

Т. С. АКСЮК, В. А. СВЕШНИКОВ

**ПОРШНЕВОЙ СПОСОБ НАГНЕТАНИЯ ВОДЫ У CHAETOPTERUS
VARIOPEDATUS (POLYCHAETA, ANNELIDA)**

(Представлено академиком Л. А. Зенкевичем 2 VII 1970)

Из семи основных способов передвижения животных в пространстве аннелиды обладают четырьмя: многие архианнелиды и трохофорные личинки морских аннелид движутся при помощи ресничек: изгибание всего тела у полихет и пиявок может сочетаться с движением параподий, щетинок или присосок; наконец, гидравлическое движение широко распространено среди полихет, олигохет, эхиурид и сипункулид (^{1-6, 8}).

Наряду с поступательным движением локомоторный аппарат аннелид может выполнять и вододвигательную (гидрокинетическую) функцию, способствующую дыханию и добыче пищи. Можно сказать, что функция поступательного движения и функция водоснабжения поддаются одинаковым принципам классификации, особенно в тех случаях, когда осуществляются одним и тем же аппаратом. Например, водоснабжение (ирригация) трубок полихет, так же как их поступательное движение, осуществляются при помощи мерцательного эпителия — ресничным способом, при помощи перистальтики — гидравлическим способом, при помощи волнообразных колебаний тела — изгибательным способом.

Среди аннелид своеобразным сочетанием различных способов движения и нагнетания воды в трубку выделяется сессильная полихета *Chaetopterus variopedatus*. Биология этой полихеты привлекала внимание многих авторов (¹²⁻¹⁵). Однако специально двигательной системой и способами нагнетания воды в трубку у этого вида до сих пор никто не занимался.

В нашу задачу входило изучить механизм прокачивания воды, получить количественные характеристики нагнетания воды в трубку *Chaetopterus variopedatus* и определить место этого способа водоснабжения в ранее предложенной классификации (^{1, 2}).

Материал собирали в зал. Петра Великого Японского моря в 1965 и 1969 гг. Живых полихет длиной 18—20 см вместе с их постоянными комменсалами — *Tritodynamia rathbuni* Shen (Decapoda) * помещали в стеклянные трубки, имитирующие по форме и размеру естественные (см. рис. 1). Прозрачные стенки позволяли наблюдать ритмические движения животного. Секундомером с точностью до 0,1 сек. определяли время отдельных фаз движения. Промеры длительности действия каждой фазы повторяли до 50 раз. Для измерения в трубке скорости течения в воду вносили витальный краситель или тушь.

В результате поставленных опытов оказалось, что весьма ограниченные перемещения в замкнутом пространстве *Ch. variopedatus* совершает при помощи присосок и параподий, а нагнетание воды в трубку осуществляет специальными поршневыми параподиями среднего отдела тела. Механизм действия этих параподий весьма напоминает работу поршневого двигателя. Такой принцип действия до сих пор не был известен в животном мире. Этот факт интересен также с точки зрения сравнительной анатомии и функциональной морфологии.

Известно, что тело хетоптеруса делится на три резко обособленных и специализированных отдела (⁷). Передний отдел начинается головной лопастью с терминально расположенным большим воронкообразным ртом (см. рис. 1). Далее следует 8—12 толстых и коротких сегментов с одно-

* Выражаем признательность Н. А. Заренкову за помощь в определении краба.

ветвистыми параподиями (нотоподиями). Средний отдел тела состоит из 5 тонких и длинных сегментов. Спинные ветви параподий на 1-м сегменте среднего отдела видоизменены в две огромных крыловидных лопасти, при помощи которых хетоптерус строит паутинную ловчую сеть внутри своей трубки (^{11a}). Спинная ветвь 2-го сегмента преобразована в большую паутинную железу. Спинные ветви 3—5-го сегментов среднего отдела превращены в поршни, диаметр которых соответствует наибольшему диаметру трубки. Эти три последовательно расположенных поршня, как мы увидим

