

УДК 576.3/7

ВАРИАНТЫ БИОСИСТЕМ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ИХ ВЗАИМНЫХ ТРАНСФОРМАЦИЙ В РАМКАХ ИДЕИ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ МОДУЛЕЙ

Р.М. Зелеев

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань

Рассмотрены некоторые аспекты взаимных трансформаций биосистем различной степени интеграции и уровней организации: организмов, популяций, экосистем, в рамках концепции функциональных модулей. Обсуждается идея реальности биологического таксона как особого варианта биосистем. Биогенный круговорот, как эмерджентный признак жизни и биосистем, подразумевает приоритетность их функциональных проявлений, а их структура представляет собой лишь инструмент стабилизации и оптимизации какой-либо функции в конкретных условиях. Это даёт возможности расшифровки особенностей вмещающей среды в эпохи формирования отдельных структур биосистем, в соответствии с авторским пониманием принципа Ле-Шателье - Брауна, а также указывает на перспективность рассмотрения биологических феноменов как проявлений волновых процессов. Предложено разделять понятия «элемент» и «подсистема», что существенно облегчает анализ процессов становления и взаимных трансформаций биосистем.

Ключевые слова: биосистемы, организм, популяция, экосистема, элемент, подсистема, биологический таксон, функциональные модули.

DOI: 10.26456/vtbio13

Введение. Понятие «биосистема» необходимо для целостного и глубокого понимания сущности жизни, а также для более адекватного представления о вариантах её разнообразия и закономерностях их взаимных переходов. Содержание этого понятия отличается в разных источниках (Веденов и др., 1972; Голубец, 1982; Левченко, 2004; Савинов, 2006, и др.), что отражает вкусы и предпочтения их авторов. Чаще употребляют этот термин без точных дефиниций. Пишут лишь о различных и не всегда совпадающих вариантах и уровнях сложности биосистем в контексте отдельных исследовательских задач (Беклемишев, 1964а; Вернадский, 2014; Галимов, 2001; Глотов, 2008; Жирмунский, Кузьмин, 1982; Жукова и др., 1989; Краснощёков, Розенберг, 1992; Ливанов. 1970; Лосев, 2002; Марфенин, 2004; Мяндина, Шаталов, 2001; Нигматуллин, 2008; Пучковский, 2013; Седов, 2004; Серавин, 1990; Стригачёва, 1972;

Шапошников, 1975; Якимов и др., 2014, и мн. др.). В итоге возникает внушительный список свойств и атрибутов, «имманентно присущих» биосистемам, среди которых невозможно выделить ключевые (базовые) параметры, порождающие остальные упоминаемые характеристики.

Нами (Зелеев, 2012) предложено определение понятия *биосистема*, как уровня организации системы, на котором интегрируют и определяют её специфику факторы, создающие и поддерживающие биогенный круговорот (БиК) вещества (остальные проявления биосистемы принимаются за производные). Этот уровень организации достигается усложнением предшествующих по сложности, физико-химических систем (предполагаемый вариант биопоэза на Земле), но он возможен и при деградации более сложных социальных систем, когда очевиднее становятся связи элементов биологического, а не социального характера. Наше понимание биосистемы, таким образом, включает, кроме специфики интегрирующего начала (БиК), также её место в ряду природных систем разных уровней организации.

Вне биосистем жизнь (в силу её априорной сложности) как феномен не встречается. В отличие от предшествующих по сложности абиотических систем, биосистемы не способны поддерживать свою целостность в отрыве от специфической (по качеству и объёму) среды, поскольку по определению находятся с ней в постоянном обмене. Обязательность этого обмена с пограничным объёмом среды (размеры которого должны быть адекватны данному типу биосистем) часто лежит в основе их роста в онтогенезе и усложнения в филогенезе, что, как правило, сопровождается переходом на более высокий структурный уровень организации. Специфика этого перехода отражает актуальные свойства вмещающей среды в соответствии с авторской (Зелеев, 1996, 2001, 2011) трактовкой принципа Ле-Шателье – Брауна, как варианта понимания 2-го начала термодинамики. Ключевым в этом понимании является тезис об активной роли вмещающей среды, способной, после восприятия порции возмущающей внешней энергии, к релаксации (возвращению) в исходное состояние путём связывания находящихся в ней структурных элементов в системы более высокого ранга, которые становятся побочным продуктом такой релаксации. При этом указанная порция возмущающей энергии расходуется на связь элементов во вновь возникающей системе. Поскольку, как принято считать, мы живём в мире открытых систем, всегда найдётся порция энергии, необходимая для формирования более сложных структур в подходящих для этого условиях. Это делает процесс усложнения систем с течением времени - неизбежным.

На каждом новом уровне организации структур способ связывания энергии в ходе релаксации среды – разный. Если усложнение абиотических систем от кварков до супрамолекулярных комплексов сопровождается аддитивным связыванием элементов с формированием всё более сложных структур (модель – рост кристалла), то с возникновением жизни, сложность структур – её носителей (например, биополимеров) становится столь высокой, что они уже неспособны удерживать связанную в них энергию и самопроизвольно распадаются. Поэтому их сложность поддерживается в ходе постоянных синтезов, компенсирующих эти распады, благодаря возникающему биогенному круговороту (БиК), эмерджентному свойству, возникшему с появлением живых систем. Для социальных систем столь же важным фактором становится, по-видимому, коммуникация – информационный обмен, без которого социальная система также разрушается. Следовательно, именно БиК является для биосистем ключевым, системообразующим фактором. Принцип Ле-Шателье – Брауна, таким образом, делает неизбежным и объяснимым феномен целесообразности биосистем (предполагая преимущественно скачкообразный характер новообразований с последующим стагисом до нового эмерджентного скачка), поскольку свойства среды при порождении ей данной системы, отражаются в её специфике.

История становления биосистем различного уровня сложности даёт множество примеров проявления этого принципа. Так, состав внутренних сред животных, в соответствии с ныне возрождающимися взглядами А. Макалума (Хлебович, 2014), отражает химизм среды эпох, соответствующих времени их образования. Его характерные изменения с возникновения первых клеток – до формирования многоклеточных организмов, в современных организмах проявляются в различиях концентрации основных катионов. В межклеточной жидкости (кровь, лимфа) это натрий, а внутри клеток – калий, который был характерен для ранних стадий существования земных океанов (Наточин и др., 2008; Посохов, 1981) либо возможных иных, обладавших сходным составом, сред формирования биосистем (Хлебович, 2014). Бескислородные условия внутри интерфазного клеточного ядра также могут быть отражением существования соответствующего этапа Биосферы, когда эвкариоты ещё отсутствовали.

Аналогичные выводы следуют из общесистемной гипотезы семиотической непрерывности (Виноградов, Гинзбург, 1971), в соответствии с которой любая система, как часть универсума, отражает его сущностные свойства, и позволяет, в том числе, реконструировать особенности прошлых сред на основе структурных

особенностей когда-то возникших в них систем. Общесистемным является положение, согласно которому, объединение элементов в систему, уменьшая число степеней свободы элементов, снижает также и общую энтропию (Голицын, Петров, 1990), что делает усложнение систем термодинамически выгодным, а значит, и структурный прогресс биосистем - неизбежным.

Принцип Ле-Шателье – Брауна может быть положен в основу критерия выделения структурных уровней биосистем: при переходе на более высокий структурно-размерный уровень организации биосистема «усваивает» также новую порцию окружающего пространства, причём прежний пограничный слой среды становится внутренней средой биосистемы, а новым пограничным слоем становится область среды, непосредственно контактирующая с усложнившейся биосистемой.

Целью настоящей статьи является попытка свести воедино ряд идей и концепций, описывающих закономерности - как формирования разнообразия вариантов биосистем, так и их взаимных трансформаций, предпочтительно, в рамках внутренне непротиворечивой системы терминов и подходов.

Варианты биосистем и их взаимосвязь. Среди вариантов биосистем, чаще других упоминаются (Голубец, 1982; Завадский, 1966; Наумов, 1972; Хлебович, 2004 и др.) следующие: **организм** (особь, индивид), **популяция** (совокупность организмов одного вида) и **экосистема** (совокупность организмов и популяций разных видов в сочетании со специфическими элементами абиотического окружения). Традиционно считается, что это разные уровни организации жизни, исторически возникшие одновременно, и они взаимно несводимы друг другу (Вернадский, 2014; Завадский, 1966). Но эта «несводимость» отражает лишь их эмерджентные свойства, и не исключает их дальнейших взаимных трансформаций. Как следует из приводимого ниже анализа, указанные варианты биосистем способны испытывать широкий спектр переходов, демонстрируемых с использованием идеи **функциональных модулей** (Зелеев, 2011б, 2012).

Понятие «модуль» имеет ряд несовпадающих смыслов (Булыко, 2004). В нашем случае использование этого термина предполагает присутствие в биосистеме дискретных общесистемных ключевых функций, несводимых одна к другой. Поясним такую связь биосистем с помощью этой идеи на примере организма. Исходя из обозначенной выше характеристики биосистем (эмерджентное свойство жизни - системообразующая функция БиК), базовым функциональным модулем для любой из них, включая организм, следует считать **метаболический** модуль. Он определяет

принципиальную возможность существования биосистемы в потоке вещества, энергии и информации. Кроме трофической функции, этот модуль включает все проявления биосистемы, непосредственно направленные на поддержание БиК: экскреция, газообмен, запасание и мобилизация питательных веществ, а также механизмы их регуляции во времени - биоритмы, анабиоз, фотопериодизм и т.п. В организме животных к ним можно отнести также специфические формы внутренней активности: кровообращение, вентиляция дыхательной системы и другие, более сложные формы, чем, к примеру, транспирация или настии у растений.

Функционирование этого модуля порождает необходимость формирования двух других модулей, служащих, в итоге, повышению его надёжности. Так, благоприятные условия среды провоцируют размерный рост организма, что с некоторых критических величин делает организм менее адаптированным к окружающим условиям в силу известного масштабного эффекта. В исходное адаптированное состояние организм может вернуться с помощью, к примеру, деления пополам (механизмы такого деления для разных вариантов и уровней организации биосистем, как правило, различны). Так стремление биосистем стабилизировать метаболическую функцию приводит к формированию дополнительной серии адаптаций, которые можно объединить понятием *репродуктивный модуль*. Его известные позиции и имеющие адаптивное значение параметры: митоз-мейоз, размножение бесполое или половое, гермафродитизм и раздельнополость, разные формы участия в уходе за потомством и др., могут быть представлены в виде крайних точек отдельных рефренов (Мейен, 1978). Все вместе они представляются как единый и нелинейный рефрен, сопоставимый по сложности с метаболическим модулем.

При ухудшении условий среды организм может перейти к анабиозу (проявления метаболического модуля), но способен также сформировать ещё одну систему адаптаций – *локомоторный модуль*, который позволяет обеспечить смену неподходящей и метаболически-отработанной среды – либо её фильтрацией, либо собственной подвижностью. Состав этого модуля, в выраженном виде свойственного лишь подвижным животным, кроме опорно-двигательной системы, включает нервную систему вместе с органами чувств. Таким образом, скачкообразное перемещение биосистемы (рис.1) вверх, вдоль оси локомоторного модуля отражает процесс её морфофункционального усложнения в целом.

Деление систем органов и других организменных структур на функциональные модули во многом условно. Широко распространены случаи смены функций и их дублирования у разных

по происхождению структур, а в ряде таксонов роли одного функционального модуля могут выполняться средствами другого. Так, у бактерий, грибов и растений, в отличие от большинства животных, перемещение в пространстве происходит силами метаболического (прорастание) и репродуктивного (размножение с последующим, как правило, пассивным расселением) модулей (Зелеев, 2011а). Проявление указанных функциональных модулей в пределах менее интегрированных популяций и экосистем ещё более условно, но сами указанные функции, разумеется, должны выполняться.

Можно считать, что наличие трёх упомянутых функциональных модулей является необходимым и достаточным условием для выполнения всех жизненно необходимых отправления организма (биосистемы), и все известные функции могут быть сведены к какому-либо модулю. Рассмотрим взаимные переходы между тремя перечисленными вариантами биосистем, связанные с упомянутыми выше осями функциональных модулей (Зелеев, 2011б, 2012).

