

О СПЕЦИФИКЕ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ И ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ МОДУЛЬНЫХ ОБЪЕКТОВ

Рассмотрена специфика функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов. Развитие, функционирование и регуляция дефинитивного модульного объекта осуществляются благодаря изменению его макроструктуры, что определяет подвижность границ и невысокую целостность системы. По особенностям функционирования и развития объекты с модульной организацией обнаруживают большое сходство с системами популяционного уровня. Актуальна функциональная интерпретация разных аспектов разнообразия модульных объектов.

Возрастающий интерес к изучению модульной организации (Jackson, Coates, 1986; Ellison, Harvell, 1989; Марфенин, 1993а; Шафранова, Гатцук, 1994), по-видимому, связан с интуитивным осознанием общих закономерностей строения, функционирования, эволюции и экологии организмов с открытым ростом, которые свойственны объектам из разных царств живых существ. По мнению многих авторов, специфика модульных объектов еще недостаточно отражена в теоретической биологии (Юрцев, 1976; Лодкина, 1983; Серебрякова, 1983; Шафранова, 1990; Кузнецова, 1992; Марфенин, 1993а).

Попытки выявить общие особенности основных групп модульных организмов, прежде всего растений, показали, что проблема выяснения специфики модульной организации многоаспектна (Беклемишев, 1950; Старостин, 1966, 1967; Гродзинский, 1974, 1983; Юсуфов, 1976; Шафранова, 1990; Марфенин, 1993а, 1993б). Ее решение предполагает структурные, функциональные исследования, изучение особенностей онтогенеза, эволюции и экологии модульных объектов, анализ их как кибернетических систем. К настоящему времени детально разработан, применительно к растениям, структурный аспект (Шафранова, 1980, 1981, 1990, 1993; Гатцук, 1974, 1985, 1994; Серебрякова, 1977; Кузнецова, 1985, 1986, 1995, 1998; Шафранова, Гатцук, 1994), сделаны обобщения по онтогенезу и морфогенезу растений (Хохряков, 1973, 1975; Юсуфов, 1976, 1982, 1988, 1996; Мазуренко, Хохряков, 1977; Демкив, 1981; Демкив, Сытник, 1985; Лодкина, 1983; Серебрякова, 1983), отмечена специфика их эволюционных преобразований, связанная с особенностями онтогенеза и морфогенеза (Лодкина, 1983; Серебрякова, 1983). Накоплен богатейший фактический материал по функциональной организации колониальных животных (Марфенин, 1993а, б). Однако, как правило, фактический материал обобщен лишь применительно к отдельным таксонам модульных объектов, а общая специфика их функциональной организации изучена недостаточно. Актуальны философское осмысление модульной организации и поиск подхода, способного объединить и направить разные исследования.

Используя диалектический метод и функциональный подход к изучению организации, предложенный М.И. Сетровым (1969; 1971а, б, 1972; 1975), мы попытались представить модульные объекты как функциональные и саморазвивающиеся живые системы, выяснить их специфические особенности.

ВВОДНЫЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Как правило, определяя наличие модульной организации (Tomlinson, 1984; Бигон и др., 1989; Кузнецова, 1992, 1995; Марфенин, 1993а), отмечают прежде всего способность к открытому росту, или циклический морфогенез, и модульное строение. При этом рост обычно соотносят с формообразованием (Лодкина, 1983; Шафранова, 1990), поэтому оба понятия “открытый рост”, и “циклический морфогенез”, в равной степени отражают наиболее существенную черту модульной организации - **многократное** формирование в течение всей жизни объекта сходных структурных блоков – модулей. Результатом такого открытого роста (циклического морфогенеза) является модульное строение. При модульной организации, оба признака (открытый рост и модульное строение) проявляются на уровне всего живого объекта.

Возможно проявление отмеченных признаков на уровне отдельных структур и на определенных этапах развития (Шафранова, 1981, 1990; Нотов, 1997; Хохряков, 1997). Различна степень выраженности признаков. Широко распространены живые объекты, у которых открытый рост и модульное строение проявляются на уровне отдельных структур, на определенных этапах онтогенеза и при определенных условиях развития (открытый рост ногтей, волос позвоночных животных, мицелиальные формы некоторых грибов, образующие в погруженной культуре дрожжеподобные формы). Существуют объекты, у которых на уровне всего организма выражен один из признаков, например, открытый рост у некоторых пластинчатых водорослей и накипных лишайников или модульное строение у морских звезд. По-видимому, говорить о модульной организации можно лишь при достаточно полном проявлении на уровне всего объекта обоих основных признаков. Именно такие объекты будут рассмотрены ниже. Различные промежуточные формы требуют специального анализа. Как правило, модульную и унитарную организации описывают на примере соответственно, высших растений и позвоночных животных. Мы стремились отметить более универсальные особенности, характерные для представителей разных царств живых организмов с модульным или унитарным типом организации (табл. 1, 2). Особое внимание уделено многоклеточным животным и растениям, у которых специфические черты модульной организации проявляются наиболее полно, и четко выражены основные тенденции развития типов организации. В меньшей степени проанализированы грибы и разнообразные одноклеточные модульные организмы.

В сложном цикле воспроизведения каждая стадия или поколение обладают определенным типом организации – модульным или унитарным. Как правило, модульная организация полно представлена лишь у одного поколения (гаметофит мохообразных, спорофит сосудистых растений, полипоидная стадия колониальных кишечнополостных), которое обычно доминирует в цикле воспроизведения. Реже черты модульной организации характерны для нескольких поколений цикла воспроизведения (некоторые водоросли, грибы). При выяснении особенностей индивидуального развития проанализирован онтогенез стадии или поколения с четко выраженными чертами одного из типов организации.

Сравниваемые модульные и унитарные объекты рассмотрены как целостные системы. В этой связи их морфо-функциональные системы обозначены как подсистемы.

Табл. 1

**Специфические особенности функциональной организации
дефинитивных модульных и унитарных живых систем**

Особенности	Модульная организация	Унитарная организация
Специфика проявления общих принципов организации		
Принцип совместимости	В дефинитивной структуре организма выделена формообразовательная подсистема, которая функционирует наряду с другими функциональными подсистемами	В дефинитивной структуре организма выделена централизованная управляющая подсистема
Принцип актуализации	Формообразовательные процессы приобретают ярко выраженный функциональный характер, направлены не только на сохранение, но и на развитие живой системы	Процессы управления приобретают ярко выраженный функциональный характер. Сохранение и развитие живой системы осуществляется благодаря управляющей подсистеме
Принцип сосредоточения	Формообразовательная подсистема объединяет все функциональные подсистемы. Циклический морфогенез - условие и способ нормального функционирования живой системы	Управляющая подсистема объединяет все функциональные подсистемы. Нормальное функционирование живой системы невозможно без управления
Принцип нейтрализации	Дисфункции нейтрализуются благодаря изменению интенсивности формообразовательных процессов	Дисфункции нейтрализуются благодаря процессам управления
Принцип лабильности	Качественное преобразование организации происходит благодаря упорядочению формообразовательных процессов, изменению их алгоритмов	Качественное преобразование организации в значительной степени связаны с совершенствованием управляющей подсистемы
Взаимосвязь основных аспектов организации		
Взаимосвязь структурного, динамического и регуляционного аспектов	Развитие, функционирование и регуляция дефинитивной живой системы осуществляются благодаря изменению ее макроструктуры	Развитие, функционирование и регуляция дефинитивной живой системы происходят без изменения ее макроструктуры
Взаимосвязь структурного, динамического аспектов	Циклический морфогенез определяет динамизм макроструктуры	При функционировании дефинитивной системы макроструктура системы не изменяется
Взаимосвязь структурного и регуляционного аспектов	Функциональная равноценность модулей определяет возможность регуляции интенсивности функционирования путем изменения числа образующихся модулей	Регуляция заключается в изменении характера связей и функционирования компонентов системы
Некоторые особенности функционирования живой системы		
Характер взаимодействия с окружающей средой	Преобладают пассивные формы взаимодействия, "подстраивание", "вживание"	Преобладают активные формы взаимодействия "уклонение", "освоение", "подчинение"
Направленность	Регенерация	Регенерационные возможности ограничены, преобладают

