

УДК 593.714.1

## ЭСТАФЕТНЫЙ СПОСОБ ПЕРЕМЕЩЕНИЯ ГИДРОПЛАЗМЫ В КОЛОНИЯХ ГИДРОИДНЫХ ПОЛИПОВ

© 2013 г. Ю. Б. Бурыкин

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,  
119992 Москва, ГСП-2, Ленинские горы  
E-mail: burykin.ub@gmail.com

Поступила в редакцию 18.05.12 г.  
Окончательный вариант получен 20.09.12 г.

В настоящей работе автором продолжено исследование распределительной системы колониальных гидроидов в процессе ее развития, начиная с ее возникновения в период метаморфоза планулы и кончая сформировавшейся колонией. Изучена схема гидроплазматических течений (ГПТ) у двух видов колониальных гидроидов – *Perigonimus abyssi* G.O. Sars, 1874 и *Stauridia producta* Wright, 1858. Выяснено, что основной способ перемещения гидроплазмы в этих колониях, не имеющих побегов, – эстафетный: от одного гидранта к другому через соединяющий их участок столона или через гидрант к следующему и т.д. Показано, что эффективность проводящей (распределительной) системы не зависит от уровня сложности колониального строения. Полученные данные подтверждают отсутствие общеколониальных процессов интеграции и саморегуляции у гидроидных полипов.

**Ключевые слова:** колониальные гидроиды, распределительная система, гидроплазматические течения, общеколониальные процессы.

DOI: 10.7868/S047514501302002X

Вслед за Беклемишевым (1964) принято считать, что повышение уровня колониальной организации у беспозвоночных животных зависит, прежде всего, от степени физиологической интеграции колонии (Марфенин, 1993). Поскольку у большинства колониальных организмов единая нервная система отсутствует (в т.ч. в колониях гидроидов), а формирование большинства общеколониальных аппаратов слабо выражено, их физиологическое единство обеспечивается главным образом функцией распределения (Беклемишев, 1964).

У колониальных гидроидов распределительная система базируется на перемещениях гидроплазмы в гастроваскулярной полости с переносом пищевых частиц и дедифференцированных клеток рассасывающихся тканей по всей колонии. На гидроиде *Gonothyraea loveni* (Allm., 1859) было показано, что гидроплазматические течения в колонии никак не синхронизированы, а их совокупность представлена огромным разнообразием сменяющих друг друга вариантов, что указывает на отсутствие каких-либо регуляторных механизмов в работе распределительной системы и свидетельствует, очевидно, об отсутствии физиологической интеграции колонии (Бурыкин, 2008, 2010). Установленный при этом гидравлический принцип, определяющий постепенное перераспределение

объемов гидроплазмы (Бурыкин, 2010), позволяет, вместе с тем, оценивать с помощью ряда критериев эффективность проводящей системы в колониях с разным строением. В данной работе изучена система течений гидроплазмы у гидроидных полипов, имеющих наиболее просто устроенные колонии, и сделана сравнительная оценка эффективности проводящей (распределительной) системы у разных видов.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования выполнены на Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова (МГУ им. М.В. Ломоносова) на двух видах колониальных гидроидов, состоящих из растущих по субстрату столонов и сидящих на них полипов (гидрантов).

*Perigonimus abyssi* G.O. Sars, 1874<sup>1</sup> впервые для Белого моря идентифицирован Маргулис (1982) в материале проб, взятых из верхней сублиторали в проливе Великая Салма вблизи островов Еремеевских. В дальнейшем, этот вид был обнаружен на Еремеевском пороге, на бурых водорослях в зоне нижней литорали (Марфенин, Карлсен, 1983). Там же, на *Ascophyllum nodosum*, был взят материал для

<sup>1</sup> Названия видов даны по Наумову (1960).

настоящих исследований. Мелкие полипы без выраженной ножки, высотой 0.4–0.5 мм, имели 8 нитевидных щупалец (у молодых 2–4) и морщинистую “псевдогидротекту” (термин Наумова, 1960), закрывавшую большую часть их тела. После рассасывания полипов их пустые “псевдогидротекты” легко отваливаются от столона, а новые гидранты образуются всегда в новых местах, причем не только на концах растущих столонов, но и в междоузлиях между полипами на произвольном удалении от каждого из них. Расстояние между гидрантами на столоне колебалось от 0.4 до 7.8 мм при средних значениях  $2.3 \pm 0.3$  мм ( $n = 135$ ).

Полипы *Stauridia producta* Wright, 1858 долгое время были известны для Белого моря лишь по двум находкам (Mereschkowsky, 1879 — цит. по: Перцова, 1979; Шидловский, 1902). В 1973 году они снова были найдены Бурыкиным в пробах, взятых из верхней сублиторали пролива Великая Салма (Перцова, 1979). В последние годы полипы этого вида неоднократно находили в районе уже упомянутого Еремеевского порога в зоне нижней литорали. Здесь же взяты и колонии, использованные в настоящем исследовании, на тех же талломах *A. nodosum*, что и предыдущий вид. Полипы красноватого цвета, высотой 2–2.5 мм, имеют в расправленном состоянии цилиндрическое тело, переходящее в покрывную перисарком ножку. По телу разбросаны короткие головчатые щупальца, под которыми расположен базальный венчик из 4 нитевидных щупалец. Новые гидранты образуются на концах растущих столонов и ножек рассосавшихся полипов, реже в междоузлиях столонов. Верхушка столона непосредственно дифференцируется в зачаток полипа, в основании которого через несколько часов образуется новая верхушка. Расстояние между гидрантами  $2.8 \pm 0.1$  мм (1.2–5.0 мм,  $n = 92$ ).

