

МЕЖДИСЦИПЛИНАРНЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

УДК 573.2.01

РЕПРОДУКТИВНЫЕ СИСТЕМЫ МОДУЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ: ПУТИ И СПОСОБЫ ПОВЫШЕНИЯ НАДЕЖНОСТИ

А.А. Нотов

Тверской государственной университет

Открытый рост модульных живых существ определяет единство морфогенеза и процессов репродукции. Самовозобновляющийся резерв стволовых клеток и высокий уровень тотипотентности у многоклеточных модульных организмов обеспечивает возможность и широкое распространение вегетативного и бесполого размножения. Поливариантность развития проявляется на разных уровнях структурной иерархии. В отличие от унитарных модульные организмы характеризуются многообразием способов и типов воспроизведения и размножения, разнообразием жизненных циклов, значительной частотой встречаемости сложных жизненных циклов с чередованием поколений (форм развития). Эти особенности обусловлены тесной взаимосвязью эмбриогенеза и морфогенеза, процессов роста, репродукции и регенерации, осуществляющихся на базе постоянно функционирующих меристем. Широта спектров разных способов и типов размножения и воспроизведения определяет систему резервных путей обеспечения надежности репродукции, разнообразие дополнительных дублирующих структур и процессов. Актуален дальнейший сопряженный анализ репродуктивных систем и процессов репродукции в разных группах модульных организмов.

Ключевые слова: модульная организация; репродуктивные системы; жизненные циклы; воспроизведение; размножение; надежность биологических систем; эмбриогенез; морфогенез; репродуктивная стратегия.

Введение

Интерес к изучению репродуктивных систем возрастает в связи с более детальным анализом биологических систем на разных уровнях структурной иерархии [10; 41; 42; 49; 61–63; 100; 113; 124; 154; 183; 202; 222; 230; 231 243; 248; 250; 251; 260]. Репродуктивная биология в настоящее время стала самостоятельной научной дисциплиной, которая объединяет различные аспекты исследования процессов размножения и воспроизведения [12; 202]. Ее формирование сопряжено с развитием системного подхода применительно к биологическим объектам [26; 38–40; 48; 56; 57; 59; 107; 137; 176; 177; 193; 197; 213; 214; 223; 228; 229].

Выявление закономерностей организации репродуктивных процессов имеет большое значение для выяснения механизмов поддержания целостности биологических систем на организменном и популяционном уровнях [69; 139]. В настоящее время проводятся специальные исследования популяционной биологии не только поколений, доминирующих в жизненных циклах растений, животных, грибов, но и эфемерных стадий развития, что позволяет выяснить внутренние механизмы поддержания устойчивости живых систем. Например, изучены механизмы формирования гетерогенности и сложной структуры поселений гаметофитов равноспоровых папоротников [232 и др.], изучены закономерности эволюции систем размножения грибов, выявлена их экологическая роль [65].

В рамках системного подхода к анализу живых организмов сформировалась концепция модульной организации [132; 143 и др.]. Ее оформление началось в 70-е гг. XX в. [46; 132; 253; 271]. Было показано, что деление организмов на модульные и унитарные отражает существенные особенности структурно-функциональной организации [115; 116; 127; 132; 143; 221]. Анализ модульных и унитарных живых существ позволил выявить более глубокие различия в их функционировании, индивидуальном развитии, значительное своеобразие с позиций кибернетического подхода [132; 133; 135; 143]. Эти различия определяют особый статус модульных и унитарных организмов в экосистемах, специфику их эволюционной трансформации [127; 130–133; 135; 143; 149]. Открытый рост (циклический морфогенез) обуславливает значительную роль морфогенетических процессов и формообразовательной подсистемы. Она становится основной и обеспечивает эффективное взаимодействие организма и окружающей среды, выполняет важную регуляторную функцию [130–134; 143].

С позиции представлений о существовании двух основных типов организации — модульного и унитарного в любом разделе биологических исследований можно четко расставить акценты и подчеркнуть специфику исследуемой группы объектов [149]. В репродуктивной биологии такие исследования приобретают особую актуальность.

В общебиологическом аспекте особенности репродуктивных систем модульных организмов лучше изучены у растений и животных, меньше специальных работ по грибам. Высказано предположение о том, что морфогенетические программы растений, обеспечивающие рост и формообразование в течение всей жизни организма, определяют значительное разнообразие репродуктивных структур и систем [12; 13; 126; 127]. Обобщены данные о способах и типах воспроизведения и размножения покрытосеменных растений, спектр их вариантов рассмотрен с точки зрения надежности репродукции [5–11; 15–17; 30; 47; 123; 218; 219; 236 и др.]. Накоплен большой фактический материал по бесполому размножению беспозвоночных животных [31; 70; 78–83; 86–89; 239]. Появляются работы, в которых сравнивают репродуктивные процессы в

разных группах животных и растений [14; 91; 93].

Актуален дальнейший сопряженный анализ репродуктивных систем растений, животных, грибов с модульным типом организации. Он предполагает выяснение характера взаимосвязи особенностей морфогенеза, онтогенеза и процессов репродукции, выявление морфогенетических механизмов, обеспечивающих разнообразие жизненных циклов, способов и типов воспроизведения и размножения, путей повышения эффективности и надежности репродуктивных систем. Такой анализ позволит интегрировать разные области научного знания и будет способствовать дальнейшему развитию не только репродуктивной биологии, но и теоретических разделов разных биологических дисциплин.

Особенности морфогенеза и онтогенеза, определяющие специфику процессов репродукции модульных организмов

Модульные и унитарные организмы характеризуются значительным разнообразием. Кроме типичных представителей модульных и унитарных живых существ, у которых особенности одного из типов организации выражены полно и четко, существует большое разнообразие живых объектов, в разной степени сочетающих признаки модульных и унитарных организмов [142–144; 211].

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 таком случае выявляются многочисленные корреляции с характеристиками онтогенеза и другими важными биологическими особенностями [132; 135; 143]. При выделении близких к модульному организационных типов большее значение следует придавать открытому росту, который не всегда может приводить к модульному строению на макроморфологическом уровне [143; 144].

Полнее и глубже понять организационные особенности позволяет анализ разнообразия живых существ с четко выраженной модульной организацией. Приведенные ниже материалы отражают специфику репродуктивной биологии представителей разных групп растений, животных и грибов с типичной модульной организацией, которая при наличии сложных жизненных циклов характерна хотя бы для одного из поколений. Из анализа исключены одноклеточные модульные организмы. Механизмы их роста и репродукции нуждаются в специальном изучении.

Открытый рост (циклический морфогенез) модульных объектов предполагает наличие постоянно функционирующих меристем. У многоклеточных организмов он базируется на самовозобновляющемся резерве стволовых клеток, высоком уровне тотипотентности клеток [18; 75–77]. Морфогенетические процессы на протяжении всего индивидуального развития играют организующую и регуляторную роль и определяют циклический (блочный) характер онтогенеза (рисунок).

Развитие модульных организмов предполагает тесное единство морфогенетических процессов и циклов разного уровня, включающих эмбриогенез, морфогенез, ростовые и репродуктивные процессы, регенерационные морфогенезы. Такое единство стало основанием для проявления некоторых феноменов, к которым были применены афоризмы «хронический морфогенез», «множественный онтогенез» [46; 80; 139].

Эмбриональные процессы модульных организмов имеют особый статус. В отличие от унитарных эмбриогенез модульных очень слабо отграничен от постэмбриональной стадии развития (рисунок). На протяжении всего онтогенеза реализуются морфогенетические процессы, приводящие к формированию новых макроструктур, происходит их многократное обновление. Процесс образования эмбриональных структур плавно продолжают новые морфогенетические циклы. Формирование организма происходит в течение всей его жизни [143]. В этом смысле с определенной долей условности можно говорить и о «хроническом эмбриогенезе».

