на осушение двояко. С одной стороны осушение на

непродолжительный период (до 30 мин) явным образом не сказывается на работе распределительной системы, но приводит к замедлению роста. Однако нахождение без воды в течение более долгого промежутка времени (1 ч) инициирует процессы распада мягких тканей столона. Так что *D. pumila* может быть отнесена к слаботолерантным организмам по отношению к осушению по сравнению с другими водными беспозвоночными.

Таким образом, определённый с помощью физиологических показателей предел допустимого осушения в лаборатории при 23°С колоний *D. pumila*, при котором не нарушаются ни рост, ни пульсации и ГПТ, находится в диапазоне между 10 и 20 мин.

Водообмен

Исследование водных животных в лабораторных условиях не всегда возможно и целесообразно в проточной воде. Это в полной мере относится и к изучению гидроидов, которые в естественных условиях всегда живут на течении. Однако множество исследований колониальных гидроидов, включая и наши, были выполнены на объектах, помещённых в кювету с непроточной водой. К ним относятся: видеосъёмка ростовых пульсаций, роста побегов и столонов у гидроидов, морфогенеза, пульсаций ценосарка и перемещения гидроплазмы в колонии, изучение эмбриогенеза (Hale 1964; Wyttenbach, 1968; Баденко, 1980; Beloussov et al., 1980; Лабас и др., 1981; Белоусов и др., 1984; Карлсен, Марфенин, 1984; Марфенин, 1988; Косевич, 1990, 1991; Казакова и др., 1997; Краус, 2002, 2011; Краус, Черданцев, 2003; Бурыкин, 2008, 2013; Марфенин и др., 2008, и т.п.).

Экспериментаторы, как правило, стремятся помещать подопытных животных в кювету с как можно большим объёмом воды по отношению к размерам и весу объектов исследования. Это делается для того, чтобы уменьшить негативный эффект содержания объектов в непроточной воде. Кроме того, исследования гидроидов в стоячей воде обычно непродолжительны (несколько часов), после чего их возвращают в кюветы, в которых воду хотя бы перемешивают постоянно и аэрируют через распылитель микрокомпрессора (Бурыкин и др., 1984). Эффективность подобных приемов снижения негативного воздействия на объект условий проведения опытов никогда не проверяли. Нам не известны методики проведения сопоставительных наблюдений и экспериментов в проточных и непроточных условиях не только на гидроидах, но и на других книдариях и, более того, на других водных беспозвоночных.

Итог сравнения неоднозначен. Несмотря на большой объём выборок, не выявлено каких-либо существенных изменений в пульсациях ценосарка, росте и перемещении гидроплазмы при сравнении их на одной и той же колонии последовательно в проточной и стоячей воде. При этом не изменялся ни рост, ни частота и амплитуда поперечных пульсаций ценосарка, ни активность и протяжённость течений гидроплазмы.

В то же время обнаружено, что три показателя изменялись при переводе колоний из непроточной кюветы в проточную, а именно: 1) период ростовых пульсаций (P_{GP}), период гидроплазматических течений (P_{HF}), и 3) максимальная скорость ГПТ (A_{HF}).

P_{GP}, хоть и незначительно (в среднем на 20%), но достоверно увеличивается в проточном режиме по сравнению с предшествующим непроточным. Однако этот результат неоднозначен. При анализе значений средних периодов ростовых пульсаций по каждой колонии в одной из шести была обнаружена последовательность: от меньшей частоты ростовых пульсаций в стоячей воде к бóльшей частоте в проточной кювете. В остальных пяти колониях порядок был обратный.

P_{HF} увеличивается на 42%, а максимальная скорость ГПТ (A_{HF}) уменьшается на 20% (приложение 1.12). В результате расчётный объём (V_{HF}) перенесённой в столоне гидроплазмы за одно ГПТ меньше в проточных условиях на 30%. Объяснить этот результат не представляется возможным, пока не будет полностью раскрыт механизм формирования ГПТ. Следовательно, при содержании колоний в стоячей воде распределительная система функционирует более энергично, а именно: с более высокой частотой возникновения мощных ГПТ, бóльшей их скоростью и бóльшими объёмами переносимой гидроплазмы. Это обстоятельство оказывается выгодным как для изучения процессов саморегуляции в колонии, так и для прикладных целей, например для биоиндикации.

Отмеченное выше небольшое увеличение периода ростовых пульсаций при изменении режима содержания с непроточного на проточный можно было бы связать с повышением содержания кислорода или/и с понижением концентрации конечных продуктов обмена веществ вокруг столона. Однако никаких данных на этот счёт пока не существует, а имеющиеся результаты исследования других объектов скорее опровергают гипотезу, чем подтверждают.

В современной литературе нам не удалось найти описания результатов непосредственных опытов по влиянию на пульсации (какого-либо органа) содержания объекта в стоячей и проточной воде. Однако в более ранних работах имеются интересные примеры. Так, опыты проводили на изолированной кольцевой мышце из клоаки

голотурии *Stichopus moebii*[17]. В непроточной кювете объёмом 100 см^3 частота пульсаций мышцы была меньше, чем в проточной, а амплитуда пульсаций варьировала тем сильнее, чем дольше оставалась изолированная мышца в кювете. В проточной кювете того же объёма частота пульсаций со временем лишь незначительно снизилась, а амплитуда оставалась практически неизменной (Lutz, 1930).

При слабом водообмене в воде накапливаются продукты обмена веществ, изменяется кислотность, возможно, изменяется и концентрация кислорода. Посвящённые этому вопросу исследования имеют лишь косвенное отношение к нашим результатам, сконцентрированным на реакции гидроидов на омывающее их течение, однако позволяют представить, в какой мере смена воды может сказаться на результатах содержания гидроидов. Например, концентрация кислорода в воде лишь частично зависит от скорости течения, причём главным образом на этапе возрастания скорости потока от нуля, а на высоких скоростях уже остаётся постоянной вне зависимости от дальнейшего возрастания течения (Coble, 1961).

Косвенно о реакции ритмической активности на дефицит кислорода можно судить по пульсациям сердца, например у моллюсков. Как правило, умеренная гипоксия не вызывает увеличения частоты сердечных сокращений (ЧСС). У мидий *Mythilus edulis* L., 1758 и гребешков *Pecten maximus* (L., 1758) при гипоксии ЧСС сначала оставалась неизменной, а затем убывала (Bayne, 1971; Brand, Roberts, 1973). У *M. edulis* и другого двустворчатого моллюска *Modiolus modiolus* (L., 1758) ЧСС реагировала на приливно-отливной ритм, повышаясь при бóльшей скорости течения и понижаясь при уменьшении скорости воды (Bakhmet, Zdorovenov, 2010).

Эти результаты не соответствуют нашим данным о пульсациях ценосарка у *D. pumila*, так как в стоячей воде частота пульсаций не уменьшается, а незначительно возрастает. Тем более что при непосредственной реакции на содержание кислорода в воде изменение частоты ростовых пульсаций верхушек столонов должно было бы происходить постепенно, а не так быстро, как наблюдалось в нашем случае.

Гидроид *D. pumila* обитает в верхней сублиторали – нижней литорали (Наумов, 1960; Марфенин, 1993б), в зоне активного воздействия приливно-отливных течений. Этот вид хорошо приспособлен к сменам гидродинамического режима. Известно, что колонии *D. pumila* более устойчивы к напору течения, чем другие гидроиды, обитающие в том же биотопе (Марфенин, Малютин, 1994). Можно предположить, что сама скорость течения оказывает непосредственное влияние на пульсации гидрантов и ценосарка. Недавно было показано, что механочувствительные ионные каналы могут быть одним из ключевых

[17] Современное название вида – *Isostichopus badionotus* (Selenka, 1867).

эффекторов пульсационного роста (Никишин и др., 2015). При экспериментальной блокировке механочувствительных межклеточных каналов ростовые пульсации у колониального гидроида *G. loveni* прекращались. В какой мере эта реакция является триггерной или градуальной пока не ясно. Однако экологически подобная реакция была бы вполне оправданной.

Согласно представленным нами данным, ГПТ в стоячей воде более мощные, чем в условиях протоки. Возможно, это следствие большей синхронизации пульсирующих гидрантов, участвующих в формировании ГПТ. В то время как для формировании самых слабых локальных ГПТ достаточно сжатия одного-двух гидрантов (Бурыкин, 2006), для создания мощного ГПТ необходимо одновременное сжатие десяти-двадцати гидрантов (Марфенин, Дементьев, 2017). Если главными пульсаторами являются гидранты, то омывающее колонию течение мешает их синхронизации. Положение побегов и гидрантов в подвижной воде и покое различно. Поток воды влияет на гидранты, поскольку разворачивает их по течению, деформирует венчики щупалец и инициирует вибрацию побегов и гидрантов (Малютин, Марфенин, 1988).

Степень толерантности D. pumila к условиям содержания

Жизнь у поверхности воды и одновременно вблизи дна имеет свои неоспоримые преимущества, несмотря на очевидные опасности. Здесь вблизи контакта водной, твердой и воздушной сред более всего биогенов и света, а значит микропланктона, фитоплактона и меропланктона (Виноградов, 1968; Милейковский, 1960; Корн, Куликова, 1997; Rodriguez, et al., 2015; Thorson, 1950). Этим можно объяснить обитание ряда видов колониальных гидроидов в зоне нижней литорали. *D. pumila,* как один из таких видов, способен дважды в сутки в течение значительного времени выдерживать стресс, связанный с приливно-отливными ритмами.

В нашем исследовании было обнаружено, что пульсации ценосарка в стабильных условиях существенно варьировали. Это отражает и показатель ошибки среднего, приведённый в таблицах. Мы пришли к выводу, что обсуждаемое непостоянство показателей – следствие непрерывных процессов саморегуляции в таких децентрализованных организмах как колониальные гидроиды (Марфенин, 2016).

Тем не менее, усреднение полученных данных регистрации пульсаций всего в десятке колоний на протяжении двух часов в каждой позволяет получить достоверные различия по ряду показателей реакции колоний на факторы среды. Мы полагаем, что

совершенствование метода сможет ещё более повысить его достоверность за счёт уменьшения вариабельности результатов.

Анализ множества параметров, в совокупности характеризующих рост и работу распределительной системы, позволил точнее установить границы толерантности для вида. Колонии *D. pumila* способны существовать в достаточно широком диапазоне значений факторов среды. Без значительного нарушения пульсаций и перемещения гидроплазмы колонии выдерживают изменение температуры от 10 до 25°C и солёности от 26 до 15‰. Несмотря на большие вариации, в данном диапазоне никогда полностью не прекращались рост, пульсации ценосарка, перемещение течений гидроплазмы. Даже при 28°C и 10‰, когда происходит остановка или существенное торможение роста, а также (при 10‰) исчезают ГПТ в побеге, *D. pumila* остаётся жизнеспособной, хотя эти значения температуры и солёности не являются типичными для вида в естественных местах обитания.

Перемещение гидроплазмы не отражает реакцию колонии на изменение факторов среды сколько-либо единообразно. Этот результат интересен сам по себе, так как свидетельствует о сохранении почти неизменного перемещения гидроплазмы по колонии при существенных изменениях пульсаций ценосарка. Эквифинальность функционирования распределительной системы была отмечена и раньше (Марфенин, 1993б) как характерная особенность нецентрализованной организации системы (Марфенин, 2016).

В стоячей воде распределительная система функционирует более интенсивно: с более высокой частотой возникновения мощных течений гидроплазмы, бóльшей их скоростью и бóльшими объёмами переносимой гидроплазмы. Следовательно, жизненные процессы в колонии *D. pumila* выражены более отчётливо в стоячей воде, однако назвать точную причину этого мы не можем. Возможно, в стоячей воде распределительной системе приходится активнее функционировать, чтобы обеспечить более интенсивный обмен веществ, в том числе газообмен. Как бы то ни было, выявленный феномен бóльшей активности распределительной системы в стоячей воде существенно упрощает исследование колоний в лабораторных условиях, поскольку делает необязательным использование проточных кювет для съёмки, обращаться с которыми значительно труднее из-за постоянного риска переполнения кюветы водой и необходимости периодически откачивать лишнюю воду.

Мы установили, что, даже находясь вне воды, гидроиды способны ещё вплоть до 20 мин жить так же, как и в воде. Эта инерция в реакции колониальных гидроидов на осушение очень важна для понимания того, что краткосрочное осушение во время

обычных отливов на нижней литорали не приводит к приостановке роста столонов и функционирования распределительной системы. Продолжительность инерции следует учитывать при постановке экспериментальных исследований с использованием гидроидов, в частности, при переносе стёкол с культурами между аквариумами и в съёмочные кюветы.

Отсутствие видимых нарушений в работе распределительной системы после рассмотренных выше абиотических воздействий, по-видимому, является приспособлением к жизни в нестабильном биотопе литорали. Происходящие дважды за сутки приливно-отливные циклы, сопровождающиеся осушением, изменением температуры, солёности и режима водообмена, не являются критическим фактором в жизни гидроида и не влияют на осуществление жизненно важной функции транспортировки пищи по колонии.

Являясь характерным обитателем нижней литорали Белого моря, *D. pumila* демонстрирует высокую устойчивость к меняющимся условиям среды, что делает вид удобным модельным объектом для изучения колониальной организации в лабораторных условиях.

Заключение: новый метод анализа данных видеорегистрации колоний

Влияние факторов среды на колониальных гидроидов было изучено ранее в контексте фаунистики (Calder, 1976; Arndt, 1984; Albayrak, Balkis, 2000), морфологии (Бурыкин, 1979, 1980; Kubota, 2004), размножения (Ma, 2003), роста (Kinne, 1956, 1958; Kinne, Paffenhöfer, 1965, 1966; Симкина, 1963; Tusov, Davis, 1971), т.е. долгосрочных процессов. Результат мог быть зарегистрирован не ранее, чем через сутки (на самом деле, через несколько суток). За это время в колонии столоны и побеги увеличивались на небольшую величину.

Никаких методов экспресс-индикации реакции гидроидов на изменение факторов внешней среды до сих пор не было разработано. Быстрая пропульсаторная реакция морских организмов на изменение условий среды фактически оставалась не исследованной. В то же время именно на колониальных гидроидах можно достаточно точно и быстро определить воздействие условий содержания объекта на состояние колонии (Marfenin, 2015). Теперь мы видим на примере изучения пульсаций ценосарка у колониального гидроида *D. pumila*, что по изменению периода и амплитуды пульсаций, а также продолжительности фазы покоя, прироста столона и побега, формы кривой ростовых пульсаций можно в течение 1.5-2 ч обнаружить реакцию на изменение значения

четырёх исследованных факторов среды. Вычисленные скорость ГПТ, протяжённость и объём гидроплазмы, перенесённой за один акт пульсации, расширяют возможности анализа реакции гидроида на условия среды.

