

НОВОЕ
В ЖИЗНИ, НАУКЕ,
ТЕХНИКЕ

ЗНАНИЕ



А.Д.Заморский

КОЛОНИИ
МНОГОКЛЕТОЧНЫХ
ЖИВОТНЫХ

СЕРИЯ
БИОЛОГИЯ

11/1976

НОВОЕ
В ЖИЗНИ, НАУКЕ,
ТЕХНИКЕ

Серия «Биология»
№ 11, 1976 г.
Издается ежемесячно с 1967 г.

А. Д. Заморский,

доктор географических наук,
профессор

КОЛОНИИ
МНОГОКЛЕТОЧНЫХ
ЖИВОТНЫХ

ИЗДАТЕЛЬСТВО «ЗНАНИЕ»
Москва 1976

Заморский А. Д.

3-26 Колонии многоклеточных животных. М., «Знание», 1976.

64 с. (Новое в жизни, науке, технике. Серия «Биология», 11. Издается ежемесячно с 1967 г.)

В брошюре рассказывается о своеобразном мире колоний многоклеточных животных. Показана целостность колоний как индивидуальностей более высокого уровня, чем многоклеточные животные. Приведены признаки, показывающие как подобие, так и различие колоний и одиночных животных. Отмечены особенности колоний, построенных непосредственно не из клеток, а из многоклеточных зооидов. Дано описание некоторых характерных признаков колоний по каждому типу животных. Все колонии разделены на органические, где зооиды связаны анатомически, и дистанционные, у которых сочлены морфологически самостоятельны, — общества насекомых и высокоорганизованные стада млекопитающих. Для каждого типа животных указан общий жизненный цикл колонии как индивида. Обращено внимание на применение понятия уровней индивидуальности к историческому и индивидуальному развитию организмов.

21001

57.04

Предисловие

Предлагаемая читателям работа посвящена одной из актуальных проблем современной биологии — проблеме органической индивидуальности. А. Д. Заморский систематически и многосторонне с эволюционных позиций рассматривает организмы, относящиеся к высшему уровню иерархии органических индивидуальностей — колонии многоклеточных животных. Этому вопросу уделено ничтожно мало специальных исследований и нет ни одного популярного издания.

В работе удачно сочетаются исчерпывающе полный охват различных типов колоний многоклеточных животных, строго научный анализ их строения и возникновения и ясное, доступное широким кругам читателей изложение сложного вопроса. Брошюра содержит ряд оригинальных мыслей и обобщений, имеет несомненный не только популяризаторский, но и теоретический, даже методологический интерес, ибо затрагивает важные и подчас спорные аспекты проблемы целостности в биологии. В частности, автор осуществил весьма компетентную попытку системно-структурного анализа колоний.

Следует отметить, что под термином «колония» в биологии подразумеваются два качественно различных объекта — кормусы, т. е. анатомически и субстанциально непрерывные объединения многоклеточных особей, и «сообщества» — дистанционные объединения самостоятельных особей одного вида. Автор акцентирует внимание на весьма интересных сходствах (параллелизмах, изомор-

физмах) тех и других, но не всегда подчеркивает принципиальное различие между этими двумя классами объединений. Требуется оговорка и весьма условное, имеющее скорее характер образных сравнений, хотя и распространенное в научной литературе, уподобление некоторых животных «сообществ» (муравейники, пчелиные рои и т. п.) организму, а членов таких «сообществ» — органам. Несомненно, выдвинутые автором положения будут способствовать усилению интереса к обсуждению этих проблем и дальнейшей более четкой дифференциации понятий и терминов.

Небольшая брошюра А. Д. Заморского будет весьма полезна биологам, медикам, философам и широкому кругу подготовленных читателей, желающих углубить свои познания в области теоретических основ биологии.

А. Г. Кнорре,
член-корреспондент АМН СССР,
доктор биологических наук, профессор

Введение

...Соединение многих зооидов в одно целое открывает пути для различных сочетаний и в силу этого становится новым источником многообразия. Из весьма сходных между собой зооидов могут быть построены весьма несходные колонии.

В. Н. Б е к л е м и ш е в

Часто за деревьями бывает не виден лес, а за зооидами — сама колония. Зооиды — это многоклеточные члены колонии. Исследователя, обратившего внимание на колонию как целостную структуру (подобную организму), встретят трудности, вызванные нечеткостью понятий. Поэтому иногда нам придется употреблять менее известные, но зато, с нашей точки зрения, более точные термины. Так, вместо многоклеточных животных будем обсуждать метазоев, животных подцарства Metazoa. Это необходимо, так как известны простейшие многоклеточные вроде вольвоксов¹. Брошюра же посвящена только колониям подцарства Metazoa.

Колонии метазоев широко распространены в природе. С ними связаны и коралловые рифы в океане, и муравьиные кучи в лесу. Вред от обрастания мшанками днищ судов и отверстий гидротехнических сооружений, вред от разрушительной деятельности термитов — это результат жизни не отдельных метазоев, а всей колонии в целом. Также и польза, приносимая лесу рыжими лесными муравьями и человеку медоносными пчелами, — это польза от всей колонии, как организменной целостности. Важность колониальной жизни общепризнана биологами — это видовой признак.

Исследователи метазоев, как ни странно, обычно уделяли мало внимания их колониям. Все же находились отдельные энтузиасты познания этой части мира животных. Наибольший вклад в изучение природы колоний внес известный советский зоолог, действительный член Академии медицинских наук СССР и Польской Академии наук, заслуженный деятель науки РСФСР

¹ См. А. В. Иванов. Происхождение многоклеточных животных. М., «Наука», 1968.

В. Н. Беклемишев (1890—1962). В нескольких своих работах он рассматривал проблему колоний метазоев с широких общебиологических позиций. Им определены признаки колоний в связи с понятием индивидуальности, выявлены особенности колоний по каждому типу животных и дана их морфологическая классификация. Большое внимание он уделил образованию колоний в процессе исторического развития животных. Многие из идей были высказаны В. Н. Беклемишевым как бы между прочим и еще ждут своего развития. В брошюре широко использованы как уже законченные выводы этого замечательного ученого, так и отдельные его мысли, разбросанные в работах, посвященных колониям метазоев.

Морфологические и функциональные связи между зооидами в колонии весьма различны в зависимости от вида животных. Некоторые колонии даже трудно сравнивать — настолько отличается их структура. Организменные колонии (т. е. колонии, подобные организмам) имеют четыре основные структуры (рис. 1). В биокосной колонии зоиды связаны между собой неживым веществом — это студенистая масса, общий домик и т. п. В тканевой колонии зоиды сращены друг с другом плазматически посредством своих тканей или столона, в который заходят пласты их тела. Члены дистанционных колоний насекомых морфологически изолированы

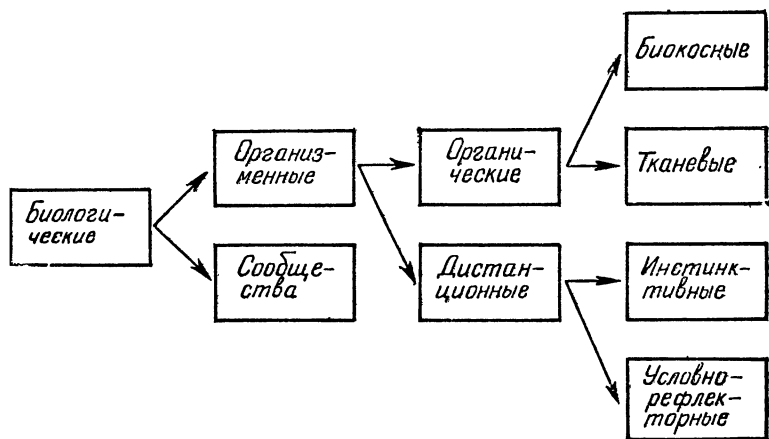


Рис. 1. Схема соотношения структур разных колоний метазоев

друг от друга, но взаимодействуют посредством инстинктов. Целостность *условнорефлекторной* колонии высших позвоночных (стадо обезьян) достигается посредством как сравнительно простых форм общения, так и с помощью условных рефлексов. Примеры этих четырех структур колоний даются ниже.

Сущность организменных колоний усложнена их двоякой природой. Организмом является и член колонии — зооид — и сама колония, хотя эти две категории животных почти не сопоставимы между собой, как несопоставимы тканевая клетка и само многоклеточное. Такая двойственность природы колонии привела к двум точкам зрения на ее сущность: 1) целостностью является зооид, а колония — только форма существования совокупности зооидов и 2) целостностью является именно колония, а зооиды — лишь элементы этой целостности, подчиненные ей.

В середине прошлого века, когда обнаружилось клеточное строение всех животных, встал вопрос, что является организмом: клетка многоклеточного или само многоклеточное? Наука решила этот вопрос диалектически. Многоклеточное животное — это организм более высокого уровня индивидуальности, а его клетки — организмы более низкого уровня индивидуальности, притом организмы подчиненные и тем как бы усеченные в своих признаках. Вопрос о соотношении колонии с ее зооидами решается аналогично. Колонии — организмы более высокого уровня индивидуальности, чем зооиды (усеченные организмы, подчиненные деятельности колонии).

Уже давно в зоологии применяют 3 принципиально различающихся между собой уровня индивидуальности: 1) одноклеточные, 2) одиночные метазои, 3) колонии метазоев. Насколько природа колонии отличается от свойств зооида покажем на примере сифонофоры (тип кишечнополостных). Сифонофора состоит из различных по форме и функциям зооидов, которые преобразовались в ее органы (см. рис. 5). И это не образное сравнение, а существо явления. Зооиды настолько удалились от своего первоначального вида, что трудно увидеть в специализированном органе его прообраз в форме зооида. Таковы плавательный пузырь и плавательные колокола, питательные и половые зооиды, а также другие органы сифонофоры, которые произошли от зоо-

идов. Особенно важно здесь то, что до сих пор наука не ответила на вопрос о происхождении некоторых таких органов. То ли они произошли от медузоидной¹ формы, то ли от полипоидной, а может быть, являются частью органа или самостоятельным органом, который образовался из части зооида, а остальная его часть редуцировалась. Как видим, колония несравненно сложнее зооида уже потому, что зооиды входят в ее состав.

Широко распространено мнение, что колонии метазоев проще, чем сами зооиды. Здесь налицо явное недоразумение. Колония не может быть проще зооидов, так как она включает в себя всю их сложность — и не одного, а многих. Да еще она добавляет к этой сложности свою целостность, как существа более высокого уровня индивидуальности.

Нельзя забывать, что в колонию метазоев входят все клетки зооидов и что чем сложнее построен из клеток зооид, тем сложнее и колония. Неправомочно сравнивать колонию метазоев с отдельными метазоями, как неправомочно сравнивать само многоклеточное животное с его клеткой. Колонии метазоев несравнимы с отдельными метазоями именно в силу своего более высокого уровня индивидуальности.

Эволюция животных от одного уровня индивидуальности к другому происходила постепенно. В этом смысле даже зачаточные формы более высокого уровня индивидуальности (например, скопления простейших животных, заключенных в одну общую слизистую массу) принято относить к колониям. Затем некоторые колонии простейших настолько усложнились, что их относят к многоклеточным животным. Подобное наблюдается и с метазоями. Они образуют колонии разной степени развития. Большинство ученых согласно относят часть колоний уже к самостоятельным организмам более высокого (третьего) уровня индивидуальности, а другую часть — лишь к зачаткам таких организмов. Однако границы тех и других еще не установлены. Совершенно неясно, с какого момента нужно колонию переводить в ранг животного третьего уровня. Но ясно другое — любая форма колониальности многоклеточных уже отме-

¹ Медузоид — подобный медузе половой зооид; полипоид — подобный полипу соматический зооид.

чается как их важнейший признак, отличающий колониальных метазоев от одиночных.

В литературе встречается и частный спорный вопрос. Безусловно всеми принятый за целостное животное страшный паразит — ленточный червь — одни ученые признают одиночным (метазооном), а другие — колонией члеников (зооидов)¹. Этот спор ведется уже сто лет с переменным успехом. Развитие биологии позволяет надеяться на его скорое разрешение. Пока же обе точки зрения равноправны. Поэтому читатель может выбирать любую.

Ознакомление с колониями метазоев имеет большое значение для более глубокого представления об эволюционном процессе. В популярной литературе эволюцию рассматривают лишь как усложнение на одном уровне. Даже переход из одноклеточного состояния в многоклеточное не получает достаточного освещения. Правильнее же эволюцию представлять ступенчатой. Одноклеточные развивались на своем уровне, но некоторые виды перешли на следующий уровень, стали многоклеточными. Одно направление стало наиболее процветающим — метазои. Но и они развивались не только на своем уровне, но многие виды в разных типах перешли на третий уровень индивидуальности, стали колониями метазоев. Не исключено, что были и другие переходы с уровня на уровень, но все это еще мало исследовано. Четвертый уровень (колонии колоний) был косвенно описан В. Н. Беклемишевым. Некоторые ботаники насчитывают у цветковых растений до 6—7 уровней индивидуальности². Здесь есть над чем подумать каждому биологу.

Ступенчатость эволюции привела к иерархически сложным организмам. Сифонофора непосредственно состоит из кормидиев (малых колоний), кормидий — из зооидов, а зооид состоит из клеток. Согласно некоторым новым теориям, еще далеким от общего признания, клетка сама состоит из частей, которые когда-то произошли от прокариотов (безъядерные бактериоподобные существа). Примерами подобных иерархических

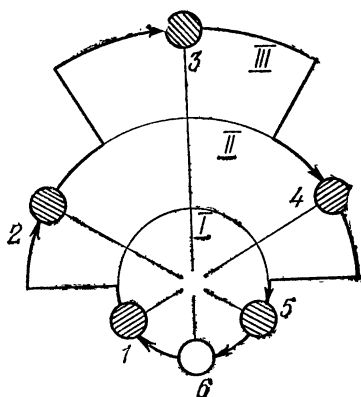
¹ См. В. Н. Беклемишев. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., «Наука», 1964.

² См. А. П. Хохряков. Закономерности эволюции растений. Новосибирск, «Наука», 1975.

структур богато человеческое общество. Крупный город состоит из районов, район — из кварталов, квартал — из домов, а дом — из квартир. Вот на такую сторону эволюции и обращено внимание в данной брошюре. Тем более, что в школьных учебниках и пособиях по биологии колониям почти не уделено внимания.