сохранительной реакции при крупном повреждении		компенсаторные реакции
Способы обеспечения надежности живой системы	Значительная роль "холодного резервирования"	Более распространено "теплое резервирование"
Способы обеспечения эффективности	Регуляция интенсивности формообразовательных процессов	Поведение, адекватное характеру изменения условий
Формы регулирования	Преобладает пассивное регулирование, распространен "неадресованный" тип передачи информации	Активное управление, благодаря центральной управляющей подсистеме, преобладает "адресованный" тип передачи информации

Табл. 2

Специфические особенности индивидуального развития при разных типах организации

Признаки	Модульная организация	Унитарная организация
Общие особенности индивидуального развития		
Специфика программы развития	Предполагает многократное использование всех морфогенетических программ в онтогенезе	Основные морфогенетические программы не используются повторно
Характер изменения темпов и глубины структурно-функциональных преобразований	Пропорциональный	Диспропорциональный
Степень выделенности эмбрионального периода	Слабо ограничен	Четко выделен
Направленность развития	Создание живой системы в течение всего онтогенеза	Создание живой системы в эмбриональный период Функционирование и совершенствование в постэмбриональный период
Степень целостности процесса развития	Относительно низкая , процессы роста, старения, терминальный процесс растянуты во времени и разобщены в пространстве	Высокая целостность всех процессов и индивидуального развития в целом
Специфика проявления цикличности развития	Цикличность проявляется на макроморфологическом уровне и находит выражение в циклическом морфогенезе и модульном строении	Цикличность выявляется только на анатомическом уровне и не проявляется в макроструктуре

Темпофиксационные свойства	Выражены	Не выражены
Детерминация развития	Относительно низкая степень детерминированности развития Меньшая степень автономности развития по отношению к внешней среде	Более высокая степень детерминированности развития Большая степень автономности развития по отношению к внешней среде
Особенности развития дефинитивной живой системы		
Стратегия развития	Достраивание	Совершенствование
Подсистема обеспечивающая организующее взаимодействие в процессе развития	Формообразовательная	Управляющая
Роль морфогенетических процессов	Направлены на развитие живой системы	Поддержание целостности живой системы
Подвижность границ живой системы	Постоянное изменение границ благодаря включению новых элементов	Относительно стабильные границы
Специфика спектра модусов преобразования системы	Большая роль преобразований, связанных с изменением числа элементов	Большая роль преобразований, связанных с изменением взаимоотношений между элементами

СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ДЕФИНИТИВНОГО МОДУЛЬНОГО ОБЪЕКТА

Основные стороны организации

Структурный аспект

Циклический морфогенез предполагает дифференциацию специальной формообразовательной подсистемы, которая функционирует наряду с другими подсистемами организма (табл.1). Выделенность такой подсистемы – важнейшее условие существования модульной организации. Наличие формообразовательной подсистемы определяет модульное строение объекта, множественность и повторяемость однотипных модулей. Формообразовательная подсистема никогда не бывает централизована, поэтому процессы формообразования модульных объектов носят локальный характер.

Для модульных объектов характерна унификация модулей, их равноценность, взаимозаменяемость, что является следствием слабой функционально-структурной дифференциации и нечеткой отграниченности морфо-функциональных подсистем на макроморфологическом уровне. У грибов, например, в пределах вегетативного тела, морфофункциональные подсистемы не выделены. Их модули полифункциональны, способны выполнять все основные функции, характерные для данной живой системы. В

случае значительного морфологического расчленения тела (высшие растения, колониальные животные) модули также оказываются полифункциональными, т.к. содержат элементы разных морфофункциональных подсистем. Таковы листья, стебли растений, зооиды и коммуникативные системы колониальных животных. Листья, стебли, побеги растений, нередко называют органами, однако эти структуры не подобны органам унитарных животных. У животных принято называть органом более или менее обособленную часть организма, выполняющую определенную функцию (Шмальгаузен, 1974). “По-видимому, у растений, органам в таком понимании соответствуют системы тканей, пронизывающие все тело растения и осуществляющие помимо выполнения всех функций связанных с жизнеобеспечением, взаимосвязь частей и целостность организма” (Шафранова, 1980, с. 439).

Динамический аспект

Нормальное функционирование любого живого объекта, его устойчивость, целостность, обеспечиваются благодаря постоянным процессам новообразования и распада его элементов (Беклемишев, 1964а, 1994). В иерархических многоуровневых системах эти процессы происходят на разных структурных уровнях (молекулярный, клеточный, ткани и органы), различный уровень и самих образующихся и разрушающихся элементов. У многоклеточных унитарных объектов репарационные процессы осуществляются на молекулярном, реже на клеточном уровнях (образование новых элементов крови, эпителиальных и эпидермальных клеток). Крайне редко обновляемые структуры многоклеточны (различные эпидермальные образования у позвоночных, например, перья, рога). Процессы новообразования и распада у модульных объектов осуществляются на макроморфологическом уровне, а возникающие элементы содержат все, или почти все, характерные для данного объекта морфофункциональные подсистемы. Нормальное функционирование во многих случаях предполагает регулярный сброс в окружающую среду значительных по размеру дифференцированных и сложноустроенных частей тела (листья, отмирающие побеги, зооиды). При сбалансированном распаде и новообразовании модульные объекты можно рассматривать в некотором смысле как “сверхдинамические” живые системы. При продолжительном нарастании тела модульных объектов в той или иной степени выражено направленное перемещение центров, участков с максимальной физиологической активностью. Подобные центры, как правило, соотносятся с меристематическими зонами (апексы, почки формирующихся зооидов, камбиальная зона с прилегающими активно функционирующими участками ксилемы и флоэмы). Перемещение подобных участков происходит в центробежном направлении. В цикле развития структурных единиц нередко можно выделить фазу вторичной деятельности (Серебрякова, 1971), при которой уменьшается спектр выполняемых функций. Для побегов растений такая фаза наступает после отмирания апекса и листьев (Серебрякова, 1971; Бологова, 1989). Значительные различия в уровне физиологической активности обнаруживаются при сопоставлении проводящих и непроводящих слоев ксилемы и флоэмы у древесных растений. Важнейшие свойства, определяющие качество функционирования – надежность, эффективность, экономичность (Новосельцев, 1978). Способы обеспечения этих свойств у объектов с разным типом организации требуют специального изучения. Надежность в модульных системах обеспечивается во многих случаях благодаря “холодному резервированию” (см. Старостин, 1966, 1967). В большей