Метод цейтраферной видеорегистрации пульсации ценосарка и перемещения гидроплазмы в столоне колониального гидроида *D. pumila* с последующим анализом количественных показателей позволил дистанционно и достаточно точно определить реакцию организма на содержание при различных условиях внешней среды. Выявленные различия в периодах ритмической активности от условий содержания колоний несомненно можно отнести к числу чувствительных функциональных реакций организма, удобных для оценки приемлемости проведения исследования в лабораторных условиях. Несмотря на вариабельность результатов, используемый метод даёт возможность быстро (за 1.5-2 ч), в течение нескольких циклов пульсаций, выявить реакцию пульсаций ценосарка на изменение температуры, солёности, воздействие осушения, пребывание в стоячей или движущейся воде.

По сравнению с параметрами ростовых пульсаций показатели работы распределительной системы не столь однозначно реагируют на условия существования. Это более сложная система, которая зависит не только от условий среды, но и от размера колонии, количества пульсаторов, места кормления и т.п. С одной стороны, показатели латеральных пульсаций и ГПТ хуже для мониторинга, чем ростовые пульсации, однако они могут надёжнее отражать состояние организма. Поэтому ростовые пульсации и совокупность показателей функционирования распределительной системы дополняют друг друга и будут в будущем использоваться совместно.

Метод видеорегистрации жизненных процессов колоний был известен достаточно давно (Beloussov at al., 1972; Blackstone, 1996; Van Winkle, Blackstone, 1997). Мы в значительной мере переработали и усовершенствовали анализ данных. Используемый метод даёт возможность по ряду локальных видеорегистраций частей колонии количественно характеризовать её состояние, дальность переноса гидроплазмы и взаимодействие пульсаторов, участвующих в её перемещении. Апробированный метод изучения функционирования пульсаторно-перистальтической распределительной системы колоний позволяет интактно (не нарушая целостности организма) изучать процессы роста, морфогенеза, перемещения и усвоения пищи, что невозможно сделать без громоздкого оборудования на большинстве других объектов. Учитывая возрастающий интерес к использованию колониальных гидроидов в качестве биологической модели изучения саморегуляции децентрализованных систем (Марфенин, 2002, 2016), предложенный метод будет полезен при проведении будущих экспериментальных исследований.

ВЫВОДЫ

1) Из 25 исследуемых параметров роста и функционирования распределительной системы колонии наиболее чувствителен к абиотическим воздействиям у *Dynamena pumila* прирост столонов. При изменении условий среды рост снижается вплоть до остановки, у ростовых и латеральных пульсаций изменяются период и амплитуда, гидроплазматические течения продолжаются, хотя их скорости, объёмы и протяжённости снижаются.
2) По характеру пульсаций ценосарка и перемещения гидроплазмы на изменение факторов среды установлены границы нормальной жизнедеятельности вида *D. pumila* раздельно при повышении температуры, снижении солёности и осушении.
   - Гидроид *D. pumila* способен без выявленных нарушений существовать при температуре, не превышающей 25°C, и опреснении до 15‰ включительно;
   - Предел допустимого осушения колоний *D. pumila* в лаборатории, при котором не нарушаются ни рост, ни пульсации и ГПТ, находится в диапазоне между 10 и 20 мин;
   - В непроточной кювете распределительная система *D. pumila* функционирует интенсивнее по сравнению с проточной, что выражается в более высокой частоте возникновения мощных течений гидроплазмы, бóльшей их скорости и бóльших объёмах переносимой гидроплазмы.
3) Локальные течения гидроплазмы протяжённостью более 3 мм, достаточные для протяжённого перемещения частиц, сохраняются в любых испытанных значениях температуры, солёности, длительности осушения и отсутствии водообмена, что свидетельствует об эффективности распределительной системы в широком диапазоне значений показателей среды.
4) Расчётная протяжённость перемещения взвешенных частиц в одном течении (от 3 до 6 мм) существенно меньше протяжённости гидроплазмы, единовременно перемещающейся по столону колонии (до 24 мм), что косвенно свидетельствует о согласованном участии промежуточных побегов в создании совокупного течения.
5) Периодически поступающие из самого крупного побега течения гидроплазмы *D. pumila* по объёму (до 0.05 мм^3) в 25 раз превышают рабочие объёмы отдельных гидрантов (до 0.002 мм^3), генерирующих эти течения, что свидетельствует о совместном участии гидрантов в формировании регулярных результирующих гидроплазматических течений.

БЛАГОДАРНОСТИ

Своему научному руководителю – профессору каф. зоологии беспозвоночных д.б.н. Н.Н. Марфенину, всячески помогавшему в освоении биологии гидроидов, постановке экспериментов и наблюдений, в постижении навыков научно-исследовательской работы и интерпретации полученных результатов.

Доценту каф. зоологии беспозвоночных к.б.н. И.А. Косевичу – за многочисленные полезные советы.

Сотрудникам каф. зоологии беспозвоночных к.б.н. А.А. Прудковскому, к.б.н. О.И. Малютину, О.М. Катановой – за ценные консультации по осуществлению экспериментальной работы.

С.М. Молозьеву – за помощь в обработке данных.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Анцулевич А.Е.*, 2011. Система высших таксонов Hydrozoa // Материалы XIII научного семинара «Чтения памяти К.М. Дерюгина». СПб.: Изд-во СПбГУ. С. 5-30.

2. *Анцулевич А.Е.*, 2012. Hydrozoa (гидроиды и гидромедузы) морей России. Дис. докт. биол. наук, СПб.: СПбГУ. 876 с.

3. *Анцулевич А.Е.*, 2015. Hydrozoa (гидроиды и гидромедузы) морей России. СПб.: СПбГУ. 859 с.

4. *Баденко Л.А.*, 1980. Анализ колебательных процессов в морфогенезе гидроидных полипов *Dynamena pumila* // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 3-6.

5. *Белорусцева С.А., Марфенин Н.Н.*, 2002. Зависимость размножения гидроида *Laomedea flexuosa* (Hydroidea, Thecaphora) от стадий приливного цикла // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 1. С. 50-61.

6. *Белоусов Л.В.,* 1961. Прижизненные наблюдения над клеточными перемещениями у гидроидного полипа *Obelia flexuosa* // ДАН СССР. Т. 136. № 6. С. 1490-1493.

7. *Белоусов Л.В.*, 1975. Возможные онтогенетические механизмы образования основных морфологических типов гидроидов Thecaphora // Журн. общ. биологии. Т. 36. № 2. С. 203-211.

8. *Белоусов Л.В*, 1980. Морфогенез и видовая форма гидроидных полипов // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л.: ЗИН АН СССР. С. 10-15.

9. *Белоусов Л.В.*, 2013. Морфогенез беспозвоночных // Природа. № 2. С. 30-33.

10. *Белоусов Л.В., Лабас Ю.А., Баденко Л.А.*, 1984. Ростовые пульсации и форма зачатков у гидроидных полипов // Журн. общ. биологии. Т. 45. С. 796-806.

11. *Белоусов Л.В., Лабас Ю.А., Казакова Н.И., Баденко Л.А.*, 1988. Ростовые пульсации у гидроидных полипов // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 47-57.

12. *Бергер В.Я.*, 1986. Адаптация морских моллюсков к изменениям солёности среды. Л.: Наука. 214 с.

13. *Бергер В.Я.*, 2005. О минимальных сроках запуска процессов фенотипической адаптации // ДАН. Т. 400. № 4. С. 567-570.

14. *Бродский А.К.*, 2000. Краткий курс общей экологии: учебное пособие. СПб.: ДЕАН. 224 с.

15. *Бурыкин Ю.Б.*, 1978а. Рост колонии *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) при различной солёности воды // Деп. ВИНИТИ. № 2426-78. Деп. от 14.07.1978. С. 1-7.

16. *Бурыкин Ю.Б.*, 1978б. Рост и половое созревание колонии *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) при различной температуре воды // Деп. ВИНИТИ. № 2427-78. Деп от 14.07.1978. С. 1-10.

17. *Бурыкин Ю.Б.*, 1979. Регулирующая роль некоторых экологических факторов в процессе роста колониальных гидроидов. Дис. канд. биол. наук. М.: МГУ 168 с.

18. *Бурыкин Ю.Б.*, 1980. Регулирующая роль некоторых экологических факторов в процессах роста и интеграции колониальных гидроидов // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л.: ЗИН АН СССР. С. 16-19.

19. *Бурыкин Ю.Б.,* 1999. Возникновение и формирование распределительной системы у колониальных гидроидов в процессе метаморфозы планулы // Зоол. журн. Т. 78. № 10. С. 1139-1148.

20. *Бурыкин Ю.Б.,* 2006. Механизмы формирования течений гидроплазмы в колониях гидроидных полипов // Мат. X науч. конф. Беломорской биол. ст. МГУ: сборник статей. М.: Изд-во «Гриф и К». С. 96-99.

21. *Бурыкин Ю.Б.*, 2008. Формирование распределительной системы в процессе развития колоний гидроидных полипов // Онтогенез. Т. 39. № 3. С. 212-221.

22. *Бурыкин Ю.Б.*, 2010. Основы функционирования распределительной системы колониальных гидроидов // Онтогенез. Т. 41. № 4. С. 300-311.

23. *Бурыкин Ю.Б.*, 2013. Эстафетный способ перемещения гидроплазмы в колониях гидроидных полипов // Онтогенез. Т. 44. № 2. С. 115-125.

24. *Бурыкин Ю.Б.*, 2015. Функционирование распределительной системы у колониального гидроида *Dynamena pumila* (L., 1758) // Вестн. МГУ. Сер.16. Биол. Вып. 3. С. 44-48.

25. *Бурыкин Ю.Б., Марфенин Н.Н., Карлсен А.Г.*, 1984. Опыт содержания морского колониального гидроида *Dynamena pumila* (L.) в лабораторных условиях // Биол. науки. № 1. С. 102-106.

26. *Виноградов М.Е.*, 1968. Вертикальное распределение океанического зоопланктона. М.: Наука. 320 с.

27. *Гэлстон А., Девис П., Сэттер Р.*, 1983. Жизнь зеленого растения. Пер. с англ. М.Г. Дуниной и Е.И. Кошкина. М.: Мир. 552 с.

28. *Гинецинский А.Г.*, 1963. Физиологические механизмы водно-солевого равновесия. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 427 с.

29. *Деев М.Г.,* 2013. Норвежское течение. М.: Большая российская энциклопедия. URL: https://bigenc.ru/geography/text/2670775. Дата доступа: 14.03.2018.

30. *Дементьев В.С., Марфенин Н.Н.*, 2017. Функциональная морфология столонов у колониального гидроида *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859): рост, пульсации и перемещение гидроплазмы // Изучение, рациональное использование и охрана природных ресурсов Белого моря. СПб.: ЗИН РАН. С. 66-69.

31. *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. DOI: 10.1134/S0044459619010032.

32. *Зарайский А.Г., Белоусов Л.В., Лабас Ю.А., Баденко Л.А.,* 1984. Исследование клеточных механизмов ростовых пульсаций у гидроидных полипов // Онтогенез. Т. 15. № 2. С. 163-169.

33. *Зенкевич Л.А.*, 1963. Биология морей СССР. М.: Изд-во АН СССР. 740 с.

34. *Казакова Н.И., Косевич И.А., Белоусов Л.В*., 1997. Влияние механических деформаций и цитоскелетных ингибиторов на ростовые пульсации гидроидных полипов // Онтогенез. Т. 28. № 4. С. 293-300.

35. *Канаев И.И*., 1952. Гидра: очерки по биологии пресноводных полипов. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 372 с.

36. *Карандеева О.Г*., 1966. Процессы, обеспечивающие осморегуляцию у водных беспозвоночных / Физиология морских животных. М.: Наука. С.176-232.

37. *Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н*., 1976. Упорядоченность перемещения гидроплазмы в колониальном гидроиде *Dynamena pumila* (L.) (Thecaphora, Sertulariidae) // Журн. общ. биологии. Т. 37. № 6. С. 917-923.

38. *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.

39. *Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н.*, 1987. Действие ионов меди и цинка на некоторых гидроидов в лабораторных условиях // Биол. науки. № 1. С. 71-73.

40. *Карлсен А.Г., Марфенин Н.Н.*, 1988. Повышение эффективности использования гидроидов при биотестировании: выбор вида, сезона, температурного режима // Известия АН СССР. Сер. Биол. № 2. С. 198-206.

41. *Корн О.М., Куликова В.А*., 1997. Исследования личиночного планктона в российских водах Японского моря // Биология моря. Т. 23. № 1. С. 3-14.

42. *Косевич И.А.*, 1988. Взаимодействие локальных и общеколониальных процессов во время роста колонии гидроида *Obelia loveni* (Alim.) // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 85-90.

43. *Косевич И.А.*, 1990. Развитие междоузлий побегов и столонов гидроидов р. *Obelia* (Campanulariidae) // Вестн. МГУ. Сер.16. Биол. № 3. С. 26-32.

44. *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.

45. *Косевич И.А.*, 1996. Регуляция формирования элементов колонии гидроидных полипов // Онтогенез. Т. 27. № 2. С. 114-121.

46. *Косевич И.А.*, 1999. Миграции клеток в процессе роста колонии гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 1. С. 91-98.

47. *Косевич И.А.*, 2006. Механика ростовых пульсаций как основа роста и формообразования у колониальных гидроидов // Онтогенез. Т. 37. № 2. С. 115-129.

48. *Косевич И.А.*, 2008а. Морфогенетические ограничения у текатных гидроидных // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. Биол. и экол. № 9. С. 110-114.

49. *Косевич И.А.*, 2008б. Что считать модулем колонии гидроидных // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. Биол. и экол. № 9. С. 306-307.

50. *Косевич И.А., Марфенин Н.Н.*, 1986. Морфология колонии гидроида *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae) // Вестн. МГУ. Сер.16. Биол. № 3. С. 44-52.

51. *Косевич И.А., Марфенин Н.Н., Чудаков Л.И.*, 1990. Автоматическая регистрация ритмических пульсаций гидроидов // Биол. науки. № 4. С. 132-138.

52. *Косевич И.А., Федосов А.Э.*, 2008. Формообразование у колониальных гидроидных: расщепление пульсирующего зачатка // Онтогенез. Т. 39. № 5. С. 345-361.

53. *Кошелев А.В.*, 2003. Гидроидные полипы рода *Cordylophora* в токсикологических исследованиях // Экология моря. Т. 64. С. 105-108.