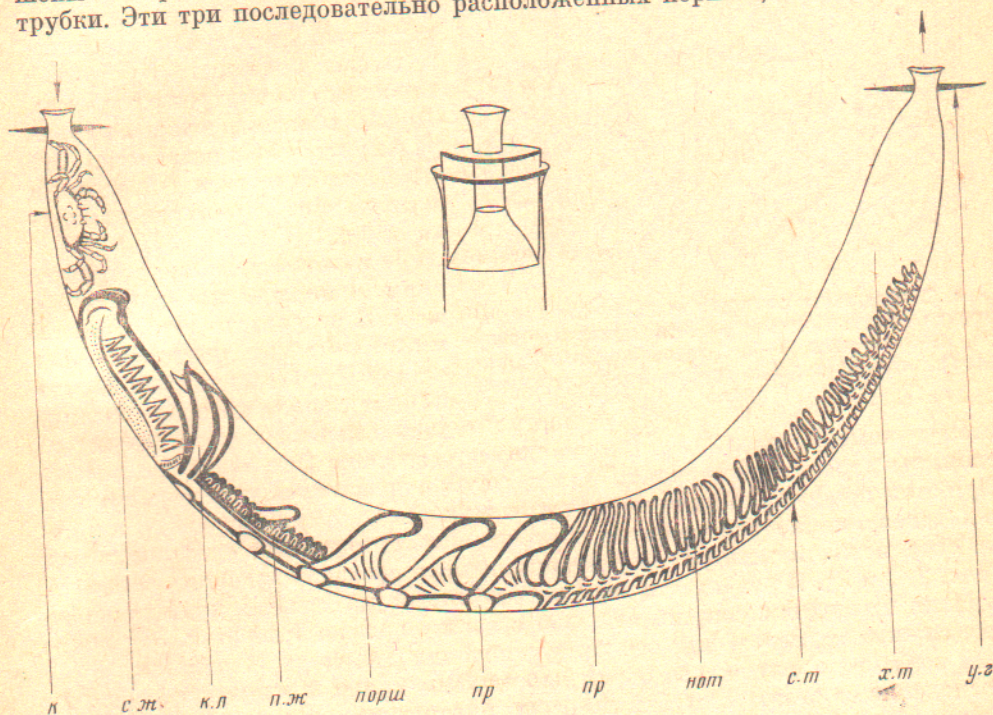


Рис. 1. Положение хетоптеруса в трубке. В центре фрагмент стеклянной трубки в опыте. к — краб в переднем конце трубки, к.л — крыловидные лопасти, нот — нотоподий, п.ж — паутинная железа, порш — поршень, пр — присоски, с.ж — строительная железа, с.т — стенка трубки, у.г — уровень грунта, x.т — хвостовая часть трубки

ниже, осуществляют движения, нагнетающие воду внутрь трубки. Термин «поршни» по отношению к хетоптерусу употребляется здесь впервые. В литературе эти поршни неправильно называются присосками и выростами. Брюшные ветви параподий среднего отдела преобразованы в непарные присоски, которые фиксируют тело животного в трубке в течение всего времени работы поршней. Края каждой присоски несут мелкие гребневидные щетинки, усиливающие фиксацию к стенке трубки. Задний отдел тела может иметь до 80 сегментов. Спинная ветвь параподий удлиненная, с игловидными щетинками. Брюшная — распадается на латеральную и медианную непарную ветви. Эти последние, расположенные по средней линии тела, служат для передвижения животного внутри трубки, и механизм их действия несколько напоминает работу амбулакральных ножек иглокожих. Их длина изменяется в процессе шагающего движения, а на концах развиты небольшие присоски, усиленные по краю мелкими гребенчатыми щетинками.

Полный рабочий цикл этих поршней состоит из трех тактов и кратковременного отдыха. Отдых длится около 1 сек. ($1,02 \pm 0,08$), в течение которой все поршни находятся в расслабленном состоянии (рис. 2, 0). Во время паузы края всех поршней плотно прилегают к стенке трубки и вода внутри трубки остается неподвижной.