степени это показано для растений (Старостин, 1966,1967; Гродзинский, 1974, 1983). Подобные “резервы” можно обнаружить у них на разных структурных уровнях (отложение ассимилятов в запасующих органах, покоящиеся центры в меристемах (Иванов, 1974), спящие почки). У гидроидов отмечены депо запасных питательных веществ и ствольных клеток в гипертрофированном гастродермисе (Марфенин, 1993а, с.35). Аналогии спящих почек описаны у некоторых асцидий (Марфенин, 1993а, с.147). Физиологические механизмы достижения эффективности функциональных процессов лучше изучены у унитарных организмов (Анохин, 1975, 1978, 1980; Уголев, 1985, 1987). Для модульных объектов, как правило, проводили количественный анализ продуктивности и выясняли способы ее повышения, реже рассматривали динамику и функционирование (Бологова, 1989). Весьма плодотворным является предложенный Б.А. Юрцевым (1986) подход, позволяющий дать функциональную интерпретацию основных продукционных стратегий и фитоцено типов. У модульных объектов преобладают пассивные формы взаимодействия с окружающей средой (Старостин, 1966, 1967) (табл.1). Значительно чаще у модульных объектов встречаются такие формы переживания неблагоприятных условий, как анабиоз, криптобиоз, которые отмечены во многих группах споровых растений. Переживание сезонной диапаузы в неактивной форме, без гидрантов, описаны у некоторых гидроидов (Марфенин, 1993а, с.35). Нередко при неблагоприятных условиях среды значительно снижается уровень жизнеспособности (квасисенильное состояние у растений (Смирнова и др., 1984), голодающие экземпляры у гидроидов (Марфенин, 1993а, с.117)).

В отличие от унитарных объектов, большая часть которых способна к активному движению, среди модульных преобладают неподвижные формы.

Регуляционный аспект

По-видимому, первым предположение о “руководящей” роли растущих “верхушек” растения высказал А. Браун (Braun, 1853). Он уподоблял эти “верхушки” головам животных. В настоящее время развиты представления об апексах, как о главных координирующих (доминирующих) центрах, влияющих на морфогенетические процессы в целом растении (Кефели, 1984, 1994; Ростовцева, 1984; Уоринг, Филлипс, 1984; Батыгин, 1986; Полевой, 1989; Полевой, Саламатова, 1991). Установлена роль апексов в синтезе и перераспределении гормонов, показано, что гормональное взаимодействие доминирующих центров побега и корня служит важнейшим эндогенным механизмом и регуляции роста и морфогенеза (Полевой, 1989).

Генетически детерминированные типы регуляторных механизмов с разным характером корреляций между интенсивностью и устойчивостью продукционных процессов определяют разные продукционные стратегии (Юрцев, 1986). Все основные фитоцено типы и продукционные стратегии предполагают определенную динамику изменения интенсивности и длительности ростовых процессов. При любом фитоцено типе реакция на стресс и нарушения связана прямым или косвенным образом с изменением формообразовательной активности. Виоленты и эксплеренты реагируют на стресс усилением роста (эффект этиоляции при недостаточной освещенности, регенерация при повреждении побегов и корней) (Юрцев, 1986). В меньшей степени характер роста изменяется у пациентов, у которых преобразуются параметры некоторых

физиологических процессов (фотосинтез, дыхание). Однако при сильном воздействии происходит временный переход в покоящееся состояние без отмирания ассимилирующих органов. Такой переход связан с остановкой ростовых процессов. Большею частью сохранительные реакции при крупном повреждении растений и колоний животных направлены на регенерацию (Юсуфов, 1972, 1982; Марфенин, 1993а). Внешним проявлением внутренних механизмов взаимодействия между структурными элементами разного ранга являются корреляционные отношения. Сбалансированность развития разных элементов растения (корнелистовые корреляции (Казарян, 1969), соотношение ризокормов с разными вариантами развития (Бологова, 1989)) осуществляется посредством регуляции интенсивности формообразовательных процессов. Данные о пропорциональности строения колоний у колониальных гидроидов (Марфенин, 1993а, б) и данные о характере роста разных участков мицелия грибов также свидетельствуют о большом регуляторном значении формообразовательной подсистемы. У колониальных животных со слаборазвитой нервной системой значительную координирующую роль на уровне всего организма-колонии, по-видимому, играет формообразовательная подсистема.

Таким образом, взаимодействие подсистем модульных объектов обеспечивается благодаря формообразовательной подсистеме. Формообразовательную подсистему можно рассматривать как аналог управляющей подсистемы унитарных организмов.

Основные принципы функциональной организации и взаимосвязь ее сторон

Специфика проявления общих принципов организации, предложенных М.И. Сетровым (1971а, б; 1972) у модульных объектов, по-видимому, выражается в особой роли формообразовательной подсистемы (табл. 1). Направленность формообразовательных процессов на развитие, их объединяющая и регуляторная роль определяют ярко выраженный функциональный характер формообразовательных процессов. Циклический морфогенез становится условием и способом нормального функционирования (табл. 1). Формообразовательные процессы у дефинитивных унитарных объектов носят лишь репарационный характер и не затрагивают макроморфологический уровень. Все функциональные подсистемы объединяет управляющая система, благодаря которой сохраняется целостность живой системы и происходит ее развитие.

Формулируя наиболее общий закон, выражающий сущность модульной организации, необходимо указать на специфику взаимосвязи основных сторон организации – структурной, динамической и регуляционной. Вероятно, своеобразие взаимоотношений этих сторон заключается в том, что развитие, функционирование и регуляция дефинитивной живой системы осуществляются путем изменения ее макроструктуры (табл. 1).

Динамизм макроструктуры определяет подвижность границ дефинитивной живой системы, непостоянство ее состава (табл. 1), что также отражает качественную специфику модульной организации. Устойчивость структуры модульных объектов достигается благодаря стабильности алгоритма роста. Исследования структуры модульных объектов предполагают обязательное рассмотрение динамических и функциональных аспектов (см. Бологова, 1989).

Функционирование и регуляция дефинитивных унитарных объектов не приводит к изменению их макроструктуры (табл. 1).

Сходство функциональной организации модульных объектов и популяций

“Специфика того или иного класса систем определяется законом связи их элементов, их организации и отношением к прилегающим (иерархическим) структурным уровням” (Сетров, 1972, с. 114). С этой точки зрения интересно сопоставить основные принципы организации модульных объектов и популяций. Модульные организмы и популяции обладают способностью многократно в течении всего времени своего существования воспроизводить элементы, из которых они состоят. Воспроизведение осуществляется в пределах рассматриваемой системы (целостности). В 1866 г. К. Бэр определил размножение “как рост за пределы собственной индивидуальности” (цит. по: Иванова-Казас, 1977, с. 4). В случае модульных объектов и популяций “размножение”, понимаемое как рост, осуществляется в пределах рассматриваемой целостности, индивидуальности, хотя целостность популяции крайне низка по сравнению с целостностью организма. Постоянное образование элементов не только поддерживает целостность популяции, но и направлено на ее развитие. Рост, в смысле К. Бэра, унитарных объектов происходит “за пределами их индивидуальности”. Сходны свойства элементов модульного организма и популяции. Элементы гомомомны, функционально равноценны, взаимозаменяемы, относительно автономны. Регуляция сравниваемых систем осуществляется путем изменения интенсивности образования элементов (изменения соответственно интенсивности формообразовательных процессов и интенсивности размножения), их числа. Развитие, функционирование и регуляция модульных объектов и популяций предполагают изменение их структуры, состава. В ходе развития и функционирования появляются новые элементы, устанавливаются связи между ними.

В отличие от модульных, унитарные организмы – системы с сильными связями между гетеромомными, уникальными незаменимыми элементами.