Пренебрежение организменностью колоний привело к тому, что в широкой литературе все подцарство метазоев рассматривается как одноуровневое. Между тем существуют крупные таксоны, которые целиком состоят только из колоний. Таковы все обширные типы губок, мшанок, почти весь тип кишечнополостных. Также полностью колониальны отряд термитов и семейство муравьев. По несистематическим категориям подцарство метазоев состоит из трех групп: 1) одиночные метазои, 2) колониальные метазои (зооиды) и 3) колонии метазоев, как целостности более высокого уровня — *полизооидные существа*. Недооценка индивидуальности колоний обедняет представление о творческих возможностях эволюции. Поэтому познакомимся с основными особенностями колоний метазоев, начиная с губок и кончая млекопитающими.

Рис. 2. Диаграмма фаз жизненного цикла колонии метазоев как организменной целостности (полизооидного существа) третьего уровня индивидуальности: I — уровень одноклеточных; II — уровень многоклеточных; III — уровень колоний многоклеточных (полизооидные); 1 — зигота; 2 — многоклеточный зародыш колонии (личинка зооид и зооид, ооид, самка-основательница, родительская пара); 3 — колонии метазоев (полизооидное); 4 — зооид как генеративный орган колонии метазоев, иногда свободноживущий; 5 — гонии; 6 — гаплоидные половые клетки.



**Колониальность метазоев
и способ роста (полимеризация) колоний**

Тип (либо низшая категория)	Колониальность	Полимеризация
Губки	Тканевая	Бесполая
Кишечнополостные	Тканевая	Бесполая
Гребневники	Отсутствует	
Плоские черви		
Цестоды	Тканевая	Бесполая
Первичнополостные черви		
Коловратки	Биокосная	Однополая
Камптозои	Тканевая	Бесполая
Немертины	Отсутствует	
Кольчатые черви		
Полихеты и олигохеты	Тканевая	Бесполая
Форониды	Биокосная	Бесполая
Мшанки	Тканевая	Бесполая
Плеченогие	Отсутствует	
Моллюски	»	
Первичнотрахейные	»	
Членистоногие		
Корнеголовые ракообразные	Тканевая	Бесполая
Насекомые	Инстинктивная	Одно- и двухполая
Иглокожие	Отсутствует	
Щетинкочелюстные	»	
Погонофоры	»	
Полухордовые		
Рабдоплевро	Тканевая	Бесполая
Цефалодискусы	Инстинктивная	Бесполая
Оболочники	Тканевая	Бесполая
Головохордовые	Отсутствует	
Позвоночные		
Млекопитающие	Условнорефлекторная	Двуполая

Более высокий уровень индивидуальности колонии сравнительно с метазоями требует относить к высшей фазе жизненного цикла именно колонию, а не зооида. Высшей фазой жизненного цикла муравьев служит их колония — например, всем известный большой муравейник столь полезных рыжих лесных муравьев. Высшей фазой онтогенеза сифонофор является не зооид, а их колония из многочисленных и разных по форме зооидов, объединенных в кормидии. Характеристика вида без учета всех фаз жизненного цикла оказывается не-

полной¹. Особенно это относится к выделению в цикле развития такой фазы, как колония. Поэтому на рис. 2 приводятся основные фазы их жизненного цикла: от зиготы до колонии (восходящее направление цикла) и от колонии до гаплоидных половых клеток (нисходящее направление цикла),

Колониальность распространена по типам метазоев крайне неравномерно (см. таблицу). В рубрике «колониальность» отмечен факт ее существования в таксоне и структура колонии согласно рис. 1. В последнем столбце таблицы указан способ роста колонии на основе умножения ее зооидов. Развитие колонии связано с недоведенным до конца (до расхождения дочерних организмов) размножением. Такую особую форму размножения, которая ведет не к расселению дочерних организмов, а к росту и развитию колонии, удобно называть полимеризацией. Полимеризация бывает бесполой (точнее вегетативной), однополой (партеногенез), двуполой и комбинированной из однополого и двуполого незавершенного размножения. Все разнообразие структур колоний не отражено в таблице. Отмечена лишь характерная структура. Например, в типе оболочников зооиды по-разному связаны между собой в колониях: пиромомы связаны студенистым веществом (биокосная колония), а многие синасцидии — своими тканями (тканевые колонии). Ограничимся лишь наиболее показательными признаками колоний. Увлекательные подробности колониальной жизни тоже опустим. Их можно найти в рекомендованной литературе. Уделим главное внимание целостности колоний, так как именно это наименее освещено в популярной литературе.

¹ См. Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов и А. В. Яблоков. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969.

Органические колонии

Наивысшими степенями целостности и органической индивидуальности обладают в животном мире те формы, которые представлены или, по крайней мере, на определенном этапе эволюции были представлены самостоятельными организмами. Таковы клетки, многоклеточная особь и кормус (колония многоклеточных особей).

А. Г. Кнорре

Колония без зооидов (губки)

Природа колоний самых простых многоклеточных оказалась очень сложной. В течение многих десятков лет в науке ведется спор по самым фундаментальным вопросам структуры губок: отдельный экземпляр губки — это колония или одиночное многоклеточное; есть ли зооиды, или их нет; если есть, то что считать за зооид? Сто лет назад Э. Геккель показал колониальное иерархическое строение губок. А на стыке века минувшего и нынешнего стала преобладать теория Э. Минчина, принимавшего губку только за одиночное многоклеточное. В настоящее время в отечественной литературе наиболее распространен взгляд, что многоустьевые губки, а их огромное большинство, — это колонии. Чтобы понять причины спора, а может быть, и принять в нем участие, познакомимся с некоторыми загадками структуры губок.

Губкой принято называть всю ее массу, независимо от того, считают ли губку одиночным животным или колонией. Причина этого необычна для всех метазоев — у губок (хотя размер их может достигать одного метра, а иерархическое строение очень высокой степени) нет различимых зооидов. Общая причина этого заключается в примитивности (отсутствие дифференцированных тканей и обособленных органов) губок. Их структура очень простая. Образно выражаясь, душой губки, ее биологической сущностью служит жгутиковая камера. Это пузырек, выстланный изнутри хоаноцитами

(жгутиковыми клетками). Подобные пузырьки находятся в бесструктурной студенистой мезоглее, а покровный слой — эктосома (ведь губки — двухслойные животные), располагается снаружи, отграничивая губку от внешней среды. Жгутиковая камера является необходимым структурным элементом всех губок — от самых простых до самых сложных. Сложность губок зависит от количества и иерархии расположения их жгутиковых камер. Никаких других структур, построенных из клеток и несущих соматическую функцию, в губках нет, если пренебречь всем второстепенным (рис. 3).

Жгутиковая камера может быть принята за абсолютный элемент структуры губки. Без жгутиковых камер губок нет. Нет губок и с одной камерой, если не считать мимолетную стадию молодой губки — олинтус класса известковых. Все взрослые губки имеют множество камер. Одни исследователи считают, что подобием зооида у губок служит система жгутиковой камеры с прилегающей мезоглеей и расположенными в ней каналами. Другие за его подобие принимают часть многоустьевой губки с одним устьем и выходящими к нему каналами. Вторая точка зрения, на наш взгляд, содержит внутреннее противоречие. По мере усложнения губки к одному устью выходят разные по иерархической сложности системы жгутиковых камер, т. е. участок губки с одним устьем обычно далеко не элементарен и в этом участке опять можно искать зооидов.

Согласно онтогенезу современных известковых губок

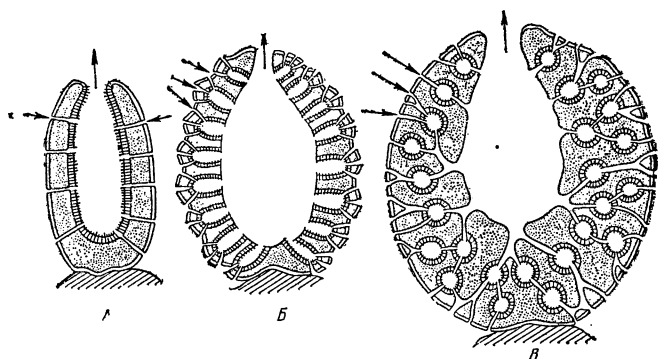


Рис. 3. Три типа канальной системы губок: а — аскон; б — сикон; в — лейкон

можно предположить, что исчезнувший метазоон губок был подобен олинтусу — молодой современной губке. Из рис. 3 видно, что олинтус — это жгутиковая камера, живущая самостоятельно. Вот по этой причине и принимают некоторые биологи жгутиковую камеру за зооид сложной губки. Однако размножение жгутиковых камер мало общего имеет с полимеризацией зооидов в колониях более совершенных животных. Рассмотрим с этой точки зрения губки со сложной системой жгутиковых камер. Развитие олинтуса приводит к одной из двух структур известковых губок: 1) удлинение и разветвление жгутиковой камеры дает жгутиковую трубку — простую или разветвленную; это тип канальной системы аскон, 2) жгутиковая камера уменьшается и умножается, группируясь иерархически — системы сикон и лейкон.

Губки с канальной системой аскон составляют наиболее примитивный отряд. Они мелкие. Их можно уподобить одному разросшемуся олинтусу. Отношение молодой губки (олинтуса) ко взрослой одноустьевой системе аскон можно уподобить отношению одноклеточного и неклеточного организма у сифоновых водорослей. Этот отряд губок можно принять за неззоидных метазоев или за один крайне разросшийся зооид. Ветвистая и переплетающаяся трубка аскона иногда образует сетчатые поверхности за счет внешнего срастания трубок.

Канальная система аскон кроме «сифонального» испытывает еще одно усложнение. Одноустьевой аскон, как сложная система трубок с одним-единственным выходом, обычно разрастается и переходит в многоустьевой аскон. Жгутиковая трубка получает несколько, а то и много, выходов во внешнюю среду. Однако морфофункциональная целостность и характерная форма многоустьевого аскона позволяет относить его к колониям одноустевых асконов. Такова вторая форма губок. Многие биологи принимают многоустьевой аскон за одиночное многоклеточное, другие относят его к колониям.

Второе направление усложнения олинтуса в онтогенезе известковой губки осуществляется благодаря многочисленным впячиваниям тела жгутиковой камеры. При этом каждое впячивание дает новую жгутиковую камеру, которая своим устьем выходит уже не во внеш-

нюю среду, а в общую полость всей сложной губки — сикона. Если в олинтусе и асконе хоаноциты (хоаносома) располагаются в один слой, то в сиконе такой слой образуют многочисленные жгутиковые камеры, вкрапленные в мезоглею. Внешне сикон подобен олинтусу. Геккель принимал сикон за колонию олинтусовидных предков губок. Теперь принято рассматривать жгутиковые камеры сикона как подобие его органа незооидного происхождения. Но при этом не учитывается, что жгутиковая камера — не просто орган; в ней заключено все существо губки. Такова третья форма губок — одноустьевой сикон (рис. 4).

Примитивность губок приводит к тому, что дочерняя губка при недоведенном до конца почковании (полимеризация) не просто разрастается, а нацело срастается с материнской. Так образуются многоустьевые губки канальной системы сикон. Одни относят их к колониям, т. е. к существам более высокого уровня индивидуальности, а другие принимают их за внутренне усложнившихся одиночных метазоев. Против последнего свидетельствует один факт. Слияние зооидов в одну общую массу наблюдается в природе еще только у кораллов (меандрины). Но они безоговорочно рассматриваются как колонии. Как видим, сущность этой четвертой фор-

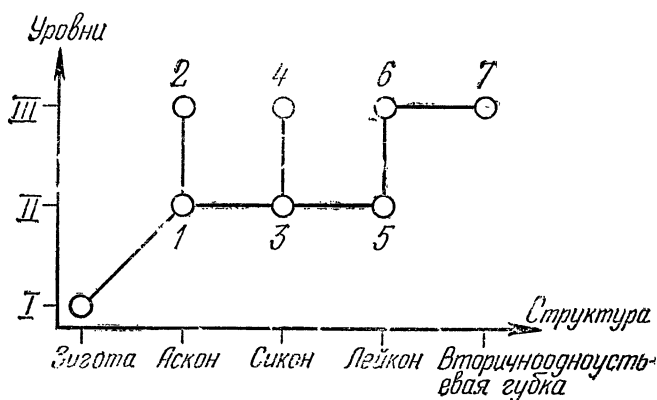


Рис. 4. Схема усложнения структуры губок: I — зигота; II — многоклеточное; III — колония многоклеточных; 1 — одноустьевой аскон; 2 — многоустьевой аскон; 3 — одноустьевой сикон; 4 — многоустьевой сикон; 5 — одноустьевой лейкон; 6 — многоустьевой лейкон; 7 — вторичноодноустевая колония лейконов

мы губок — многоустьевого сикона — еще не ясна. Но придержимся мнению В. Н. Беклемишева и отнесем ее к более высокому уровню, чем одноустьевой сикон.

Основная масса видов известковых губок — это лейконоидные структуры. Схематично наиболее примитивный лейкокон изображают в виде бокаловидной одноустьевой губки, стенки которой включают слой мезоглеи с сиконоидными гроздьями жгутиковых камер. Развитие лейкона описывают как радиальное впячивание отдельных участков хоаносомы сикона. Принцип образования лейкона из сикона подобен принципу образования сикона из олинтуса. В лейконе сохраняются жгутиковые камеры со всеми их атрибутами: одно выходное отверстие, подобное устью олинтуса, и многие поры. Такова пятая форма губок — одноустьевой лейкокон (см. рис. 4).

Наиболее распространены, особенно в высших классах губок, многоустьевые лейконы — шестая форма губок.

Строгая иерархия структуры лейкона (лейкон состоит из сиконоидных гроздей жгутиковых камер, гроздь состоит из самих жгутиковых камер, подобных олинтусу) — это не последнее усложнение губок. Впячивания хоаносомы лейкона приводят к образованию как бы лейконоидных комплексов, которые, в свою очередь, испытывают подобные впячивания. За системой лейкокон следуют более сложные системы. Такое многоступенчатое усложнение свойственно только губкам, но встречается при эволюционном развитии некоторых органов, например легких.

Многоустьевая губка в форме бокала иногда развивается в одноустьевую губку посредством сужения верхнего отверстия и превращения его в устье. Уровень индивидуальности при этом, конечно, не меняется. Новая одноустьевая губка отличается от предшествующей многоустьевой формы лишь улучшением оформления, большей интеграцией. Эволюционный путь такой губки состоит из трех этапов: 1) одноустьевая губка (аскон, сикон или лейкокон), 2) колония таких губок в виде многоустьевой губки, что позволяет отнести ее к более высокому уровню индивидуальности, 3) полностью индивидуализированная, вторичноодноустьевая колония того же более высокого уровня. Такова седьмая форма усложнения губок.