Материал содержали в проточном аквариуме при 11.8–16.6°C; опыты проводили при температуре около 20°C с кормлением свежевывлупившимися науплиусами *Artemia salina*. Колонии для опытов выращивали на предметных стеклах из прикрепленных к ним ниткой фрагментов колоний, снятых с талломов *A. nodosum*. Эти фрагменты вместе с нитками удаляли после образования на стеклах растущих столонов с несколькими гидрантами (Бурыкин и др., 1984). В опытах использованы однолучевые колонии с (4)5 гидрантами на столоне. Регистрацию гидроплазматических течений (ГПТ) осуществляли под микроскопом ЛОМО МИКМЕД-1 (окуляр 10x, объектив 8x): пластиковую чашку Петри (с колонией на предметном стекле в морской воде) закрепляли на препаратодателе подвижного столика и перемещали ее во время наблюдений ГПТ в двух взаимоперпендикулярных направлениях двумя винтами под столиком. Направление и протяженность ГПТ отме-

чали на схемах колоний, а их продолжительность фиксировали по секундомеру электронных часов. Через 1.5 часа после кормления и позже отмечали плотность окраски тканей различных областей колонии, которая указывала на степень захвата пищевых частиц гастродермой. Скорость ГПТ измеряли в середине колонии (второе или третье междоузлие столона), на участке длиной 1.3–1.4 мм. Время прохождения контрольного участка частицами средних размеров регистрировали с помощью ручного секундомера, проводя подряд по нескольку измерений для каждого очередного течения. Вычисленную затем максимальную скорость каждого ГПТ условно принимали за скорость данного потока гидроплазмы.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

***Perigonimus abyssi* G.O. Sars, 1874.** В первые 1.5–2 часа после кормления, когда гастродерма ценосарка захватывает наибольшее количество пищевых частиц (Бурыкин, 1998), сквозные течения гидроплазмы в колониях этого гидроида практически отсутствуют. Поэтому для выявления общей направленности в перераспределении ее объемов необходимо рассмотреть всю совокупность локальных течений, выходящих из разных гидрантов и конца столона. Как и в случае с *G. loveni* (Бурыкин, 2010), проглотившие добычу полипы преимущественно выталкивают гидроплазму в полость ценосарка, а остальные гидранты и конец столона преимущественно ее принимают (рис. 1).

После кормления *проксимального* полипа гидранты принимают гидроплазму, идущую в основном от проксимального конца колонии, а выталкивают ее преимущественно в дистальном направлении. Редкие сквозные течения также имеют, как правило, дистальную направленность (рис. 1а). Поскольку средняя скорость идущих по столону течений в обоих направлениях одинакова (рис. 3), избыточный объем гидроплазмы, насыщенный пищевыми частицами, постепенно перемещается от проксимального конца колонии к дистальному (рис. 1а). При этом более половины всех ГПТ в колониях не распространяются за пределы одного междоузлия столона, а еще 29% охватывают лишь два междоузлия (рис. 6а). Следовательно, гидроплазма с пищей перемещается эстафетно: из проксимального гидранта в соседний, из него, частично возвращаясь обратно, — в следующий за ним и/или через него в еще более дистальный гидрант и т.д. Временами, этот эстафетный способ перемещения гидроплазмы в колонии можно наблюдать в пределах одного цикла (рис. 2а). В связи с мелкими размерами гидрантов проксимальному полипу, перегруженному пищей, затруднительно вытолкнуть гидроплазму далее ближайшего гидранта, которо-

