

УДК:591.552:576.75:612.014:575.83:593.71

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ В БИОЛОГИИ

Н.Н. Марфенин

Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова, Москва

Модульное строение основано на многократном воспроизводстве (полимеризации) стереотипного набора органов, необходимых для обеспечения жизнеспособности. Не менее трех базисных свойств определяют специфику модульной организации, а именно: 1) циклический морфогенез, обеспечивающий конструктивную полимеризацию на уровне организма; 2) соответствие формы организма занимаемой части пространства, что достигается за счет вариативности построения тела из модулей; 3) подавление (или недоразвитость) средств централизованной саморегуляции организма. Основу модульного роста составляет повторяющийся (или циклический) морфогенез, а именно циклическое повторение одной и той же последовательности формообразующих процессов, в результате которых образуются однотипные конструктивные элементы.

Широкое распространение модульных организмов можно объяснить экологическими особенностями их существования и прежде всего: 1) адаптацией к прикрепленному образу жизни; 2) пластичностью формы тела, обеспечивающей соответствие между формой тела и той «нишей» среди других объектов, в которой оказался данный модульный организм; 3) способностью к значительным и достаточно быстрым изменениям размеров тела; 4) толерантностью к повреждениям.

Эффект взаимной координации достигается у модульных организмов с помощью механизмов «нецентрализованной саморегуляции» фундаментального явления, определяющего целостность биологической системы без дополнительной коррекции из «центра управления».

Термины «модульная структура» и «модульный рост» появились в зоологии и ботанике в 1970-х гг. Они утвердились в науке очень быстро, поскольку новые понятия упрощали задачу изучения характера и причин морфологического сходства между собой далеких в систематическом отношении групп растений, грибов и колониальных беспозвоночных. Строгий сравнительно-анатомический подход, господствовавший с конца XIX до середины XX в., оказался бессильным при определении сущности колониальной организации и объяснении первооснов строения тела растений. Однако пришедшая на смену прежним представлениям модульная концепция пока что не оправдала ожиданий. Кроме демонстрации поверхностного сходства между сравниваемыми объектами это модульная парадигма за последние 20 лет не может похвастаться никакими серьезными успехами. Причина заключается, видимо, в том, что морфологический анализ недостаточен для понимания глубинных основ модульной организации. Модульное строение возникает в результате особой разновидности морфогенеза – циклического формообразования, изучение которого, весьма вероятно, поможет выйти из тупика.

Предыстория концепции модульной организации¹

Предыстория концепции модульной организации насчитывает почти 200 лет. Еще Эллис [33] подметил *габитуальное сходство* растений и колониальных беспозвоночных. Он предложил отнести гидроидов, кораллов, мшанок и кораллиновых водорослей к отдельному таксону высокого ранга – Zoophyta, подчеркнув в названии поразительное внешнее сходство разветвленных колоний беспозвоночных животных с растительными организмами. Однако последующее изучение анатомии, гистологии и индивидуального развития колониальных беспозвоночных и водорослей показало всю наивность объединения представителей разных типов и даже царств органического мира в единый таксон. Идея Эллиса была признана заблуждением, столь обычным для эпохи умозрительных построений.

Вторым истоком концепции модульной организации стало *открытие клеточного строения* после изобретения микроскопа. Новые для того времени понятия «клетка», «одноклеточный организм» и «многоклеточный организм» подчеркивали единство организации и преемственность между просто и сложноустроенными организмами. Сам термин «клетка» или «ячейка» (cell) был аналогичен по своему содержанию более поздним терминам «блок» (блочное строительство) или «модуль» (модульное строение). Получается, что в XIX в. исключительно большой интерес вызывало «модульное строение» многоклеточного организма. Правда, в нем видели дополнительный и весьма важный аргумент в пользу *эволюционного происхождения живого*.

Следующим витком усложнения организации могло быть объединение многоклеточных индивидов в организм следующего порядка. Среди колониальных беспозвоночных можно найти много примеров различного по степени интеграции устройства «надорганизмов».

Перье создал теорию [37], по которой колониальной организацией можно объяснить любое строение организма, исходя из расположения составляющих его «мерид» (нечто среднее между метамером и органом). Он писал: «Когда протомерида прикрепляется к одному месту, она производит почкованием неправильные колонии, древовидные, разветвляющиеся или стелющиеся, но достаточно собраться в колонии известному числу равных индивидов вокруг одного общего центра и получаются лучистые организмы. Если протомерида живет свободно и ползает, она имеет двустороннюю симметрию, производит почки только на заднем конце тела и дает начало сегментированным организмам, главными формами которых являются кольчатые черви, суставчатые и позвоночные. Различного сорта симметрия, характеризующая большие органические типы, находит, следовательно, рациональное объяснение, и нет необходимости вмешивать непосредственно творческую мысль для того, чтобы отдать себе отчет в причинах происхождения всех случаев этой симметрии» [24], с. 246 – 247]. Примерно тех же взглядов придерживались Гете, Дюжес, Рудольф Вирхов (один из учителей Геккеля) и др. Так, по мнению Лаказ-Дютье; «Относительно беспозвоночных надо знать, что они представляют не что сложное в одном существе. Почти во всех этих животных индивидуум ничто иное, как соединение, колония маленьких, более или менее отдельных индивидуумов, обозначаемых под общим именем зоонитов» (цит. по: [24, с. 242]).

Если в зоологии модная для того времени тенденция проявилась в развитии теории колониальности, то и ботаника не осталась в стороне: множились попытки обнаружить многоклеточные элементарные субъединицы в строении растительных организмов. Так, знаменитый Агассиц писал: «... целое дерево не единый индивидуум,

¹ Подробнее см: [19] (а также http://www.soil.msu.ru/~invert/main_rus/staff/marfenin/phenomen/index.html).