Восьмая форма усложнения губок — группа мало

связанных между собой одноустьевых губок. Ее обычно тоже называют колонией. Например, такие срастания отмечают у рода сикон класса известковых губок, но это иная колониальность, нежели рассмотренная выше. Она требует другого термина. Подобная срастковость встречается и у асцидий, хотя там такую группу многоклеточных не называют колонией.

Итак, в водной среде можно встретить различные фазы развития губок: живчики, мерцательные личинки, послеличиночные стадии развития молодой губки (олинтус у известковых), внешние и внутренние почки после их отделения от материнского организма, взрослые губки разных размеров, вследствие потенциальной неограниченности их роста. Последние имеют восемь форм: 1) одноустевой аскон, 2) многоустевой аскон, 3) одноустевой сикон, 4) многоустевой сикон, 5) одноустевой лейкон, 6) многоустевой лейкон, 7) вторичноодноустевой лейкон, 8) группа одноустевых губок, мало связанная между собой. Весь ряд форм встречается только у известковых губок. Остальные классы не имеют первых, самых простых форм.

Разные формы усложнения губок затрудняют их исследование, вызывая противоположные объяснения у различных школ спонгиологов. В то же время губки представляют благодатный материал для исследования многих общепаразитических вопросов, связанных с колониальностью и уровнями индивидуальности. Возможно, что олинтусоидная жгутиковая камера является подобием зооида, а ряд усложнения аскон — сикон — лейкон есть особый путь развития колониальности, отличный от обычного, путь специфичной, внутренней полимеризации, близкой к полимеризации органов, подробно исследованной В. А. Догелем.

Разнообразные колонии (кишечнополостные)

Изучение колоний кишечнополостных животных, как организменных целостностей, позволяет уточнить представление о жизненном цикле и снять налет таинственности со странного явления «чередования поколений».

Колонии кишечнополостных предельно разнообразны по величине, форме и организации (рис. 5 и 6). Тип кишечнополостных — это царство колоний. А ведь из

кишечнополостных произошли все высшие типы, т. е. первично- и вторичноротые. Причем эти типы — трехслойные, а кишечнополостные — двухслойные. Естествен вопрос — из чего возникли трехслойные животные: из одиночных животных (метазоонов) или из их колоний, точнее, личинок этих колоний (явление неотении)? Известно, что личинка сифонофор (гидроидные) представляет собой существо более сложное, чем радиально-симметричное двухслойное кишечнополостное. В ней в зачатке представлены и пневматофор (плавательный пузырь), и нектофор, и гастрозоиды. А в целом эта ли-

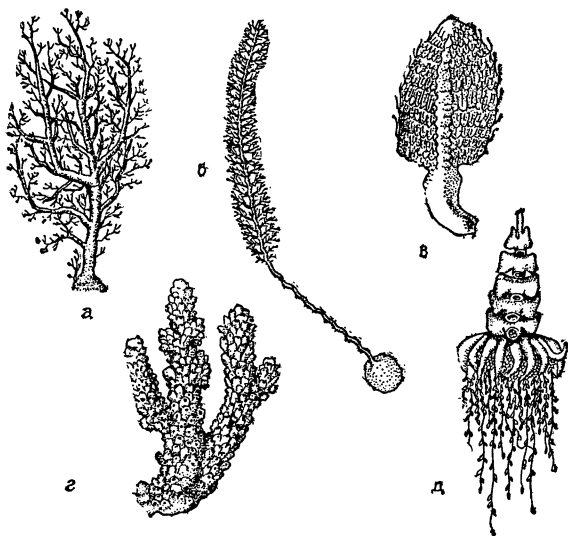


Рис. 5. Колонии кишечнополостных: а и б — гидроиды; в — морское перо; г — коралловый полип; д — сифонофора

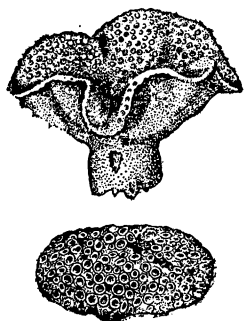


Рис. 6. Экологическая изменчивость колонии: литоральная (наверху) и сублиторальная (внизу) формы мадрепорового коралла одного и того же вида

чинка (сифонула) уже билатеральная, как и все трехслойные животные. Все это заставляет призадуматься о путях эволюционного формирования двусторонне-симметричных животных, когда на пути от радиально-симметричных кишечнополостных встал заслон из их колоний. Но эти вопросы еще не поставлены в повестку дня науки.

Колонии кишечнополостных обычно размножаются отпочковыванием или выпочковыванием половых зооидов или целых кормидиев, в состав которых входят половые зооиды. Но иногда колонии делятся, как амебы. Отпочковывание кормидиев у сифонофор несколько напоминает стробиляцию¹ ленточных червей. Последовательно, начиная от плавательного колокола, возникают все новые кормидии в составе гастрозоида, полового полипа и других специализированных зооидов. Такой кормидий у каликофорид отпочковывается и ведет самостоятельную жизнь как маленькая колония. Половой зооид кормидия после откладки яиц отмирает, но может неоднократно заменяться новым. Таких кормидиев сифонофора каликофориды отделяет множество. В прошлом веке ученые, находя в море эти кормидии, принимали их за самостоятельные колонии. Лишь потом выяснилось, что это не самостоятельные животные, а своеобразные органы размножения колонии.

Колония, которая непосредственно состоит из кормидиев, а не зооидов, представляет собой организм четвертого уровня индивидуальности. При этом кормидий выполняет две функции. Во-первых, он функционирует как часть колонии, осуществляя соматическую деятельность, например питание посредством кормидиальных гастрозоидов. А во-вторых, кормидий — это орган размножения колонии. Жизненный цикл такой сверхколонии имеет две лишние фазы по сравнению с простой колонией: фазу кормидиальной колонии и фазу ее органа размножения — кормидия, которых нет у простых колоний третьего уровня индивидуальности. В итоге наблюдаются восемь фаз: 1) зигота, 2) личинка зооида (планула), 3) личинка колонии (сифонула или каликонула), когда первичные осевые градиенты заменяются

¹ Стробиляция — развитие членистого строения путем недоконченного до конца поперечного деления; нектофор — плавательный колокол; гастрозоид — питающий зооид.

на многоосевые, колониальные, 4) кормидиальная колония, как индивидуальность четвертого уровня, 5) кормидий, 6) гонофор, 7) гонии, 8) гаплоидные половые клетки.

Самостоятельно живущие кормидии и медузы выполняют в жизненном цикле кишечноротовых функцию размножения колонии как целого. Это одна из форм внутривидового возрастного полиморфизма. Во внешней среде можно встретить все указанные выше фазы, кроме гониев. И каждая фаза может рассматриваться как животное данного вида. А взрослым во всех случаях является колония. Потомством колонии кишечноротовых является только колония, а кормидиальной колонии — кормидиальная колония. Но как не принято считать за потомство хотя бы млекопитающего его яйцеклетки и сперматозоиды, так же нельзя относить медузы и кормидии к разряду потомства. Они лишь органы размножения. Поэтому в понятие поколений можно включить лишь животных одного уровня, т. е. материнскую и дочернюю колонии, но никак не их органы размножения и не их зародыши. Этим самым снимается вопрос о чередовании поколений у кишечноротовых. А теперь еще раз вернемся к медузе.

Существуют две точки зрения на гидромедузу. «Медуза эта не является самостоятельным организмом, а лишь звеном жизненного цикла гидроидного полипа»¹. Поясним эту мысль. Почкование полипа дает колонию, с которой он нераздельно связан, а медуза лишь одна из фаз возрастного полиморфизма, подсбная и зиготе, и гаплоидным половым клеткам при внешнем оплодотворении. Это подтверждается тем, что во многих колониях гидромедуза давно перешла из свободноплавающего состояния в прикрепленное — в генеративный орган колонии (медузид, гонофор, споросак). Медуза в онтогенезе образуется не как потомок материнской медузы, а как часть колонии. Да и от медузы происходит не дочерняя медуза, а полип, зародыш колонии.

С противоположной точки зрения медузу рассматривают как полноценный метазоон, ибо она независима. Однако и в этом случае оговаривается, что исторически медуза переходит в орган, прикрепленный к колонии. К сожалению, в данном случае пренебрегают существова-

¹ Курс зоологии, т. I, с. 119. М., «Высшая школа», 1961.

нием фазы колонии. Если же признавать целостность колонии, то медуза окажется организмом, несущим функции органа другого организма, но более высокого уровня индивидуальности. В этом ее особенность как организма.

Одиночное животное или колония зооидов (цестоды)?

После распространения клеточной теории в середине прошлого века бельгийский биолог Бенеден высказал мысль, что сколекс (головка) ленточного червя цестоды — это бесполой зооид, который путем поперечного деления шейки дает начало стробилилярной колонии половых зооидов — члеников червя. Стробилилярно-зооидная теория стала господствующей в прошлом веке. Затем большинство зоологов отказалось от нее. В настоящее время существуют две точки зрения на цестод: 1) цестода — организм второго уровня, а ее членики — органы многоклеточного, 2) цестода — организм третьего уровня, а ее членики — зооиды. Последняя идет от Бенедена к В. Н. Беклемишеву и довольно распространена среди советских биологов. Рассмотрим ее на примере наиболее обширного отряда цепней (рис. 7).

Возможность колониальности у цестод следует из общего положения, что умножение целых больших отделов тела в большинстве случаев является результатом недоконченного до конца бесполого размножения (полимеризации) зооида. Стробила цестоды подобна стробиле сцифистомы (кишечнополостные), которую обычно считают колонией. Одним из

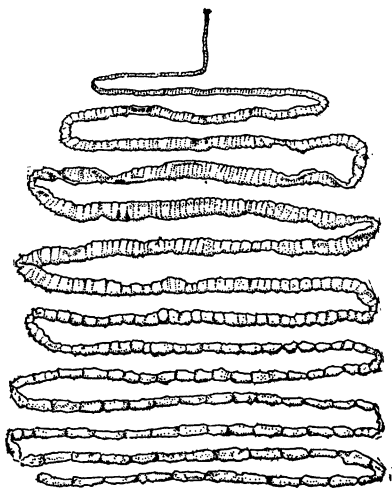


Рис. 7. Бычий солитер (цепни)

доказательств колониальности цестоды служит известная самостоятельность членика, когда он отделяется от стробилы (большинство видов цепней).

В жизненном цикле бычьего цепня наблюдаются фазы: 1) зигота, образующаяся внутри членика, 2) онкосфера, цистицерк и финна, как разные стадии развития личинки колонии, 3) цепень, возникающий из финны при попадании ее в кишечник главного хозяина, 4) членик, половой зооид цепня, уровень индивидуальности которого равен уровню онкосферы и цистицерка, а направление развития — обратное, 5) гонии членика и 6) половые клетки. Явные этапы размножения — это отрыв члеников и выход онкосфер из членика. Латентные (скрытые) этапы размножения — множественное воспроизводство члеников, множественность яиц в каждом членике. Латентные этапы — это закладка и развитие потомства внутри матери.

Среди цестод встречаются временные колонии на стадии личинки. В одних случаях это разветвленная колония, в других — многоголовая личинка, в третьих — система общеколонийного столона, на котором вырастают стебельки с головками личинок. Это лишь попытка образовать колонию, которая ограничивается личиночным подуровнем. Примером такой колонии служит эхинококк. Взрослые цестоды представляют собой колонии иного типа — стробилы.

Другая группа ученых рассматривает образование члеников как простое усложнение тела червя, вроде увеличения числа позвонков у змей сравнительно с их предками. Подробности можно найти во многих книгах. Добавим, что за зооидную теорию говорит еще одна любопытная аналогия. Паразитический панцирный жгутиконосец гаплозоон (простейшие) состоит из одной условно передней соматической клетки и многих генеративных клеток, образующих подобие стробилы с отрывающимися клетками. Гаплозоон нельзя признать за одну клетку. Он — многоклеточное простейшее, согласно А. В. Иванову. Аналогично и ленточный червь может быть подобен многозооидному существу. Решение этого спора зависит от выяснения ряда других более общих вопросов, которые все больше привлекают внимание исследователей.

Свойство всех колоний, имеющих форму стробилы, — это тесное единство зооидов и их непрерывное образо-

вание и отделение. Поэтому стробиллярная колония существенно отличается от других форм организменных колоний. Напрашивается вывод, что, может быть, колониальность многоклеточных шла различными путями. Такое дифференцированное понимание колониальности, видимо, может сблизить две противоположные точки зрения на цестоду: это иная колония, чем у гидроидов и многих более высокоорганизованных животных.

Колонии коловраток подобны колониям высших типов

Принято отмечать колониальность коловраток (первичнополостные черви), хотя далеко не всеми биологами. Колониальных видов у коловраток немного. Их колонии самочные. Самцы появляются лишь временами, подобно трутням. Количество самок в колонии колеблется от десяти до тысячи. Размер колонии не превышает 5 мм. Коловратки обладают постоянством клеточного состава, отчего бесполое размножение почкованием у них отсутствует. Познакомимся с колониями коловраток на примере двух семейств: флоскулярид (род *ляцинулярии*) и конохилид (род *конохилусы*).

Сидячая колония *ляцинулярия* флоскулеза состоит из нескольких сотен, а в период двуполого размножения — из нескольких тысяч самок, объединенных общеколониальной студенистой массой. Самки колонии откладывают партеногенетические яйца в эту массу. Вскоре после выхода из яиц молодые коловратки большими группами покидают колонию и начинают вести свободноплавающий образ жизни стайей. Они дружно держатся вместе, хотя быстро и разнообразно движутся. Такие генетически однородные стаи — новый вид общности, который в филогенетически более ранних классах не встречается.

Стадия стаи длится у молодых коловраток недолго. Стая распадается на группы (пачки), в которых коловратки сцепляются ресничками ноги и клейкими выделениями желез. Все пачки стаи оседают на дно друг возле друга, прикрепляются к субстрату и обволакиваются общим студенистым веществом.

В этой колонии флоскулеза поражает многое. Колония растет за счет полового размножения коловраток

(партеногенез), что предопределяет отсутствие тканевой связи между многоклеточными сочленами. Колония имеет стадию развития в форме стаи, т. е. дистанционной структуры, что подобно роям общественных насекомых. Взрослая колония, будучи единым морфо-функциональным целым, связана лишь биокосно. Размножение колонии как целого заключается в ее распаде на группы молодых коловраток, что подобно образованию молодых колоний вольвоксов (зеленые водоросли) внутри материнской колонии.