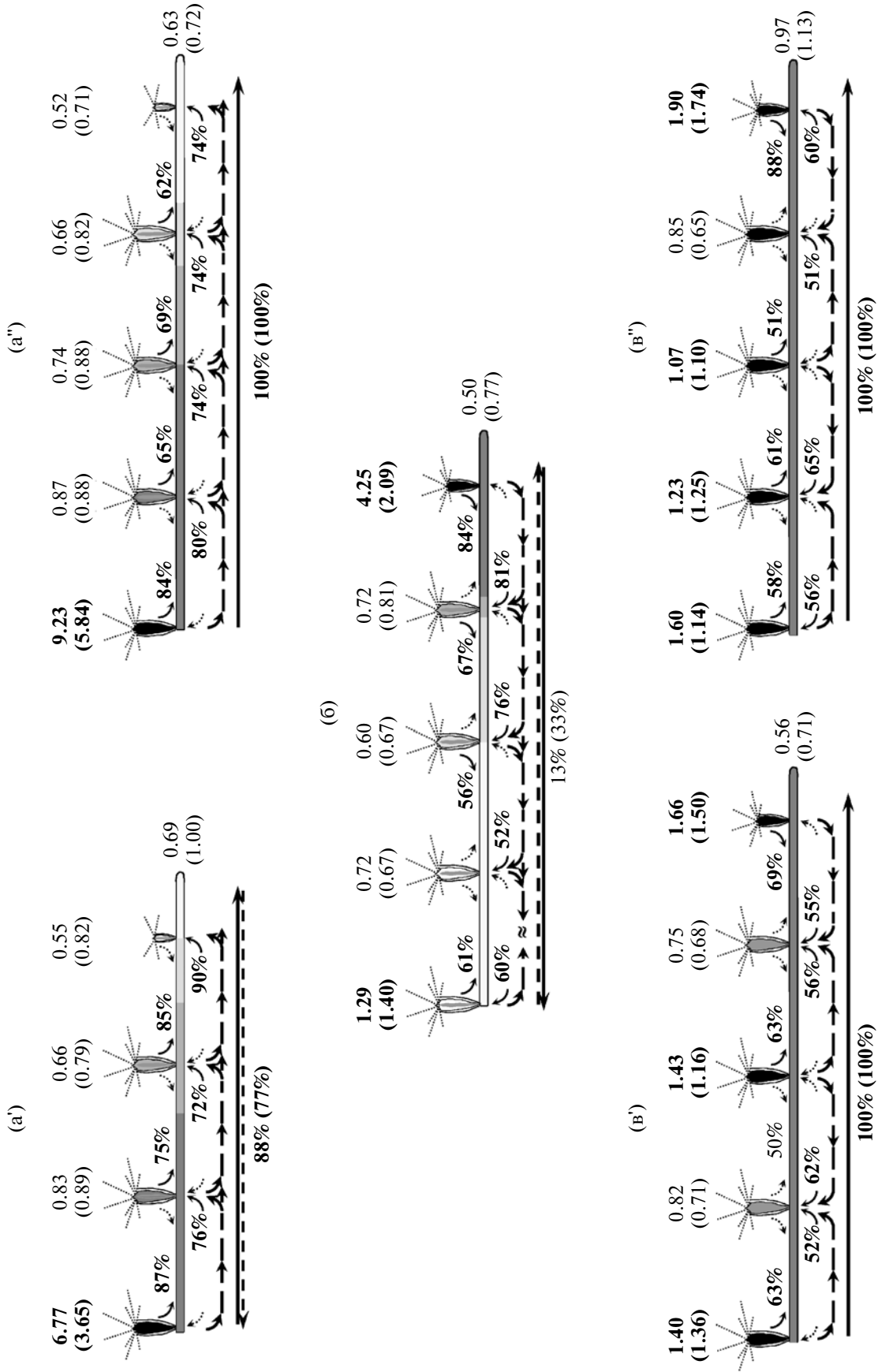
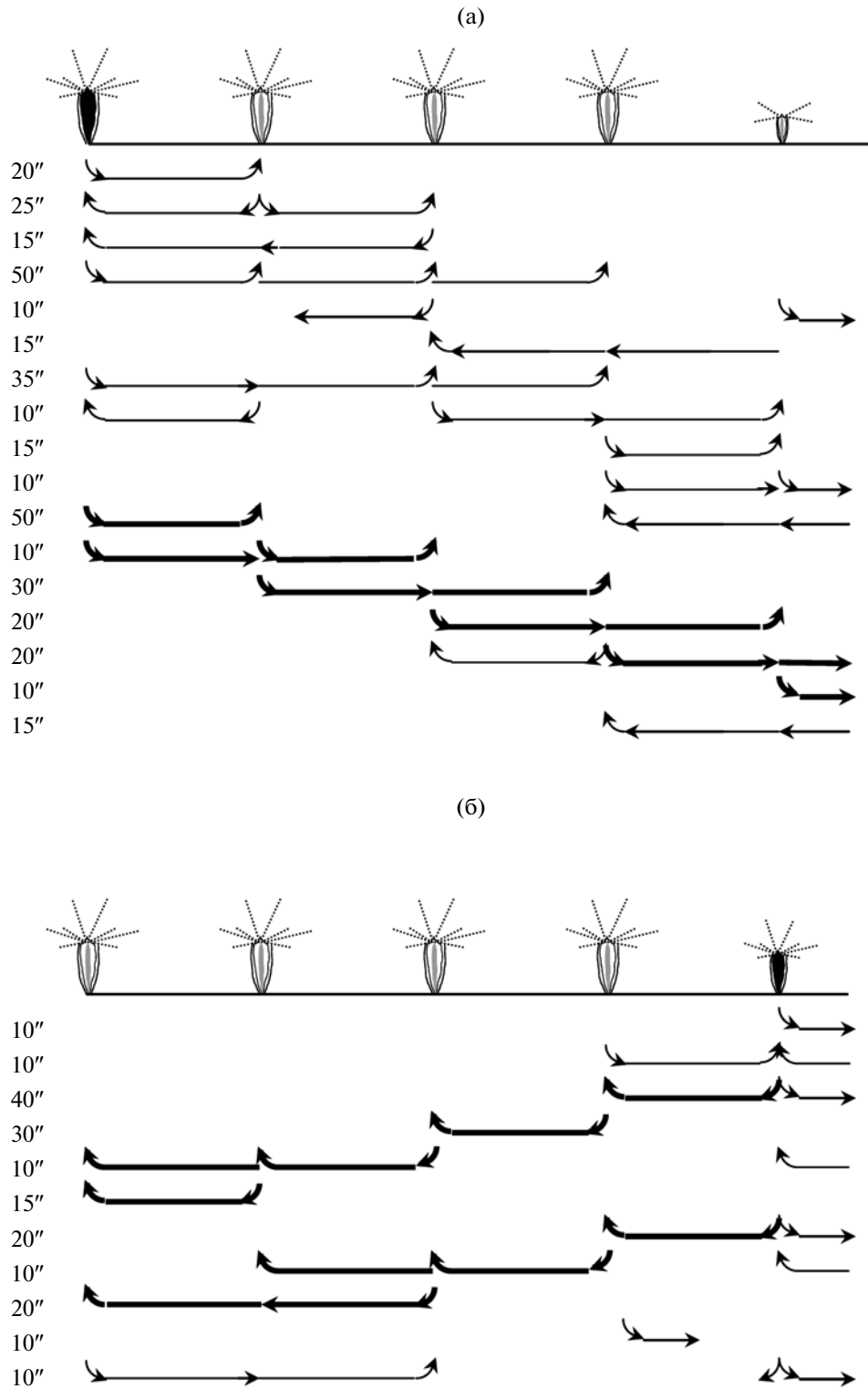


Рис. 1. Соотношение продолжительности (числа) гидроплазматических течений (ГПП) в однолучевых колониях *P. abuxssi* через 0.5–1.5 часа после кормления: над гидрантами и возле верхушки столона – соотношение продолжительности (числа) выходящих/входящих ГПП, значения выше 1 выделены жирным; над столон – соотношение продолжительности ГПП, выходящих в столон из соседних гидрантов навстречу друг другу (в % для преобладающих ГПП возле жирной стрелки); под столон – соотношение продолжительности ГПП, входящих в соседние гидранты (то же); длинным пунктиром со стрелками показано результирующее перемещение объемов гидроплазмы в колонии; внизу – соотношение продолжительности (числа) *сквозных* ГПП с указанием доли дистальных течений (преобладающие течения показаны сплошной линией); гидранты, получившие пищу (1/2 науплиуса *A. salina*) – зачернены, для остальных колонии показана плотность окраски тканей через 1.5–2 часа после кормления.

а – Проксимальное кормление ( $N = 5$ , а' – дистальное кормление ( $N = 5$ ); б – дистальное кормление ( $N = 3$ , в' – равномерное кормление ( $N = 3$ , в'';  $N = 2$ ).



