

ДЕЦЕНТРАЛИЗОВАННЫЙ ОРГАНИЗМ НА ПРИМЕРЕ КОЛОНИАЛЬНЫХ ГИДРОИДОВ

Н.Н. Марфенин

Биологический факультет, Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова,
Москва, Россия

Эл. почта: marf47@mail.ru

Статья поступила в редакцию 08.07.2016; принята к печати 12.09.2016

Колониальные гидроиды, кораллы, мшанки, асцидии и некоторые другие водные организмы состоят как будто из множества соединенных друг с другом особей. Но это – не сообщества особей, а многочленные особи, приспособленные к перехвату пищевых частиц из потока воды, с чем, видимо, связано сходство колониальных животных с растениями, которые приспособлены к эффективному перехвату солнечного света. Считается, что у животных колониальная организация возникла в результате незавершенного вегетативного размножения, когда молодые особи остаются связанными с материнской особью. Многочленный (или модульный) организм оказывается менее целостным и централизованным, чем его одиночный (унитарный) предок. Строение децентрализованного организма позволяет изучать интеграцию частей в целое, реализованную без участия органов управления. Такое соотношение частей и целого свойственно многим природным и социальным системам, но до сих пор мало изучено. Особые органы управления (нервная и гуморальная системы) лишь надстроены над более простым типом взаимного согласования процессов, который является единственным у децентрализованных организмов, где интеграция основана на множественном взаимодействии относительно независимых паритетных частей целого. Среди различных видов децентрализованных организмов наиболее удобны для исследований колониальные гидроиды, которые могут быть биологической моделью нецентрализованной системы как таковой. Децентрализованная организация у колониальных гидроидов выражается в следующем: 1) мультипликация (или полимеризация); 2) отсутствие общеорганизменных регуляторных органов; 3) значительная самостоятельность составляющих; 4) высокая устойчивость к воздействиям на отдельные части организма; 5) пластичность формы и широкая вариативность размеров взрослого организма; 6) «врастание» в окружающую среду; 7) сетевидная форма организма; 8) циклический морфогенез; 9) преодоление возрастных ограничений. Обсуждены характерные особенности децентрализованных организмов и возможности экстраполяции полученных выводов на надорганизменные системы: популяции, экосистемы, биосферу.

Ключевые слова: колониальный организм, Hydrozoa, модульная организация, децентрализованная система.

DECENTRALIZED ORGANISM EXEMPLIFIED WITH COLONIAL HYDROID SPECIES

N.N. Marfenin

M.V. Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia

E-mail: marf47@mail.ru

Colonial hydroids, corals, pearlworms, ascidia, and some other aqueous species look as numerous interconnected bodies. However, they are not communities, rather they are manifold individuals adapted to capturing food particles from flowing water, which is what makes them looking similar to plants organized to capture the streams of sunlight. The colonial type of organization is believed to emerge as the result of an incomplete vegetative proliferation associated with that young unit bodies stay connected with their mother. Such manifold or modular organisms are less integrated or centralized compared with their solitary (unitary) ancestors. The structure of such decentralized organisms provide opportunities to study the integration of parts into a whole involving no central organizers. Such relationships between a whole and its parts are featured by many natural and social systems but is still poorly studied. The specialized organizing means, such as the nervous and endocrine systems, are but superstructures built upon the more simple way of inner coordination featured by decentralized organisms whose integrity is based on interactions between numerous equipotent parts. Among the decentralized organisms, colonial hydroids are most convenient for studying and thus may serve as paragons of the decentralized biological organization as such. The decentralized organization of colonial hydroid features the following: 1) the multiplication or polymerization of parts; 2) the absence of regulatory organs; 3) a significance degree of the self-sufficiency of parts; 4) a high resistance to impacts on its part; 5) the plasticity of the shape a broad variation of the size of the whole; 6) ingrowth into the environment; 7) network organization; 8) a cyclic mode of morphogenesis; 9) indeterminacy of age limits. The implications of the results obtained in studying decentralized organisms for super-organismal systems, such as populations, ecosystems, or biosphere, are discussed.

Keywords: colonial organism; Hydrozoa, modular organization; decentralized system.

Введение

Централизованные, нецентрализованные и децентрализованные системы

Значение двух альтернативных способов организации систем – централизованной и нецентрализованной – активно обсуждается в научной литературе уже более полувека, но в основном применительно к социальным системам, управлению коллективами, экономике и информационным потокам без признаков появления общесистемных обобщений [67, 98,

138, 153, 162]. Однако концептуальные возможности анализа степени централизации значительно шире и могут быть применимы к любой системе, в том числе и к биологической [148].

Централизация и децентрализация – два противоположных способа организации сложных систем.

Централизация систем означает усиление роли центра координации процессами, протекающими в ней, то есть возрастание согласованности процессов между собой, подчинение их определенному поряд-

ку или сигналам; означает специализацию частей и процессов, составляющих систему, уменьшение свободы частей, слагающих систему, снижение неопределенности во всех ее видах: функциональной и структурной.

Децентрализация системы выражается в увеличении самостоятельности ее частей, в увеличении значения параллельных процессов, в уменьшении частоты команд из центра, если он существует; в возрастании вариативности целого, усилении неопределенности во всех ее видах и, в конечном итоге, в значительной гибкости алгоритмов реализации жизненно важных процессов. Понятие децентрализованная система часто употребляется в литературе как синоним нецентрализованной системы. В английском языке понятие нецентрализованная организация обычно обозначается термином «*decentralized organization*».

Однако следует различать по происхождению две разновидности нецентрализованной системы. В одном варианте все элементы системы представляют собой части одного неразобренного организма, так как произошли от одного «корня», например, зооиды в колониальном организме. Это нецентрализованные системы, которые представляют собой результат децентрализации, а потому и могут называться децентрализованными системами. В другом варианте система состоит из разнородных элементов, например, из независимых организмов одного вида или представителей различных видов. Такие системы по своему происхождению нецентрализованные, они не подвергались децентрализации – снижению степени централизации. Различие по степени родственности сказывается на степени целостности системы и способах самоорганизации, но в данной статье эта тема не рассмотрена. Поэтому пока мы будем применять термины «децентрализованная» и «нецентрализованная» система как синонимы, хотя они и различны по объему. Понятие «нецентрализованной» организации шире, чем «децентрализованной», которая является частным случаем нецентрализованных систем. Тем не менее, нас в данной статье интересует то общее, что можно изучать на примере децентрализованных систем.

Нецентрализованная, в том числе и децентрализованная система – это целое, состоящее из взаимодействующих частей, функционирование которых не управляется из какого-либо одного органа.

В любой природной системе есть признаки централизации и децентрализации. Среди биологических систем менее всего централизация проявляется в экосистемах и более всего в организмах. Аналогом централизованной регуляции в экосистеме является воздействие окружающей среды одновременно на все компоненты экосистемы. Такое «управление» системой мало похоже на внутреннюю регуляцию, осуществляемую нервной системой у развитых многоклеточных организмов.

Нецентрализованная форма интеграции, по-видимому, свойственна всем природным системам, составляя основу целостности. Однако уровень развития централизации накладывает значительный отпечаток на проявление нецентрализованных форм интеграции.

Жесткие механизмы управления долгое время привлекали намного больше внимания исследователей, чем механизмы взаимного согласования действий,

основанные на значительной свободе частей. В последние десятилетия ситуация стала меняться – появились исследования и обобщения относительно нецентрализованной организации сложных социальных, биологических и технических систем [52, 53, 65, 83, 120, 121]. Знания об оптимальном соотношении централизации и частичной свободы оказались особенно востребованными в политике, экономике, государственной безопасности, социологии, педагогике и др. [81, 92, 143]. Поэтому исследования функционирования систем, основанных исключительно на нецентрализованной координации, представляют большой теоретический интерес.

Децентрализованный организм (ДО)

Нецентрализованный организм не имеет центральных органов управления, осуществляющих согласование процессов, происходящих в различных его частях. Целостность такого организма обеспечивается только единством тела, в составе которого все части происходят от одного начала, будь то оплодотворенная яйцеклетка или фрагмент материнского организма, а дифференцировка и специализация осуществляются автоматически сообразно так называемой «позиционной информации», то есть сообразно генетической программе и специфике местоположения формирующейся части тела по отношению к остальным частям тела и окружающей среде [70, 82, 159].

К центральным органам управления относят интегрированную нервную и эндокринную системы. Следовательно, грибы, растения и животные, у которых нет развитой нейрогуморальной регуляции, могут быть отнесены к нецентрализованным организмам.

Особенно ясно отсутствие централизации в управлении жизнедеятельности проявляется у так называемых модульных организмов, рассмотренных в следующем разделе. У них произошла настоящая децентрализация, то есть переход от централизованной организации к нецентрализованной. Централизованная организация проявляется в строении унитарного (неколониального) организма, например, гидры или актинии, а при вегетативном размножении, не доведенном до разделения особей, образуется децентрализованная организация (рис. 1).

Нервная система у гидр и актиний слабо развита, но вполне достаточна для того, чтобы управлять движением особи. Например, реакция гидр и актиний на раздражение выражается в сжатии тела в длину и сокращении щупалец. Такая же реакция остается у отдельных гидрантов или кораллитов в колониальном организме. Но при этом близрасположенные гидранты и кораллиты в том же организме у многих видов никак не реагируют на сокращение соседей [99].

Модульные организмы (МО)

Все организмы можно подразделить на унитарные и модульные [76, 119, 139].

Унитарные организмы отличаются определенной формой и размерами тела, минимально варьирующим индивидуальным развитием, ограничением числа повторяющихся органов или частей тела.

Модульные организмы отличаются многократным повторением частей тела нескольких разновидностей, что достигается особой формой индивидуального развития – *циклической морфогене-*

за, приводящего к полимеризации на уровне органов, отсутствием неповторяющихся (единичных) частей, способных выполнять функции управляющего органа, широкими вариациями формы и размеров тела [35, 39, 48].

И те и другие начинают индивидуальное развитие от одного источника – либо оплодотворенной яйцеклетки, в результате дробления которой возникает многоклеточный организм, либо в результате бесполого размножения (деления, почкования, партеногенеза), всякий раз от частички одного исходного (материнского) организма. На первых этапах морфогенеза унитарные и модульные варианты строения организма не различимы. В этом проявляется общность их происхождения. Но на стадии завершения онтогенеза их пути расходятся. У модульных организмов, при благоприятных условиях, рост никогда не тормозится и не завершается: они ветвятся, образуя разветвленные или моноклитные тела, которые могут потом распадаться на части или сохраняться как единое целое.

Неограниченность роста – примитивная особенность организации. В отличие от модульных, рост у унитарных организмов с возрастом замедляется, а форма строго определена, причем не только отдельных частей, но и всего тела в целом¹. Любые ограничения процесса формообразования – свидетельство усложнения программы развития. Обычно унитарная и модульная организации бывают представлены в пределах одного таксона ранга класса. Поскольку среди беспозвоночных животных строение модуля часто напоминает унитарный организм, считалось, что первично является унитарная особь, а вторичной – колония особей, по существу – модульный организм. Если это действительно так, то при формировании колониального организма происходит децентрализация.

Модульная организация широко распространена в живой природе. Грибы, многие растения и многие колониальные беспозвоночные относятся к модульным организмам [35, 48, 119]. Из современной фауны это губки, кораллы, гидроиды², мшанки, камптозои, асцидии. Модульные организмы – удобный объект для изучения характерных особенностей децентрализации, а также закономерностей целостности биологической системы [35, 49–51, 125].

Децентрализация как следствие модульной организации

При мультитипикации всех частей тела и отсутствии координирующего органа происходит настоящая децентрализация, то есть не просто отсутствие или недоразвитость центральной системы органов, а полное исключение такой координации между модулями. Зачатки возможной координации процессов остаются в пределах отдельных модулей. Это явление можно ясно представить на примере унитарных и колониальных видов типа Cnidaria. В гидре и у ак-

тинии в терминальной части тела – вокруг ротового отверстия имеется скопление нервных клеток, а движения щупалец, тела и рта бывают скоординированными. Напротив, у колониальных гидроидов и шестилучевых кораллов нет никакой координации между зооидами, а в общем теле – ценосарке – нервные клетки разрозненны и не образуют сплетения³.

В индивидуальном развитии ясно видны стадии перехода от одиночной особи к колониальной. На всех этапах материнская особь не прибавляется новой дочерней особью, а расширяется в новую структуру: зооид → зооид с выпячиванием стенки → зооид с недоразвитым дочерним зооидом, объединенный с ним общей полостью и стенками тела, → два зооида, сохранивших соединение. Становясь многочисленной, колониальная особь утрачивает присущую ей централизацию, которая остается ограниченной лишь частью ее организма.

Относительно низкая целостность колониального организма по сравнению с унитарным организмом проявляется в способности продолжения нормальной жизни после утери значительной доли тела. Унитарный организм выживает при условии регенерации утраченных частей тела. У колониального организма также есть регенерация, но он продолжает нормально функционировать и без нее. И анатомически, и функционально модульный организм оказывается более простым по сравнению с унитарным. При этом он может состоять из значительно большего числа частей, в ряде случаев различающихся между собой и изменяющихся по сравнению с одиночным аналогом. Однако той степени интеграции, которая свойственна одиночному аналогу, колониальные организмы ни в одном примере не достигли. И это выражается более всего в уровне морфогенетической зарегулированности, которая у одиночного организма всегда выше, чем у колониального.

Децентрализация организма оказывается природосообразной. Все целое, как совокупность множества модулей, возникающих сообразно возможностям среды обитания, обладает повышенной пластичностью формы и размеров тела, что имеет свои экологические преимущества перед жестко определенной формой и размерами тела унитарных организмов. Центральное управление ростом и другими жизненными функциями оказывается бессмысленным и вредным в условиях адаптации прикрепленного организма к анизотропной (асимметричной среде).

Тем не менее, среди Octocorallia есть примеры вторичной централизации, когда колониальный организм приобретает упорядоченную организацию, как в случае строения морских перьев (отряд Pennatulacea), и синхронную реакцию всего тела на раздражение [144]. Такое достижение уровня целостности подобного унитарному организму обусловлено адаптацией к особым условиям существования и встречается среди колониальных организмов редко. Еще Чарльз Дарвин описывал поразительную

¹ Существует множество примеров весьма продолжительного роста – буквально в течение всей жизни, но во всех случаях с замедлением, что не характерно для модульных организмов.

² Сифонофоры, входящие в класс Hydrozoa, во многом соответствуют модульному организму, но не во всем: 1) у них имеется один непотомизированный орган – пневматофор; 2) практически нет разветвленности столона; 3) развита хоть и слабая, но общеколониальная нервная система, хотя никакого интегрирующего органа нет. Тем не менее, по совокупности признаков, сифонофор

можно включать в состав модульных нецентрализованных организмов.

³ Кроме сифонофор, у которых нервная система развита лучше. Сифонофоры – венец интеграции модульного организма. Когда-то сифонофор рассматривали как венец эволюционной интеграции колонии, хотя теперь принята другая гипотеза о том, что сифонофоры являются продуктом неотении и их высокая интеграция – прямое следствие слабого развития зооидов и сохранения исходной целостности унитарного организма.

способность морских перьев быстро зарываться в заиленный песок [11]. Г. Спенсер полагал, что таким путем может в течение филогенеза возникнуть суперорганизм, состоящий из многоклеточных организмов, подвергшихся прогрессивной интеграции при одновременно возрастающей специализации многоклеточных особей, в него входящих [55].

Колониальные животные

При рассмотрении децентрализованных организмов мы ограничимся колониальными организмами, большинство из которых относится к беспозвоночным животным.