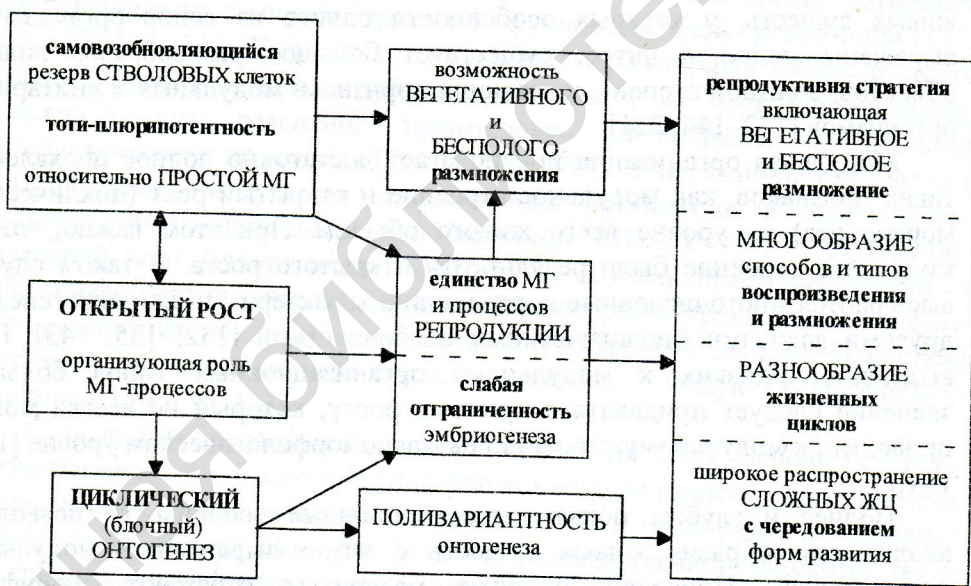


Рисунок. Характер взаимосвязи специфики морфогенеза, онтогенеза и некоторых особенностей репродуктивной биологии модульных организмов: МГ – морфогенез; ЖЦ – жизненный цикл

При наличии жизненных циклов с чередованием поколений (форм развития) реализуется иерархия ростовых и репродуктивных циклов, морфогенетические программы которых могут дополнять регенерационные процессы [233–235]. Полный онтогенез представляет совокупность частных онтогенезов особей разных поколений (бионтов) данного вида [67]. В случае сложной структурно-функциональной дифференциации бионта с модульной организацией возможны циклы дезинтеграции, приводящие к нарушению целостности организма и появлению

обособленных рамет, совокупность которых образует системы сходные с популяционными.

В этой связи применительно к модульным живым существам не всегда удается использовать основные понятия биологии индивидуального развития – «индивидуум», «организм». В литературе неоднократно обсуждали проблему индивидуальности у модульных растений, животных и унитарных организмов [19; 20; 106; 117–119; 168; 226 и др.]. История формирования представлений об индивидууме модульных организмов проанализирована Л.Е. Гатцук. Она пришла к выводу о некорректности использования этого термина применительно к модульным организмам [46]. Представления о размножении как о «...росте за пределы собственной индивидуальности», сформулированные еще К. Бэрром [32, с. 4], имеют применительно к модульным объектам определенные ограничения. Границы «индивидуальности» в данном случае не всегда очевидны, а процессы роста осуществляются практически непрерывно. Границы циклов такого роста не обособлены так четко, как у унитарных организмов. Процессы роста и размножения сопряжены. Например, у модульных животных сложно четко разграничить процессы кормогенеза и бластогенеза (бесполого размножения), поэтому традиционно появление колониальных животных рассматривают как результат незавершенного бесполого размножения [20; 80; 87; 91 и др.]. Такой модус формирования модульных животных мог быть реализован на начальных стадиях возникновения модульности [150], но при наличии четко сформированного модульного типа организации колонии модульных животных по многим признакам приближаются к организменному уровню целостности и характеризуются вполне определенными морфогенезом, онтогенезом и системой регуляции [130–135; 173; 241; 270].

Генеративные органы унитарных живых существ функционируют, как правило, в течение почти всего онтогенеза. Открытый рост модульных обуславливает появление эфемерных генеративных структур. Они многократно образуются в ходе онтогенеза и играют важную роль в формировании основных структурных единиц тела, обеспечивая тесное взаимодействие процессов образования вегетативных и репродуктивных органов. Его регуляционные механизмы достаточно полно изучены у высших растений [168 и др.]. Например, широко распространенной единицей тела растения является монокарпический побег, развитие которого завершается формированием генеративных структур [152; 153; 186; 188]. Морфогенез его вегетативной части способствует образованию необходимых для репродукции пластических веществ. Развитие генеративных структур определяет завершение морфогенетического цикла, связано с перераспределением основных гормональных градиентов и выполняет важную регуляторную функцию [168]. Некоторые ростовые гормоны способствуют проявлению полиэмбрионии [16]. С увеличением продолжительности жизни модульных организмов возрастает число циклов образования генеративных структур. Изменяется соотношение между многолетней частью тела и эфемерными генеративными элементами, что

приводит к реализации компромисса между вегетативной и репродуктивной сферами организма [152; 153].

Для грибов характерен еще более высокий уровень взаимосвязи процессов репродукции и роста. Формирование мицелиального тела направлено прежде всего на реализацию репродуктивной активности. Плодовые тела высших грибов имеют более сложное по сравнению с вегетативным телом строение, их нередко рассматриваются как самостоятельные биоморфы [45; 180; 210]. Именно у грибов, по-видимому вторично, возникли многократно функционирующие многолетние генеративные органы. Например, многолетние плодовые тела (базидиокарпы) образуются у некоторых трутовых грибов. При этом сильно преобразуется структура плодового тела, появляются толстостенные механические элементы и генеративные гифы, обеспечивающие дальнейшее нарастание гимениального слоя [43; 156; 239]. Известны трутовые грибы, длительность функционирования плодовых тел которых достигает 80 лет [43, с. 223]. Возможно также формирование крупных массивных плодовых тел диаметром до 1 м и весом более 20 кг [29]. Многолетние апотеции встречаются в разных группах лишайников [155].

Процессы репродукции у модульных животных также играют важную регуляционную роль и способствуют поддержанию пропорционального строения колонии. Например, у гидроидных полипов при подготовке к половому размножению рост колонии замедляется, а некоторые гидранты рассасываются [133]. При необходимости существенно увеличить эффективность репродукции тело некоторых унитарных животных приобретает способность к открытому росту (например, представители групп Cestoda, Rhizocephala). При этом интерны корнеголовых ракообразных обнаруживают значительное структурно-функциональное сходство с модульными организмами [94].

Реализация сложной иерархической программы морфогенеза, наличие самовозобновляющегося резерва стволовых клеток и относительная по сравнению с унитарными организмами простота морфогенеза обуславливают широкое распространение у модульных объектов различных вариантов вегетативного и бесполого размножения (рисунок). Роль стволовых клеток у модульных организмов возрастает, а их функционирование сопряжено с более высоким уровнем тотипотентности, обратимости гистогенетической дифференциации, что было продемонстрировано на примере растений и колониальных животных [3; 18; 76; 91–96]. Процессы роста грибов с позиции представлений о стволовых клетках пока еще специально не анализировали. Однако есть основания предполагать наличие сходных механизмов и проявление определенной степени «стволовости» клеток, обеспечивающих непрерывный морфогенез.

У модульных организмов существенно увеличивается значение эпигенетической компоненты развития [128], что приводит к

поливариантности онтогенеза и репродуктивных процессов (рисунок). Она реализуется также благодаря относительно простому эмбриогенезу и морфогенезу модульных существ. Наличие постоянно функционирующих меристем, блочный характер морфогенеза и онтогенеза обеспечивают многообразие способов и типов воспроизведения и размножения (рисунок). Репродуктивные стратегии модульных организмов включают, как правило, вегетативное и бесполое размножение (рисунок).

Открытые ростовые системы, объединяющие процессы эмбриогенеза, морфогенеза и репродукции, стали базой для формирования широкого спектра способов и типов воспроизведения и размножения. Он обеспечил значительное разнообразие жизненных циклов, включая разные варианты с чередованием форм развития (поколений) (рисунок).

Унитарные организмы в отличие от модульных являются системами с закрытым ростом. Их эмбриогенез имеет четкие границы. Онтогенез более детерминирован, эпигенетическая составляющая имеет меньшее значение в процессе развития. Для унитарных организмов не характерно вегетативное и бесполое размножение. Оно встречается редко, только у представителей с низким уровнем организации. Практически отсутствуют сложные жизненные циклы, предполагающие чередование форм развития.

Эпистемологические аспекты репродуктивной биологии модульных организмов

Понятийный аппарат, используемый для описания процессов репродукции, воспроизведения и размножения, жизненных циклов нуждается в дальнейшей разработке [10; 106; 119; 168; 182; 187 и др.]. Онтологическая обусловленность возникающих при создании терминологического аппарата проблем выявляется при анализе специфики индивидуального развития и процессов репродукции модульных организмов (табл. 1).

Сложно адекватно отразить многообразие связанных с репродукцией процессов и явлений. Противоречивость терминологии обусловлена очень широким спектром вариантов их жизненных циклов, разнообразием структурно-биологических характеристик участвующих в репродукции элементов этих циклов, которое сложно классифицировать.