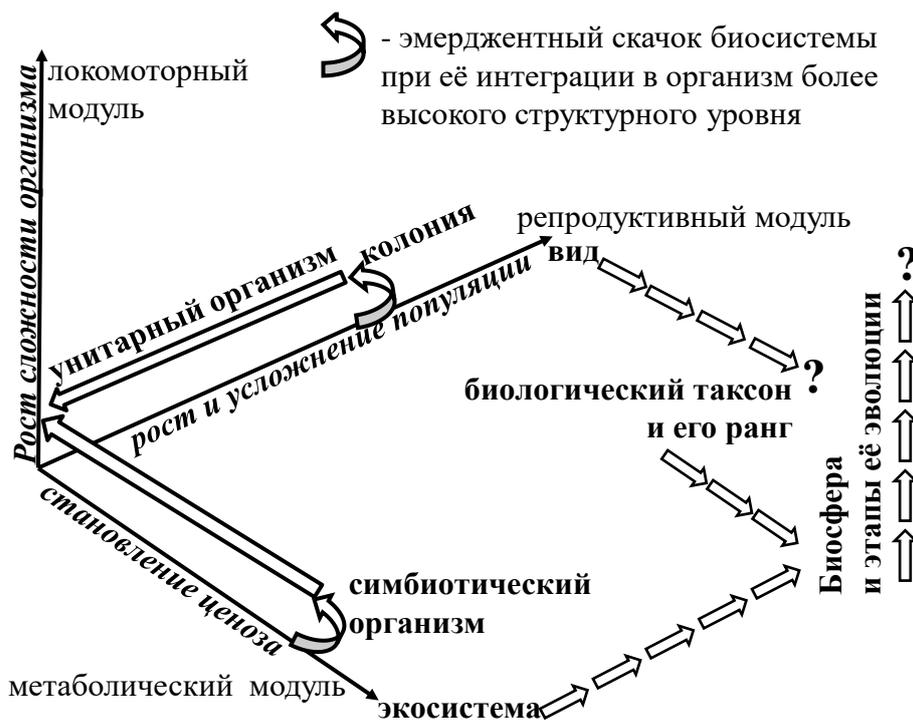


Рис. 1. Принципиальная схема связи разных вариантов биосистем (пояснения в тексте)

Движение биосистемы вдоль оси репродуктивного модуля, от исходной точки системы координат, её наиболее просто устроенного варианта (условно – примитивного организма), при его размножении (тиражировании), порождает популяцию. Она, в свою очередь, через состояние недифференцированной колонии, способна при определённых условиях, благодаря специализации отдельных частей, стать организмом более высокого ранга, переместившись на одну ступень по оси локомоторного модуля вверх. При этом биосистема, бывшая ранее популяцией, «отбрасывается» по оси репродуктивного модуля на исходную точку, становясь вновь унитарным организмом. Двигаясь таким путём по оси репродуктивного модуля, к примеру, клеточная популяция перерастает в колонию клеток, а затем, интегрируясь – в особь с тканевой организацией, более крупный и сложный, чем клетка, её отдельный элемент. Этот организм размножается уже на уровне не отдельных элементов, клеток (что было бы лишь проявлением его роста), а силами целой биосистемы благодаря формированию специализированных структур, чаще всего – особой системы размножения, как правило, первой, появляющейся в ходе прогрессивного усложнения организмов любого уровня. Далее из таких усложнённых организмов формируется популяция, также в итоге способная интегрироваться в унитарный сверхорганизм. В нём прежние организмы – аналоги органов, функционально дифференцирующиеся структурные элементы. Унитарные сверхорганизмы далее объединяются в популяции, но их последующая аналогичная интеграция, в силу ряда размерных ограничений (Численко, 1981; Шмидт-Ниельсен, 1987) в условиях Земли, по-видимому, маловероятна. При отсутствии необходимости в подобной интеграции, популяция расширяет ареал, представляя собой уже часть биологического таксона, в данном случае – вида (как нам представляется, отдельного варианта биосистемы, особенности которого будут рассмотрены ниже). В дальнейшем, вид в ходе развития повышает свой таксономический ранг до рода и выше, но направления, механизмы и детали этого процесса окончательно не ясны и остаются предметом дискуссий (Воронцов, 2004; Гриценко и др., 1983; Завадский, 1968; Любищев, 1982; Майр, 1974; Мейен, 1978; Старобогатов, 1985; Чайковский, 2008; Черных, 1986, и др.). Вся совокупность возникших таксонов различного ранга, во всём разнообразии их возможных взаимодействий, в пределе составляет единую Биосферу, как интегральную биосистему.

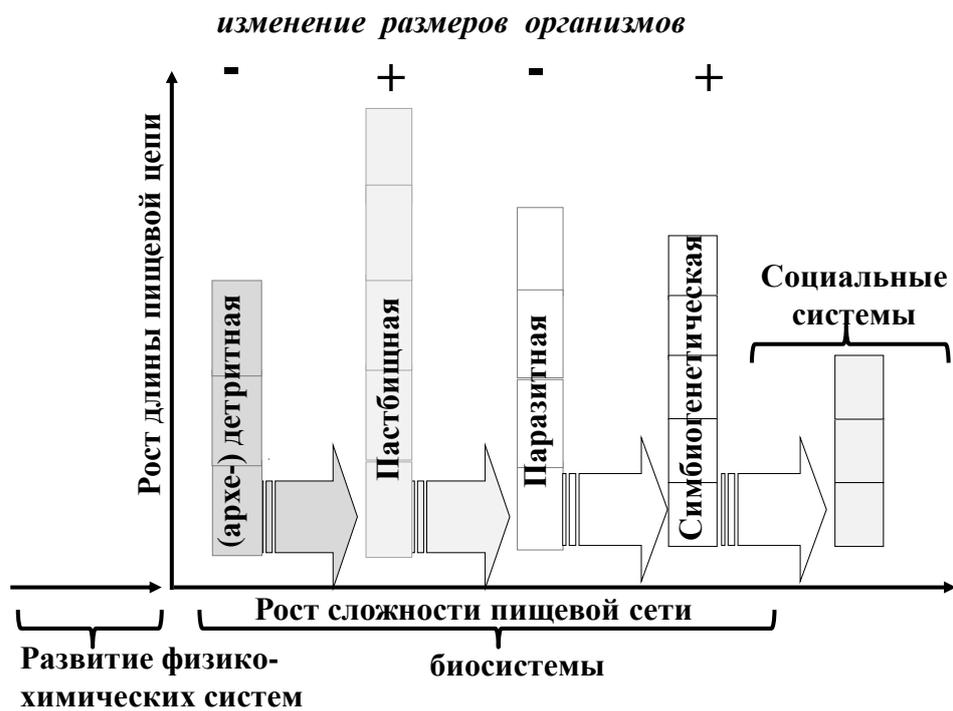
Иной вариант известных преобразований биосистем связан с движением вдоль оси метаболического модуля – это интеграция неродственных организмов при возникновении и развитии тесных ценотических (метаболических) связей в сообществе (рис. 1). Эта

интеграция проходит через последовательное появление ряда экологических цепей в ходе формирования полноценной экологической сети (рис. 2). Первой, в том числе – исторически (Камшилов, 1985) возникает (архе-) детритная цепь, представленная сегодня, к примеру, в гетеротрофных сообществах очистных сооружений: макродеструкторы – бродильщики – минерализаторы (Форстер и др., 1990). В этом типе пищевой цепи отдельные элементы контактируют лишь опосредованно, через субстрат, поэтому она минимально эффективна. Её удлинение связано с возникновением новых звеньев, призванных ещё более глубоко разрушать субстрат с получением энергии, необходимой для жизнедеятельности, а возможность её существования определяется присутствием исходного субстрата, хотя бы в форме гибнущих особей – звеньев той же цепи. Поэтому дальнейшее развитие отношений звеньев этой цепи предполагает возможность дистанционного умерщвления конкурентов за субстрат с помощью специально синтезируемых для этого антибиотических веществ, что является первым шагом становления следующего типа пищевой цепи. По своим свойствам (архе-)детритная цепь сопоставима с «эмбриосферой» В. Ф. Левченко (2004), и «субвитальными территориями» Дж. Бернала (Колчинский, 1990). Принципиально эта цепь отличается от традиционно упоминаемой детритной, не исходным субстратом (в обоих случаях – это мёртвая органика), а характером связей (в детритную цепь, начинающуюся с редуцентов, обычно включают и их потребителей).

БиК экосистемы существенно ускоряется и стабилизируется при появлении организмов, способных поедать других особей ещё в живом состоянии, с формированием пастбищной цепи с непосредственным, но относительно кратковременным контактом звеньев (потребление хищником жертвы).

Главным же недостатком этого типа цепи является формирование крупных и долго живущих звеньев, как правило, высшего трофического звена, недоступных для потребителей до момента их гибели (с последующим их использованием редуцентами). С появлением паразитной цепи этот недостаток устраняется, когда размеры организмов-хозяев достигают приемлемых значений, пригодных для обитания в них других организмов, последовательно уменьшающихся в размерах по мере роста длины этой цепи. В рамках паразитной цепи, изначально существующие антагонистические отношения паразита и хозяина существенно снижают эффективность её БиК. Но они способны далее перерасти в симбиотическую связь (Докинз, 1993; Камшилов, 1985; Краснощёков, Розенберг, 1992; Маргелис, 1983; Михайлов, 1967, и

др.). Указанный вариант интеграции биосистем порождает, в итоге, симбиотический организм, как правило, также более крупный и сложный, чем исходные организмы (что сближает эту цепь с пастбищной). Поэтому процесс симбиогенеза, сопровождающийся движением по оси метаболического модуля, в конечном счёте, также (благодаря эмерджентному переходу) связан с вертикальным скачкообразным перемещением биосистемы по оси локомоторного модуля вверх и отбрасыванием к состоянию унитарного организма (рис. 1).



Р и с . 2 . Этапы развития экосистемы по оси метаболического модуля. Знаками + и – обозначено соответственно преимущественное увеличение или уменьшение размеров организмов по мере роста длины пищевой цепи (прочие пояснения – в тексте)

Неизбежность появления каждого последующего варианта пищевой цепи, как это следует из вышесказанного, вызвана необходимостью решения проблем БиК, возникающих на предыдущем уровне. В частности, недостатком симбиотического организма является его метаболическая «самодостаточность», ослабляющая общий БиК вмещающего ценоза. Необходимость дальнейшего совершенствования и интеграции биосистем между

собой приводит к выходу их отношений за пределы сугубо биотических, и формированию мира социальных связей, где доминируют уже не вещественные, а информационные потоки (исходно также служащие стабилизации и оптимизации БиК). Следуя указанной на рис. 2 закономерности, сводящейся к чередованию тенденций уменьшения и увеличения размеров организмов в ходе роста пищевых цепей, можно ожидать проявление той же тенденции в функционировании социальных систем (уменьшение размеров звеньев). Но этот вопрос, в силу своей специфики, выходит за рамки нашей темы, поскольку социальные (как и абиотические) системы – это качественно иные объекты, которым свойственны собственные закономерности, требующие специального описания.

Подчеркнём, что при движении по оси репродуктивного модуля, интегрирующиеся биосистемы исходно являются родственными и часто даже генетически идентичными, а функциональные, морфологические, а затем и генетические различия накапливаются благодаря их специализации, уже как элементов, в рамках вновь возникающей системы более высокого ранга. В случае с движением вдоль оси метаболического модуля – наоборот, чем исходно различия выражены больше, тем симбиотическая интеграция вероятнее (в силу метаболической комплементарности биосистем), а по мере сосуществования растёт сродство элементов, в том числе благодаря «горизонтальному переносу» генетической информации (Кордюм, 1982; Шестаков, 2009; Doolittle, 1999; Syvanen, 1985, и др.).

Два указанных варианта преобразований биосистем в специальной литературе (Тахтаджян, 1998) обозначены соответственно как *гомогенез* и *гетерогенез*. Оба эти варианта для биосистемы потенциально равновероятны, в конкретных случаях, по-видимому, определяясь спецификой вмещающей среды. В структурах реальных организмов они встречаются чаще всего одновременно, порождая всё известное разнообразие их сложности, требующей корректной расшифровки в терминах эволюционной биологии.