Организменные колонии (кормусы), или, точнее, колониальные организмы имеются среди многоклеточных животных у губок (тип Porifera), кораллов (класс Anthozoa), гидроидов (класс Hydrozoa), мшанок (тип Bryozoa), камптозой (тип Entoprocta), асцидий, салпы и пирисом (тип Chordata, классы Ascidiacea и Thaliacea).

Колониальные гидроиды – самая подходящая биологическая модель для изучения закономерностей нецентрализованной самоорганизации.

Цель статьи – обобщить разрозненные сведения о функционировании колониальных гидроидов как децентрализованных организмов и определить возможность экстраполяции установленных закономерностей на другие нецентрализованные целостные системы. Исследования, положенные в основу статьи, были поддержаны грантами РФФИ № 11-04-00994-а, 07-04-00736-а, 98-04-49342-а, 95-04-12071-а.

Изученные объекты децентрализованной организации

Среди нескольких десятков доступных в наших условиях видов колониальных гидроидов два вида наиболее подходят для изучения закономерностей децентрализованной организации, а именно: *Gonothyrea loveni* (Allman, 1859) и *Dynamena pumila* (L., 1758). Оба вида относятся к типу Cnidaria, классу Hydrozoa, отряду Leptothecata и двум высокоорганизованным семействам, соответственно: Campanulariidae и Sertulariidae, различающихся по морфогенетическим способам формирования побегов.

Преимущество именно этих видов в выборе объектов изучения функционирования нецентрализованного колониального организма заключается в пяти методических особенностях.

- Высокая прозрачность тканей и покровов, что позволяет интактно исследовать перемещение жидкости внутри колонии, захват клетками гастродермы пищевых частиц, движения специализированных клеток (например, книдоцитов), пульсации клеточных пластов.

- Скорость роста достаточна для изучения динамики изменения формы и размеров колониального организма в течение нескольких дней-недель.

- Размеры зоидов, побегов и колоний позволяют изучать их с использованием обычных оптических средств: микроскопов с увеличением от $\times 8$ до $\times 80$.

- Простота содержания в лабораторных условиях: при температуре близкой комнатной (15–18 °C); кормлении науплиями *Artemia salina*.

- Возможность выращивания на стеклянных пластинах, удобных для последующего микроскопирования живых колоний.

Для уточнения ряда специализированных особенностей структуры и функционирования колониальных организмов, кроме указанных двух видов, мы использовали еще 9 видов, а именно:

Clava multicornis (Forskal, 1775) (сем. Clavidae);

Ectopleura larynx Ellis et Solander, 1786 (сем. Tubulariidae);

Abietinaria abietina (Linnaeus, 1758) (сем. Sertulariidae);

Hydrallmania falcata (Linnaeus, 1758) (сем. Sertulariidae);

Sertularella gigantea Mereschowsky, 1878 (сем. Sertulariidae);

Sertularia mirabilis (Verrill, 1873) (сем. Sertulariidae);

Laomedea flexuosa (Hincks, 1861) (сем. Campanulariidae);

Obelia geniculata (Linnaeus, 1758) (сем. Campanulariidae);

Obelia longissima (Pallas, 1766) (сем. Campanulariidae).

Методики постановки экспериментов в данной статье не описаны, так как они доступны в более ранних публикациях [20, 23, 26, 27, 29–31, 40–43].

Разветвленное трубчатое тело колониальных гидроидов подразделяется на стелющиеся по субстрату *столоны* и отходящие от них *гидранты* или *побеги*, на которых расположены гидранты (рис. 1).

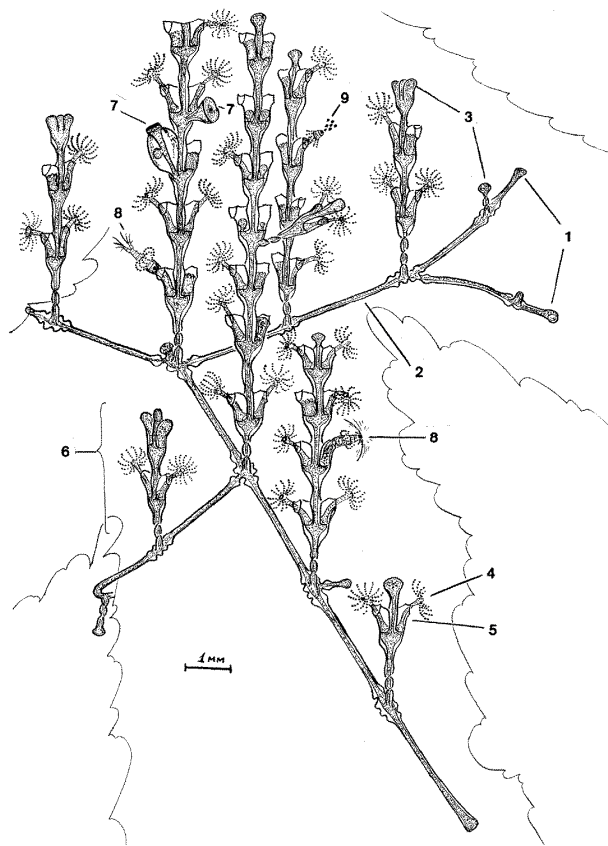


Рис. 1. Схема колониального гидроида *Dynamena pumila* (L.). Обозначения: 1 – верхушки роста столона; 2 – стolon; 3 – верхушки роста побега; 4 – гидрант; 5 – гидротека; 6 – побег; 7 – гонангий; 8 – захватившие добычу гидранты; 9 – экскреция гидрантов (по [33])

Стенка тела сложена двумя слоями эпителиально-мышечных клеток (ЭМК) с тонкой неклеточной мезоглеей (*базальной мембраной*) между ними. Двухслойное строение тела наблюдается повсеместно: и в гидрантах, и в *ценосарке*, соединяющем гидранты. Внешний слой клеток (*эпидерма*) включает кроме ЭМК несколько разновидностей специализированных клеток, в том числе железистые, стрекательные, нервные и недифференцированные (i-клетки). Эпидерма выделяет наружу покровный хитиноидный чехол (*перисарк*), служащий для защиты и опоры. Внутренний слой клеток (*гастродерма*) содержит, кроме ЭМК, также железистые клетки. Единая полость трубчатого тела заполнена жидкостью (*гидроплазмой*), в которой находятся частицы пищи после того, как добыча частично переварится в гидрантах. Рост сосредоточен в определенных участках тела – *зонах роста*. Обычно зоны роста находятся непосредственно за концевыми участками столонов и побегов, которые называют *верхушками роста*. Ветвление происходит по типу почкования, то есть закладки новых верхушек роста, и приурочено к определенным местам – *зонам почкования* [33].

Анализ результатов исследования гидроидов и других колониальных организмов

В прошлом унитарный организм считали особью, а модульный – колонией особей, но это предположение оказалось ошибочным [33]. Колониальный организм происходит от зиготы или части тела материнского организма, и все модули являются частями одного целого с общим обменом веществ, а в истинной колонии сосуществующие совместно организмы происходят от разных предков и не представляют собой единого организма со своим обменом веществ. Унитарные и модульные организмы в равной мере

являются особями, но представляют собой две противоположные стратегии морфогенеза, в одной из которых всякое повторение (мультипликация, полимезизация) ослаблено, а во второй усилено. Считается, что промежуточной стратегией морфогенеза, а возможно и переходной между унитарной организацией и модульной, может быть вегетативное размножение.

Вегетативное размножение

Вегетативное размножение широко распространено во всех царствах живого, в том числе и среди беспозвоночных животных [19]. Вегетативное размножение позволяет клонировать особи, быстро увеличивать численность популяции при благоприятных условиях, воссоздавать популяцию из отдельных особей. В то же время вегетативное размножение нередко оказывается причиной переуплотнения популяции, повышения внутривидовой конкуренции [68, 90]. Поэтому вегетативное размножение наиболее выгодно в условиях повышенной элиминации и наименее выгодно в стабильных условиях с низкой смертностью [33].

Переход от вегетативного размножения унитарных особей к модульной организации теоретически возможен в тех случаях, когда дочерние особи не отделяются по каким-то причинам от материнской. Еще Абраам Трамбле в 1744 г. (цит. по [56]) описал гидр, у которых отделение дочерних особей происходит с определенной задержкой, достаточной для того, что и на них уже началось почкование и появились дочерние особи второго порядка (рис. 2).

Более подробно это явление было изучено нами на «морских гидрах» *Moerisia maeotica*, у которых задержка отделения дочерних зооидов происходила при недостатке пищи [27]. Остававшиеся в связи с материнским организмом дочерние особи могли получать пищу из временной колонии (рис. 3).

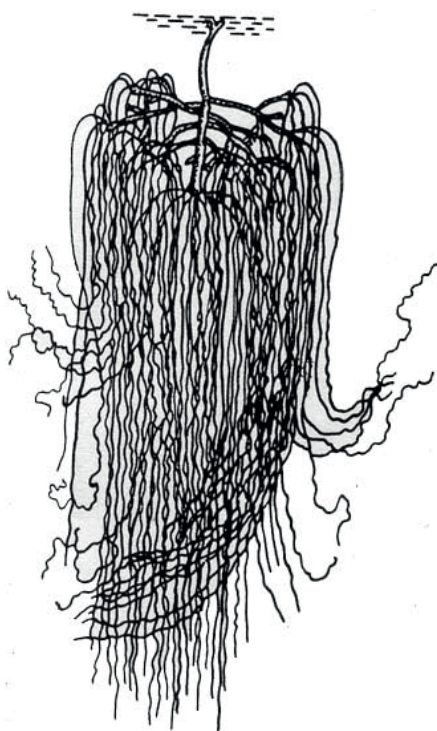


Рис. 2. Временная колония гидр, возникших в результате задержки отделения дочерних особей от материнской (по [56])

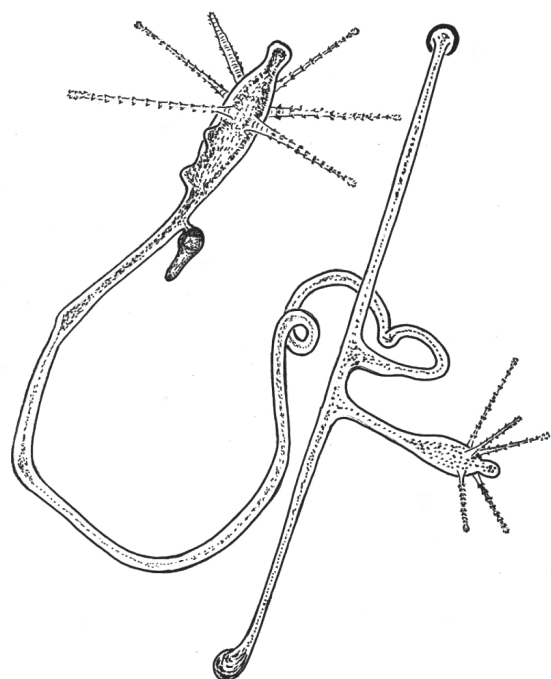


Рис. 3. Временная колония «морской гидры» *Moerisia maeotica*, возникшая при недостатке питания (по [27])

Таким образом, как полагал еще Г. Спенсер [55], задержка отделения особей при вегетативном размножении в случае какой-либо выгоды эволюционно закрепляется, в результате чего временные колонии в исторической перспективе могут превращаться в постоянные колонии. Это утверждение настолько логично, что его никогда не проверяли. Появилась теория постепенного усиления индивидуальности колонии при параллельном уменьшении индивидуальности особи [1]. Однако при более внимательном рассмотрении различных примеров эта концепция оказалась внутренне противоречивой [33]. У некоторых крупных таксонов, таких как тип Bryozoa и подкласс Octocorallia, не обнаружено первично-одиночных видов, известны только колониальные и отдельные вторично-одиночные, возникшие в результате редукции колониальности [1].

Гипотеза происхождения колониальности через вегетативное размножение противоречива и в морфогенетическом отношении. Вегетативное размножение можно подразделить на 3 разновидности по месту формирования и отделения дочерней особи: 1) поперечное деление материнского тела; 2) продольное деление материнского тела; 3) латеральное почкование на материнской особи (рис. 4).

Если колониальности предшествовало отделение дочерних зооидов от материнского, то естественно ожидать при задержке этого процесса формирование колоний, в которых зооиды отходили бы непосредственно от других зооидов (рис. 4, 1). Действительно, у примитивных шестилучевых кораллов колонии возникают в результате продольного деления кораллитов так, что два дочерних зооида продолжают один материнский (рис. 4, 2). Но у Octocorallia и Hydrozoa

дело обстоит не так. У них зооиды соединены друг с другом опосредованно через общее тело колонии – ценосарк. У Octocorallia зооиды образуются от цененхимы (рис. 4, 4), у гидроидов – от столонов (рис. 4, 3) [33].

Если рассуждать последовательно в случае, скажем, гидроидов, то вначале мог быть одиночный предок, затем полип со столонами и затем колония. В этой последовательности вегетативное размножение отступает на завершающий этап – формирование дочерних особей происходит не на материнской особи, а на новых, не свойственных унитарной особи структурах, – ценосарке столона. Способ закладки и расположения зооидов в наиболее простых колониях гидроидов указывает на ведущую роль разрастания базальной части тела полипа, не связанного с непосредственным почкованием и отделением дочерних полипов.

Если в колониальном гидроиде зооиды образуются на общем теле, а не на других зооидах, то это противоречит предположению, что колониальность произошла от вегетативного размножения неколониальных предков, у которых еще не было общего тела, а почкование или деление происходили непосредственно на самом зооиде. Установив это противоречие, мы одновременно подвергаем сомнению гипотезу эволюции колониальности через вегетативное размножение.

Указанные противоречия снимаются, если предполагать, что унитарная организация, вегетативное размножение и модульная организация – три составляющих одного явления, выраженные в разном соотношении в зависимости от морфогенетических возможностей таксона и экологической стратегии. Это явление – полимеризация. Отсутствие, а скорее блокировка полимеризации – предпосылка унитарной организации. Полимеризация с образованием отделяющихся единиц – это вегетативное размножение. Полимеризация с сохранением связи между образующимися единицами – способ увеличения размеров тела. У каждого из трех вариантов процесса полимеризации свои морфогенетические и экологические особенности.

Полимеризация как основа формирования модульного организма

Полимеризация и олигомеризация – два противоположных механизма изменения организации любой системы [12]. *Полимеризация* – это многократное повторение некой структуры [16]. Появление многоклеточных организмов также соответствует понятию полимеризация [17]. Дочерние клетки, оставаясь в связи с материнской и между собой, становятся не просто сообществом клеток, а целостной структурой более высокого уровня, чем отдельная клетка [18, 62]. Полимеризация может осуществляться и в многоклеточном организме, выражаясь в многократном повторении неких частей тела или органов [14, 15, 57]. Благодаря неоднократной закладке одних и тех же структур образуются метамерные животные (полихеты, членистоногие) и все модульные организмы, к какому бы типу они ни принадлежали [39].

Олигомеризация – это сокращение числа повторяющихся структур: клеток, сегментов, органов, зооидов. Олигомеризация происходит параллельно с усилением централизации и целостности организма.