Свободноплавающая колония ляцинулярия измайловиензис закладывается самкой-основательницей, подобно муравьиной колонии. Самка-основательница выходит из покоящегося оплодотворенного яйца. Она обволакивается студенистой массой и откладывает в нее партеногенетические яйца. Из яиц возникает первое поколение самок, которое остается при основательнице и тем создает колонию внутри общего студенистого чехлика. Первое дочернее поколение само начинает откладывать партеногенетические яйца, чем обеспечивает рост колонии за счет второго поколения. Новые поколения образуются и становятся все многочисленнее, так как каждая дочерняя самка тоже откладывает несколько яиц. Яйцевидная свободноплавающая колония полярна: вдоль ее оси на одном полюсе находятся самые молодые коловратки, а на другом — самые старые, отмирающие. Молодые коловратки свободно перемещаются внутри студенистой массы. Колония может жить весь теплый сезон, а жизнь самок ограничена 2—3 неделями.

Жизненный цикл колонии коловраток измайловиензис проходит следующие фазы: 1) оплодотворенное, покоящееся яйцо; 2) партеногенетическая самка-основательница, подобная оозоиду; 3) самочная колония, как структура третьего уровня индивидуальности; 4) половая самка, возникающая в колонии и выполняющая роль органа размножения колонии; 5) гонии, образующиеся в половой самке; 6) половые клет-

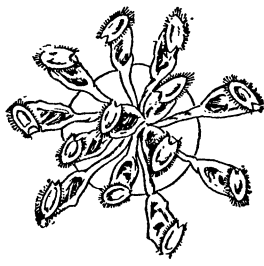


Рис. 8. Колония коловраток конохилус уникорнис

ки (женские и мужские), возникающие соответственно у половых самок и у самцов. Такой жизненный цикл колонии напоминает цикл развития колонии муравьев.

Свободноплавающая колония конохилус уникорнис состоит из двух-трех десятков коловраток, радиально выступающих из студенистой массы, в центре которой соединены их ноги (рис. 8). Молодые коловратки постепенно группируются внутри материнской колонии, в подобные ей дочерние шаровые колонии. Дочерние колонии покидают материнскую, которая погибает.

Факт существования колоний у коловраток раздвигает границы органических колоний в сторону дистанционных, расширяет наше представление об организменных колониях вообще. Они могут возникать и в результате полового (партеногенез) размножения их сочленов и на основе только биокосной связи их зооидов и даже на основе дистанционной связи (стая молодых коловраток), причем дистанционная и органическая формы колонии могут взаимно переходить друг в друга как стадии онтогенеза колонии. Органическая и дистанционная колонии представляют собой, на примере коловраток, две разные формы одной сущности — организменной структуры третьего уровня индивидуально-

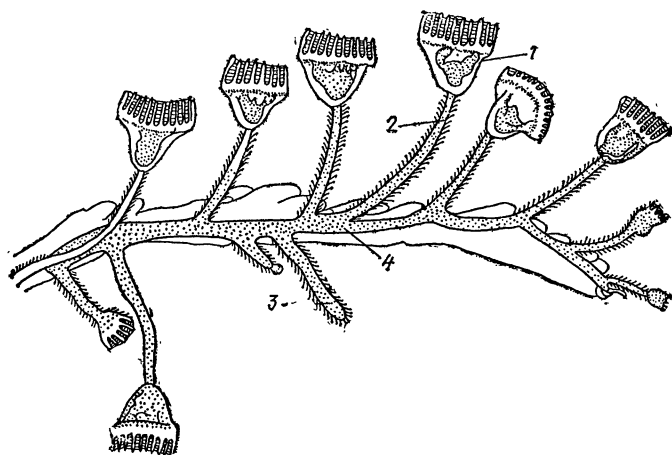


Рис. 9. Колония камптозоев: 1 — чашечка, 2 — стебелек, 3 — почка, 4 — столон

сти. Дистанционные колонии могут возникнуть только у высокоорганизованных многоклеточных. Элементы дистанционной колонии, встречающиеся у коловраток, но отсутствующие в других классах червей, показывают большую эволюционную подвинутость коловраток.

Колонии почти независимых зооидов (камптозон)

Камптозои (тип или класс по другой классификации) — это признанные колониальные животные, прикрепленные к столону стебельком, на котором расположена чашечка, включающая все основные органы животного. Она восстанавливается из стебелька при ее естественном отмирании или повреждении. Колонии живут несравненно дольше зооидов, которые почти независимы от нее в своих отправлениях и движениях, сгибания, но зооиды восстанавливаются почкованием столона, который является основой колонии. Зооиды выпочковываются либо только на столоне, либо также и на стебельках (рис. 9). Жизнедеятельность колонии камптозоев напоминает колонии лептолид (гидроиды).

Жизненный цикл колонии камптозоев проходит фазы: 1) зигота; 2) личинка, которая сначала развивается внутри выводковой камеры самки, затем — как свободноплавающая с небольшим радиусом расселения и, наконец, как прикрепленная к субстрату и превращенная после метаморфоза в зооида; 3) начальная форма колонии (зооид с развивающимся столоном и почками на нем) и взрослая колония из зооидов разного пола или одинаковых гермафродитных; 4) орган размножения колонии — взрослая самка, или гермафродитный зооид, который служит и соматической частью колонии между периодами полового размножения. Бесполое размножение зооидов ведет только к росту колонии, т. е. является полимеризацией. Пятая и шестая фазы цикла — образование гониев и половых клеток.

Сравнение высокоорганизованных колоний у кишечнополостных животных с примитивной колониальностью типа камптозоев, которые стоят выше кишечнополостных, показывает, что высота организации колонии не имеет прямой связи с эволюционной подвинутостью типа. Независимость физиологии зооидов камптозоев не мешает относить их к колониальным животным.

Последний отзвук линейных колоний (полихеты)

В литературе не всегда отмечают, что сегментированные высшие черви (аннелиды) иногда сами образуют колонии. Между тем в классах полихет и олигохет встречаются полноценные колонии. Пренебрежение ими, возможно, объясняется их недолговременностью: продолжительность жизни колонии меньше, чем составляющих их полихет и олигохет.

Семейство силлид (полихеты) включает колонии, наиболее характерные для всего типа. Длина их в среднем составляет около 10 см. Червь мирианида (силлиды) бесполой, как полип сцифистома (кишечнополостные) или сколекс цестод, и почкуется линейно (рис. 10). Почкование идет в задней части червя по типу стробиляции.

Цикл развития мирианид характерен для полизоидных. Зигота образуется в результате внутреннего оплодотворения. Развитие эмбриона происходит в выводковой сумке. Молодые силлиды, пройдя две личиночные стадии, прорывают стенку выводковой сумки и опускаются на дно, а мать погибает. Они бесполой до конца своей жизни, уподобляясь полипу. Почкование мирианид происходит на дне. Цепочка мирианид триморфна: 1) большой бесполой материнский червь, подобный оозоиду, 2) и 3) раздельно-половые мелкие дочерние черви. Последние становятся как бы органами размножения колонии, но живут самостоятельно, подобно медузам. Триморфная цепочка мирианид является наиболее сложной структурой в жизненном цикле червя, т. е. взрослым организмом третьего уровня индивидуальности. Нисходящая часть жизненного цикла продолжается от половых мирианид к их гониям и половым клеткам.

У некоторых форм имеет место почкование как самостоятельная (не связанная с половым размножением) форма бесполого размножения.

У других силлид почкование усложнено. Паразитическая силлис рамоза почкуется по всему телу, напоминая первичного полипа у морских перьев. Род трипаносиллис имеет групповое почкование вблизи заднего

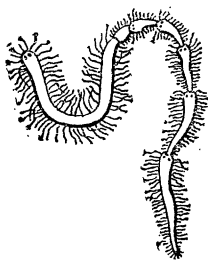


Рис. 10. Линейная колония кольчатого червя мирианиды (силлиды)

конца материнской полихеты. Половые дочерние полихеты растут пучком и по мере созревания отшнуровываются и уплывают.

Линейные колонии олигохет встречаются у небольшого числа водных видов. Материнская олигохета делится разными путями. Она распадается на два или несколько кусков, которые затем оформляются в молодых червей, или делится, образуя цепочку из 2—4—8 дочерних червей, которые оформляются, а затем отделяются. Такие цепочки из равноценных дочерних червей, различающихся лишь по возрасту, бывают у щетинкобрюхов (наидиды). Но в том же семействе стилирии образуют настоящие стробилы. Встречается и другой способ возникновения колонии: делится не только материнский червь, но и первый дочерний.

Колониальность полихет и олигохет споров не вызывает. Однако возникает вопрос: эта колония временная или постоянная? Недолговечность взрослого животного и даже потеря им некоторых важнейших признаков самостоятельного организма не могут служить причиной отрицания существования этой фазы развития. Например, взрослая фаза поденок (отряд крылатых насекомых) может продолжаться всего несколько часов, хотя личинка живет больше года. При этом поденки не питаются, ибо у них недоразвиты ротовые органы, а кишечник преобразован в воздушный пузырь. Рассмотренные виды полихет и олигохет образуют настоящие организменные колонии, особенность которых — непродолжительность жизни.

Странные форониды

Форониды (тип, по другим данным — класс) — довольно редкие животные. Они образуют характерные дерновинки из плотно переплетенных хитиновых трубок, в которых сидят червеобразные животные. Тело червя форониды длиной от 6 до 150 мм имеет небольшую головку, способную прятаться в вертикальную часть трубки, и длинное туловище, которое спрятано в горизонтальную часть трубки. Дерновинка обычно помещается на створке раковины от моллюска. Одни биологи полагают, что форониды одиночны, а другие столь же уверенно относят форонид к колониальным животным. Форониды живут независимо друг от друга, но коллекти-

вом, происходящим от одной матери и связанным на всю жизнь общностью трубок.

Форониды периодически сбрасывают свою головную часть вместе с частями органов туловища, а затем регенерируют ее. Легкость и регулярность автотомирования форонид напоминает сбрасывание камптозоями своих чашеобразных головок, отмирание одних гидридов и вырастание других в признанных колониях этих животных. Форониды расселяются в результате полового размножения. Все они гермафродиты. Из зиготы вырастает свободноплавающая личинка, которая затем оседает на субстрат и превращается во взрослое животное. Достигнув полного развития, форонида начинает делиться внутри трубки, которую не поделишь и из которой не уйдешь.

Форонида как бы разрезает себя надвое, а затем обе дочерние форониды начинают регенерировать недостающие части. Передний отрезок восстанавливает заднюю часть тела и отделяется от заднего отрезка перегородкой, а свою трубку по мере роста наращивает с открытой передней стороны. Задний отрезок остается без головки и оказывается замурованным. Тогда он начинает восстанавливать недостающую переднюю часть, перфорирует трубку рядом с новой перегородкой и надстраивает свою трубку для головной части. Когда обе дочерние форониды достигают зрелости, деление их повторяется. Передний отрезок разделившейся форониды активно прокладывает себе путь и создает сложные переплетения, образует единую систему дерновинки.

Все форониды одной дерновинки происходят от единственной материнской форониды. Все они связаны между собой общей системой ветвящейся хитиновой трубки, образующей дерновинку, над плотной тканью которой поднимаются десятки открытых трубок с торчащими из них щупальцами форонид (рис. 11). Но каждая форонида физиологически совершенно независима от других. Вот здесь и находится спорный пункт: колония это



Рис. 11. Колония форонид в виде характерной дерновинки с выпяченными из трубок передними концами с щупальцами

или сообщество (сожительство), подобное друзе мидий или птичьему базару. Если признать дерновинку форонид за колонию, то именно она будет высшей фазой жизненного цикла. После этой фазы следует фаза половозрелой форониды, а затем фазы ее гониев и половых клеток.

Рассмотрим, какие признаки дерновинки форонид свидетельствуют в пользу ее колониальности. Биокосная связь сочленов дерновинки форонид подобна биокосным связям зооидов коловраток. Колония форонид отличается от сообщества моллюсков или птичьего базара тем, что она возникла типичным для органических колоний способом вегетативного размножения. Сообщества возникают из генетически неоднородных сочленов, а дерновинка форонид происходит от одной материнской форониды, отчего все форониды одной дерновинки имеют одинаковый генотип. Поэтому есть основания согласиться с В. Н. Беклемишевым, что форониды — примитивно-колониальные животные. Но их видовое название относится к зооидам.

Структура колоний форонид лишней раз показывает, что основой связи зооидов бывают самые различные агенты. Биокосные посредники являются лишь своеобразной формой связи. Форониды дают крайний пример того разнообразия путей, которыми животные стремятся обеспечить себе более выгодные условия жизни посредством колониальности. Дерновинка форонид более приспособлена к существованию, чем отдельная форонида.

Колонии мшанок ставят новые вопросы

Все виды мшанок колониальны. Единственный одиночный вид является вторичным, т. е. возник в результате редукции колониальности. Поэтому видовое название часто переносится с зооидов, обычно микроскопически мелких, на колонию. Пресноводные мшанки кристалла компактны и медленно движутся по подводным предметам, отчего служат частым примером организмов третьего уровня индивидуальности, т. е. животных, построенных из других животных — метазоев (рис. 12).

Сплошная колониальность столь обширной и своеобразной группы животных, как мшанки, не может не об-

ращать на себя внимание. Все привыкли к эволюции метазоев — от гастролоподобных кишечнoполостных до человека. Но у мшанок нет и не может быть подобного пути, так как у них практически нет одиночных метазоев, а есть только колонии зооидов. Следовательно, эволюция мшанок — это не только развитие их зооидов, их клеток, это эволюция их колоний, как организменных целостностей.

Вопрос о прогрессе колониальности весьма интересовал В. Н. Беклемишева, который выделил три пути возрастания степени колониальности: 1) ослабление индивидуальности зооида, 2) усиление индивидуальности колонии и 3) развитие кормидиев. Если поставить вопрос шире, к каким формам жизни может привести колониальность зооидов, то на примере мшанок В. Н. Беклемишев отметил еще два пути развития колоний. Первый из них — это переход колониальности во вторичную одиночность. У мшанок она едва намечена.

Другой путь — столональное разрастание колонии.