54. *Краус Ю.А.,* 2002. Консервативность формы – вариабельность морфогенеза. Сравнительный анализ раннего развития Hydrozoa и Scyphozoa // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 4. С. 326-334.

55. *Краус Ю.А.,* 2011. Индукционная активность заднего конца планулы морского гидроида *Dynamena pumila* // Онтогенез. Т. 42, № 2. С. 116-125.

56. *Краус Ю.А., Черданцев В.Г.*, 2003. Экспериментальное исследование формирования передне-задней оси в раннем развитии морского гидроида *Dynamena pumila* // Онтогенез. Т. 36. С.365-378.

57. *Лабас Ю.А., Белоусов Л.В., Баденко Л.А., Летунов В.Н.,* 1981. О пульсирующем росте у многоклеточных организмов // ДАН СССР. Т. 257. № 5. С. 1247-1250.

58. *Лакин Г.Ф.*, 1990. Биометрия. М.: Изд-во Высшая школа. 352 с.

59. *Леонтович А.А., Марфенин Н.Н.*, 1990. Взаимосвязь основных внутриколониальных процессов при ветвлении у колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 51. № 3. С. 353-362.

60. *Летунов В.Н.*, 1987. Пищеварительно-распределительный аппарат гидроидов рода *Obelia* (Hydrozoa, Thecaphora, Campanulariidae) // Журн. общ. биологии. Т. 48. № 5. С. 651-657.

61. *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.

62. *Малютин О.И., Марфенин Н.Н.,* 1988. Выбор показателей для изучения воздействия перемещения воды на гидроидов // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 98-103.

63. *Марфенин Н.Н.*, 1971а. Жизнедеятельность колонии гидроидного полипа *Dynamena pumila* зимой // Экология морских организмов (Мат. конф. мол. учен. МГУ). М.: Изд-во МГУ. С.52-55

64. *Марфенин Н.Н.*, 1971б. Интеграция колонии гидроидного полипа *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Leptolida). Реакция колонии на промерзание зимой // ДАН СССР. Т. 199. № 2. С. 489-492.

65. *Марфенин Н.Н.*, 1973. Морфология роста в колонии гидроидного полипа *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Leptolida) // Журн. общ. биологии. Т. 34. № 5. С. 727-737.

66. *Марфенин Н.Н.*, 1977. Опыт изучения интеграции колонии гидроида *Dynamena pumila* (L.) с помощью количественных морфологических показателей // Журн. общ. биологии. Т. 38. № 3. С. 409-422.

67. *Марфенин Н.Н.*, 1980а. Метод картирования пространственной организации колониальных Hydrozoa и его значение при изучении частей колонии // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л.: ЗИН АН СССР. С. 66-69.

68. *Марфенин Н.Н.*, 1980б. Основные морфофункциональные состояния колонии у гидроида *Dynamena pumila* (L.) в естественных условиях // ДАН. Т. 2. № 1. С. 253-256.

69. *Марфенин Н.Н.*, 1981. Некоторые особенности пищеварения в гидрантах у различных колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 42. № 3. С. 399-408.

70. *Марфенин Н.Н.*, 1983. Морфология колонии и распределительная система у двух видов герматипных кораллов рода *Acropora* // Зоол. журн. Т. 62. № 1. С. 5-13.

71. *Марфенин Н.Н.,* 1984. Влияние скорости течения воды на рост колониальных гидроидов (Hydrozoa, Thecaphora) // ДАН СССР. Т. 278. № 6. С. 1506-1510.

72. *Марфенин Н.Н.*, 1985а. Морфофункциональный анализ организации моноподиальных колоний гидроидов с терминально расположенными зооидами на примере *Tubularia larynx* Ell. et Sol. // Известия АН СССР. Сер. Биол. № 2. С. 238-247.

73. *Марфенин Н.Н.*, 1985б. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 46. № 2. С. 153-164.

74. *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.

75. *Марфенин Н.Н.*, 1993а. Феномен колониальности. М.: Изд-во Московского университета. 237 с.

76. *Марфенин Н.Н.*, 1993б. Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб.: Зоол. ин-т РАН. 151 с.

77. *Марфенин Н.Н.*, 1999. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 1. С. 6-17.

78. *Марфенин Н.Н.*, 2002. Нецентрализованная саморегуляция целостности колониальных организмов // Журн. общ. биологии. Т. 63. № 1. С. 26-39.

79. *Марфенин Н.Н.*, 2008а. Фундаментальные закономерности модульной организации // Вестн. Тверского гос. ун-та. Сер. Биол. и экол. № 9. С. 147-161.

80. *Марфенин Н.Н.*, 2008б. 40 лет исследованиям Hydrozoa на ББС МГУ // Мат. науч. конф., посвящённой 70-летию Беломорской биол. ст. МГУ: сборник статей. М.: Изд-во «Гриф и К». С. 28-37.

81. *Марфенин Н.Н.*, 2016. Децентрализованный организм на примере колониальных гидроидов // Биосфера. Т. 8. № 3. С. 315-337.

82. *Марфенин Н.Н., Бурыкин Ю.Б.*, 1979. Зависимость роста колонии *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) от количества получаемой пищи // Вестн. МГУ. Сер.16. Биол. № 1. С. 61-68.

83. *Марфенин Н.Н., Бурыкин Ю.Б., Остроумова Т.В.*, 1999. Организменная регуляция сбалансированного роста гидроидной колонии *Gonothyraea loveni* (Allm.) // Журн. общ. биологии. Т. 60. № 1. С. 80-90.

84. *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.

85. *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.

86. *Марфенин Н.Н., Карлсен А.Г.*, 1983. Состояние фауны гидроидов Еремеевского порога Белого моря ранней весной // Науч. докл. высшей школы. Биол. науки. № 2. С. 26-30.

87. *Марфенин Н.Н., Косевич И.А.*, 1984. Морфология колонии у гидроида *Obelia loveni* (Allm.) (Campanulariidae) // Вестн. МГУ. Сер.16. Биол. № 2. С. 37-46.

88. *Марфенин Н.Н., Косевич И.А., Краус Ю.А.*, 2008. Циклический морфогенез у модульных организмов // Мат. науч. конф., посвящённой 70-летию Беломорской биол. ст. МГУ: сборник статей. М.: Изд-во «Гриф и К». С. 177-181.

89. *Марфенин Н.Н., Летунов В.Н.*, 1980. Некоторые особенности пищевого поведения зимних колоний *Dynamena pumila* при различных температурных режимах // Биол. науки. № 1. С. 51-56.

90. *Марфенин Н.Н., Малютин О.И.,* 1994. Влияние потока воды на отдельные побеги разных видов гидроидов // Журн. общ. биологии. Т. 55. С. 119–127.

91. *Милейковский С.А*., 1960. Влияние периодичности размножения литоральных и верхнесублиторальных беспозвоночных с пелагическим развитием на состав и биологию неритических планктонных биоценозов в Белом море и других морях // ДАН СССР. Т. 134. № 4. С. 980-983.

92. *Наумов Д.В.,* 1960. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 626 с.

93. *Наумов А.Д., Оленев А.В.,* 1981. Зоологические экскурсии на Белом море: пособие для летней учебной практики по зоологии беспозвоночных. Л.: Изд-во ЛГУ. 175 с.

94. *Никишин Д.А., Кремнёв С.В., Глаголева Н.С., 2015.* Роль щелевых контактов и механочувствительных ионных каналов в механизмах ростовых пульсаций гидроидного полипа *Gonothyraea loveni* // ДАН. Т. 460. № 6. С. 729-732.

95. *Полтева Д.Г., Айзенштадт Т.Б.,* 1980. Дифференциация клеток в эмбриогенезе *Obelia*. Обособление интерстициальных клеток в раннем личиночном развитии *Obelia flexuosa* и *O. loveni* // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 86-90.

96. *Полтева Д.Г., Донаков В.В., Айзенштадт Т.Б.*, 1987. Сезонные изменения клеточного состава в колонии гипогенетического гидроида *Obelia loveni* // Зоол. журн. Т. 66. № 8. С. 1135-1147.

97. *Полтева Д.Г., Донаков В.В., Маркова Л.Г.,* 1988. Морфогенезы и клеточные процессы у гидроидных полипов *Obelia loveni* и *Clava multicornis* // Губки и книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 111-116.

98. *Припузова Н.С., Марфенин Н.Н.*, 2001. Особенности полового размножения трех видов колониальных гидроидов в Белом море // Матер. 5-й науч. конф. Беломорской биол. ст. МГУ: сборник статей. М.: Изд. Рус. ун-т. С. 64-68.

99. *Рессель Ф.С., Йонг Ч.М.* , 1934. Жизнь моря. М.; Л.: Медгиз. 351 с.

100. *Ризниченко Г.Ю.*, 2002. Лекции по математическим моделям в биологии. Ч. 1. Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика». 232 с.

101. *Свитина В.С., Гудимов А.В.*, 2017. Многолетние колебания численности популяции усоногих раков *Semibalanus balanoides* (L.) (Crustacea) на эстуарной литорали кута Кольского залива // Вестн. МГТУ. Т. 20. № 2. С. 352-362.

102. *Сент-Илер К.К.*, 1926. Формообразование перидермы у гидроидов (*Gonothyraea loveni* Allm.) // Бюл. Воронежского об-ва естествоиспытателей при Воронежском гос. ун-те. Т. 1. Вып. 2-4. С. 108-118. Цит. по: Goryashko, Fokin, 2013.

103. *Симкина Р.Г.*, 1963. К экологии гидроидного полипа *Perigonimus megas* Kinne - нового вида в фауне СССР // Тр. Ин-та океанол. Т.70. С.216-224.

104. *Симкина Р.Г., Турпаева Е.П.*, 1980. Особенности экологии гидроида перигонимуса из Азовского моря // Теоретическое и практическое значение кишечнополостных. Л.: Зоол. ин-т АН СССР. С. 100-104.

105. *Степаньянц С.Д.*, 1967. Сифонофоры морей СССР и северной части Тихого океана. Определители по фауне СССР. Л.: Наука. 216 с.

106. *Степаньянц С.Д.*, 1979. Гидроиды вод Антарктики и Субантарктики // Результаты биологических исследований Советских антарктических экспедиций. Исследования фауны морей. Т. 22 (30) / Гл. ред. Скарлато О.А. Л.: Наука. 200 с.

107. *Тейлор Д.. Грин Н., Стаут У.,* 2004. Биология. В трёх томах. Т. 1. Пер. с англ. / Под ред. Р. Сопера. М.: Мир. 454 с.

108. *Хлебович В.В.*, 1974. Критическая солёность биологических процессов. Л.: Наука 236 с.

109. *Хлебович В.В.*, 1981. Акклимация животных организмов. Л.: Наука. 135 с.

110. *Цетлин А.Б., Жадан А.Э., Марфенин Н.Н.*, 2010. Флора и фауна Белого моря. Иллюстрированный атлас. М: Т-во науч. изд. КМК. 471 с.

111. *Albayrak S., Balkis N.* 2000. Hydroid polyps of the Bosphorus // Turkish J. Marine Sciences. V. 6. Is. 1. P. 41-53.

112. *Altieri A.H.* 2006. Inducible variation in hypoxia tolerance across the intertidal-subtidal distribution of the blue mussel *Mytilus edulis* // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 325. P. 295-300.

113. *Arndt E.A.*, 1984. The ecological niche of *Cordylophora caspia* (Pallas, 1771) // Limnologica. V. 15. P. 469-477.

114. *Ašmantas Š., Venslauskas M.*, 2002. The study of biorhythms in marine colonial hydroids // Acta Zoologica Lithuanica. V. 12. N. 2. P. 70-75.

115. *Bakhmet I.N., Zdorovenov P.E.*, 2010. Variability in cardiac activity of the Bivalves *Mytilus edulis* and *Modiolus modiolus* // Russian J. Marine Biol. V. 36. N. 3. P. 223-225.

116. *Bayne B.L.*, 1971. Ventilation, the heart beat and oxygen uptake by *Mytilus edulis* L. in declining oxygen tension // Comp. Biothem. Physiol. V. 40. P. 1065-1085.

117. *Bell K.*, 2010. Effects of aerial exposure on size of the common barnacle (*Semibalanus balanoides*), an inhabitant of the intertidal zone in St. Andrews, New Brunswick // Studies by Undergraduate Researchers at Guelph. V. 3. N. 2. P. 52-58.

118. *Beloussov L.V.*, 1973. Growth and morphogenesis of some marine Hydrozoa according to histological data and time-lapse studies // Publ. Seto Marine Biol. Lab. V. 20. P. 315-366.

119. *Beloussov V.L, Badenko A.L, Katchurin L.A, Kurilo F.L.*, 1972. Cell movements in morphogenesis of hydroid polyps // J. Embryol. Exp. Morphol. V. 27. P. 317-337.

120. *Beloussov L.V., Badenko L.A., Labas J.A.*, 1980. Growth rhythms and species-specific shape in Thecaphora hydroids / Devel. and Cell Biol. Coelenterates / Eds Tardent P., R. Amsterdam: Elsevier/North Holland Biomed. Press. P. 175-178.

121. *Beloussov L.V., Labas Ju.A., Zaraisky A.G., Kazakova N.I.*, 1989. Cytophysiology of growth pulsations in hydroid polyps // J. Exp. Zool. V. 249. P. 258-270.

122. *Berrill N.J.*, 1949a. The polymorphic transformations of *Obelia* // Quart. J. Microscop. Sci. V. 90. P. 235-264.

123. *Berrill N.J.*, 1949b. Growth and form in calyptoblastic hydroids. I. Comparison of a campanulid, campanilarian, sertularian and plumularian // J. Morphol. V. 85. N. 2. P. 297-335.

124. *Berrill N.J.*, 1949c. Growth and form in gymnoblastic hydroids. I. Polymorphic development in *Bougainvillia* and *Aselomaris* // J. Morphol. V. 84. N. 1. P. 1-30.

125. *Bjelde B.E., Miller N.A., Stillman J.H., Todgham A.E.* 2015. The role of oxygen in determining upper thermal limits in *Lottia digitalis* under air exposure and submersion // Physiol. Biochem. Zool. V. 88. N. 5. P. 483-493.

126. *Blackstone N.W.*, 1996. Gastrovascular flow and colony development in two colonial hydroids // Biol. Bull. V. 190. P. 56-68.

127. *Blackstone N.W.,* 1997. Dose-response relationships for experimental heterochrony in a colonial hydroid // Biol. Bull. V. 193. P. 47-61.

128. *Blackstone N.W., Buss L.W.,* 1991. Shape variation in hydractiniid hydroids // Biol. Bull. V. 180. P. 394-405.

