

УДК 57.01

МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ КАК МОДЕЛЬНЫЙ ОБЪЕКТ В БИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

А.А. Нотов

Тверской государственный университет

Рассмотрены аспекты разнообразия живых объектов с модульной организацией. Выяснение общих и специфических особенностей представителей разных таксонов и биологических групп организмов с модульной организацией должно основываться на детальных исследованиях морфогенеза и онтогенеза. Сопоставление модульных и унитарных объектов позволяет выявить не только специфику, но и многочисленные аналогии. Подобные аналогии отражают общие организационные принципы и тенденции преобразования живых систем.

Биология – комплексная научная дисциплина, которая тесным образом связана с различными направлениями исследований, вопросами системного анализа, кибернетическим подходом [40]. Формирование концепции модульной организации способствовало синтезу знаний разных биологических дисциплин, постановке новых вопросов общебиологической тематики [12; 13; 15; 18; 21; 38; 48]. В последнее время возобновляется интерес к системным исследованиям в биологии, изучению целостности живых организмов [4; 19]. Убедительно показано, что модульная организация является интересным модельным объектом в кибернетических исследованиях. Децентрализованная саморегуляция целостности колониальных организмов представляет особый механизм самонастройки биологической системы [19]. Результаты исследований в этом направлении представляют интерес для нейроинформатики и для дальнейшего развития теории нейронных сетей [19]. Модульные организмы могут быть интересными объектами и для других разделов общебиологических и системных исследований.

Деление организмов на модульные и унитарные отражает существенные различия в онтогенезе и структурно-функциональной организации [12; 13; 15; 18; 21; 38]. С позиции концепции модульной организации в любом направлении биологических исследований можно четко расставить акценты и подчеркнуть специфику исследуемого объекта. Однако кроме типичных представителей с модульной и унитарной организацией, у которых признаки одного из типов выражены полно и четко существует большое разнообразие живых объектов, в разной степени сочетающих признаки разных типов организации [20; 21; 22; 34]. Модульная и унитарная организации – это два крупных ядра огромного континуума живых организмов. В пределах периферии этого континуума есть живые объекты в разной степени сочетающие признаки и свойства модульной и унитарной организаций [22]. Типичная модульная организация предполагает достаточно полное проявление таких признаков, как модульное строение и открытый рост (циклический морфогенез) на уровне всего живого объекта. При этом важно, чтобы модульное строение было результатом открытого роста. В этом случае выявляются многочисленные корреляции с характеристиками онтогенеза и другими важными биологическими особенностями [18; 21]. При анализе близких к модульному организационных типов большее значение следует придавать открытому росту, даже если он не приводит к модульному строению на макроморфологическом уровне. Анализ с позиции концепции модульной организации разных живых существ позволяет полнее и глубже понять их организационные особенности.

Модульная организация и близкие к ней организационные варианты представлены не только в разных таксонах живых существ, но и в разных биологических группах. Анализ основных аспектов разнообразия модульных организмов (таксономический, тип метаболизма и экоморфологическая группа, тип структурной организации, степень морфологического расчленения тела, степень целостности) позволяет продемонстрировать широкие спектры по каждой группе признаков и характеристик, что дает возможность подбирать модельные объекты для исследования любых общебиологических проблем. Рассмотрим характер распределения объектов с модульной организацией и близких организационных вариантов в основных таксономических и биологических группах.

Аспекты разнообразия модульных живых существ

Таксономическое разнообразие. В табл. 1 представлены результаты предварительного анализа характера распространения модульной организации в крупных таксонах живых существ. За небольшим исключением все названия таксонов приводятся по шеститомному изданию «Жизнь растений» [1974 – 1982] и семитомному изданию «Жизнь животных» [1983 – 1989]. Для прокариот, система которых крайне дискуссионна, а подавляющее большинство представителей имеют унитарную организацию, приведены лишь названия таксонов с признаками модульной организации. Для установления зависимости частоты встречаемости от уровня организации группы, которая является наиболее интегральной характеристикой, использовано условное деление грибов и растений на низшие и высшие, а животных на беспозвоночные и позвоночные.

Анализ табл. 1 позволяет заключить следующее: 1) модульная и унитарная организации представлены во всех царствах системы органического мира; 2) модульная организация наиболее широко распространена у грибов и растений; 3) среди высших растений практически отсутствуют «типичные» унитарные формы; 4) среди хордовых преобладают типичные унитарные организмы, признаки модульной организации можно отметить только у некоторых оболочников (Tunicata); 5) «высшие» таксоны характеризуются явным преобладанием какого-либо одного типа организации. Некоторые высшие растения вторично утратили типичное модульное строение. Среди них представители семейства Lemnaceae. Значительное преобразование структуры вегетативной сферы в некоторых группах произошло в связи с паразитическим образом жизни (Rafflesiaceae, Balanophoraceae) или произрастанием в условиях сильного механического воздействия водных потоков (Podostemaceae). Однако в целом эти преобразования привели лишь к упрощению структуры растений без изменения типа организации. Актуален таксономический анализ живых объектов с модульной организацией с учетом современных представлений о макросистеме органического мира [3; 30; 32].

Типы метаболизма. Комбинируя важнейшие характеристики энергетических и пластических процессов можно получить восемь основных типов метаболизма, которые распространены в природе [35]. Модульная организация встречается только у организмов с двумя наиболее широко распространенными в живой природе типами метаболизма (хемоорганогетеротрофы, фотолитоавтотрофы).