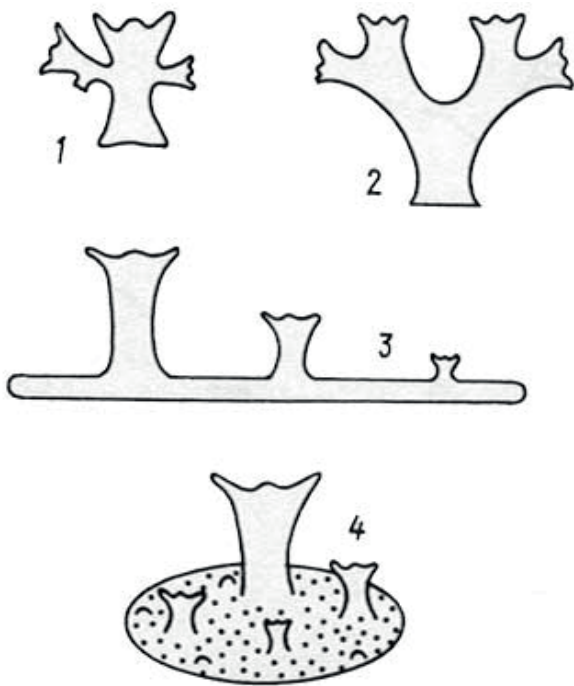


Рис. 4. Варианты возможного расположения зооидов друг относительно друга при образовании колонии. Обозначения: 1 – при латеральном почковании; 2 – при продольном делении; 3 – на столоне; 4 – на цененхиме (по [33])

Олигомеризация в историческом развитии – один из механизмов эволюционного усложнения организма. Есть много параллельных примеров первоначальной мультипликации органов, например, конечностей у членистоногих, а затем их специализации и сокращения числа в процессе последующей эволюции [13]. Сама биологическая эволюция происходит на основе увеличения числа и разнообразия признаков, особей и популяций, а затем естественного отбора и специализации.

Процессы полимеризации и олигомеризации имеют место не только в природе, но и в социуме. Увеличение работников на производстве, увеличение числа сетевых учреждений, строительство многоквартирных унифицированных домов, расширение города – примеры полимеризации. Сокращение числа работающих за счет специализации оставшихся и повышения производительности; комплексные торговые центры вместо множества одинаковых лавок; увеличение разнообразия предлагаемых услуг и развлечений вместо тиражирования однотипных – примеры олигомеризации.

Полимеризация в управлении – это преобладание количества, а олигомеризация – это качественная инновация, усовершенствование.

Полимеризация на уровне многоклеточного организма ярче всего проявляется в двух вариантах строения особи: метамерном и модульном. Нередко их необоснованно считают подвариантами модульной организации.

Метамерное строение организма животных выражается в наличии множества сегментов, расположенных линейно, – стереотипных отделов тела, каждый из которых включает в простейшем случае одинаковые органы, однако два сегмента – головной и хвостовой отличаются от остальных по набору органов. Этим метамерия отличается от модульного строения. Метамерные животные, как правило, унитарные и подвижные. Это кольчатые черви (тип Annelida) и членистоногие (тип Arthropoda). Метамерия способствует развитию централизации нервной системы и последующей специализации сегментов (олигомеризации). У растений «метамерной» называется по существу модульная организация [48, 58, 60], параллелизм возник вследствие того, что термин «метамерное строение» был введен в ботанике раньше, чем появился термин «модульное строение». Получилась поверхностная аналогия повторяемости частей тела в нецентрализованном организме растения с повторностью сегментов в теле унитарного организма животного, обладающего всеми признаками централизации.

Модульное строение организма выражается в мультипликации всех частей тела, без исключения [36, 39]. Модулями могут быть у колониальных гидроидов: зооиды, сегменты (междоузлия) побега, сегменты столона, сами побеги, ветви побегов, верхушки роста. Модульное строение, как правило, сопровождается ветвлением, то есть для него не типичен линейный план строения.

Если метамерное строение у животных – это пример полимеризации частей тела с сохранением централизованного строения организма, то модульная организация – пример полимеризации частей тела, исключающей централизованное строение организма [39]. Поэтому *метамерия всего лишь вариант*

строения унитарного организма, а колониальная организация – вариант альтернативного унитарному строения – модульного организма. Различия между ними заключаются в разных способах адаптации к окружающей среде (см. далее).

Циклический морфогенез – основа модульной организации

В основе формирования модульного организма оказывается *циклический морфогенез*. Участки побегов и столонов образуются в результате определенной последовательности морфогенетических изменений, которая завершается стартовой формой следующего участка [36, 44]. При описании роста растений это явление было названо «открытым ростом» [25, 48, 59].

На рис. 5 показано, как в побеге колониального гидроида *Gonothyrea loveni* формируется очередной сегмент. Сначала образуется участок трубки побега с несколькими одинаковыми перетяжками, затем гладкий участок, потом снова с перетяжками, но с постепенно сужающимися четками, после чего образуется расширение, завершающееся формированием зооида и остановкой роста. Одновременно в строго определенном месте на границе гладкого и четковидного участков побега появляется вздутие – зачаток следующего участка побега.

Повторяющиеся стереотипные участки побега и столона у гидроидов называются *междоузлиями* по аналогии с растениями [47]. Морфологически междоузлие – это участок между очередными разветвлениями, а по существу это продукт циклического морфогенеза, многократного повторения одного и того же алгоритма роста, в результате которого образуются стереотипные модули колониального организма или растения.

Циклический морфогенез характерен для модульных организмов [39, 48]. Вместо увеличения размеров и прогрессивной дифференцировки тела унитарного организма в модульном организме преобладает рост за пределами сформированной части тела (модуля). Закладывается очередная зона роста, формируется следующий сегмент тела, новые зооиды. У гидроидов и мшанок циклический морфогенез выражается обычно в форме ветвления или продольной цепочки модулей, у кораллов может быть в виде продольного деления разрастающегося кораллита.

Вариантом циклического морфогенеза может быть постоянно функционирующая зона роста, на которой регулярно образуются зачатки гидрантов или побе-

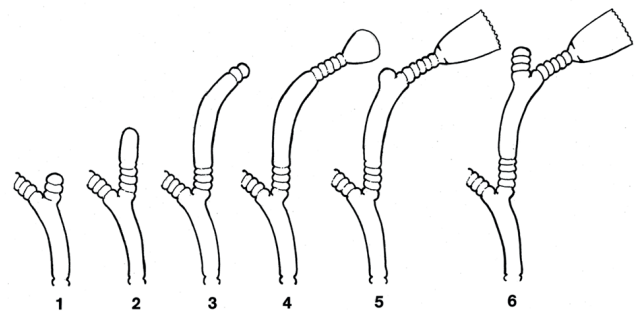


Рис. 5. Циклический морфогенез побега у колониального гидроида *Gonothyrea loveni* – пример временно функционирующей верхушки роста (по [33]). Обозначения: 1–6 – последовательные стадии роста побега (формирования очередного модуля)

гов (рис. 6). Так функционируют столоны у гидроидов и сложноорганизованные побеги [32], краевые зоны роста у некоторых кораллов, апикальная зона роста у кораллов рода *Acropora* [28], верхушки роста высокоорганизованных гидроидов, например, рода *Dynamena* [34].

Даже при неблагоприятных условиях, например, при недостатке пищи морфогенетический цикл после старта, как правило, продолжается до завершения формирования модуля: междоузлия или зооида, после чего рост может прекратиться до тех пор, пока условия не станут снова благоприятными. Поэтому число зон роста в модульном организме может не только увеличиваться, но и уменьшаться в соответствии с количеством получаемой пищи [2–5, 41]. Так *циклический морфогенез оказывается частью обратной связи, лежащей в основе саморегуляции роста модульного организма – изменения числа зон роста пропорционально получаемому количеству пищи.*

Пропорциональность модульного организма

Почти все унитарные организмы обладают определенной формой тела, которую можно выразить в виде соотношения линейных размеров: длины и ширины размеров отделов тела, конечностей, величины органов и пр. Для каждой стадии жизненного цикла характерны определенные соотношения линейных или объемных размеров между собой, которые выражаются в виде индексов. В процессе роста пропорциональные соотношения между частями тела могут оставаться постоянными (изометрический рост) или же изменяться (аллометрический рост). В любом варианте пропорциональность сложения – неотъемлемая характеристика унитарных организмов.

У модульных организмов понятие пропорциональности формы тела применимо к отдельным его ча-

стям, например, к зооидам, листьям или модулям. Однако форма модульного организма, особенно разветвленного, бывает столь непостоянной и вариативной, что долгое время никто и не пытался установить какие-либо пропорции в форме колонии гидроидов, кораллов или мшанок. Считалось, что на колонию, как объединение особей, не распространяются организменные ограничения.

Тем не менее, морфологическая целостность колонии была установлена, по крайней мере, на примере гидроидов [23, 26, 33]. Пропорциональность колониального организма выражена в соотношении модулей: числа гидрантов к числу верхушек роста (Н/В); числа гидрантов к длине ценосарка всей колонии (Н/Л); числа верхушек роста к длине ценосарка (В/Л). В процессе роста колонии соотношения между количествами ее модулей остаются в определенных пределах. Это является косвенным подтверждением наличия обратной связи между числом зооидов и числом верхушек роста, а также скоростью роста.

Реализуется такая обратная связь посредством циклического морфогенеза. При избытке пищи происходит ветвление побегов и столонов, то есть появляются дополнительные зоны роста, потребляющие клеточный материал. При недостатке пищи часть верхушек роста перестает функционировать на стадии завершения морфогенетического цикла. В результате остающиеся верхушки роста, и прежде всего столоны, получают необходимый для роста клеточный материал. Получается, что *конструкционная пропорциональность колониального организма осуществляется посредством изменения числа различных типов модулей в нем* [40].

Ограничения в морфогенезе частей модульного организма

Если форма модульного организма варьирует в широких пределах, то форма отдельных его частей может быть достаточно стабильной – сопоставимой с таковой у унитарного организма. Это относится как к отдельным модулям, так и к надмодульным уровням организации, например, форме побега и его ветвей. Существуют перьевидные побеги, в которых боковые ветви расположены в одной плоскости и в определенном порядке. Морфогенез побега в таких случаях включает закладку боковых побегов в цикл формирования междоузлия (рис. 7). Это усложненный вариант морфогенеза, отличающийся от более простого значительными ограничениями в почковании (закладке боковых почек). При неограниченном росте боковых ветвей форма побега не просто перьевидная, а треугольная. Если же рост боковых ветвей ограничен некоторым числом морфогенетических циклов, то форма побега в большей степени напоминает перо, так как все боковые ветви, отходящие от ствола побега, одинаковой длины, за исключением самых молодых. Во всех случаях вместо свободной закладки боковых побегов или неограниченного роста ветвей и зооидов в морфогенезе увеличивается число ограничений по месту локализации процессов и/или их продолжительности [23, 32, 104, 111].

Экологическое значение колониальной организации

Модульное строение организма – это адаптация к неподвижному образу жизни, когда организм может получить необходимые для существования ресурсы

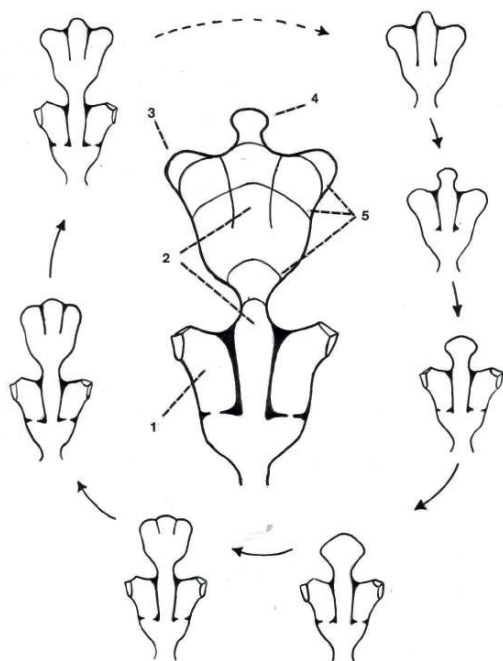


Рис. 6. Циклический морфогенез побега колониального гидроида *Dynamena pumila* – пример постоянно функционирующей верхушки роста (по [34]).

Обозначения: 1 – гидротека; 2 – ствол побега; 3 – зачатки новых гидрантов на верхушке побега; 4 – верхушка побега; 5 – изолинии последовательных стадий роста верхушки побега

из перемещающейся относительно него окружающей среды.

У животных модульная организация всегда сопровождается увеличением числа органов захвата пищи – «многоротостью» или «многоголовостью». Многоротость, то есть увеличение числа зооидов, позволяет прикрепленному организму эффективно перехватывать взвешенные в подвижной воде частички или добычу. Многоротость соответствует экологической стратегии⁴ фильтрации, то есть перехвата объектов питания из потока воды, и противостоит стратегии поиска и охоты. Все колониальные беспозвоночные, обладающие общим телом (*кормусом*), специализированы на перехвате частиц из потока воды. Это губки, гидроиды, кораллы, сифонофоры, мшанки, колониальные асцидии. Эффективность многоротости возрастает при специализации на питании мелкой добычей, концентрация которой в окружающей среде намного выше, чем крупной добычи. В этом легко убедиться, если рассматривать эволюцию колониальной организации в пределах класса: от примитивных колоний с крупными зооидами к сложноорганизованным колониям с мелкими зооидами [32, 47]. Прогрессивное уменьшение размеров гидрантов соответствует миниатюризации – широко распространенному в живой природе явлению [54, 71, 132].

Миниатюризация

У колониальных гидроидов миниатюризация, как эволюционная тенденция, проявляется в отряде Leptothecata, который отличается от второго отряда Anthoathecata, как правило, мелкими зооидами и наличием перисарка не только вокруг ценосарка, но и вокруг зооидов. Форма перисарка вокруг зооида имеет таксономическое значение, и посему эта часть

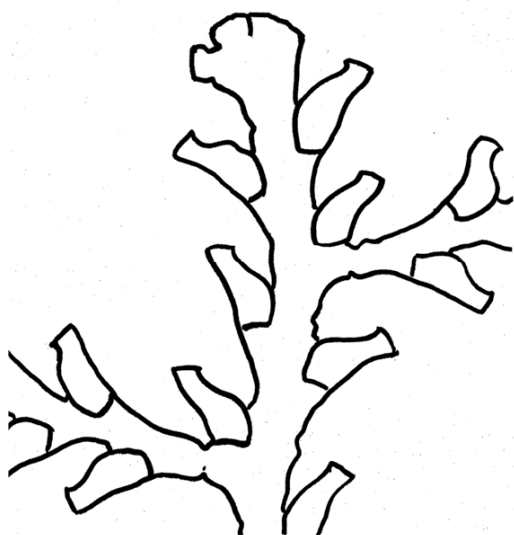


Рис. 7. Перьевидный побег колониального гидроида *Abietiparia abietina*. На верхушке роста побега закладывается боковой побег

⁴ Экологическая стратегия [150] – очень удобное и емкое понятие, не ограниченное только типами питания, поведения, размножения или жизненными формами. Например, эволюционная адаптация у гидроидов к питанию мелкой добычей выражается как минимум в трех специализациях: прикреплении к субстрату, разветвленной форме тела и уменьшению размеров зооидов (миниатюризации).

получила отдельное название – *гидротека*. Если у представителей отряда Anthoathecata зооиды продолжают расти после завершения морфогенеза, то есть после образования щупалец, ротового отверстия и перехода к самостоятельному добыванию пищи, то у всех представителей отряда Leptothecata гидранты после завершения морфогенеза перестают расти. Недоразвитые гидранты способны перехватывать добычу, удерживать ее на щупальцах, проглатывать и частично переваривать, но на них не образуются органы размножения – гонофоры, в которых развиваются медузки с половыми гонадами, или же непосредственно сами гонады. Остановка роста зооидов связана с блокировкой клеточной пролиферации в пределах их тела [40].

Это сказывается не только на росте зооидов, но и на продолжительности их жизненного цикла, так как при недостатке пополнения клеток истощаются изначальные запасы наиболее активно расходуемых клеток: стрекательных и железистых. Поэтому известная на ряде примеров продолжительность жизни гидрантов у гидроидов из отряда Leptothecata меньше, чем у гидроидов из отряда Anthoathecata [27, 29, 30, 42, 80].