129. *Blackstone N.W., Buss L.W.,* 1993. Experimental heterochrony in hydractiniid hydroids: why mechanisms matter // J. Evol. Biol. V. 6. P. 307-327.

130. *Blezard D.J.,* 1999. Salinity as a refuge from predation in a Nudibranch-Hydroid relationship within the Great Bay estuary system. M.S. thesis. New Hampshire: University of New Hampshire Press. 67 p.

131. *Boero F.,* 1984. The ecology of marine hydroids and effects of environmental factors: a review // Marine Ecol. V. 5. P. 93-118.

132. *Bonner J.T.,* 1952. Morphogenesis. An essay on development. New Jersey: Princeton Univ. Press. 296 p.

133. *Bouillon J.,* 1975. Sur la reproduction et I'écologie de *Paracoryne huvei,* Picard (Tubularoidea - Athecata - Hydrozoa - Cnidaria) // Arch. Biol. V. 86. P. 45-96. Цит. по: Boero, 1984.

134. *Bouillon J., Boero F., Cicogna F., Gili J.M., Hughes R.G.,* 1992. Non-Siphonophoran Hydrozoa: what are we talking about? // Aspects of hydrozoan biology. Scientia Marina. V. 56. P. 279-284.

135. *Brand A.R., Roberts D.,* 1973. The cardiac responses of the scallop *Pecten maximus* (L.) to respiratory stress // J. Exp. Mar. Biol. Ecol. V. 13. P. 29-43.

136. *Braverman M.H.,* 1969. Studies on hydroid differentiation. IV. Cell movements in *Podocoryne carnea* hydranths // Growth. V. 33. P. 99-111.

137. *Braverman M.H.,* 1971. Studies on hydroid differentiation. VII. The hydrozoan stolon // J. Morph. V. 135. N. 2. P. 131-152.

138. *Braverman M.H.,* 1973. The cellular basis of hydroid morphogenesis // Publ. Seto Marine Biol. Lab. V. 20. P. 221-256.

139. *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. N. 9. P. 1-36. DOI: 10.1371/journal.pone.0136814.

140. *Calder D.R.,* 1971. Hydroids and hydromedusae of southern Chesapeake Bay. Virginia: Institute of Marine Science. Special Papers in Marine Science N. 1. 125 p.

141. *Calder D.R.,* 1976. The zonation of hydroids along salinity gradients in South Carolina estuaries / Coelenterate Ecology and Behavior / Ed. Mackie G.O. N.Y.: Plenum Publishing Corp. P. 165-174.

142. *Calder D.R.*, 1990. Seasonal cycles of activity and inactivity in some hydroids from Virginia and South Carolina, U.S.A // Can. J. Zool. V. 68. P. 442-450.

143. *Campbell R.D.*, 1967. Cell proliferation and morphological patterns in the hydroids *Tubularia* and *Hydractinia* // Development. V. 17. P. 607-616.

144. *Campbell R.D.*, 1974. Cell movements in *Hydra* // Amer. Zool. V. 14. N. 2. P. 523-535.

145. *Chapperon C., Volkenborn N., Clavier J., Seite S., Seabra R., Lima F.P.*, 2016. Exposure to solar radiation drives organismal vulnerability to climate: Evidence from an intertidal limpet // J. Thermal Biol. V. 57. P. 92-100.

146. *Coble D.W.*, 1961. Influence of water exchange and dissolved oxygen in redds on survival of steelhead trout embryos // Trans. Am. Fisheries Soc. V. 90. N. 4. P. 469-474.

147. *Collins A.G.*, 2000. Towards understanding the phylogenetic history of Hydrozoa: hypothesis testing with 18S gene sequence data. Scientia Marina. V. 64. P. 5-22.

148. *Connell J.H.*, 1961. The influence of intra-specific competition and other factors on the distribution of the barnacle *Chthamalus stellatus* // Ecology. V. 42. N. 4. P. 710-723. DOI: 10.2307/1933500.

149. *Cornelius P.F.S.*, 1995. North-West European thecate hydroids and their medusae. Pt 2: Sertulariidae to Campanulariidae / Synopsis of the British Fauna (New Series) / Eds Barnes R.S.K., Crothers J.H. London: Linnean Society of London and Estuarine and Coastal Sciences Association. 386 p.

150. *Crowell S.*, 1957. Differential responses of growth zones to nutritive level, age, and temperature in the colonial hydroid *Campanularia* // J. Exp. Zool. V. 134. P. 63-90.

151. *Crowell S.*, 1974. Morphogenetic events associated with stolon elongation in colonial hydroids // Amer. Zool. V. 14. P. 665-672.

152. *Crowell S., Wyttenbach C.R.*, 1957. Factors affecting terminal growth in the hvdroid *Campanularia* // Biol. Bull. V 113. P. 233-244.

153. *Davenport J., Wong T.M.*, 1986. Responses of the blood cockle *Anadara granosa* (L.) (Bivalvia: Arcidae) to salinity, hypoxia and aerial exposure // Aquaculture. V. 56. N. 2. P. 151-162.

154. *Dietz T.H., Tomkins R.U.*, 1980. The effect of temperature on heart rate of the freshwater mussel *Ligumia subrostrata* // Comp. Biochem. Physiol. V. 67. N. 2. P. 269-271.

155. *Donaldson S.*, 1973. Hydroid stolon elongation: evidence of a distal locomotory organ in *Proboscidactyla flavicirrata* // Experientia. V. 29. N. 9. P. 1157-1158.

156. *Donaldson S.*, 1974. Terminal motility in elongating stolons of *Proboscidactyla flavicirrata* // Amer. Zool. V. 14. N. 2. P. 735-744.

157. *Dudgeon S. R., Buss L.W.,* 1996. Growing with the flow: on the maintenance and malleability of colony form in the hydroid *Hydractinia* // American Naturalist. V. 147. N. 5. P. 667-691.

158. *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.

159. *Folino-Rorem N.C., Indelicato J.,* 2005. Controlling biofouling caused by the colonial hydroid *Cordylophora caspia* // Water Research. V. 39. P. 2731-2737.

160. *Fulton C.,* 1960. Culture of a colonial hydroid under controlled conditions // Science. V. 132. P. 473-474.

161. *Fulton C.,* 1962. Environmental factors influencing the growth of *Cordylophora* // J. Exp. Zool. V. 151. N. 1. P. 61-78.

162. *Fulton C.,* 1963. Rhytmic movements in *Cordylophora* // J. Cell. Comp. Physiol. V. 61. N. 1. P. 39-51.

163. *Gili J.M., Hughes R.G.,* 1995. Ecology *o*f benthic hydroids // Oceanography and Marine Biol. V. 33. P. 351-426.

164. *Goryashko N.A., Fokin S.I.,* 2013. Konstantin Karlovitch Saint-Hilaire (1866-1941) and his biological station at the White Sea (1911-1940) / Places, People, Tools: Oceanography in the Mediterranean and Beyond. Proceedings of the Eighth International Congress for the History of Oceanography / Ed. Groeben C. Pubblicazioni della Stazione Zoologica Anton Dohrn. P. 299-309.

165. *Hale L.J.,* 1960. Contractility and hydroplasmic movements in the hydroid *Clytia johnstoni* // Quart. J. Microscop. Sci. V. 101. Pt 3. P. 339-350.

166. *Hale L.J.,* 1964. Cell movements, cell division and growth in the hydroid *Clytia johnstoni* // J. Embryol. Exp. Morphol. V. 12. N. 2. P. 517-538.

167. *Hammett F.S., Padis N.,* 1935. Correlation between developmental status of *Obelia* hydranths and direction of hydroplasmic streaming within their pedicels // Protoplasma. V. 23. N. 1. P. 81-85.

168. *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.

169. *Hündgen M., Hartmann M.,* 1979. The biology of colonial hydroids. III. Influence of temperature and nutrition on growth of *Eirene viridula* (Thecata-Leptomedusa: Capanulinidae) // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 1. N. 3. P. 223-226.

170. *Huxley J.S., de Beer G.R.,* 1923. Studies in dedifferentiation. IV. Resorption and differential inhibition in *Obelia* and *Campanularia* // Quart. J. Microscop. Sci. V. 67. P. 473-495.

171. *Jensen G.C., Armstrong D.A.,* 1991. Intertidal zonation among congeners: factors regulating distribution of porcelain crabs *Petrolisthes* spp. (Anomura: Porcellanidae) // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 73. P. 47-60.

172. *Josephson R.K.,* 1965. The coordination of potential pacemakers in the hydroid *Tubularia* // Amer. Zool. V. 5. N. 3. P. 483-490.

173. *Josephson R.K.,* 1974. The strategies of behavioral control in a coelenterate // Amer. Zool. V. 14. N. 3. P. 905-915.

174. *Kinne O.,* 1956. Über den Einfluss des Salzgehaltes und der Temperature auf Wachstum, Form und Vermehrung bei dem Hydroidpolypen *Cordylophora caspia* (Pallas), Thecata, Clavidae // Zool. Jahrb. Abt. Allgem. Zool. Physiol. Tiere. Bd. 66. N. 4. S. 565-638.

175. *Kinne O.,* 1958. Über die Reaktion erbgleichen Coelenteratengewebes auf verschiedene Asalzgehalts- und Temperaturbedingungen. II. Mitteilung über den Einflub des Salzgehaltes auf Wachstum und Entwicklung mariner, brackischer und limmischer Organismen // Zool. Jahrb. Abt. Allgem. Zool. Physiol. Tiere. Bd. 67. S. 407-486.

176. *Kinne O.,* 1964. Non-genetic adaptation to temperature and salinity // Helgol. Wiss. Meeressunters. V. 9. P. 433-458.

177. *Kinne O.* 1971. Salinity, Animals: Invertebrates / Marine Ecology / Ed. Kinne O. V. 1. Pt 2. Environmental Factors. N.Y.: Willey Interscience. P. 821-995.

178. *Kinne O., Paffenhöfer G.-A.,* 1965. Hydranth structure and digestion rate as a function of temperature and salinity in *Clava multicornis* (Cnidaria, Hydrozoa) // Helgoland Mar. Res. V. 12. Is. 4. P. 329-341.

179. *Kinne O., Paffenhöfer G.-A.,* 1966. Growth and reproduction as a function of temperature and salinity in *Clava multicornis* (Cnidaria, Hydrozoa) // Helgoländer wiss. Meeresunters. V. 13. P. 62-72.

180. *Kosevitch I.A.,* 2002. Role of the skeleton in determination of the branching points in hydroid colonies // Zhurnal Obshchei Biologii. V. 63. N. 1. P. 40-49.

181. *Kosevich I.A.,* 2006. Branching in colonial hydroids / Branching Morphogenesis / Ed. Davis J. N. Y.: Molecular Biology Intelligence Unit. P. 91-112.

182. *Kubota S.,* 2004. Some new and reconfirmed biological observations in two species of *Eugymnanthea* (Hydrozoa, Leptomedusae, Eirenidae) associated with bivalves // Biogeography. V. 6. P. 1-5.

183. *Lipkin Y., Beer S., Eshel A.*, 1993. The ability of *Porphyra linearis* (Rhodophyta) to tolerate prolonged periods of desiccation // Bot. Mar. V. 36. P. 517-523.

184. *Lister J.J.*, 1834. Some observations on the structure and function of tubular and cellular polypi, and of ascidiae // Philos. Transactions Royal Soc. London Ser. B. Biol. Sci. V. 124. P. 365-388.

185. *Lunger P.D.*, 1963. Fine structural aspects of digestion in a colonial hydroid // J. Ultrastruct. Res. V. 9. N. 3-4. P. 362-380.

186. *Lutz B.R.*, 1930. The effect of low oxygen tension on the pulsations of the isolated holothurian cloaca // Biol. Bull. V. 58. N. 1. P. 74-84.

187. *Ma X.*, 2003. Effects of environmental factors on distribution and asexual reproduction of the invasive hydrozoan, *Moerisia lyonsi*. M.S. thesis. Maryland: University of Maryland College Park. 133 p.

188. *Ma X., Purcell J.E.*, 2005. Temperature, salinity, and prey effects on polyp versus medusa bud production by the invasive hydrozoan *Moerisia lyonsi* // Marine Biol. V. 147. N. 1. P. 225-234.

189. *Marfenin N.N.*, 2015. A new method for studying the transport system in colonial hydroids // Hydrobiologia. V. 759. Is.1. P. 133-146.

190. *Marfenin N.N., Dementyev V.S.*, 2017. Functional morphology of hydrozoan stolons: stolonal growth, contractility, and hydroplasmic movement in *Gonothyraea loveni* (Allman, 1859) // Mar. Biol. Res. V. 13. N. 5. P. 521-537. DOI: 10.1080/17451000.2016.1276292.

191. *Morse M.*, 1909. The Autotomy of the hydranth of *Tubularia* // Biol. Bull. V. 16. N. 4. P. 172-182.

192. *Overton J.*, 1963. Intercellular connections in the outgrowing stolon of *Cordylophora* // J. Cell. Biol. V. 17. P. 661-671.

193. *Piraino S.*, 1991. The adaptive pattern of growth and reproduction of the colonial hydroid *Clavopsella michaeli* // Hydrobiologia. V. 216. Is. 1. P. 229-234.

194. *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.

195. *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.

196. *Ringelband U.*, 2001. Salinity dependence of vanadium toxicity against the brackish water hydroid *Cordylophora caspia* // Ecotoxicology and environmental safety. V. 48. N. 1. P. 18-26.

197. *Rodriguez J.M., Cabrero A., Gago J., Guevara-Fletcher C., Herrero M., Hernandez De Rojas A., Garcia A., Laiz-Carrion R., Vergara A.R., Alvarez P., Pineiro C., Saborido-Rey F.*, 2015. Vertical distribution and migration of fish larvae in the NW Iberian upwelling system during the winter mixing period: implications for cross-shelf distribution // Fish. Oceanogr. V.24. N. 3. P. 274-290.

198. *Rützler K.*, 1995. Low-tide exposure of sponges in a Caribbean mangrove community // P.S.Z.N. I: Marine Ecol. V. 16. N. 2. P. 165-179.

199. *Schagerl S., Möstl M.*, 2011. Drought stress, rain and recovery of the intertidal seaweed *Fucus spiralis* // Marine Biol. V. 158. P. 2471-2479.

200. *Schierwater B., Piekos B., Buss L. W.*, 1992. Hydroid stolonal contractions mediated by contractile vacuoles // J. Exp. Biol. V. 162. P. 1-21.