Экоморфологическое разнообразие. Анализ модульных организмов показывает также значительное разнообразие экоморф. Выявлен характер распространения модульной и унитарной организации в основных группах экоморф, выделенных Ю.Г. Алеевым [1] (табл. 2). Эта система экоморф охватывает все группы живых организмов и учитывает наиболее универсальные признаки. Рассмотрен отдел автофанерон, объединяющий клеточные организмы, обменные процессы которых осуществляются

благодаря собственным ферментативным и биосинтезирующим системам, находящимся в метаболически активном состоянии [1]. Признаки используемые для выделения типов, классов и когорт раскрыты в табл. 2.

Анализ спектра экоморф показывает: 1. Типичные унитарные организмы представлены во всех группах экоморф. Есть группы в которых распространен только унитарные, но нет ни одной группы в которой встречаются только модульные объекты. К такой группе близка когорта гигробазоэфптоадсон, которая в отличие от двух смежных с ней групп предполагает достаточную дифференциацию тела при адсотрофном питании и прикрепленном образе жизни. Однако и в этом случае (например, паразитические водоросли - перидинеи (*Oodinium*)) выявляется унитарная организация. У некоторых накипных лишайников этой группы модульной строение не выражено на макроморфологическом уровне. 2. Значительно шире модульная организация представлена в типе адсон [1; 38]. Большая часть организмов этой группы имеет сравнительно крупные размеры тела. 3. Модульная организация встречается почти исключительно у прикрепленных организмов. Неприкрепленные адсотрофные организмы с пассивной формой движения представляют некоторые виды родов *Tillandsia*, *Salvinia*, *Riccia*. По некоторым признакам к модульным организмам приближаются паразитические ракообразные из рода *Dendrogaster* [1]. Среди организмов способных к активному перемещению некоторыми признаками модульной организации обладают сифонофоры, подвижные мшанки (*Cristatella*) и кораллы (*Pennatularia*). Для двух последних характерны малоспециализированные формы движения [1]. Таким образом, модульная организация представлена широко у организмов с адсотрофным питанием и прикрепленным образом жизни. В других вариантах экоморфом тип роста используют при выделении когорт [14].

Тип структурной организации. Живые объекты с модульной организацией демонстрируют широчайший спектр разных типов структурной организации (табл. 3). Среди них есть одноклеточные организмы (точнее клеточные), многоклеточные организмы, многоклеточные организмы-колонии и симбиотические ассоциации (Lichenes). К модульным организмам по некоторым признакам приближаются отдельные объекты популяционного уровня.

Среди клеточных организмов являются модульными или близки к ним мицелиальные формы грибов (Oomycetes, Zygomycetes) и актиномицетов, водоросли с сифональным слоевищем (Siphonophyceae) и колониальные инфузории (Peritricha, Suctoria). Значительно сложнее найти примеры плазмодиев с модульной организацией, что, по-видимому, связано с большой скоростью формирования и кратковременностью существования этой стадии. Благодаря наличию модульного строения более близки к модульным объектам плазмодии видов рода *Ceratomixa*.

Некоторое сходство с модульными объектами обнаруживают ветвящиеся колонии-агрегаты. Целостность таких колоний увеличивается за счет слизи, значительно реже за счет цитоплазматических тяжей. “Слизистые” колонии встречаются в разных группах водорослей, бактерий и цианобактерий и простейших (*Spumillaria*, *Conochilus*) [2]. Программа развития таких колоний интегрирована значительно слабее чем у типичных объектов организменного уровня с модульной организацией. Однако, в ряде случаев, можно наблюдать вполне определенный алгоритм ветвления, четкую локализацию процессов деления и связь его продуктов посредством слизи (древовидные колонии *Bacterium ramigerum* (Bacteriaceae) *Mischococcus confervicola* (Xanthophyta), виды родов *Sphaerotilus* (Chlamydobacteriaceae), *Rivularia* (Cyanobacteria), *Licmophora* (Bacillariophyta), *Hyalobryon* и *Dinobryon* (Chrysophyta)). Как правило, в случае более тесных контактов в агрегате (цитоплазматические связи) число элементов колонии оказывается

фиксированным, а развитие колонии происходит достаточно быстро, что сближает такие объекты с унитарными.