Фильтрационный тип питания

Отфильтровывание мелких частиц из воды – распространенный среди водных беспозвоночных тип питания, как унитарных, так и модульных [83]. Особенность адаптации модульных беспозвоночных к перехвату проносимых водой пищевых частиц состоит в прикреплении к субстрату и формировании разветвленного тела, подобного сети. В пределах класса Hydrozoa эта экологическая стратегия ясно выражена в пределах отрядов Anthoathecata и Leptothecata. Остальные модульные животные, за пределами класса Hydrozoa, также специализируются на питании мелкими частицами, изымаемыми из окружающей толщи воды [82, 106, 136]. Лишь самые примитивные представители модульной организации, такие как некоторые кораллы с большими и немногочисленными кораллитами, способны питаться крупной добычей [158].

Гидроиды и кораллы перехватывают пищевые объекты с помощью книдоцитов – специальных гарпунных клеток. Мшанки и каптозои отфильтровывают мелкие частички с помощью ресничек снаружи зооида – на его щупальцах. Губки и асцидии также прогоняют воду с помощью ресничек, но пропускают через полости своего тела.

Переход от унитарной к модульной организации обеспечивает формирование сетевидного тела без существенных перестроек первичного плана строения.

При увеличении числа органов захвата пищи успех каждой отдельной попытки удержания добычи перестает играть решающую роль, а вместо этого *основным фактором, определяющим успех добывания пищи, становится размер «сети» и способ ее рациональной пространственной организации*. Поэтому порядок ветвления тела и расстояния между зооидами имеют первостепенное значение.

Эта тенденция отчетливо проявляется в каждой группе модульных животных. У гидроидов и у восьмилучевых кораллов (Octocorallia) наиболее совершенны перьевидные побеги, ориентированные поперек преобладающего течения [87, 105, 133, 151, 156]. Образование такой структуры сопровождается упо-

рядочением ветвления, ограничением роста зооидов и ветвей высших порядков [43, 103]. От способности противостоять потоку воды зависит эффективность фильтрации [45], а следовательно, роста и размножения. Ряд особенностей морфологии побегов определяют степень выдерживания нагрузки на изгиб, то есть способность побегов оставаться поперек потока воды [108]. Побег гидроидов становится прочнее при увеличении диаметра ствола побега, увеличении толщины его стенок, срастании нескольких стволов (полисифонность), уменьшении угла наклона осей гидрантов по отношению к оси ствола и срастании гидротек с перисарком ствола, при уменьшении размеров гидрантов и гидротек настолько, что гидротекки оказываются внутри ствола и др.

Похожим образом устроены модульные организмы растений. Листья – аналоги зооидов. Для перехвата солнечного света важны размеры листьев и рациональное распределение их в пространстве. По мере эволюционного совершенствования модульной организации первостепенным становится рациональный порядок перехвата света, а не размеры отдельных органов перехвата – листьев.

Врастание в окружающую среду

Обычно прикрепленные организмы оказываются в сложно организованном пространстве среди других организмов, как модульных, так и унитарных. Не имея возможности изменять свое положение с помощью движения и поведения, модульные организмы, тем не менее, могут в совершенстве соответствовать пространственной неоднородности окружающей среды [93]. Простейшая разновидность врастания в среду обитания выражается в зависимости формы колонии от формы ограниченного субстрата. Так, на длинных и узких листьях водорослей *Phyllospadix iwatensis* (Makino, 1931) столоны гидроида *Orthopyxis crenata* (Hartlaub, 1901) растут преимущественно [6].

Форма колонии кораллов нередко зависит от анизотропии среды, проявляющейся, например, от неравномерности освещенности или распределения скоростей в потоке воды [77, 120, 155]. В плотном сообществе кораллов любая колония оказывается точно соответствующей причудливой форме свободного пространства между соседними колониями. У кораллов рост ветви прекращается при приближении к соседнему прикрепленному организму. Стрекательные клетки выстреливают в опасно приблизившегося объекта. Такие поединки и их последствия описаны [135]. То же самое можно увидеть на примере растений [72, 127, 147]. Ели, выросшие на открытом пространстве, симметричны, а выросшие в лесу по соседству с другими деревьями всегда асимметричны. И в этом примере несимметричность отдельного деревца определяется близостью соседнего и свободным пространством с другой стороны.

Форма всех модульных организмов весьма разнообразна, меняется по ходу развития и соответствует занимаемому участку среды. У растений затормаживается рост ветвей, оказавшихся в тени, в том числе в тени кроны соседнего растения [127], в то время как с освещенной стороны они растут быстрее. У гидроидов рост луча колонии – столона с отходящими от него боковыми столонами и побегами зависит от количества пищи, полученной зооидами в этой части

колонии [3]. Если пищи мало, то рост луча, недополучающего пищу, ослабевает или вовсе прекращается, если же пищи много, то и рост этой части колонии ускоряется, образуются дополнительные побеги, боковые ветви столона, побеги на них, а на побегах – боковые ветви. Колония как бы «врастает в занимаемое пространство» и в итоге соответствует свободному месту по форме разветвленного организма. Перьевидные побеги гидроидов (*Abietinaria*, *Sertularia* и др.) и восьмилучевых кораллов (например, *Gorgonaria*) всегда ориентированы своей плоскостью поперек направления преобладающего перемещения воды [133].

Эффект «врастания» модульного организма в окружающее асимметричное пространство основывается не только на определенной независимости процессов в разных его частях, но и на обязательной общеорганизменной целостности. Это проявляется сначала в поддержании пищевыми ресурсами тех частей колониального организма, которые не могут самостоятельно обеспечить себя пищей, в первую очередь зон роста. А потом – в прекращении функционирования зон роста в неэффективных частях организма и в упорядоченном рассасывании зооидов и ценосарка в местах хронического дефицита пищи, переваривании клеток этих зооидов и транспортировке питательных веществ в другие части колониального организма [5].

Преодоление возрастных ограничений

Изменение формы колониального организма осуществляется не только при помощи неравномерного роста разных его частей, но также и благодаря короткой «жизни» зооидов. Продолжительность функционирования пищедобывающих зооидов у гидроидов из отряда *Leptothecata*, например, в колонии *Gonothyraea loveni*, составляет от 2 до 9 суток, в то время как сам колониальный организм живет более года [42]. Зооиды у гидроидов из этого отряда стареют и рассасываются в связи с истощением запаса некоторых клеток [80, 40], которые расходуются на поимку добычи (книдоциты) или переваривание ее (гастродермальные клетки). Это расплата за миниатюризацию и успешную специализацию на питании мелкой добычей.

Клетки, из которых состоит зооид, по завершению его жизненного цикла не пропадают даром, а перевариваются, то есть усваиваются колониальным организмом, причем не в том месте, где происходит рассасывание гидранта, а в других частях организма. В период рассасывания зооид проходит последовательные стадии дедифференцировки, похороне, а затем исчезают, тело зооида округляется, становясь все меньше [98]. Одновременно клетки из стенок зооида выходят в гастровазкулярную полость, где распадаются, а их фрагменты переносятся гидроплазмой в другие части колонии [73].

При наличии в колонии достаточного количества пищи на месте рассосавшихся зооидов в течение суток формируются новые зооиды, но при нехватке пищи этого не происходит [33]. При еще большем голодании начинается рассасывание и самых старых частей общеколониального тела – ценосарка [3, 5]. Так форма колонии изменяется не только под влиянием роста, но и в зависимости от наличия пищи. Рассасывание старых зооидов и побегов при одновременном продолжении роста столонов приводит к медленному перемещению колонии по субстрату.

Повторное образование зооидов или восстановление ценосарка – удивительный пример омоложения организма [42]. Формирование молодых зооидов взамен рассосавшихся позволяет преодолеть возрастные ограничения.

Децентрализация организма – главное условие значительного изменения формы и размеров колониального организма, а также омоложения его составляющих.

Величина модульного организма

От величины модульного организма, то есть числа зооидов и контроля ими окружающего пространства, зависит процветание вида. Если у унитарных организмов по мере роста увеличиваются вес тела, его сила, размер ротового аппарата и в конечном счете максимальный размер добычи, то у модульных организмов от величины их тела зависит, прежде всего, размер «ловчей сети», представляющей собой множество небольших ловчих органов, распределенных в пространстве.

Поскольку пища, захваченная отдельными зооидами, усваивается не столько ими, сколько в других частях колониального организма [24], то от количества зооидов напрямую зависят рост, ветвление, а в конечном итоге скорость дальнейшего увеличения колониального организма.

У модульных организмов теоретически нет предела величины тела и предельного возраста. Самый яркий пример представляют результаты исследования тополя осинообразного (*Populus tremuloides*), который дает поросль от системы разветвленных корней. Расчетный вес этого огромного разветвленного организма, разросшегося за 80000 лет в лесу Фишлейк (США) на большой площади, составляет около 6000 тонн [118].

И действительно, колониальные организмы, как и деревья, могли бы расти без ограничения, но внешние обстоятельства препятствуют этому. Многие гидроиды погибают под наслоениями отложений или оседанием новых организмов или же умирают вслед за отмиранием водорослевого субстрата, на котором они растут. Кораллы могут достигать огромного возраста – несколько сотен и даже тысяч лет [129, 137], но большинство из них живут в перенаселенном пространстве, где продолжительный рост невозможен. Погибают кораллы также от воздействия сильных волн, ломающих известковые колонии; или от организмов-обрастателей, или от изменений условий среды, например, температурного режима. Возраст не является причиной гибели модульных организмов. Однако по мере роста их тела возможна автофрагментация, то есть самопроизвольное деление на части, которые продолжают расти дальше [95]. Автофрагментация спасает от избыточной концентрации зооидов в занимаемом пространстве и в то же время позволяет вегетативно размножаться.

Чем больше колония у гидроидов, тем дольше она способна выдержать голодание. Физиологическая интеграция колонии обеспечивает использование имеющегося клеточного материала для питания, уменьшающегося в условиях нехватки питания организма. Если у унитарного организма существует некий предел истощения, за которым его органы уже теряют способность выполнять свои функции, то у модульного организма уменьшение размеров тела

происходит за счет уменьшения числа одинаковых модулей [34, 80]. Организм при этом остается жизнеспособным и может восстановиться даже от одного зооида или фрагмента ценосарка. Простота организации и мультипликация всех жизненно важных органов обеспечивает высокую живучесть колониального организма.

Чем больше колония, тем более она плодovита. Количество продуцируемых единиц размножения (медуз, планул, фрустул) определяется размерами колониального организма и может варьировать в весьма широких пределах. Известно множество примеров высокой плодовитости унитарных организмов. Количество половых клеток может исчисляться у одной унитарной особи тысячами. Но это вовсе не означает, что в благоприятный год плодовитость унитарного организма может возрасти в тысячу раз. Плодовитость популяции унитарных организмов зависит не только от условий обитания, в том числе обилия и доступности пищи, но и от величины фертильной популяции, что определяется предыдущими циклами размножения и условий обитания в данном регионе. Как бы ни были оптимальны условия для размножения в данном году, число размножающихся особей увеличится немалого (в основном за счет сокращения смертности).

В ином положении оказываются модульные организмы, особенно отличающиеся большой скоростью роста. При благоприятных условиях модульный организм увеличивается до наступления размножения многократно. Таким образом, модульная организация лучше адаптирована к быстрым изменениям величины организма, что позволяет использовать благоприятные условия сезона роста и размножения быстрее и эффективнее, чем у унитарных организмов. Прямых доказательств этого утверждения до сих пор нет, но простейшие расчеты показывают, что рост и плодовитость быстрорастущих модульных организмов намного варьибельнее, чем унитарных. Лишь вегетативно размножающиеся унитарные организмы могут так же эффективно реагировать на возрастание пищевых ресурсов [10].

Скорость роста модульного организма определяется особенностями его конструкции. Медленнее всего растут массивные колонии, быстрее всего – разветвленные с тонкими ветвями. Это было показано на примере кораллов [75, 79]. Разветвленные колонии рода *Acropora* могут вырастать на 5–20 см в год, в то время как массивные колонии, например, рода *Montastrea* – всего лишь на 1–5 мм в год.

У многих колониальных гидроидов рост отдельных ветвей составляет 1–2 мм и более в сутки [41, 160]. Рассчитывать их прирост за год бессмысленно, так как продолжительность роста ветвей и побегов ограничена, а прирост протяженности всего разветвленного тела колониального гидроида зависит от его разветвленности. Тем не менее, для сравнения с ростом кораллов можно привести такие данные. Протяженность одного столона колонии *Gonothyrea loveni* или *Obelia longissima* за месяц при умеренном непрерывном кормлении и при температуре 14–16 °C возрастает примерно на 5–10 см.

Такая высокая скорость роста объясняется тем, что тело столон и побегов у колониальных гидроидов трубчатое, то есть почти цилиндрическое, а тонкая стенка трубки состоит всего из двух слоев мелких клеток, разделенных базальной мембраной. Толщина

стенки такого трубчатого тела всего 20–30 мкм. Известно, что в общем случае поверхность унитарного организма увеличивается в квадрате от его линейных размеров, а объем в кубе [61]. У колониальных гидроидов и поверхность, и объем тела точно соответствуют линейным размерам тела, так что можно, измеряя протяженность столонов и побегов, узнавать вес колонии, умножив общую длину тела на некую константу, установленную эмпирически или расчетным путем. С некоторыми поправками это утверждение справедливо и для всех остальных разновидностей модульных организмов: грибов, растений, других колониальных беспозвоночных [8, 112]. Таким образом, модульное строение позволяет не только варьировать размеры тела в широких пределах, но и быстро расти, если условия среды позволяют это.

Перемещение модульного организма

Подавляющее большинство модульных организмов ведет прикрепленный образ жизни. Исключение составляют сифонофоры (класс Hydrozoa, отряд Syphonophorae), сальпы и пиромомы (подтип Tunicata, класс Thaliacea), которые парят в толще воды, медленно перемещаясь за счет пульсаций колоколовидных модулей или всего тела. Этого оказывается достаточно для улучшения облова у сифонофор и фильтрации фитопланктона у сальп и пиромом. Все остальные прикрепленные модульные организмы не могут перемещаться в пространстве с помощью движения тела. Однако смещаться с одного места на другое они могут за счет роста столонов, позволяющего освоить новые места, и отмирания старых частей тела на прежнем месте.

Столь незначительное и медленное смещение по субстрату может, на самом деле, привести к значительной перемене условий существования. Многие колониальные гидроиды растут на водорослях. Например, *D. pumila*, *G. loveni*, *L. flexuosa* обитают на талломах фукусов. Условия обитания и особенно питания нередко существенно различаются на противоположных плоскостях одного таллома. На обращенной к соседним фукусам внутренней стороне таллома вероятность контакта с добычей значительно меньше, чем на противоположной – внешней стороне, так как скорость течения уменьшается в зарослях водорослей.

Ширина таллома у фукоидов обычно не превышает 2–3 см. По мере роста колониального гидроида его столоны достигают края субстрата, в данном случае таллома фукуса, и переходят на противоположную его сторону. Если на этой стороне условия охоты лучше, то скорость роста и интенсивность ветвления столона, так же как и побегов на нем, увеличиваются, что приводит к росту числа зооидов и увеличению получаемого колониальным организмом количества пищи.

Обсуждение: экстраполяция полученных выводов

Изучение децентрализованной организации на примере колониальных гидроидов позволяет представить это явление в «чистом виде», то есть в отсутствие иерархически упорядоченной регуляции жизнедеятельности организма и одновременно при множественном дублировании в нем всех процессов. Параллелизм процессов и значительная степень независимости их друг от друга принципиально от-

личают децентрализованную организацию от централизованной. Кроме того, система децентрализованной саморегуляции легко представима в виде совокупности определенных процессов и хорошо измеряемых показателей.