Столь же экологически (в том числе, ценотически), вероятно, детерминирован и обратный процесс – дезинтеграция компонентов системы. Для факультативного симбиоза (возможность обратного движения по оси метаболического модуля) он обычен и давно известен. По результатам и механизмам к нему близки и многочисленные варианты регрессивного развития организмов (Рэфф, Кофмен, 1986), также, по-видимому, спровоцированного изменениями среды и связанного с обратным движением по оси репродуктивного модуля. К этой же категории явлений следует отнести разнообразные случаи проявления деградации, к примеру, при переходе к паразитизму или в неблагоприятных условиях

существования (Алёшин, Петров, 2002; Городков, 1984; Марфенин, 1993, и др.). К примерам подобных трансформаций мы обратимся в последующих частях статьи, однако в целом об особенностях, механизмах и причинах «нисходящего» пути трансформаций биосистем мы знаем пока значительно хуже (Городков, 1985; Стригачёва, 1972, и др.).

Выделение трёх указанных вариантов биосистем в известном смысле условно, оно определяется степенью их интегрированности в сочетании с размерными характеристиками. Так, организм, являясь наиболее интегрированным вариантом биосистемы, при этом продолжает оставаться *популяцией* (или совокупностью популяций) генетически близких элементов (например, клеток). Но организм также может быть представлен и как *экосистема*, поскольку реальные организмы содержат в себе множество разнообразных симбионтов, комменсалов и паразитов – по сути целый ценоз (Савинов, 2006, 2011), и кроме того, включают, как и типичные экосистемы, значительное количество неживых компонентов (пища, экскреты и другие метаболиты, скелетные элементы и т.п.). Иными словами, организм, как биосистема, отличается от популяции и экосистемы, лишь более высоким уровнем интеграции элементов (а для большинства животных – ещё и подвижностью). Отнесение конкретной биосистемы к какому-либо варианту определяется её размерными масштабами, степенью интегрированности, а также целями самого исследования.

Изучение биосистем, как частного случая систем вообще, предполагает выделение таких понятий, как «компонент», «элемент» и «подсистема». Принципиальные различия между ними в литературе не всегда должным образом выражены или отсутствуют вовсе (Алексеев, Панин, 2005; Берталанфи, 1969; Заварзин, 2009, и др.). Между тем, особенности генезиса и функционирования биосистем позволяют сделать эти различия более значимыми и принципиальными. Элемент, как и подсистема – это часть системы, но в отличие от неё, он всегда участвует в её генезисе, хотя может существовать и независимо, как система более низкого ранга. Так, клетка многоклеточного организма – пример элемента, а орган, система органов и ткань – это уже подсистемы, не встречающиеся (неспособные самостоятельно существовать) вне организма и возникающие значительно позже него, в ходе дифференциации и последующей интеграции элементов – клеток. Следовательно, *система*, состоит из *элементов*, образующих её в ходе *интеграции*, а *подсистемы* формируются в ходе, прежде всего, *дифференциации* – изначально сходных (при данном способе рассмотрения) элементов. Возвращаясь к примеру с клеткой как системой, отметим, что её

элементами могут быть митохондрии, рибосомы, тубулиновые комплексы (Маргелис, 1983) и, возможно, некоторые другие части (для которых могут быть указаны свободноживущие прототипы), но не ядро, являющееся подсистемой. Поэтому всё ещё продолжающиеся поиски гомологов-прородителей ядра среди свободноживущих прокариот (Гончиков, 2010; Лёвушкин, Шилов, 1994; Студитский, 1981 и др.), по-видимому, бесперспективны. Понятие «компонент», как семантически нейтральное, удобно использовать в случаях, когда нет уверенности, к какой из ранее упомянутых категорий данный объект можно отнести.

Дополнительные черты вариантов биосистем. Организм – это самая очевидная (Хайлов, 1963), наиболее интегрированная, дискретная и структурно сложная форма биосистемы. Можно также принять формулировку этого понятия, предложенную В.В. Хлебовичем (2004): самостоятельным организмом является биосистема, имеющая собственные и непосредственные отношения с внешней средой. Исторически организм как пример биосистемы лучше изучен, и отдельные свойства биосистем и их взаимных трансформаций удобно рассматривать именно на этой форме.

Прежде всего, специфика известных трансформаций касается масштабных эффектов, и соответственно – размерных рангов. Большинство известных сегодня крупных организмов – это сложные и высокоорганизованные биосистемы, состоящие из множества специализированных элементов и подсистем. Эта сложность формируется в ходе длительного онтогенеза, сопровождающегося кроме изменения размеров, ещё и существенным изменением пропорций. Независимо от таксономической принадлежности растущий организм испытывает серьёзные изменения особенностей структуры и даже материала. Это связано с возникающими в ходе роста различиями в свойствах вмещающей среды: возрастание роли гравитации, изменения удельной поверхности и других значимых факторов. Конструктивные особенности разных вариантов организмов позволяют даже говорить об их предельных размерах, возможных для разных типов земных сред (Численко, 1981; Шмидт-Ниельсен, 1987).

Известен вариант трансформаций организмов, при котором индивид практически полностью меняет своё тело, создавая его в ходе метаморфоза из крошечных имагинальных дисков или их аналогов (Захваткин, 1975; Иванова-Казас, 1977, 1978). Для паразитических ракообразных он получил специальное название «соматическая субституция» (Вагин, 1962), хотя данное явление распространено значительно шире. Экологическая и таксономическая специфика распространённости этого явления, а также механизмы

формирования и спектр возможных последствий для разных групп организмов, по-видимому, различны и требуют специального анализа.

Иногда связанный с предыдущим, «нисходящий» вариант развития организма в сторону уменьшения размеров и как следствие – упрощения, характерен для неотении, паразитизма (вследствие ограниченности объёма среды обитания размерами хозяина) и ряда других причин (Алёшин, Петров, 2002; Городков, 1984; Краснощёков, Розенберг, 1992, и др.). В силу особых обстоятельств, по-видимому, возможен даже вариант дезинтеграции организма на составляющие его элементы и подсистемы. В этой связи уместно вспомнить почкование, полиэмбрионию и другие формы бесполого размножения, при которых прежние подсистемы способны приобретать самостоятельность (Беклемишев, 1964б; Токин, 1969). Известны случаи автономизации даже отдельных клеток (Склут, 2012; Murchison et al., 2010; Siddle, Kaufman, 2015, и др.). Во всех указанных случаях, механизмы этих трансформаций связаны с глубокими изменениями в онтогенезе, что в итоге позволяет виду выйти из филогенетических тупиков специализации (Рэфф, Коффмэн, 1986; Шишкин, 1988, и др.), даже в ущерб структурной сложности.

Именно на уровне организма в целом были сформулированы также представления о симметрии (Беклемишев, 1964б; Захаров, 1987; Урманцев, 1974, 1976 и др.) и морфофункциональном прогрессе (Расницын, 1971), как проявлениях и результатах интеграции элементов и формирования подсистем, хотя многие аспекты указанных проблем требуют глубокого анализа и дальнейшего обсуждения. Закономерности изменений структур организма, в связи с процессами дифференциации его элементов, будут рассмотрены в сопоставлении с другими вариантами биосистем в последующих частях статьи.

Один из наиболее чётких критериев и атрибутов организмов - это их специфическая (для данного таксона или экоморфы) *форма* (Кузин, 1992), поэтому изучение разнообразия и закономерностей переходов жизненных форм, при их сходстве даже у неродственных организмов, даёт многое в понимании законов их эволюции и значения в этом особенностей вмещающей среды. В отечественной литературе известен беспрецедентный пример создания системы жизненных форм (экоморф) для всех известных сегодня вариантов организмов на основе универсальной терминологии и единых подходов (Алеев, 1986). Недостатком этой системы является иерархический способ организации, в силу регистрирующего характера не позволяющий видеть какие-либо общие закономерности

переходов описываемых экоморф. Между тем, в самой организации этой системы заложены элементы, повторяющиеся сходным образом в разных её частях. Поэтому перспективны попытки преобразования системы экоморф Ю.Г. Алеева в форму параметрической таблицы, где конкретный вид организма может занимать некоторый квазиобъём в многомерном пространстве рефренов (Зелеев, 2005, 2007). Известно, что одной из проблем, разрабатываемых А.А. Любичевым (1982), было создание системы организмов, которую он видел, по большей части, в форме параметрических таблиц, позволяющих выявлять ещё не реализованные или «запрещённые» по разным причинам состояния (Коваленко, Попов, 1997; Павлов, 2000, и др.). Есть основания надеяться на применимость и перспективность параметрического подхода, позволяющего делать прогнозы нереализованных состояний организмов данного таксона - к описанию разнообразия и других уровней и вариантов биосистем (Савостьянов, 2015, 2016; Зелеев, Турмухаметова, 2017).

Разумеется, нереально охватить все значимые черты и характеристики организма как биосистемы, многие из которых в известном сегодня разнообразии могут претерпевать самые неожиданные трансформации. К примеру, дискретность организма имеет свои очевидные границы: в непрерывном потоке вещества, энергии и информации организм проявляется как достаточно континуальная сущность, сохраняя относительно постоянной лишь специфическую форму. Для подвижных животных в ускоренном масштабе времени даже локализацию в пространстве можно оценить по аналогии с электронным облаком атома, лишь с определёнными долями вероятности присутствия в разных частях ареала.

Популяцию как вариант биосистемы, отличает от организма меньшая степень общей интегрированности и «слитости» элементов, что проявляется в существенно большей склонности к фрагментации, и в регенерационных способностях при наступлении благоприятных условий среды. Размеры известных природных популяций и объёмы занимаемого ими пространства колеблются в очень широких пределах. Принято считать, что популяция, как система формируется в рамках вмещающего ценоза (Гиляров, 1954), но затем, после обретения своей специфической структуры, достигнув необходимого уровня интегрированности, она способна выходить за рамки сформировавшего её ценоза, испытывая определённые трансформации. Исходно континуальная совокупность индивидов популяции, после эмерджентного перехода, делающего эту совокупность системой, переходит в более «жёсткое», дискретное состояние с большей скоррелированностью ключевых признаков, что

впоследствии может привести к формированию новой интеграции в сверхорганизм (Панов, 2001). Этот путь трансформаций, сопровождающийся специализацией элементов, можно обозначить как «интенсивный», в отличие от «экстенсивного», связанного с расширением ареала и разделением на ряд автономных популяций в пределах вида. В ряду биосистем место популяции отмечают (Жукова и др., 1989) в пересечении двух иерархических рядов - пространственного и функционального. Первый иерархический ряд, свойственный больше экологии, включает молекулярный, клеточный, организменный, *популяционный*, ценотический и биосферный. Второй (сугубо биологический) – генетические и клеточные системы, организмы, *популяции*, виды и таксоны более высоких рангов.

Популяция как вариант биосистемы (в отличие от организма) потенциально бессмертна, сохраняя системные связи элементов даже в преобразованиях за внутривидовые рамки, а известная непрерывность жизни за всё время её существования на Земле указывает на то, что преемственность популяционных связей всех ныне живущих форм организмов уходит корнями в очень далёкое прошлое. В неизменных условиях в популяции, как правило, сохраняются неизменными и все их основные характеристики, что во многом определяет различия в скорости эволюции популяций разных видов. Понятие «онтогенез» (постадийное развёртывание во времени потенциалов биосистемы в соответствии с возможностями, предоставляемыми вмещающей средой), применительно к популяции созвучно по смыслу сукцессии в экосистеме, по аналогии с равнозначностью понятий «гибель» для организма и «вымирание» для вида (Заварзин, 2009). Это предполагает лишь возможность восстановления оптимальной в данной среде структуры биосистемы после действия деструктивных факторов. Другие понятия, используемые для сравнительной характеристики организмов (форма, тип симметрии, морфо-функциональный прогресс, и др.), для уровня популяции также малопригодны или недостаточно адекватны её природе.