201. Social Science Statistics. Mann-Whitney U Test Calculator // URL: https://www.socscistatistics.com/tests/mannwhitney/Default2.aspx. Дата доступа: 24.01.2019-5.02.2019.

202. *Sokolova I.M., Pörtner H.O.*, 2001. Physiological adaptations to high intertidal life involve improved water conservation abilities and metabolic rate depression in *Littorina saxatilis* // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 224. P. 171-186.

203. *Stebbing A.R.D.*, 1976. The effects of low metal levels on a clonal hydroid // J. Mar. Biol. Ass. V. 56. P. 977-994.

204. *Stillman J.H., Somero G.N.*, 1996. Adaptation to temperature stress and aerial exposure in congeneric species of intertidal porcelain crabs (genus *Petrolisthes*): Correlation of physiology, biochemistry and morphology with vertical distribution // J. Exp. Biol. V. 199. P. 1845-1855.

205. *Suddith R.L.*, 1974. Cell proliferation in the terminal regione of the internodes and stolons of the colonial hydroid *Campanularia flexuosa* // Amer. Zool. V. 14. N. 2. P. 745-755.

206. *Theede H., Scholz N., Fischer H.*, 1979. Temperature and salinity effects on the acute toxicity of cadmium to *Laomedea loveni* (Hydrozoa) // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 1. P. 13-19.

207. *Thorson G.*, 1950. Reproductive and larval ecology of marine bottom invertebrates // Biol. Rev. V. 25. N. 1. P. 1-45.

208. *Tomanek L., Helmuth B.*, 2002. Physiological ecology of rocky intertidal organisms: a synergy of concepts // Integr. Comp. Biol. V. 42. N. 4. P. 771-775.

209. *Tsukuda H., Liu B., Fujii K.I.*, 1985. Pulsation rate and oxygen consumption of isolated hearts of the goldfish, *Carassius auratus*, acclimated to different temperatures // Comp. Biochem. Physiol. V. 82. P. 281-283.

210. *Tusov J., Davis L.V.*, 1971. Influence of environmental factors on the growth of *Bougainvillia sp*. / Experimental Coelenterate Biology / Eds Lenhoff H.M., Muscatine L., Davis L.V. Honolulu. P. 53–65.

211. *Van Winkle D.H., Blackstone N.W.*, 1997. Video microscopical measures of gastrovascular flow in colonial hydroids // Invertebrate Biol. V. 116. N. 1. P. 6-16.

212. *Wagner A., Dudgeon S., Vaisnys J.R., Buss L.W.*, 1998. Nonlinear oscillations in polyps of the colonial hydroid *Podocoryne carnea* // Naturwissenschaften. V. 85. P. 117-120.

213. *Wyttenbach C.R.*, 1968. The dynamics of stolon elongation in the hydroid, *Campanularia flexuosa* // J. Exp. Zool. V. 167. N. 3. P. 333-352.

214. *Wyttenbach C.R.*, 1969. Genetic variations in the mode of stolon growth in the hydroid, *Campanularia flexuosa* // Biol. Bull. V. 137. N. 3. P. 547-556.

215. *Wyttenbach C.R.*, 1973. The role of hydroplasmic pressure in stolonic growth movement in the hydroid, *Bougainvillia* // J. Exp. Zool. V. 186. P. 79-90.

216. *Wyttenbach C.R.*, 1974. Cell movements associated with terminal growth in colonial hydroids // Amer. Zool. V. 14. N. 2. P. 699-717.

217. *Wyttenbach C.R., Crowell S., Suddith R.L.*, 1973. Variations in the mode of stolon growth among different genera of colonial hydroids, and their evolutionary implications // J. Morphol. V. 139. N. 3. P. 363-375.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Приложение 1. Количественные значения параметров ростовых, латеральных пульсаций, а также ГПТ при различных абиотических воздействиях

1.1. Параметры ростовых пульсаций верхушки **побега** при разных значениях солёности

Параметр	Единицы измерения	26‰		20‰		15‰		10‰	
		эпизоды № 81; 89; 99; 111 (2016); 10; 18 (2017)		эпизоды № 83; 94; 106; 113 (2016); 7; 14 (2017)		эпизоды № 85; 95; 107; 116 (2016); 6; 15 (2017)		эпизоды № 88; 98; 110; 118 (2016); 1; 18 (2017)	
		$\bar{x}$±*SE*	*n*	$\bar{x}$±*SE*	*n*	$\bar{x}$±*SE*	*n*	$\bar{x}$±*SE*	*n*
P_{GP}	мин	12.0±0.7	38	14.7±1.3	41	15.0±1.3	39	33.3±4.7	57
A_{GP}	мкм	18.2±1.9	35	14.0±1.1	40	9.7±1.2	37	14.7±1.1	50
M_{GP}	мкм/ч	19.5±6.5	6	23.3±5.1	6	14.9±4.1	6	1.4±1.5	6
m_{gp}	мкм	5.8±1.0	26	5.6±0.6	34	2.3±0.5	31	1.8±0.6	44
$(+)GP_{\%}$	%	6.1		5.2		4.2		2.0	
$(-)GP_{\%}$	%	4.1		3.3		2.8		2.5	
$(0)GP_{\%}$	%	89.8		91.6		93.0		95.5	

1.2. Параметры ростовых пульсаций верхушки **столона** при разных значениях солёности. Знак (-) означает отрицательный прирост, т.е. отход ценосарка от перисарка.

Параметр	Единицы измерения	26‰		20‰		15‰		10‰	
		эпизоды № 143; 151; 158; 165 (2015); 19, 27; 35 (2017)		эпизоды № 145; 153; 160 (2015); 22; 30; 38 (2017)		эпизоды № 147; 155; 162 (2015); 23; 31; 40 (2017)		эпизоды № 149; 164; 166 (2015); 26; 33; 41 (2017)	
		$\bar{x}$±*SE*	*n*	$\bar{x}$±*SE*	*n*	$\bar{x}$±*SE*	*n*	$\bar{x}$±*SE*	*n*
P_{GP}	мин	12.8±0.4	54	13.8±0.5	50	12.8±0.4	167	28.3±4.9	17
A_{GP}	мкм	32.4±1.9	50	32.8±2.9	48	25.9±1.1	167	2.8±0.6	14
M_{GP}	мкм/ч	52.8±12.7	7	71.4±14.5	6	58.7±24.2	6	(-) 0.7±1.0	6
m_{gp}	мкм	12.7±1.1	43	15.4±1.2	42	4.9±0.7	161	0.7±0.7	9
$(+)GP_{\%}$	%	11.8		10.2		8.4		0.9	
$(-)GP_{\%}$	%	8.7		5.5		5.2		1.2	
$(0)GP_{\%}$	%	79.5		84.3		86.4		97.9	

1.3. Параметры латеральных пульсаций и ГПТ **побега** при разных значениях солёности. Здесь и далее (если не указано иное), знак (-) относится к показателям ГПТ, направленных от верхушки роста.

Параметр	Единицы измерения	26‰		20‰		15‰		10‰	
		эпизоды № 82; 90; 100; 112 (2016); 9; 12 (2017)		эпизоды № 84; 92; 101; 114 (2016); 8; 13 (2017)		эпизоды № 86; 96; 108; 115 (2016); 3; 16 (2017)		эпизоды № 87; 97; 109; 117 (2016); 2; 17 (2017)	
		$\bar{x}\pm SE$	*n*	$\bar{x}\pm SE$	*n*	$\bar{x}\pm SE$	*n*	$\bar{x}\pm SE$	*n*
Латеральные пульсации (*D1*)									
$P_{trp\ D\ 1}$	мин	10.8±0.8	49	9.7±0.7	53	12.3±0.8	40	14.8±2.2	29
$A_{trp\ D\ 1}$	мкм	34.9±3.9	54	23.2±1.7	59	22.6±2.3	47	18.5±2.1	35
$(+)D1_{\%}$	%	9.5		7.9		5.6		3.9	
$(-)D1_{\%}$	%	9.8		8.2		6.0		3.4	
$(0)D1_{\%}$	%	80.7		83.9		88.5		92.7	
Латеральные пульсации (*D2*)									
$P_{trp\ D\ 2}$	мин	11.0±0.7	46	8.9±0.5	60	13.1±0.8	34	16.8±3.1	21
$A_{trp\ D\ 2}$	мкм	24.8±2.1	52	17.1±1.1	65	26.4±2.7	41	19.3±2.0	41
$(+)D2_{\%}$	%	7.5		7.5		5.5		2.7	
$(-)D2_{\%}$	%	8.0		8.0		5.8		2.6	
$(0)D2_{\%}$	%	84.5		84.5		88.7		94.7	
Гидроплазматические течения									
P_{HF}	мин	10.7±0.8	37	10.2±1.0	39	7.4±2.7	7	0	6
$A_{(+)\ HF}$	мкм/с	18.2±1.0	39	20.8±2.0	42	9.4±2.7	9	0	6
$A_{(-)\ HF}$	мкм/с	(-) 14.7±0.8	32	(-) 19.9±1.7	36	(-) 7.5±3.8	7	0	6
$\bar{v}_{m(+)HF}$	мкм/с	15.0±0.6	133	16.2±0.7	135	14.5±0.6	9	0	0
$\bar{v}_{m(-)HF}$	мкм/с	(-) 14.1±0.8	75	(-) 15.9±0.8	121	(-) 15.9±0.7	7	0	0
$(+)HF_{\%}$	%	11.9		11.3		0.8		0.0	
$(-)HF_{\%}$	%	6.7		10.5		0.6		0.0	
$(0)HF_{\%}$	%	81.4		78.2		98.5		100.0	
Протяжённость непрерывного перемещения частиц									
$Z_{(+)\ HF}$	мкм	1 362 ± 121	44	1 483 ± 161	44	432± 155	9	0	6
$Z_{(-)\ HF}$	мкм	(-) 950 ± 120	33	(-) 1 549 ± 183	37	(-) 477 ± 297	7	0	6
Объём перенесённой гидроплазмы									
$V_{(+)\ HF}$	$мкм^3$	3 565 839 ± 479 219	45	4 249 473 ± 713 019	44	1 276 914 ± 523 834	9	0	6
$V_{(-)\ HF}$	$мкм^3$	(-) 2 075 383 ± 344 681	33	(-) 2 608 618 ± 394 448	37	(-) 729 569 ± 456 508	7	0	6

1.4. Параметры латеральных пульсаций и ГПТ **столона** при разных значениях солёности

Параметр	Единицы измерения	26‰		20‰		15‰		10‰	
		эпизоды № 142; 150; 157 (2015); 20; 28; 36 (2017)		эпизоды № 144; 152; 159 (2015); 21; 29; 37 (2017)		эпизоды № 146; 154; 161 (2015); 24; 32; 39 (2017)		эпизоды № 148; 156; 163 (2015); 25; 34; 42 (2017)	
		$\bar{x}$±*SE*	*n*	$\bar{x}$±*SE*	*n*	$\bar{x}$±*SE*	*n*	$\bar{x}$±*SE*	*n*
Латеральные пульсации (*D1*)									
$P_{trp\ D\ 1}$	мин	15.1±1.1	37	12.9±0.8	51	17.3±3.5	40	30.2±5.6	23
$A_{trp\ D\ 1}$	мкм	25.4±3.0	46	22.7±2.2	60	20.9±1.9	48	14.2±1.5	30
$(+)D1_{\%}$	%	5.7		6.7		4.1		2.6	
$(-)D1_{\%}$	%	6.1		6.6		4.6		2.8	
$(0)D1_{\%}$	%	88.2		86.7		91.2		94.6	
Латеральные пульсации (*D2*)									
$P_{trp\ D\ 2}$	мин	16.3±1.6	34	13.3±0.9	49	15.2±2.0	42	32.0±6.0	22
$A_{trp\ D\ 2}$	мкм	26.2±3.4	43	22.9±2.5	57	20.0±1.7	50	14.3±1.3	50
$(+)D2_{\%}$	%	5.3		6.4		4.3		2.6	
$(-)D2_{\%}$	%	6.3		6.1		4.9		2.7	
$(0)D2_{\%}$	%	88.4		87.5		90.8		94.7	
Гидроплазматические течения									
P_{HF}	мин	11.5±0.8	49	12.7±0.6	50	13.0±0.6	51	14.4±1.8	29
$A_{(+)\ HF}$	мкм/с	33.8±2.9	55	38.9±4.3	55	30.5±2.1	57	23.1±4.2	31
$A_{(-)\ HF}$	мкм/с	(-) 27.6±2.5	71	(-) 31.6±2.6	74	(-) 22.9±1.5	62	(-) 17.5±1.6	34
$\bar{v}_{m(+)HF}$	мкм/с	21.8±1.1	276	26.2±1.2	227	19.6±0.8	252	15.8±0.5	162
$\bar{v}_{m(-)HF}$	мкм/с	(-) 17.7±0.9	398	(-) 18.9±0.8	488	(-) 16.4±0.7	400	(-) 14.1±0.5	177
$(+)HF_{\%}$	%	23.2		14.8		16.7		13.0	
$(-)HF_{\%}$	%	34.6		32.7		29.2		13.9	
$(0)HF_{\%}$	%	42.2		52.4		54.1		73.1	
Протяжённость непрерывного перемещения частиц									
$Z_{(+)\ HF}$	мкм	2 919 ± 300	61	2 656 ± 252	67	2 298 ± 153	64	2 257 ± 358	34
$Z_{(-)\ HF}$	мкм	(-) 2 514 ± 243	84	(-) 2 711 ± 225	101	(-) 2 643 ± 217	74	(-) 1 829 ± 232	41
Объём перенесённой гидроплазмы									
$V_{(+)\ HF}$	мкм^3	4 170 077 ± 563 206	59	5 584 866 ± 749 314	67	4 082 916 ± 385 662	63	2 935 789 ± 496 458	34
$V_{(-)\ HF}$	мкм^3	(-) 3 036 878 ± 402 719	83	(-) 4 383 419 ± 474 204	101	(-) 4 503 110 ± 469 197	74	(-) 2 936 065 ± 448 085	41

1.5. Параметры ростовых пульсаций верхушки **столона** *D. pumila* при разных значениях температуры