Таблица 1

Характер распространения модульной организации в разных царствах живых существ		
Царство	Таксоны	
PROCARYOTA (Y>M)	Cyanobacteria (Y=M) Actinomycetes (M>Y)	
FUNGI (M>Y)	Отд. Мухомycota (Y>M') Отд. Мycota Нижние (M>Y) Кл. Chytridiomycetes (Y, M'>M) Кл. Oomycetes (M, M'>Y) Кл. Zygomycetes (M>Y) Кл. Trichomycetes (Y, M')	Отд. Мycota Высшие (M>Y) Кл. Ascomycetes (M>Y) Кл. Basidiomycetes (M>Y)
	Lichenes (M>Y)	
PLANTAE (M>Y)	Нижние (Y>M) Отд. Pyrgophyta (Y>M') Отд. Chrysophyta (Y>M') Отд. Bacillariophyta (Y) Отд. Phaeophyta (M>Y) Отд. Rhodophyta (M>Y) Отд. Xanthophyta (Y) Отд. Euglenophyta (Y) Отд. Chlorophyta (Y=M) Отд. Charophyta (M)	Высшие (M) Отд. Bryophyta (M>M') Отд. Rhyniophyta (M) Отд. Zosterophyllophyta (M) Отд. Psilotophyta (M) Отд. Lycopodiophyta (M) Отд. Equisetophyta (M) Отд. Polypodiophyta (M) Отд. Pinophyta (M) Отд. Magnoliophyta (M>M')
ANIMALIA (Y>M)	Беспозвоночные (Y>M) <u>П/ц Protozoa</u> Тип Sarcomastigophora (Y) Тип Sporozoa (Y) Тип Cnidosporidia (Y) Тип Microsporidia (Y) Тип Infusoria (Ciliophora) (Y>M) Peritricha, Suctoria (Y=M) <u>П/ц Metazoa</u> Тип Placozoa (Y) Тип Porifera (Spongia) (Y=M') <i>Разд. Radiata</i> Тип Coelenterata (M>Y) Кл. Hydrozoa (M>Y) Кл. Scyphozoa (Y) Кл. Anthozoa (M>Y) Тип Ctenophora (Y) Тип Mesozoa (Y) <i>Разд. Bilateria</i> Тип Plathelminthes (Y) Кл. Cestoda (M') Тип Nemathelminthes (Y>M') Кл. Kamptozoa (M') Тип Nemertini (Y) Тип Annelida (Y) Тип Tenticulata (M>Y) Кл. Phoronzoidea (Y) Кл. Bryozoa (M>Y) Кл. Brachipoda (Y) Тип Mollusca (Y) Тип Echinodermata (Y) Тип Pogonophora (Y) Тип Chaetognatha (Y) Тип Arthropoda (Y) Тип Hemihordata (Y=M)	<u>П/ц Metazoa</u> Тип Chordata (Y>M') п/т Tunicata Appendicularia (Y) Ascidiae (Y=M') Pyrosomida (Y=M') Doliolida (Y, M') Salpae (Y) Позвоночные (Y) п/т Acrania (Y) п/т Vertebrata (Craniata) (Y)

Примечание. М – модульный, Y – унитарный типы организации; M', M'' – наличие отдельных признаков модульной организации, более выраженных для M' и менее выраженных для M''

Таблица 2

Характер распространения живых объектов с модульной и унитарной организацией в разных экоморфологических группах

Отдел	А В Т О Ф А Н Е Р О Н									
Тип	Ф А Г О Н (Ф)					А Д С О Н (А)				
Класс	П Л А Н О - Ф		Э Ф А П Т О - Ф			П Л А Н О - А		Э Ф А П Т О - А		
Когорта	кинето	акинето	базо	гигробазо	гигро	кинето	акинето	базо	гигробазо	гигро
Схема										
МО	M' <i>Siphonophora</i> M'' <i>Cristatella</i>	M' <i>Dendrogaster</i> <i>Thompsonia</i>	—	M'' Cestoda	M	M'' Myxobacteria <i>Oscillatoria</i>	M <i>Tillandsia</i> <i>Salvinia</i>	M-M' <i>Rafflesia</i> <i>Sacculina</i> Exobasidiales	M накিপные лишайники	M'' <i>Gregarina</i>
УО	у	у	у	у	у	у	у	у	у <i>Oodinium</i> <i>fritillariae</i>	у
Частота встречаемости	у>>M'	у>>M'	у	у	у>M	у	у>M	M>у	M>>у	у>M''

Примечание. МО – модульная, УО – унитарная организации. Экоморфологические группы даны по [1]. Типы экоморф выделены в зависимости от способов питания: фагон – фаготрофный, адсон – адсотрофный; классы – по способности организма к передвижению: эфпто – прикрепленные организмы, плано – подвижные; когорты прикрепленных организмов – по характеру взаимоотношения тела и субстрата (базо – погруженные в субстрат, гигробазо – частично погруженные, гигро – расположенные на поверхности субстрата), подвижных организмов – в зависимости от способов движения (акинето – пассивное перемещение, кинето – активное перемещение). Прочие обозначения такие же, как в табл. 1

Таблица 3

Характер структурной дифференциации в таксонах с признаками модульной организации

Структурный уровень элемента модуля	Часть клетки	Клетка	Многоклеточный модуль			Метабионтный организм	Монобионтный организм	Часть метабионтного организма и монобионты	
			морфол. нерасчленен. расчленен. на ткани	расчленен на органы	расчленен на системы органов				
ТАКСОНЫ	PROCAR	ACTINOMYCETES	CYANOBACTERIA Stygonematales				CYANO-BACTERIA Rivularia M''	Chlamydobacteriaceae M'' Bacteriaceae M''	Streptomyces+ Chlorella xanthella M''''
	FUNGI	M Y C O T A Chytridiomycetes M' O o m y c e t e s Zygomycetes Trichomycetes M' MYXOMYCOTA M''	A s c o m y c e t e s B a s i d i o m y c e t e s					LICHENES Cladoniaceae Stereocaulaceae	
	PLANTAE	C H L O R O P H Y T A Siphonophy-ceae X A N T H O P H Y T A Xanthosiphonophyceae M'	B R Y O P H Y T A C H A R O P H Y T A P H A E O P H Y T A X a n t h o t r i c h o - p h y c e a e R a f f l e s i a c e a e P o d o s t e m a c e a e R H O D O P H Y T A		M A G N O L I O P H Y T A			Chrysomonodaceae M'' Volvocaceae M'' XANTHOPHYTA Licmophora M'' (Bacillariophyta)	
	ANIMALIA	CILIOPHORA Suctororia Peritricha		PORIFERA M' COELENTERATA	TENTICULATA Kamptozoa Pyrosoma M' HEMICHOORDATA CHORDATA: Ascidiaceae		Conochilus, Rotatoria M''	Spumillaria Radiolaria M''	
Тип структур. организац	Одноклеточный организм, ценоциты, плазмодии	Многоклеточный организм	Многоклеточный организм-колония			Колонии-агрегаты		Симбиотическая ассоциация	
Уровень структур. интеграции	Монобионты	Метабионты		Ценометабионты				Ценометабионты	