Основное предназначение популяции – в обеспечении оптимальных условий функционирования особей, способствующих добыче ресурсов и включению в ценотические связи во вмещающем ландшафте. Сам факт трансформации данного типа организма в популяцию и её рост до определённых границ - это показатель «востребованности» вмещающей биосистемой данного способа переработки имеющегося в ней ресурса для повышения интенсивности суммарного БиК. Эта потребность реализуется, как отмечалось выше, тиражированием подходящего типа организмов, поскольку простое увеличение их размера не даёт нужного

результата, а увеличение интенсивности переработки ресурса не всегда возможно. Объединение отдельных особей в популяцию со специфическим характером отношений - это универсальный и наиболее доступный способ стабилизации и интенсификации их метаболической и репродуктивной функции (особенно с учётом недолговечности отдельной особи). Адаптация данного вида организмов к изменению специфики внешних условий происходит благодаря популяционным взаимодействиям (к примеру, для многих видов известен кумулятивный «эффект группы», связанный с изменениями важных для вида параметров среды). Поведенческие и физиологические механизмы взаимодействия особей популяции могут обеспечивать, в том числе, существенные изменения их размеров, например, измельчание при островном эффекте, и др. Поскольку для многих видов существует минимально допустимая численность популяции, необходимая для воспроизводства, сохранение нижнего предела биомассы в ценозе достигается уменьшением размеров отдельных особей благодаря трансформациям онтогенеза.

Реальное разнообразие популяций очень велико, и в рамках данной статьи нет возможности даже перечислить наиболее важные и специфические особенности природных популяций для отдельных форм жизни. Наиболее универсальные их черты хорошо освещены в классической литературе по данному вопросу (Майр, 1974; Наумов, 1972; Работнов, 1950; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Уиттекер, 1980; Шварц, 1980, и мн. др.). Структурно популяция является элементом экосистемы, так же, как организм – элемент популяции. Как показано на рис. 1, именно через популяцию происходит преобразование биосистемы до уровня вида, а затем, по-видимому, и в другие более высокие ранги биологического таксона.

Экосистема как вариант биосистемы - это результат метаболической интеграции - как отдельных организмов, так и популяций входящих в неё видов в условиях конкретного абиотического окружения. Через ряд иерархических переходов элементарные экосистемы интегрируются в Биосфере (рис.1), как единой глобальной экосистеме, формируя ряд отдельных типов пищевых цепей. Нам трудно согласиться с мнением Б.М. Медникова (1985, с. 468): «с появлением консументов второго порядка эволюция земных экосистем практически закончилась», поскольку здесь паразитная и симбиотическая цепи даже не упомянуты. В целом представления об эволюции экосистем всё ещё основываются на аналогиях с эволюцией организмов, хотя по представлениям многих авторов (Колчинский, 1990; Назаров, 1991, 2005; Чайковский, 2008; Чернов, 1996, и др.) не сводятся к ней, имея собственную специфику.

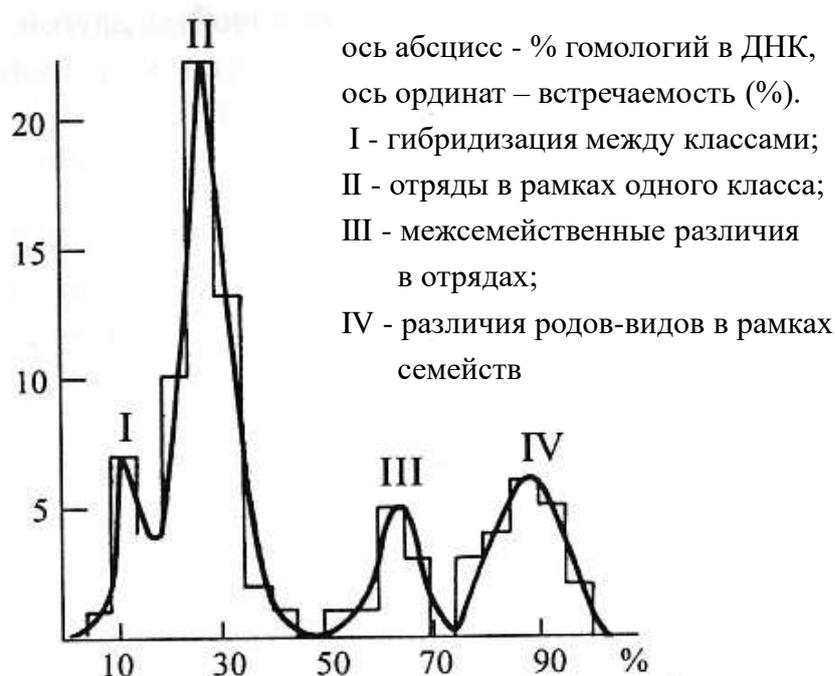
Как и популяция, экосистема (вариант биосистемы), потенциально бессмертна: за время существования Земли жизнь на ней никогда полностью не прерывалась, проходя через трансформации разных экосистем, хотя отдельные типы экосистем, по аналогии с таксонами прошлого, относят к категории вымерших (Вислобокова, 2014; Лапо, 1979; Мейен, 1981; Перельман, 1966).

В зависимости от масштабов рассмотрения взаимоотношений биосистем, один и тот же тип их трофической связи может существенно менять свои признаки. Так, на уровне отдельных особей явственны черты пастбищной цепи (поедание хищником жертвы), на уровне популяции они же, в зависимости от характера, будут примером паразитической или даже симбиотической цепи, поскольку в естественных условиях случаи выедания хищником всей популяции жертвы крайне редки. На экосистемном уровне подобная постановка вопроса некорректна ввиду своей тавтологичности, поскольку здесь трофические связи являются основой внутреннего каркаса экосистемы.

Логика развития трофических цепей (в рамках биологического уровня организации) в целом приводит к росту полноты и длительности контактов взаимодействующих биосистем, что сопровождается, в том числе, повышением вероятности горизонтальных генетических обменов между ними (Шестаков, 2009), а значит и совокупной их интеграции.

Одной из ключевых характеристик экосистемы является её биоразнообразие – многомерная категория, разным аспектам которой сегодня придаётся важное теоретическое и практическое значение (Заварзин, 2001, 2009; Любарский, 2011, и др.). Этот параметр имеет непосредственное отношение к ещё одному выделяемому нами варианту биосистемы, заслуживающему специального упоминания – **биологическому таксону**, например, **виду** (и такой его характеристике, как таксономический ранг). Исключение этой формы организации жизни из перечня биосистем чревато, в том числе, невозможностью создания представлений о закономерностях становления их традиционных вариантов (организм, популяция, экосистема). Биологический таксон, в логике нашего изложения, как вариант биосистем, связан с остальными вариантами через репродуктивный модуль (Зелеев, 2015), поскольку популяция, результат взаимодействия генетически близких организмов, является ещё и минимальной воспроизводящейся частью вида: Н.П. Наумов (1972) в иерархии биосистем помещал популяцию между организмом и видом. Если в локальной экосистеме обитает локальная популяция, то в Биосфере, как максимальной экосистеме, обитает «максимальная популяция», то есть вид (Шаров, 1989). Приведём важную цитату:

«... структура может быть как экстенсивной (развёрнутой в пространстве), так и интенсивной (развёрнутой во времени). Генетическая связь между подразделениями вида, а также между отдельными видами, родами, семействами и т.д. как раз и есть реальная (хотя и менее очевидная) структура покрова Земли – интенсивная структура. Она есть результат и отражение реального процесса эволюции живого, его причинной взаимосвязи. ... Иерархия таксономических единиц в той степени, в какой она правильно отражает генетические связи и ступени эволюции живого, является столь же фундаментальной, реально существующей, как и пространственная иерархия» (Сетров, 1972, с. 319).



Р и с . 3 . Дискретность степеней родства позвоночных (Медников, 1974)

В существующей сегодня безграничной по разнообразию и объёму литературе о биологических таксонах, до сих пор нет единства в вопросе об их реальности. Существует ряд альтернативных подходов и школ, приверженцы которых часто выражают диаметрально противоположные взгляды как относительно реальности практически каждого ранга, так и конкретного объёма и критериев определения отдельных таксонов (Васильев, Васильева, 2009; Васильева, 2002, 2007; Захаров, 2005; Клюге, 2000; Любищев, 1982; Мартынов, 2011; Павлинов, 2009, 2013, 2014, 2015; Павлов, 2000;

Поздняков, 2009; Расницын, 1990, 1992; Скарлато, Старобогатов, 1974; Старобогатов, 1985; Шаталкин, 1996, и мн. др.). Причины такого разнообразия мнений по этому вопросу кроются в отсутствии единого понятийного аппарата, различиях понимания отдельных терминов, взаимной несводимости исходных познавательных установок авторов и т.п. Этот вопрос является темой специальных исследований (Заварзин, 2009; Любарский, 2011; Оскольский, 2007; Павлинов, 2011; Шаталкин, 2012, и др.). Мы ограничимся лишь констатацией собственных взглядов, здесь оказавшихся близкими идеям, высказанным на эту тему Б.М. Медниковым (1974, стр. 665): «...имеются вполне реальные иерархические ранги таксонов (класс, отряд, семейство и род+вид), выделенные самим процессом эволюции и не зависящие от произвола таксономистов». На рис. 3 представлены результаты определения им степени родства отдельных групп позвоночных в пределах их вмещающих таксонов.

Бросается в глаза выраженная дискретность «волн», соответствующих конкретным рангам изученных позвоночных: от классов – до родо-видового уровня. Нечто аналогичное замечено и на других группах организмов (Полуконова и др., 2013). Всё это указывает на системный характер полученных отношений и даёт основание для утверждений об определённой степени реальности – как самих таксонов, так и их таксономических рангов. Об этом же свидетельствует наш (Зелеев, 2016, 2017), пока скромный опыт использования для характеристики состояния таксонов, ряда эмпирических правил и обобщений, имеющих общесистемный характер. Это правила Виллиса, Голикова, Численко, Уэвелла (Гелашвили и др., 2013; Делас, Касьянов, 2012; Мейен, 1978; Поздняков, 2012; Старобогатов, 1989; Чайковский, 2008 и др.), в сочетании с приёмами параметрической трёхмерной визуализации формы отдельных биологических таксонов. Нами, в частности, было выяснено, что для наиболее апоморфных групп в целом ряде неродственных таксонов организмов свойственно предельное приближение к «идеальному» состоянию показателя Численко (среднее геометрическое числа подчинённых таксонов у хорошо изученных групп тяготеет к величине 3,3). В то же время, таксоны с достаточно полно развёрнутой системой подчинённых групп, продемонстрировали близкое к идеалу распределение (квазигипербола) Виллиса и характер зависимостей правила Голикова, а показатель Численко для этих таксонов от идеала оказался весьма далёк. Некоторые из рассмотренных нами таксонов (например, трилобиты и бескишечные турбеллярии) продемонстрировали совершенно иные зависимости указанных выше показателей.

Можно предполагать, что все эти показатели отражают какие-то значимые состояния биологических таксонов, например, эволюционный возраст, потенциал изменчивости и т.п. Требуется ясность в пока ускользающем биологическом смысле значений и направлений изменения этих показателей, которые могут указывать на существенные различия в состоянии сравниваемых таксонов. В связи с предполагаемой природой ранга биологического таксона, считаем важным указать очевидную зависимость, способную помочь лучше понять эту проблему: по мере возрастания ранга таксона закономерно снижается размерность формы его системы. Если для родо-видового уровня свойственна форма многомерной матрицы с множеством проявлений гомологических рядов, то уровню отрядов и классов больше соответствует привычная иерархия, представляющая собой снижение размерности (вырождение) параметрической системы, а рангу классов и типов - линейная форма системы, размерность которой равна единице (Любищев, 1982). В случае последующего «обнуления» размерности системы реликтового (как правило, становящегося монотипическим) таксона, мы фактически имеем дело с его вымиранием, аналогичным гибели особи (Зелеев, 2012, 2015). Таким образом, по аналогии с организмом, также склонным к старению и неизбежной гибели, можно связать рост ранга таксона, сопровождающийся возрастанием корреляции его признаков и снижением размерности описывающей системы – с возрастными изменениями, которые, в том числе, и в силу различий в складывающихся внешних обстоятельствах, могут существенно отличаться у разных таксонов. Поэтому, как и у организмов, у биологических таксонов может быть разница между их абсолютным и биологическим возрастом.