Таким образом, основные особенности и принципы функциональной организации модульных объектов более сходны с системами популяционного уровня. Не удивительно, что разные исследователи неоднократно пытались представить как колонию, или метапопуляцию (White, 1979) и применить в дополнение к морфологическому анализу структуры “демографический” метод (Бологова, 1989, с.22), характеризующий количественные соотношения структурных элементов разного ранга.

В пользу сходства модульных объектов и популяций свидетельствует наличие конкурентных взаимоотношений между структурными элементами модульного объекта (см. Бологова, 1989). На примере ежи сборной установлена также большая вероятность гибели структурных элементов её дерновины на начальных этапах развития.

Наибольшим сходством с популяциями обладают объекты, способные образовывать клоны. В этом случае исчезает физическая связь между частями модульного организма. Образование клонов широко распространено у растений, грибов. Обособление элементов колонии при разрушении её центральной части отмечено у некоторых гидроидных полипов (Марфенин, 1993 а, с. 43)

ОСОБЕННОСТИ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ ПРИ МОДУЛЬНОЙ И УНИТАРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Рассматривая онтогенез живых объектов как организованный процесс можно выделить три основных аспекта – структурный, динамический и регуляционный.

Структурный аспект

Структура процесса определяется его расчлененностью на отдельные этапы, фазы, степенью целостности этих этапов и всего процесса развития. У многоклеточных унитарных организмов в ходе эмбрионального развития нередко происходят значительные топологические перестройки, перемещения клеточных элементов, возможны локальные некрозы, сложнейшие преобразования организации при развитии с метаморфозом (Кнорре, 1971; Короткова, 1968, 1979; Преснов, Исаева, 1985; Белоусов, 1979, 1993). Благодаря этим процессам создается дефинитивная система с характерным планом строения и определенной функциональной организацией. Сопоставляя онтогенез животных и растений Х.Иленфельдт подчеркивает что, “онтогенез животных “разовый процесс” и неудивительно, что существование уже закончившего рост организма, иногда очень длительное, многие зоологи склонны вообще не относить к онтогенезу, а изучение онтогенеза для них, исключительно область эмбриологии” (цит. по: Серебрякова, 1983, с. 580-581). В постэмбриональный период темпы преобразований у унитарных объектов резко уменьшаются. В течение этого этапа наблюдается функционирование организма (табл. 2). Большая часть преобразований имеет количественный, а не качественный характер. Качественные изменения связаны с переходом к размножению, а затем с процессами старения. Процессы старения можно считать характерной чертой развития. “Запрограммированная смерть” (Коган, 1977; Адо, 1980) разрешает противоречие между самосохранением особи и самосохранением вида. При достаточно высокой организации, предполагающей наличие хорошо развитой управляющей подсистемы (нервная система) возможно совершенствование живой системы благодаря повышению эффективности функционирования управляющей подсистемы (табл. 2). Таким образом, разная направленность развития и значительные различия в темпах и глубине преобразований позволяют разделить онтогенез большинства унитарных объектов на эмбриональный и постэмбриональный периоды (табл. 2). У модульных объектов, благодаря циклическому морфогенезу и постоянному надстраиванию, создание живой системы происходит в течение всего онтогенеза (табл. 2). Процесс индивидуального развития в этом смысле однонаправлен. Циклический морфогенез определяет также пропорциональность изменения темпов и глубины преобразования системы (табл. 2), которые возрастают по мере увеличения очагов роста. Все это приводит к слабой отграниченности эмбрионального периода, условности его выделения. Так, эмбриология растений, разработанная в основном для покрытосеменных растений, рассматривает обычно процессы формирования спор, гаметофитов, оплодотворение и начальные стадии развития спорофита (Токин, 1987; Сладков, Гревцова, 1991). Последние, в связи с наличием семени, оказываются отграничены. У споровых высших растений начальные этапы развития поколения с модульной организацией выделены в значительно меньшей степени. Более четко, чем у растений, эмбриональный период выражен у модульных животных. Однако в связи с относительно простым, по сравнению с другими группами многоклеточных животных, эмбриогенезом, и постоянным образованием новых зооидов мы не

обнаруживаем резкого различия в темпах и глубине преобразований, что также позволяет говорить о более слабой, чем у унитарных объектов, отграниченности эмбрионального периода. Основные процессы, связанные с развитием – рост и морфогенез, старение, терминальный процесс у модульных объектов “растянуты” во времени и слабо отграничены. Возможны перестановки отдельных этапов, продолжительные по времени обратимые состояния, например, квазисисенильность (Смирнова и др., 1984).

Терминальные процессы могут приобретать переходящий характер. У некоторых растений практически невозможно пронаблюдать завершающие этапы онтогенеза.

Динамический аспект

В основе устойчивости любого явления лежат динамические процессы, характеризующиеся замкнутостью и цикличностью (Сетров, 1972, с. 80). У модульных объектов при значительном морфологическом расчленении тела наблюдается сложная иерархия морфогенетических циклов (Шафранова, 1990). Онтогенез приобретает блочный (циклический) характер и складывается из повторяющихся друг друга “парциальных” онтогенезов разного масштаба.

Модульные объекты интересны тем, что цикличность их функционирования и развития находит структурное выражение и легко выявляется на макроморфологическом уровне (табл. 2). Глубина взаимодействия структурного и динамического аспектов организации значительна. Это определяет сложность их независимого рассмотрения, что нашло отражение даже в понятиях и терминах - “динамизм макроструктуры”, “динамическая морфология” (Шафранова, 1990; Sattler, 1992), “онтоморфогенез”.

Как отражение динамики развития в макроструктуре модульного объекта можно рассматривать темпофиксацию. В большей степени она выражена у растений (Шафранова, 1990) и проявляется на разных структурных уровнях, анатомическом, макроморфологическом. Среди колониальных животных темпофиксация полнее представлена у объектов с массивным скелетом, например у кораллов. Описанное Н.Н. Марфениным (1993а, с.115) надстраивание ножки гидрантов при образовании вторичных гидрантов также можно рассматривать в качестве примера темпофиксации. В ходе постэмбрионального развития унитарных объектов не происходит существенных изменений их макроструктуры, а цикличность функционирования выявляется, как правило, лишь на анатомическом уровне (табл. 2).

Процессы роста и отмирания носят у модульных объектов локальный характер. Инэквиперманентность элементов живой системы приводит к их физиологической разнокачественности, определяет возможность “локального” старения и омоложения, поэтому основные процессы, связанные с развитием, нередко “разобщены” в пространстве. В большей степени проблема физиологической разнокачественности разных участков тела модульных объектов отражена на примере растений. У колониальных животных описана зона депрессии, образующаяся в центре колонии (Марфенин, 1993 а, с. 43). В пределах этой зоны происходит рассасывание зооидов, а иногда и ценосарка.

Регуляционный аспект

Регуляция развития осуществляется благодаря подсистемам разного уровня (Шмальгаузен, 1935, 1961, 1964, 1968; Светлов, 1978 а, б; Лодкина, 1983; Полевой, 1989). Важнейшим регулятором является геном. Специфика программы развития модульных объектов, в отличие от унитарных, заключается в том, что она предполагает многократное использование морфогенетических программ в онтогенезе (табл.2).