Примечание. PROCAR – прокариоты (Procargota). Прочие обозначения такие же, как в табл. 1.

Степень морфологической и анатомической дифференциации. Морфологическое и анатомическое расчленение тела модульных организмов различно. При её анализе большой интерес представляет оценка уровня функционально-структурной дифференциации, который можно определить посредством выяснения структурного уровня элементарного модуля [38], наличия или отсутствия в пределах тела структурно-функциональных подсистем (например корневая система и побеговая система высших растений) и возможности выделения на макроморфологическом уровне структурных единиц достаточно высокого ранга структурной иерархии (например, наличие парциальных кустов) [5; 6]. В табл. 3 показан характер структурной дифференциации в разных таксонах с признаками модульной организации. Элементарные модули обладают разной степенью внешнего и внутреннего расчленения.

Наибольшее разнообразие вариантов строения элементарного модуля можно обнаружить у многоклеточных организмов (табл. 3). При этом модули многоклеточных организмов-колоний (например, у асцидий) в большей степени приближаются по своей структуре к организменному плану строения.

При клеточной организации также можно выделить организмы с морфологически нерасчлененным элементарным модулем (актиномицеты, зигомицеты и оомицеты) и объекты с некоторой степенью расчленения элементарного модуля (*Caulerpaceae*, *Peritricha*). Тенденцию к расчленению элементарного модуля можно обнаружить в симбиотических ассоциациях. Некоторые лишайники (виды рода *Cladonia*) имеют сложно разветвленные подеции с филлокладиями

При разных типах структурной организации и при разных вариантах строения элементарного модуля можно найти примеры функционально-структурной дифференциации тела на две подсистемы. Степень такой дифференциации различна. На клеточном уровне организации примерами могут служить системы ризоидальных элементов и система вертикальных осей таллома у *Caulerpaceae*, система элементов субстратного мицелия и воздушного мицелия у актиномицетов, «стволовая» часть и «крона» у *Zoothamnion* (*Peritricha*). Для многоклеточных организмов - протонема и система гаметофоров, у мохообразных, корневая и побеговая система у высших растений, система столонов и побегов у колониальных животных. Для симбиотических ассоциаций лишайников - первичное слоевище и система подециев.

Аналоги парциальных кустов при клеточном типе организации обнаруживаются у *Mucor stolonifer*, *Rhizopus nigricans* [37] и у некоторых лишайников из подрода *Cladonia* [28; 42].

Степень целостности живых систем. Живые организмы с модульной организацией демонстрируют широчайший спектр объектов разной степени целостности, что сделало практически неразрешимой проблему поиска индивида при модульной организации [2; 16]. Степень целостности - интегральная характеристика, которая определяется разными группами критериев. В самых общих чертах можно выделить два основных уровня – организменный и надорганизменный [1].

В пределах каждого типа структурной организации также выявляется широкий спектр объектов разной целостности. Так, на клеточном уровне организации, например, среди колониальных круглоресничных инфузорий мы обнаруживаем временные колонии, которые быстро распадаются на бродяжки и более устойчивые колонии. Среди последних на раздражение могут отвечать отдельные зоиды (виды родов *Epistylis*, *Operculata*) или вся колония (виды родов *Carchesium*, *Zoothamnion*). У многоклеточных модульных организмов спектр форм с разной степенью целостности – еще шире. Крайне низкой степенью целостности обладают губки, у которых в силу слабой структурной дифференциации слабой выраженности морфогенетических циклов и модулей не всегда признают наличие МТО. Значительно, большую

целостность имеют колонии Tunicata, многие малолетние и древесные цветковые растения.

В симбиотических ассоциациях лишайников также можно наблюдать все переходы от временных факультативных лишайников и “полулишайников” к формам, у которых морфогенетическая роль фикобионта не менее выражена чем у микобионта (например, некоторые слизистые лишайники) [28]. При этом, по ряду признаков многие лишайники приближаются к организменному уровню целостности [1; 28]. В пользу этого предположения свидетельствуют также и достаточно сложные системы регуляции физиологических взаимодействий у компонентов лишайников. Промежуточное положение между организменным и надорганизменным уровнем занимают некоторые колонии-агрегаты.