а сообщество индивидуумов, растущих в тесной связи и никогда не отделяющихся самопроизвольно. Так же и кораллы – сообщество, масса индивидуумов, растущих таким же образом...» (Agassiz, 1866; цит. по [24]). Гёте считал, что растения состоят из отдельных элементов, в состав которых входит лист с отрезком стебля. Идея была поддержана, а описанный основополагающий элемент растения был назван в одном случае «анафитом» (Шульце, 1843), а в другом – «фитоном» (Годишо, 1841 цит.по: [25]). Сторонники этой гипотезы не просто выделяли элемент строения, но должны были, сообразно духу времени, доказать его индивидуальность – тождественность индивиду, первичной особи, из которой в процессе эволюционного усложнения мог сформироваться агрегированный организм более высокого порядка. Но процедура выделения индивидуумов в организме растения не оправдала себя, так как не выдерживала никакой критики со стороны сравнительной анатомии. Споры о том, что считать элементарной особью у растений, показали всю бессмысленность и фальшь применения теории колониальности к этим объектам.

Тогда, оставив попытки использования понятийного аппарата теории колониальности, конструкцию растений стали характеризовать с позиций представлений о метамерии [30], которая широко представлена в строении организмов из различных систематических групп. По наиболее распространенному определению *метамерия* – это расчленение тела у некоторых групп организмов на сходные участки метамеры, расположенные вдоль продольной оси или плоскости симметрии [5]. Последовательное повторение конструктивных единиц в строении организма должно свидетельствовать о *повторяемости (ритмичности) морфогенетических процессов*, что вовсе не обязательно должно быть связано с образованием колонии или вегетативным размножением. Еще шире, чем представление о метамерии, понятие *полимеризации*, но оно, к сожалению, не получило распространения в ботанике, а в зоологии – лишь в трудах В.А. Догеля [7] и его последователей, а также в прозорливой трактовке сути колониального строения, предложенной А.Д.Заморским [10] (см. ниже).

Попытка интерпретации строения колониальных организмов с позиции интеграции особей в единое целое казалась успешной века вплоть до второй половины XX в. Методологические основы концепции колониальности обозначил еще Г. Спенсер [26], а развил В.Н. Беклемишев [1; 2; 3].

Г. Спенсер [26, с. 61] применительно к колониальным животным отмечал: «...сложные беспорошищевые (Coelenterata) суть агрегаты третьего порядка, образовавшиеся путем интегрирования агрегатов второго порядка, таких, какие представляет собой гидра (Hydra). И здесь, так же, как и выше, очевидно, что по гипотезе развития эти высшие интеграции должны незаметно возникнуть, если отделение выпочкованных полипов будет задерживаться все долее и долее; и что срок этой задержки будет постоянно возрастать вследствие выживания приспособленнейших, если только для группы особей выгоднее оставаться соединенными, чем распадаться на части».

В.Н. Беклемишев с позиций сравнительной анатомии детально разобрал взаимоотношение между индивидуальностями отдельных зооидов и индивидуальностью колонии" [3]. Он предложил путь решения этой проблемы, предполагая постепенное ослабление в процессе исторического развития индивидуальностей особей при одновременном усилении индивидуальности колонии. В.Н. Беклемишев предложил использовать 8 признаков усиления индивидуальности колонии:

- 1) возникновение ценосарка и возрастание его роли;
- 2) создание колониальных органов, разделение функций, полиморфизм;
- 3) наличие общеколониальных аппаратов нервной и распределительной систем;
- 4) упорядочение общего плана строения и развития колонии;

- 5) олигомеризация однотипных элементов колонии;
- 6) осложнение онтогенеза колонии;
- 7) последовательное распределение колониальности по фазам жизненного цикла;
- 8) способность колонии к размножению и регенерации.

Такие же четкие морфологические признаки были предложены и для оценки степени ослабления индивидуальности особей, т.е. членов колонии:

- 1) степень взаимной органической связи зооидов колонии;
- 2) постоянство связи между зооидами;
- 3) уменьшение размеров и упрощение строения зооидов по сравнению со свободноживущими особями родственных видов;
- 4) неполнота строения зооидов, выражающаяся в отсутствии частей, функции которых берет на себя ценосарк;
- 5) малая долговечность особей по сравнению с долговечностью колонии;
- 6) полиморфизм: возникновение нескольких типов зооидов как результат разделения труда внутри общеколониального целого;
- 7) подчинение формы, в частности симметрии, зооидов влиянию колонии;
- 8) растворение зооидов в колониальном целом.

Таким образом, В.Н. Беклемишев сформулировал критерии, с помощью которых можно определять степень интеграции колонии. Он считал, что эволюция колониальности начинается от очень слабоинтегрированных совокупностей дочерних особей и идет в направлении развития все более полного их объединения вплоть до такой степени интеграции, которая свойственна организму. Правда, примеров полного завершения интеграции многоклеточных колоний нам не известно.

В.Н. Беклемишев осторожно относился к тому, можно ли считать колонию особью. Он определил особь как органический индивид, достигший высших возможных степеней индивидуализации [3, с. 74]. Из этого недостаточно конкретного определения видно, что В.Н. Беклемишев давал расширительное толкование особи, вытекающее из применяемой им сравнительно-анатомической методологии анализа проблемы колониальности. Иными словами, он считал основным критерием индивидуальности сравнительно-анатомический план строения организма. Повторение плана строения у материнского и соединенного с ним дочернего зооидов с этой точки зрения означает признание их высокой индивидуальности, что и является, по В.Н. Беклемишеву, главным признаком особей. Следовательно, хотя физиологически материнский и соединенный с ним дочерний зооиды представляют единое целое, сравнительная анатомия считает их особями и вводит даже понятие «степени индивидуальности особи». С этих же позиций любая колония, в которой прослеживается множество более или менее выраженных планов строения исходного зооида, не может быть признана сравнительной анатомией полноценной особью, несмотря на то, что такая колония может быть объединена распределительной системой и иметь единое тело.