Как было показано выше, децентрализованная организация у колониальных гидроидов в общем виде выражается в следующем:

- *мультипликация (или полимеризация* по Заморскому [15]) на уровне многоклеточного организма, которую обычно называют незавершенным вегетативным размножением;
- *отсутствие регуляторных органов*, столь свойственных унитарным многоклеточным животным;
- *значительная самостоятельность составляющих* – модулей и их совокупностей (побегов, лучей колонии), – выражающаяся в независимом поведении, росте, морфогенезе;
- *высокая резистентность* к воздействию на отдельные части колониального организма;
- *пластичность формы* и широкая вариативность размеров взрослого организма;
- *«врастание» в окружающее пространство* – соответствие формы колониального организма окружающему анизотропному пространству (несимметричному по распределению факторов среды);
- *сетевидная форма организма*, приспособленного для перехвата пищи и закрепления на подходящих для жизнедеятельности местах;
- *циклический морфогенез* – многократно повторяющийся алгоритм формирования модулей колониального организма;
- *преодоление возрастных ограничений* – обновление модулей за счет их упорядоченного рассасывания и повторного образования.

Описанные выше характерные процессы и признаки децентрализации присущи не только колониальным организмам, но также биологическим и социальным системам надорганизменного уровня: популяциям, экосистемам, различного рода социальным группировкам.

Мультипликация

Если колониальный организм образуется в результате незавершенного вегетативного деления, то *популяции* любого вида существуют за счет завершеного размножения – как полового, так и бесполого. И в том, и в другом случае обязательным условием поддержания сложной системы оказывается многократное воспроизводство стереотипных составляющих. Не так важно, как называть этот процесс: размножением, мультипликацией, транскрипцией или полимеризацией. Результатом является множество подобных элементов, равноценных и потому несоподчиненных иерархически в плане взаимодействия. Модулем популяции является особь. Модулем экосистемы – ценопопуляции разных видов и их группировки. Модули социальной системы – люди и их группировки.

По мере дифференцировки составляющих системы, то есть увеличения их разнообразия и разделения функций между ними [13, 50], возрастания числа и разновидностей взаимодействий, происходит увеличение степени объединения целого, состоящего из множества элементов (модулей). Интеграция выражается в упорядочении строения (морфологическая

интеграция) и в возрастании процессов саморегуляции (функциональная интеграция).

Колония независимых особей, например, пчел или муравьев, представляет специализированный вариант части популяции, в которой отношения между членами семьи структурированы, а особи специализированы по выполняемым функциям или даже различаются морфологически (полиморфизм).

Социум представляет частный вариант популяции вида *Homo sapiens*, в пределах которого возможны различные варианты централизации. Мультипликация проявляется в данном варианте не только по отношению к численности популяции, но и групп, на которые популяция делится.

Экосистема в контексте мультипликации представляет собой сообщество видов, то есть интеграционные процессы можно рассматривать не между отдельными особями, а между ценопопуляциями разных видов, входящих в состав биогеоценоза. Число видов определяется спецификой среды обитания и продолжительностью стабильного существования экосистемы [130, 161]. Взаимодействие между видами в экосистемах обобщенно представляют взаимодополняющими трофическими уровнями: продуцентами, консументами и редуцентами, обеспечивающими круговорот веществ, то есть возобновление ресурсной базы.

Значительная самостоятельность составляющих: модулей и их совокупностей

Это – отличительная черта всех нецентрализованных систем. Связь частей с целым, тем не менее, выражена достаточно отчетливо и в колониях животных, и в популяциях, и в экосистемах. Плотность популяции – важный фактор для каждой входящей в нее особи. Также и состояние каждой особи может сказаться на всей популяции, например, в случае распространения инфекционных заболеваний. На экосистемном уровне стабильность всей экосистемы – важный фактор для каждого из представленных в ней видов. Стабильность экосистемы зависит от ее размеров и от степени дублирования видов на трофических уровнях [63, 100, 101, 114, 115]. В этом проявляется и обратная зависимость экосистемы от видов. Следовательно, нецентрализованные системы характеризуются как значительной независимостью составляющих, так и выраженной целостностью, которая, хоть и отличается от целостности организма, но является необходимым признаком и колоний беспозвоночных, и популяций, и экосистем.

Отсутствие регуляторных структур

Все нецентрализованные системы существуют без органов управления. Тем не менее, они обладают целостностью, выраженной в разной степени. Наиболее целостны организмы. Даже децентрализованный организм остается не разобренным, а единым телом. Отдельные части такого организма связаны с остальными, получая от них пищу или питательные вещества и принадлежа им полностью. Например, у колониальных гидроидов зоиды могут по нескольким причинам уменьшаться в размерах (рассасываться), и при этом их клеточная масса восполняет недостаток пищи в других местах организма.

У колониальных насекомых также отсутствует управляющая структура, хотя действия всего муравейника или улья кажутся упорядоченными и

согласованными. Это результат высокой степени интерактивности членов колонии, то есть в своей деятельности все члены колонии так или иначе воздействуют на остальных. На фоне неупорядоченного, стохастического взаимодействия заложенные в них от природы инстинкты предопределяют перевес позитивного результата активности над негативным.

В популяциях и экосистемах тем более нет управляющих структур. Сама среда обитания в сочетании с генетически обусловленной реакцией на факторы среды обуславливает некоторую целостность и популяции, и экосистемы. Например, лесной биогеоценоз возможен лишь в определенных климатических условиях, в зависимости от рельефа и почвы. Пруд и озеро определяет границы экосистемы. Но и сама экосистема меняет среду обитания, формирует условия, которые способствуют самоподдержанию ее самой. Например, под пологом леса освещенность ниже, что отрицательно сказывается на росте луговых растений и положительно – на росте лесных.

Высокая резистентность к воздействию на отдельные части

Это – типичная особенность нецентрализованных систем. Чем выше интеграция системы, тем больше каждая ее часть оказывает влияние на остальные, и тем в большей мере воздействие на одну составляющую сказывается на остальных [102, 126]. И наоборот: чем ниже интеграция системы, тем в меньшей степени воздействие на одну ее часть сказывается на остальных и на всем целом. Все нецентрализованные системы, будь то модульный организм или колония животных, или популяция, или экосистема, легко переносят повреждение или даже утерю любых частей [49, 116, 134, 157].

В отличие от них, централизованные системы весьма уязвимы к повреждениям. Легко убить унитарный организм и намного сложнее – модульный организм. Высокая централизация становится возможной в природе потому, что на уровне популяций воспроизводится множество генетически однотипных организмов. Утрата отдельных организмов компенсируется воспроизводством таких же организмов. Популяция – типичная нецентрализованная система, мало уязвимая к локальным воздействиям.

Только благодаря существованию нецентрализованной организации становится возможной централизация в пределах, воспроизводимых в популяции особей. Иными словами, высокая централизация на организменном уровне стала возможной только благодаря нецентрализованной форме саморегуляции и низкой интеграции на популяционном уровне.

Само существование централизованной организации возможно лишь при условии хорошо развитой нецентрализованной системы, частью которой она является. Таким образом, централизованная и нецентрализованная саморегуляции аналогичны «двум сторонам одной медали» – одно невозможно без другого.

Пластичность формы и широкая вариативность размеров объекта

Эти свойства выражены в нецентрализованных системах намного сильнее, чем у централизованных, например, унитарных организмов. Собственно, и

пластичность формы, и неограниченность целого узкими рамками определенных размеров являются важными преимуществами децентрализованных систем в сравнении с централизованными. Любая популяция может соответствовать своему предназначению – сохранению вида вне зависимости от ее формы и размеров при условии, если коэффициент смертности не превышает коэффициента рождаемости.

«Врастание» в окружающее пространство

Эта способность свойственна не только модульным организмам, таким как колониальные беспозвоночные, растения, грибы, но и надорганизменным системам: популяциям, экосистемам, социальным группам. Все они продуцируют избыточное количество особей, расселяющихся «слепо» по всем возможным направлениям. Попавшие на благоприятные для них места обитания выживают, остальные погибают. Этот метод «проб и ошибок» позволяет достаточно эффективно использовать окружающее пространство и просто находить такие места, которые трудно обнаружить даже сложными методами целенаправленного поиска. Это полный аналог видообразования через естественный отбор, а также свободной (то есть децентрализованной) рыночной экономики. Во всех случаях «врастание в окружающую среду», на первый взгляд, сопровождается значительными издержками – как материальными, так и временными. Много особей погибает, и много социальных инициатив обречено на провал при децентрализованной экспансии популяции, экосистемы или рынка. Однако позитивный эффект покрывает издержки, позволяя популяции укрепиться в новом пространстве, а успешной компании на свободном рынке получить прибыль. Представление об издержках оказывается ложным, так как материальные потери надо соразмерять не только с объемом системы в настоящем, но и с ее объемом в будущем, то есть в динамике.

Сетевидная форма децентрализованной системы

У колониальных организмов некомпактная, в разной мере разветвленная форма тела обычно хорошо приспособлена для перехвата добычи из потока воды. Это было установлено на примере гидроидов и кораллов [45]. У настоящих колоний беспозвоночных члены семьи контролируют значительную территорию вокруг гнезда с целью сбора добычи и охраны охваченного ими пространства.

И в первом, и во втором вариантах сетевидный сбор пищи приносит пользу системе в целом. Полученная одним зооидом пища поступает у колониальных организмов и в другие части тела [20, 29–31, 109, 110, 154]. У мшанок и асцидий это происходит вопреки отсутствию развитой распределительной системы. Также и в колониях перепончатокрылых вся собранная пища поступает в семью и может использоваться другими особями, а не только сборщиками.

Форма популяций также сетевидна, но интеграционный эффект от такого охвата пространства намного ниже. Популяции у всех видов, как правило, распространяются по территории, а не концентрируются в одном месте, что, безусловно, соответствует образу сети – сетевидного охвата пространства. Однако в популяциях обычно не выражены трофическая интеграция и перераспределение пищи. Основное значение сетевидности в структуре популяции

заключается в повышении вероятности получения пищи хотя бы отдельными ее членами. Этого бывает достаточно для сохранения популяции как таковой, а значит – для сохранения вида.

Для унитарного организма, для централизованной системы подобная логика недопустима: обеспечение необходимым лишь части унитарного организма обычно недостаточно для его выживания, которое в полной мере зависит от нормального функционирования остальных отделов организма.

Циклический морфогенез

В общем виде это означает закономерную смену фаз развития, заканчивающуюся переходом в исходное, стартовое состояние. В таком обобщенном понимании циклический морфогенез не ограничен одним лишь организменным уровнем, а является частным случаем всеобщего закона цикличности природных процессов, проявляющихся на всех системных уровнях [21, 64, 69]. Как известно, цикличны многие физические (термодинамика) и химические процессы (реакция Белоусова-Жаботинского), а не только биологические процессы в организме, популяции и экосистеме [7]. Социальные процессы также проявляют явные признаки цикличности, например, в экономике циклы Кондратьева [22, 46]. В последние десятилетия циклическим процессам в экономике, бизнесе, истории, политике, психологии и пр. было посвящено множество публикаций.

Циклическому морфогенезу среди большого числа аналогов в большей мере соответствуют: череда поколений в популяциях и волны размножения в экосистемах [140]. В условиях ясной сезонной цикличности состояния окружающей среды размножение в популяциях и экосистемах может происходить в определенное время года.

Впрочем, цикличность развития не означает, что все «модули» системы проходят стадии развития одновременно. Как и в модульном организме, циклический морфогенез может осуществляться составляющими системами разновременно. В колониальном организме гидроидов формирование междоузлий побегов и столонов достаточно независимое; у мшанок наблюдается независимое формирование зооидов; у кораллов – независимое почкование новых зооидов в зонах роста.

В популяциях циклы развития особей – достижение ими генеративного возраста и размножение – также происходят обычно независимо одна от другой. Тем более в экосистемах эта независимость размножения видов может проявляться еще сильнее. Однако цикличность состояния общей для всех среды обитания способствует синхронизации по сути независимых друг от друга процессов.

Циклические процессы могут быть экзогенными и эндогенными. Экзогенная цикличность зависит, в основном, от внешних изменений. Так сезонная цикличность определяется положением Земли на орбите и местоположением на планете.

Эндогенная цикличность в основном определяется внутренними процессами в системе. Например, состояния бодрствования и сна закономерно сменяют друг друга у многих организмов, причем одно состояние закономерно исчерпывает себя через определенное время и создает предпосылки для перехода во второе состояние. Такая эндогенная цикличность не

приводит к изменению всей системы, то есть не сопровождается развитием.

В другом варианте эндогенная цикличность сопровождается некоторым однонаправленным изменением состояния системы при каждом завершении очередного цикла. Такова, например, сукцессия экосистемы – некоторое однонаправленное изменение биогеоценоза год от года, вызванное изменением соотношения видов с каждым циклом размножения [78, 117, 146]⁵.

Другого рода пример цикличности, связанный с сукцессией экосистемы, – это периодическое омоложение, то есть возврат в исходное или промежуточное состояние развития экосистемы в результате нарушения ее зрелой структуры под воздействием пожаров, бурь, штормов, после чего следует очередной цикл вторичной сукцессии [128].

Цикличность означает, что развитие приводит к повторению. Только в том случае, когда повторение (мультипликация, полимеризация) становится способом формирования множества стереотипных составляющих целого, создаются условия для нецентрализованного взаимодействия эквивалентных частей между собой. Таким образом, эндогенная цикличность развития, сопровождающаяся мультипликацией, является основой нецентрализованной самоорганизации. Проявляется такая цикличность не только в формировании колониальных организмов, но также на предыдущем уровне организации при формировании многоклеточного организма при делении клеток и на последующих уровнях организации – популяционном и экосистемном. Социальные варианты «циклического морфогенеза» можно считать частными проявлениями организменного, популяционного и экосистемного уровня со своими специфическими особенностями.

Преодоление возрастных ограничений

Сравнение одноклеточных и многоклеточных организмов дает представление о степени возрастных различий между ними. Обычно продолжительность жизни одноклеточных организмов меньше, чем у многоклеточных, на порядок и более (если не принимать в расчет существование одноклеточных в инцистированном виде). Определить продолжительность жизни отдельных клеток в многоклеточном организме сложно. Тем не менее, имеются предварительные данные относительно продолжительности жизни отдельных типов клеток человека: эпителиальные существуют 5 дней; клетки эпидермиса – 2 недели, эритроциты – 150 дней, мышечные клетки у взрослого человека – в среднем 15 лет [150].

У гидры все клетки обновляются за 20–30 дней [152], в то время как сама гидра может жить много лет [145]. У колониального гидроида *Gonothyrea loveni*, по нашим данным, продолжительность жизни гидранта варьирует в пределах 2–14 дней, тогда как весь колониальный организм может жить несколько лет [42].

Возрастные ограничения в организменных системах намного жестче, чем в надорганизменных. Приспособление к окружающей среде происходит лучше на экосистемном и популяционном уровнях и хуже на организменном, то есть на протяжении жизни организма.

⁵ Сукцессии бывают разные, но по большей части они движимы внутренними причинами.

Продолжительность существования видов – типичных нецентрализованных систем⁶ – многократно превышает продолжительность жизни особей, из которых они состоят. Если максимальная продолжительность жизни особи у многоклеточных животных редко превышает 100 лет, а у многих видов ограничена несколькими годами [66], то средняя продолжительность существования видов, по палеонтологическим данным, составляет по разным данным от 10 тысяч до 5 миллионов лет [94, 113, 114, 131]. Хотя и на видовом уровне существует закономерная последовательность стадий исторического развития вида, включающая: становление, расцвет и угасание [90].