Допустимо считать, что природа биологического таксона и его ранга связана в большей степени со свойствами времени, чем пространства, как у других рассмотренных вариантов биосистем. Ныне в Биосфере, по-видимому, отсутствуют силы, интегрирующие объекты, объединяемые нами в один таксон определённого ранга («эколого-адаптивная» целостность надвидового таксона, по Ю.И. Чернову (2008), достигается, скорее всего, лишь сходной реакцией типологически близких структур), но можно предположить, что таковыми были когда-то системные взаимодействия, аналогичные тем, что интегрируют сегодняшние популяции в реальных ценотических связях. Возникает соблазн принять «волны», показанные на рис 3, в качестве своеобразного «эха», отражающего ценотические отношения эпох, когда закладывались специфические черты таксонов соответствующих рангов рамках вмещавших их палеоценозов. Разная высота пиков этих волн может отражать

реально существовавшие флуктуации палеоклиматов или каких-либо иных ключевых факторов таксогенеза. Упомянутый во Введении тезис о структуре биосистемы, как отражении свойств вмещающей среды (в соответствии с авторским пониманием принципа Ле-Шателье - Брауна), позволяет, в частности, предположить, что сопоставление особенностей этих пиков для совместно обитавших отдельных групп организмов, может пролить свет на состояние и направления трансформаций вмещающей среды этих отдалённых эпох, а также на особенности формирования подчинённых групп у сосуществовавших таксонов.

Итак, в отличие от остальных вариантов биосистем (назовём их «актуальными» вариантами), биологический таксон формально не соответствует указанному в начале статьи основному критерию биосистем – наличию специфического БиК, интегрирующего биосистему в структуру Биосферы. Но наличие очевидной структуры у биологического таксона является отражением существовавших когда-то круговоротов, породивших таксоны соответствующего ранга. Известно достаточно выраженное разнообразие качественных состояний таксонов: «хорошие», переходные, становящиеся, распадающиеся, *incertae sedis*, и т.д. (Васильева, 2002; Павлинов, 2009; Расницын, 1992; Старобогатов, 1985, и др.), что предполагает специфические для каждого из таких состояний свойства, историю становления и закономерности дальнейших трансформаций. По-видимому, также можно говорить о возможности существования до и даже вневидовых форм жизни. По классификации А.А. Оскольского (2007), наши установки о природе биологического таксона, по-видимому, следует квалифицировать как вариант «таксон как тело», но мы считаем, что используемая нами терминология не сводима к указанным данным автором категориям, являясь иным языком описания биологических закономерностей.

Сравнительный анализ свойств различных вариантов биосистем. Сравнение разных групп организмов позволяет говорить о том, что чем ниже их структурно-размерный ранг, тем выше степень слияния в них элементов и больше выражены подсистемы. Организм как система, представляет собой совокупность клеток (элементов системы), но настолько же заметны в нём органы и ткани (подсистемы). При далеко зашедшей морфо-функциональной специализации в организме границы элементов размываются. Примером может служить формирование синцития из отдельных клеток многоклеточного организма, слияние зооидов в глубоко интегрированной колонии (Беклемишев, 1964б) и т.д.

В популяции (система родственных организмов), как менее интегрированной биосистеме, очевиднее воспринимаются отдельные

индивиды (элементы), а выделение подсистем не всегда может быть однозначным, и, как правило, требует усилий, сводясь, чаще всего, к функциональным аспектам. Морфологические различия между подсистемами (например, касты термитов и муравьёв) возникают в популяции, только при её переходе в состояние сверхорганизма (Панов, 2001). Примерно такая же ситуация и в экосистеме – системе сосуществующих популяций разных видов в конкретном ландшафте (в пределе – в Биосфере в целом): легко выделяются элементы (популяции отдельных видов), а выделение подсистем требует более глубокого анализа. С другой стороны, если вернуться к структурам организмов, в строении одноклеточного существа выделение элементов затруднено, а сама возможность такого выделения (предлагаемая, например, теорией симбиогенеза) и ныне разделяется не всеми (Серавин, 1986; Чайковский, 2008). Можно было бы в качестве элементов клетки рассматривать и биомолекулы, но это уже до-биологический (физико-химический) уровень организации систем. В основе известного нам строения клетки, следовательно, лежат не столько элементы, сколько подсистемы, в функциональных и структурных особенностях которых признаки элементов могут лишь угадываться.

Таким образом, рост интеграции биосистемы сопровождается слиянием отдельных элементов и появлением подсистем. Чем меньше структурно-размерный ранг биосистемы, тем черты интеграции проявляются резче. Если предположить, что системы меньшего структурно-размерного ранга филогенетически древнее, можно сказать, что интеграция – это одно из имманентных свойств эволюции биосистем. Поэтому сравнение разных по масштабам систем позволяет мысленно «двигаться» по оси времени. Ранние этапы существования «мелких» биосистем, находившихся ещё в процессе их становления (например, эвкариотных клеток), могут отражать черты современных, менее интегрированных систем более крупных рангов (популяций, экосистем, колониальных модульных организмов), что позволяет понять некоторые особенности их генезиса и делать как прогнозы, так и ретропрогнозы.

Говоря о структурах организмов, следует указать, что используемое нами понятие «функциональный модуль» не имеет прямого отношения к широко распространённому среди растений и низших животных *модульным* организмам, изучение которых представляет собой отдельное научное направление (Марфенин, 1993, 1999, 2008; Нотов, 1999, 2016, 2017; Notov, 2015, 2016 и др.). Подобные объекты, в отличие от упомянутых ранее функциональных модулей, в нашей терминологии удобно обозначить как «структурные» модули, которые иллюстрируют процесс слияния

элементов и образования подсистем, вроде кормусов, столонов, либо они могут быть результатом дифференциации прежних, проще устроенных структур - элементов. Думается, что структурный модуль по происхождению может быть как элементом, так и подсистемой. При этом у растения (например, лист, побег и т.п.) – это чаще подсистема (элементами являются отдельные клетки). У животных структурный модуль, по-видимому, может быть и подсистемой и элементом. Между тем, с сегментами аннелид, а у артропод, вероятно, ещё и с членистыми конечностями – ситуация, возможно, ближе к растениям. Требуются чёткие и однозначные критерии выявления конкретного исторического сценария появления модулей у данного таксона, хотя допустимо неоднократное и эквивалентное образование сходных модульных структур в рамках даже одного таксона, но разными путями. Наиболее же сложные унитарные животные способны порождать системы следующего уровня, становясь их элементами, уже не сливаясь непосредственно (общественные насекомые, стадные позвоночные, и особенно – человеческое общество), при этом используя чаще поведенческие (Зорина и др., 2002), а не морфологические адаптации. Формирование социальности у этих животных сопровождается ещё и постепенной заменой основного канала коммуникации: с вещественного (феромоны - химический канал), на волновой (акустический и/или визуальный каналы). Это, очевидно, делает коммуникацию более надёжной и оперативной.

Организм, как популяция входящих в него элементов, отличается от популяции, как варианта биосистем, более закономерным и детерминированным характером связей элементов (включая, как правило, их непосредственную механическую связь). Отдельные черты сходства с истинной популяцией он обнаруживает лишь до момента обретения крайних форм интегрированности элементов, не допускающих возможности регенерации, что часто сопровождается эвтелией и некоторыми другими признаками (регенерация, к примеру, снижена или невозможна при наличии у животного кутикулы). В то же время, возможно, многие низкоинтегрированные животные (особенно простейшие), потенциально бессмертны, что сближает их с популяцией, как отмечено ранее, также потенциально бессмертной. Для большинства же высокоорганизованных животных известен так называемый предел Хейфлика (Hayflick, Moorhead, 1961), ограничивающий число возможных митозов. Замечено (Галицкий, 2009), что вызываемые им проявления старения возникают чаще и раньше всего в соединительной ткани, ответственной за образование систем внутренней среды целостного организма.

Известные сегодня организмы образуют в пространстве значений их признаков неслучайные и специфические для каждого таксона сочетания – синдромы, и филогению организмов можно рассматривать как закономерный ряд последовательных и часто дискретных смен этих синдромов. Само формирование такой неслучайности, сопутствующей росту интеграции организма, повидимому, является следствием роста корреляции состояний отдельных признаков, обеспечивающих оптимальное существование в данном варианте условий среды. Рост коэффициента корреляции синдромных признаков (в пределе – до единицы), приводит, в конечном счёте, к потере эволюционной пластичности, ортогенезу и риску последующего вымирания при резко изменившихся условиях. В популяции и экосистеме, при безусловном наличии у них синдромов и возможности их эволюционных изменений, последние обычно имеют более континуальный или мозаичный, часто - обратимый характер, с широкими возможностями замен отдельных элементов, как правило, недостижимыми для высокоинтегрированного организма. Аналогичные изменения в биологическом таксоне, сводимые к его старению, сопровождающемуся ростом ранга и снижением размерности описывающей его системы, ранее указаны.

Разумеется, следует отдавать отчёт в гипотетичности высказанных предположений, но она оправдана ситуацией, сложившейся сегодня в соответствующих областях биологии, где доминирование одной концепции (СТЭ) в течение многих десятилетий привело к глубокому застою и догматизации её ключевых положений. Это проявляется, в частности, в неспособности к сколько-нибудь выраженным прогнозам, к отсутствию попыток выйти из рамок описательности и сделать биологию по-настоящему номотетической дисциплиной. В этой связи полезно обратить внимание на ряд появившихся относительно недавно нетривиальных подходов, связанных с принципиально новым взглядом на привычные феномены. Так, предполагается и обосновывается (Чадов, 2015), что формирование нового уровня организации систем автоматически тормозит эволюцию базовых уровней. Например, с появлением жизни останавливается химическая эволюция, а появлением разума – существенно тормозится биологическая. С высказанными мыслями созвучен системно-динамический подход (Брынцев, 2009). Согласно этому подходу, как и в предыдущей концепции, основу формирующихся систем различного ранга составляют квазициклические контуры, образуемые потоками энергии, форма которых специфична для каждого варианта систем (включая и биосистемы), а взаимодействие между отдельными квазициклическими объектами строится на основании явлений

комплементарности, соразмерности, резонансов, интерференции и других волновых феноменов. Сегодня биологи, хотя и в неявной форме, по большей части, продолжают исповедовать грубо механистические представления о предмете своего изучения, аналогичные ньютоновским представлениям физики до начала 20 века. Между тем, многие стороны биологической реальности в большей степени могут быть поняты с позиций не дискретно-корпускулярных (структурных), а волновых и полевых (функциональных) позиций, о чём пытались в своё время говорить А.Г. Гурвич (1944, 1991) и А.А. Уранов (1975). Особенно это касается проблем сосуществования, воспроизводства и взаимных переходов разных вариантов биосистем в различных масштабах времени. С этих позиций могут быть изучены механизмы их взаимной настройки на изменения ключевых показателей вмещающих сред, а также спектр возможных онтогенетических трансформаций, способных приводить к разнообразным и разноуровневым изменениям биосистем (Воробьёва, 2010; Макрушин, Худолей, 1991; Мартынов, 2011; Рэфф, Коффмэн, 1986; Шишкин, 1988, и др.). Сама же эволюция может быть понята в этом случае, как некий эпифеномен множества разных и часто несводимых друг другу по механизмам и направлениям вариантов трансформаций биосистем. Таким образом, жизнь, как природный феномен, это, прежде всего – процесс, который порождает изучаемые нами структуры как необходимый инструмент для своей оптимизации в конкретных условиях. Поэтому иерархия структур живых систем является ключом для реконструкции сценария изменений вмещающей среды, породившей данную биосистему.

В рамках одной статьи нет возможности осветить все аспекты взаимных переходов различных вариантов биосистем, но отметим особенность, указывающую на относительность их отдельных характеристик. Традиционно каждый вид организмов относят к определённому таксону высших рангов, включая ранг царства. Между тем, дополняя ранее упомянутые в литературе характеристики царства как таксономической категории (Заварзин, 1979; Шаталкин, 1996), имеющей, в отличие от других рангов, больше не генеалогических, а палеоэкологических системообразующих признаков, следует подчеркнуть, что каждый уровень организации одной и той же биосистемы (в терминах Ю.Г. Алеева – моно-, мета- и ценометабионты) может иметь некоторые признаки принадлежности к разным царствам, например, растениям (жёсткая механическая связь элементов) или животным (возможность миграций элементов в пределах вмещающей биосистемы). Вот некоторые примеры комбинаций признаков разных царств у конкретных видов биосистем.