После окончания паузы сокращается I (передний) поршень. Сокращение кольцевых мышц поршня приводит к уменьшению его диаметра, а присоска I поршня скользит вперед и выводит его в исходное положение. В результате этого камера между I и II поршнями (первая камера) открывается. В этот момент вода, которая находилась перед поршнями, входит в первую камеру (рис. 2, 1). В следующую секунду I поршень



Рис. 2. Фрагмент среднего отдела тела хетоптеруса сбоку. Полный рабочий цикл; 0 — пауза, 1—3 — такты 1—3. Точкой показано движение частиц воды в трубке на протяжении цикла

резко увеличивает диаметр и, вместе с тем, выбрасываясь вперед дорсальным краем, приходит в соприкосновение со стенкой трубки по ее внутреннему краю. Таким образом, первая камера на мгновение запирается. На этом заканчивается 1-й рабочий такт, который продолжается всего $1,30 \pm 0,05$ сек. В то же мгновение сокращением II поршня начинается 2-й такт. В результате открывается вторая камера, расположенная между II и III поршнями. В этот момент вода, которая находилась в первой камере, входит во вторую камеру (рис. 2, 2). В течение всего времени 2-го такта I поршень скользит дорсальной стороной назад, плотно прикасаясь к стенке трубки. При этом профиль поршня меняется от эллипса до диска и снова до эллипса. Одновременно вентральная присоска I поршня также скользит назад за счет незначительного сокращения длины соответствующего сегмента (рис. 2, 1 и 2). В результате всех этих действий дорсальный край диска II поршня приходит в соприкосновение с центром диска I поршня. Это касание служит сигналом для резкого увеличения диаметра II поршня, который выбрасывается вперед своим дорсальным краем и приходит в соприкосновение со стенкой трубки по всему внутреннему краю (рис. 2, 2 и 3). Таким образом, вторая камера на мгновение запирается. На этом заканчивается 2-й рабочий такт. Продолжительность 2-го такта $1,20 \pm 0,08$ сек.

В то же мгновение сокращением III поршня начинается 3-й такт. В этот момент вода, которая находилась во второй камере, выходит назад в пределы хвостового отдела тела (рис. 2, 3). В течение всего времени 3-го такта I и II поршни продолжают скользить дорсальной стороной назад, плотно прикасаясь краями к стенке трубки. Одновременно вентральные присоски I и II поршней скользят назад за счет сокращения длины соответствующих сегментов. В результате дорсальный край поршневого диска III поршня приходит в соприкосновение с центром II поршня (рис. 2, 3). Это служит сигналом для резкого увеличения диаметра III поршня, который выбрасывается вперед дорсальным краем и приходит в соприкосновение со стенкой трубки по всему ее внутреннему краю. В следующее мгновение все поршни продолжают скользить назад с разной скоростью: I — наиболее медленно, II — быстрее, а III — наиболее быстро. Одновременно брюшные присоски поршней приводят их основания в исходное положение. На этом заканчивается время 3-го такта. Продолжительность его $1,30 \pm 0,05$ сек.

Скорость движения воды сквозь трубку меняется на протяжении цикла. Во время паузы вода в трубке не движется. Во время работы поршней скорость движения воды максимальна. На протяжении длины трубки скорость движения воды различна в связи с тем, что диаметры входного и выходного отверстий более чем в 5 раз меньше диаметра широкой части трубки. Соответственно, площади сечений узкой и широкой частей трубки разнятся более чем в 25 раз. Площадь рабочих поверхностей каж-

дого из поршней и соответственно сечение широкой части трубки равно 345 мм². Расстояние между поршнями равно 15 мм. Расчеты показывают, что сквозь трубку хетоптерус проходит 3175 мм³ воды в 1 сек., т. е. примерно 10—18 л/час. Во время фильтрации воды сквозь паутинную сеть скорость заметно снижается. Таким образом, средней величины хетоптерус, обитающий в трубке 40—50 см длиной и объемом 130—170 см³ (исключая объем обитателей трубки: самого хетоптеруса и двух крабов), полностью обновляет запас воды внутри помещения более 100 раз в час. Взвешенные частицы в широкой части трубки движутся со скоростью около 1,5 см/сек, а у входного отверстия — более 25 см/сек, т. е. скорость обратно пропорциональна площади сечения трубки. Разница диаметров трубки создает эффект пыетки.