Во многих случаях методические трудности сопряжены с нечетко выраженной индивидуальностью отдельных поколений (форм развития) [18; 119]. Использование понятия «индивидуум» у модульных живых существ осложняется в связи с низким уровнем целостности живой системы, неопределенной продолжительностью онтогенеза, возможностью дезинтеграции на разных этапах развития, наличием сложных жизненных циклов с чередованием форм развития (поколений, бионтов) [46]. В ряде случаев не вполне корректно применение понятия «организм», так как уровень автономности отдельных частей тела может быть очень высоким.

Важным разделом репродуктивной биологии является эмбриология. Разнообразие сложных эмбриогенезов унитарных животных, объединяющих подавляющее большинство представителей этого царства, были

систематизированы еще в конце XIX в. [32; 70 и др.]. Выделены основные типы и варианты. Эмбриологические данные находят широкое использование в разных разделах зоологии и теоретической биологии, составляют основу многих учебных курсов. Открытый рост приводит к слабой отграниченности эмбрионального периода, условности его выделения. Например, эмбриология покрытосеменных растений, рассматривает обычно процессы формирования спор, гаметофитов, оплодотворение и начальные стадии развития спорофита [172; 202; 205 и др.]. В связи с наличием семени первые этапы развития спорофита выявляются более четко. Эмбриология семенных растений является самостоятельным разделом репродуктивной биологии [12]. У высших споровых растений и мохообразных эмбриональный период обособлен в значительно меньшей степени [1; 71; 180; 195; 196; 225]. У водорослей и грибов, имеющих более простую организацию, эмбриональные процессы практически не отграничены от дефинитивного морфогенеза [27; 45; 54; 157; 160; 167; 206; 215; 259; 267; 272]. В этой связи не существует в качестве самостоятельной научной дисциплины эмбриологии мохообразных, водорослей, грибов (табл. 1).

По сравнению с другими модульными организмами эмбриогенез модульных животных обособлен более четко. Однако эмбриональное развитие колониальных проще, чем эмбриогенез многих унитарных животных. Постоянное образование новых зооидов и бластозооидов также делает нечеткой границу между эмбриональным и постэмбриональным развитием, кормогенезом и бластогенезом [79; 81; 82; 86; 87; 89].

Применительно к модульной организации в связи с широким распространением сложных жизненных циклов возникают определенные трудности при использовании понятий «размножение», «воспроизведение», «репродукция» и выявление основных типов размножения [см. 10]. Некоторые варианты образования потомства не связаны с воспроизведением. Возможны случаи, при которых не происходит ни размножения, ни воспроизведения [186]. Понятие «половое размножение», как правило, оказывается не вполне корректным, так как размножение в данном случае обеспечивается только благодаря множественности процессов слияния гамет и их аналогов [10].

В конкретных разделах биологии сформировались свои традиции использования терминов, обозначающих основные типы размножения. В случаях, когда вегетативное размножение рассматривают в качестве самостоятельного типа, в ботанике и микологии его противопоставляют бесполому, при котором новые особи развиваются из специализированных одноклеточных, реже многоклеточных (у некоторых лишайников и грибов) спор. У животных структуры аналогичные спорам встречаются редко. Они известны, например, у представителей Protozoa [138; 170; 171]. У многоклеточных животных половая репродукция является единственной и универсальной [125]. Бесполое размножение отмечено у животных относительно невысокого уровня организации и особенно широко распространено у колониальных животных [20; 80]. Бесполое размножение в смысле зоологов скорее соответствует вегетативному у ботаников и микологов.

Таблица 1

Некоторые примеры онтологической обусловленности противоречивости понятийного аппарата и вариантов интерпретации репродуктивных процессов и жизненных циклов у модульных организмов

Особенности, сопряженные с модульной организацией	Методические трудности	Эпистемологическое выражение
Открытый рост Относительно простой эмбриогенез и морфогенез Слабая отграниченность эмбрионального периода Широкое распространение сложных жизненных циклов	Сложность определения предметной области эмбриологических исследований	Включение в предметную базу эмбриологии различных процессов и явлений, связанных с разными этапами жизненных циклов Отсутствие эмбриологических разделов в микологии, альгологии, бриологии
Разнообразие типов и способов воспроизведения и размножения Широкое распространение жизненных циклов со сменой поколений	Проблема систематизации разнообразия репродуктивных процессов и структур Разобщенность компонентов жизненного цикла, сложность их выявления и выделения	Противоречивость терминологического аппарата Нечеткость и противоречивость классификаций способов и типов размножения и воспроизведения Описание разных компонентов жизненного цикла в качестве отдельных биологических видов
Широкое распространение бесполого и вегетативного размножения Разнообразие сложных жизненных циклов	Сложность классификации вариантов жизненных циклов	Противоречивые интерпретации общих схем жизненных циклов Отсутствие их корректной классификации Смещение типологического и эволюционного подходов
Разнообразие репродуктивных стратегий, в разной степени сочетающих бесполое размножение и половое воспроизведение	Значительная трансформация общих схем жизненных циклов в ходе их эволюционного преобразования	Появление групп с неясным статусом и положением в системе, у представителей которых не выявлены генеративные структуры, связанные с половым процессом

Разнообразие жизненных циклов, их сложная дифференциация во многих случаях не позволяет корректно описывать основные элементы этих циклов [182]. Терминология, применяемая для обозначения разных форм развития,

оказывается противоречивой в связи с многообразием явлений их смены (табл. 1). Элементы сложных жизненных циклов обозначают как «поколения», «бионты», «фазы развития», «формы развития», «цитологические типы» [50; 67; 119; 168; 182]. Каждый из этих терминов имеет некоторые смысловые ограничения или используется в других разделах биологии в ином понимании. Например, бионтом нередко называют «организм, приспособившийся в ходе эволюции к обитанию в определенной среде (биотопе)» [181, с. 68]. Сходная трактовка дана в других энциклопедических изданиях [28, с. 68–69]. В разных контекстах по-разному используют и более частные понятия «гапобионт», «диплобионт». В одних случаях их применяют при различении диплоидного и гаплоидного поколения (формы развития), в других случаях для обозначения типов жизненного цикла, в которых доминирует одно из этих поколений. Например, гапобионтом называют организм, «в жизненном цикле которого бывает только один (гаплоидный) цитологический тип» [181, с. 103].

Наиболее широко используют в литературе термин «поколение». Он появляется уже в работах середины XIX в. [254]. В репродуктивной биологии его понимают как «различные по строению, образу жизни, способу размножения и другим признакам формы одного вида, сменяющиеся в процессе его жизненного цикла» [181, с. 336]. Приводят одновременно и другую трактовку — «группа особей, одинаково отдаленных в родственном отношении от общих потомков», считая «поколение» синонимом понятия «генерация» [181, с. 337]. В таком понимании оно закрепилось в генетике и популяционной биологии. «Фазу развития» нередко соотносят с ядерной фазой.

Более широкое использование понятия «поколение» для описания жизненных циклов осложняется наличием вариантов, при которых одно из «поколений» утратило самостоятельность и подверглось сильной редукции. Например, в литературе неоднократно показывали некорректность применения этого термина к гаметофиту цветковых растений. Однако при этом обычно подчеркивали генетическую (эволюционную) связь между компонентами жизненных циклов сосудистых споровых растений [118; 119; 126 и др.].

Смыслы понятий «бионт», «поколение», «ядерная фаза», «форма развития» в некоторой степени перекрываются. Более строгое соответствие наблюдается в случаях, когда смена форм развития сопряжена с изменением ядерной фазы, типа размножения и экологической ниши. Например, в цикле развития равноспоровых папоротников можно выявить два поколения (бионта) — спорофит и гаметофит (диплобионт и гапобионт) (табл. 2). В данном случае формирование нового поколения связано со сменой ядерной фазы (диплоидная и гаплоидная), типа размножения (полое и бесполое), экологической ниши (гаметофит занимает микронизи с несомкнутым покровом и высоким уровнем влажности). Оба поколения существуют независимо и могут быть названы бионтами.

Применение термина «бионт» становится не вполне корректным в случаях, когда одно из поколений занимает подчиненное положение и подвергается сильной редукции. Например, в литературе неоднократно обсуждали вопрос о невозможности выделения гапобионта у покрытосеменных растений [106;

117–119; 126 и др.]. Уровень редукции гаметофита достигает у них максимальной стадии.