Таким образом, живые организмы с модульной организацией характеризуются разными типами метаболизма, значительным таксономическим, экоморфологическим, структурным разнообразием и представляют формы с разным типом структурной организации, разной степени сложности и степени целостности. Имеющий материял дает уникальную базу для широкомасштабных структурных, функциональных, морфогенетических и онтогенетических исследований. Разнообразие сходных по строению и выполняемым функциям структур, возникших на разной структурной основе, позволяет выявлять общие закономерности морфогенеза и семофилеза, сходных структурных элементов и их систем, выяснять основные модусы структурной эволюции.

Модульная организация как объект структурных, морфогенетических и онтогенетических исследований

У модульных живых существ представлен широкий спектр побеговидных структур (табл. 4). Можно наблюдать дифференциацию на осевые и аппендикулярные элементы у адсотрофных и фаготрофных организмов, автотрофов и гетеротрофов, представителей разных царств органического мира (табл. 1). Наиболее широко побеговидные структуры распространены у фотосинтезирующих растений. В ряде случаев формируются более сложные системы, напоминающие внешне побег с листьями, например, филлокладии у представителей родов *Rhuscus*, *Asparagus*. Ветви колониальных гидроидов и мшанок в некоторой степени напоминают побеги. Еще большее сходство с побегами обнаруживают разветвленные перистые колонии с уплощенными боковыми веточками, похожими на листья растений. Не случайно в описательной морфологии этих объектов часто употребляют термины побеги, столоны, ветви и т.д. [16; 17]. В данном случае листовидной структурой становится сложная система зооидов. Труднее найти примеры побеговидных структур у грибов [31]. В некоторой степени похожи на побеги элементы плодовых тел *Hericium* (табл. 4) и отдельных рогатиковых грибов. Значительно большее сходство с побегами обнаруживают подеции видов рода *Cladonia* (табл. 4). На цилиндрических и сцифовидных осях подециев могут развиваться боковые пластинчатые структуры – филлокладии [28; 42]. Они очень характерны для видов с более крупными подециями и существенно увеличивают общую площадь ассимилирующей поверхности. У видов рода *Stereocaulon* образуются уплощенные оси-веточки, которые также не редко называют филлокладиями [7]. На поверхности псевдоподециев представителей рода *Stereocaulon* возникают войлочные структуры, которые характерны для видов открытых местообитаний. Они являются в некоторой степени аналогом опушения побегов растений [7; 29]. Таким образом, помимо внешнего сходства выявляются общие функциональные, морфогенетические и экоморфологические особенности. Интересно также отметить, что представленные в табл. 4 побеговидные структуры сформировались на разных уровнях структурной организации. Особенно оригинальны побеговидные структуры сифоновых водорослей, которые не имеют

Таблица 4

Сцифовидные и побеговидные структуры на разных уровнях структурной организации

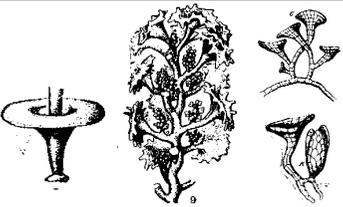
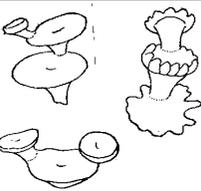
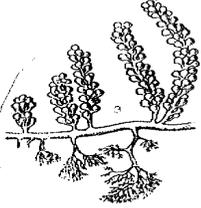
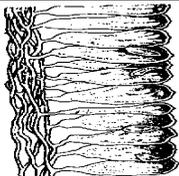
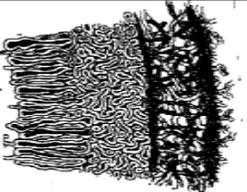
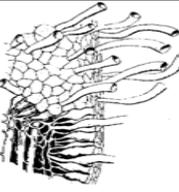
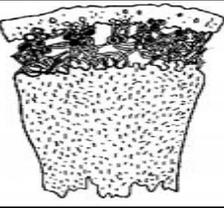
Таксоны	ANIMALIA	PLANTAE	FUNGI	ANIMALIA	LICHENES
Сцифовидная структура					
Побеговидная структура					
Уровни структурной организации	одноклеточный организм	многоклеточный организм		многоклеточный организм-колония	симбиотическая ассоциация

Таблица 5

Тканеподобные образования на разных уровнях структурной организации

Таксоны	PLANTAE	FUNGI	ANIMALIA	LICHENES
Структурная единица	часть клетки	многоклеточный мицелиальный тяж	зооиды и прочие элементы колонии	многоклеточные мицелиальные тяжи и альгальная зона
Тканеподобные образования				
Уровни структурной организации	одноклеточный организм	многоклеточный организм	многоклеточный организм-колония	симбиотическая ассоциация

клеточного строения. У красных и бурых водорослей сходство с листьями увеличивается благодаря структурам, похожим на жилки [9; 31]. Для проведения веществ у бурых водорослей появляются специализированные ситовидные трубчатые гифы.

Сцифовидные структуры, имеющие форму воронки, также выявляются в разных таксонах и на разных структурных уровнях организации. В табл. 4 даны примеры, которые можно обнаружить у простейших (некоторые инфузории), водорослей, высших растений (протонема мха *Diphyscium*), грибов, колониальных мшанок. Широко распространен этот элемент структуры у лишайников рода *Cladonia* [28; 42].