Подавляющее число планктонных организмов движется со скоростью порядка нескольких миллиметров в 1 сек. (36) и не может сопротивляться той силе потока, которую создает хетоптерус у входа в свою трубку. Известно, что хетоптерус относится к активным фильтраторам (10a, 11a) и питается взвешенными частицами и придонным планктоном. Ниже дано сравнение средних скоростей фильтрации хетоптеруса и некоторых других фильтраторов:

Вид	Ch. variopedatus без ловчей сети	Urechis caupo	Ostrea virginica	Mytilus californianus	Mutilus edulus
Скорость, л/час	до 18	до 18	6—15	1,4—6,4	0,1—1,1
Т-ра воды, °С	24	17—20	19—26	19—23	16—19
Источник	Ориг. данные	(10b)	(10c)	(12)	(10a)

Итак, Chaetopterus обладает необычным способом нагнетания воды в трубку, который мы называем поршневым. Эффективность поршневого аппарата достаточно высока. Обычно животные обеспечивают аэрацию своих тесных жилых пространств и полостей или при помощи мерцательного эпителия (полихеты, моллюски, брахиоподы, асцидии и др.) или изгибами тела (полихеты), взмахами ног (ракообразные), или, наконец, гидравлическим способом (аннелиды, кишечнодышащие). Поршневой способ аэрации трубки занимает среди всех других способов совершенно особое положение. Он осуществляется главным образом сокращением мышц сапорошней, а также соответствующих сегментов и перемещением полостной жидкости внутри поршней. Поэтому можно предположить, что поршневой способ генетически ближе к гидравлическому, чем к волновому способу движения животных и вентиляции трубок. Выше мы видели, что эффективность гидравлического способа вентиляции Urechis и поршневого способа Chaetopterus одинакова.

Возможность моделирования поршневого аппарата, подобного таковому Chaetopterus, трудно оценить. Мы можем лишь подчеркнуть, что преимущество поршневого двигателя Chaetopterus состоит в его бесклапанной конструкции, а сложность моделирования заключена в изменяющемся профиле поршня. Эксцентрическое расположение оси поршней — это интересный конструктивный принцип, который мог бы, вероятно, найти применение при перекачке сыпучих материалов.

Московский государственный университет
им. М. В. Ломоносова

Поступило
2 VII 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Л. А. Зенкевич, Журн. общ. биол., 5, № 3 (1944); Вопросы общей зоологии и медицинской паразитологии, Сборн., М., 1962. ² Л. А. Зенкевич, В. С. Муравейская, Природа, № 6 (1964). ³ М. И. Константинова, а) ДАН, 125, № 3 (1959); 137, № 1 (1961); б) ДАН, 186, № 4 (1969). ⁴ В. А. Свешников, Зоол. журн., 45, в. 9 (1966). ⁵ Н. Л. Сокольская, Зоол. журн., 30, № 6 (1951). ⁶ Тхай Тран Бай, Диссертация, М., 1965. ⁷ П. В. Ушаков, Определители по фауне СССР, 1955, стр. 56. ⁸ О. И. Пихомелидзе, Диссертация, М., 1955. ⁹ R. P. Dales, G. P. Wollis, J. Marin. Biol. Assoc. U. K., 29, № 3 (1951). ¹⁰ C. V. Jørgensen, а) J. Marin. Biol. Assoc., 28, № 2 (1949); б) Biol. Bull., 103, 356 (1952); в) Biol. Rev., 30, 391 (1955). ¹¹ G. E. MacGinitie, а) Biol. Bull., 88, № 1 (1939); б) № 2 (1945). ¹² D. Z. Fox, H. U. Sverdrup, J. D. Cunningham, Biol. Bull., 72, 417 (1937).