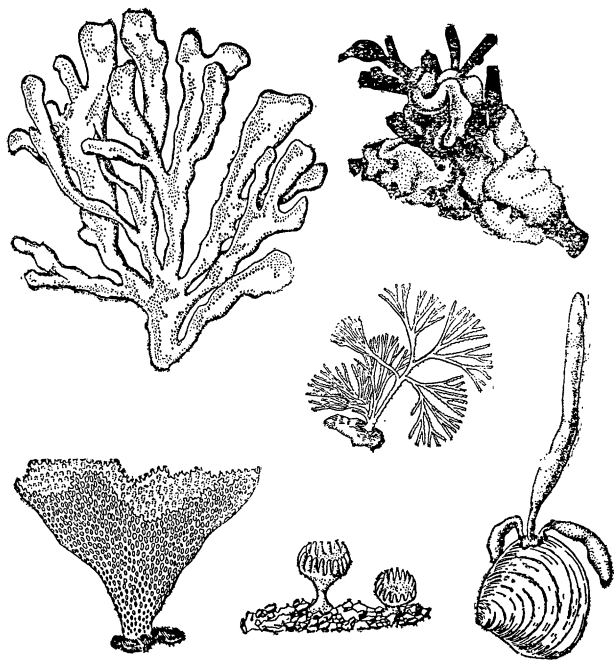


Рис. 12. Формы колоний голоротых морских мшанок

Кустообразная колония дает столоны, на которых возникают вторичные оозоиды в форме дисков. От диска берет начало новая, дочерняя колония. Подобное недоведенное до конца размножение, или полимеризация, наиболее характерно для цветковых растений (корневищное и корнеотпрысковое разрастание). Дочерние колонии, объединенные с материнской столоном, образуют структуру четвертого уровня индивидуальности. Но столональное усложнение существенно отличается от стробилярного и других. Наиболее перспективен путь образования компактных вторичноодиочных животных. У растений подобная эволюция привела к преобразованию древесных форм в травянистые.

Усиление индивидуальности колоний мшанок проявилось в их полиморфизме, исчезновении у некоторых групп одиночной стадии зооида (личинка при метаморфозе дает начало лишь основанию зооида, на котором сразу выпочковывается два полипида), а также в ряде других особенностей.

Размножение многих колоний голоротых мшанок беспрецедентно: оно носит характер общеколонияльного полового размножения. Гонии в ряде групп образуются в общеколонияльной зоне роста, и половые клетки переносятся внутрь зооидов. Оплодотворение и дробление яйца происходит внутри полипида, который ради этого разрастается, превращаясь в выводковую камеру. Зародыш распадается на большое число вторичных зародышей. Личинки созревают и выводятся наружу. Колония рода лихенопор эволюционировала еще дальше. Она обладает единой общеколонияльной выводковой камерой. Вся колония лихенопор производит только одно яйцо, из которого посредством распада зародыша развивается множество личинок. Таким образом, оогенез и эмбриогенез голоротых происходят не в одном зооиде, а в разных местах колонии, т. е. эти процессы — не индивидуальное дело одного зооида (как у гидромедузы, например), а общий для всей колонии процесс.

Большинство пресноводных мшанок принадлежит к покрыторотым. Основания зооидов (цистиды) слиты. Полиморфизм зооидов у покрыторотых почти отсутствует: при развившемся слиянии цистидов он излишен. Нечто подобное представляют собой и восьмилучевые коралловые полипы.

Колония кристателла состоит из сотен зооидов, по-

липиды которых высовываются из общего тела колонии (рис. 13). Основная масса колонии — общеколонияльные аппараты. Колония ползает при помощи своей мускулистой подошвы, выше которой по периметру тела находится зона почкования, а зооиды расположены еще выше. Существует колонияльное нервное сплетение, общая полость, которая обеспечивает единство внутренней среды колонии, общеколонияльная стенка, образованная слившимися цистидами. Колония способна к регенерации своей формы при ее повреждениях. Она обладает способностью размножаться как целое путем поперечного деления. Все это позволило В. Н. Беклемишеву согласиться с П. Г. Светловым, что кристателла «является полноценным органическим индивидом», т. е. мшанка кристателла как колония представляет собой характерный организм третьего уровня индивидуальности.

Колонии пресноводных мшанок обладают двумя распространенными формами размножения: посредством бесполоых зимующих почек (статобластов) и полового размножения зооида. Многоклеточные внутренние почки (статобласты) обеспечивают переживание колонией неблагоприятных условий — зиму, высыхание водоема. Статобласт развивается внутри колонии, а не зооида, и представляет ее зародыш. Статобласты усложняют жизненный цикл колонии. Он состоит из фаз: 1) зигота, 2) личинка, 3) колония, как структура третьего уровня индивидуальности, 4) многоклеточный орган размножения колонии — статобласт, 5) новая колония, которая образуется в результате развития статобласта, 6) половозрелый зооид, который принимает функцию размножения колонии, т. е. выполняет роль полового органа колонии, 7) гонии, 8) половые клетки. Половозрелый зооид порождает не подобного себе зооида, а сдвоенного и притом бесполого зооида, из которого вырастает двухлопастная колония. В этом смысле половой зооид подобен медузе, а сдвоенный зооид — основатель колонии — подобен

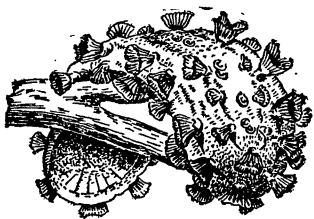


Рис. 13. Ползающая колония покрыторотых пресноводных мшанок

полипу, но с той разницей, что стадия одиночного сидячего зооида выпала из онтогенеза покрыворотых.

Исключение или правило (корнеголовые)?

В классе ракообразных, как и во всем типе членистоногих, нет бесполого размножения, что обуславливает отсутствие у них органических колоний. Однако В. Н. Беклемишев рассматривал колонии корнеголовых раков, которые возникают бесполом путем. Выяснение такого противоречия приводит к интересным фактам биологии этих животных.

Жизненный цикл корнеголова томпсонии, имеющего много общего с саккулиной, отличается своеобразием. В результате внутреннего оплодотворения в мешковидном теле паразита развиваются личинки, которые покидают тело паразита и уходят в свободное плавание, осуществляя расселение потомства корнеголова. Личинка приобретает характерные признаки ракообразного. Это высшая многоклеточная фаза развития одиночной томпсонии. Личинка находит хозяина-креветку и прикрепляется к ней. С этого момента и начинается интересная по своему своеобразию часть жизненного цикла паразита (рис. 14).

Личинка проходит линьки упрощения до стадии кентрогона, оставаясь на теле хозяина. Кентрогон имеет мешковидное тельце с недифференцированными клетками, унаследованными от личинки. Кентрогон пробуравливает покровы креветки и инъецирует в ее тело свои недифференцированные клетки. Нисходящая часть жизненного цикла здесь от наивысшей многоклеточной фазы — личинки — дошла до фазы недифференцированной клетки. Ракообразное проделало первый подцикл своего жизненного пути. Недифференцированные клетки начинают новый подцикл.

Паразит развивается дальше — от фазы недифференцированных клеток до фазы многоклеточной пленки, одевающей кишечник хозяина. На пленке, играющей роль зародыша колонии, формируются узелки, которые дифференцируются в мешковидных паразитов, остающихся соединенными общей корневой системой столонов. Мешковидные зоиды ничего общего не имеют по своей структуре с ракообразными, настолько они про-

сты. Этот второй подцикл включает фазы: недифференцированная клетка, многоклеточная пленка как зародыш колонии, столональная колония мешковидных зооидов, половозрелый зооид с функциями полового органа колонии, наконец, гонии и половые клетки. Второй подцикл лишь исторически связан с ракообразными.

Двойной цикл развития корнеголова томпсония несколько напоминает двойные циклы развития растений, когда даже у высших покрытосеменных сохраняются фазы, связанные с гаметофитом. У корнеголова колонию дало непосредственно не ракообразное (циприсовидная личинка), а нечто другое — недифференцированные клетки. Поэтому правило невозможности образования органических колоний у ракообразных подтверждается и здесь, оно не имеет исключений.

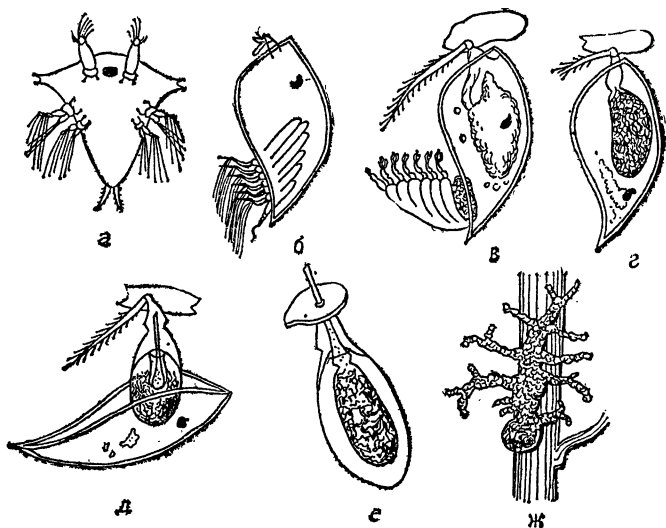


Рис. 14. Этапы развития личинки паразитического рачка саккулины: а — науплиус; б — циприсовидная личинка; в — ее прикрепление к хозяину и первая линька; г — строение личинки после линьки; д — вторая линька и образование кентрогона; е — миграция клеток кентрогона в тело хозяина; ж — молодой паразит на поверхности средней кишки хозяина

Самые фантастические существа (боченочники)

Тип (или подтип) оболочников включает столь своеобразные колонии, что даже в сугубо специальных книгах исследователи не удерживаются от эмоций и награждают колонии неожиданными эпитетами. У оболочников колониальны синасцидии, пиромомы, боченочники и сальпы. Размножение зооида половым путем обеспечивает размножение колонии, а бесполом — рост колонии. Связь зооидов оболочников между собой осуществляется в большинстве отрядов посредством студенистого вещества и присосок. Многие зооиды, а в начальный период своей жизни — все, свободно перемещаются друг относительно друга. Такая подвижность зооидов уже напоминает общественных животных. Колонии оболочников, конечно, органические, но уже имеют элементы дистанционных колоний.

Почкование асцидии — основательницы колонии совершается многими путями. Часто оно начинается еще на ранней стадии личинки. Такая личинка выступает в роли зачаточной колонии подобно сифонуле или каликонуле (сифонофоры). Назвать такую структуру личинкой асцидии уже нельзя, ибо это личинка колонии. Форма колоний асцидий довольно разнообразна: зачатки куста, деревце с моноподиальным ветвлением, но чаще всего — корка. Зооиды обычно расположены в общей оболочке строго упорядоченно и во многих случаях связаны между собой общеколониальной системой ор-

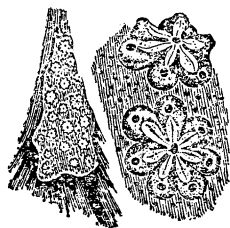


Рис. 15. Кормидиальная колония синасцидий. Слева маленькая колония из 19 кормидиев. Справа два кормидия из 6 и 7 зооидов при большом увеличении

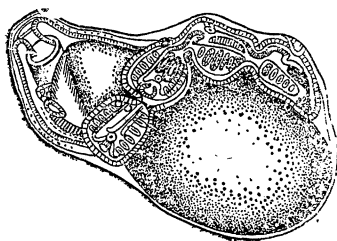


Рис. 16. Зародыш колонии пиромом, включающий 5 зооидов: один крупный циатозоид (оозоид), опоясанный столоном с четырьмя зародышевыми асцидиозооидами (бластозоиды)

ганов. Часто колония состоит из кормидиев, в каждом из которых находится несколько зооидов, собранных в розетку (рис. 15). Колония может включать сотни кормидиев, связанных общеколониальными системами органов. Сосудистые системы кормидиев образуют общеколониальную систему.

У многих видов связь зооидов обусловлена только общей туникой. По этому поводу В. Н. Беклемишев замечает, что сожительства синасцидий, безусловно, заслуживают название колоний даже в этих случаях. Порядок образования кормидия, передвижение зооидов в студенистой оболочке и образование новых кормидиев отличаются замечательной правильностью при значительной сложности. Студенистая оболочка колонии играет роль связующей системы.

Колония пирсом по форме близка к цилиндру, закрытому с более узкого конца. В средней колонии насчитываются сотни и тысячи зооидов размером в несколько миллиметров каждый, которые располагаются в один слой. Пирсомой обычно называют всю колонию. Ее зооиды — равноценные гермафродиты, кроме асцидиозооидов (рис. 16). Колония движется реактивно. Согласованность движений зооидов достигается благодаря механической связи их волокон. Питание и размножение зооидов независимы. Чтобы занять свое место в колонии, почки передвигаются внутри оболочки.

Колония боченочников имеет центрально-оозоидную структуру. Оозоид (кормилка) развивает длинный спинной стolon, на котором и размещаются зооиды (рис. 17). От брюшного почкородного столона почки переносятся на спинной с помощью фороцитов. На спинном столоне они вырастают и принимают на себя функцию питания, а оозоид остается реактивным двигателем всей колонии и генератором почек зооидов, идущих на рост

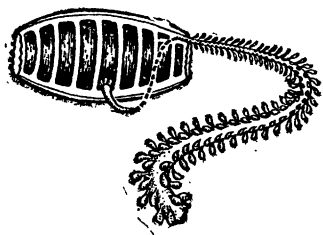


Рис. 17. Кормидиальная колония боченочников в стадии наибольшего развития. От небольшого брюшного столона показан пунктиром путь почек, влекаемых фороцитами на спинной стolon

колонии. Связь зооидов с кормилкой осуществляется присосками. Отсутствие тканевой связи удаляет такую колонию от органических и приближает к дистанционным.

Жизненный цикл боченочников усложнен развитием кормидиев. Восходящая часть цикла развития состоит из четырех фаз: 1) зигота, 2) свободноживущая хвостатая личинка, которая вырастает в бесполого оозоида, 3) простая колония, которая проходит ряд стадий развития от начавшего почковаться оозоида до начала образования кормидиев, 4) кормидиальный кормус, структура четвертого уровня. Именно кормидиальный кормус, как самая сложная фаза, является представителем вида, взрослым организмом, который отличается от бесполого оозоида двумя уровнями индивидуальности. В фазе кормидиального кормуса происходит формирование и отрыв кормидиев.

Первой фазой нисходящего направления цикла развития боченочника является кормидий. Он состоит из соматической части (форозоид) и генеративной (протогонозоид). Форозоид подобен кормилке, но мельче ее — кормилка второго порядка. Протогонозоид почкуется, а почки дают гонозоиды, впоследствии отделяющиеся. Кормидий несет функцию органа размножения колонии, но этот орган автономен. Функционально и по высоте уровня кормидии боченочников и сифонофор подобны. Одна сложная колония боченочников производит тысячи их. Основная функция кормидия — размножение сложной колонии и расселение ее будущего потомства. После отделения всех гонозоидов кормидий гибнет.