**Рис. 2.** Эстафетный способ перемещения гидроплазмы в колониях *P. abyssii* после кормления проксимального (а) и дистального (б) гидрантов (фрагменты регистрации ГПТ в опыте): слева – продолжительность течений, с.

му, в свою очередь, легче протолкнуть ее в направлении дистальной части колонии, где давление ниже, нежели обратно, в зону высокого давления и

т.д. Эффективность такого способа перемещения гидроплазмы вдоль колонии при почти отсутствующих сквозных течениях, очевидно, довольно

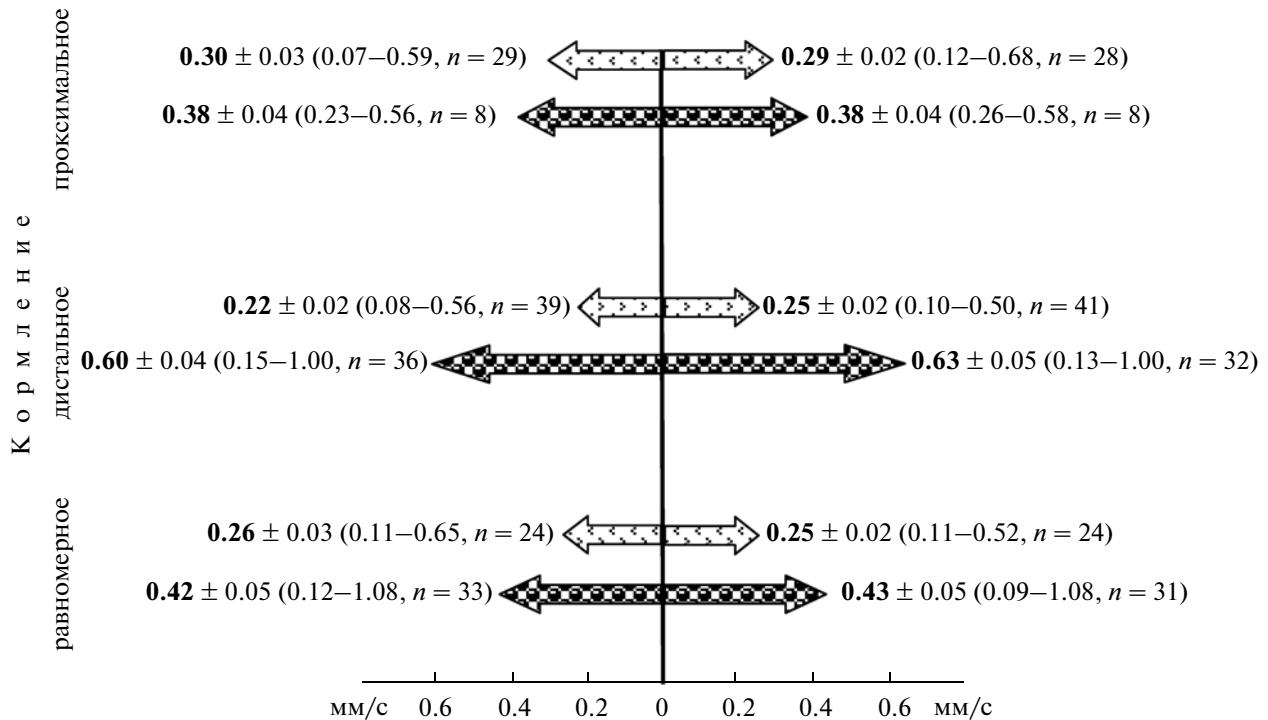


Рис. 3. Средняя скорость проксимальных (слева) и дистальных (справа) течений гидроплазмы в колониях с различным способом кормления через 0.5–1.5 часа после кормления:

← *P. abyssi*, ← *S. producta*.

низкая: через 1.5–2 часа после кормления ткани в дистальной части колонии остаются почти прозрачными, в то время как наибольшая плотность их окраски, связанная с активным захватом пищевых частиц гастродермой, регистрируется в ее проксимальной половине (рис. 1а).

После кормления *дистального* полипа наблюдается, по существу, обратная картина. Отличие заключается лишь в том, что еще более мелкий, по сравнению с остальными, дистальный гидрант с проглоченной добычей еще слабее выталкивает гидроплазму с пищей, чем проксимальный в предыдущем случае; а в проксимальном полипе выходящие из него течения преобладают, в среднем, над входящими, противодействуя тем самым встречным проксимальным потокам. В результате, при почти одинаковой средней скорости ГПТ в обоих направлениях (рис. 3) результирующее перемещение избыточного объема гидроплазмы с пищевыми частицами охватывает, в основном, лишь дистальную половину колонии, слабо проникая в проксимальную, ткани которой через 1.5–2 часа после кормления остаются почти прозрачными, т.к. почти вся пища за это время уже захвачена гастродермой дистальной половины

(рис. 1б). Как и в предыдущем случае, время от времени можно наблюдать эстафетное перемещение гидроплазмы в пределах одного цикла (рис. 2б).

После *равномерного* кормления избыточная гидроплазма, насыщенная пищевыми частицами, постепенно перемещается, заполняя столон, из проглотивших добычу полипов в непитававшиеся гидранты (рис. 1в'). В случае, когда все гидранты получают пищу, перераспределение объемов гидроплазмы в колонии выражено слабо, что находит отражение в незначительной разнице суммарной продолжительности противоположно направленных локальных течений (рис. 1в''). Ну а редкие сквозные течения в обоих случаях имеют, тем не менее, дистальную направленность, т.к. при периодических расслаблениях зоны пульсаций на конце столона проникновение сюда сквозных ГПТ все-таки более вероятно, чем в забитый пищей желудок проксимального гидранта. Плотность окраски тканей при этом у всех колоний равномерно высокая.