Таким образом, сравнительно-анатомическое решение проблемы колониальности, предложенное В.Н. Беклемишевым, являясь важным шагом в зоологии, дает лишь частичный ответ на вопрос относительно сути колониальной организации, оставляя в стороне функциональный, онтогенетический, экологический и другие аспекты проблемы и даже в определенной степени противореча им.

В то же время другой известный биолог А.А. Захваткин писал: «... толкование колониальной сидячей стадии низших Hydrozoa как единой многочленной особи гораздо лучше соответствует фактам, чем противоположное. Правда, сама ее полимерность, способ, которым эта последняя создается, строго локализованный характер роста и почкования ценосарка и его типично растительная архитектоника очень плохо вяжутся с тем пониманием индивидуальности, которое принято в

зоологии. Однако если подойти к колонии гидроидов с другой – ботанической – меркой, то ее значение особи покажется несомненным» [14, с. 311]. Это высказывание вплотную подводит нас к пониманию и признанию *существования разных типов строения организма, которые обладают, тем не менее, индивидуальностью одного порядка*. Различаются они не уровнем организации системы, как полагал Г.Спенсер, а характером индивидуального развития, в котором решающую роль играют процессы полимеризации, на что генерализованно обратил внимание А.Д. Заморский [9; 10; 11; 12; 13], а по отношению к растениям А.П. Хохряков [27]. Многократное воспроизводство стереотипных структур – характернейшая черта биологических систем. Общеизвестно, что построение белковых молекул по матрице, деление клеток, образование венчика щупалец или других однотипных органов – примеры множественной закладки структур – биологической полимеризации [7; 8]. Колониальность не принято было описывать в терминах концепции полимеризации, очевидно, потому, что считали образование колонии производным процесса объединения, а не умножения и деления.

Сравнительно-анатомический метод изучения сути колониальной организации оставался долгое время единственным инструментом анализа. Постепенно стали накапливаться данные из разрозненных исследований роста, питания, размножения, морфогенеза гидроидов [20]. Эта группа давно привлекала ученых простотой организации и возможностью постановки на них ряда фундаментальных биологических проблем. В частности было установлено, что колония обладает целостным строением и достаточно высокой физиологической интеграцией при неразвитости централизованных форм управления [19].

Отказавшись от парадигмы колониального происхождения высших уровней организации от низших и, следовательно, от процедуры индивидуализации, можно вернуться к сравнению внешне похожих друг на друга организмов из разных царств живого, с тем чтобы выделить более общие закономерности взаимной зависимости строения, функционирования, эволюции и экологии организма как биологической системы.

Зарождение концепции модульной организации

Впервые, насколько мне известно, термин «модульная структура» применительно к колониальным беспозвоночным появился в научной литературе в 1971 г. в тезисах доклада палеонтолога Роберта Финкса [35, 36] о Sphinctozoa – древней группе губок, опубликованных в сборнике международного симпозиума «Animal colonies: Development and function through time». Не ясно сколь продуманными и принципиальными были соображения автора двухстраничной статьи, когда он вместо общепринятого термина «колониальное строение» употребил выражение «модульное строение» по отношению к ископаемым губкообразным окаменелостям. Однако этот прием был положительно оценен другими учеными, как зоологами, так и ботаниками [38; 43; 32; 4], подхватившими инициативу Финкса, которая позволяла не столько заменить один термин другим, сколько принципиально изменить подход к анализу особенностей организации, сходных для колониальных беспозвоночных, растений и грибов.

В 1985 г. в Англии состоялся международный симпозиум, на котором вопрос о колониальной организации уже обсуждался в более общем виде, как проблема модульного строения организма [41].

Использование новых терминов «модуль», «модульная организация», «модульный рост» означает **отказ от процедуры индивидуализации**. Главная особенность модульного подхода как раз и заключается в том, что поиск среди повторяющихся частей организма тех, которые были бы гомологичными исходной унитарной особи в колонии или растении, не считается необходимым. С точки зрения

концепции модульной организации интерес представляют предпосылки и результат такого строения организма, при котором все его части многократно повторяются. Концепция модульной организации не акцентирует внимание на преемственности организации, поиске доказательств филогенетической связи и единства разнообразия форм жизни. Поэтому она не оперирует такими основополагающими для сравнительной анатомии понятиями, как план строения организма и уровень индивидуальности. Такой подход позволяет признать очевидное: высшие растения построены наподобие блочных домов или детского конструктора из модулей и тем самым во многом подобны колониальным животным и низшим грибам. Не считая, что конструктивные повторяющиеся модули произошли от индивидов низшего порядка, мы вправе искать у них общие закономерности экологии, индивидуального развития, организменной интеграции и эволюции, несмотря на гигантские дистанции между грибами, растениями и животными в плане родства [6; 16; 17; 21; 23; 28; 29; 31; 35].

Внешние проявления модульного строения

Модульные организмы отличаются тем, что в их теле хорошо различимы многократно повторяющиеся однородные части (членики, сегменты, междуузлия, метамеры, зооиды и т.д.) нескольких разновидностей и кроме них, как правило, нет никаких одиночных органов, таких, как головной или хвостовой отделы тела. По этому признаку *модульные организмы можно противопоставить метамерным животным (кольчатым червям, членистоногим и пр.)²*, у которых наряду с сегментированным телом обязательно имеются неповторяющиеся части.

Считается, что у растений такими модулями могут быть целые стебли (раметы), ветви или листья с ассоциированными междуузлиями и почками [42], а у колониальных животных модули обычно ассоциируются с зооидами колонии [45]. На самом деле, как будет показано ниже, границы модуля определяются морфогенетически, как та часть организма, которая образуется в результате циклического морфогенеза.