Свободноплавающие гонозоиды постепенно становятся зрелыми половыми боченочниками. Онтогенетически и функционально они являются как бы органами полового размножения кормидия, отделившимися от него. По своему уровню индивидуальности и функционально они подобны медузе. Направления развития полового боченочника и молодого бесполого — противоположны: половая форма вырабатывает гаметы и отмирает, а бесполое продолжает развиваться и преобразуется в кормидиальный кормус. Жизненный цикл боченочника заканчивается одноклеточными фазами гониев и половых клеток. Взрослым организмом служит кормидиальный кормус, т. е. кормилка с максимально развитым спинным столоном. Все остальные фазы развития боче-

ночника представлены лишь формами возрастного полиморфизма, имеющими более низкий уровень индивидуальности.

Сальпы, которые по внешности подобны боченочникам, продуцируют свои кормидии непосредственно на брюшном столоне. Почки зооидов развиваются на столоне блоками, в которых их бывает от десятка до нескольких сотен в зависимости от вида. Такой мономорфный блок отделяется целиком. Зооиды в нем соединены присосками и образуют цепочку, или круг, обычно называемый колонией сальп, что неточно. Это — кормидий, а колония — это кормидиальный кормус, т. е. кормилка вместе с почкующимся брюшным столонем в его максимальной стадии развития. Жизненный цикл сальп включает восемь фаз: 1) зигота; 2) личинка, развивающаяся в теле матери, а затем — оозоид; 3) простая колония — кормилка, на столоне которой начали закладываться зародыши кормидиев; 4) кормидиальный кормус как взрослый организм; 5) кормидий как орган размножения колонии, живущий самостоятельно; 6) половая сальпа, отделившаяся от кормидия; 7) гонии; 8) половые клетки.

Из оболочников наибольшее удивление вызывали боченочники. «Тут все чудесно — замечательный полиморфизм колонии, ее строгая интеграция при относительной независимости отдельных особей, тесная физиологическая связь при отсутствии настоящего органического единства. Но наиболее поразительное явление — перенос предпочек фороцитами, рассаживание их группами в строго определенном порядке»¹. Свойства колоний боченочников уже приближают их к дистанционным колониям других высокоорганизованных животных.

¹ В. Н. Беклемишев. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, М., 1964, с. 420.

Дистанционные колонии

...Высокое совершенство нервного аппарата и сложность поведения Arthropoda и Vertebrata открывают в этих группах новые возможности объединения особей одного вида в более могущественные целые — «общества» насекомых и стада позвоночных.

В. Н. Беклемишев

Колониальны ли цефалодискусы?

Реликтовый тип полухордовых включает два незначительных класса: кишечнодышащие и крыложаберные (рабдоплекры, цефалодискусы и атубарии). В первом классе животные одиночны, кроме свободноподвижного вида баланоглосс пролиферанс, который не будем рассматривать. Зооиды рабдоплевр соединены между собой тонким и длинным столоном, а цефалодискусов и атубарий анатомически не связаны между собой. В литературе по цефалодискусам можно найти их различное определение: «одиночные», «колониальные» и «псевдоколониальные» животные, что связано с необычайными свойствами их колоний.

Крыложаберные размножаются как почкованием, так и половым путем. Почкование приводит к росту колонии, т. е. является незавершенным размножением, хотя зооид и теряет органическую связь с материнским телом. Половое размножение обеспечивает расселение колоний, т. е. представляет собой именно размножение колоний.

Разветвленные колонии рабдоплевр напоминают и камптозоев и форонид. Они стелются своими столонами по субстрату. Столоны заключены в цилиндрические трубки, образованные секретом концевых зооидов. Вверх от столона поднимаются трубки, в которых сидят зооиды. Молодые почки появляются недалеко от растущего конца столона. Затем молодой зооид строит внутри трубки столона перегородку, отчего оказывается замурованным. Он перфорирует трубку, создает над ней новую и превращается во взрослого зооида. Время от

времени происходит раздвоение столона и колония ветвится. Самое интересное в этих колониях — это слабая органическая связь зооидов со столонами посредством тонкой нити, позволяющей зооидам не только перемещаться внутри трубки, но и выходить из нее. Зооиды оказываются почти самостоятельными. Органическая связь зооидов обеспечила всеобщее признание их колониальности.

Колонии цефалодискусов заслуживают пристального внимания вследствие дистанционной структуры, возникшей на основе бесполого размножения. Колонии оформлены в компактный или древовидный домик — ценоций (рис. 18). Они бывают чаще разнополыми, но иногда в одном ценоции встречаются самцы и самки в равном количестве. Некоторые виды имеют и гермафродитных зооидов. Степень общественности ценоциев бывает следующей: 1) индивидуальные соприкасающиеся домики, 2) индивидуальные входы в общее помещение, 3) общие входы в общие помещения, 4) общая густая дерновина, как частный случай предшествующего ценоция. Зооиды некоторых видов по-разному связаны со своим домиком длинным и растяжимым стебельком, на конце которого есть присоска. Наиболее распространены виды, полностью покидающие внутренние помещения домика, но и они не оставляют его поверхности.

Почкование цефалодискуса происходит вблизи кон-

ца его хвостика. Одновременно имеется несколько почек разного возраста. Почка, по достижении стадии молодого зооида, который может самостоятельно питаться, отделяется. И здесь происходит самое интересное. Она не покидает ценоций. Молодой цефалодискус остается в ценоции и достраивает его. Поведение зооидов регулируется дистанционно. Почкование цефало-



Рис. 18. Общеколониальный домик цефалодискусов: В — выходы из камер

дискуса — это недоведенное до конца размножение, так как оно ведет не к расселению вида, а лишь к росту колонии. Размножение колоний связано с половым процессом у зооидов. Жизненный цикл колонии проходит фазы: 1) зигота, 2) личинка, которая выплывает из ценоция и ведет к расселению вида, превращаясь в зооида — основателя колонии; 3) колония, которая разрастается на основе бесполого размножения зооидов; 4) половозрелые зооиды, функция которых аналогична половым органам колонии; 5) гонии и 6) половые клетки.

Обращает на себя внимание тесная близость органической колонии и типичной общественной структуры в том же роде цефалодискусов. Переход к разным формам колониальности совершается в пределах одного рода.

От высших общественных животных колония цефалодискусов отличается бесполом размножением зооидов, благодаря чему осуществляется рост колоний. По существу, цефалодискусы открыли новую страницу организации жизни, став общественными животными, первым подобием и общественных насекомых и общественных позвоночных.

Атубарии утратили почкование и размножаются только половым путем. Они не строят домиков и дерюжин, но имеют тенденцию жить группами. Не исключено, что эти группы атубарий представляют собой зачаток общественности, еще более подобной колониям насекомых, чем домики цефалодискусов. Однако эти животные настолько мало изучены, что их общественная жизнь, если она имеется, неизвестна.

Признак колониальности иногда используется для систематики животных. Крыложаберных некоторые биологи располагают в филогенетический ряд: наименее эволюционно подвинуты атубарии, а наиболее — рабдоплевы, так как принимается, что эволюционно наиболее подвинуты органические соединения зооидов. Между тем в эволюционном ряду от кишечнополостных до насекомых и антропоидов происходило обратное: органические колонии возникали раньше дистанционных. Поэтому признак колониальности у крыложаберных подтверждает направление эволюционного развития от рабдоплева к атубариям, так как форма колонии рабдоплева наиболее примитивна.

Целостность колоний насекомых

Общепринято отмечать общественность некоторых групп насекомых. Однако дистанционную колонию насекомых одни биологи принимают за организменную структуру третьего уровня индивидуальности, а другие относят ее к категории семейных или экологических образований. Применяется несколько терминов для полизоидной структуры насекомых: колония, семья, рой, гнездо, общество, община. Основоположники марксизма давно показали несводимость законов социальных к законам биологическим. Поэтому одинаковые термины имеют принципиально разное содержание, когда их применяют к социальным или биологическим объектам: психология человека и животных, семья у людей и животных, солдаты у термитов и у людей, общество животных и людей и т. п.

Формирование общественных структур насекомых происходило многими параллельными и конвергентными путями. Отнеся дистанционные колонии насекомых к категории индивидов третьего уровня индивидуальности, мы тем самым включаем общественных насекомых в категорию элементов такого организма, т. е. зооидов: «Общество насекомых, как и организм многоклеточного животного, состоит из отдельных элементов...»¹. Перейдем к описанию некоторых сторон биологической целостности колоний термитов, муравьев и пчел. Колонии ос мало дифференцированы, поэтому их не будем затрагивать.

У термитов наблюдается полиморфизм: матка, самец, крупные и мелкие солдаты, крупные и мелкие рабочие. Самостоятельно могут питаться только некоторые формы рабочих. Каждое гнездо имеет определенное для вида внутреннее устройство, обеспечивающее постоянство микроклимата. Внутреннее постоянство микроклимата, особенно влажности, достигается активной деятельностью самих термитов.

Дистанционная колония термитов проходит жизненный цикл, характерный для всех колоний многоклеточных, но имеющий свои существенные особенности. Начало этого цикла и переход на нисходящее направление столь своеобразны, что их нелегко распознать. В

¹ Г. М. Длусский, Жизнь животных, т. 3, с. 443.

зрелой колонии термитов матка откладывает оплодотворенные яйца, меньшая часть которых предназначена для образования из них дочерних колоний (первая фаза). Сами яйца еще не запрограммированы на такое развитие. Рабочие, выкармливающие личинок, берут от матки физиологически активные вещества (феромоны или телергоны), которые корректируют развитие личинок. Вот здесь и закладывается начало начал будущей дочерней колонии: личинке задается программа развития в половое (крылатое) насекомое. Остальные личинки заботами рабочих превращаются согласно другой программе в недоразвитых самок и самцов, которые будут нести функции рабочих. Под последними будем подразумевать рабочих и солдат. Таково регулирующее влияние колонии как целого. Вторая фаза жизненного цикла колонии — это половые насекомые, которые к началу лета (в умеренных широтах) уходят из родительского гнезда в брачный полет.

Молодой термитник закладывается супружеской парой, которая произошла из разных колоний, т. е. имеет разные генотипы. Самец остается с самкой на всю жизнь, образуя в первый момент как бы двучленный зародыш колонии. Эта пара термитов теряет крылья и приступает к рытью норки. Самка откладывает яйца, из которых выйдут рабочие. С появлением последних и начинается собственно колония — третья фаза жизненного цикла. Развитие рабочих представляет собой недозаведенное до конца размножение насекомых, так как оно не завершается образованием половозрелых термитов, а создает лишь живой материал для роста колонии.

Колония термитов ведет начало не от одной зиготы (яйца), как это обычно наблюдается у колоний беспозвоночных, а от двух — материнской и отцовской. Это совершенно новая для беспозвоночных особенность колоний, которые у термитов строятся на двойной основе подобно тому, как онтогенез многоклеточного животного основан на развитии двух слившихся половых клеток. С первого взгляда кажется, что колония термитов — это обыкновенная семья: родители с их потомством. Но это не так. В семье потомство становится полностью подобным родителям и покидает их. У термитов рабочие не похожи на своих родителей — это недоразвитые в половом отношении насекомые, неспособные размножаться и неспособные жить вне гнезда.

Поэтому для общественных насекомых употребительны в научной литературе более точные термины: общество и колония.

Уже первые рабочие принимают на себя всю соматическую деятельность колонии, в частности питание. Колония растет, и происходит дальнейшая дифференциация термитов. Самец и самка заняты генерацией все новых оплодотворенных яиц, идущих на выращивание рабочих, т. е. на рост колонии. Таким образом, эта генеративная деятельность половой пары оказывается для колонии лишь соматической, не связанной с размножением самой колонии. Это очень важный признак — недоведенное до конца половое размножение родителей. Колония первое время является еще незрелой, неспособной к размножению. Необходимо, чтобы колония набрала силу, стала большой (рис. 19).

Размножение колонии достигается воспроизводством половых (крылатых) термитов. Недоведенное до конца размножение прерывается истинным размножением. В этом заключается чудесная метаморфоза. Та самая родительская пара, которая обеспечивала половым путем рост колонии, теперь перешла к воспроизводству дочерней колонии. Эта метаморфоза нелегко осознается, поэтому рассмотрим ее подробнее.

В колонии следует четко различать половые продукты родительской пары, которые идут для двух разных функций: 1) воспроизводства рабочих, предназначенного для роста колонии и 2) выращивания крылатых тер-

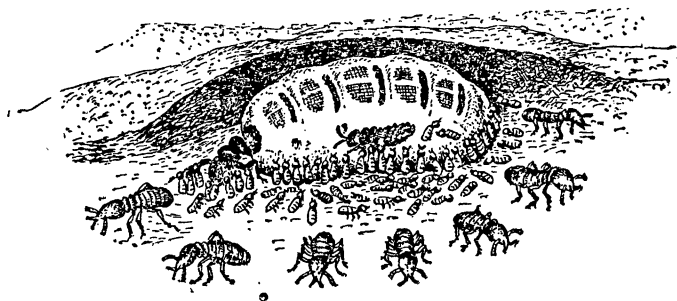


Рис. 19. Камера с маткой в термитнике. Непосредственно у матки находится самец, а также мелкие рабочие. Внешнее кольцо образуют крупные солдаты

митов, которые покинут гнездо, осуществляя размножение колонии. Половое функционирование родительской пары в зрелой колонии становится перемежающимся. То оно направлено на воспроизводство рабочих, то на воспроизводство половых термитов. Однако такое разделение функционирования родительской пары условно, так как не она, а колония в целом регулирует дальнейшую судьбу личинок.

Зрелая колония в течение многих лет осуществляет смену полимеризации и размножения: оплодотворенные яйца, которые обычно идут на выращивание из них рабочих термитов, временами предназначаются для выращивания крылатых термитов. Такая смена функций обычна для разных форм колоний. Например, матка пчелиного роя выступает то как орган роста роя, когда она откладывает яйца, из которых выйдут рабочие пчелы, то как орган его размножения, когда она откладывает яйца, из которых развиваются матки и трутни. Эта удивительная метаморфоза осуществляется с помощью всего населения колонии, поэтому она мало заметна в деятельности самой матки.

Исходя из двойственности функции размножения, которая наблюдается в маточной камере термитника, производителем дочерних колоний является все та же матка, когда она находится в процессе откладки яиц, предназначенных для выращивания крылатого потомства. Вспомним, что родительская пара уже выступала в роли второй фазы, когда она основывала колонию. Тогда она откладывала яйца для выращивания рабочих термитов. Теперь та же пара выступает в роли четвертой фазы. При этом сама пара никак не меняется, но существенно изменяется результат ее размножения. А это происходит вследствие воздействия на судьбу развивающихся яиц колонией в целом.