***Stauridia producta* Wright, 1858.** Схема перераспределения объемов гидроплазмы в колониях этого гидроида принципиально та же, что и у

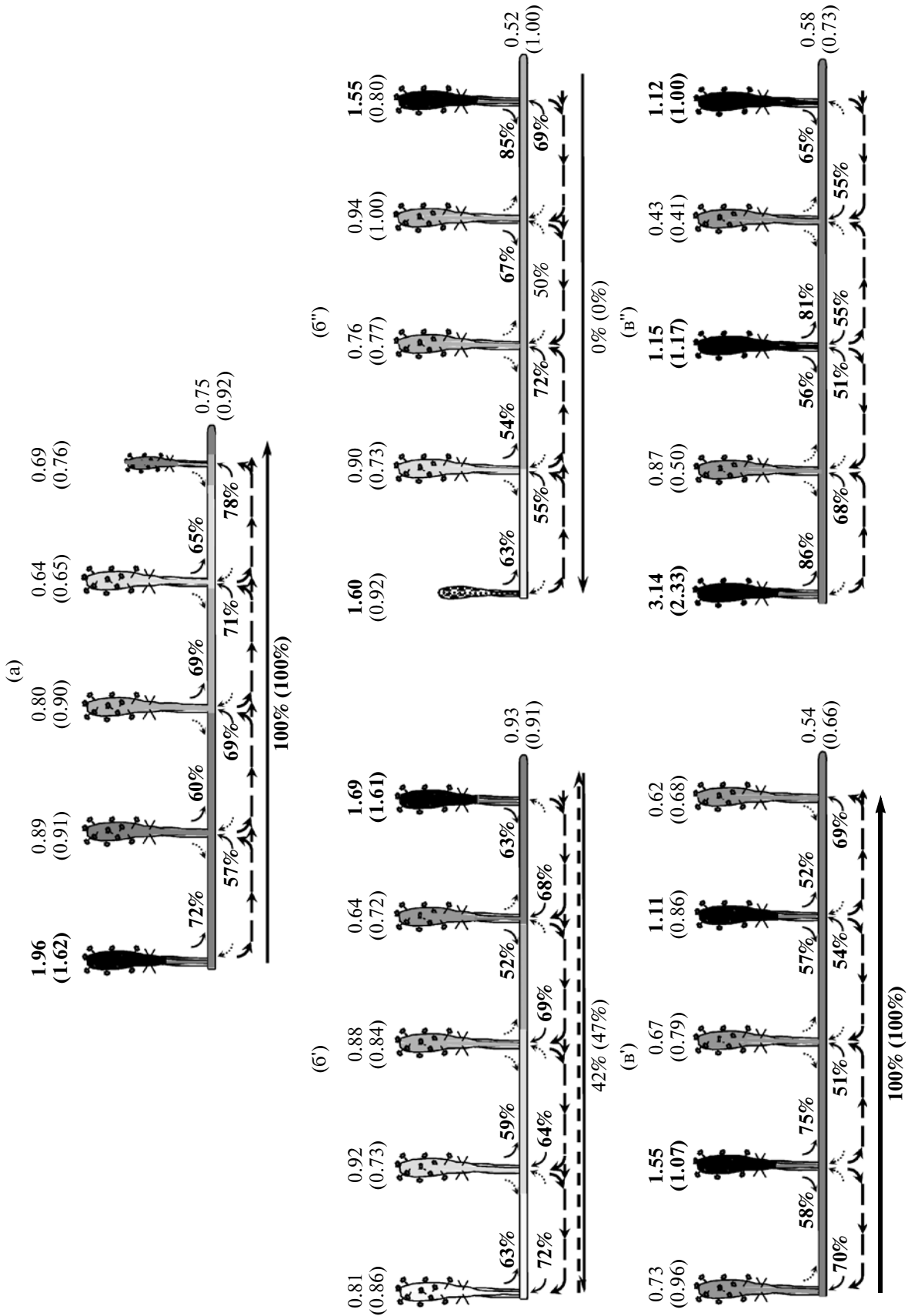


Рис. 4. Соотношение продолжительности (числа) ГПТ в однолучевых колониях *S. prodigiosa* через 0.5–1.5 часа после кормления: а – проксимальное кормление (N = 3); б' – дистальное кормление (N = 4); б'' – равномерное кормление (N = 1); в – равномерное кормление (N = 4, в'; N = 1); обозначения см. рис. 1.