Достаточно редким вариантом можно считать случаи, при которых изменение типа размножения и экологической ниши не связано с чередованием ядерных фаз (табл. 2). У представителей группы Hydrozoa полипоидное поколение (D_1), обеспечивающее бесполое размножение, и медузоидное (D_2), благодаря которому происходит половой процесс, диплоидны. Первое ведет прикрепленный образ жизни, второе – подвижно, образует гаметы, которые участвуют в половом процессе.

У паразитических базидиомицетов могут формироваться разные генерации дикариотической фазы развития, которые поселяются на разных хозяевах и образуют разные типы спороношений (табл. 2). В качестве отдельных поколений (бионтов) их обычно не рассматривают. Однако при анализе разнообразия жизненных циклов применение такого подхода возможно. При образовании дополнительных генераций у паразитических грибов изменению подвергается во многих случаях только одна из характеристик (табл. 2). При этом слабая обособленность стадии развития базидии из телеитоспор [45; 65; 180] определяет отсутствие четкой границы процессов изменения типа размножения после смены дикариотических форм с урединиями и телеитопустулами ($DK_2 \rightarrow DK_3$).

Таблица 2

Варианты изменения основных структурно-биологических характеристик, сопряженных с чередованием поколений (форм развития)

Таксон	Поколения	Структурно-биологические характеристики			
		структура	ядерная фаза	тип размножения	экологическая ниша
Polypodiophyta	$D \rightarrow \Gamma$	+	+	+	+
Hydrozoa	$D_1 \rightarrow D_2$	+	-	+	+
<i>Palmaria</i>	$D_2 \rightarrow \Gamma \text{♀}$	+	+	+	-
	$D_2 \rightarrow \Gamma \text{♂}$	-	+	+	-
<i>Polysiphonia</i>	$D_1 \rightarrow D_2$	+	-	-	+
<i>Dictyota</i>	$D \rightarrow \Gamma$	-	+	+	-
<i>Puccinia</i>	$\Gamma \rightarrow DK_1$	-	+	+	-
<i>Puccinia</i>	$DK_1 \rightarrow DK_2$	-	-	-	+
<i>Puccinia</i>	$DK_2 \rightarrow DK_3$	-	-	+?	-

Примечание. + — изменение признака при переходе к другому поколению; Γ — гапобионт; D — диплобионт; DK — дикариобионт; 1, 2 — разные поколения (генерации) одной ядерной фазы; ♂ , ♀ — проявление полового диморфизма.

Соотношение ядерных фаз бионтов и типов производимых ими репродуктивных единиц, обеспечивающих воспроизведение и размножение, также неоднозначно. В большинстве случаев при наличии бесполого размножения с помощью спор на диплобионте формируются споры, а на гапобионте — гаметы. Такой вариант корреляции структурно-биологических

характеристик у представителей разных форм развития (поколений) встречается у всех высших растений. При этом самостоятельный образ жизни спорофит и гаметофит (диплобионт и гаплобионт) ведут у сосудистых споровых растений. У семенных растений и мохообразных одно из поколений теряет свою самостоятельность.

Однако у водорослей характер дифференциации поколений (форм развития), представляющих разные ядерные фазы, может быть менее четким и однозначным. Возможны случаи образования гамет на спорофите (диплобионте), спор на гаметофите (гаплобионте) (табл. 3). У некоторых зеленых водорослей на диплобионте могут формироваться гаметы и споры. Крайне редко такую функцию выполняет гаплобионт (табл. 3) [34; 158; 162–167].

Таблица 3

Варианты соотношения форм развития
и производимых ими репродуктивных единиц

Форма развития	Типы репродуктивных единиц		
	споры	гаметы	гаметы и споры
Диплобионт	+!	+	+
Гаплобионт	+	+!	(+)

Примечание. ! — широко распространенный, () — редкий вариант.

При описании сходных явлений у животных и растений нередко используют разные термины. Бесполое и половое поколения у растений называют «спорофитом» и «гаметофитом», у животных — «агамонтом» и «гамонтом» [168–170]. Разные термины применяют для характеристики дикариотических стадий развития у грибов. В случаях, когда одна из фаз развития имеет очень простое строение, обозначают ее по-разному. Иногда поколением считают даже одноклеточные стадии развития [167]. При выявлении «поколений», «бионтов» используют критерии, связанные с разными аспектами анализа (типологический, биоморфологический, эволюционный) (табл. 1). В связи с возможностью независимого комбинирования основных характеристик не всегда удается четко выделить определенный элемент жизненного цикла.

Иногда используют одинаковые термины в зоологии и ботанике, хотя явления, которые они обозначают, не всегда идентичны. Например, и у животных и у растений встречаются разные варианты полиэмбрионии, вивипарии, партеногенеза и других типов апомиксиса. Классификации вариантов этих процессов очень противоречивы. Нередко под апомиксисом понимают любой вариант образования потомства при котором не происходит слияния гамет. При такой трактовке в качестве варианта апомиксиса можно рассматривать практически любой способ вегетативного размножения [224]. Значительные проблемы возникают также при классификации вариантов вивипарии, полиэмбрионии, типов бесполого размножения животных и других явлений [14; 16; 80].

Анализ разнообразия жизненных циклов, способов и типов воспроизведения и размножения модульных организмов является одной из самых сложных задач репродуктивной биологии. Многочисленные попытки систематизации жизненных циклов так и не привели к созданию непротиворечивой классификации [67; 119 и др.]. В случае сложных вариантов со сменой поколений нередко отдельные стадии развития (поколения) описывали в качестве самостоятельных биологических видов, которые иногда относили к разным достаточно обособленным в таксономическом отношении группам. Особенно много таких примеров среди красных водорослей и паразитических грибов [53; 159; 160; 167 и др.]. Многочисленные грибы, у которых не обнаружены структуры, связанные с половым воспроизведением, традиционно объединяют в группу анаморфных, которой иногда придают определенный таксономический статус, например, Deuteromycota, Fungi imperfecti [25; 45]. Анаморфы и телеоморфы грибов одного вида могут иметь разные родовые названия. Например, представители родов *Aspergillus* P. Micheli ex Haller, *Penicillium* Link являются анаморфами видов родов *Talaromyces* C.R.Benj. и *Eurotium* Link [25; 45].

Интенсивное развитие репродуктивной биологии в настоящее время повышает актуальность дальнейшей разработки понятийного аппарата, уточнения смысла используемых терминов и понятий, создания непротиворечивых классификаций процессов и явлений, связанных с репродуктивными системами. При этом особое значение приобретает детальный анализ процессов репродукции и жизненных циклов разных групп модульных организмов.

Жизненные циклы модульных и унитарных организмов

Базой для реализации репродуктивных процессов являются жизненные циклы. Анализ разнообразия репродуктивных систем модульных организмов не возможен без понимания специфики вариантов жизненных циклов. Именно у модульных организмов проблема систематизации жизненных циклов приобретает особое значение. На базе открытых морфогенетических систем сформировалось значительное разнообразие разных схем развития. Попытки классификации жизненных циклов основаны, как правило, на анализе конкретного царства живых существ [65; 67; 167; 170; 188; 189]. Более полная классификация предложена для растений [67] и разрабатывается для грибов [25; 65].

Для оценки широты спектров жизненных циклов модульных организмов нами составлена общая схема классификации вариантов циклов, встречающихся в разных группах растений, грибов и животных (табл. 4). При систематизации циклов нами учтены данные литературы [1; 2; 33–36; 44; 45; 51–54; 71; 97–99; 136; 140; 141; 157–167; 180; 192; 217; 241; 255–257; 259; 262; 263; 267; 270; 272; 274]. Царства живых существ рассмотрены в широком понимании. Мы использовали традиционные варианты систем водорослей, грибов и названия таксонов, применяемую в общих обзорах терминологию [35; 37; 52; 136; 141; 156; 165; 166; 170; 195; 196; 207 и др.] (табл. 4). Анализ

разнообразия циклов на основе современной филемы органического мира [25; 65 и др.] менее четко выявляет связи с биологической, трофической и экологической спецификой царств как компонентов биоты и требует дополнительных исследований.

Общая классификация жизненных циклов имеет иерархическую структуру (табл. 4). Приведены только основные варианты схем в пределах каждой группы. Они выделены с учетом числа ядерных фаз, которые можно отметить в составе цикла. При этом жизненные циклы сгруппированы в два типа — со сменой двух и трех ядерных фаз (табл. 4). В последнем случае, появляется дикариотическая фаза. У некоторых паразитических головневых грибов (пор. Ustilaginales) роль этой фазы увеличивается до такой степени, что выделяют особый дикариотический тип жизненного цикла [65].