Итак, четвертая фаза жизненного цикла колонии термитов — это все та же родительская пара, но не вообще, а лишь в моменты откладки ею яиц, из которых выведутся крылатые термиты. Пятая и шестая фазы — это гонии и половые клетки этой же родительской пары, находящейся в четвертой фазе жизненного цикла. Он замкнется, когда эти половые клетки дадут зиготу. И гонии и половые клетки должны быть предназначены для выведения крылатых термитов. Развитие зиготы в крылатое потомство — это уже фазы нового жиз-

ненного цикла. Вплоть до вылета молодого крылатого потомства из термитника эти фазы проходят внутри него — они уже были рассмотрены выше как первая и вторая фазы развития родительской пары.

Вылет из термитника крылатых насекомых подобен отрыву семени у цветковых растений, рождению млекопитающего, откладке яиц птицами и выведению ими птенцов. Во всех этих случаях фазы нового жизненного цикла, цикла развития потомства протекают внутри материнского организма или при его участии (кормление детеныша молоком, высиживание яиц, кормление птенцов). И все это происходит при том или ином участии самца. Поэтому точнее отмечать деятельность именно родительской пары, а не одной матки. Даже у домашних пчел тень погибшего самца распространяется на всю жизнь роя: не следует забывать, что матка несет в себе его (или их) сперму, т. е. до некоторой степени является гермафродитом.

Муравейники организованы более тонко, чем термитники, что соответствует большей эволюционной продвинутой муравьев сравнительно с термитами. Инстинктивная связь имеет у муравьев большее значение, чем у термитов. Новая колония возникает из материнской посредством ее деления (или почкования) или вырастает в результате откладки яиц молодой оплодотворенной самкой. Колония бродячих муравьев делится приблизительно на две равные части, а колония мелкого муравья караберы почкуется — молодая самка уносит с собой из материнской колонии несколько рабочих муравьев.

Существуют колонии-паразиты. Размножение колонии муравьев, паразитирующей на другой колонии, осуществляет самка: оплодотворенная самка внедряется в муравейник другого вида и убивает его матку. Рабочие муравьи разоренного гнезда обслуживают новую матку и выращивают ее потомство, а сами вымирают. Колония муравьев россомирмекс похищает куколок степного медового муравья и выращивает из них рабочих, которые приживаются. Такой паразитизм муравейника как целого при отсутствии паразитизма у отдельных муравьев лишний раз показывает совершенно иную природу полизоидной и многоклеточной структур.

К морфологическим различиям муравьев прибавляется различие функциональное на возрастной основе:

молодые муравьи заботятся о личинках, средние — строят гнездо, старшие — добывают корм. Обмен информацией в колонии и передачи команд осуществляются с пищей (трофаллаксис), феромонами, звуками, осязанием. Матку все время облизывают муравьи, а их — другие. Так, лавинным путем запах матки передается всему муравейнику и создает его общность.

Жилище рыжего лесного муравья, так распространенного у нас и столь полезного, — это очень сложное и непрерывно развивающееся «живое» сооружение, как бы раковина и скелет полизоидного. Гнездо все время поддерживается в порядке и видоизменяется. В нем поддерживается микроклимат, важный для куколок и матки. Кондиционирование воздуха достигается открыванием и закрыванием входов, перемещением нагретых солнцем муравьев внутри муравейника. При недостаточности активных средств применяются пассивные — перемещение матки и личинок в более подходящие камеры. Каждая колония имеет свою меченую охраняемую территорию. Структура муравейника бывает очень сложной. Имеются отдельные помещения для матки, личинок, грибов, тлей. От гнезда тянутся дороги: до десяти тропинок. Каждой дороге отвечает свой сектор муравейника, как его структурный элемент. Могут быть вторичные гнезда для запасов или для других маток, связанные между собой обменом личинками для создания единого или близкого генотипа всего муравейника. Одна колония может базироваться в десятке гнезд.

Размножение колоний делением или почкованием бывает часто неполным, что ведет к созданию федерации муравейников, связанных обменом личинками. Такая федерация иногда занимает до одного квадратного километра, включая тысячи гнезд. Подобная структура аналогична кормидиальному кормусу асцидий. Размножение муравейника делением связано с его большой регенеративной способностью. Одна матка с несколькими личинками и рабочими муравьями может восстановить гнездо с сотней тысяч муравьев.

У кочующих муравьев подвижны и многоклеточные (муравьи) и полизоидная структура (колония). Все остальные виды имеют оседлые колонии. При неблагоприятных условиях даже оседлые колонии могут переносить свой муравейник на другое место. Такой процесс занимает месяцы, так как постройка наземной и слож-

ной подземной частей требует значительного времени.

Группа семейств пчелиных дает примеры как самой простой, так и самой сложной организации дистанционной колонии. Наиболее сложна, если брать функциональную, а не только морфологическую сторону структуры, колония медоносных пчел. Форма гнезд самая сложная у термитов, затем идут муравьи, а последними — пчелы. Но функциональная сложность имеет обратный порядок: взаимоотношения насекомых самые сложные у пчел. Правда, отсутствие количественных методов делает такие сравнения недостаточно убедительными.

Виды общественных пчел возникали из одиночных независимо. Полиморфизм у медоносных пчел минимальный, что объясняется развитием полиэтизма (мультифункционализма). Колония делится на генеративную часть (матка и трутни) и соматическую (рабочие пчелы). Но существует до восьми разных возрастных групп, выполняющих только определенный вид работы в соответствии с их физиологическим развитием.

Обращает на себя внимание внеколонияльность трутней. Их принимает любая колония, в то время как рабочих пчел не пускают в чужое гнездо. В роевую пору существуют оформленные колонии медоносных пчел и неоформленные сборища трутней из разных гнезд. Нечто подобное имеется и у коловраток. Это напоминает и соотношение ветроопыляемого цветка, входящего структурно в растение, и разносимой ветром пыльцы. Похожая структура наблюдается и в стадах млекопитающих, где, кроме постоянных организованных стад, имеются временные самцовые слабо организованные группы.

Сравним организацию дистанционных колоний медоносных пчел и рыжих лесных муравьев. Гнездо пчел внутри сделано из искусственного материала (соты), а муравьи лишь приспособливают окружающие естественные материалы. Питание пчел основано на универсальности меда и перги, которые являются продуктом жизнедеятельности колонии, т. е. тоже искусственными веществами. У муравьев питание больше основано на естественных веществах. Кормление личинок пергой несколько похоже на кормление детенышей молоком, т. е. пчелы по этому признаку приблизились к млекопитаю-

щим. У пчел мед хранится в сотах. Хранение меда у муравьев производится в их собственных зобах, иногда вырабатывается особая форма муравьев-бочек, что примитивнее хранения меда в сотах.

Оптическая сигнализация выше других форм, и именно она легла в основу связи антропоидов: они не обнюхивают, а осматривают. У пчел зрение весьма развито, и оптические сигналы у них отчетливы. Муравьи мало используют зрительную связь, так как зрение у них слабое. У пчел выработалась кодовая оптическая сигнализация в виде танцев, т. е. высшая форма связи, а сигнализация муравьев основана на использовании запахов и прикосновений. Все это вместе рисует колонию медоносных пчел как новую в мире животных форму организменной структуры третьего уровня индивидуальности — полизоидное, достигшее некоторых признаков, свойственных лишь самым высокоорганизованным позвоночным.

На пути к первобытному обществу

Высшие классы позвоночных — птицы и млекопитающие — дают многочисленные примеры постоянных одновидовых стай и стад: общественные ткачики, пингвины, вороны, бобры, киты, дельфины, обезьяны. Некоторые из них имеют в основе семью, часто гаремную (один самец и несколько самок, не считая молодых животных). Подобные семейно-стадные группы особенно известны среди высших млекопитающих. Исследование поведения и структуры таких групп крайне трудное, учитывая большую подвижность животных и длительность жизненного цикла крупных зверей. Поэтому до последнего времени было очень мало фактического материала. Но с каждым годом познание структурных особенностей стад обогащается новыми данными. Они позволяют сделать вывод о существовании постоянных стад, связанных многими поколениями животных. Такие семейно-стадные группы подобны колониям общественных насекомых. Их можно рассматривать как своеобразную форму дистанционных полизоидных структур. Для примера познакомимся с некоторыми особенностями семейно-стадных групп наиболее общественных обезьян (рис. 20).

Еще нельзя определить, какие колонии или стада млекопитающих и поселения птиц (вроде общественно-го ткачика) подобны общественным насекомым, т. е. достигли третьего уровня индивидуальности. Поэтому приходится ограничиваться только стадом высших обезьян, про которое более или менее известно, что оно представляет собой организменную единицу третьего уровня индивидуальности. Для общественных насекомых уже принято популяцией считать группу муравейников или гнезд пчел. Подобно этому популяцией антропоидов следует считать группу их стад, а не группу отдельных обезьян.

Целостность стада антропоидов характеризуют многие признаки структуры, где отдельная обезьяна играет роль элемента. В естественных условиях стадная обезьяна в одиночестве не выживает — она погибает. Поэтому стадо многих высших обезьян — обязательная форма их существования. Стадо живет дольше, чем составляющие его обезьяны. В стаде имеется строгая внутренняя организация, в частности подчинение вожаку. Причиной того, что центром стада служит производитель, а центром колонии перепончатокрылых — матка, является различие темпов размножения млекопитающего и насекомого. Стадо с одной производительницей росло бы слишком медленно.

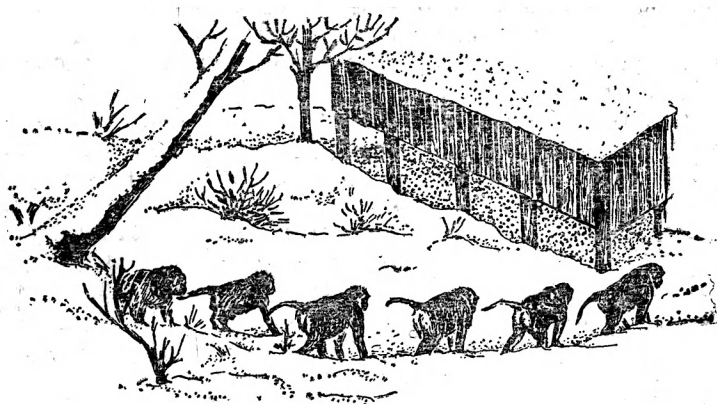


Рис. 20. Павианы гамадрилы в зимних условиях в Сухуми. Видна организованность стада

В природе стадо выступает как нечто единое. Оно не смешивается с другими подобными стадами. Стадо размножается делением или почкованием; когда оно превышает свой оптимальный размер, то из него уходит часть его сочленов с новым вожаком. Насколько разнообразна оптическая сигнализация у антропоидов видно из того, что у них появилось лицо: оголение морды от шерсти обеспечило лучшую передачу мимики (шимпанзе, гориллы, орангутаны). Организация стада обезьян уже полностью отошла от примитивных морфологических признаков колоний беспозвоночных и всецело основана на инстинктах и условных рефлексах.

Колония пчел и стадо антропоидов представляют собой наиболее организованные структуры двух различных ветвей эволюции многоклеточных — первично- и вторичноротых. Структура и насекомых и их колоний иная, чем антропоидов и их стад. Жизнь пчелы короткая, а мозг мал, отчего личный опыт и вторая сигнальная система не имеют базы для социального развития. Танцы не выучиваются пчелами за их жизнь, а наследуются в виде инстинкта, которым управляет определенная группа генов. Организация общества пчел стереотипна. Внешне деятельность пчел выглядит очень эффектно: геометрическая правильность сот, оптическая сигнализация танцами. Стадо антропоидов по сравнению с жизнью улья, а тем более — муравейника или термитника, с их постройками, полиморфизмом и симбиозом (разведение тлей, грибных садов), кажется примитивным. Но это совсем не так.

У высших обезьян все большую роль играет воспитание, благоприобретение рефлексов за одну индивидуальную жизнь. Лицевые сигналы и роль взгляда выучиваются, а не наследуются. Общественная жизнь обезьян основана на совершенно других связях, чем инстинктивные связи насекомых. Эволюция инстинктов медленная, а личного опыта невероятно быстрая, поэтому прогресс стада происходит уже в течение одной жизни вожака. Ветвь развития первичноротых оказалась ограниченной миром животных, а ветвь вторичноротых стала участком пути неограниченного прогресса и открыла возможность к переходу биологической формы движения материи в социальную. Это произошло на третьем уровне индивидуальности, когда стадо подоб-

ных антропоидам обезьян перешло в стадо первобытных людей.

Наукой твердо установлено, что человеческое общество возникло из стада антропоидов. Формула «человек произошел от обезьяны» отмечает лишь одну сторону эволюции. Вне общества такого перехода не могло быть. Исторически преобразовывалось биологическое общество обезьяноподобных животных в общество людей. В глубине этого процесса и, подчиняясь ему, шло преобразование обезьяноподобных животных в людей как элементов общества. Целостностью при переходе биологической формы в социальную была структура третьего уровня индивидуальности — стадо.

Колонии как индивидуальности

...Наличие особей трех разных уровней и общие закономерности их развития в животном мире представляют еще одно хорошее доказательство справедливости колониальной гипотезы происхождения Metazoa.

А. В. Иванов

Признаки организменности колоний

Представление «о существовании индивидуальностей трех последовательных уровней, или трех рангов: 1) индивидов — клеток, 2) индивидов — многоклеточных организмов, 3) индивидов — кормусов, т. е. высокоинтегрированных колоний *Metazoa*»¹ не распространено среди широких кругов биологов. Обычно используются два первых уровня — одноклеточные и метазои. Лишь в специальной литературе иногда сообщается об особях, которые состоят из метазоев, как метазои состоят из клеток. В порядке популяризации и углубления этого представления и написана данная брошюра. В предшествующих главах были показаны некоторые частные особенности полизооидных существ. Подытожим их и сделаем некоторые выводы. Начнем с признаков организменности колоний. Они обрисовывают разные стороны единства колонии как животного более высокого уровня, чем составляющие его метазои. Благодаря им полизооидный организм отличается от сообществ, популяций и других коллективов метазоев.

В основе организменной целостности колонии лежит ее генетическое единство. Оно достигается происхождением всех членов колонии от одной самки-основательницы (коловратки), одного оозоида (кишечнополостные, мшанки, сальпы), родительской пары (термиты) или в результате полигамии (пчелы, обезьяны). Генетическое единство отражается в морфо-функциональной целостности колонии. Последняя имеет внешнюю границу, от-

¹ А. В. Иванов. Происхождение многоклеточных животных. М., «Наука», 1968.

чего всегда любой зооид относится только к одной определенной колонии. Даже в дистанционной колонии ее члены не смешиваются: при десятках ульев на пасеке их пчелы принимаются только в своем летке, муравьи имеют свою охраняемую территорию. Каждый вид имеет характерные для него форму и размер колонии.