Модульное строение хорошо приспособлено к прикрепленному образу жизни. Большинство колониальных беспозвоночных – седентарные животные, а те немногие, что не прикреплены к субстрату, парят в толще воды. Сифонофоры способны менять положение тела в воде за счет сокращения своих плавательных колоколов (нектофоров), но при этом они не могут перемещаться целенаправленно или уходить от преследования. Растения и грибы по своей сути остаются неподвижными. Модульное строение помогает им в какой-то мере изменять форму тела, приспособляясь таким образом к условиям существования, а за счет роста одних частей и отмирания других модульный организм может сместиться на некоторое расстояние в течение своей жизни. Прикрепленный образ жизни имеет свои преимущества по сравнению с подвижным, что наиболее ярко проявляется на примере колониальных беспозвоночных. Если водная среда подвижна, то прикрепленному к субстрату животному достаточно перехватывать добычу из потока воды, чтобы обеспечить себя пищей. Эффективность перехвата возрастает по мере увеличения числа «ртом» (зооидов) и упорядочения расположения их в пространстве, что и составляет генеральное направление эволюции форм колоний.

² В ботанике понятие «метамерное строение» применяется шире, чем в зоологии, где к метамерным животным принято относить только некоторые унитарные организмы с членистым строением (цестоды, аннелиды, членистоногие и др.), хотя неполная метамерия, проявляющаяся только в строении отдельных систем органов, имеет место и при отсутствии членистого строения. К колониальному строению понятие метамерии, как правило, не относится, хотя В.Н. Беклемишев в «Сравнительной анатомии беспозвоночных» [1; 3] приводит в примера правильное ветвление побегов у высокоорганизованных колониальных гидроидов, как одну из форм метамерии, но не распространяет эти рассуждения на мшанок и камптозой.

Рост модульного организма главным образом определяется увеличением числа стереотипных (т.е. стандартных по форме и размерам) модулей. *Формообразование модуля обычно локализовано в определенной зоне роста.* У растений это меристема, в которой сосредоточено деление клеток. У животных рост модуля происходит не только за счет локальной пролиферации клеток, но и благодаря миграции молодых клеток из соседних участков тела. Поэтому зона роста анатомически хуже различима, хотя габитуально ее довольно просто распознать по тому признаку, что за ее пределами оформившиеся структуры остаются неизменными, а в пределах зоны роста непрерывно возникают новые части.

Пространственная дифференцировка тела по возрасту клеток. Ограничение роста отдельными зонами приводит к тому, что в них находятся самые молодые клетки, а по мере отдаления от них средний возраст клеток увеличивается. Нерастущие части колонии стареют, так что в одном модульном организме можно различить как молодые, так и старые участки тела. Старение завершается отмиранием или же упорядоченным рассасыванием отдельных частей тела, в то время как другие части только нарождаются. Раньше это явление склонны были объяснять колониальной сущностью кормуса (колонии), т. е. усматривали в нем лишний довод в пользу сохранения независимости существования особей в пределах колониальной агрегации [3]. На самом деле короткий «жизненный цикл» модулей – прямое следствие особой разновидности морфогенеза, выражающейся в пространственном ограничении арены роста и формообразования, что необходимо для обеспечения пластичности формы организма.

У подавляющего большинства модульных организмов *тело продолжительно увеличивается в размерах и одновременно изменчиво по форме.* Теоретически размеры модульного организма неограниченны. В действительности лишь некоторые представители этой конструктивной группы веками продолжают расти, в то время как большинство живет недолго. Остановка роста у таких видов обусловлена либо реакцией на закономерные сезонные изменения, либо происходит вследствие иного ухудшения условий существования. При содержании короткоживущих колониальных гидроидов в благоприятных условиях, поддерживаемых искусственно в лаборатории, они живут, растут и размножаются без признаков увядания [31]. Интересно, что и у растений отдельно культивируемые в опыте листья могут существовать дольше, чем на деревьях (Дубовицкая, Фурат, 1950, цит. по: [25, с. 115]. Объясняя результаты этого опыта, И.Г. Серебряков отмечал, что «отмирание и отпадение листьев на растении непосредственно не определяется старческим одряхлением тканей самого листа» (там же).

Благодаря образованию новых модулей и отмиранию старых форма модульных организмов постоянно изменяется. Это позволяет им в наибольшей степени соответствовать локальным условиям существования, тем более что большинство из них ведет прикрепленный образ жизни. Таким образом, ***модульная организация и модульный рост – это средство обеспечения пластичности формы тела*** у тех организмов, которые ограничены в возможности самостоятельно перемещения.

Изменение числа модулей мало сказывается на жизнеспособности модульного организма. Поэтому *они обладают высокой толерантностью почти к любым повреждениям и к утрате модулей.* Если подходить к модульным организмам с такой же меркой, как и к унитарным организмам, то кажется удивительной их способность воспроизводства целого из отдельной крошечной части тела. Надо не забывать, что каждый модуль включает главные органы жизнеобеспечения, а недостающие способен легко регенерировать. Модульное строение основано на многократном воспроизводстве (полимеризации) стереотипного набора органов, необходимых для обеспечения жизнеспособности. Среди колониальных беспозвоночных у мшанок и асцидий каждый зооид включает все системы органов и в этом смысле подобен

унитарному организму. В колониях гидроидов и кораллов зооиды лишь внешне похожи на одиночных гидр или актиний, а на самом деле лишены базальных отделов тела, служащих для прикрепления к субстрату, размножения клеток и их сохранения в неблагоприятные периоды жизни. Отделенные от колонии зооиды не способны прикрепиться и поэтому не могут продолжить нормальное существование. Однако зооид с фрагментом ценосарка, или часть побега с несколькими зооидами, или же участок столона способны заново воспроизвести весь колониальный организм. Многие модульные организмы выдерживают продолжительное голодание, во время которого тело может *многократно уменьшиться за счет сокращения числа модулей*.

Важнейшей особенностью всех модульных организмов является *отсутствие центральных органов управления*. У всех колониальных беспозвоночных³, вне зависимости от типа и класса, к которому они принадлежат, не бывает развитой нервной системы, объединяющей колониальное целое, и, естественно, отсутствует центральная нервная система. По этому признаку, как и по ряду других, колонии у беспозвоночных оказываются похожими на растения и грибы. Незрелость нервной системы может быть объяснена фундаментальным преимуществом децентрализованного типа саморегуляции, определяющим суть модульной организации (см. ниже).