Другим важным признаком является наличие или отсутствие смены поколений (форм развития) (табл. 4). Обособление отдельных форм иногда вызывает определенные трудности. Классифицируя циклы, в некоторых случаях термины «бионт» и «поколение» приходится использовать нестрого. С позиции онтогенетического и биоморфологического подходов бионты, утратившие самостоятельность и подвергшиеся сильной редуции в связи с переходом к паразитическому образу жизни, уже не являются «бионтами», так как образуют единое целое с доминирующим в жизненном цикле поколением. Однако анализ генезиса такой схемы развития во многих случаях позволяет установить соответствие редуцированного и свободноживущего «бионтов» в жизненных циклах других представителей изучаемой группы. Описание элементов жизненных циклов, соответствующих одной общей схеме, установление таких связей оказывается важным для понимания общей структуры циклов. При систематизации разнообразия жизненных циклов целесообразно проследить взаимосвязи общих схем жизненных циклов, отражающих модусы их эволюционной трансформации. В связи с отсутствием в настоящее время корректного понятийного аппарата удобно более широкое понимание терминов «поколение» и «бионт». Однако, на наш взгляд, не следует считать отдельными поколениями (бионтами) одноклеточные и аналогичные им фазы развития — гаметы, споры. Это касается также многоклеточных спор (некоторые лишайники, грибы).

Смена поколений (форм развития) не всегда является устойчивой. Например, у некоторых водорослей дифференциация на спорофит и гаметофит жестко не закреплена. Отдельные стадии развития правильнее обозначать как гаметоспорифиты [163; 164; 166; 167]. Неустойчивая смена форм развития может быть связана с различными дополнительными вариантами бесполого размножения. Жизненные циклы с неустойчивой сменой поколений выделены только в группе с чередованием двух ядерных фаз (табл. 4), но при более детальном анализе поливариантности развития могут быть обнаружены и в других группах.

Схемы жизненных циклов можно представить в виде кратких формул (табл. 4). В формулах имеющиеся формы развития, соответствующие определенным ядерным фазам (диплобионт, гапобионт, дикариобионт)

соединяют знаками, отражающими соотносительный характер их развития, степень самостоятельности бионтов. В случаях изоморфной смены целесообразно использовать запятую, при гетероморфной смене – знаки «>» и «<». При потере самостоятельности одной из форм, ее и поколение, на котором она развивается, объединяют с помощью скобок (табл. 4). Для разных форм развития одной ядерной фазы, которые встречаются у некоторых водорослей и паразитических грибов, следует применять индексы, обозначающие порядковый номер образующегося бионта (например, D_1 , D_2). При половом диморфизме можно отмечать половую принадлежность (σ , ρ) (табл. 4). В случае наличия разных вариантов развития у одного вида возможно указание нескольких формул, разделенных знаком «;» (табл. 4).

Варианты жизненных циклов модульных организмов по сравнению с унитарными характеризуются значительным разнообразием и во многих случаях более высокой степенью дифференциации (табл. 4). Только у модульных объектов встречаются жизненные циклы со сменой двух и более поколений, трех ядерных фаз, реализуются все основные формы мейотической редукции (зиготическая, гаметическая, спорическая) [25; 43; 65; 67; 165–167]. У некоторых водорослей отмечена соматическая редукция. Например, у представителей рода *Lemanea* Sirodot, non Bory редукционное деление происходит в апикальной клетке [25; 159; 164; 167]. Соматическая редукция обнаружена также у *Prasiola stipitata* Suhr ex Jessen [166]. Во многих группах образуются поколения (бионты), отличающиеся по функциям, образу жизни, степени развития и самостоятельности. Жизненные циклы разной степени сложности являются основой для реализации разных вариантов бесполой репродукции. Они особенно распространены у грибов, основная схема жизненного цикла которых сопряжена с формированием разных типов спор, увеличивающих число формирующихся бесполом путем организмов [25; 45; 65]. Общий спектр жизненных циклов модульных организмов включает большее, чем отмечено в табл. 4 число вариантов. Дополнительные примеры и схемы могут быть выявлены при учете редких типов развития и поливариантности онтогенеза.

Специфику модульной организации определяет характер распространения сложных циклов с чередованием поколений. Анализ разнообразия жизненных циклов в группах «низших» и «высших» грибов и растений позволяет отметить в «высших» группах, все представители которых являются модульными организмами, преобладание циклов со сменой поколений, наличие бесполого поколения. Только в результате существенных преобразований общей организации, обусловленных переходом к паразитическому образу жизни или подавлением полового воспроизведения, вторично возникают жизненные циклы без смены форм развития (табл. 4). Среди животных циклы со сменой поколений есть у гидроидных полипов и сальп (табл. 4).

У растений, грибов и животных можно обнаружить сходные модусы преобразования жизненных циклов. Особенно интересны варианты

трансформации жизненных циклов модульных организмов, связанные с редукцией одного из поколений. При этом развитие редуцированного происходит на организме другого поколения, а частный онтогенез первого сопряжен с развитием доминирующей формы. Редукцию поколения можно рассматривать как реализацию варианта эмбрионизации — одного из магистральных направлений преобразования жизненных циклов [210].

Эмбрионизацию соотносят с модусами эволюционной трансформации, при которых «стадии и процессы, протекавшие постэмбрионально, то есть вне материнского организма ...вторично приобретают значение эмбриональных стадий и процессов, протекающих под защитой материнского тела...» [70, с. 389–390]. Сходным образом трактуют это понятие и в ботанических работах [66; 208–210; 212]. В некоторых случаях поколения (бионты) достигли стадии полной потери возможности к самостоятельному существованию и питанию, что с одной стороны повысило надежность сохранения потомства, а с другой стороны привело к существенной трансформации жизненного цикла. При этом в ряде случаев происходили переходы от сложного (со сменой поколений) к вторично простому жизненному циклу.

В царстве растений этот модус очень полно реализован у высших растений. У мохообразных редуцирован диплобионт, а у семенных растений — гапобионт. Этот модус представлен у водорослей (*Rhodophyta* — циклы с редуцированными диплобионтами, *Phaeophyta* — гапобионтами) [167]. У некоторых красных водорослей диплоидная стадия развития, формирующаяся из зиготы (карпоспорофит), подвергается крайней редукции. Иногда происходит полное исчезновение карпоспорофита. Все это осложняет интерпретацию жизненного цикла. Многие авторы традиционно соотносят формирующиеся структуры с карпоспорофитом, который в результате перехода к паразитическому образу жизни подвергся сильной редукции [25; 35; 53; 67; 167]. Другие исследователи считают, что этого поколения в жизненном цикле данной группы водорослей никогда не было, а образующиеся карпоспоры являются результатом мультпликации зиготы [159].

У высших грибов происходила редукция гаплоидного поколения, которая достигла максимальной стадии у *Basidiomycota*. В их жизненном цикле преобладает дикариотическая фаза [25; 45; 65]. Диплоидная стадия развития является очень эфемерной, она предшествует образованию базидии, на основе которой формируются гаплоидные споры. Однако у паразитических базидиомицетов (например, у видов рода *Puccinia* Pers.: Pers.) может формироваться несколько дикариотических генераций, существенно увеличивающих общее число потомков. Редукция всех стадий кроме дикариотической у головневых грибов приводит к своеобразному дикариобионтному жизненному циклу [65]. Такой вариант развития является единственным примером формирования вторично упрощенного цикла с дикариотической ядерной фазой (табл. 4).