Наблюдается широкий спектр тканеподобных образований (табл. 5). Во многих случаях в составе осевой структуры можно выделить коровую часть и сердцевину. При этом, элементами этих топографических зон могут быть части клетки (у сифоновых водорослей), многоклеточные мицелиальные тяжи (у высших грибов), зооиды и прочие элементы колонии (у гидроидных полипов), многоклеточные мицелиальные тяжи и альгальная зона (у лишайников).

Широкие спектры сходных макроморфологических и анатомических структур, отмечаемые в разных группах живых существ, могут стать хорошей базой для комплексных исследований морфогенеза, ростовых процессов и онтогенетических программ. Такие исследования существенно расширят наше представление об основных механизмах морфогенеза и схемах онтогенеза, типах онтогенетических программ. Актуально выяснение аналогий в структурнофункциональной организации ростовых систем объектов разного уровня структурной организации в разных царствах живых организмов. Крайне интересным объектом являются симбиотические ассоциации лишайников, которые по степени своей целостности приближаются к организменному уровню. Анализ морфогенеза кладоний показал наличие у некоторых видов достаточно сложных систем меристематически активных зачатков, которые образуются в результате дифференциации исходных кольцеобразных или куполообразных зачатков [43 – 47 и др.]. Морфогенетическая система лишайников предполагает согласованный верхушечный рост гифальных тяжей и с последующим разномножением и распределением элементов альгальной зоны. Наличие сложной системой структурных единиц у некоторых кустистых лишайников делает их удобными модельными объектами при выяснении специфики сложных иерархических морфогенетических программ развития симбиотических ассоциаций, аналогичных по уровню дифференциации программ некоторых сосудистых растений со сложнорасчлененным телом.

В рамках унитарной организации невозможно найти объекты, обладающие такой же, как модульные объекты, пластичностью онтогенеза и лабильностью структуры. Особенно интересны в этом отношении лишайники и мохообразные. Среди них есть представители со значительной дифференциацией тела на макроморфологическом уровне и сложной системой структурных единиц (например, лишайники из подрода *Cladina* рода *Cladonia*, *Climacium dendroides*) [10; 24]. Однако структурно-функциональная дифференциация в данном случае детерминирована в значительно меньшей степени, чем у сосудистых растений с сопоставимой по степени сложности системой структурных единиц и сходной архитектурной моделью. Так, у *Climacium dendroides*, с достаточно жестко определенной, по сравнению с другими мохообразными, архитектурной моделью, в пределах «кроны» в разных условиях среды и с разной частотой, можно отметить образование всех типов структурных единиц, характерных для данного растения [24]. Наличие сходных архитектурных моделей у модульных объектов разного уровня организации открывает широкие возможности для выяснения зависимости характера соотношения структурной и функциональной пластичности от уровня организации. Исследования в этом

направлении требуют дальнейшего развития разработанных для модульных объектов методов функционального и динамического анализа макроструктуры [16; 17].

Модульная организация как объект общебиологических исследований

Сопоставление модульных и унитарных объектов позволяет выявить не только специфические особенности живых существ с разным типом организации, но и обнаружить многочисленные аналогии, свидетельствующие о наличии общих принципов организации разных живых систем. Отмечены следующие аналогии в организации, функционировании и индивидуальном развитии модульных и унитарных объектов. Алгоритм роста модульных организмов может быть сопоставлен с планом строения унитарных, формообразовательная подсистема модульных существ является аналогом управляющей подсистемы унитарных. Фитоценоотипы модульных в некоторой степени соответствуют типам темперамента унитарных [см.: 41]. Пластичный онтогенез модульных «имитирует» поведение унитарных, а перемещение по мере нарастания модульного объекта центров с максимальной физиологической активностью – активное движение унитарных. Организм модульных в некоторой степени напоминает популяцию унитарных.

Подобные аналогии демонстрируют общие организационные принципы и тенденции преобразования живых систем. В зависимости от типа организации, эти принципы и тенденции реализуются разными способами.

Анализ унитарных и модульных объектов позволяет выявить также общие тенденции эволюционного преобразования. Повышение уровня целостности морфогенеза и онтогенеза – одно из общих направлений эволюции живых организмов. В ходе её реализации у модульных объектов возможно появление некоторых признаков сходства с унитарным типом организации – например, возможность выделения этапов создания и функционирования системы, высокая целостность терминального процесса. Среди модульных объектов данная тенденция наиболее полно реализована у некоторых монокарпиков. В рамках модульной организации возможно достижение высокой целостности морфогенетических процессов на уровне отдельных структур. У растений к таким структурам можно отнести почки (особенно преформированные), листья, цветки, специализированные цветоносы. У животных – зооиды. Сходство с признаками унитарных объектов при этом увеличивается благодаря стабилизации числа элементов (цветки).

Сходство с унитарными объектами по некоторым признакам может носить формальный характер. Например, стабильность числа структурных единиц и относительная стабильность границ системы возможны на базе модульной организации при установлении высокой сбалансированности процессов формообразования и отмирания (некоторые клубнелуковичные растения, вегетативно-подвижные однолетники). Функциональный анализ подобных объектов и типичных унитарных организмов позволяет установить разную организационную основу отмеченных сходств.

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

Таким образом, выяснение конкретных способов решения сходных функциональных задач, путей реализации общих тенденций, степени обусловленности

специфики определенным типом организации – одна из актуальных проблем современной теоретической биологии. Анализ этой проблемы приблизит нас к пониманию сущности общих принципов организации и эволюции живых существ.