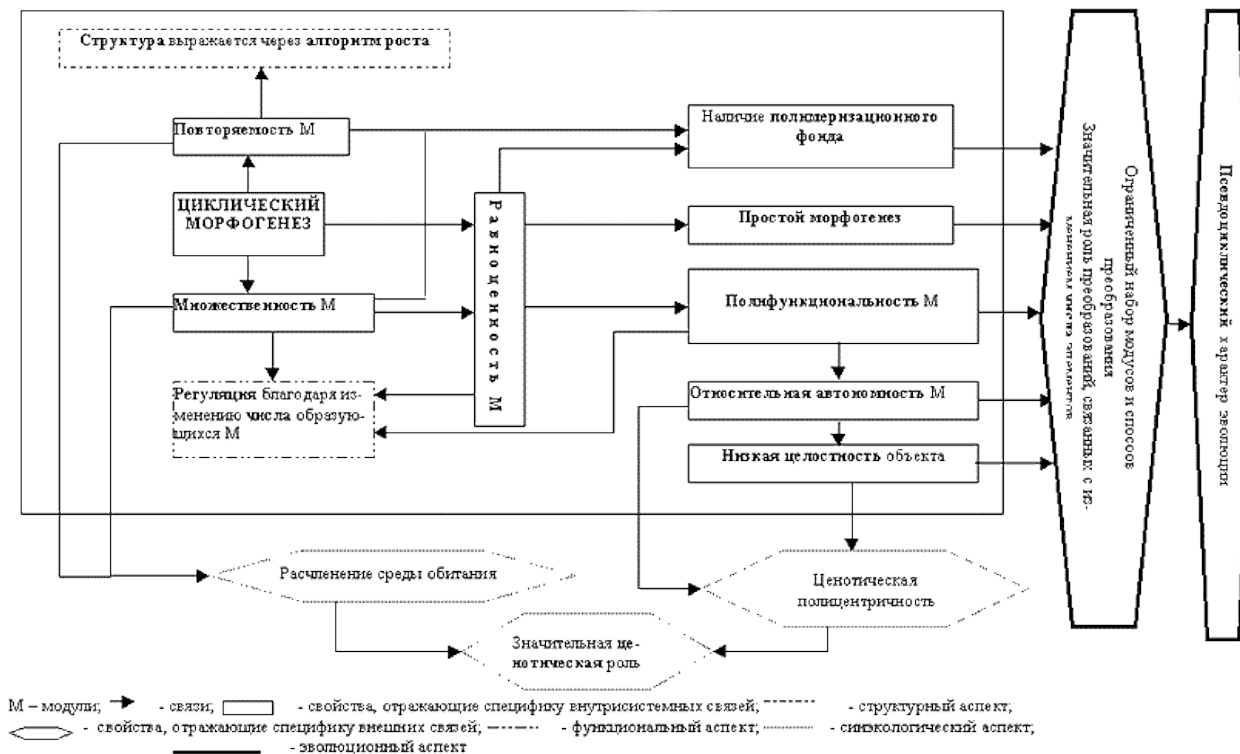
Развитие модульных организмов детерминировано в гораздо меньшей степени, чем развитие унитарных. Низкая степень детерминированности развития проявляется в неопределенности числа модулей, морфогенетических циклов, неопределенной продолжительности некоторых фаз, этапов онтогенеза и индивидуального развития в целом (табл. 2). Одним из наиболее ярких проявлений слабой детерминированности развития является поливариантность онтогенеза, которая свидетельствует также и о незначительной автономности развития по отношению к внешней среде, о большой детерминирующей роли среды. Поливариантность онтогенеза в некотором смысле можно рассматривать как аналог поведения животных. Представления об онтогенезе как о поведении встречаем, например, в работе А. Арбер (Arber, 1950, p. 3).

Учение о поливариантности онтогенеза детально разработано для высших растений, описаны основные её типы (Жукова, 1986). Примеры поливариантности развития можно обнаружить и в других группах модульных объектов. Для колониальных гидроидов отмечены разные варианты строения колоний в зависимости от скорости течения и типа субстрата, показаны значительные вариации размеров при разной кормовой базе (Марфенин, 1993а). У грибов описаны даже разные типы организации (дрожжеподобные и мицелиальные формы) при глубинной и поверхностной культуре (Черепанова, 1981; Билай, 1989). У видов лишайников со сложнорасчлененным слоевищем, например, у *Cladonia gracilis*, по нашим наблюдениям, возможны два основных типа развития. Первый тип предполагает длительное функционирование первичного слоевища и подцеиев, второй - быстрое разрушение первичного слоевища и интенсивную смену элементарных подцеиев. Весьма актуальна разработка концепции поливариантности онтогенеза и вопроса о периодизации онтогенеза применительно к разным группам модульных объектов.

СВЯЗЬ ОСНОВНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ И ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ.

Наиболее важная функциональная особенность модульных объектов – циклический морфогенез - определяет качественную специфику их индивидуального развития (схема 1). Она заключается в том, что они в дефинитивном состоянии (модульные объекты) представляют живые системы с подвижными границами, а онтогенез имеет блочный (циклический) характер (схема 1). В течение всей жизни благодаря включению новых элементов и установлению характерных связей изменяются границы системы. Нестабильность границ системы свидетельствует о ее низкой целостности. Весь процесс развития также характеризуется незначительной целостностью, которая проявляется в слабой отграниченности стадий, неопределенной продолжительности стадий и всего онтогенеза, в высокой автономности отдельных процессов, низкой детерминированности и автономности развития (схема 1).

Некоторые особенности модульных объектов, отражающие специфику внутрисистемных и внешних связей



Синэкологический аспект

Благодаря постоянному нарастанию, как правило, неподвижные, модульные объекты расчленяют среду обитания, преобразуют её, увеличивают число экологических ниш (см. Марфенин, 1993 а, с. 130-135). Нередко модульные объекты обладают многими центрами воздействия на среду. Особенно четко это свойство выражено у объектов, представляющих полицентрические жизненные формы. Отмеченные свойства определяют значительную ценотическую роль модульных объектов (схема 2). Сложность и богатство видового состава многих биоценозов в значительной степени зависит от структуры и состава фитоценоза, основу которого составляют модульные растения. Среди морских модульных животных сходную роль играют кораллы.

Эволюционный аспект

Множественность модулей, их равноценность, относительно простое строение и морфогенез определяют специфику структурных преобразований (схема 2). Среди основных модусов преобразований, описанных Ю.В. Мамкаевым (см. Мамкаев, 1991, 1996), у модульных объектов особую роль играют модусы, связанные изменением числа элементов - “сборка” и “присоединение элементов”.

На примере растений показано, что даже самые целостные структуры высших растений (семезачаток, гипантий, лист, макрофилл, семенная чешуя) возникают в результате интеграционных процессов (Красилов, 1970, 1989; Мейен, 1977, 1982; Тахтаджян, 1983; Кузнецова, 1986).

Интеграционные процессы описаны в разных группах колониальных животных. Слияние элементов колонии гидроидов приводит к образованию полисифонных стволов (Марфенин, 1977, 1988, 1993а). Слияние зооидов и образование “вторично одиночных” форм отмечены, например, для колониальных мшанок, кораллов, табулят, туникат (Беклемишев, 1964б; Преображенский, 1982; Наумов и др., 1987; Романов, 1989). В ряде случаев наблюдается слияние зооидов и формирование единого ротового отверстия. Например, у колониальных мадрепоровых кораллов четко выражена тенденция к слиянию полипов. У кораллов-мозговиков (*Leptoria*, *Diploria*) все полипы сливаются воедино (Наумов и др., 1987). Колония приобретает вид полушария, по поверхности которого проходят борозды со щелями, образовавшимися из слившихся ртов полипов. По-видимому, у роговых кораллов из семейства *Gorgonacea* путем уплощения и слияния элементов колонии на основе разветвленных форм могли возникнуть плоские пластинчатые формы (*Leptogorgia petchizans* - *Gorgia flabellatum* - *Phyllogorgia dilatata*).