Приспособление на экосистемном уровне выражено в различном видовом составе сообщества в зависимости от условий существования. Тундра, тайга, степь и пустыня – яркие примеры соответствия биоты условиям существования, проявляющегося не просто в различии видового состава, но в сбалансированном соответствии видов друг другу, что выражается в устойчивом круговороте хотя бы биогенных веществ. Если рассматривать экосистемы в развитии, с учетом сукцессии, то срок их жизни не определен, хотя и зависит от стабильности условий существования.

Популяции способны адаптироваться к особенностям среды обитания за счет своей генетической вариативности. Продолжительность существования популяций неопределенна. Успех приспособления экосистем и популяций к окружающей среде зависит не от их продолжительности существования, а от продолжительности жизни организмов. Чем короче продолжительность жизни, тем выше вероятность быстрой адаптации вида и сообщества к изменившимся (или к новым) условиям, хотя темп эволюции зависит не только от продолжительности жизненного цикла, но и от ряда других факторов [74].

Модульные организмы представляют вариант частичного снятия возрастных ограничений, присущих унитарным организмам, так как в модульной организации становятся возможными нецентрализованные регуляции, определяющие более высокую устойчивость системы за счет повышения пластичности как морфологической, так и функциональной.

Возрастные ограничения унитарных организмов, в контексте изложенного, необходимы, так как они повышают вероятность сохранения вида в процессе адаптации к условиям окружающей среды.

Сочетание централизованной и нецентрализованной форм саморегуляции. Зарождение централизованной регуляции на биосферном уровне

Формирование централизованной формы саморегуляции произошло в ходе эволюции дважды, и, возможно, третий раз происходит в наше время.

Одноклеточные были первыми централизованными организмами, в которых функцию регулирующего органа выполняла ДНК [141, 142]. Возникновение многоклеточности означало децентрализацию: унитарный организм трансформировался в модульный [18, 123, 124]. Современные губки и пластинчатые

⁶ Вид относится к системам с неясными границами и недостаточно определенной целостностью, так как между видами возможны переходные формы. Тем не менее, по характеру внутренних отношений, то есть взаимодействия особей, вид представляет собой яркий пример нецентрализованной системы.

(трихоплаксы) дают представление о том, как устроен и функционирует такой многоклеточный организм без центральной регуляции.

Прогрессирующая дифференцировка клеток [88, 91, 96], отделов тела и систем органов привела к усилению морфологической и физиологической интеграции у многоклеточных, а формирование нервной системы означало закрепление и последующее усиление централизованной формы саморегуляции [1, 96, 144].

Одновременно произошла новая децентрализация организма на многоклеточном уровне посредством незавершенного вегетативного размножения. Возникли модульные многоклеточные организмы [33]. Однако ведущей линией эволюции осталась прогрессирующая централизация многоклеточного организма, в результате которой появились виды со сложно устроенным мозгом и высшей нервной деятельностью.

Homo sapiens – один из таких видов – стал монополистом. У этого вида нет конкурентов, что привело не только к его процветанию и быстрому интеллектуальному развитию, но и к возрастанию давления на природу. Человечество стало мощным фактором воздействия на биосферу. Беспокойство относительно возможных катастрофических последствий нарушения равновесия круговорота веществ в биосфере побудило в XX в. к пересмотру порядка природопользования [37]. Однако несовершенство социальных процессов мешает реализации на практике уже признанных принципов и способов рационального неистощительного природопользования, при котором биосфера может находиться в равновесии достаточно долго по нашим меркам, несмотря на значительно возросшее антропогенное воздействие.

В том случае, если человечеству удастся справиться с социальными противоречиями, можно надеяться, что разумная регуляция не только природопользования, но и природных процессов со стороны *H. sapiens* будет означать объединение возможностей исходной децентрализованной саморегуляции с централизованным контролем и адекватной корректировкой отклонений от нормы биосферных процессов. Собственно, это и подразумевал В.И. Вернадский, веря в возможность перехода биосферы в качественно новое состояние, для обозначения которого он использовал понятие *ноосфера* в своей интерпретации [38].

Но нельзя забывать, что, как бы ни была совершенна централизованная организация, наибольшую надежность, тем не менее, создает децентрализованная саморегуляция [9, 85, 86], изучению которой надо посвятить много больше сил и внимания, чем это было сделано до сих пор.

Заключение

Колониальные беспозвоночные – яркий пример децентрализованной организации. Считается, что колониальность возникла в результате не доведенного до завершения вегетативного размножения, когда множество дочерних особей остаются соединенными с материнской. Аналогично устроены растения, только у них тело состоит не из особей, а из множества частей нескольких разновидностей. В основе и колониальных беспозвоночных, и многоклеточных растений один и тот же процесс – многократного формирования частей тела, причем ни одна из них не становится главной – управляющей. Этот процесс универсален в природе и называется полимеризацией. Объединенные в одно целое части могут подвергаться специализации и интеграции. Если оба процесса выражены слабо, то такая система (в нашем случае такой организм) остается нецентрализованной, но целостной, так как хотя все ее части (модули) паритетны друг другу, их взаимодействие достаточно для обеспечения общесистемных процессов. Нецентрализованная организация имеет ряд преимуществ над централизованной. Благодаря полимеризации, то есть множественному дублированию, децентрализованные организмы устойчивы к внешним воздействиям, легко переносят повреждения, распад на фрагменты. При благоприятных обстоятельствах они могут быстро и значительно увеличиваться в размерах, намного опережая в этом своих унитарных сородичей. Форма модульных организмов широко варьирует, и за счет этого они могут лучше соответствовать занимаемому пространству. Продолжительность жизни у модульных организмов менее ограничена по сравнению с унитарными, так как у них все время появляются молодые части тела, а старые отмирают или рассасываются. Обладая такими качествами, модульные нецентрализованные организмы хорошо подходят для сетевого типа строения и функционирования. По-видимому, на колониальных гидроидах удобно изучать и моделировать аналогичные процессы самоорганизации в других системах, таких как: популяции, экосистемы, социальные объединения различного уровня, а в конечном счете – всей биосферы.

Благодарности

Автор признателен канд. биол. наук. А.Г. Голубеву, а также анонимному рецензенту за конструктивные замечания и предложения в процессе редактуры статьи. Исследования, положенные в основу статьи, были поддержаны грантами РФФИ № 11-04-00994-а, 07-04-00736-а, 98-04-49342-а, 95-04-12071-а.

Литература

Список русскоязычной литературы

1. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука; 1964.
2. Бурыкин ЮБ. Взаимосвязь в росте разных частей колонии *Dynamena pumila* (L.)

(Hydrozoa, Sertulariidae) при различном количестве пищи. Ж общ биол. 1993а;54(6):722-38.

3. Бурыкин ЮБ. Зависимость роста и строения колонии *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) от путей проникновения в нее пищи. Вестн МГУ Сер 16. Биология. 1993;(1):38-46.

4. Бурыкин ЮБ. Взаимосвязь процессов роста и полового созревания в колонии *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) при различном уровне потребления пищи. Известия РАН Сер 16 Биология. 1995;(2):240-8.
5. Бурыкин ЮБ. Взаимосвязь процессов роста и рассасывания в колонии *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Sertulariidae) при голодании. Зоол журн. 1995;74(6):12-22.
6. Бурыкин ЮБ, Марфенин НН. Рост и строение колонии гидроидного полипа *Campanularia platycarpa* Bale (Hydrozoa, Campanulariidae). Зоол журн. 1983;62(9):1417-9.
7. Вавилин ВА. Автоколебания в жидкофазных химических системах. Природа. 2000;(5):19-24.
8. Волков ИВ. Пространственные стратегии растений. Вестн Тверск гос педагог ун-а. 2006;6(57):166-7.
9. Горшков ВГ. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М.: ВИНТИ; 1995.
10. Гребельный СД. Много ли на свете клональных видов. Часть первая. Отличие клональных форм от обычных двуполых видов. Журн зоол беспозвоночных. 2005; 2(1):79-102.
11. Дарвин Ч. Путешествие вокруг света на корабле Бигль. Т. 1. Первое издание. С портретом Ч. Дарвина. СПб.: Издание князя Голицына; 1865.
12. Догель ВА. Явления полимеризации и олигомеризации гомологичных органов в животном царстве и их эволюционное значение. Изв АН СССР Сер биол. 1947;(4):471-86.
13. Догель ВА. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Ленинград: Изд-во ЛГУ; 1954.
14. Заморский АД. Сверхмногоклеточные структуры. Журн общ биол. 1969;30(6):664-71.
15. Заморский АД. Полимеризация организма. Журн общ биол. 1971;32(3):332-40.
16. Заморский АД. Структурные уровни биологических систем. В кн.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.; 1972. с. 332-41.
17. Заморский АД. О концепции полимеризации и олигомеризации в морфологии. Арх анат гистол эмбриол. 1980;78(6):5-18.
18. Иванов АВ. Происхождение многоклеточных животных. Филогенетические очерки. Л.: Наука; 1968.
19. Иванова-Казас ОМ. Бесполое размножение животных. Л.: Изд-во ЛГУ; 1977.
20. Карлсен АГ, Марфенин НН. Перемещение гидроплазмы в колонии у гидроидов на примере *Dynamena pumila* (L.) и некоторых других видов гидроидов. Журн общ биол. 1984;45(5):670-80.
21. Колесник ЮА. Цикличность биологических процессов и роль порождающих их внешних факторов среды. Владивосток: Изд-во Дальневосточного ун-та; 1997.
22. Кондратьев НД, Опарин ДИ. Большие циклы конъюнктуры: Доклады и их обсуждение в Институте экономики. 1-е изд. М.; 1928.
23. Косевич ИА, Марфенин НН. Морфология колонии гидроида *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae). Вест МГУ Сер 16 биол. 1986;(3):44-52.
24. Летунов ВН. Пищеварительно-распределительный аппарат гидроидов рода *Obelia* (Hydrozoa, Thesaphora, Campanulariidae). Журн общ биол. 1987;48(5):651-7.
25. Лодкина ММ. Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза. Журн общ биол. 1983;44(2):239-53.
26. Марфенин НН. Опыт изучения интеграции колонии гидроида *Dynamena pumila* (L.) с помощью количественных морфологических показателей. Журн общ биол. 1977;38(3):409-22.
27. Марфенин НН. Морфо-функциональный анализ временной колонии на примере гидроида *Moerisia maeotica* (Ostr, 1986) (Leptolida, Limnomedusae). Журн общ биол. 1984;45(5):660-9.
28. Марфенин НН. О пространственном соотношении скелета и мягких тканей у шести-лучевых кораллов. Научн докл высш школы Биол науки. 1984;(4):36-9.
29. Марфенин НН. Морфофункциональный анализ стелющейся колонии у гидроидов на примере *Cordylophora inkermanica* Marfenin (Atheata, Clavidae). Журн общ биол. 1985;46(4):541-55.
30. Марфенин НН. Образование компактных стелющихся колоний у гидроидов на примере *Clava multicornis* (Leptolida, Atheata). Зоол журн. 1985;64:975-81.
31. Марфенин НН. Функционирование распределительной системы пульсаторно-перистальтического типа у колониальных гидроидов. Журн общ биол. 1985;46(2):153-64.
32. Марфенин НН. Эволюция колониальной организации у гидроидов отряда Leptolida. В кн.: Морфогенез и пути развития колониальности мшанок и кишечнотелостных. М.: Наука; 1987. с. 4-19.
33. Марфенин НН. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ; 1993.
34. Марфенин НН. Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб.: ЗИН РАН; 1993.
35. Марфенин НН. Сущность модульной организации (материалы первой российской конференции). Журн общ биол. 1999;60(1):5.
36. Марфенин НН. Концепция модульной организации в развитии. Журн общ биол. 1999;60(1):6-17.
37. Марфенин НН. Биосфера и человечество за 100 лет. В кн.: Россия в окружающем мире (аналитический ежегодник). М.: Изд-во МНЭПУ; 2001. с. 12-51.
38. Марфенин НН. Императив ноосферогенеза. В кн.: Ноосфера: реальность или красивый миф? М.: Новый век; 2003. с. 43-8.
39. Марфенин НН. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии. Вестн Тверского гос ун-та Сер Биол экол. 2008;9:147-61.
40. Марфенин НН, Бурыкин ЮБ, Остроумова ТВ. Организменная регуляция сбалансированного роста гидроидной колонии *Gonothyrea loveni* (Allm.). Журн общ биол. 1999;60(1):80-90.

41. Марфенин НН, Бурыкин ЮБ. Зависимость роста колонии *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) от количества получаемой пищи. Вестн МГУ Сер 16 биол. 1979;(1):61-8.
42. Марфенин НН, Косевич ИА. Биология гидроида *Obelia loveni* (Allm.): образование колонии, поведение и жизненный цикл гидрантов, размножение. Вестн МГУ Сер 16 биол. 1984;(3):16-24.
43. Марфенин НН, Косевич ИА. Морфогенетическая эволюция строения колонии у гидроидов. В кн.: Материалы X научной конференции Беломорской биостанции МГУ. М.: Изд-во Гриф и К; 2006. с. 118-24.
44. Марфенин НН, Косевич ИА, Краус ЮА. Циклический морфогенез у модульных организмов. В кн.: Материалы научной конференции, посвященной 70-летию Беломорской биологической станции МГУ: Сборник статей. М.: Изд-во Гриф и К; 2008. с. 177-81.
45. Марфенин НН, Малютин ОИ. Влияние потока воды на отдельные побеги разных видов гидроидов. Журн общ биол. 1994;55:119-27.
46. Меньшиков СМ, Клименко ЛА. Длинные волны в экономике: Когда общество меняет кожу. 2-е изд. М.: ЛЕНАНД; 2014.
47. Наумов ДВ. Гидроиды и гидромедузы морских, солоноватоводных и пресноводных бассейнов СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР; 1960.
48. Нотов АА. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов. Журн общ биол. 1999;60(1):60-79.
49. Нотов АА. Репродуктивные системы модульных организмов: пути и способы повышения надежности. Вестн Тверск гос педагог ун-та серия биол экол. 2010;19(27):83-128.
50. Нотов АА. Гомеозис и надежность репродуктивных систем модульных организмов. Изв РАН Сер биол. 2015;(3):248-57.
51. Нотов АА. Псевдоциклические сходства и структурная эволюция модульных организмов. Изв РАН сер биол. 2016;(3):276-85.
52. Олескин АВ. Сетевые структуры общества с точки зрения биополитики. Полис. 1998;(1):68-86.
53. Олескин АВ, Кировская ТА. Проблема сетевой самоидентификации. В кн.: Логос живого и герменевтика телесности. Потустыжные культуры. М.: Российский институт культурологии. Академический проект; 2005. с. 600-22.
54. Полилов АА. Морфологические особенности насекомых, связанные с миниатюризацией. Вестн МГУ сер 16 биол. 2015;(3):37-43.
55. Спенсер Г. Основания биологии. Т. 2. СПб.; 1870.
56. Трамбле А. Мемуары к истории одного рода пресноводных полипов с руками в форме рогов. М.-Л.: Биомедгиз; 1937. с. 39-328.
57. Хохряков АП. Формы и этапы полимеризации в эволюции растений. Журн общ биол. 1974;35(3):331-45.
58. Шафранова ЛМ. О метамерности и метамерах у растений. Журн общ биол. 1980;41(3):437-47.
59. Шафранова ЛМ. Растение как жизненная форма (К вопросу о содержании понятия «растение»). Журн общ биол. 1990;51(1):72-89.
60. Шафранова ЛМ, Гатцук ЛЕ. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система. В кн.: Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. Межвузовский сборник научных трудов. М.: Изд-во «Прометей» МПГУ им. В.И. Ленина; 1994. с. 6-8.
61. Шмидт-Нильсен К. Размеры животных. Почему они так важны. М.: Мир; 1987.
62. Шульман СС. Проблема происхождения Metazoa. Труды ЗИН, 1974;53:47-82.
63. Элтон Ч. Экология насестных животных и растений. М.: Изд-во иностранной литературы; 1960.
64. Якунин ВИ, Багдасарян ВЭ, Куликов ВИ, Сулакшин СС. Вариативность и цикличность глобального социального развития человечества. М.: Научный эксперт; 2009.