Таблица 4

Основные варианты жизненных циклов в разных таксонах модульных организмов

ПРИЗНАКИ	без смены форм развития		со сменой форм развития (поколений)				с устойчивой сменой			3 ЯДЕРНЫХ ФАЗЫ				
	с неуст. сменой		2 диплобионта		2 разных формы развития (поколения)		бионты связаны		3 и более форм		без смены		со сменой	
	Д	Г	Д, Г	Д ₁ > Д ₂ (Д ₂ > Д ₁)* (Д ₁ > Д ₂)**	Д, Г	Д > Г	Г > Д	(Г > Д) (Г > Д)*	разная степень автономности	разная автономность	2 формы	3 и более	2 формы	3 и более
ФОРМ.	Д ₂ *	Г	Д, Д, Г	Д ₁ > Д ₂ (Д ₂ > Д ₁)* (Д ₁ > Д ₂)**	Д, Г	Д > Г	Г > Д	(Г > Д) (Г > Д)*	разная степень автономности	ДК	(Г > ДК)* (Г < ДК), ДК, ДК ₂			
PLANTAE	CHLORO Ulothrix	CHLORO	PHAEO Ectocarpus		CHLORO Ulva	CHLORO Derbesia PHAEO Laminaria TRACHEO (споровые)	CHLORO Monostroma PHAEO Cutleria	TRACHEO (семенные) BRYO RHODO Liagora*	RHODO Audouinella gyandira	RHODO Polysiphonia Lemanea Nemalion* Palmaria**				
FUNGI	OO Saprolegnia ASCO [Saccharomyces]	ZYGO Mucor	CHYTRIDIO* Blastocladales		CHYTRIDIO Allomyces			ZYGO Rhizopus		BASIDIO Ustilago	ASCO* BASIDIO			
ANIMALIA	CNIDARIA [Pelagia]* BRYOZOA CHORDATA Ascidiacea			CNIDARIA Obelia Bougainvillea* Coronata**										

Примечание: ФОРМ. – формула; Г – гаплобионт, Д – диплобионт, ДК – дикариобионт, > – доминирование формы, () – бионты связаны, [] – с сильно преобразованной организацией или вторично унитарные организмы. Названия отделов и более крупных таксономических единиц даны прописными буквами, их окончания (-ruha – у водорослей и высших растений, -тусота – у грибов и грибоподобных организмов) сняты. Подчеркнуты названия групп, относящихся к высшим грибам и растениям. Треугольником отмечены варианты жизненных циклов представителей с унитарной организацией, размер символа отражает частоту встречаемости. Прочие обозначения в тексте.

Примеры подавления развития одного из диплоидных поколений у животных можно обнаружить в типе Cnidaria. У некоторых представителей редуцируются полипоидное (виды родов *Bougainvillia* Lesson, *Campanularia* Lamarck) или медузоидное поколения (Coronata) [141]. При полной редукции полипоидного поколения (отряд Trachylida, представители рода *Pelagia* Péron et Lesueur) в жизненном цикле исчезает стадия развития с модульной организацией. Появляются вторично унитарные формы (табл. 4).

Различные варианты сокращенных жизненных циклов необходимо рассматривать отдельно. Они являются производными. Их образование связано с широким распространением апомиксиса (покрытосеменные растения, водоросли), случаев партеногенеза у животных [187].

Спектр вариантов жизненных циклов унитарных организмов значительно уже (табл. 4). Для большинства животных характерен диплонтный цикл с гаметической редукцией [114; 125]. Практически отсутствуют циклы со сменой поколений. Они встречаются только у простейших организмов, отмечены у Sporozoa и Foraminifera [138; 170; 171]. Унитарные водоросли и грибы чаще являются одноклеточными. У них встречаются диплонтные или гаплонтные жизненные циклы (табл. 4) [25; 65; 167].

Таким образом, варианты жизненных циклов со сменой поколений связаны прежде всего с модульной организацией и формируются на базе открытых ростовых систем. Пластичность развития сопряжена с разнообразием способов чередования ядерных фаз, встречаемостью разных типов мейотической редукции. Смена форм развития и бесполое размножение унитарных организмов отмечены только при низком уровне организации.

Разнообразие способов и типов воспроизведения и размножения

Отмеченные выше особенности онтогенеза и репродуктивных систем модульных организмов определяют значительную широту спектров способов и типов воспроизведения и размножения. Во многих случаях репродуктивная стратегия включает вегетативное и бесполое размножение. Разнообразие вариантов бесполого размножения у представителей разных групп с модульной организацией обусловило появление типов развития, при которых «...половое размножение составляет, хотя и важный в генетическом отношении, но краткий эпизод» [87, с. 285]. Во многих группах растений и грибов в жизненных циклах дифференцировано поколение, которое обеспечивает бесполое размножение. У колониальных животных такая стратегия базируется на морфогенетическом единстве кормогенеза и бластогенеза [87].

Разнообразие способов и типов воспроизведения выявляется при анализе разных структурных уровней биологической иерархии, таксонов всех рангов и модульного типа организации в целом. Поливариантность репродуктивных систем на организменном уровне обусловлена пластичностью морфогенеза, частных онтогенезов отдельных поколений, элементов жизненного цикла.

Возможно выявление специфики спектров у представителей разных царств. Более простой по сравнению с растениями и животными морфогенез грибов, адсотрофный тип питания определяют особую роль процессов репродукции. Развитие вегетативных структур направлено исключительно на повышение репродуктивного усилия. Наиболее сложные преобразования мицелиальной структуры связаны с формированием плодовых тел, обеспечивающих эффективную репродукцию.

Для многих групп растений и грибов характерно чередование поколений (табл. 4), которое сопряжено с бесполом размножением и образованием спор. У колониальных животных варианты со сменой форм развития встречаются редко. Они характерны для представителей Hydrozoa. У более высокоорганизованных колониальных животных наблюдается разнообразие вариантов бластогенеза [80].

Уровень пластичности репродуктивных процессов, широта спектра способов и типов воспроизведения и размножения зависят от относительного уровня организации и степени выраженности модульной организации. Сопоставление основных царств, в которых встречаются модульные организмы, позволяет обнаружить представителей с достаточно сложной дифференциацией и структурно-функциональной организацией у растений и животных. Однако даже высшие грибы со сложными плодовыми телами и лишайники с сильно дифференцированным талломом не достигают по степени структурно-функциональной дифференциации уровня характерного для сосудистых растений, мшанок и асцидий.

Для модульных организмов характерен более высокий уровень поливариантности не только отдельных структур, частных онтогенезов, но и жизненного цикла в целом. У низших растений она может быть основана на отсутствии четкой дифференциации полового и бесполого поколения. В этом случае один бионт способен формировать гаметы и споры, поэтому его обозначают как гаплоспорофит [165–186].

Значительная широта спектров способов и типов воспроизведения и размножения выявляется у модульных организмов со сложными жизненными циклами и достаточно высоким уровнем организации. В этих группах относительная сложность морфогенетических систем сочетается с достаточным уровнем пластичности процессов и онтогенеза в целом. Такие группы характеризуются средним уровнем сложности, при котором наблюдается оптимальное соотношение степени дифференцированности и уровня пластичности [19]. Особый интерес представляют сосудистые споровые, семенные растения, мшанки и асцидии [148].

В настоящее время детально исследованы способы и типы размножения у цветковых растений. Предложена их классификация, выявлены морфогенетические механизмы, обеспечивающие разнообразие вариантов [7; 9–18; 201–204 и др.] (табл. 5). Получить подобные схемы по другим группам модульных организмов пока не представляется возможным в связи с недостаточной изученностью отдельных процессов и структур.

Способы и типы воспроизведения и размножения у цветковых растений
[по: 11; 13]

с чередованием поколений		без чередования поколений									
половой		бесполой					ВЕГЕТАТИВНЫЙ				
СЕМЕННОЙ		аспермия					амиксис				
гамостермия		агамостермия					амиксис				
амфиамиксис		амиксис					амиксис				
ЭМБРИОГЕНЕЯ		ЭМБРИОИДОГЕНЕЯ					ГЕММОРИЗОГЕНЕЯ				
<i>Capsella</i> , <i>Pisum</i>	Амфиамиксис (гамето-фитный)	флоральная		вегетативная			флоральная	вегетативная		сарментация	партикуляция
		эмбриональная (квиважная)	овулярная (нуцеллярная, интегументальная)	фолликулярная	каулигенная	ризогенная		каулигенная	ризогенная		
		<i>Eritronium</i> , <i>Orchis</i> , <i>Racoma</i>	<i>Allium</i> , <i>Citrus</i>	<i>Bryophyllum</i> , <i>Crassula</i> , <i>Ranunculus</i>			<i>Allium</i> , <i>Festuca</i> , <i>Poa</i>	<i>Hammarbya</i>	<i>Lilium</i>	<i>Ajuga</i> , <i>Stachys</i> , <i>Paris</i>	<i>Aconitum</i> , <i>Carum</i> , <i>Plantago</i>
	Вивипария	Вивипария									
ЭМБРИОГЕННЫЙ		ЭМБРИОИДОГЕННЫЙ					ГЕММОРИЗОГЕННЫЙ				
типы воспроизведения и размножения											

Значительный по объему фактический материал о способах воспроизведения и репродукции, вариантах бесполого размножения есть по разным группам асцидий [3; 4; 14; 37; 78; 80–82; 86; 89; 237; 238; 240; 242; 247; 258 и др.]. На основе представленных в этих работах данных мы попытались систематизировать описанные варианты размножения с учетом специфики морфогенетических процессов (табл. 6).