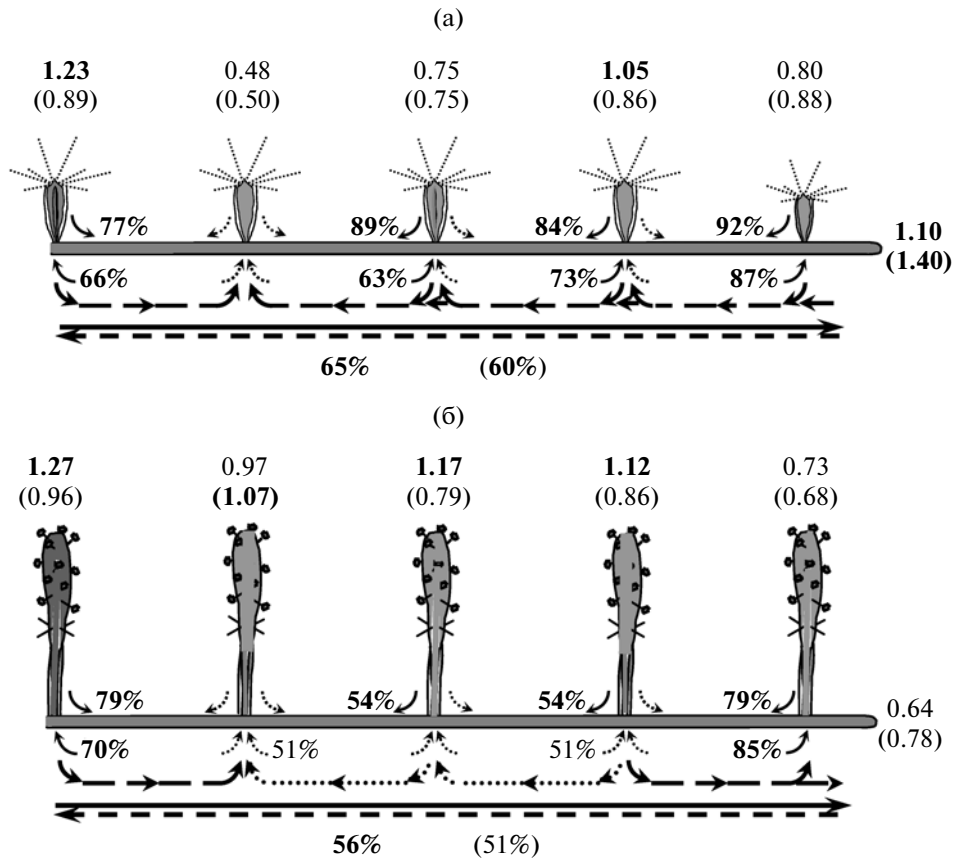


Рис. 5. Соотношение продолжительности (числа) ГПТ в однолучевых колониях через 2–3.5 часа после проксимального кормления:  
а – *P. abyssi* ( $N = 1$ ); б – *S. producta* ( $N = 3$ ); обозначения – см. рис. 1.

предыдущего вида (рис. 4). Отличия же связаны с более крупными размерами гидрантов, которые в 4–5 раз превышают по высоте гидрантов *P. abyssi* и, вследствие этого, во время своих сжатий с большей силой выталкивают гидроплазму в столон: средняя скорость ГПТ, примерно одинаковая у потоков противоположной направленности, в целом существенно выше, чем в колониях предыдущего гидроида (рис. 3); доля более протяженных и сквозных течений тоже выше (рис. 6), хотя эстафетный способ перемещения гидроплазмы все так же является основным, однако менее выраженным (рис. 4а, 4б'). При том же строении колонии эффективность проводящей системы явно более высокая: через 1.5–2 часа после проксимального кормления окраска тканей конца столона и молодого дистального гидранта имеет такую же плотность, как и в проксимальной части колонии (рис. 4а), что свидетельствует об активном транспорте в эту зону пищевых частиц, а после дистального кормления зона потемневшей гастродермы с захваченными частицами пищи, в отличие от предыдущего вида (рис. 1б), охватывала значительно большую часть колонии (рис. 4б'). Если при

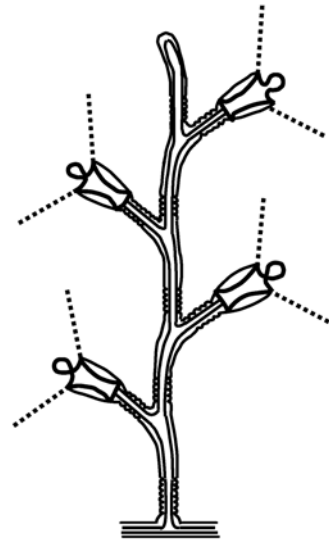
этом рассасывался проксимальный полип, его клеточный материал, поступая в гидроплазму, создавал в проксимальной зоне колонии также ее избыточный объем; в результате, под действием повышенного давления на обоих концах колонии избыточная гидроплазма, обогатившаяся пищей или дедифференцированными клетками (т.н. “вторичная пища”), перемещалась в ее срединную часть (рис. 4б").

Через 2–3.5 часа после кормления параметры, характеризующие соотношение противоположно направленных ГПТ в гидрантах и столоне, в значительной мере выравниваются, доля протяженных и сквозных течений (сохраняющих преимущественно дистальную направленность) и их средняя скорость существенно увеличиваются, сквозные ГПТ становятся более ритмичными, а плотность окраски тканей становится почти одинаковой по всей колонии при любом способе кормления (рис. 5, 6, таблица). Т.е. эффективность проводящей системы в это время резко возрастает у обоих гидроидов. Ранее выяснено (Бурыкин, 2010), что в условиях периодического кормления колониальных гидроидов протяженные ГПТ в них до начала

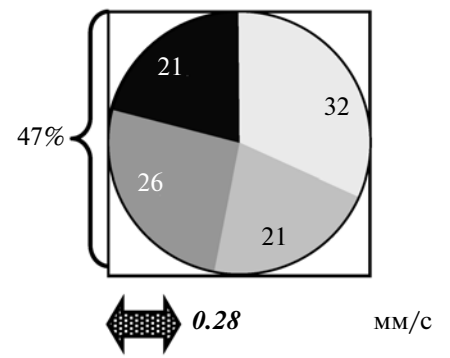
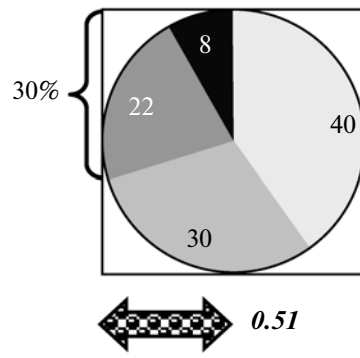
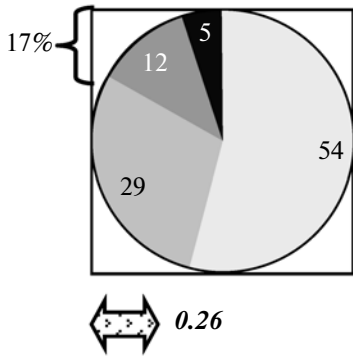
*Perigonimus abyssi*

*Stauridia producta*

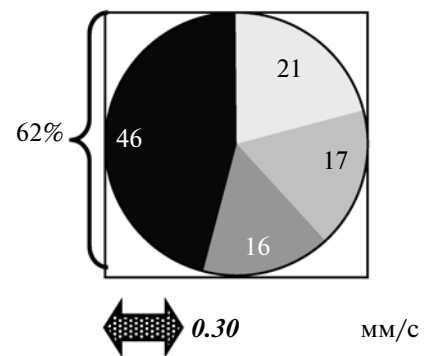
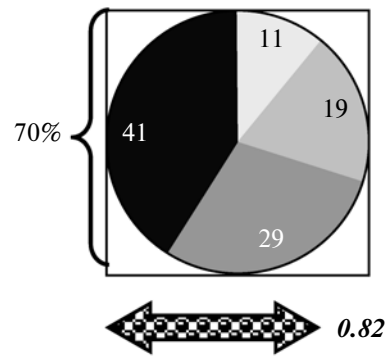
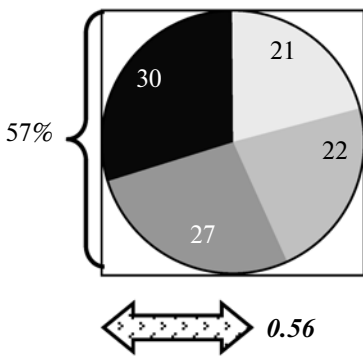
*Gonothyrea loveni*