Параметр	Единицы измерения	10°C		15°C		20°C		25°C		28°C	
		эпизоды № 98; 102; 107 (2015); 43, 53, 63 (2017)		эпизоды № 95; 100; 104; 137 (2015), 46, 56, 66 (2017)		эпизоды № 109; 115; 124; 138 (2015), 47, 57, 67 (2017)		эпизоды № 110; 116; 120; 139 (2015) 50, 60, 70 (2017)		эпизоды № 113; 119; 140 (2015), 51, 61, 72 (2017)	
		$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n
P_{GP}	мин	19.3±0.5	57	11.7±0.3	59	9.6±0.3	86	10.7±0.6	113	8.4±0.9	55
A_{GP}	мкм	59.5±2.5	57	42.5±2.6	59	51.0±2.0	85	32.3±1.7	112	19.2±1.7	55
M_{GP}	мкм/ч	52.2±15.9	6	81.9±17.4	7	77.9±20.6	7	61.6±19.4	7	8.3±10.1	6
m_{gp}	мкм	14.0±0.8	51	15.3±1.1	52	15.4±1.0	79	7.2±1.8	105	1.6±0.8	49
$(+)GP_{\%}$	%	11.5		13.9		12.5		12.4		5.3	
$(-)GP_{\%}$	%	7.3		7.8		8.3		8.3		5.1	
$(0)GP_{\%}$	%	81.2		78.3		79.3		79.3		89.6	

1.6. Параметры ростовых пульсаций верхушки **побега** *D. pumila* при разных значениях температуры

Параметр	Единицы измерения	10°C		15°C		20°C		25°C		28°C	
		эпизоды № 48; 59 (2016); 73, 83, 93, 103 (2017)		эпизоды № 52; 62 (2016); 76, 86, 96, 106 (2017)		эпизоды № 53; 63 (2016); 77, 87, 97, 107 (2017)		эпизоды № 44; 56; 66 (2016); 80, 90, 100, 110 (2017)		эпизоды № 47; 57; 67 (2016); 81, 91, 102, 112 (2017)	
		$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n
P_{GP}	мин	15.6±1.2	34	13.8±1.1	39	9.8±0.3	132	8.9±0.3	119	9.7±0.5	136
A_{GP}	мкм	13.2±1.9	32	19.1±2.7	35	16.7±0.8	129	10.4±0.4	113	8.8±0.4	130
M_{GP}	мкм/ч	11.3±3.7	6	20.6±5.4	6	19.1±3.7	6	17.3±5.6	7	15.2±4.9	7
m_{gp}	мкм	2.1±0.8	26	4.9±1.9	29	4.1±0.4	123	3.1±0.3	106	2.5±0.3	123
$(+)GP_{\%}$	%	4.1		4.8		6.1		5.6		5.2	
$(-)GP_{\%}$	%	3.0		4.1		4.4		4.5		5.4	
$(0)GP_{\%}$	%	92.9		91.2		89.4		89.9		89.4	

1.7. Параметры латеральных пульсаций и ГПТ **столона** при разных значениях температуры

Параметр	Единицы измерения	10°C		15°C		20°C		25°C		28°C	
		Эпизоды № 99; 103; 106 (2015); 44, 54, 64 (2017)		Эпизоды № 96; 101; 105 (2015); 45, 55, 65 (2017)		Эпизоды № 108; 114; 123 (2015); 48, 58, 68 (2017)		Эпизоды № 111; 117; 121 (2015); 49, 59, 69 (2017)		Эпизоды № 112; 118; 122 (2015); 52, 62, 71 (2017)	
		$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n
Латеральные пульсации (*D1*)											
$P_{trp\ D1}$	мин	17.1±1.4	33	14.4±0.9	41	11.0±0.8	52	10.1±0.9	62	15.3±2.0	84
$A_{trp\ D1}$	мкм	24.7±2.1	40	22.0±2.2	51	23.1±2.0	62	23.0±1.4	72	15.6±0.8	90
$(+)D1_{\%}$	%	5.6		6.3		8.1		8.3		4.0	
$(-)D1_{\%}$	%	7.1		7.1		7.7		8.4		4.4	
$(0)D1_{\%}$	%	87.2		86.7		84.1		83.3		91.6	
Латеральные пульсации (*D2*)											
$P_{trp\ D2}$	мин	17.1±1.5	34	14.4±0.9	41	11.8±0.8	50	9.8±0.7	66	17.9±4.0	72
$A_{trp\ D2}$	мкм	27.0±2.3	41	26.7±3.1	49	25.1±2.0	59	23.0±1.6	59	14.2±1.0	78
$(+)D2_{\%}$	%	6.1		7.4		8.2		8.6		3.7	
$(-)D2_{\%}$	%	7.5		7.2		8.0		8.9		4.1	
$(0)D2_{\%}$	%	86.4		85.4		83.8		82.5		92.2	
Гидроплазматические течения											
P_{HF}	мин	19.0±1.4	27	14.3±0.6	40	9.9±0.6	57	8.3±0.5	78	14.6±2.7	66
$A_{(+)\ HF}$	мкм/с	25.1±2.4	33	41.1±4.5	45	37.3±4.2	61	27.4±2.3	82	17.0±1.4	70
$A_{(-)\ HF}$	мкм/с	(-) 23.5±1.6	34	(-) 28.0±2.0	50	(-) 26.8±2.5	57	(-) 22.8±1.4	86	(-) 15.2±0.8	95
$\bar{v}_{m(+)HF}$	мкм/с	18.0±0.9	162	23.3±1.1	222	25.3±1.3	202	20.3±0.9	231	14.5±0.4	173
$\bar{v}_{m(-)HF}$	мкм/с	(-) 15.3±0.6	366	(-) 16.7±0.8	434	(-) 18.6±0.9	389	(-) 17.1±0.8	292	(-) 13.5±0.3	282
$(+)HF_{\%}$	%	12.6		15.8		15.2		17.2		6.8	
$(-)HF_{\%}$	%	28.2		31.3		29.6		21.7		10.6	
$(0)HF_{\%}$	%	59.2		52.9		55.1		61.2		82.6	
Протяжённость непрерывного перемещения частиц											
$Z_{(+)\ HF}$	мкм	2 192 ± 273	40	3 101 ± 255	50	2 232 ± 248	67	1 560 ± 134	90	1 018 ± 95	74
$Z_{(-)\ HF}$	мкм	(-) 3 416 ± 378	49	(-) 2 811 ± 272	77	(-) 3 059 ± 412	71	(-) 1 541 ± 124	97	(-) 1 129 ± 91	99
Объём перенесённой гидроплазмы											
$V_{(+)\ HF}$	мкм^3	5 505 885 ± 910 439	40	7 764 190 ± 1 093 795	50	4 500 050 ± 667 303	68	3 462 456 ± 483 495	89	1 038 013 ± 192 082	74
$V_{(-)\ HF}$	мкм^3	(-) 4 599 101 ± 570 921	50	(-) 3 720 311 ± 447 176	77	(-) 3 972 877 ± 438 547	73	(-) 2 290 636 ± 237 883	98	(-) 1 061 409 ± 104 341	103

1.8. Параметры латеральных пульсаций и ГПТ **побега** при разных значениях температуры

Параметр	Единицы измерения	10°C		15°C		20°C		25°C		28°C	
		Эпизоды № 49; 60 (2016); 74, 84, 94, 104 (2017)		Эпизоды № 50; 61 (2016); 75, 85, 95, 105 (2017)		Эпизоды № 54; 64 (2016); 78, 88, 98, 108 (2017)		Эпизоды № 45; 55; 65 (2016); 79, 89, 99, 109 (2017)		Эпизоды № 46; 58; 68 (2016); 82, 92, 101, 111 (2017)	
		$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n	$\bar{x}\pm SE$	n
Латеральные пульсации (*D1*)											
$P_{trp\ D1}$	мин	15.0±1.1	33	10.3±0.7	48	10.2±0.7	49	9.0±0.6	64	10.3±1.0	107
$A_{trp\ D1}$	мкм	20.4±1.7	39	18.1±1.1	56	17.0±1.2	53	21.1±1.5	73	14.5±0.6	109
$(+)D1_{\%}$	%	6.6		7.5		6.6		7.5		7.2	
$(-)D1_{\%}$	%	6.1		8.4		6.3		6.8		6.2	
$(0)D1_{\%}$	%	87.3		84.1		87.1		85.6		86.5	
Латеральные пульсации (*D2*)											
$P_{trp\ D2}$	мин	15.1±1.1	32	10.2±0.9	49	9.4±0.8	53	8.2±0.5	72	7.7±0.4	137
$A_{trp\ D2}$	мкм	24.4±2.1	39	22.2±1.8	56	23.4±2.0	58	21.0±1.2	79	18.3±0.8	140
$(+)D2_{\%}$	%	6.3		9.2		8.2		8.9		10.1	
$(-)D2_{\%}$	%	6.9		9.5		7.7		8.3		8.8	
$(0)D2_{\%}$	%	86.7		81.3		84.1		82.8		81.1	
Гидроплазматические течения											
P_{HF}	мин	17.5±1.9	23	11.4±0.7	38	10.4±1.0	40	6.7±0.4	86	7.3±0.3	106
$A_{(+)\ HF}$	мкм/с	18.4±2.9	26	24.4±4.7	42	17.3±1.1	43	18.5±1.2	82	23.4±1.6	105
$A_{(-)\ HF}$	мкм/с	(-) 15.5±1.0	27	(-) 17.4±1.4	38	(-) 16.2±0.9	52	(-) 15.7±0.5	79	(-) 19.3±1.0	113
$\bar{v}_{m(+)HF}$	мкм/с	14.7±0.7	71	17.9±0.9	130	15.8±0.8	79	16.6±0.7	144	19.7±0.7	196
$\bar{v}_{m(-)HF}$	мкм/с	(-) 14.0±0.7	78	(-) 15.3±1.0	108	(-) 14.7±0.6	134	(-) 14.7±0.7	150	(-) 16.6±0.6	265
$(+)HF_{\%}$	%	6.5		12.1		7.5		11.0		10.0	
$(-)HF_{\%}$	%	7.1		10.0		12.8		11.3		13.9	
$(0)HF_{\%}$	%	86.4		78.0		79.7		77.7		76.1	
Протяжённость непрерывного перемещения частиц											
$Z_{(+)\ HF}$	мкм	1 008 ± 133	31	1 291 ± 150	54	764 ± 71	49	793 ± 62	88	947 ± 62	122
$Z_{(-)\ HF}$	мкм	(-) 1 210 ± 187	27	(-) 1 126 ± 107	44	(-) 1 011 ± 90	58	(-) 814 ± 65	81	(-) 958 ± 55	136
Объём перенесённой гидроплазмы											
$V_{(+)\ HF}$	мкм^3	2 138 680 ± 312 414	31	3 253 541 ± 668 985	54	1 395 833 ± 176 685	49	1 597 102 ± 191 442	89	1 545 446 ± 119 583	123
$V_{(-)\ HF}$	мкм^3	(-) 2 230 988 ± 338 979	27	(-) 2 994 377 ± 608 064	44	(-) 1 593 738 ± 147 751	58	(-) 1 184 594 ± 109 827	81	(-) 1 504 815 ± 117 245	138

1.9. Параметры ростовых пульсаций верхушки **столона** в контроле (26±1‰, 15±1°C, без осушения) и при разных продолжительностях осушения

Параметр	Единицы измерения	Без осушения		Осушение на 5 мин		Осушение на 10 мин		Осушение на 20 мин		Осушение на 30 мин	
		эпизоды № 167,172,176 (2015), 271,273,276,278,280,282,305 (2016), 229, 239, 249, 259. 269 (2017)		эпизоды № 168,173 (2015), 231, 241, 251, 261, 271 (2017)		эпизоды № 169,174 (2015), 272,274 (2016), 233, 243, 253, 263, 273 (2017)		эпизоды № 171,177 (2015), 275,277 (2016), 235, 245, 255, 265, 275 (2017)		эпизоды № 279,281,283,306 (2016), 237, 247, 257, 268, 278 (2017)	
		x̄±*SE*	*n*	x̄±*SE*	*n*	x̄±*SE*	*n*	x̄±*SE*	*n*	x̄±*SE*	*n*
P_{GP}	мин	12.7±1.2	73	13.2±0.5	48	12.7±0.6	82	14.3±1.5	51	14.1±1.9	115
A_{GP}	мкм	26.9±1.7	71	21.5±1.6	43	27.5±2.0	80	9.3±0.7	47	16.3±0.9	130
M_{GP}	мкм/ч	45.4±10.0	15	49.6±9.0	7	39.8±7.3	9	27.8±6.0	9	5.5±7.5	9
m_{gp}	мкм	12.1±1.0	56	11.8±0.9	36	13.8±0.9	69	7.4±0.8	38	3.7±0.7	121
$(+)GP_{\%}$	%	8.1		8.2		6.8		3.9		3.1	
$(-)GP_{\%}$	%	4.4		4.6		3.7		1.7		2.5	
$(0)GP_{\%}$	%	87.5		87.2		89.4		94.4		94.4	

1.10. Параметры латеральных пульсаций и ГПТ **столона** в контроле (26±1‰, 15±1°C, без осушения) и при разных продолжительностях осушения

Параметр	Единицы измерения	Без осушения		Осушение на 5 мин		Осушение на 10 мин		Осушение на 20 мин		Осушение на 30 мин	
		эпизоды № 295,297,299,301,303 (2016), 230, 240, 250, 260, 270 (2017)		эпизоды № 232, 242, 252, 262, 272 (2017)		эпизоды № 234, 244, 254, 264, 274 (2017)		эпизоды № 296,298 (2016), 236, 246, 256, 266, 276 (2017)		эпизоды № 300,302,304 (2016), 238, 248, 258, 267, 277 (2017)	
		$\bar{x}\pm SE$	*n*	$\bar{x}\pm SE$	*n*	$\bar{x}\pm SE$	*n*	$\bar{x}\pm SE$	*n*	$\bar{x}\pm SE$	*n*
Латеральные пульсации (*D1*)											
$P_{trp\ D1}$	мин	18.0±2.4	40	14.6±1.0	27	13.4±0.8	30	13.3±1.1	37	11.8±0.5	161
$A_{trp\ D1}$	мкм	19.5±1.3	54	19.3±1.7	33	20.2±2.0	35	17.9±1.6	46	14.6±0.6	170
$(+)D1_{\%}$	%	5.0		6.1		7.0		5.9		5.7	
$(-)D1_{\%}$	%	5.8		6.4		7.0		6.1		6.1	
$(0)D1_{\%}$	%	89.2		87.4		86.0		88.0		88.2	
Латеральные пульсации (*D2*)											
$P_{trp\ D2}$	мин	17.3±1.9	48	14.7±0.9	27	13.2±0.7	31	13.7±1.3	39	11.6±0.5	154
$A_{trp\ D2}$	мкм	17.0±1.4	60	21.9±1.7	33	21.5±2.2	36	17.3±1.4	49	17.4±0.8	167
$(+)D2_{\%}$	%	5.8		7.1		7.8		6.6		6.0	
$(-)D2_{\%}$	%	5.8		7.7		8.1		6.6		5.8	
$(0)D2_{\%}$	%	88.4		85.2		84.1		86.8		88.1	
Гидроплазматические течения											
P_{HF}	мин	13.5±0.7	56	12.9±0.8	30	13.2±0.8	30	11.4±0.6	47	12.7±0.3	140
$A_{(+)\ HF}$	мкм/с	23.3±1.6	66	29.5±3.1	35	29.4±2.7	27	26.4±2.0	53	30.5±1.7	146
$A_{(-)\ HF}$	мкм/с	(-)22.5±1.3	74	(-)27.8±2.7	42	(-)26.0±1.8	43	(-)24.5±1.6	60	(-)28.3±1.3	152
$(+)HF_{\%}$	%	17.7		20.0		19.9		15.5		12.3	
$(-)HF_{\%}$	%	29.3		35.3		38.5		30.2		18.8	
$(0)HF_{\%}$	%	52.9		44.7		41.6		54.2		68.9	
Протяжённость непрерывного перемещения частиц											
$Z_{(+)\ HF}$	мкм	1 994±152	79	2 608±284	39	2 612±258	41	1 782±176	68	2 208±121	179
$Z_{(-)\ HF}$	мкм	(-)2 559±209	97	(-)3 262±322	50	(-)3 511±344	52	(-)2 694±250	77	(-)2 483±127	212
Объём перенесённой гидроплазмы											
$V_{(+)\ HF}$	мкм^3	3 888 090 ± 413 221	76	4 011 455 ± 501 344	38	4 139 642 ± 583 980	41	2 665 393 ± 355 461	68	3 383 962 ± 275 239	178
$V_{(-)\ HF}$	мкм^3	(-)3 800 967 ± 327 924	98	(-)3 614 712 ± 358 535	49	(-)3 659 268 ± 372 730	52	(-)3 101 190 ± 264 921	75	(-)3 166 288 ± 257 680	216