Таблица 6

Варианты бесполого размножения асцидий,
отмеченные у представителей разных систематических групп

Вариант	Место образования зооида	Тип органогенеза	Таксоны
Полиэмбриония	выводковая камера	эмбриогенез	<i>Hypsistozoa</i>
Сосудистое почкование	сосуды туники	мезобластический	<i>Clavelinidae</i> <i>Perophoridae</i> <i>Botryllidae</i>
Поперечное деление:			<i>Clavelinidae</i> <i>Synocidae</i> <i>Polyritoridae</i> <i>Diazonidae</i>
-эпикардальное	эпикард	эпикардальный	
-энтеро-эпикардальное	эпикард и части кишечника	энтероэпикардальный	
Пилорическое почкование	брюшная сторона пищевода, торакальный отросток	энтероэпикардальный	<i>Didemnidae</i>
Столониальное почкование	пролиферирующий стolon	эпикардальный	<i>Polyritoridae</i>
Паллеальное почкование	наружная стенка перибронхиальной полости	эктобластический	<i>Botryllidae</i> <i>Styelidae</i>

Отмеченные у асцидий варианты бластогенеза отличаются особенностями органогенеза (табл. 6). Процесс формирования бластозоида предполагает стадию дедифференциации. В органогенезе принимают участие производные разных зародышевых листков. При энтероэпикардальном почковании в процесс бластогенеза включены производные всех зародышевых листков (эктодерма, мезодерма, энтодерма) [80; 81]. В случае эпикардального и сосудистого почкования органы бластозоида образуются на основе производных эктодермы и мезодермы. Паллеальное почкование осуществляется только на базе производных эктодермы [80; 81]. Описанные формы бластогенеза можно сопоставить с вариантами эмбриоидогенеза и гемморизогенеза (табл. 5). Энтероэпикардальный, эпикардальный и сосудистый типы почкования более близки к эмбриоидогении, а столониальный и паллеальный типы могут рассматриваться как аналоги гемморизогенеза. У асцидий известны случаи полиэмбрионии, при которой воспроизводятся все характерные для

вида эмбриональные процессы и формируется личиночная стадия [14; 80]. Смена поколений у асцидий (*Salpae*) не связана с чередованием ядерных фаз, поэтому у них нельзя обнаружить аналоги широко распространенных у семенных растений вариантов гетерофазной репродукции.

Некоторые репродуктивные процессы, хорошо изученные у цветковых растений, встречаются у водорослей. В разных группах отдела *Phaeophyta* отмечено партеногенетическое развитие гамет, некоторые варианты апоспории. Вивипарное образование спорофитов на материнском растении может происходить у представителей класса *Cyclosporophyceae* [157; 166]. Представляет интерес анализ многочисленных поколений бесполого спороношения, которые образуются у паразитических грибов [25; 65].

Повышается актуальность сопряженного исследования репродуктивных систем и процессов у представителей разных царств. В настоящее время проведен детальный анализ вивипарии у растений и животных [14]. Целесообразно сопоставление вариантов полиэмбрионии и апомиксиса у растений и животных. Эти процессы широко распространены и детально исследованы у семенных растений [16].

Спектр способов и типов воспроизведения и размножения унитарных организмов значительно уже (см. табл. 4). Для всех унитарных животных практически единственным способом образования потомства является половое воспроизведение. Некоторые варианты бесполого размножения отмечены только при относительно низком уровне организации [80].

Цитологические и морфогенетические основы разнообразия репродуктивных процессов

Структурной основой разных путей и форм репродукции являются морфогенетические процессы, которые включены в общую программу развития. Она реализуется на базе жизненного цикла. Разнообразие способов и типов воспроизведения и размножения обеспечивает широкий спектр вариантов морфогенеза, определяющих специфику формирования дочерних организмов. Отмечено определенное сходство эмбриогенеза и соматического эмбриогенеза [7; 9–11; 14; 15; 17; 80]. Актуальность специального анализа процессов морфогенеза у модульных организмов неоднократно подчеркивали в литературе [130–132].

Представленное у многоклеточных модульных организмов разнообразие морфогенезов обеспечивает функционирование стволовых клеток. Возможность дедифференциации, тотипотентность клеток, резерв самовозобновляющихся стволовых клеток, по-видимому, являются общими особенностями модульного типа организации. На их базе реализуется все разнообразие репродуктивных систем и процессов [110–112]. Ростовые процессы грибов пока не проанализированы с позиции представлений о стволовых клетках, но есть основания предполагать наличие сходных механизмов поддержания морфогенетической активности.

В настоящее время интерес к изучению цитологических и функциональных особенностей стволовых клеток возрастает в связи с

возможностью практического использования морфогенетических процессов, осуществляемых благодаря их деятельности. Кроме прикладных исследований развиваются и фундаментальные, связанные с разными аспектами изучения стволовых клеток [18; 73–77; 90–96; 244; 245; 261; 264–266; 268; 273]. Особое значение они приобретают применительно к грибам.

Сопоставляя стволовые клетки растений и животных В.Б. Иванов [76] подчеркивал их сходство по многим признакам. При этом он отмечал, что стволовые клетки растений в отличие от животных «...могут неоднократно возникать в ходе морфогенеза при регенерации или культуре ткани из активно делящихся или дифференцированных клеток» [76, с. 253]. Все клетки растений тотипотентны. Поддержание популяции стволовых клеток определяется взаимодействием между стволовыми и расположенными ниже активно делящимися клетками по принципу обратной связи [76]. Сходные особенности стволовых клеток растений выявлены и в других работах [18]. Отмечая специфические признаки функционирования стволовых клеток у растений Т.Б. Батыгина, И.В. Рудский показали, что они обуславливают единство формообразовательных и репродуктивных процессов на всех этапах жизненного цикла растения [18]. Клетки растений обладают более высоким по сравнению с животными уровнем тотипотентности, который позволяет получить новый организм из единственной клетки [93]. Однако в отличие от животных клетки растений не способны к движению и перемещению. Этот процесс играет важную роль в обеспечении морфогенетической активности в разных частях тела беспозвоночных животных [93; 185].

Изучение беспозвоночных животных показало, что у колониальных (модульных) организмов, стволовые клетки по структурным и функциональным особенностям сходны со стволовыми клетками растений [4; 91–93]. Самовозобновляющийся резерв стволовых клеток является цитологической основой представленной у беспозвоночных животных репродуктивной стратегии, включающей половое и бесполое размножение [3; 92].

Морфогенезы с участием стволовых клеток получили широкое распространение и у подвергшихся существенному морфофизиологическому регрессу организмов, которые перешли к паразитическому образу жизни. Например, в связи с паразитизмом у корнеголовых ракообразных сформировались открытые ростовые системы [3]. Интерны видов рода *Sacculina* Thompson представляют структуры с открытым ростом и циклическим морфогенезом [94–96].

Среди беспозвоночных животных с бесполом размножением преобладают колониальные организмы с модульным типом организации. В группах унитарных животных бесполое размножение и обеспечивающие его морфогенетические системы встречаются только при достаточно низком уровне организации. В этих случаях выявляется также очень высокая регенерационная способность. По мере повышения общего уровня

организации способность к бесполому размножению уменьшается или исчезает [80]. В типе Chordata бесполое размножение характерно только для представителей с модульной организацией.

Цитологическое и морфогенетическое единство механизмов, обеспечивающих разнообразие типов и способов репродукции и воспроизведения, сопряжено с относительно простым по сравнению с унитарными организмами эмбриогенезом и морфогенезом. Этим обусловлено также значительное сходство эмбриональных морфогенетических процессов у модульных представителей разных царств живых существ. Разнообразие вариантов формообразовательных процессов на начальных стадиях развития бионтов разных групп растений зависит в основном от характера расположения плоскостей, в которых осуществляется деление клеток. Например, сходны по алгоритмам формирования некоторые варианты развития археталлия и протонемы красных и бурых водорослей, протонем мохообразных, начальные стадии эмбриогенеза спорофита сосудистых споровых и семенных растений [см. 35; 157; 159; 160; 195; 196; 207; 218; 219]. В ряде случаев похожи и спектры основных вариантов.

Возможны достаточно полные аналогии в схеме жизненных циклов и структуре элементов репродуктивных процессов у представителей разных царств. Например, значительное сходство жизненного цикла и связанных с половым процессом генеративных структур красных водорослей и аскомицетов стало основой для разработки флоридейной гипотезы происхождения высших грибов [72 и др.].

По сравнению с модульными унитарные организмы характеризуются более сложным эмбриогенезом, в процессе которого образуются разные зародышевые листки, происходит перемещение клеточного материала, образование полостей. Эмбриогенез предполагает сложные процессы дифференцировки [21–24; 216; 227]. Алгоритмы эмбриогенеза более разнообразны. Многочисленные варианты эмбриогенезов систематизированы в общих обзорах и рассматриваются в рамках специальных учебных курсов [86; 89; 125 и др.].