Базисные свойства модульной организации

Не менее трех базисных свойств определяют специфику модульной организации, а именно:

- циклический морфогенез, обеспечивающий конструктивную полимеризацию на уровне организма;
- соответствие формы организма занимаемой части пространства, что достигается за счет вариативности построения тела из модулей.
- подавление (или недоразвитость) средств централизованной саморегуляции организма.

Основу модульного роста составляет *повторяющийся морфогенез*, а именно циклическое повторение одной и той же последовательности формообразующих процессов, в результате которых образуются однотипные конструктивные элементы. В ботанике такой рост принято называть открытым, а подобный вариант формообразования ритмичным. Термин «циклический морфогенез» в большей мере отражает суть данного явления [21]. *Формообразование проходит строго определенную последовательность морфогенетических актов и завершается закладкой зачатка, идентичного тому, с которого начинался этот процесс*. Образуется не только конструктивный модуль, но и закладываются предпосылки для повторения всей морфогенетической последовательности снова и снова. В одних случаях зачаток (или верхушка роста) следующего модуля обязательно возникает в завершение морфогенетического цикла, например при росте побега гидроида *Dunatena pumila*. В других случаях зачаток нового междоузлия может быть невидим, но местоположение его уже предопределено и никакие экспериментальные воздействия не могут привести к тому, чтобы он появился в другом месте или в иной форме [15].

³ У подвижных колониальных беспозвоночных, таких, как разнообразные сифонофоры из класса Hydrozoa и своеобразные пресноводные мшанки *Cristatella*, имеется общеколониальная нервная система, которая прежде всего отвечает за синхронизацию двигательных актов общего тела колонии. Поведение зооидов в таких колониях оказывается в некотором роде согласованным. Тем не менее регулирующая роль нервной системы оказывается предельно ограниченной.

На животных объектах циклический морфогенез удобнее всего продемонстрировать на примере формирования междуузлия у побега колониальных гидроидов из семейства Campanulariidae. Так, на побегах *Gonothyrea loveni* или *Laomedea flexuosa*, или *Obelia longissima* зачаток междуузлия появляется в строго определенном месте на стволе чуть ниже ножки гидранта (рис. 1). Молодая верхушка роста удлиняется, пульсируя с периодом около 10 – 20 мин. Возникающий дистальный участок ствола имеет форму трубки, покрытой затвердевающим хитиновым перисарком, фиксирующим форму мягкого тела в момент формирования. Сначала трубка оказывается кольчатой. После образования 3 – 5 колец (вздутий) форма перисарка становится гладкой. Образующаяся трубка (междуузлие) ствола плавно и незначительно изогнута. На определенном расстоянии от проксимальной зоны кольчатости формирование трубки междуузлия снова становится кольчатым. Так образуется дистальная зона кольчатости. Она отличается от проксимальной постепенным уменьшением диаметра трубки, тогда как в проксимальной зоне все кольца были одинакового диаметра. После образования нескольких колец рост переходит в следующую и завершающую стадию образования междуузлия (модуля) побега: верхушка роста начинает расширяться, в результате чего возникает зачаток гидранта, окруженный перисарком бокаловидной формы. Одновременно с завершением развития гидранта или же после этого на границе между гладким участком перисарка и второй (дистальной) зоной кольчатости на выпуклой стороне изогнутой трубки появляется новый зачаток верхушки роста, идентичный по своей форме и размерам той, с которого начиналось формирование междуузлия. Морфогенетический цикл завершается, создав предпосылки для следующего.

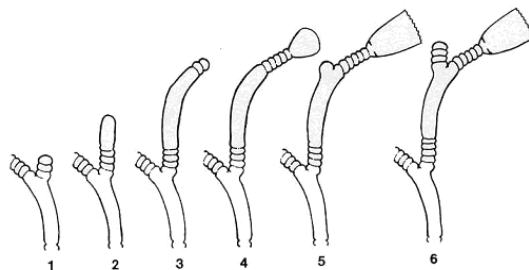


Рис. 1. Морфогенетический цикл междуузлия побега *Gonothyrea loveni* [20]

Все верхушки роста, которые образуются вдали от дистального междуузлия побега, появляются в тех же местах, от которых брало начало формирование междуузлий, т. е. в пазухе между кольчатой ножкой гидранта и последующим междуузлем ствола.

Рост столонов колонии происходит также циклично. Столон удлиняется в своей дистальной части в зоне верхушки роста. На ее верхней стороне регулярно образуется по одному зачатку нового побега, так что расстояния между побегами оказываются одинаковыми. Следовательно, фрагмент столона между очередными побегами должен быть отнесен к типичным модулям колонии наряду с рассмотренными выше междуузлиями ствола и ветвей побега.

В пределах того же семейства Campanulariidae есть виды, у которых при росте побегов закладка очередной верхушки роста происходит до завершения дифференцировки гидранта, т. е. до завершения формирования междуузлия (модуля побега). В этом случае две верхушки роста – «старая», венчающая данное междуузлие, и новая – оказываются ближе друг к другу. Чем раньше происходит закладка очередной верхушки роста, тем короче расстояние между ней и предыдущей верхушкой. Если закладка очередной верхушки роста будет происходить в самом

начале формирования гидранта, то тогда обе зоны роста оказываются в непосредственном соседстве друг с другом. Так образуются побеги, у которых гидротеки (часть перисарка, окружающая гидрант) не разделены с перисарком ствола. При еще большем сокращении морфогенетического цикла образуются побеги с поочередным расположением гидрантов в гидротеках. Именно по этому пути пошло усложнение побегов в колониях гидроидов из семейства Sertulariidae (рис. 2).