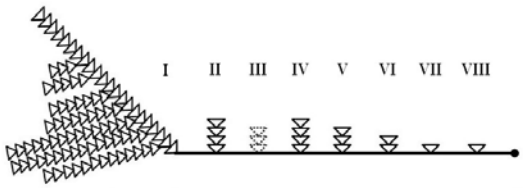
1.11. Параметры ростовых пульсаций верхушки **столона** в стоячей и проточной воде

Параметр	Единицы измерения	Верхушка столона в стоячей воде		Верхушка столона в проточной воде	
		эпизоды № 122;125;130;133;141;147;153 (2016)		эпизоды № 124;128;131;136; 138;144;150;156 (2016)	
		$\bar{x}\pm SE$	*n*	$\bar{x}\pm SE$	*n*
P_{GP}	мин	10.1±0.3	117	12.9±0.6	103
A_{GP}	мкм	31.0±1.4	113	32.8±1.1	100
M_{GP}	мкм/ч	70.9±14.6	7	61.3±10.0	8
m_{gp}	мкм	14.4±2.7	129	8.0±3.1	125
$(+)GP_{\%}$	%	8.2		10.0	
$(-)GP_{\%}$	%	4.5		4.3	
$(0)GP_{\%}$	%	87.3		85.8	

1.12. Параметры латеральных пульсаций ценосарка и ГПТ **столона** в стоячей и проточной воде

Параметр	Единицы измерения	В стоячей воде		В проточной воде	
		эпизоды № 119;121;126;129;134 (2016)		эпизоды № 120;123;127;132;135 (2016)	
		$\bar{x}$±*SE*	*n*	$\bar{x}$±*SE*	*n*
Латеральные пульсации (*D1*)					
$P_{trp\ D\ 1}$	мин	10.6±0.6	79	12.5±0.7	68
$A_{trp\ D\ 1}$	мкм	31.2±2.2	87	29.7±2.4	73
$(+)D1_{\%}$	%	9.3		8.0	
$(-)D1_{\%}$	%	9.7		8.3	
$(0)D1_{\%}$	%	81.0		83.7	
Латеральные пульсации (*D2*)					
$P_{trp\ D\ 2}$	мин	11.2±0.6	77	12.5±0.8	68
$A_{trp\ D\ 2}$	мкм	33.4±1.8	84	32.9±2.5	74
$(+)D2_{\%}$	%	9.6		8.7	
$(-)D2_{\%}$	%	9.9		8.8	
$(0)D2_{\%}$	%	80.5		82.6	
Гидроплазматические течения					
P_{HF}	мин	12.1±0.6	70	17.6±0.7	46
$A_{(+)\ HF}$	мкм/с	40.5±2.7	73	33.5±2.2	51
$A_{(-)\ HF}$	мкм/с	(-) 27.5±1.8	79	(-) 32.7±2.5	56
$(+)HF_{\%}$	%	11.7		14.2	
$(-)HF_{\%}$	%	33.2		29.2	
$(0)HF_{\%}$	%	55.2		56.6	
Протяжённость непрерывного перемещения частиц					
$Z_{(+)\ HF}$	мкм	2 218±152	79	2 056±153	77
$Z_{(-)\ HF}$	мкм	(-) 2 213±178	137	(-) 2 608±183	102
Объём перенесённой гидроплазмы					
$V_{(+)\ HF}$	мкм^3	6 544 997 ± 537 849	78	5 028 507 ± 396 721	76
$V_{(-)\ HF}$	мкм^3	(-) 4 454 280 ± 403 698	134	(-) 5 029 831 ± 441 228	101

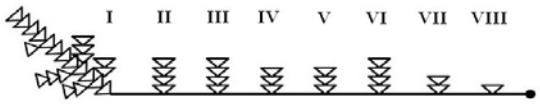
Приложение 2. Схемы динамики направления, протяжённости и интенсивности перемещения гидроплазмы в колониях *D. pumila*, полученные методом визуального сканирования



Время, часы	Модуль столона							
	7	6	5	4	3	2	1	0
0:00	σ	σ	←	σ	σ	←	<	<
0:01	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:02	σ	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:03	σ	σ	σ	→	σ	←	←	σ
0:04	→	→	→	σ	σ	→	σ	σ
0:05	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ	σ
0:06	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:07	σ	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:08	→	σ	σ	σ	σ	←	σ	σ
0:09	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:10	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:11	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:12	σ	σ	σ	←	σ	→	σ	σ
0:13	σ	σ	<	←	←	σ	σ	σ
0:14	<	<	←	σ	σ	σ	σ	σ
0:15	←	←	←	σ	σ	σ	<	σ
0:16	←	←	σ	σ	σ	<	←	σ
0:17	←	σ	σ	σ	<	←	←	σ
0:18	>	>	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:19	σ	σ	>	>	>	>	←	σ
0:20	σ	σ	σ	>	>	>	←	σ
0:21	→	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:22	σ	→	→	σ	σ	σ	σ	σ
0:23	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:24	σ	σ	σ	←	←	σ	σ	σ
0:25	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:26	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:27	σ	σ	σ	σ	←	←	→	σ
0:28	σ	σ	σ	←	←	←	σ	σ
0:29	σ	σ	σ	σ	←	σ	σ	σ
0:30	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:31	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:32	σ	←	σ	σ	←	←	<	σ
0:33	←	←	σ	σ	←	←	σ	σ
0:34	←	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:35	>	>	>	>	>	>	>	σ
0:36	>	>	>	>	>	>	>	>
0:37	σ	σ	<	<	<	<	←	←
0:38	←	←	←	<	<	<	←	σ
0:39	σ	σ	←	<	<	←	σ	σ
0:40	←	←	←	←	σ	←	σ	σ
0:41	←	←	σ	σ	σ	←	σ	σ
0:42	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:43	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:44	σ	←	←	σ	σ	σ	σ	σ
0:45	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:46	→	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:47	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ

Время, часы	Модуль столона							
	7	6	5	4	3	2	1	0
0:48	σ	σ	σ	σ	→	σ	σ	σ
0:49	σ	→	σ	←	σ	σ	σ	σ
0:50	σ	σ	σ	σ	σ	σ	<	←
0:51	σ	σ	σ	σ	<	←	←	←
0:52	>	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:53	>	>	>	>	σ	σ	σ	σ
0:54	>	>	>	>	>	>	σ	σ
0:55	→	→	>	>	>	>	>	>
0:56	←	←	←	←	→	>	>	>
0:57	←	←	←	←	<	<	<	←
0:58	←	←	σ	σ	←	←	←	←
0:59	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:00	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:01	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:02	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:03	σ	σ	→	→	σ	σ	→	→
1:04	σ	σ	→	σ	σ	σ	σ	σ
1:05	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:06	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:07	σ	σ	σ	σ	σ	←	←	σ
1:08	σ	σ	σ	σ	σ	<	<	σ
1:09	σ	σ	σ	σ	←	<	←	σ
1:10	>	>	σ	σ	σ	←	σ	σ
1:11	→	>	>	>	>	>	>	σ
1:12	σ	→	→	→	>	>	>	>
1:13	σ	σ	σ	←	<	<	←	←
1:14	σ	σ	σ	<	<	←	←	σ
1:15	σ	σ	σ	←	←	←	σ	σ
1:16	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:17	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:18	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:19	σ	σ	←	←	σ	σ	σ	σ
1:20	σ	σ	←	←	σ	σ	σ	σ
1:21	σ	σ	←	σ	σ	σ	←	→
1:22	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:23	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:24	σ	σ	σ	→	σ	σ	σ	σ
1:25	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:26	σ	σ	σ	σ	σ	←	<	σ
1:27	→	σ	σ	σ	<	←	σ	σ
1:28	>	>	>	σ	σ	σ	σ	σ
1:29	→	>	>	>	>	>	σ	σ
1:30	σ	σ	σ	>	>	>	>	σ
1:31	σ	σ	σ	σ	<	<	<	σ
1:32	σ	σ	<	<	←	←	σ	σ
1:33	σ	←	←	←	←	←	σ	σ
1:34	←	←	←	σ	σ	σ	σ	σ
1:35	←	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:35	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ

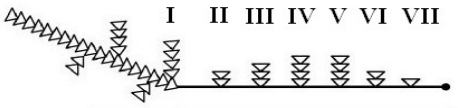
2.1. Колония № 5-7 (2016) – пример распределительной системы, в которой доминирует материнский побег. Здесь и далее вверху представлена схема колонии. Обозначения. В левом столбце время с начала наблюдения; σ – отсутствие поступательного движения; → ← слабые течения гидроплазмы (с разрозненными частицами); < > сильные течения с множеством частиц в поле зрения. Римскими цифрами обозначены номера побегов.



Время, часы	Модуль столона							
	7	6	5	4	3	2	1	0
0:00	σ	σ	σ	σ	σ	→	>	>
0:01	σ	←	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:02	←	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:03	σ	σ	σ	σ	σ	σ	<	<
0:04	σ	σ	σ	σ	σ	←	←	σ
0:05	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:06	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ	σ
0:07	σ	→	σ	←	σ	σ	σ	σ
0:08	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:09	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:10	σ	σ	σ	σ	σ	σ	<	<
0:11	σ	→	→	σ	σ	←	<	<
0:12	σ	→	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:13	σ	σ	<	σ	σ	σ	σ	σ
0:14	σ	←	<	←	σ	σ	σ	σ
0:15	σ	σ	<	>	→	σ	←	←
0:16	σ	σ	>	>	σ	σ	←	σ
0:17	σ	→	>	>	>	>	>	>
0:18	σ	>	>	>	>	>	>	σ
0:19	σ	σ	←	<	<	←	σ	σ
0:20	σ	σ	σ	←	σ	σ	<	<
0:21	σ	σ	σ	σ	<	<	<	<
0:22	σ	σ	σ	←	←	←	←	←
0:23	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:24	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:25	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:26	σ	σ	σ	σ	σ	σ	→	→
0:27	σ	σ	σ	σ	σ	σ	<	←
0:28	σ	σ	σ	→	σ	σ	<	<
0:29	←	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:30	σ	σ	←	σ	σ	σ	←	σ
0:31	σ	σ	←	σ	σ	σ	σ	σ
0:32	σ	σ	←	→	σ	σ	σ	σ
0:33	σ	σ	<	→	σ	σ	σ	←
0:34	σ	<	<	>	→	σ	σ	σ
0:35	σ	<	<	>	σ	σ	σ	>
0:36	<	<	←	>	>	>	σ	σ
0:37	<	←	←	←	←	>	>	σ
0:38	>	>	>	>	σ	σ	σ	σ
0:39	→	>	>	>	→	σ	σ	σ
0:40	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:41	σ	σ	σ	→	σ	σ	→	>
0:42	σ	σ	σ	σ	σ	σ	→	→
0:43	σ	σ	σ	σ	σ	<	<	<
0:44	σ	σ	σ	σ	σ	←	<	←
0:45	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:46	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:47	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ

Время, часы	Модуль столона							
	7	6	5	4	3	2	1	0
0:48	σ	σ	←	σ	σ	σ	σ	σ
0:49	σ	σ	←	σ	σ	σ	σ	σ
0:50	σ	σ	<	→	σ	σ	>	>
0:51	σ	σ	<	→	σ	σ	σ	σ
0:52	σ	σ	←	→	σ	σ	σ	σ
0:53	σ	σ	σ	>	>	σ	σ	σ
0:54	σ	σ	σ	σ	>	σ	σ	σ
0:55	σ	σ	σ	<	→	σ	σ	σ
0:56	σ	σ	<	<	σ	σ	σ	σ
0:57	σ	<	<	←	←	<	>	>
0:58	<	<	<	←	>	>	>	>
0:59	>	>	>	>	>	>	>	>
1:00	→	σ	σ	→	→	σ	←	σ
1:01	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:02	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:03	σ	σ	←	σ	σ	σ	←	σ
1:04	σ	σ	σ	σ	σ	σ	<	←
1:05	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	←
1:06	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:07	σ	σ	σ	σ	←	<	<	σ
1:08	σ	σ	σ	σ	σ	σ	<	<
1:09	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:10	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:11	σ	σ	σ	σ	σ	σ	<	σ
1:12	σ	σ	σ	σ	σ	σ	<	σ
1:13	σ	σ	σ	σ	σ	σ	<	σ
1:14	σ	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
1:15	σ	σ	→	σ	σ	σ	σ	σ
1:16	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:17	→	←	σ	σ	<	<	>	σ
1:18	>	→	<	<	<	<	>	>
1:19	>	>	>	>	>	>	>	>
1:20	>	>	>	>	>	>	>	>
1:21	σ	σ	σ	σ	>	←	←	σ
1:22	←	←	←	←	←	←	←	σ
1:23	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:24	σ	σ	→	σ	σ	σ	<	<
1:25	σ	σ	σ	σ	←	←	←	σ
1:26	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:27	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:28	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:29	σ	←	σ	σ	σ	σ	σ	←
1:30	←	σ	σ	σ	σ	σ	<	<
1:31	σ	σ	σ	σ	σ	<	<	σ
1:32	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ	σ
1:33	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:34	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ

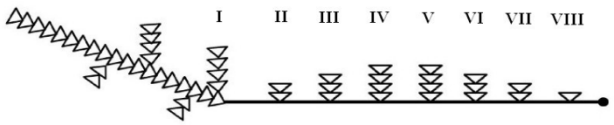
2.2. Колония № 1-8 (2016) – пример распределительной системы, в которой доминирует один из промежуточных побегов. Обозначения – см. приложение 2.1.