Вольвокс как монобионт (отдельная клетка) – растение, а как метабионт (вся колония) – животное. Модульные, как правило, сидячие, кишечнополостные, мшанки, асцидии и другие животные-обрастатели – наоборот: как монобионты – животные, а как мета- и ценобионты – растения. Можно указать пример «абсолютного животного» - неотропические бродячие муравьи рода *Eciton*, а «абсолютным растением» следует признать представителей отдела цветковых, делегировавших насекомым-опылителям даже функции расселения гамет. Аналогично, человечество на уровнях: клеточном (монобионт - клетка) и организменном (метабионт - особь), представляются животными, а на ценобионтном уровне (в масштабе всей инфраструктуры своей техносферы) – пока ещё – это лишь «растение» (Зелеев, 2011а).

Рассматриваемый в предельно широких рамках вопрос о природе и взаимных переходах биосистем будет неполным без упоминания «проблемы происхождения». Не имея возможности в рамках одной статьи, в силу безграничности объёма литературы по проблемам биопоза, упомянуть хотя бы основные направления в исследовании этого вопроса, ограничимся собственной оценкой в соответствии с логикой авторской концепции. Обратимся вновь к рисунку 1, на котором отражены соотношения вариантов биосистем в пространстве трёх функциональных модулей. Нынешнее состояние интегральной совокупности всех биосистем в виде единой Биосферы представляется как результат «распаковки» исходной «свёрнутой» первичной биосферы («эмбриосферы» по В.Ф Левченко, 2014) из начальной точки системы координат. Режим этой распаковки (Компаниченко, 1991), по-видимому, носит фрактальный характер (Гелашвили и др., 2013; Якимов и др., 2014), и лишь нюансы исторически сложившегося внешнего сценария делают особенности существующего варианта реализации не вполне соответствующими идеальному фракталу. По-видимому, особенности структуры нынешней Биосферы также несут информацию об истории её становления, нужно лишь увидеть признаки этой причинности, к примеру, в специфике отдельных параметров биоразнообразия. Предположительно, варианты биосистем исторически формировались не в «одночасье», а прошли целый ряд качественно различных стадий, приводивших к обретению ими своих специфических атрибутов. По аналогии с формированием «видовости» (Павлинов, 2009), или более широко – «таксонности» (Оскольский, 2007), можно говорить о появлении у биосистем черт «организменности», «популяционности» и «экосистемности», при этом думается, что «биосферность» присутствовала всегда и лишь в соответствии со спецификой вмещающей среды развивалась в деталях

(«распаковывалась»). Иными словами, с нашей точки зрения, для Биосферы как биосистемы не предполагается интенциональный аспект, она экстенциональна (Васильева, 2007) по определению.

Логично продолжить этот вопрос на экстраполяцию тенденций дальнейшего развёртывания структур Биосферы в будущем (знак вопроса в правом верхнем углу на рисунке 1, над термином «Биосфера»). Как подчёркивалось ранее, общая тенденция эволюции биосистем предполагает рост размеров и степени их интеграции, а также слияние элементов одновременно с последовательной дифференциацией подсистем, но конкретные формы, в которые она может оформиться, обозначать, по-видимому, преждевременно. Каждый из рассмотренных вариантов биосистем (организм, популяция, экосистема, биологический таксон) нами представлен как элемент в ряду последующей интеграции, логически завершающейся единой Биосферой. В этом смысле подсистемы Биосферы могут представлять собой привычные биомы, конкретные экосистемы, либо такие категории, как флора и фауна (Пучковский, 2013), и, возможно, другие традиционные объекты экологии (например, гильдии, животное население, и др.), признаки которых тоже оттачивались миллионами лет (Жерихин, 2003; Чернов, 1971, и др.). Конечный же результат эволюции Биосферы может представлять собой один из вариантов понимания «Ноосферы» (Вернадский, 2014; Казначеев, 1989, и др.), структуру, сходную с «Геей» Дж. Лавлока (Lovelock, 1991), разумный и организмоподобный «Солярис» одноимённой повести С. Лема (2000), либо что-то ещё менее понятное.

Наконец, отметим аспект, который может иметь практическое значение для количественной диагностики состояния конкретных биосистем – размерность осей функциональных модулей на рис. 1. В соответствии с логикой изложения статьи, с размерностью вектора локомоторного модуля есть определённая ясность, и каждый последующий шаг означает скачкообразный рост сложности и размеров организма. Исходной точкой может быть уровень биологических макромолекул, аналогичных «репликаторам» (Докинз, 1993), природа которых не обязательно должна сводиться лишь к нуклеопротеидам. Затем предполагается «прокариотный» и далее – «эвкариотный» уровни биосистем. Наконец, формируются мета- и ценометабионты (Алеев, 1986). Каждый из последовательных структурных уровней различается новой степенью освоения пространства и, являясь результатом предшествующего движения биосистемы по осям репродуктивного и/или метаболического модуля, определяется их возможностями в условиях существующей среды, проявляющимися в феномене предельных размеров организмов в этой среде. Для репродуктивного модуля размерность его оси в

первом приближении также очевидна – это суммарная кратность повторения элементов. Принципиально важен лишь предел, связанный с интеграцией популяции в новый сверхорганизм. Этот предел, по-видимому, также задаётся особым состоянием вмещающей среды, и к тому же, зависит от свойств самой биосистемы, поскольку даже в сходных условиях разные биосистемы существенно различаются в интеграционных возможностях.

Определение размерности оси метаболического модуля связано с трудностями подбора универсального количественного критерия, удобного для сравнения как самих биосистем, вступающих в метаболическую связь, так и характера этой связи. Эта связь, как подчёркивалось ранее, чревата перерастанием либо в симбиотический сверхорганизм, либо в обычные ценотические отношения, характерные для экосистемы. В качестве одного из универсальных количественных критериев оценки уровня БиК можно упомянуть (Перельман, 1966) отношение продуктивности к биомассе, составляющее близкие значения для синхронных экосистем, при этом, закономерно растущее по мере эволюции Биосферы. В логике нашего изложения уместно использовать для измерения степени продвинутой метаболических связей биосистем, закономерности, указанные на рис. 2: этапы появления дополнительных трофических цепей, и рост числа звеньев каждой из существующих в ценозе цепей, то есть шкала метаболического модуля неизбежно становится двумерной. Строго говоря, не менее сложной представляется также размерность осей локомоторного и репродуктивного модулей, поскольку для исчерпывающей оценки степени продвинутой по ним, учёта лишь числа «шагов» интеграции или числа участвующих элементов недостаточно. Поэтому указанный «прагматический» аспект изучения биосистем требует поиска адекватных их природе путей разработки. Следует также учесть и возможности количественной оценки эффективности движения в «нисходящем» направлении трансформаций биосистем, ряд примеров которого был упомянут ранее.

Заключение. Каждый из традиционных (актуальных) вариантов биосистем (организм, популяция и экосистема), наряду с присущими им специфическими внутренними формами трансформаций, способен формировать другие варианты биосистем. **Организм**, как наиболее интегрированный их вариант, представляет собой популяцию элементов, из которых он был сформирован и до определённых значений общей интеграции способен сохранять некоторые черты отношений между ними, свойственные типичной популяции (фрагментация, регенерация и др.). Одновременно, будучи высокоинтегрированной экосистемой, организм включает в себя

также генетически чуждые и неживые компоненты. **Популяции** разных видов включаются в **экосистему**. Эти два варианта биосистем, производные взаимодействий отдельных организмов, формируются в ходе движения биосистемы по оси репродуктивного и метаболического модулей соответственно. **Биологический таксон** представляет собой особый вариант биосистемы, в своём генезисе непосредственно связанный с популяцией, как элементом, но образующий собственный ряд трансформаций: от вида – до высших рангов (класс, тип, и др.). Признаки отдельных рангов биологических таксонов образуют дискретные совокупности, обнаруживающие некоторые системные свойства, что указывает на определённую форму их реальности. Природа этой реальности отличается от таковой других вариантов биосистем, поскольку имеет в большей степени не пространственное, а временное измерение своей специфики. Использование категорий «элемент» и «подсистема» в анализе структуры биосистем позволяет увидеть дополнительные особенности их генезиса. Рассмотрение всей совокупности процессов, связанных с формированием, существованием и взаимными трансформациями биосистем предполагает, для более точного описания, использование терминологии волновых процессов, а не привычный для большинства биологов «структурный» подход.

Высказанные в работе идеи носят, во многом, гипотетический характер, поэтому требуют дальнейшей разработки и уточнений, и в значительной степени ориентированы на привлечение внимания к актуальности данной проблематики, без решения которой невозможно продвижение по многим вопросам эволюционной биологии.

Благодарности. Автор выражает искреннюю признательность коллегам: Гриценко В.В. (МСХА им. К.А. Тимирязева, г. Москва), Заботину Я.И. (Казанский федеральный университет), Котову А.А. (ИПЭЭ им. А.Н. Северцова, г. Москва), Ладе Г.А. (Тамбовский госуниверситет), Нигматуллину Ч.М. (АтлантНИРО, г. Калининград), Нотову А.А. (Тверской госуниверситет), Оленину С.Н. (Клайпедский университет, Литва), Савостьянову Г.А. (ИЭФБ им. И.М. Сеченова, Санкт-Петербург), Суходольской Р.А. и Д.Н. Вавилову (ИПЭН АН РТ, г. Казань), Турмухаметовой Н.В. (Марийский госуниверситет, Йошкар-Ола) – за труд в ознакомлении с несколькими редакциями текста статьи, обсуждении её ключевых положений, ценные замечания, которые обязательно будут учтены в последующей работе над данной темой, а также за предоставление ряда важных источников литературы.

Список литературы

- Алеев Ю.Г.* 1986. Экоморфология. Киев: Наукова думка. 424 с.
- Алексеев П.В., Панин А.В.* 2005. Философия. 3-е изд. М.: Проспект. 608 с.
- Алёшин В.В., Петров Н.Б.* 2002. Молекулярные свидетельства регресса в эволюции многоклеточных животных // Журн. общей биологии. Т. 63. №3. С. 195-208.
- Беклемишев В.Н.* 1964а. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП Т. 69. Вып. 2. С.22-38.
- Беклемишев В.Н.* 1964б. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Т. 1. Проморфология. М.: Наука. 432 с.
- Берталанфи Л.* 1969. Общая теория систем: критический обзор Исследования по общей теории систем. М.: Прогресс. 520с.
- Брынцев В.А.* 2009. Системно-динамический подход – как новая научная парадигма // Лесной вестник. №1 (64). С.16-26.
- Булыко А.Н.* 2004. Большой словарь иноязычных слов. 35 тысяч слов. М.: Мартин. 70 4с.
- Вагин В.Л.* 1962. О влиянии паразитизма на онтогенез // Уч. записки КГУ, т. 122. кн. 6. Труды об-ва естествоиспытателей при Казанском университете. Т. 65. С. 120-147.
- Васильев А.Г., Васильева И.А.* 2009. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. М.: КМК. 511 с.
- Васильева Л.Н.* 2002. Кризис проблемы вида: причины и следствия // Эволюционная биология. Томск. Т. 2. С. 31-50.
- Васильева Л.Н.* 2007. Иерархия Линнея и «экстенциональное мышление» // Сборник трудов Зоологического музея МГУ (Линнеевский сборник). М.: Изд. МГУ. Т. 48. С. 183-212.
- Веденов М.Ф., Кремьянский В.И., Шаталов А.Т.* 1972. Концепция структурных уровней в биологии. В сб.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука. С. 7-70.
- Вернадский В.И.* 2014. Философские мысли натуралиста. М.: Академический проект. 412 с.
- Виноградов В.А., Гинзбург Е.Л.* 1971. Система, её актуализация и описание. В кн.: Системные исследования. Ежегодник. М.: Наука. С. 93-102.
- Вислобокова И.А.* 2014. Эволюция биосферы и макроэволюция. М.: ГЕОС. 168 с.
- Воробьева Э.И.* 2010. Современная эволюционная биология развития: механический и молекулярно-генетический или фенотипический подходы? // Онтогенез. Т. 41. № 5. С. 332-339.
- Воронцов Н.Н.* 2004. Развитие эволюционных идей в биологии. М.: КМК. 266 с.
- Галимов Э.М.* 2001. Феномен жизни: между равновесием и нелинейностью. Происхождение и принципы эволюции. М.: Эдиториал УРСС. 256 с.
- Галицкий В.А.* 2009. Эпигенетическая природа старения // Цитология. Т. 51. № 5. С. 388-397.