(а) через 0.5–1.5 часа после кормления



(б) через 2–3.5 часа после кормления



ГПТ:  сквозные  протяженные  средние  короткие



Период сквозных ГПТ в однолучевых колониях с 5 гидрантами (побегами)

а) в течение двух часов после кормления

	Число колоний со сквозными ГПТ	Средние значения, мин	Лимиты (min–max), мин	n – число измерений	CV – коэффициент вариации
<i>Perigonimus abyssii</i>	10 из 21	29.3	2–92	19	<b>101%</b>
<i>Stauridia producta</i>	4 из 10	10.9	3–45	15	<b>94%</b>
<i>Gonothyrea loveni</i> *	18 из 19	17.6	5–98	55	<b>95%</b>

б) через два–три часа после кормления

	Число колоний со сквозными ГПТ	Средние значения, мин	Лимиты (min–max), мин	n – число измерений	CV – коэффициент вариации
<i>Perigonimus abyssii</i>	4 из 4	10.7	3–27	11	<b>65%</b>
<i>Stauridia producta</i>	4 из 4	3.4	1–11	33	<b>66%</b>
<i>Gonothyrea loveni</i> *	8 из 8	10.1	5–19	70	<b>33%</b>

\* По: Бурькин, 2010, дополнительно полученные данные.

кормления, как правило, отсутствуют. Поэтому “прокачка” стоячего столба гидроплазмы в колониях, обусловленная активизацией сжатий пульсаторов, все более удаленных от мест поступления в колонию пищи, что сопровождается увеличением протяженности и скорости ГПТ, происходит постепенно. В результате, столб гидроплазмы в колонии “раскачивается” (Бурькин, 2010), а течения становятся более быстрыми и протяженными (рис. 6).

Поскольку, однако, большинство пищевых частиц к этому времени уже захвачено гастродермой полипов и ценосарка, то при небольшом количестве пищи преимущество в питании получают те участки колонии, которые находятся вблизи мест поступления в нее пищи и вблизи верхушек роста, где молодая гастродерма обладает наибольшей способностью к захвату пищевых частиц (Hale,

1964; Braverman, 1971, 1974; Бурькин, 1998). Поэтому наибольший интерес представляет собой оценка эффективности колониального распределительного аппарата как проводящей системы именно в первые 1.5–2 часа после кормления. Полученные данные показывают отсутствие корреляций между протяженностью и скоростью ГПТ у разных видов гидроидов и отсутствие зависимости этих параметров от степени архитектурной сложности колоний: наибольшая средняя протяженность течений гидроплазмы наблюдалась в колониях *G. loveni*, имеющих побеги, а наибольшая их скорость – в колониях *S. producta* с наиболее крупными среди этих видов гидрантами, сидящими на столоне (рис. 6).




Ранее на гидроиде *G. loveni* установлено, что течения гидроплазмы в колонии никак не синхронизированы, а их совокупность представлена огром-

← **Рис. 6.** Доля различных по протяженности ГПТ и их средняя скорость в однолучевых колониях с (4)5 гидрантами (побегами) на столоне:

протяженные течения: сквозные (через всю колонию), протяженные (более 2 междоузлий столона), средние (2 междоузлия столона), короткие (в пределах 1 междоузлия столона):

а – *P. abyssii*:  $N = 20$ , число всех ГПТ:  $n = 1237$ , их суммарная продолжительность  $T = 417$  мин; *S. producta*:  $N = 11$ ,  $n = 558$ ,  $T = 162$  мин; *G. loveni*:  $N = 16$ ,  $n = 659$ ,  $T = 768$  мин; б – *P. abyssii*:  $N = 5$ ,  $n = 147$ ,  $T = 56$  мин; *S. producta*:  $N = 4$ ,  $n = 121$ ,  $T = 41$  мин; *G. loveni*:  $N = 8$ ,  $n = 455$ ,  $T = 282$  мин;

средняя скорость ГПТ обоих направлений:

 – *P. abyssii*;  – *S. producta*;  – *G. loveni* (по: Бурькин, 2010, дополнительные данные)

а – *P. abyssii*:  $0.26 \pm 0.01$  (0.07–0.68) мм/с,  $n = 185$ ; *S. producta*:  $0.51 \pm 0.02$  (0.09–1.08) мм/с,  $n = 148$ ; *G. loveni*:  $0.28 \pm 0.01$  (0.08–1.00) мм/с,  $n = 260$ ; б – *P. abyssii*:  $0.56 \pm 0.02$  (0.22–1.00) мм/с,  $n = 70$ ; *S. producta*:  $0.82 \pm 0.03$  (0.47–1.15) мм/с,  $n = 52$ ; *G. loveni*:  $0.30 \pm 0.01$  (0.07–0.70) мм/с,  $n = 146$ .

ным разнообразием неповторяющихся вариантов (Бурыкин, 2008, 2010). Это в полной мере относится и к колониям двух исследованных в данной работе видов. Период сквозных ГПТ у всех гидроидов колеблется в очень широких пределах и имеет крайне высокие значения коэффициента вариации (таблица). Все это указывает, очевидно, на отсутствие в работе распределительной системы каких-либо интеграционных процессов и регуляторных механизмов, что противоречит утверждениям Марфенина (1993, 1997, 2002, 2009 и др.) о наличии у гидроидов общеколонимальной интеграции и саморегуляции. Единственным физиологическим механизмом общеколонимальной интеграции автор считает “взаимоподстраивание независимых пульсаторов (гидрантов и верхушек роста)” (Марфенин, 2002). Однако, экспериментальные факты свидетельствуют о прямо противоположном (Hale, 1960; Бурыкин, 2006): независимые друг от друга сжатия многочисленных пульсаторов — движителей гидроплазмы в колониях — являются главным дезинтегрирующим фактором единственного общеколонимального аппарата гидроидных полипов.