Модульная организация как объект системных исследований

В последнее время возобновляется интерес к системным исследованиям [33]. Интегративные процессы, обеспечивающие целостность биологических систем, остаются до сих пор недостаточно изученными. Децентрализованная саморегуляция целостности колониального организма у гидроидов является интересным модельным объектом для кибернетики, теории нейронных сетей, существенно дополняет представления о принципах самоорганизации в живых системах [19]. Сформулированные принципы достижения организменной целостности у гидроидных полипов раскрывают суть одной из кибернетических стратегий живых систем [19]. Многократное структурное дублирование, свойственное живому на всех уровнях организации (молекулярном, клеточном, многоклеточном, популяционном, экосистемном и биосферном), реализуется на уровне модульного организма. Оно обуславливает другую, по сравнению с унитарными объектами, схему регулирования [19].

Интересен анализ индивидуального развития, системы репродукции и воспроизведения модульных организмов с позиции синергетического подхода [25; 26]. Открытый рост и блочный онтогенез позволяют рассматривать эмбриогенез модульных организмов в качестве одного из элементов сложной морфогенетической системы, которая реализуется в ходе индивидуального развития. Синергетический характер системы репродукции и воспроизведения особенно четко выявляется в таксонах, представители которых имеют высокий уровень организации. В этой связи интересно сопоставление систем репродукции семенных растений и туникат, особенно асцидий [см.: 26].

Актуален анализ организации живых организмов на базе концепции фракталов [11; 36]. Применительно к модульному типу организации особенно эффективен этот подход при анализе модульных объектов со сложной иерархической системой структурных единиц [6; 22; 23; 39]. Единицы разного ранга структурной иерархии самоподобны с точки зрения основных черт их строения и функционирования, но различаются степенью определенности своего состава и степенью автономности. Самоподобие макроморфологических структурных единиц любого уровня проявляется в наличии формообразовательной подсистемы. Самоподобие единиц более высокого, чем элементарный метамер, ранга, затрагивает структурные (множественность, равноценность, полифункциональность однотипных элементов), функциональные (обеспечение надежности путем холодного резервирования, регуляционная роль формообразовательной подсистемы) аспекты организации и особенности развития (низкая степень детерминированности малых циклов, поливариантность развития). Требуется специального анализа вопрос об организационном подобии структур с модульным строением и открытым ростом на подчиненных уровнях структурной иерархии [22].

Интересные результаты может дать специальный анализ предложенных эпистемологических концепций и подходов, стремящиеся адекватно отразить онтологическую сущность объектов с модульной организацией. Особое значение приобретают такие исследования в систематике и морфологии [27].

Таким образом, концепцию модульной организации можно рассматривать как средство развития теоретического аппарата биологии и инструмент детального организационного анализа живых существ. Выяснение общих закономерностей, обусловленных системным сходством у представителей разных таксонов с модульным

типом организации, имеет большое значение для развития разных разделов теоретической биологии и системного анализа.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев, 1986.
2. Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 3-е изд., перераб. и доп.: В 2 т. Т. 1: Проморфология. М., 1964.
3. Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. Ботаника: в 4 т. Т. 1 – 2: Водоросли и грибы: Учебник для студ. высш. учеб. заведений. М., 2006.
4. Воробьева Э.И. Проблема целостности организма и ее перспективы // Изв. АН. Сер. биол. 2006. №5. С. 530 – 540.
5. Гатиук Л.Е. Геммаксилярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100 – 113.
6. Гатиук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 18 – 19.
7. Домбровская А.В. Род *Stereocaulon* на территории бывшего СССР. СПб., 1996.
8. Жизнь животных: В 7 т. М., 1983-1989. Т. 1. 1987. Т. 2. 1988. Т. 3. 1984. Т. 4. 1983. Т. 5. 1985. Т. 6. 1986. Т. 7. 1989.
9. Жизнь растений: В 6 т. М., 1974-1982. Т. 1. 1974. Т. 2. 1976. Т. 3. 1977. Т. 4. 1978. Т. 5, ч. 1. 1980. Т. 5, ч. 2. 1981. Т. 6. 1982
10. Иванова О.В., Нотов А.А. Изменчивость структуры слоевища *Cladonia gracilis* (L.) Willd. в разных типах местообитаний // Биологический факультет: Материалы науч. конф. студентов и аспирантов, 28 апр., 2005 г. Тверь, 2005. С. 15 – 21.
11. Исаева В.В., Каретин Ю.А., Пушена Е.В., Чернышев А.В., Преснов Е.В. Фракталы и хаос в биологическом морфогенезе // Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза: Симпозиум с междунар. участием (Москва, 9-11 окт. 2007г.). М., 2007. С. 68 – 70.
12. Кузнецова Т.В. О комплементарных подходах в морфологии соцветий // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 12. С. 7 – 24.
13. Кузнецова Т.В. К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 7. С. 4 – 11.
14. Леонтьев Д.В., Акулов А.Ю. Экоморфема органического мира: опыт построения // Журн. общ. биологии. 2004. Т.65, № 6. С. 500 – 526.
15. Лодкина М.М. Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 2. С. 239 – 253.
16. Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. М., 1993а.
17. Марфенин Н.Н. Функциональная морфология колониальных гидроидов / Под ред. С.Д. Степаньянц. СПб., 1993б.
18. Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 6 – 17.
19. Марфенин Н.Н. Нецентрализованная саморегуляция целостности колониальных организмов // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63, № 1. С. 26 – 39.
20. Нотов А.А. К методике создания системы структурных единиц в разных группах модульных объектов // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С. 362 – 363.