- Гелашивили Д.Б., Иудин Д.И., Розенберг Г.С., Якимов В.Н., Солнцев Л.А.* 2013. Фракталы и мультифракталы в биоэкологии. – Нижний Новгород: Изд-во ННГУ. 370 с.
- Гиляров М.С.* 1954 Вид, популяция и биоценоз // Зоол. журн. Т. 33. Вып. 4. С. 769-778.
- Глотов Н.В.* 2008. Фундаментальные проблемы и прикладные аспекты популяционной биологии растений / Мат. 3-го международного научного семинара «Фундаментальные исследования и инновации» и Всероссийского молодёжного научного семинара «Наука и инновации – 2008». Йошкар-Ола. С. 91-97.
- Голицын Г.А., Петров В.М.* 1990. Гармония и алгебра живого. М.: Знание. 128с.
- Голубец М.А.* 1982. Актуальные вопросы экологии. – Киев: Наукова думка. 158 с.
- Гончиков Г.Г.* 2010. Возникновение эукариот: новый сценарий // Журн. общ. биол. Т. 71. № 4. С. 298-309.
- Городков К.Б.* 1984. Олигомеризация и эволюция систем морфологических структур. 2. Олигомеризация и уменьшение размеров тела // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 12. С. 1765-1778.
- Городков К.Б.* 1985. Олигомеризация и эволюция систем морфологических структур. 3. Предпосылки и следствия олигомеризации // Зоол. журн. Т. 64. Вып. 3. С. 325-335.
- Гриценко В.В., Креславский А.Г., Михеев А.В., Северцов А.С., Соломатин В.М.* 1983. Концепции вида и симпатрическое видообразование. М.: Изд-во МГУ. 193 с.
- Гурвич А.Г.* 1944. Теория биологического поля. М.: Советская наука. 156 с.
- Гурвич А.Г.* 1991. Принципы аналитической биологии и теории клеточных полей. М.: Наука. 288 с.
- Делас Н.И., Касьянов В.А.* 2012. Негауссово распределение как свойство сложных систем, организованных по типу ценозов // Восточно-европейский журнал передовых технологий. №3/4 (57). С. 27-32.
- Докинз Р.* 1993. Эгоистичный ген. М.: Мир. 318 с.
- Жерихин В.В.* 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: КМК. 542 с.
- Жирмунский А.В., Кузьмин В.И.* 1982. Критические уровни в процессах развития биологических систем. М.: Наука. 180 с.
- Жукова Л.А., Заугольнова Л.Б., Смирнова О.В.* 1989. Системный подход к объектам надорганизменного уровня в экологии // Мат. конф. МГПИ им. В.И. Ленина: «Экология, культура, образование». С. 124-130.
- Завадский К.М.* 1966. Основные формы организации живого и их подразделения. В кн.: Философские проблемы современной биологии. М.-Л. С. 29-47.
- Завадский К.М.* 1968. Вид и видообразование. Л.: Наука. 404 с.

- Заварзин Г.А.* 1979. Пространство логических возможностей в многообразии бактерий и их филогения // *Природа*. № 6. С. 9-19.
- Заварзин Г.А.* 2001. Биоразнообразие как часть биосферно-геосферной системы возникновения порядка из хаоса. В кн.: *Методология биологии: новые идеи (синергетика, семиотика, коэволюция)*. М.: Эдиториал УРСС. С. 151-176.
- Заварзин Г.А.* 2009. Противоречивость осознания природы естествоиспытателем // *Философия науки*. Вып. 14. *Онтология науки*. М.: ИФ РАН. С. 25-42.
- Захаров Б.П.* 2005. Трансформационная типологическая систематика. М.: КМК. 164 с.
- Захаров В.М.* 1987. Асимметрия животных. М.: Наука. 216 с.
- Захваткин Ю.А.* 1975. Эмбриология насекомых (курс лекций). Учеб. пособие для ун-тов. М.: Высшая школа. 328 с.
- Зелеев Р.М.* 1996. К вопросу о «географическом стиле» и возможных механизмах эволюции организмов // *Любищевские чтения*. Ульяновск: Изд-во УлГПУ. С. 47-48.
- Зелеев Р.М.* 2001. Эволюция экосистем: возможные механизмы и направления // V *Всерос. популяционный семинар: Популяция, сообщество, эволюция*. Казань: ЗАО «Новое знание». С. 254-256.
- Зелеев Р.М.* 2005. Некоторые подходы к построению системы жизненных форм организмов // XIX *Любищевские чтения*. Т. 2. *Современные проблемы эволюции*. Сборник докладов. Ульяновск: Изд-во УлГПУ. С. 65-73.
- Зелеев Р.М.* 2007. Вариант построения параметрической системы жизненных форм организмов // *Современные проблемы эволюции*. Сборник материалов международной конференции. XXI *Любищевские чтения*. Ульяновск: Изд-во УлГПУ. С. 77-90.
- Зелеев Р.М.* 2011а. Возможности подходов экоморфологии и традиционной систематики в разграничении признаков растений и животных // *Современные проблемы популяционной экологии, геоботаники, систематики и флористики: материалы международной научной конференции, посвящённой 110-летию А.А. Уранова*: в 2т. Т.1. Кострома: КГУ им. Н.А. Некрасова. С. 275-280.
- Зелеев Р.М.* 2011б. Соразмерность как характеристика развития биосистем. Вариант биологической аксиоматики // *Учёные записки Казанского университета*. Т. 153. Сер. Естественные науки. кн. 2. С. 3-21.
- Зелеев Р.М.* 2012. Вариант биологической аксиоматики и его возможности в описании биоразнообразия // *Учёные записки Казанского университета*. Т. 154. Сер. Естественные науки. кн. 2. С. 8-25.
- Зелеев Р.М.* 2015. Параметрическая систематика и природа биологического таксона // *Современные проблемы эволюции и экологии*. Сборник материалов международной конференции. XXIX *Любищевские чтения*. Ульяновск: УлГПУ. С. 27-34.
- Зелеев Р.М.* 2016. Таксонометрический анализ и его диагностические возможности в параметрической систематике // *Современные проблемы*

- эволюции и экологии. Сборник материалов международной конференции. XXX Любичевские чтения. Ульяновск: УлГПУ. С. 28-35.
- Зелеев Р.М.* 2017. Таксонометрический анализ и возможности прогнозов в систематике // Проблемы популяционной биологии: Материалы XII Всероссийского популяционного семинара памяти Николая Васильевича Глотова (1939-2016), Йошкар–Ола, 11-14 апреля 2017г. Йошкар-Ола: ООО ИПФ «СТРИНГ». С. 103-105.
- Зелеев Р.М., Турмухаметова Н.В.* 2017. Параметрический способ визуализации структуры консорции и возможности его использования в биоиндикации (на примере *Betula pendula* Roth. и *Tilia cordata* Mill.) / Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению. Материалы Международной научной конференции, посвящённой 100-летию кафедры ботаники Тверского государственного университета (г. Тверь, 8-11 ноября 2017г.). Тверь: Твер. гос. ун-т, 2017. С. 111-117.
- Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И.* 2002. Основы этологии и генетики поведения. М.: Высшая школа. 383 с.
- Иванова-Казас О.М.* 1977. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. М.: Наука. 312 с.
- Иванова-Казас О.М.* 1978. Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных. Иглокожие, полухордовые. М.: Наука. 163 с.
- Казначеев В.П.* 1989. Учение В.И. Вернадского о биосфере и ноосфере. Новосибирск: Наука, Сиб. Отделение. 248 с.
- Камишилов М.М.* 1985. Эволюция Биосферы. М.: Наука. 256 с.
- Клюге Н.Ю.* 2000. Современная систематика насекомых. СПб.: Лань. 336 с.
- Коваленко Е.Е., Попов И.Ю.* 1997. Новый подход к анализу свойств изменчивости // Журн. общ. биол. Т.58. №1. С. 70-83.
- Колчинский Э.И.* 1990. Эволюция биосферы: историко-критические очерки исследований в СССР. Л.: Наука. 236 с.
- Компаниченко В.Н.* 1991. Зарождение биосферы в недрах Земли. Хабаровск. 37 с.
- Кордюм В.А.* 1982. Эволюция и биосфера. Киев: Наукова думка. 264с.
- Краснощёков Г.П., Розенберг Г.С.* 1992. Принципы усложнения механизмов устойчивости экологических систем. / Проблемы устойчивости биологических систем: Сб. науч. ст. / Ин-т эволюционной морфологии и экологии животных им. А.Н. Северцова. М.: Наука. С. 40-51.
- Кузин Б.С.* 1992. Упадок систематики (1. Система, эволюция, мультимодация) // Природа. № 5. С. 80-88.
- Лапо А.В.* 1979. Следы былых биосфер. М.: Знание. 176 с.
- Левченко В.Ф.* 2004. Эволюция человека до и после появления человека. СПб: Наука. 166 с.
- Лем С.* 2000. Солярис: Роман / Пер. Д. Брускина. СПб.: Азбука. 252 с.
- Лёвушкин С.И., Шилов И.А.* 1994. Общая зоология. М.: Высшая школа. 432с.
- Ливанов Н.А.* 1970. Общие биологические закономерности эволюции. Сб. статей. Казань: Изд-во Казан. ун-та. С. 3-21.

- Лосев К.С.* 2002. Элементарные структурные единицы биосферы // Экология. № 1. С. 61-63.
- Любарский Г.Ю.* 2011. Рамочная концепция для теории биологического разнообразия // Зоологические исследования № 10. М.Изд. МГУ. С. 5- 44.
- Любичев А.А.* 1982. Проблемы формы систематики и эволюции организмов: Сборник статей. М.: Наука. 278 с.
- Майр Э.* 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 462 с.
- Макрушин А.В., Худoley В.В.* 1991. Опухоль как атавистическая адаптивная реакция на условия среды // Журн. общей биологии. Т. 52. № 5. С. 717-722.
- Маргелис Л.* 1983. Роль симбиоза в эволюции клетки. М.: Мир. 352 с.
- Мартынов А.В.* 2011. Онтогенетическая систематика и новая модель эволюции Bilateria. М.: КМК. 286 с.
- Марфенин Н.Н.* 1993. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ. 239 с.
- Марфенин Н.Н.* 1999. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общей биологии. Т. 60. № 1. С. 6-17.
- Марфенин Н.Н.* 2004. Современные представления о целостности биологических систем. В. кн.: Системный подход в современной науке. М.: Прогресс-Традиция. С. 436-458.
- Марфенин Н.Н.* 2008. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. Вып. 9. № 25 (85). С. 147-161.
- Медников Б.М.* 1974. О реальности высших систематических категорий позвоночных животных // Журн. общей биологии. Т. 35. № 5. С. 659-665.
- Медников Б.М.* 1985. Монофилия органического мира и эволюция экосистем // Журн. общей биологии. Т. 46. № 4. С. 462-470.
- Мейен С.В.* 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общей биологии. Т. 39. № 4. С. 495-508.
- Мейен С.В.* 1981. Следы трав индейских. М.: Мысль. 159 с.
- Михайлов В.* 1967. Эволюция паразитизма // Паразитология. Т. 1. Вып. 2. С. 105-116.
- Мяндина Г.И., Шаталов А.Т.* 2001. Уровни организации живого и информационные связи между ними: от натурфилософии к биофилософии. В кн.: Методология биологии: новые идеи (синергетика, семиотика, коэволюция). М.: Эдиториал УРСС. С. 65-73.
- Назаров В.И.* 1991. Учение о макроэволюции: На путях к новому синтезу. М.: Наука. 288 с.
- Назаров В.И.* 2005. Эволюция не по Дарвину: смена эволюционной модели. М.: КомКнига. 520 с.
- Наточин Ю.В., Рыженко Б.Н., Галимов Э.М.* 2008. Роль солевого состава (К/Na) водной среды в биологической эволюции // Проблемы зарождения и эволюции биосферы. М.: Либроком. С. 404-408.