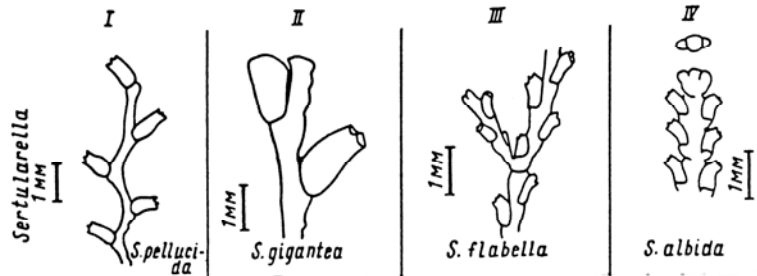


Рис. 2: Морфологический ряд перехода симподиального строения побега в моноподиальное с терминально расположенной зоной роста у гидроидов рода *Sertularella*

I – III ряды – сближение зоны почкования (образования очередного междуузлия) с зоной роста;
 III – IV ряды – образование нового зачатка происходит в зоне роста (характерная особенность моноподиального строения с терминальными зонами роста) [19].

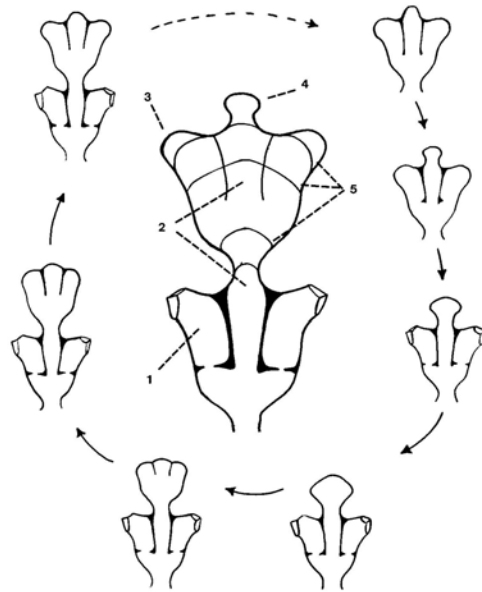


Рис. 3: Морфогенетический цикл образования междуузлия у побега *Dynamena pumila*

1 – гидротека сформировавшегося гидранта;
 2 – ствол побега;
 3 – формирующийся гидрант;
 4 – верхушка роста на стадии «К»;
 5 – некоторые характерные стадии развития верхушки побега (последовательно) [19].

Закладка очередной верхушки роста с опережением завершения морфогенетического цикла предыдущего модуля – типичный пример *гетерохронии*. Вариации в старте и продолжительности

формообразования органов остаются одним из главных механизмов видового разнообразия строения организмов.

Показателен пример циклического морфогенеза у колониального гидроида *Dynamena pumila* (сем. Sertulariidae). Двухрядное расположение супротивных гидрантов обеспечивается повторением цикла расширения верхушки роста с последующим апикальным расчленением ее на три зачатка, из которых два крайних становятся гидрантами, а – средний зачатком следующей «триады» (рис. 3). В этом варианте циклического морфогенеза закладка почки очередного модуля входит в программу формирования предыдущего модуля.

За счет сближения зон роста возможно упорядочение ветвления побега. Если в сем. Campanulariidae боковые ветви образуются вне связи с дифференцировкой верхушки роста, то у *Abietinaria abietina* из сем. Sertulariidae закладка ветвей происходит только в пределах самой верхушки роста, что предопределяет их правильное расположение на побеге.

Другой вариант циклического морфогенеза мы видим у колоний с моноподиальными побегами. Здесь зона роста локализована в основании гидранта. В ней же периодически происходит образование зачатка нового гидранта, который растет до определенных размеров, дифференцируется и одновременно удлиняется его ножка за счет продолжения функционирования зоны роста. Циклический морфогенез в этом варианте не имеет внешних проявлений, кроме периодичности закладки новых верхушек роста. Видимо, внутри самих зон роста происходит последовательная трансформация, которая имеет циклический характер и приводит к ритмичному образованию зачатков зооидов, однако, к сожалению, гистологических исследований зон роста в колониях любых колониальных беспозвоночных до сих пор практически нет.

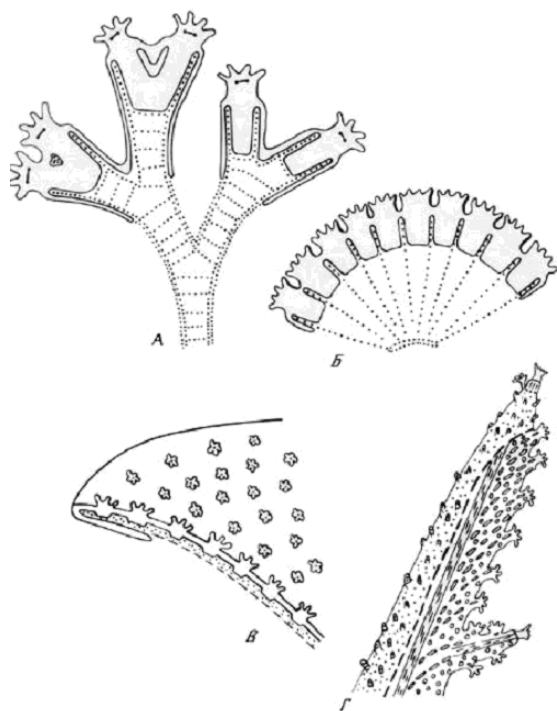


Рис. 4: Основные типы колоний Hexacorallia по способам образования зооидов

А – архаичный вариант продольного деления с последующим пространственным расхождением зооидов;
Б – массивные колонии, образованные тем же способом, но без последующего пространственного расхождения зооидов;
В – выпочковывание зооидов на ценосарке листовидной колонии;
Г – выпочковывание зооидов на ценосарке разветвленной колонии [18]

Еще один вариант циклического морфогенеза можно наблюдать у шестилучевых кораллов, для которых

дихотомическое ветвление преобладает в строении колонии (рис. 4). У них зооиды имеют форму дистально расширяющейся трубки. После определенной величины трубка становится все более овальной в поперечном сечении, затем гантелевидной (с перетяжкой посередине) и, наконец, превращается в своей терминальной части в две круглые трубки такого же диаметра, что и материнская в начале морфогенетического цикла.