21. *Нотов А.А.* О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, №1. С. 60 – 79.
22. *Нотов А.А.* Концепция модульной организации и проблема организационного полиморфизма на разных уровнях структурной иерархии живых организмов // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия: Тр. IX школы по теоретич. морфологии растений "Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений" (Санкт-Петербург, 31 янв. - 3 фев. 2001 г.). СПб., 2001. С. 119 – 128.
23. *Нотов А.А.* Концепция фракталов как средство выяснения специфики модульной организации высших растений // Ботаника и ботаническое образование: Традиции и перспективы: Тез. науч. конф., посвящ. 200-летию каф. высш. растений МГУ (Москва, 26 – 30 янв. 2004 г.). М., 2004а. С. 36 – 38.
24. *Нотов А.А.* О поливариантности морфогенеза системы побегов *Climacium dendroides* // Тр. VII Междунар. конф. по морфологии растений, посвящ. памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 2004б. С. 186 – 187.
25. *Нотов А.А.* Синергетический аспект индивидуального развития модульных организмов // Материалы I Междунар. междисциплинар. науч. семинара памяти чл.-корр. РАН С.П. Курдюмова «Идеи синергетики в естественных науках», 15 – 17 апр. 2005 г., г. Тверь. Тверь, 2005. С. 82 – 83.
26. *Нотов А.А.* Репродукция и воспроизведение у модульных организмов с позиций синергетики // Материалы Междунар. междисциплинар. науч. конф. «Идеи синергетики в естественных науках», 20-23 апр. 2006 г., г. Тверь. Тверь, 2006. С. 196 – 198.
27. *Нотов А.А.* Модульные организмы как объекты исследования в систематике и морфологии // Карл Линней в России. СПб., 2007. С. 187 – 189. (Философский век: Альманах; Вып. 33).
28. *Окснер А.Н.* Морфология, систематика и географическое распространение. Л., 1974. (Определитель лишайников СССР; Вып. 2).
29. *Плюснин С.Н.* Механизмы поддержания полиморфизма в популяциях лишайника стереокаулона альпийского. Сыктывкар, 2004. (Науч. докл. / Коми науч. центр УрО РАН; Вып. 466).
30. Протисты: Руководство по зоологии. СПб., 2000. Ч. 1.
31. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952.
32. *Сидорова И.И.* Макросистемам грибов: Методология и изменения последнего десятилетия // Новое в систематике и номенклатуре грибов. М., 2003. С. 7 – 70.
33. *Урманцев Ю.А.* Общая теория систем: состояние, приложения и перспективы развития. 2008 // Practical Science: [электрон. ресурс]. Режим доступа: <http://www.sci.aha.ru>.
34. *Хохряков А.П.* Растения как модульные организмы // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С. 371 – 372.
35. *Чайковский Ю.В.* Элементы эволюционной диатропики. М., 1990.
36. *Чайковский Ю.В.* Наука о развитии жизни: Опыт теории эволюции. М., 2006.
37. *Черепанова Н.П.* Морфология и размножение грибов: Учеб. пособие. Л., 1981.
38. *Шафранова Л.М.* Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия «растение») // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 1. С. 72 – 89.
39. *Шафранова Л.М., Гатиук Л.Е.* Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 6 – 7.
40. *Шмальгаузен И.И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968.

41. Юрцев Б.А. Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений: Межвуз. сб. науч. тр. М., 1986. С. 9 – 23.
42. Ahti T. Cladoniaceae. New York, 2000. (Flora Neotropica; Monograph № 78).
43. Hammer S. Modular growth in verticillate podetia of *Cladonia* // Mycologia. 1996. V. 88. P. 533 – 538.
44. Hammer S. Branching dynamics in *Cladonia subtenuis* // Mycologia. 1997. V. 89. P. 461 – 467.
45. Hammer S. Form, convention, and evolution in *Cladonia*: The challenge of lichen developmental morphology // Lichenographia thomsoniana: North American lichenology in honor of John W. Thomson / Eds. M.G. Glenn, R.C. Harris, R. Dirig, M. S. Cole. Ltd., Ithaca, New York, 1998. P. 5 – 19. (Mycotaxon),
46. Hammer S. Meristem growth dynamics and branching patterns in the Cladoniaceae // American Journal of Botany. 2000. V. 87, №1. P. 33 – 47.
47. Hammer S. Lateral growth patterns in the Cladoniaceae // American Journal of Botany. 2001. V. 88, №5. P. 788 – 796.
48. Notov A.A. On Functional Organization and Individual Development of Modular Objects // Wulfenia. 2005. V. 12. P. 65 – 85.

MODULAR ORGANIZATION AS A MODEL OBJECT IN BIOLOGY

A.A. Notov

Tver State University

Different aspects of diversity of living objects with modular organization were studied in details. Revelation of common and specific peculiarities of representatives of different taxa of biological groups of organisms with modular organization must be based on detailed studies of morphogenesis and ontogenesis. Comparison of modular and unitary objects allows revealing not only specific features but also numerous analogues. Such analogues reflect common organizational principles and tendencies of transformation of living systems.