- Наумов Н.П.* 1972. Проблемы и задачи популяционной биологии // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука. С. 322-331.
- Нигматуллин Ч.М.* 2005. Целеполагание основных биологических систем: организм, популяция, сообщество и биосфера // Материалы V Всероссийского популяционного семинара: «Популяции в пространстве и времени», 11-15 апреля 2005г. Н.Новгород: Изд-во ННГУ. С. 145-156.
- Нотов А.А.* 1999. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общей биологии. Т. 60. № 1. С. 60-79.
- Нотов А.А.* 2016. Модульные организмы как объект исследования теоретической морфологии // Современные проблемы эволюции и экологии. Сборник материалов международной конференции. XXX Любичевские чтения. Ульяновск: УлГПУ. С. 92-98.
- Нотов А.А.* 2017. Общая морфология модульных организмов: актуальные проблемы и направления исследований // Современные проблемы экологии и эволюции. Сборник материалов международной конференции. XXX Любичевские чтения. Ульяновск: УлГПУ. С. 59-66.
- Оскольский А.А.* 2007. Таксон как онтологическая проблема // Сборник трудов Зоологического музея МГУ. Т. 48. С. 213-260.
- Павлинов И.Я.* 2009. Проблема вида в биологии –ещё один взгляд // Тр. ЗИН РАН Приложение № 1. С. 250-271.
- Павлинов И.Я.* 2011. Как возможно выстраивать таксономическую теорию // Зоологические исследования № 10. М.Изд. МГУ. С. 45-100.
- Павлинов И.Я.* 2013. Таксономическая номенклатура. Книга 1. От Адама до Линнея. Зоологические исследования. №12. 151 с.
- Павлинов И.Я.* 2014. Таксономическая номенклатура. Книга 2. От Линнея до первых кодексов. Зоологические исследования. №15. 233с.
- Павлинов И.Я.* 2015. Таксономическая номенклатура. Книга 3. Современные кодексы. Зоологические исследования. №17. 57 с.
- Павлов В.Я.* 2000. Периодическая система членистых. М.: ВНИРО. 186 с.
- Панов Е.Н.* 2001. Бегство от одиночества. М.: Лазурь. 640 с.
- Перельман А.И.* 1966. Геохимия ландшафта. М.: Высшая школа. 392 с.
- Поздняков А.А.* 2009. О целостности высших таксонов // Современные проблемы эволюции (сборник докладов). XXIII Любичевские чтения. Ульяновск: УлГПУ. С. 58-67.
- Поздняков А.А.* 2012. Значение правила Виллиса для таксономии // Журн. общ. биол. Т.73. №4. С. 259-270.
- Полуконова Н.В., Дёмин А.Г., Мюге Н.С.* 2013. Молекулярные критерии в систематике насекомых: диапазон изменчивости штрихкодowego гена COI как таксономический критерий рода, трибы и подсемейства, на примере комаров-звонцов Chironominae и Orthocladinae (Chironomidae, Diptera) // Журн. общей биологии. Т. 74. № 5. С. 324-334.
- Посохов Е.В.* 1981. Химическая эволюция гидросферы. Л.: Гидрометеиздат. 286 с.

- Пучковский С.В.* 2013. Эволюция биосистем. Факторы микроэволюции и филогенеза в эволюционном пространстве-времени. Ижевск: Изд-во Удм. ун-та. 444 с.
- Работнов Т.А.* 1950. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. М., Л.: Изд. АН СССР. Вып. 1. С. 465-483.
- Расницын А.П.* 1971. К вопросу о причинах морфофункционального прогресса // Журн. общей биологии. Т. 32. № 5. С. 549-555.
- Расницын А.П.* 1990. Проблема ранга в таксономии // Систематика и филогения беспозвоночных. Критерии выделения высших таксонов. М.: Наука. С. 5-10.
- Расницын А.П.* 1992. Принципы номенклатуры и природа таксона // Журн. общей биологии. Т. 53. №3. С. 307-313.
- Рэфф Р., Кофмен Т.* 1986. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир. 404 с.
- Савинов А.Б.* 2006. Биосистемология (системные основы теории эволюции и экологии). Учебное пособие. Н.Новгород: Изд-во ННГУ. 205 с.
- Савинов А.Б.* 2011. Аутоценоз и демоценоз – экологические категории организменного и популяционного уровней в свете симбиогенеза и системного подхода // Экология №3 С. 163-169.
- Савостьянов Г.А.* 2015. Количественная характеристика пространства логических возможностей многоклеточности и его деление на пластичную, адаптивную и ригидную зоны // Морфогенез в индивидуальном и историческом развитии: устойчивость и вариабельность. Отв. ред. С.В. Рожнов. Серия «Гео-биологические процессы в прошлом». М.: ПИН РАН. С. 88-105.
- Савостьянов Г.А.* 2016. Возникновение стволовых клеток в развитии многоклеточности и их количественная характеристика // Цитология. Т. 58. №8. С. 577-593.
- Седов А.Е.* 2004. Части и целое в биосистемах: чего не знал Л. фон Бергаланфи // Системный подход в современной науке. М.: Прогресс-Традиция. С. 504-508.
- Серавин Л.Н.* 1986. Происхождение эукариотной клетки. 1. Исторические истоки и современное состояние концепций симбиотического и аутогенного происхождения клетки. // Цитология. Т. 28. № 6. С. 563-575.
- Серавин Л.Н.* 1990. Место клетки среди живых систем // Организация, интеграция и регуляция биологических систем. Л.: Изд. ЛГУ. С. 3-23.
- Сетров М.И.* 1972. Взаимосвязь основных иерархических рядов организации живого // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука. С. 311-321.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И.* 1974. Филогенетика и принципы построения естественной системы // Теоретические вопросы систематики и филогении животных. Л.: Наука. С. 30-46.
- Скдут Р.* 2012. Бессмертная жизнь Генриетты Лакс. М.: Карьера Пресс. 384 с.
- Старобогатов Я.И.* 1985. Проблема видообразования. М.: ВИНТИ. 92 с.

- Старобогатов Я.И.* 1989. Естественная система, искусственные системы и некоторые принципы филогенетических и систематических исследований // Тр. ЗИН. Т. 206. С. 191-221.
- Стригачёва Э. И.* 1972. Философский аспект проблемы деструкции биологических систем. В сб.: Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука. С. 220-234.
- Студитский А.Н.* 1981. Эволюционная морфология клетки. М.: Наука. 280 с.
- Тахтаджян А.Р.* 1998. Principia tectologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб.: Изд-во СПХФА. 118 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.* 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 280 с.
- Токин Б.П.* 1969. Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация // Журн. общей биологии. Т. 30. № 1. С. 18-32.
- Уиттекер Р.* 1980. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс. 328 с.
- Уранов А.А.* 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляции как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высшей школы. Биол. Науки. № 2. С. 7-34.
- Урманцев Ю.А.* 1974. Симметрия природы и природа симметрии. Философские и естественно-научные аспекты. М. Мысль. 229 с.
- Урманцев Ю.А.* 1976. О биологической изомерии // Журн. общей биологии. Т. 37. № 2. С. 216-229.
- Форстер К.Ф., Джонстон Д.В.М., Барнес Д.* 1990. Экологическая биотехнология. Л.: Химия. 384с.
- Хайлов К.М.* 1963. Проблема системной организованности в теоретической биологии // Журн. общей биологии. Т. 24. № 5. С. 324-334.
- Хлебович В.В.* 2004. Особь как квант жизни // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы. М.-СПб.: КМК. С. 144-152.
- Хлебович В.В.* 2014. Этапы и принципы эволюции водно-солевых отношений организмов // Междисциплинарный научный и прикладной журнал «Биосфера». Т.6. №2. С. 170-175.
- Чадов Б.Ф.* 2015. Циклическая протомодель и феномен эволюции. В кн.: Эволюция: Мегаистория и глобальная эволюция. Материалы симпозиума. Волгоград: Учитель. 224 с.
- Чайковский Ю.В.* 2008. Активный связный мир. Опыт теории эволюции жизни. М.: КМК. 726 с.
- Чернов Ю.И.* 1971. Понятие «животное население» и принципы геоэкологических исследований // Журн. общей биологии. Т. 32. № 4. С. 425-438.
- Чернов Ю.И.* 1996. Эволюционная экология – сущность и перспективы // Успехи совр. биологии. Т. 116. Вып. 3. С. 277-292.
- Чернов Ю.И.* 2008. Экологическая целостность надвидовых таксонов и биота Арктики // Зоол. журн. Т. 87. Вып. 10 С. 1155-1167.
- Черных В.В.* 1986. Проблема целостности высших таксонов. М.: Наука. 144 с.

- Численко Л.Л.* 1981. Структура фауны и флоры в связи с размерами организмов. М.: Изд-во МГУ. 208 с.
- Шапошников Г.Х.* 1975. Живые системы с малой степенью целостности // Журн. общей биологии. Т. 36. № 3. С. 323-335.
- Шаров А.А.* 1989. Жизненная система популяции – новые возможности старой концепции // Журн. общей биологии. Т. 50. № 3. С. 293-303.
- Шаталкин А.И.* 1996. Категория «царства» в системе организмов // Успехи современной биологии. Т. 116. Вып. 1. С. 5-19.
- Шаталкин А.И.* 2012. Таксономия. Основания, принципы и правила. М.: КМК. 600 с.
- Шварц С.С.* 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 280 с.
- Шестаков С.В.* 2009. Горизонтальный перенос генов у эукариот // Вестник ВОГиС. Т. 13. № 2. С. 345-354.
- Шишкин М.А.* 1988. Закономерности эволюции онтогенеза // Современная палеонтология. М.: Недра. Т. 1. С. 169-209.
- Шмидт-Ниельсен К.* 1987. Размеры животных: почему они так важны? М.: Мир. 259 с.
- Якимов В.Н., Солнцев Л.А., Розенберг Г.С., Иудин Д.И., Гелашвили Д.Б.* 2014. Масштабная инвариантность биосистем от эмбриона до сообщества // Онтогенез. Т. 45. № 3. С. 207-216.
- Doolittle W.F.* 1999. Phylogenetic Classification and the Universal Tree // Science. V. 284. № 5423. P.2124-2128.
- Hayflick L., Moorhead P.S.* 1961. The serial cultivating of human diploid cell strains // Exp. Cell Research. V. 25. P. 585-621.
- Lovelock J.A.* 1991. Gaia: The practical science of planetary medicine. Gaia book limited. 192 p.
- Murchison E.P., Tovar C., Hsu A.* 2010. The Tasmanian devil transcriptome reveals Schwann cell origins of a clonally transmissible cancer // Science. V. 327 (5961). P. 84-87.
- Notov A.A.* 2015. Homeosis and evolution of modular organisms // Paleontol. J. V. 49. № 14. P. 1681-1690.
- Notov A.A.* 2016. Pseudocyclic transformation in the evolution of modular organisms and the problem of the integrity of biological systems // Paleontol. J. V. 50. № 13. P. 1510-1518.
- Syvänen M.* 1985. Cross-species gene transfer; implications for a new theory of evolution // J. Theor. Biol. V. 112. № 2. P. 333-343.
- Siddle H.V., Kaufman J.* 2015. Immunology of naturally transmissible tumours // Immunology. V. 144. № 1. P. 11-20.

**DIVERSITY OF BIOSYSTEMS AND REGULAR PATTERNS
OF THEIR INTER-TRANSITION IN THE CONTEXT
OF FUNCTIONAL MODULES CONCEPT**

R.M. Zeleev

Kazan (Volga region) federal university, Kazan

Several aspects of inter-transition for biosystems on various integration and organization levels such as organisms, populations, ecosystems are reviewed. The actuality of a taxon as a specific variety of biosystem is discussed. Biogeochemical cycles, as emergent property of biosystems and of life itself, imply biosystems functions manifestation priority; and biosystems structure represents its function's stabilization and optimization instrument in specific conditions. This approach allows to decipher features of the enclosing environment during the forming of distinct structures of biosystems according to the author's understanding of Le Chatelier-Braun principle, and shows the prospect to view biological phenomena as wave processes manifestation. It is suggested to discriminate the terms *an element* and *a subsystem*, thus facilitating essentially the analysis of biosystems establishing and inter-transition.

Keywords: *biosystems, organism, population, ecosystem, element, subsystem, biological taxon, functional modules.*

Об авторе

ЗЕЛЕЕВ Равиль Муфазалович – кандидат биологических наук, доцент, ФГАОУ ВО Казанский (Приволжский) федеральный университет, 420008 Казань, Кремлёвская, 18; e-mail: zeleewy@rambler.ru.

Зелеев Р.М. Варианты биосистем и закономерности их взаимных трансформаций в рамках идеи функциональных модулей / Р.М. Зелеев // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 194-232.