Общий список литературы/Reference List

1. Beklemishev VN. Osnovy Sravnitel'noy Anatomii Bespozvonochnykh. T. 1 Promorfologiya. Moscow: Nauka; 1964. (In Russ. English version: Principles of Comparative Anatomy of Invertebrates: Volume 1. Promorphology. Univ Chicago Press, 1970)
2. Burykin YuB. [The relationship in the growth of different parts of the colony *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) with different amounts of food]. Zhurn Obshch Biol 1993;54(6):722-38. (In Russ.)
3. Burykin YuB. [The dependence of the growth and structure of the colony *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) of pathways in a food]. Vestnik MGU Ser16 Biol. 1986;(3):44-52. (In Russ.)
4. Burykin YuB. [Interconnection of processes between growth and sexual reproduction in the colony *Dynamena pumila* (L.) (Hydrozoa, Sertulariidae) at different levels of food intake]. Izvestiya RAN Ser Biol. 1995;2:240-8. (In Russ.)
5. Burykin YuB. [The relationship of growth and resorption processes at starving colony *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Sertulariidae)]. Zool Zhurn. 1995;74(6):12-22. (In Russ.)
6. Burykin YuB, Marfenin NN. [Growth and the structure of the colony hydroids *Campanularia platycarpa* Bale (Hydrozoa, Campanulariidae)]. Zool Zhurn. 1983;62(9):1417-9. (In Russ.)
7. Vavilin VA. [Self-oscillations in liquid-phase chemical systems]. Priroda. 2000;(5):19-24. (In Russ.)
8. Volkov IV. [Spatial Strategy of the plants]. Vestnik Tverskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta. 2006;6(57):166-7. (In Russ.)
9. Gorshkov VG. Fizicheskiye i Biologicheskiye Osnovy Stabilnosti Zhizni. [Physical and Biological Bases of Life Stability]. Moscow: VINITI; 1995.
10. Grebelnyj SD. [Are there many clonal species in the world. Part One. The difference from the conventional forms of clonal bisexual species].

Zhurn Zool Bespozvonochnykh. 2005;2(1):79-102. (In Russ.)

11. Darwin Ch. Puteshestviye Vokrug Sveta na Korable Bigl. Tom 1. Pervoye Izdaniye s Portretom Ch. Darvina. Saint ptesburg: Izdaniye Knyazya Golitsyna; 1865.

12. Dogel VA. [The phenomena of polymerization and oligomerization of homologous organs in the animal kingdom and their evolutionary significance]. Izvestiya Akademii Nauk SSSR Ser Biol. 1947;4(4):71-86. (In Russ.)

13. Dogel VA. Oligomerizatsiya Gomologichnykh Organov Rfr Odin iz Glavnykh Putey Evoliutsii Zhivotnykh. [Oligomerization of Homologous Organs as One of the Main Ways of Animal Evolution]. Leningrad: Izdatelstvo LGU; 1954. (In Russ.)

14. Zamorskiy AD. [Supercellular structures]. Zhurn Obshch Biol. 1969;30(6):664-71. (In Russ.)

15. Zamorskiy AD. [Polymerization of organism]. Zhurn Obshch Biol. 1971;32(3):332-40. (In Russ.)

16. Zamorskiy AD. [Structural levels of biological systems]. In: Razvitiye Kontsepsii Strukturnykh Urovney v Biologii. [Development of the Concept of Structural Levels in Biology]. Moscow: Nauka; 1972. p. 332-41. (In Russ.)

17. Zamorskiy AD. [About a concept of polymerization and oligomerization in morphology]. Arkhiv Anatomii Gistologii Embriologii. 1980;78(6):5-18. (In Russ.)

18. Ivanov AV. Proiskhozhdeniye Mnogokletochnykh Zhivotnykh. [The Origin of the Multicellular Animals]. Leningrad: Nauka; 1968. (In Russ.)

19. Ivanova-Kazas OM. Bepoloye Razmnozheniye u Zhivotnykh. [Asexual Reproduction in Animals]. Leningrad: Izdatelstvo LGU; 1977. (In Russ.)

20. Karlsen AG, Marfenin NN. Hydropasm movements in the colony of hydroids, *Dynamena pumila* (L.) and some other species. Zhurn Obshch Biol. 1984;45(5):670-80. (In Russ.)

21. Kolesnik YuA. Tsyklichnost Biologicheskikh Protsessov i Rol; Porozhdayushchiky Ikh Faktorov Okruzhayushey Sredy. [The Cyclic Nature of Biological Processes and the Role of the Environmental Factors That Generating Them]. Vladivostok: Izd-vo Dalnevostochnogo Universiteta; 1997. (In Russ.)

22. Kondratyev ND, Oparin DI. Bolshiye Tsykly Konyunktury: Doklady i Ikh Obsuzhdeniye v Institute Ekonomiki. [Long Cycles of Conjunction. Presentations and Discussions thereof at the Institute of Economics]. Moscow; 1928. (In Russ.)

23. Kosevich IA, Marfenin NN. [Colonial morphology of the hydroid *Obelia longissima* (Pallas, 1766) (Campanulariidae)]. Vestnik MGU Ser16 Biol. 1986;(3):44-52. (In Russ.)

24. Letunov VN. [Digestive-distribution apparatus of hydroids genus *Obelia* (Hydrozoa, Thecaphora, Campanulariidae)]. Zhurn Obshch Biol. 1987;48(5):651-7. (In Russ.)

25. Lodkina MM. [Features of morphological evolution of plants, due to the specifics of their ontogenesis]. Zhurn Obshch Biol. 1983;44(2): 239-53. (In Russ.)

26. Marfenin NN. [Studying of *Dynamena pumila* colonial integration using quantitative morphological criteria]. Zhurn Obshch Biol. 1977;38(3):409-22. (In Russ.)

27. Marfenin NN. A morpho-functional analysis of a temporary hydroid colony, *Moerisia maeotica* (Ostr., 1896) (Leptolida, Limnomedusae) taken as an example. Zhurn Obshch Biol. 1984;45(5):660-69. (In Russ.)

28. Marfenin NN. [On the spatial relationship of the skeleton and soft tissues in Hexacorallia]. Nauchn Dokl Vyshey Shkoly Biol Sci. 1984;4:36-9. (In Russ.)

29. Marfenin NN. [A morpho-functional analysis of creeping colonies organization in the hydroids, *Cordylophora inkermanica* Marfenin (Athecata, Clavidae) taken as an example]. Zhurn Obshch Biol. 1985;46(4):541-55. (In Russ.)

30. Marfenin NN. [The formation of the compact stolonal colonies in hydroids, *Clava multicornis* (Leptolida, Athecata) taken as an example]. Zool Zhurn. 1985;64(7):975-81. (In Russ.)

31. Marfenin NN. [The functioning of the pulsatory-peristaltic type of a transport system in the colonial hydroids]. Zhurn Obshch Biol. 1985;46(2):153-64. (In Russ.)

32. Marfenin NN. [Colonial structure evolution in Leptolida]. In: Morfogenez i Puti Razvitiya Kolonialnosti Mshanok i Kishchnopolostnykh. [Morphogenesis and Colonial Development of Bryozoans and Coelenterates]. Moscow: Nauka; 1987. p. 4-19. (In Russ.)

33. Marfenin NN. Fenomen Kolonialnosti. [The Phenomenon of Coloniality]. Moscow: Izdatelstvo MGU; 1993. (In Russ.)

34. Marfenin NN. Funktsionalnaya Morfologiya Kolonialnykh Gidroidov. [Functional morphology of the colonial hydroids]. Saint Petersburg: ZIN RAN; 1993. (In Russ.)

35. Marfenin NN. [The essence of the modular organization]. Zhurn Obshch Biol. 1999;60(1):5. (In Russ.)

36. Marfenin NN. [Development of the concept of modular organization]. Zhurn Obshch Biol. 1999;60(1):6-17. (In Russ.)

37. Marfenin NN. Development of biosphere and humankind in the last 100 years. In: Rossiya v Okruzhayuschem Mire (Analiticheskiy Yezhegodnik). [Russia in the Surrounding World (Analytic Yearbook)]. Moscow: Izdatylstvo MNEPU; 2001. p. 12-51. (In Russ.)

38. Marfenin NN. [The imperative of noospherogenesis]. In: Noosfera: Realnost' Ili Krasivyi Mif. [The Noosphere: A Reality or Fancy Myth?]. Moscow: Novyj Vek; 2003. p. 43-8. (In Russ.)

39. Marfenin NN. [Fundamental laws of modular organization in biology]. Vestnik Tverskogo Gosudarstvennogo Universiteta Ser Biol Ekol. 2008;9(1):47-61. (In Russ.)

40. Marfenin NN, Burykin YuB, Ostroumova TV. [Organismic regulation balanced growth cnidarian colony *Gonothyrea loveni* (Allm.)]. Zhurn Obshch Biol. 1999;60(1):80-90. (In Russ.)

41. Marfenin NN, Burykin YuB. The growth of the hydroid colonies *Dynamena pumila* (L.) as the

function of the quantity of food. Vestnik MGU Ser Biol. 1979;1:61-8. (In Russ.)

42. Marfenin NN, Kosevich IA. Biology of the hydroid *Obelia loveni* (Allm.): colony formation, behaviour and life cycle of hydrants, reproduction. Vestnik Moskovskogo Universiteta Ser 16 Biol. 1984;(3):16-24. (In Russ.)

43. Marfenin NN, Kosevich IA. [Morphogenetic evolution of hydroid colony pattern]. In: Materialy X Nauchnoy Konferentsii Belomorskoy Biosstantsii MGU. Moscow: Grif i K; 2006. p. 118-24. (In Russ.)

44. Marfenin NN, Kosevich IA., Kraus YuA. [Cyclic morphogenesis in modular organisms]. In: Materialy Nauchnoy Konferentsii Posvyashchennoy 70-letiyu Belomorskoy Biologicheskoy Stantsii MGU. Moscow: Grif i K; 2008. p. 177-81. (In Russ.)

45. Marfenin NN, Malyutin OI. [Water flow influence on the solitary stems of different hydroid species]. Zhurn Obshch Biol. 1994; 55:119-27. (In Russ.)

46. Menshikov SM, Klimenko LA. Dlinnye Volny v Ekonomike: Kogda Obchestvo Meniayet Kozhu. [Long Waves in Economy: When Society Changes Its Skin]. Moscow: LENAND. 2014. (In Russ.)

47. Naumov DV. Gidroidy i Gidromeduzy Morskikh Solonovodovodnykh i Presnovodnykh Basseynov SSSR. Moscow-Leningrad: Izdatelstvo AN SSSR; 1960. (In Russ. English version: Naumov DV. Hydroids and Hydromedusae of the USSR. Israel Program for Scientific Translations (January 1, 1969))

48. Notov AA. [On specificity of functional organization and individual development of modular objects]. Zhurn Obshch Biol. 1999;60(1):60-79. (In Russ.)

49. Notov AA. [Reproductive systems of modular organisms: modus and ways of rise of reliability]. Vestnik Tverskogo Gosudarstvennogo Pedagogicheskogo Universiteta Ser Biol Ekol. 2010;19(27):83-128. (In Russ.)

50. Notov AA. [Homeosis and the reliability of the reproductive system of modular organisms]. Izvestiya RAN, Ser Biol. 2015;3:248-57. (In Russ.)

51. Notov AA. [Pseudocyclical similarities and structural evolution of modular organisms]. Izvestiya RAN Ser Biol. 2016(3):276-85. (In Russ.)

52. Oleskin AV. [Network Structures of the Society in Terms of Biopolycytic]. POLIS. 1998;1:68-86. (In Russ.)

53. Oleskin AV, Kirovskaya TA. [The issue of network identity]. In: Logos Zhivogo i Germenevtika Telesnosti. Postizheniye Kultury. (The Logos of Life and the Hermeneutics of Physicality. Comprehension of Culture). Moscow: Rossiyskiy Institut Kulturologii Akademicheskij Proyekt; 2005. p. 600-22. (In Russ.)

54. Polilov AA. [The consequences of miniaturization in insect morphology]. Vestnik MGU Ser16 Biol. 2015;(3):37-43. (In Russ.)

55. Spenser G. Osnovaniya Biologii T. 2 [Principles of Biology. Vol. 2]. Saint Petersburg; 1870.

56. Tramble A. Memuary k Istorii Odnogo Roda Presnovodnykh Polipov s Rukami v Forme

Rogov (Memoirs on History of a Genus of Freshwater Horn-Shaped Polyps). Moscow-Leningrad: Biomedgiz. 1937. (In Russ.)

57. Khokhryakov AP. [Shapes and polymerization steps in the evolution of plants]. Zhurn Obshch Biol. 1974;35(3):331-45. (In Russ.)

58. Shafranova LM. [On metamerism and metameres in plants]. Zhurn Obshch Biol. 1980; 41(3):437-47 (In Russian with English Summary).

59. Shafranova LM. [The plant as a life form (on the question about the content of «plant»)]. Zhurn Obshch Biol. 1990;51(1):72-89. (In Russ.)

60. Shafranova LM, Gatsuk LE. [The plant is a spatiotemporal metamerism (modular) system]. In: Uspekhi Ekologicheskoy Morfologii Rasteniy I Yeyo Vliyaniye na Smezhnye Nauki. Moscow: Izdatelstvo Prometey MPGU imeni V.I. Lenina; 1994. p. 6-8. (In Russ.)

61. Schmidt-Nielsen K. Razmery Zhivotnykh: Pochemu Oni Tak Vazhny. Moscow: Mir; 1987. (In Russ. English version: Schmidt-Nielsen K. Scaling: Why Is Animal Size So Important? Cambridge & New York: Cambridge University Press; 1984).

62. Shulman SS. [The problem of the origin of multicellularity]. Trudy ZIN. 1974;53:47-82. (In Russ.)

63. Ehrlton Ch. Ekologiya Nashestviy Zhivotnykh i Rasteniy. Moscow: Izdatelstvo Inostranoy Literatury; 1960. (In Russ. English version: Ehrlton Ch. The Ecology of Invasions by Animals and Plants. London: Methuen; 1958)

64. Yakunin VI, Bagdasaryan VE, Kulikov VI, Sulakshin SS. Variativnost' i Tsyklichnost' Globalnogo Sotsialnogo Razvitiya Chelovechestva. [Variability and cyclicity of global social development of mankind]. Moscow: Nauchnyy Ekspert; 2009. (In Russ.)

65. Adil AM, Ko Y. Socio-technical evolution of decentralized energy systems: A critical review and implications for urban planning and policy. Renewable Sustainable Energy Rev. 2016;57:1025-37.

66. AnAge Database of Animal Ageing and Longevity. URL: <http://genomics.senescence.info/species/query.php>

67. Andersson AE, Zhang W-B. Decision centralization and decentralization in a dynamic economic system. J Comput Appl Mathems. 1988;22:319-37.

68. Ayre DJ, Grosberg RK. Aggression, habitation, and clonal coexistence in the sea anemone *Anthopleura elegantissima*. Amer Nat. 1995;146(3):427-53.