Все зооиды в колонии взаимосвязаны несравненно сильнее, чем с зооидами другой колонии того же вида. Форма связи зависит от вида. Примитивные зооиды связаны между собой всеми зародышевыми пластинами тела (кишечнополостные). Несколько более эволюционно подвинутые виды показывают неполное срастание зооидов — энтодермальные органы остаются отдельными (мшанки). Сложнее устроенные сальпы имеют только плацентарное соединение зооидов. У цефалодискусов связь может ограничиваться оболочкой их общего домика. Самые сложные метазои взаимодействуют в колонии лишь на основе дистанционных связей (насекомые, высшие позвоночные). Конечно, закономерность эта нечеткая. Влияют и другие факторы, отчего форма связи может различаться внутри типа более сильно, чем между другими весьма удаленными эволюционно типами. Даже внутри такой узкой группы, как цефалодискусы, встречается как органическая, так и дистанционная связь зооидов. Связь же зооидов коловраток (черви) и пиромом (хордовые) почти одинаковая — студенистыми оболочками.

Жизненный цикл колонии сложнее, чем одиночных метазоев. Он имеет две добавочные фазы: фазу колонии и фазу органа размножения колонии. Поэтому для него характерны необычные для метазоев свойства — как бы чередование поколений. Только в колониях наблюдается преобразование зооидов, согласно требованиям колонии, в ее органы, т. е. разделение функций зооидов. Все это создает в колонии различные аппараты, которых не имеют отдельные зооиды. Такова система распределительных трубок у кораллов, единый мускульный и опорный аппарат, позволяющий передвигаться колонии мшанок кристателла, система сигнализации у общественных насекомых и высших позвоночных (танцы пчел, мимика обезьян), особенности их поведения.

Колонии размножаются иначе, чем метазои. Их размножение включает в себя как фазу размножения составляющих колонию зооидов. Дочерние колонии обра-

зуются тремя путями: 1) отделением от материнской колонии ее части в составе многих зооидов — почкование или деление колоний муравьев и пчел, 2) зимующими почками — геммулы губок, статобласты мшанок, 3) половой деятельностью зооидов. Последний путь — самый общий для колоний. В этом случае половые зооиды могут отделяться от колонии и существовать самостоятельно (медузы, половые боченочники), или оставаться прикрепленными к колонии (гонофоры кишечнополостных, мешковидные зооиды корнеголова томпсона) или временно преобразовываться из полимеризующихся зооидов в размножающиеся (матка общественных насекомых).

Перечисленные признаки организменности колонии всегда так или иначе и в совокупности с другими признаками использовались биологами для характеристики вида. Это и позволяло разделять все виды на одиночные и колониальные.

Эволюция колоний

Многое в историческом образовании и развитии колоний метазоев еще не ясно. Но известные факты жизнедеятельности колоний в разных систематических группах и данные палеонтологии позволяют в какой-то степени заключить о путях эволюции полизооидных существ. Колонии метазоев возникали в разных систематических группах независимо, конвергентно и в разное время. Если первые колонии кишечнополостных возникли около миллиарда лет тому назад, то многим колониям пчелиных нет и десяти миллионов лет. На примере современных пчелиных видно, как формировались дистанционные колонии. Часть видов лишь немного заботится о своем потомстве. Есть много полуобщественных видов пчел, но известны и многочисленные полностью общественные пчелы. Во всех случаях колониальность начиналась с заботы о потомстве или с нерасхождения дочерних организмов. Так в свое время из клеток образовались и многоклеточные. Возникновение полизооидных было частным случаем общей закономерности усложнения животных посредством создания иерархических структур.

Дальнейшая эволюция колоний заключалась в диф-

ференциации и интеграции. Зооиды увеличивались в количестве, дифференцировались (полиморфизм, полиэтизм, мультифункционализм зооидов) и вырабатывали общеколониальные аппараты. Морфология колонии определялась видовыми особенностями ее зооидов и адаптацией к экологическим условиям. В эволюционном процессе организменные колонии выступали подобно одноклеточным или метазоям. Наименьшей эволюирующей единицей полизооидных существ всегда была их популяция: сифонофоры данной акватории, поселения многих колоний муравьев в данной местности. Колония метазоев эволюировала только в составе популяции из множества колоний того же вида. Структура возникавших колоний определялась видовыми особенностями зооидов, степенью их эволюционной подвинутости. Низшие животные могли давать только органические колонии, а высшие — только дистанционные.

Всегда, за редкими исключениями, остается загадкой конкретная причина распространения колоний за счет одиночных метазоев. Но некоторые общие преимущества колоний перед одиночным животным проявляются достаточно отчетливо. Если взглянуть на эволюцию в масштабе всего мира животных, то ясна тенденция к увеличению размеров животного — от амев до насекомых, птиц и млекопитающих. Образование колоний сразу дает многократное увеличение массы тела «коллективного животного». Выживают существа, которые могут лучше приспосабливаться к внешней среде, особенно если она изменяется. Колонии более пластичны, индивидуально изменчивы, чем одиночные метазои. Каждого поражает разнообразие внешнего вида колоний губок, кораллов, мшанок, муравьев, которое наблюдается внутри одного и того же вида в зависимости от особенностей экологической обстановки, что противоположно жестко запрограммированной форме метазоев. Удивительная приспособляемость каждого отдельно взятого растения к конкретным условиям его существования связана все с тем же высоким уровнем его индивидуальности.

Обращает на себя внимание неравномерность развития колониальности в животном мире. Одни типы, как из первичноротых, так и из вторичноротых ее не знают совершенно (моллюски, иглокожие), другие типы (и первичноротые и вторичноротые) состоят целиком или

почти целиком из колониальных видов (мшанки, оболочники). Но есть систематические группы разного ранга (от типа до семейства), в которых распространены и одиночные и колониальные виды. Таков тип плоских червей и семейство складчатокрылых ос. Эти факты пока остаются без объяснения, как и многие в эволюции. До сих пор не ясно, какие признаки позволяют одиночным видам конкурировать с колониальными внутри той или другой систематической группы, вследствие каких признаков даже крупные таксоны стали целиком колониальными, а другие, не менее крупные и весьма процветающие, обходятся вовсе без колоний.

Уровни индивидуальности

За последние два десятилетия во многих работах по общей биологии дается понятие об уровнях. Но часто забывается, что в природе существуют уровни разных масштабов и систем. В известной системе уровней клетка — организм — популяция заключены противоречия. В самом деле, эта система не подходит для одноклеточных, так как у них клетка не развивается в многоклеточный организм, а сама является организмом. Эта система не подходит и для всех вообще организмов, так как они не развиваются в направлении популяции, а остаются всегда организмами, лишь меняя свою сложность. В то же время популяция появилась одновременно с организмами, которые без нее не могли эволюционировать. Поэтому существуют системы уровней: организменные (одноклеточные — метазои — колонии метазоев — колонии колоний...), внутриорганизменные (организменный, его органов или органелл, частей органов или органелл и т. д.), ценотические (популяция, вид, ценоз, биосфера), а также многие другие.

Выше рассматривались только организменные уровни. Но и в этой системе еще много неясного. Ведь организменными и внутриорганизменными уровнями в масштабе индивидуальностей почти никто не занимается, хотя часто отмечается перспективность этих работ. Остановимся на некоторых из таких вопросов.

История описания видов полна примерами, когда за разные виды принимались отличающиеся друг от друга фазы жизненного цикла одного и того же вида. Одно

из основных отличий фаз — высота уровня. Например, на восходящем направлении развития гидроида обелия находятся во внешней среде одноклеточная зигота, многоклеточные планула и полип, полизооидное — древовидная полиморфная колония. А на нисходящем направлении развития можно встретить в морской воде многоклеточную медузу и одноклеточных половых продуктов — яиц и сперматозоидов. И к каждой такой фазе приложимо видовое название обелии. Колонии метазоев проходят в своем онтогенезе все три уровня индивидуальности от одноклеточных фаз до полизооидной колонии, т. е. имеется смена форм в одном простом цикле, а не чередование поколений.

Те же уровни индивидуальности можно распознать и при морфологическом анализе полизооидного существа. Если клетки — это первый уровень, то зооиды — это второй уровень. Третий уровень индивидуальности уже относится к самой колонии. Исторически самыми далекими предками колоний метазоев были одноклеточные животные. Затем из одноклеточных произошли многоклеточные, а из многоклеточных уже образовались колонии. Такой порядок развития в настоящее время общепризнан. Но существуют не разрешенные еще вопросы, касающиеся других сторон уровней. Например, неизвестно — ограничилось ли историческое развитие именно этими тремя уровнями или между ними были другие, на которые до сих пор не обратили внимания. Так же не ясно, какое отношение к этим четким уровням имеют другие уровни вроде полиэнергидного состояния у многоядерных простейших, или неклеточного состояния у сифоновых водорослей, или при отсутствии зооидов у губок, или при исчезновении отдельных полипов при их срастании у колоний меандрин (мадрепоровые кораллы).

Уже более ста лет назад Геккель ввел уровень органов многоклеточных животных как промежуточный между клетками и метазоями, если не брать еще других промежуточных уровней. Основанием для этого могли быть колонии метазоев, где зооиды или их группы выполняют функции колониального органа. Известно, что личинка колонии (например, у сифонофор) двусторонне-симметрична и имеет в зачатке основные органы колонии. Не исключено, что ранняя зрелость личинки

(неотения) могла дать вместо колонии многоклеточных одно целостное существо со многими органами.

Сравнение метазоев с высшими растениями показывает много аналогий между ними. Но по некоторым воззрениям высшие растения имеют 5—7 уровней, которые они проходят в онтогенезе. Даже высшие водоросли имеют 4 уровня индивидуальности, что почти общепринято. Получается несоответствие между столь большим усложнением иерархии водорослей и малой иерархической усложненностью животных. Между тем к одному уровню индивидуальности относятся животные, резко различающиеся по своей структуре: многоклеточные простейшие в виде одного слоя клеток (вольвоксы — род зеленых водорослей), однослойные личинки низших беспозвоночных, двуслойные кишечнополостные и трехслойные животные, начиная с червей. Поэтому, можно подозревать не один, а 2—3 уровня индивидуальности между одноклеточными животными и животными, начиная от червей и выше. Однако эти вопросы еще не стали в повестку дня науки. Можно надеяться, что представление об организме как иерархической структуре поможет определить все уровни индивидуальности высших животных.

ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных, т. 1. М., «Наука», 1964.
- Вилли К. и Детье В. Биология. М., «Мир», 1974.
- Догель В. А. Зоология беспозвоночных. М., «Высшая школа», 1975.
- Жизнь животных, тт. 1—6. М., «Просвещение», 1968—1971.
- Иванов А. В. Происхождение многоклеточных животных. Л., «Наука», 1968.
- Курс зоологии, тт. 1—2, ред. Б. С. Матвеев. М., «Высшая школа», 1961.
- Проблема целостности в современной биологии. М., «Наука», 1968.
- Развитие концепции структурных уровней в биологии. М., «Наука», 1972.
- Семенов Ю. И. Происхождение брака и семьи. М., «Мысль», 1974.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н. и Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М., «Наука», 1969.
- Тих Н. А. Предыстория общества. Л., Изд. ЛГУ, 1970.
- Федотов Д. М. Эволюция и филогения беспозвоночных животных. М., «Наука», 1966.
- Хаксли Джулиан. Удивительный мир эволюции. М., «Мир», 1971.
- Хохряков А. П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск, «Наука», 1975.
- Шовен Р. От пчелы до гориллы. М., «Мир», 1965.
- Яблоков А., Белькович В., Борисов В. Киты и дельфины. М., «Наука», 1972.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	3
Введение	5
Часть I. Органические колонии	13
Колония без зооидов (губки)	13
Разнообразные колонии (кишечнополостные)	18
Одинокое животное или колония зооидов (цестоды)?	22
Колонии коловраток подобны колониям высших типов	24
Колонии почти независимых зооидов (камптозои)	27
Последний отзвук линейных колоний (полихеты)	28
Странные форониды	29
Колонии мшанок ставят новые вопросы	31
Исключение или правило (корнеголовые)?	35
Самые фантастические существа (боченчоники)	37
Часть II. Дистанционные колонии	41
Колониальны ли цефалодискусы?	41
Целостность колоний насекомых	44
На пути к первобытному обществу	51
Часть III. Колонии как индивидуальности	55
Признаки организованности колоний	55
Эволюция колоний	57
Уровни индивидуальности	59
Литература	62

Александр Дмитриевич Заморский

КОЛОНИИ МНОГОКЛЕТОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ

Редактор *И. М. Тужилина*. Художник *Н. М. Константинова*.
Худож. редактор *Т. И. Добровольнова*. Технич. редактор *Т. В. Пичугина*. Корректор *Р. П. Старцева*.

А 03390. Индекс заказа 66111. Сдано в набор 24/VIII-76 г. Подписано к печати 18/X-76 г. Формат бумаги 84×108¹/₃₂. Бумага типографская № 3. Бум. л. 1,0. Печ. л. 2,0. Усл. печ. л. 3,36. Уч.-изд. л. 3,20. Тираж 57 660 экз. Издательство «Знание». 101835, Москва, Центр, проезд Серова, д. 4. Заказ 1484. Типография Всесоюзного общества «Знание». Москва, Центр, Новая пл., д. 3/4.
Цена 11 коп.

ДОРОГИЕ ТОВАРИЩИ!

Сообщаем вам, что подписчики серии «Биология» в 1977 году получают среди других следующие брошюры:

Студитский А. Н., доктор биологических наук. **Измельченная мышца** (загадки формообразования).

Брушлинский А. В., кандидат биологических наук. **Соотношение биологического и социального в развитии человека.**

Дубинин Н. П., академик и др. **Мутагены окружающей среды.**

Волькенштейн М. В., член-корреспондент АН СССР. **Основные проблемы современной биофизики.**

Камшилов М. М., доктор биологических наук. **Ноогенез — переход к эволюции, управляемой человеком.**

Рубин Б. А., доктор биологических наук, член-корреспондент ВАСХНИЛ. **Растение в борьбе с заболеваниями (фитоиммунитет).**

Может быть, ваших товарищей по работе заинтересует наша серия. Напоминаем, что подписаться на нее можно в любом отделении связи и у общественных распространителей на квартал, полгода, год (цена соответственно 33 коп., 66 коп., 1 руб. 32 коп.).

В каталоге «Союзпечати» серия расположена в разделе «Научно-популярные журналы» под рубрикой «Брошюры издательства «Знание». Индекс серии по каталогу «Союзпечати» 70071.

Издательство «Знание»