Широкое распространение модульных организмов можно объяснить экологическими особенностями их существования, в первую очередь: 1) адаптацией к прикрепленным условиям существования, имеющим ряд преимуществ перед подвижным образом жизни; 2) пластичностью формы тела, обеспечивающей соответствие между формой тела и той «нишей» среди других объектов, в которой оказался данный модульный организм; 3) способностью к значительным и достаточно быстрым изменениям размеров тела; 4) толерантностью к повреждениям.

Некоторая свобода закладки модулей в той или другой части тела оказывается достаточной предпосылкой для выдающейся пластичности формы модульной конструкции. Так, кроны деревьев или коралловых кустов точно соответствуют по форме занимаемому пространству между соседями. Инкрустирующие колонии мшанок, кораллов, сложных асцидий повторяют скульптуру субстрата. Колонии беспозвоночных или экземпляры растительных модульных организмов могут быть по характеру своего роста хорошо приспособлены к специфическим условиям микробиотопа и наиболее полно использовать его индивидуальные возможности.

Регуляция формы организма осуществляется, казалось бы, простым способом. Отдельные части модульного организма, оказавшиеся в благоприятных условиях, растут быстрее, а в неблагоприятных – медленнее. Если это ветвящийся организм, то его ветви с различной скоростью удлиняются, надстраиваясь все новыми модулями, и ветвятся более или менее интенсивно. Если модульный организм монолитен, как, например, желваковидные колонии асцидий или сотовидные колонии кораллов, то различная скорость принципиально тех же процессов надстраивания молодыми модулями в продольном и поперечном направлениях определяет неповторимую форму всей конструкции достаточно точно соответствующую особенностям занимаемого участка среды обитания.

Легкость подстраивания формы модульного организма к местным особенностям среды позволяет прикрепленным колониям, растениям или грибам «врастать» в занимаемое ими неоднородное жизненное пространство. Для прикрепленных организмов это имеет особое экологическое значение.

Если для подвижных животных окружающая их среда остается в достаточной мере симметричной (вследствие самой подвижности животных по отношению к среде), что имеет своим адаптивным следствием билатеральную или (значительно реже) радиальную симметрию одиночных организмов, то в случае прикрепленных организмов, к которым относятся преимущественно растения, а также ряд животных, среда очень редко бывает симметричной. Распределение света, характер потоков воды, контакты с соседними организмами и многое другое привносят ярко выраженную продолжительную неоднородность (анизотропию) индивидуальной среды обитания сессильных организмов. Иногда сидячие организмы могут все же время от времени менять свое положение, например гидры, морские лилии, многие двусторки. Однако для приросших к субстрату организмов и эта возможность нереальна. Остается путь фенотипической адаптации формы организма в процессе его развития к асимметричным особенностям места обитания. Слабая генетическая предопределенность формы колонии как нельзя лучше соответствует успешному освоению асимметричных сред, что может быть проиллюстрировано множеством примеров.

Таким образом, в морфологии модульных организмов в определенном смысле «сняты» жесткие генетические ограничения, свойственные унитарным организмам. Успешно осваивая неравномерную и нестабильную среду обитания, модульные организмы хорошо преадаптированы к существованию в локально переменных условиях, представляющих в определенном смысле «динамическую анизотропию» окружающего пространства [21].

С этих позиций становится понятнее, почему у всех колониальных беспозвоночных не развита система нервной регуляции в масштабе всего организма (кормуса). Избыточная координация между модулями чаще всего нецелесообразна. Выживание и процветание в первую очередь зависят от эффективности регенерации недостающих модулей, скорости их новообразования, характера расположения в пространстве.

Эффект взаимной координации достигается у модульных организмов с помощью механизмов «нецентрализованной саморегуляции» фундаментального явления, определяющего целостность биологической системы без дополнительной коррекции из «центра управления», функции которого обычно выполняет центральная нервная система [22].

В статье использованы экспериментальные данные и теоретические обобщения автора, полученные в ходе выполнения проектов РФФИ: № 95-04-12071а, 98-04-49342а, 01-04-48798, 04-04-4884 и 07-04-00736.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Беклемишев В. Н. Основы сравнительной беспозвоночных. М., 1944.
2. Беклемишев В.Н. К проблеме индивидуальности в биологии. Колонии у двусторонне-симметричных животных // Успехи совр. биол. 1950. Т. 29, вып. 1. С.
3. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных: в 2 т. М., 1964. Т. 1. Проморфология.
4. Бигон М., Харпер Д ж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества: В 2 т. М.; 1989. Т. 1.
5. Биологический энциклопедический словарь. М.; 1986.
6. Гатиук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.; 1994.
7. Догель В.А. Явления полимеризации и олигомеризации гомологичных органов в животном царстве и их эволюционное значение // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1947. № 4. С. 471 – 486.
8. Догель В.А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л., 1954.
9. Заморский А.Д. Сверхмногоклеточные структуры // Журн. общ. биологии. 1969. Т. 30, № 6. С. 664 – 671.
10. Заморский А.Д. Полимеризация организма // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32, № 3. С. 332 – 340.
11. Заморский А.Д. Анатомические и дистанционные колонии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1971. Т. 76, № 3. С. 123 – 126.
12. Заморский А.Д. Структурные уровни биологических систем // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.; 1972. С. 332 – 341.
13. Заморский А.Д. О концепции полимеризации и олигомеризации в морфологии // Арх. анат., гистол., эмбриол. 1980. Т. 78, № 6. С. 5 – 18.