Наличие очевидной кормидиальной интеграции у гидрозоев (сифонофоры, гидрокораллы) и возможность проявления локальных регуляций не обеспечивают, однако, существование этих явлений на общеколонимальном уровне. Видимо, гидравлический принцип функционирования распределительной системы — единственного колонимального аппарата у гидроидов — направляет у них развитие колонимальности, в противоположность мнению Беклемишева (1950, 1964), по нематазойному пути. При полном отсутствии в неинтегрированных колониях беспозвоночных животных регуляторных органов и регуляторных систем (Беклемишев, 1964) нематазойный (“растительный”) тип организации колонимального организма (разумеется, на основе животной природы протекающих в нем процессов) сочетается с метазойной организацией входящих в него интегрированных зооидов. В этом дуализме, очевидно, — суть колонимальной организации беспозвоночных.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Беклемишев В.Н. К проблеме индивидуальности в биологии. Колонии у двусторонне-симметричных животных // Успехи совр. биол. 1950. Т. 29. Вып. 1. С. 91–120.
- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. В 2 т. Т. 1. Проморфология. М.: Наука, 1964. 432 с.
- Бурыкин Ю.Б. О механизме накопления, перераспределения и использования пищи на рост в колониях гидроидных полипов // Мат-лы науч. конф., посвящ. 60-летию Беломорской биостанции им. Н.А. Перцова МГУ. М., 1998. С. 26–28.
- Бурыкин Ю.Б. О механизмах направленного перемещения гидроплазмы в колониях гидроидных полипов // Тр. Беломор. биостанции им. Н.А. Перцова МГУ. Т. 10. М.: Т-во науч. изданий КМК, 2006. С. 19–43.
- Бурыкин Ю.Б. Формирование распределительной системы в процессе развития колоний гидроидных полипов // Онтогенез. 2008. Т. 39. № 3. С. 212–221.
- Бурыкин Ю.Б. Основы функционирования распределительной системы колонимальных гидроидов // Онтогенез. 2010. Т. 41. № 4. С. 300–311.
- Бурыкин Ю.Б., Марфенин Н.Н., Карлсен А.Г. Опыт содержания морского колонимального гидроида *Dupatena pumila* (L.) в лабораторных условиях // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1984. № 1. С. 102–106.
- Маргулис Р.Я. Гидроиды, новые для фауны СССР и Белого моря // Зоол. журн. 1982. Т. 61. № 1. С. 133–135.
- Марфенин Н.Н. Феномен колонимальности. М.: МГУ, 1993. 239 с.
- Марфенин Н.Н. Механизмы регуляции роста колонии гидроидов // Мат-лы II науч. конф. Беломор. биостанции им. Н.А. Перцова МГУ. М., 1997. С. 44–45.
- Марфенин Н.Н. Децентрализованная саморегуляция целостности колонимальных организмов // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63. № 1. С. 26–39.
- Марфенин Н.Н. Принципы организации и функционирования сетевой структуры в пределах колонии гидроидов // Мат-лы Всеросс. научн. конф. “Науки о жизни и образование. Фундаментальные проблемы интеграции”, посв. памяти проф. М.В. Гусева. М.: МАКС Пресс, 2009. С. 317–321.
- Марфенин Н.Н., Карлсен А.Г. Состояние фауны гидроидов Еремеевского порога Белого моря ранней весной // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1983. № 2. С. 26–30.
- Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1960. 626 с.
- Перцова Н.М. Некоторые данные по экологии гидроидных медуз в Белом море // Компл. исслед. природы океана. 1979. Вып. 6. С. 231–242.
- Шидловский А. Материалы по фауне гидроидов арктических морей. I. Гидроиды Белого моря у берегов Соловецких островов // Тр. общ. испыт. прир. Харьк. ун-та. 1902. Т. 36. Вып. 1. С. 3–268.
- Braverman M. Studies on hydroid differentiation. VI. Regulation of hydranth formation in *Podocoryne carnea* // J. Exp. Zool. 1971. V. 176. № 3. P. 361–382.
- Braverman M. The cellular basis for colony form in *Podocoryne carnea* // Amer. Zool. 1974. V. 14. № 2. P. 673–698.
- Hale L.J. Contractility and hydroplasmic movements in the hydroid *Clytia johnstoni* // Quart. J. Micr. Sci. 1960. V. 101. Pt. 3. P. 339–350.
- Hale L.J. Cell movements, cell division and growth in the hydroid *Clytia johnstoni* // J. Embryol. and Exp. Morphol. 1964. V. 12. № 2. P. 517–538.

## Relay-Ray Way of Hydroplasm Movement in Hydroid Colonies

Yu. B. Burykin

*Biological Faculty, Moscow State University, Moscow, 119992 Russia*

*e-mail: burykin.ub@gmail.com*

**Abstract**—In this study, we continued the investigation of the distribution system of colonial hydroids in the course of its development, starting with its emergence during the planula metamorphosis and ending with the formed colony. The hydroplasmic stream system of two species of colonial hydroids—*Perigonimus abyssi* G.O. Sars, 1874, and *Stauridia producta* Wright, 1858—was studied. We found that the main principle by which hydroplasma moves in these colonies, which form no shoots, is the relay-race from one hydranth to another through a stolon fragment connecting them or directly from one hydranth to the next one, etc. We show that the efficiency of the conducting (distribution) system does not depend on the level of complexity of the colonial structure. The results of this study confirm the absence of general colonial processes of integration and self-regulation in hydroid polyps.

*Keywords:* colonial hydroids, distribution system, hydroplasmic flow, general colonial processes.