Слияние гиф у грибов приводит к образованию ризоморф (Черепанова, 1981; Билай, 1989).

Повторяемость и цикличность интеграционных процессов продемонстрированы в работах, посвященных анализу процессов полимеризации и олигомеризации (Догель, 1954; Заморский, 1971, 1980; Хохряков, 1974, 1975; Мамкаев, 1977). Аналогичные представления использованы в концепции псевдоциклов (см. Кузнецова, 1985, 1986, 1992).

Повторяемость цикличность “сборок” у растений можно показать на примере ряда “система теломов - макрофилл - филломорфные ветви разного строения”. Множественность такихборок приводит к сходству в строении негомологичных структур (псевдоциклическое сходство). Формы, обладающие таким сходством, можно объединить в псевдоциклические ряды, в которых через определенные интервалы повторяются внешне сходные негомологичные формы, связанные постепенными переходами (Кузнецова, 1986, 1992). Зоологические объекты еще недостаточно исследованы с точки зрения концепции псевдоциклов. Однако сведения о “вторичноодиночных” формах и данные о слиянии зооидов позволяют предполагать широкое распространение псевдоциклических преобразований в эволюции разных групп модульных объектов.

Псевдоциклический характер эволюции определяет подвижность границ морфофункциональных подсистем. Описаны многочисленные примеры изменения границ подсистем в пределах побега (включение в “функциональный” филлом осевых элементов (филломорфные ветви)), генеративной и вегетативной сферы (включение материала вегетативной сферы в генеративные структуры - покровы семязачатка, оси соцветия в сикониях, включение элементов резиды в соцветие)). Неоднократные “слияния” элементов одних подсистем и “привлечения” элементов других подсистем определяют широкое распространение сложных преобразований, при которых одновременно изменяется число элементов и их качество, реже отношения между элементами. Это затрудняет независимый анализ преобразования системы по каждому из параметров, который

является важным методологическим принципом в системных исследованиях (Урманцев, 1978, 1980, 1988; Мамкаев, 1997). Изменение числа элементов в подобных преобразованиях приводит к изменению качества элементов, а отношение между элементами разного типа, на разных уровнях нередко остаются те же самые (например, пазушное положение почек, побегов у геммаксилярных растений при различных преобразованиях вегетативной сферы (образование филломорфных побегов) и генеративной сферы (“привлечение” элементов резиды в рядах, содержащих полукустарники и травы с терминальными цветоносами)).

Зависимость и неравноценность основных модусов преобразования свидетельствуют о низкой целостности системы. В рассматриваемых системах границы подсистем не определены жестко, а связи между элементами слабые. Легкость, с которой изменяется число элементов, также подтверждает низкую целостность системы. В целостных морфофункциональных системах изменение числа элементов затруднено сложными корреляционными связями (Мамкаев, 1991).

МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КАК МОДЕЛЬНЫЙ ОБЪЕКТ В БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Сопоставление модульных и унитарных объектов позволяет выявить не только специфику, но и многочисленные аналогии. Отмечены следующие аналогии: алгоритм роста модульных объектов – план строения унитарных, формообразовательная подсистема – управляющая подсистема, фитоценоотипы – типы темперамента (см. Юрцев, 1983), онтогенез модульных – поведение унитарных, организм модульных – популяция унитарных, перемещение по мере нарастания модульного объекта центров с максимальной физиологической активностью – активное движение унитарных. Подобные аналогии отражают общие организационные принципы и тенденции преобразования живых систем. В зависимости от типа организации, эти принципы и тенденции реализуются разными способами. С этой точки зрения модульная организация является крайне интересным модельным объектом. Повышение уровня целостности морфогенеза и онтогенеза – одна из общих тенденций эволюции живых организмов (Юсуфов, 1988). В ходе её реализации у модульных объектов возможно появление некоторых признаков сходства с унитарным типом организации - например, возможность выделения этапов создания и функционирования системы, высокая целостность терминального процесса. Среди модульных объектов данная тенденция наиболее полно реализована у некоторых монокарпиков. В рамках модульной организации возможно достижение высокой целостности морфогенетических процессов на уровне отдельных структур. У растений к таким структурам можно отнести почки (особенно преформированные), листья, цветки, специализированные цветоносы. У животных – зооиды. Сходство с признаками унитарных объектов при этом увеличивается благодаря стабилизации числа элементов (цветки). Сходство с унитарными объектами по некоторым признакам может носить формальный характер. Например, стабильность числа структурных единиц и относительная стабильность границ системы возможны на базе модульной организации при установлении высокой сбалансированности процессов формообразования и отмирания (некоторые клубнелуковичные растения, вегетативно-подвижные однолетники). Функциональный анализ подобных объектов и типичных унитарных организмов позволяет установить разную организационную основу отмеченных сходств.

Возможны и более глубокие преобразования модульной организации. Например, повышение интенсивности вегетативного размножения в сочетании с далеко зашедшими редукционными процессами могут приводить к утрате типичного модульного строения (представители семейства Lemnaceae). В данном случае физическая связь между “модулями” настолько кратковременна, а типичная для цветковых растений побеговая структура в такой степени потеряна, что можно констатировать образование “вторичноунитарных” объектов, обладающих значительным сходством с популяцией унитарных.

Эволюционное развитие любой организации связано с повышением уровня организации и степени организованности. При реализации этой тенденции изменяется соотношение стабильности структуры и функциональной лабильности (Сетров, 1971 б, 1972).

В рамках унитарной организации невозможно найти объекты, обладающие такой же , как модульные объекты, пластичностью онтогенеза и лабильностью структуры. Особенно интересны в этом отношении лишайники и мохообразные. Среди них есть представители со значительной дифференциацией тела на макроморфологическом уровне и сложной системой структурных единиц (например, лишайники из подрода *Cladina* рода *Cladonia*, *Climacium dendroides*). Однако структурно-функциональная дифференциация в данном случае детерминирована в значительно меньшей степени, чем у сосудистых растений с сопоставимой по степени сложности системой структурных единиц и сходной архитектурной моделью. Так, у *Climacium dendroides* , с достаточно жестко определенной, по сравнению с другими мохообразными, архитектурной моделью, в пределах “кроны” в разных условиях среды и с разной частотой, можно отметить образование всех типов структурных единиц, характерных для данного растения. Наличие сходных архитектурных моделей у модульных объектов разного уровня организации открывает широкие возможности для выяснения зависимости характера соотношения структурной и функциональной пластичности от уровня организации. Исследования в этом направлении требуют дальнейшего развития разработанных для модульных объектов методов функционального и динамического анализа макроструктуры (Бологова, 1989; Марфенин, 1973 а, б).

Таким образом, выяснение конкретных способов решения сходных функциональных задач, путей реализации общих тенденций, степени обусловленности специфики определенным типом организации – одна из актуальных проблем современной теоретической биологии. Анализ этой проблемы приблизит нас к пониманию сущности общих принципов организации и эволюции живых существ.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Функциональный анализ организации позволяет объединить представления о разных аспектах организации. Функциональная специфика в значительной степени определяет особенности индивидуального развития, экологии и эволюции модульных объектов. Интегрирующая роль функционального подхода делает актуальной функциональную интерпретацию разных аспектов разнообразия модульной организации. Существенное отличие модульной организации заключается в том, что процессы развития функционирования и регуляции связаны с изменением макроструктуры объекта.