Время, часы	Модуль столона						
	6	5	4	3	2	1	0
0:00	σ	σ	σ	σ	→	→	σ
0:01	σ	σ	σ	σ	→	→	σ
0:02	←	σ	σ	σ	σ	→	σ
0:03	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:04	σ	→	σ	σ	σ	σ	σ
0:05	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:06	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:07	←	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:08	σ	σ	σ	σ	←	←	σ
0:09	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:10	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:11	σ	σ	→	←	σ	σ	σ
0:12	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:13	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:14	σ	σ	→	σ	←	←	σ
0:15	←	σ	σ	σ	→	→	→
0:16	σ	σ	σ	→	σ	σ	σ
0:17	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:18	σ	σ	←	σ	σ	σ	σ
0:19	σ	σ	σ	σ	σ	σ	←
0:20	>	>	σ	σ	σ	σ	σ
0:21	σ	σ	→	σ	σ	σ	σ
0:22	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:23	←	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:24	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:25	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:26	σ	→	σ	σ	→	σ	σ
0:27	σ	σ	→	σ	→	σ	σ
0:28	σ	σ	→	σ	σ	σ	←
0:29	←	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:30	σ	σ	σ	→	→	σ	σ
0:31	σ	σ	σ	σ	→	→	σ
0:32	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:33	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:34	σ	σ	σ	←	σ	σ	σ
0:35	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:36	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:37	→	σ	σ	→	σ	σ	←
0:38	σ	→	σ	σ	σ	←	σ
0:39	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:40	σ	σ	σ	←	σ	σ	σ
0:41	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:42	←	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:43	←	σ	←	σ	←	σ	σ
0:44	σ	σ	→	σ	>	>	→

Время, часы	Модуль столона						
	6	5	4	3	2	1	0
0:45	σ	σ	σ	σ	→	→	→
0:46	σ	σ	σ	σ	σ	→	σ
0:47	>	σ	σ	σ	σ	←	<
0:48	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:49	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:50	σ	→	→	σ	σ	σ	σ
0:51	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:52	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:53	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:54	σ	σ	σ	σ	←	σ	σ
0:55	σ	σ	→	σ	σ	σ	σ
0:56	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:57	←	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:58	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:59	σ	σ	σ	σ	←	σ	σ
1:00	←	←	σ	←	σ	σ	σ
1:01	σ	σ	σ	σ	→	→	σ
1:02	σ	σ	σ	→	→	>	→
1:03	→	σ	σ	σ	σ	σ	→
1:04	σ	σ	σ	σ	←	←	σ
1:05	σ	σ	σ	σ	←	σ	σ
1:06	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:07	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:08	σ	σ	σ	→	σ	σ	σ
1:09	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:10	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:11	σ	σ	σ	σ	σ	σ	←
1:12	σ	σ	←	σ	σ	σ	σ
1:13	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:14	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
1:15	←	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:16	σ	→	σ	σ	σ	σ	σ
1:17	→	σ	σ	σ	σ	→	σ
1:18	σ	σ	σ	→	σ	σ	σ
1:19	σ	σ	σ	→	σ	>	σ
1:20	σ	σ	σ	←	→	→	→
1:21	>	>	→	σ	σ	σ	σ
1:22	σ	σ	→	σ	σ	σ	σ
1:23	←	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:24	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:25	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
1:26	σ	→	σ	σ	σ	σ	←
1:27	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:28	σ	σ	←	→	σ	σ	σ

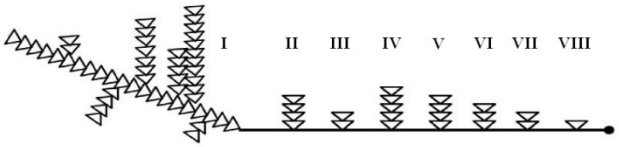
2.3. Колония № 8-6 (2016) – пример распределительной системы с чрезвычайно слабыми ГПТ. Обозначения – см. приложение 2.1.



Время, часы	Модуль столона							
	7	6	5	4	3	2	1	0
0:00	σ	→	<	σ	<	<	>	σ
0:01	σ	<	σ	→	<	<	<	←
0:02	σ	σ	>	>	<	<	<	σ
0:03	σ	σ	σ	σ	σ	←	<	σ
0:04	σ	σ	σ	<	←	←	→	σ
0:05	σ	σ	<	<	>	<	<	σ
0:06	σ	<	σ	σ	σ	σ	<	σ
0:07	<	<	←	>	←	<	<	σ
0:08	σ	σ	σ	σ	>	>	>	>
0:09	σ	σ	>	>	σ	σ	σ	σ
0:10	→	→	>	σ	σ	<	<	σ
0:11	→	σ	σ	←	σ	←	<	σ
0:12	σ	σ	<	σ	σ	σ	σ	σ
0:13	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:14	←	σ	σ	σ	σ	←	σ	σ
0:15	σ	σ	σ	σ	σ	>	→	σ
0:16	<	<	<	σ	>	>	>	σ
0:17	<	←	←	>	>	>	>	>
0:18	>	>	→	σ	→	σ	σ	σ
0:19	>	>	>	σ	σ	σ	σ	σ
0:20	→	σ	σ	σ	σ	<	<	σ
0:21	σ	σ	σ	←	<	<	<	σ
0:22	σ	>	>	σ	←	<	<	σ
0:23	→	σ	>	σ	σ	σ	σ	σ
0:24	←	←	←	<	<	>	>	σ
0:25	<	<	<	←	←	>	>	>
0:26	<	<	σ	σ	σ	→	>	σ
0:27	→	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:28	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	<
0:29	>	σ	←	σ	σ	<	<	σ
0:30	σ	σ	>	σ	<	<	<	σ
0:31	σ	>	>	σ	σ	σ	←	σ
0:32	→	σ	σ	←	σ	σ	σ	>
0:33	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:34	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ	σ
0:35	σ	<	σ	σ	←	σ	σ	σ
0:36	<	<	σ	σ	σ	>	>	>
0:37	>	>	σ	σ	σ	σ	<	σ
0:38	→	→	σ	σ	σ	σ	<	σ
0:39	σ	σ	>	σ	σ	σ	<	σ
0:40	σ	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
0:41	>	σ	σ	←	σ	σ	σ	<
0:42	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:43	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:44	σ	σ	<	<	σ	σ	→	<
0:45	σ	σ	<	σ	σ	σ	σ	σ
0:46	<	<	<	σ	σ	σ	>	>

Время, часы	Модуль столона							
	7	6	5	4	3	2	1	0
0:47	←	σ	←	←	σ	σ	σ	σ
0:48	←	σ	←	→	>	<	<	←
0:49	σ	σ	σ	σ	σ	<	<	σ
0:50	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:51	σ	σ	σ	σ	σ	σ	<	σ
0:52	σ	σ	σ	σ	σ	σ	<	<
0:53	σ	>	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:54	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:55	<	<	σ	σ	σ	σ	>	σ
0:56	←	←	σ	σ	→	>	>	σ
0:57	←	←	σ	σ	σ	σ	σ	σ
0:58	←	←	σ	σ	σ	σ	→	σ
0:59	→	σ	σ	σ	σ	σ	<	σ
1:00	σ	σ	σ	σ	σ	<	<	σ
1:01	σ	σ	σ	<	>	σ	σ	σ
1:02	σ	σ	←	←	>	σ	σ	σ
1:03	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:04	<	<	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:05	<	σ	σ	σ	σ	σ	>	>
1:06	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:07	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:08	σ	σ	σ	σ	σ	σ	←	σ
1:09	σ	σ	σ	σ	σ	<	σ	σ
1:10	>	σ	σ	<	<	<	σ	σ
1:11	σ	→	σ	←	←	σ	σ	σ
1:12	σ	σ	σ	→	σ	σ	→	→
1:13	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:14	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:15	←	←	←	σ	>	σ	>	σ
1:16	←	→	σ	σ	σ	σ	→	>
1:17	→	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:18	σ	σ	σ	σ	←	←	σ	<
1:19	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:20	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:21	σ	σ	σ	σ	σ	<	σ	σ
1:22	σ	σ	σ	<	<	<	σ	σ
1:23	←	<	σ	>	→	→	→	σ
1:24	→	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:25	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:26	σ	σ	σ	←	σ	σ	σ	σ
1:27	σ	σ	σ	σ	σ	σ	>	>
1:28	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:29	σ	σ	σ	←	←	σ	←	σ
1:30	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:31	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	←
1:32	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:33	←	←	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:34	←	←	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:35	←	σ	σ	σ	σ	σ	→	σ

2.4. .Колония № 8-6 (2016) через 6 дней после первой съёмки – пример распределительной системы с неупорядоченными токами гидроплазмы. Обозначения – см. приложение 2.1.



Время, часы	Модуль столона							
	7	6	5	4	3	2	1	0
0:00	>	>	>	>	>	>	σ	<
0:01	>	>	>	σ	>	>	>	σ
0:02	→	→	σ	σ	>	>	>	σ
0:03	>	>	σ	>	>	σ	>	σ
0:04	←	←	σ	>	σ	σ	>	σ
0:05	<	<	<	<	<	→	←	σ
0:06	<	<	σ	σ	<	<	←	←
0:07	<	<	<	<	<	<	<	←
0:08	<	<	<	σ	<	<	<	σ
0:09	>	→	→	→	>	<	<	<
0:10	>	>	>	>	>	σ	σ	σ
0:11	>	>	>	>	>	>	σ	σ
0:12	>	>	>	>	σ	>	>	σ
0:13	>	>	>	>	>	>	>	>
0:14	←	←	←	<	σ	σ	>	>
0:15	<	<	<	<	<	<	→	σ
0:16	<	←	←	<	<	<	←	←
0:17	→	←	σ	←	<	>	←	←
0:18	>	>	>	>	>	<	<	<
0:19	>	>	>	>	>	>	σ	<
0:20	>	>	>	>	>	>	σ	σ
0:21	>	>	>	>	>	>	→	σ
0:22	<	<	←	←	σ	←	>	→
0:23	←	←	←	←	<	σ	→	→
0:24	←	←	←	←	σ	→	>	>
0:25	σ	σ	σ	<	<	←	σ	σ
0:26	→	<	<	<	<	<	<	<
0:27	>	→	→	σ	σ	σ	<	<
0:28	>	>	>	>	σ	<	<	←
0:29	σ	>	>	>	←	σ	→	←
0:30	→	>	>	>	>	>	σ	σ
0:31	←	σ	→	→	→	>	>	σ
0:32	←	←	<	←	<	<	>	σ
0:33	σ	←	←	σ	<	<	>	σ
0:34	σ	σ	→	←	→	σ	>	→
0:35	σ	σ	σ	σ	σ	σ	>	>
0:36	>	>	σ	σ	←	<	<	σ
0:37	>	>	>	>	>	σ	σ	σ
0:38	>	>	>	>	>	>	σ	←
0:39	>	>	>	>	σ	>	σ	σ
0:40	←	←	σ	→	→	σ	>	σ
0:41	←	←	←	←	<	<	>	>
0:42	←	<	<	<	<	<	σ	σ
0:43	<	←	<	<	←	σ	σ	σ
0:44	<	<	<	<	←	←	<	σ
0:45	>	>	σ	σ	→	→	<	<

Время, часы	Модуль столона							
	7	6	5	4	3	2	1	0
0:46	>	>	>	>	σ	σ	σ	σ
0:47	>	>	>	>	>	>	σ	σ
0:48	>	>	>	>	>	σ	σ	σ
0:49	<	←	→	→	>	>	>	>
0:50	←	←	←	←		>	>	>
0:51	<	<	<	<	<	<	>	←
0:52	<	<	<	←	←	σ	←	σ
0:53	<	<	←	←	←	<	<	←
0:54	>	>	>	>	→	<	<	<
0:55	>	>	>	>	>	σ	σ	←
0:56	>	>	>	>	>	>	→	σ
0:57	>	>	>	>	>	>	>	>
0:58	←	←	<	<	σ	>	σ	σ
0:59	←	←	←	←	<	σ	>	>
1:00	←	←	←	←	<	←	>	>
1:01	←	<	σ	σ	←	←	←	←
1:02	>	σ	<	σ	σ	<	<	←
1:03	>	>	σ	σ	σ	σ	<	<
1:04	>	>	>	>	>	σ	σ	σ
1:05	>	>	>	>	σ	σ	σ	σ
1:06	←	←	←	→	>	>	σ	→
1:07	←	←	←	σ	σ	σ	>	>
1:08	←	<	<	←	<	<	>	→
1:09	<	←	←	<	σ	σ	→	σ
1:10	σ	σ	σ	←	σ	σ	σ	σ
1:11	>	σ	σ	σ	σ	σ	σ	σ
1:12	>	>	>	>	>	σ	σ	<
1:13	>	>	>	>	>	σ	σ	σ
1:14	>	>	>	>	>	σ	σ	σ
1:15	σ	σ	→	>	>	σ	σ	←
1:16	←	←	←	←	<	<	σ	σ
1:17	←	σ	σ	σ	<	<	σ	σ
1:18	<	<	<	<	>	>	>	<
1:19	σ	σ	σ	<	<	<	←	σ
1:20	σ	<	<	<	<	<	σ	σ
1:21	>	>	>	>	>	>	σ	σ
1:22	>	>	>	>	>	>	σ	σ
1:23	→	→	σ	>	>	>	>	→
1:24	<	<	σ	σ	<	σ	>	>
1:25	<	σ	σ	σ	σ	σ	→	→
1:26	→	→	σ	σ	<	<	σ	σ
1:27	σ	σ	<	<	<	<	<	σ
1:28	<	<	<	<	←	<	<	σ
1:29	>	σ	σ	←	→	σ	σ	←
1:30	>	>	>	>	>	>	σ	←

2.5. Колония № 2-5 (2016), накормленная непосредственно перед экспериментом, – пример распределительной системы с чрезвычайно мощными ГПТ. Обозначения – см. приложение 2.1.