69. Babaev E, Hefferlin R. The concepts of periodicity and hyper-periodicity: from atoms to molecules. In: Rouvray D. (ed.) Concepts in Chemistry: a Contemporary Challenge. London: Research Studies Press; 1996. p. 24-81.

70. Berking S. Hydrozoa metamorphosis and pattern formation. Curr Top Develop Biol. 1998;38:81-131.

71. Beutel RG, Pohl H, Hunefeld F. Strepsipteran brain and effect of miniaturization (Insecta). Arthropod Struct Dev. 2005;34(3):301-13.

72. Bradshaw AD. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Adv Genet. 1965;13:115-55.

73. Braverman MH. The cellular basis of hydroid morphogenesis. *Publ Set Marine Biol Lab.* 1973;20:221-56.
74. Bromham L. Why do species vary in their rate of molecular evolution? *Biol Letts.* 2009;5:401-4.
75. Buddemeier RW, Kinzie RA III. Coral growth. *Oceanogr Marine Biol Annu Rev.* 1976;14:183-225.
76. Chapman G, Stebbing ARD. The modular habit – a recurring strategy. In: Tardent P, Tardent R (eds). *Developmental and cellular biology of coelenterates.* Amsterdam; 1980. p. 157-62.
77. Chindapol N, Kaandorp JA, Cronemberger C, Mass T, Genin A. Modelling growth and form of the scleractinian coral *Pocillopora verrucosa* and the influence of hydrodynamics. *PLoS Comput Biol.* 2013;9(1):e1002849.
78. Clements FE. *Plant Succession and Indicators.* New York; 1928.
79. Crabbe MJC, Smith DJ. Sediment impacts on growth rates of *Acropora* and *Porites* corals from fringing reefs of Sulawesi, Indonesia. *Coral Reefs.* 2005;24:437-41.
80. Crowell S. The regression-replacement cycle of hydranths of *Obelia* and *Campanularia*. *Physiol Zool.* 1953;26(4):319-27.
81. Dreher A, Fischer JAV. Decentralization as a Disincentive for Transnational Terror? *System Stability Versus Government Efficiency: An Empirical Test. Research Paper Series #41.* Switzerland: Thurgau Institute of Economics and Department of Economics at the University of Konstanz; 2008. URL: http://www.twi-kreuzlingen.ch/uploads/tx_cal/media/TWI-RPS-041-Dreher-Fischer-2008-11.pdf
82. Gierer A, Meinhardt H. A theory of biological pattern formation. *Kybernetik.* 1972;12:30-39.
83. Gili JM, Coma R. Benthic suspension feeders: their paramount role in littoral marine food webs. *Trends Ecol Evol.* 1998;13:316-21.
84. Girvan M, Newman MEJ. Community structure in social and biological networks. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2002;99(12):7821-6.
85. Gorshkov VG. *Physical and Biological Bases of Life Stability. Man, Biota, Environment.* Berlin: Springer-Verlag; 1995.
86. Gorshkov VG, Gorshkov VV, Makarieva AM. *Biotic Regulation of the Environment: Key Issue of Global Change.* London: Springer Verlag; 2000.
87. Grigg RW. Orientation and growth form of Sea fans. *Limnol Oceanograph.* 1972;17(2):185-92.
88. Grosberg RK, Strathmann RR. The evolution of multicellularity: A minor major transition? *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2007;38:621-54.
89. Foote M, Crampton JS, Beu AG, Marshall BA, Cooper RA, Maxwell PA, Matcham I. Rise and fall of species occupancy in Cenozoic fossil mollusks. *Science.* 2007;318:1131-4.
90. Francis L. Cloning and Aggression among Sea Anemones. *Biol Bull.* 1988;174:241-53.
91. Furusawa K, Kaneko K. Origin of complexity in multicellular organisms. *Phys Rev Lett.* 2000;84(26):6130-33.
92. Hamilton NB, Gray DH. Decentralized terrorism: Ramifications for a centralized international system. *Global Security Studies.* 2012;3(2): 24-42.
93. Halle F. Modular growth in seed plants. *Phil Transact Roy Soc L Ser B Biol Sci.* 1986;313:77-87.
94. Harnik PG, Lotze HK, Anderson SC, Finkel ZV, Finnegan S, Lindberg DR, Liow LH, Lockwood R, McClain CR, McGuire JL, O'Dea A, Pandolfi JM, Simpson C, Tittensor DP. Extinctions in ancient and modern seas. *Trends Ecol Evol.* 2012;27(11):608-17.
95. Highsmith RC. Reproduction by Fragmentation in Corals. *Marine Ecol Progr Ser.* 1982;7: 207-26.
96. Heylighen F. The growth of structural and functional complexity during evolution. In: Heylighen F, Bollen J, Riegler A. (eds.). *The Evolution of Complexity.* Dordrecht: Kluwer Academic; 1999. p. 17-44.
97. Hugoson M. Centralized versus decentralized information systems: A historical flashback. In: Impagliazzo J, Järvi T & Paju P (eds.), *History of Nordic Computing.* Berlin-Heidelberg: Springer; 2009. p. 106-115.
98. Huxley JS, de Beer GR. *Studies in dedifferentiation. IV. Resorption and differential inhibition in Obelia and Campanularia.* *Quart J Microsc Sci.* 1923;67:473-95.
99. Josephson RK. Colonial responses of hydroid polyps. *J Exper Biol.* 1961;38:559-77.
100. Kang S, Ma W, Li FY, Zhang Q, Niu J, Ding Y. Functional redundancy instead of species redundancy determines community stability in a typical steppe of Inner Mongolia. *PLoS ONE.* 2015;10(12):e0145605.
101. Kerr SR, Dickie LM. *The Biomass Spectrum: A Predator-Prey Theory of Aquatic Production.* New York- Chichester: Columbia University Press; 2001.
102. Klingenberg CP. Morphological integration and developmental modularity. *Annu Rev Ecol Evol Syst.* 2008;39:115-32.
103. Kosevich IA. Branching in colonial hydroids. In: Davis J. (ed.) *Branching Morphogenesis.* Boston, MA: Springer US; 2006. p. 91-112.
104. Kosevich I. Morphogenetic foundations for increased evolutionary complexity in the organization of thecate hydroids shoots (*Cnidaria, Hydroidomedusa, Leptomedusae*). *Biol Bull.* 2012;39(2):172-85.
105. Leversee GJ. Flow and feeding in fan-shaped colonies of the gorgonian coral, *Leptogorgia*. *Biol Bulletin.* 1976;151(2):344-56.
106. Leys SP, Eerkes-Medrano DI. Feeding in a Calcareous Sponge: Particle uptake by pseudopodia. *Biol Bull.* 2006;211(2):157-71.
107. MacArthur R. Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology.* 1955;36(3):533-6.
108. Marfenin NN. Functional morphological differences in the hydroids *Obelia longissima*, *O. geniculata*, *Gonothyraea loveni*, and *Laomedea flexuosa* (*Obelia, Cnidaria, Hydrozoa*), inhabiting a communal biotope in the White Sea. Phenomenon. Aspects of investigations. *Perspectives of employment. Zoosystematica Rossica, Suppl. 1.* 1999:101-8.

109. Marfenin NN. Non-radial symmetry of the transport system of *Acropora* corals. *Invertebrate Zool.* 2015;12(1):53-9.
110. Marfenin NN. A new method for studying the transport system in colonial hydroids. *Hydrobiologia*, 2015;759(1):133-46.
111. Marfenin NN, Kossevitch IA. Morphogenetic evolution of hydroid colony pattern. In: Fautin DG, Westfall JA, Cartwright P, Daly M, Wyttenbach CR. (eds) *Coelenterate Biology 2003: Trends in research on Cnidaria and Ctenophora*. *Hydrobiologia*. 2004; 530/531. p. 319-27.
112. Mauseth JD. Theoretical aspects of surface-to-volume ratios and water-storage capacities of succulent shoots. *Am J Bot.* 2000;87(8):1107-15.
113. May RM, Lawton JH, Stork NE. Assessing extinction rates. In: Lawton JH, May RM. (eds) *Extinction rates*, Oxford: Oxford University Press, 1995. p. 1-24.
114. May R. The future of biological diversity in a crowded world. *Curr Science*. 2002;82(11):1325-31.
115. McCann KS. The diversity–stability debate. *Nature*. 2000;405:228-33.
116. Meesters EH, Pauchli W, Bak RPM. Predicting regeneration of physical damage on a reef-building coral by regeneration capacity and lesion. *Marine Ecol Progr Ser.* 1997;146:91-9.
117. Meyer KM, Wiegand K, Ward D, Moustakas A. The rhythm of savanna patch dynamics. *J Ecol.* 2007;95:1306-15.
118. Mitton JB, Grant MC. Genetic variation and the natural history of quaking aspen. *BioScience*. 1996;46(1):25-31.
119. Modular organisms: case studies. Papers relating to a discussion meeting (London, June 1985) on growth and form in modular organisms. *Proc Roy Soc Lond Ser B.* 1986;288:109-224.
120. Muko S, Kawasaki K, Sakai K, Takasu F, Shigesada N. Morphological plasticity in the coral *Porites sillimanian* and its adaptive significance. *Bull Marine Science*. 2000;66:225-39.
121. Newman MEJ. The structure and function of complex networks. *SIAM Rev.* 2003;45:167-256.
122. Newman MEJ. Modularity and community structure in networks. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2006;103:8577-82.
123. Niklas KJ, Newman SA. The origins of multicellular organisms. *Evol Develop.* 2013;15: 41-52.
124. Niklas KJ. The evolutionary-developmental origins of multicellularity. *Amer J Bot.* 2014;101(1):6-25.
125. Notov AA. Modular organization – a model for biological research. *Wulfenia*, 2011;18:113-31.
126. Olson EC, Miller RL. *Morphological Integration*. Chicago: Univ. Chicago Press; 1958.
127. Percy RW. Responses of plants to heterogeneous light environments. In: Pugnaire F, Valladares F. (eds.) *Functional Plant Ecology*. 2nd Edition. Boca Raton: CRC press; 2007. p. 213-58.
128. Pearson RG. Recovery and recolonization of coral reefs. *Marine Ecol Progr Ser.* 1981;4:105-22.
129. Potts DC, Done TJ, Isedale PJ, Fisk DA. Dominance of a coral community by the genus *Porites* (Scleractinia). *Marine Ecol Progr Ser.* 1985;23:79-84.
130. Primack RB. *Essentials of conservation biology* (6th Edition). Sunderland: Sinauer Associates, Inc. Publishers; 2014.
131. Raup DM. A kill curve for phanerozoic marine species. *Paleobiology*. 1991;17(1):37-48.
132. Rensch B. Histological changes correlated with evolutionary changes in body size. *Evolution*. 1948;2(3):218-30.
133. Riedl R. Water movement: Animals. *Marine Ecol.* 1971;1(2):1123-49.
134. Rinkevich B. Do reproduction and regeneration in damaged corals compete for energy allocation? *Marine Ecol Progr Ser.* 1996;143: 297-302.
135. Rinkevich B, Loya Y. Intraspecific competition in a reef coral: effects on growth and reproduction. *Oecologia*. 1985;66(1):100-5.
136. Riisgård HU, Manríquez P. Filter-feeding in fifteen marine ectoprocts (Bryozoa): particle capture and water pumping. *Marine Ecol Progr Ser.* 1997;154:223-39.
137. Roark EB, Guilderson TP, Dunbar RB, Fallon SJ, Mucciarone DA. Extreme longevity in proteinaceous deep-sea corals. *Proc Natl Acad Sci USA*. 2009;106(13):5204-08.
138. Rockart JF, Leventer JS. Centralization vs decentralization of information systems: a critical survey of current literature. URL: <http://dspace.mit.edu/bitstream/handle/1721.1/1906/swp-0845-02293677-cisr-023.pdf?sequence=1>.
139. Rosen BR. Modules, members and communes: a postscript introduction to social organisms. In: Larwood G, Rosen BR. (eds.) *Biology and Systematics of Colonial Organisms*. New York, London: Academic Press; 1979. p. 13-25.
140. Row JR, Wilson PJ, Murray DL. Anatomy of a population cycle: the role of density dependence and demographic variability on numerical instability and periodicity. *J Anim Ecol.* 2014;83(4):800-12.
141. Ruiz-Trillo I, Nedelcu AM. (Eds.) *Evolutionary Transitions to Multicellular Life. Principles and Mechanisms*. Dordrecht: Springer; 2015.
142. Ruiz-Trillo I, Burger G, Holland PW, King N, Lang BF, Roger AJ, Gray MW. The origins of multicellularity: a multi-taxon genome initiative. *Trends Genet.* 2007;23(3):113-8.
143. Sagarin R. *Learning From The Octopus: How Secrets From Nature Can Help Us Fight Terrorist Attacks, Natural Disasters, And Disease*. Perseus Books; 2012.
144. Satterlie RA. The search for ancestral nervous systems: an integrative and comparative approach. *J Exper Biol.* 2015;218:612-7.
145. Schaible R, Scheuerlein A, Daňko MJ, Gampe J, Martínez DE, Vaupel JW. Constant mortality and fertility over age in *Hydra*. *Proc Natl Acad Sci USA* 2015;112(51):15701-6.
146. Schieber B. Changes in the seasonal rhythm of two forest communities during secondary succession. *Biologia*, 2007;62(4):416-23.
147. Schoonmaker AL, Loeffers VJ, Landhäusser SM. Uniform versus asymmetric shading mediates crown recession in Conifers. *PLoS ONE*. 2014;9(8):e104187.

148. Seeley TD. When is self-organization used in biological systems? Biol Bull. 2002;202(3):314-18.
149. Southwood TRE. 1977 Habitat, the template for ecological strategies? Presidential address to the British Ecological Society, 5 January 1977. J Animal Ecol, 1977;46:337-65.
150. Spalding KL, Bhardwaj RD, Buchholz BA, Druid H, Frisen J. Retrospective birth dating of cells in humans. Cell. 2005;122:133-43.
151. Sponaugle JS, LaBarbera M. Drag-induced deformation: a functional feeding strategy in two species of gorgonians. Exper Marine Biol Ecol. 1991;148:121-34.
152. Steele RE. Developmental signaling in Hydra: what does it take to build a «simple» animal? Dev Biol. 2002;248:199-219.
153. Sueur C, Deneubourg J-L, Petit O. From social network (centralized vs. decentralized) to collective decision-making (unshared vs. shared consensus). PLoS ONE. 2012;7(2):e32566.
154. Taylor DL. Intra-colonial transport of organic compounds and calcium in some Atlantic reef corals. Proc Third Internat Coral Reef Symp. 1977;1:431-6.
155. Todd PA. Morphological plasticity in scleractinian corals. Biol Rev. 2008;83:315-37.
156. Velimirov B. Orientation in the sea fan *Eunicella cavolinii* related to water movement. Helgolander Wiss Meeresunters. 1973;24:163-73.
157. Wahle CM. Regeneration of injuries among Jamaican gorgonians – the roles of colony physiology and environment. Biol Bull. 1983;165:778-90.
158. Wijgerde T. Feature Article: Coral Feeding: An Overview. Advanced Aquarist. 2013. URL: <http://www.advancedaquarist.com/2013/12/aafeature>
159. Wolpert L. Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation. J Theor Biol. 1969;25:1-47.
160. Wyttenbach CR, Crowell S, Suddith RL. Variations in the mode of stolon growth among different genera of colonial hydroids, and their evolutionary implications. J Morphol. 1973;139(3):363-75.
161. Yadav SK, Mishra GC. Biodiversity measurement determines stability of ecosystems. Int J Environ Science. 2013;4(3):68-72.
162. Zabochnik J. Centralized and decentralized decision making in organizations. J Labor Econ. 2002;20(1):1-22.