Динамичность макроструктуры определяет нестабильность границ живой системы, высокую степень взаимодействия основных сторон организации, значительную сложность их разделения и независимого рассмотрения. Описание макроморфологической структуры предполагает анализ её динамического и функционального аспектов. В этой связи актуальна разработка теоретической морфологии модульных объектов, решающей общие проблемы специфическими методами, отвечающими природе объекта. По особенностям функционирования и развития объекты с модульной организацией обнаруживают значительное сходство с системами популяционного уровня. Анализ особенностей функционирования, индивидуального развития, структурной эволюции показывает более низкую, по сравнению с унитарными, степень целостности модульных объектов, процессов их развития и преобразования.

Многочисленные аналогии, отмечаемые в ходе сопоставления модульных и унитарных систем, позволяют рассматривать модульную организацию в качестве удобного модельного объекта при выяснении путей и способов реализации общих тенденций преобразования организации.

Автор считает приятным долгом отметить, что интерес к изучению модульной организации появился у него благодаря общению с Т.В. Кузнецовой, и поблагодарить А.К. Тимонина, критически просмотревшего рукопись статьи. Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 98-04-48469).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адо А.Д. Общее учение о болезни // Патологическая физиология. М.: Медицина, 1980. С.13-32.
- Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина, 1975. 448 с. Анохин П.К. Философские аспекты теории функциональной системы. М.: Наука, 1978. С.27-48. Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональных систем. М.: Наука, 1980. 420 с. Батыгин Н.Ф. Онтогенез высших растений. М.: Агропромиздат, 1986. 100 с. Беклемишев В.Н. К проблеме индивидуальности в биологии. Колонии у двусторонне симметричных животных // Успехи соврем. биологии. 1950. Т.29. Вып. 1. С.91-120. Беклемишев В.Н. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964а. Т. 69. №2. С. 22-38. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 3-е изд. В 2-х томах. М.: Наука, 1964б. 432 с.
- Беклемишев В.Н. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd., 1994. 250 с.
- Белоусов Л.В. Целостные и структурно-динамические подходы к онтогенезу // Журн. общ. биологии, 1979. Т.40. №4. С.514-529.
- Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии. М.: Изд-во МГУ, 1993. 301 с. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. Т.1. М.: Мир, 1989. 667 с. Билай В.И. Основы общей микологии. Киев: Выш. шк., 1989. 398 с. Бологова В.Л. Функциональные и динамические аспекты макроморфологической структуры растительного организма на примере ежи сборной. Автореф. дис... канд. биол. наук. М., 1989. 24 с.
- Гатцук Л.Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100-112. Гатцук Л.Е. Опыт сопоставления макроморфологических признаков и динамики ценопопуляций // Динамика ценопопуляций растений. М.: Наука, 1985. С. 10-22. Гатцук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Просвещение, 1994. С.18-19.
- Гродзинский Д.М. Системы надежности и возможные пути их эволюционного становления // Проблемы эволюционной физиологии растений. Л.: Наука, 1974. С.22-26.
- Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. Киев: Наук. думка, 1983. 366 с. Демкив О.Т. Общие аспекты морфогенеза и его специфика у растений различной сложности // Рост растений и дифференцировка. М.: Наука, 1981. С. 206-225. Демкив О.Т., Сытник К.М. Морфогенез архегоният. Киев: Наук. думка, 1985. 204 с. Догель В.А. Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 368 с.
- Жукова Л.А. Поливариантность онтогенеза луговых растений. // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. С.104-114.
- Заварзин А.А. Основы сравнительной гистологии. Л.: Изд-во ЛГУ, 1985. 400 с.

- Заморский А.Д. Полимеризация организма // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32. № 3. С. 332-340. Заморский А.Д. О концепции полимеризации и олигомеризации в морфологии // Арх. анатомии, гистологии, эмбриологии. 1980. Т. 78. № 6. С. 5-18. Иванов В.Б. Клеточные основы роста растений. М.: Наука, 1974. 222 с.
- Иванова-Казас О.М. Бесполое размножение животных. Л.: Изд.-во ЛГУ, 1977. 240 с. Казарян В.О. Старение высших растений. М.: Наука, 1969. 312 с. Кефели В.И. Рост растений. М.: Колос, 1984. 175 с.
- Кефели В.И. Физиологические основы конструирования габитуса растений. М.: Наука, 1994. 269 с. Кнорре А.Г. Эмбриональный гистогенез. (Морфологические очерки). Л.: Медицина, 1971. 432 с.
- Коган А.Б. Общие проблемы биокрибиологии // Биологическая кибернетика. М.: Высш. шк., 1977. С.41-68.
- Короткова Г.П. Принципы целостности. Л.: Изд.-во ЛГУ, 1968. 162 с. Короткова Г.П. Происхождение и эволюция онтогенеза. Л.: Изд.-во ЛГУ, 1979. 294 с. Красилов В.А. К вопросу о происхождении и гомологии репродуктивных органов цветковых растений // Журн. общ. биологии. 1970. Т. 41. № 6. С. 679-689. Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с. Кузнецова Т.В. Методы исследования соцветий. 2. Концепция псевдоциклов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90. Вып. 6. С. 92-105. Кузнецова Т.В. О явлении псевдоциклического сходства у высших растений // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47. № 2. С. 218-234. Кузнецова Т.В. О комплиментарных подходах в морфологии соцветий // Ботан. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 7-24. Кузнецова Т.В. К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем. // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 1-11. Кузнецова Т.В. Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59. № 1. С. 74-103. Лодкина М.М. Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 2. С. 239-253. Мазуренко М.Т., Хохлаев А.П. Структура и морфогенез кустарников. М.: Наука, 1977. 160 с. Мамкаев Ю.В. Полимеризация и олигомеризация как закономерности в эволюции организменных систем // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 18-22.
- Мамкаев Ю.В. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная морфология. Киев: Наук. думка, 1991. С.33-55.
- Мамкаев Ю.В. Морфологические принципы систематизации биоразнообразия // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57. № 2. С. 40-51. Марфенин Н.Н. Полимеризация и целостность у колониальных гидроидов // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 35-36.
- Марфенин Н.Н. Эволюция колониальной организации у гидроидов // Проблемы макроэволюции. М.: Наука, 1988. С.82-83.
- Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. М.: Изд.-во МГУ, 1993а. 239 с. Марфенин Н.Н. Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб.: ЗИН РАН, 1993б. С.152. Мейен С.В. Олигомеризация и полимеризация в эволюции древнейших высших растений // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 75.
- Мейен С.В. Органы размножения голосеменных и их эволюция (по палеоботаническим данным) // Журн. общ. биологии. 1982. Т. 43. № 3. С. 303-323.
- Наумов Д.В., Пастернак Ф.А., Гинецинская Т.А. Тип Кишечнополостные (Coelenterata) // Жизнь животных. В 7 томах. Т. 1. М.: Просвещение, 1987. С. 154-228.
- Новосельцев В.Н. Теория управления и биосистемы. Анализ сохранительных свойств. М.: Наука, 1978. 320 с.
- Нотов А.А. К методике создания системы структурных единиц в разных группах модульных объектов // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб.: Диалог, 1997. С.362-363. Полевой В.В. Физиология растений: Учеб. для биол. спец. вузов. М.: Высш. шк., 1989. 464 с. Полевой В.В., Саламатова Т.С. Физиология роста и развития растений: Учеб. пособие. Л.: Изд.-во ЛГУ, 1991. 238 с. Преображенский Б.В. Морфология и палеоэкология табуляморфных кораллов. М.: Наука, 1982. 159 с. Преснов Е.В., Исаева В.В. Перестройки топологии при морфогенезе. М.: Наука, 1985. 192 с. Романов В.Н. Колониальные асцидии семейства Didemnidae морей СССР и сопредельных вод // Фауна СССР. Оболочники. Т. 1. Вып. 1. Асцидии. Л.: Наука, 1989. 226 с. Ростовцева З.П. Рост и дифференциация органов растения. М.: Изд.-во МГУ, 1984. 153 с. Светлов П.Г. Физиология (механика) развития. Т.1. Процессы морфогенеза на клеточном и организменном уровнях. Л.: Наука, 1978а. 279 с.
- Светлов П.Г. Физиология (механика) развития. Т.2. Внутренние и внешние факторы развития. Л.: Наука, 1978б. 264 с. Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.
- Серебрякова Т.И. Об основных "архитектурных моделях" травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1977. Т.82, Вып.5. С.112-128.
- Серебрякова Т.И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т.44. №5. С.579-593.
- Сетров М.И. Методологические принципы построения единой организационной теории // Вопр. философии. 1969. №5. С. 28-40.
- Сетров М.И. Организация биосистем. Л.: Наука, 1971а. 275 с. Сетров М.И. Общие принципы организации систем и их методологическое значение. Л.: Наука, 1971б. 132 с. Сетров М.И. Основы функциональной теории организации. Л.: Наука, 1972. 165 с. Сетров М.И. Информационные процессы в биологических системах. Л.: Наука, 1975. 155 с. Сладков А.Н., Гревцова Н.А. Введение в эмбриологию покрытосеменных. М.: Изд.-во МГУ, 1991. 80 с. Смирнова О.В., Чистякова А.А., Истомина И.И. Квасисенильность как одно из проявлений фитоценотической толерантности растений // Журн. общ. биологии. 1984. Т. 45. № 2. С. 216-225.
- Старостин Б.А. О различиях между эволюцией растений и животных в свете теории систем (история и теоретическая постановка проблемы) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1966. Т.71. Вып. 3. С.147.
- Старостин Б.А. Структурные особенности растительного и животного организма (возможность применения общей теории систем к изучению проблем филогенеза) // Журн. общ. биол. 1967. Т.28. №5. С.590-603.
- Тахтаджян А.Л. Макроэволюционные процессы в эволюции растительного мира // Ботан. журн., 1983. Т.68. №12. С.1593-1603.