14. *Захваткин А.А.* Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных (Истоки и пути формирования индивидуального развития многоклеточных). М.; 1949.
15. *Косевич И.А.* Регуляция формирований элементов колоний гидроидных полипов // Онтогенез. 1996. Т.27, № 2. С. 114 – 121.
16. *Кузнецова Т.В.* К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем. // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 7. С. 1 – 11
17. *Кузнецова Т.В.* Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59, № 1. С. 74 – 103.
18. *Марфенин Н.Н.* О пространственном соотношении скелета и мягких тканей у шестилучевых кораллов // Науч. докл. высш. школы. Биол. Науки. 1984. Вып.4. С. 36 – 39.
19. *Марфенин Н.Н.* Феномен колониальности М., 1993.
20. *Марфенин Н.Н.* Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб., 1993.
21. *Марфенин Н.Н.* Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ.биологии. 1999. Т. 60. № 1.
22. *Марфенин Н.Н.* Нецентрализованная саморегуляция целостности организма // Журн.общ.биологии. 2002. . Т. 63, № 1.
23. *Нотов А.А.* О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 1.
24. *Перье Э.* Основные идеи зоологии в их историческом развитии с древнейших времен до Дарвина. СПб., 1896.
25. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.; 1952.
26. *Спенсер Г.* Основания биологии. СПб., 1870. Т. 2.
27. *Хохряков А.П.* Формы и этапы полимеризации в эволюции растений // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35, № 3. С. 331 – 345.
28. *Хохряков А.П.* Закономерности эволюции растений. Новосибирск, 1975.
29. *Хохряков А.П.* Растения как модульные организмы // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С.371 – 372.
30. *Шафранова Л.М.* О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 3. С. 437 – 447.
31. *Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е.* Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система //Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 7.
32. *Brock M.A.* Growth, developmental, and longevity rhythms in *Campanularia flexuosa* // Amer. Zool. 1974. V. 14, № 2. P. 757 – 771.
33. *Chapman G., Stebbing A.R.D.* The modular habit - a recurring strategy / Developmental and cellular biology of coelenterates. Eds Tardent P., Tardent R. Amsterdam, 1980. P.157 – 162.
34. *Ellis J., Solander D.C.* The natural history of many curious and uncommon zoophytes, collected from various of the globe By the late John Ellis, Esq. F.R.S. Soc. Reg. Upsal. Soc author of the natural history of English corallines, and other works. Systematically arranged and described by the late Daniel Solander, M.D. F.R.S. &c. with sixty-two plates engraven by principal artists. L. Bejamin White & Peter Elmsy, 1786.
35. *Ellison A.M., Harvell C.D.* Size hierarchies in *Membranipora membranacea*: Do colonial animals follow the some rules as plants? // Oikos. 1989. V. 55, N 3. P. 349 – 355.
36. *Finks R.M.* Modular structure and organic integration in Sphinctozoa // Abstr. Progm geol. Soc. Amer. 1971. V. 3. P. 764 – 765.

37. *Finks R.M.* Modular structure and organic integration in Sphinctozoa / Animal colonies: Development and function through time / Eds Boardman R.S., Cheetham A.H., Oliver W.A.Jr. Stroudsborg: Dowden, Hutchinson&Ross, 1973. P. 585 – 586.
38. *Perrier E.* Les colonies animales et la formation des organismes. Paris, 1881. 798 P.
39. *Fry W.G.* Taxonomy, the individual and the sponge // Biol. and Syst. Colon. Organ. Proc. Intern. Symp., Durham, 1976. L., e. a., 1979. P. 39 – 80
40. The growth and form of modular organisms / Eds. J.L.Harper, B.R.Rosen, J.White. – London: The Royal Society // Phil. Trans. of Roy. Soc. of London. Ser. B. V. 313. 1986.
41. *Harper J.L.* Population biology of plants London, 1977.
42. *Harper J.L.* Plant demography and ecological theory //Oikos. 1980. V. 35. P. 244 – 253.
43. Modular organisms: case studies. Papers relating to a discussion meeting (London, June 1985) on Growth and form in modular organisms // Proc. Roy. Soc. of London. Ser. B. 1986. V. 288. P. 109 – 224.
44. *Rosen, B.R.* Modules, members and communes: a postscript introduction to social organisms // Biology and systematics of colonial organisms / Eds Larwood G. Rosen B.R. Systematicas associations special volume 11. London; 1979. P. 13 – 25.
45. *Waller D.M., Steingraeber D.A.* Branching and modular growth: Theoretical models and empirical patterns // Population biology and evolution of clonal organisms / Eds Jackson J.B.C., Buss L.W., Cook R.E. New Haven (Connecticut), 1985. P. 25 – 257.

FUNDAMENTAL LAWS OF MODULAR ORGANIZATION IN BIOLOGY

N.N. Marfenin

Lomonosov Moscow State University, Moscow

The modular structure is characterized by repeated formation (polymerization) of standard main parts of the body. At least three basic properties determine a specificity of the modular organization, namely: 1) the cyclic morphogenesis providing constructive polymerization at a level of an organism; 2) the complimentary of the form of an organism to an occupied part of space that is realized due modular growth of a body; 3) suppression (or underdevelopment) of an organism's centralized forms of a self-control. Basis of modular growth makes repeating (or cyclic) a morphogenesis, namely cyclic recurrence of the regular order of morphogenetic processes leading to formation of uniformed constructive elements.

A wide distribution of the modular organisms could be explained by ecological features of their existence, and first of all: 1) an adaptation to the sedentary life, which has same advantages compare with a mobile style of life; 2) the plasticity of the form of a body, which is promote a conformity between the form of a modular body and that 3M structure of environment; 3) ability to significant and fast changes of the sizes of a body; 4) tolerance to damages.

The effect of mutual coordination is reached at modular organisms with the aid of mechanisms of «the not centralized self-control» the fundamental phenomenon determining integrity of biological system without additional correction from «centralized coordination».