- Токин Б.П. Общая эмбриология. 4-е изд. М.: Высш. шк., 1987. 478 с.
- Уголев А.М. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л.: Наука, 1985. 544 с. Уголев А.М. Естественные технологии биологических систем. Л.: Наука, 1987. 317 с. Уоринг Ф., Филлипс И. Рост растений и дифференцировка. М.: Мир, 1984. 512 с.
- Урманцев Ю.А. Что может дать биологу представление объекта как системы в системе объектов того же рода ?// Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 5. С. 699-718.
- Урманцев Ю.А. О значении основных законов преобразования объектов-систем для биолога // Биология и современное научное познание. М.: Наука, 1980. С.121-141.
- Урманцев Ю.А. Эволюционика или общая теория развития систем природы, общества, мышления. Пушино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1988. 79 с. Хохряков А.П. Основные закономерности эволюции онтогенеза у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т.78. Вып. 4. С. 37-49.
- Хохряков А.П. Формы и этапы полимеризации в эволюции растений // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35. № 3. С. 331-345.
- Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975. 202 с.
- Хохряков А.П. Растения как модульные организмы // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб.: Диада, 1997. С.371-372.
- Черепанова Н.П. Морфология и размножение грибов: Учеб. пособие. Л.: Изд.-во ЛГУ, 1981. 120 с. Шафранова Л.М. О метамерности и метамерах у растений // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41. № 3. С. 437-447. Шафранова Л.М. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 179-212. Шафранова Л.М. Растение как жизненная форма (К вопросу о содержании понятия "растение") // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 1. С. 72-89. Шафранова Л.М. Растение как объект гомологизации // Жизненные формы: онтогенез и структура. М.: Прометей, 1993. С. 219-222. Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С.6-7.
- Шмальгаузен И.И. Рост и дифференцировка // Рост животных. М.: Биомедиздат, 1935. С.74-84.
- Шмальгаузен И.И. Основы сравнительной анатомии позвоночных. М.: Сов. наука. 1947. 540 с. Шмальгаузен И.И. Интеграция биологических систем и их саморегуляция // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1961. Т. 66. Вып. 2. С. 104-134. Шмальгаузен И.И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Наука, 1964. 135 с. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1968. 224 с.
- Юрцев Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976. С. 9-44.
- Юрцев Б.А. Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений. М.: Изд-во МГПИ им. В.И. Ленина, 1986. С.9-23.
- Юсуфов А.Г. Целостность и способность к регенерации у растений // Ботан. журн. Т.57. 1972. №12. С.1533-1544.
- Юсуфов А.Г. Интеграция онтогенеза у высших растений в ходе эволюции // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37. № 6. С. 803-814. Юсуфов А.Г. Механизмы регенерации растений. Ростов, 1982. 173 с.
- Юсуфов А.Г. Эндогенная регуляция старения растений и ее эволюционные предпосылки // Проблемы макроэволюции. М.: Наука, 1988. С. 99 .
- Юсуфов А.Г. Лекции по эволюционной физиологии растений. М: Высш. шк., 1996. 255 с.
- Arber A. The natural philosophy of plant form. Cambridge: Univ. Press, 1950. 246 p.
- Braun A. Das Individuum der Pflanze in seinem Verhältnisse für Species. Berlin: Abdr. aus d. Abh. K. Akad. Wissensch., 1853. 106 s.
- Ellison A.M., Harvell C.D. Size hierarchies in Membranopora membranacea : Do colonial animals follow the same rules as plants? // Oikos. 1989. V. 55. №3. P.349-355.
- Jackson J.B.C., Coates A.G. Life cycles and evolution of clonal (modular) animals // Phil. Trans. R. Soc. Lon. 1986. V. 313. P. 7-22.
- Sattler R. Process morphology: structural dynamics in development and evolution // Can. J. Bot. 1992. T. 70. № 4. P. 708-714.
- Tomlinson P.B. Homology: an empirical view // Syst. Bot. 1984. V.9. №4. P.374-381.
- White J. The plant as a metapopulation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1979. 10. P.109-145.

Тверской госуниверситет

химико-биолого-географический факультет Поступила в редакцию кафедры ботаники 4.II.1998

170000 Тверь, ул. Желябова, 33

A.A.Notov

ON SPECIFICITY OF FUNCTIONAL ORGANIZATION AND INDIVIDUAL DEVELOPMENT OF MODULAR OBJECTS

Tver State University, Dep. Biology, Chemistry and Geography,

Zhelyabova str. 33, Tver 170000, Russia

Function analysis allows to combined ideas about different aspects of organization. Functional specificity determines many peculiarities of individual development, ecology and evolution of modular objects. Principal difference of modular organization is that development function and regulation are connected with changes of object macrostructure. Dynamic macrostructure determines the instability of borders of a system, high degree of interaction of main elements of organization, complexity in their splitting and independent investigation. The description of macromorphological structure includes the analysis of its dynamic and functional aspects. It makes very actual the development of theoretical model of modular object morphology. Function and development of modular objects are similar to those in population systems. Analysis of function, individual development and structural evolution of modular objects compared with unitary organism shows lower degree of integrity, development and transformation of the latter. Numerous analogies between modular and unitary systems allow to use modular organization as a model to clarify the ways of realization of general tendencies of organization transformation.