Пути и способы повышения надежности репродуктивных систем

Значительные успехи, достигнутые биологическими дисциплинами, изучающие разные аспекты организации живых систем, повышают актуальность использования и дальнейшего развития системного подхода. В рамках системного анализа большое значение приобретает изучение механизмов обеспечения надежности биологических объектов. Методологическая база таких исследований заложена в 70–80-е гг. XX в. [5; 6; 58–60; 108; 167 и др.]. Дальнейшее развитие концепции было связано с системными исследованиями сложных динамических объектов. В начале XXI в. разработана общая теория надежности. Она стала одним из разделов системного подхода [184 и др.]. Представления о надежности сопряжены с научной дисциплиной, получившей название оптимология [178; 179]. При

анализе резервов биологических систем использована концепция избыточности. Показано, что избыточность является универсальным свойством биосистем и имеет большое значение для поддержания их стабильности и устойчивости, обеспечивает потенциальную пластичность в ходе эволюционных преобразований [174–177]. Репродуктивные системы являются основной базой обеспечения стабильного существования вида. Изучение путей и способов увеличения их надежности приобретает особое значение при рассмотрении вопросов устойчивого функционирования биологических единиц видового и надвидового ранга [12; 13].

Анализ надежности на организменном уровне целесообразно проводить с позиции представлений о существовании двух основных типов организации — модульного и унитарного. Еще до формирования концепции модульной организации были выявлены существенные различия в способах резервирования и типах резервных структур у растений и животных [58; 59; 190; 191]. Выделены два разных способа резервирования. Один из них получил название «холодного», а другой «теплого» [190]. В первом случае в качестве резервов выступают дополнительные элементы и структуры, которые замещают поврежденные. У растений они формируются на разных уровнях — клеточном, органном. Примерами таких структур являются клетки покоящегося центра апексов, запасающие клетки в разных органах растения, спящие почки и т. д. [59]. У животных система резервов формируется в большей степени благодаря различным вариантам реакции на воздействие внешних факторов, которые обеспечиваются централизованной регуляцией посредством нервной и гуморальной систем. Спектр таких реакций формирует систему «теплого» резервирования [190].

Специфика организации и индивидуального развития модульных организмов определяет особенности реализации общих принципов обеспечения надежности, которые в большей степени продемонстрированы на примере растений [6; 59; 190]. Проведен анализ механизмов обеспечения надежности репродуктивных систем покрытосеменных растений [7; 8; 12; 13; 18; 198; 200; 201]. Эти исследования существенно дополнили работы в области репродуктивной биологии и биологии развития. Аналогичные обобщения возможны на примере асцидий, многообразие процессов репродукции которых хорошо изучено [10; 11; 13–16; 37; 82; 84; 86].

При анализе репродуктивных систем на разных уровнях биологической иерархии выявляются сходные модели и модусы их преобразования. Их специфика связана с особенностями модульной организации. Единство морфогенетических циклов и процессов репродукции, репродуктивная стратегия, включающая бесполое и вегетативное размножение, обуславливают многообразие способов и типов воспроизведения и размножения, определяющих гетерогенность системы репродукции в целом. Гетерогенность является одним из условий обеспечения надежности [58].

На разных уровнях биологической иерархии выявляются дополнительные структуры и процессы, которые можно рассматривать в качестве резервных (табл. 7). Основным процессом, обеспечивающим рекомбинацию генетического материала, является гаметогамия [129], которая стала самой распространенной формой полового процесса. Она стала практически единственным вариантом для унитарных организмов. У модульных существуют другие варианты, а сам половой процесс может быть представлен разными формами. Например, у грибов и некоторых водорослей встречаются интересные формы полового процесса, при которых не образуются типичные гаметы, а происходит слияние содержимого гаметангиев, соматических клеток [см. 45; 64; 65; 158]. Рекомбинация генетического материала осуществляется также в результате парасексуального процесса, соматических мутаций, некоторых вариантов апомиксиса [16; 25; 65 и др.] (табл. 7). Все отмеченные процессы можно рассматривать в качестве вариантов, дублирующих основной процесс рекомбинации генетического материала.

Таблица 7

Примеры основных и дополнительных процессов, связанных с размножением и воспроизведением у модульных организмов

Биологическая задача	Основной процесс	Дополнительные	
		связанные с половым процессом	не связанные с половым процессом
Рекомбинация генетического материала	гаметогамия	конъюгация гаметангиогамия соматогамия монозиготическая кливажная эмбриония	парасексуальный процесс, вегетативная гибридизация, соматические мутации, митотический кроссингвер, некоторые формы диплоспории
Воспроизведение	эмбриогенез	некоторые варианты полиэмбрионии	эмбриоидогенез, гемморизогенез, бластогенез, соматический эмбриогенез
Размножение	репродукция, сопряженная с рекомбинацией генетического материала	некоторые варианты полиэмбрионии	варианты вегетативного и бесполого размножения, формирование дополнительных генераций

Поколения, обеспечивающие бесполое и половое размножение, играют разную роль в эволюционных процессах [126; 227]. Существование в цикле развития гаплоидных форм способствует более жесткому отбору, т.к. в этом случае новый наследуемый признак проявляется сразу или полностью

элиминируется. С позиции естественного отбора гаметофит выполняет «оздоравливающую», «санитарную» функцию [227, с. 168]. Ускорение процессов отбора способствует в конечном итоге повышению уровня надежности биологических систем видового ранга.

Связанные с репродукцией резервные структуры и процессы у модульных организмов выявляются на разных уровнях биологической иерархии (табл. 8). Морфогенетические и репродуктивные процессы обеспечивают стволовые клетки. Самовозобновляющийся резерв этих клеток — основа эффективной репродукции. Широкое распространение вегетативного размножения у модульных организмов позволяет рассматривать описанные в меристемах растений структуры в качестве потенциального резерва, обеспечивающего непрерывность морфогенеза и репродукции [12] (табл. 8).

Таблица 8
Некоторые варианты связанных с репродукцией резервных структур и процессов на разных уровнях биологической иерархии

Уровень структурной организации	Структуры	Процессы
Клеточный	стволовые клетки и их аналоги	дедифференциация, пролиферация, самовозобновление стволовых клеток, трансдифференциация, партеногенез
Тканевый	«dormant meristem» «quiescent centre» «méristème d'attente»	гемморизогенез, эмбриоидогенез, переключение программы развития
Организменный	эмбриониды, соматические зародыши, спящие почки	бластогенез, соматический эмбриогенез, эмбриоидогенез, гемморизогенез
	бесполое поколение, дополнительные генерации	спорогенез, варианты деления и почкования, образование разных генераций бесполок поколений
Популяционный	особи гетерогенного потомства	полиэмбриония, апомиксис

В качестве дублирующих и резервных вариантов репродукции выступают неполные модели развития с сокращенными жизненными циклами. Их основой стали явления апоспории, апомиксиса (табл. 7). Они известны в разных систематических группах растений и животных. Примеры партеногенеза можно обнаружить у бурых, красных, харовых водорослей [25; 35; 51; 164 и др.]. Апоспория отмечена у полушников [207], равноспоровых папоротников [195]. У разноспоровых папоротников выявлен партеногенез [195]. У растений и животных известны разные варианты полиэмбриония, вивипария, апомиксис.

Разнообразные варианты морфогенеза и образующиеся на их основе

структуры формируют систему резервов на организменном уровне (табл. 8). Компоненты сложных жизненных циклов разных модульных объектов обеспечивают высокую эффективность репродуктивных процессов. Возможна оценка относительного объема возрастающего на каждом этапе жизненного цикла числа репродуктивных единиц [126]. У паразитических организмов может существенно увеличиваться общее число поколений (генераций) (табл. 8).

Эффективность репродуктивных систем организмов, размножающихся с помощью спор, связана с полифункциональностью спор. М.М. Лодкина отмечает 5 основных функций. Среди них: размножение, воспроизведение, расселение, защитная функция, перенесение неблагоприятных условий [126]. Преобразования жизненных циклов, связанные с разными вариантами эмбрионизации, могут приводить к уменьшению числа выполняемых функций, часть из которых переходит к определенному поколению жизненного цикла.

Надежность биологической организации на популяционном уровне обеспечивает гетерогенность образуемого потомства (табл. 8). Она также базируется на многообразии типов и способов размножения и воспроизведения. Особенно высокий уровень гетерогенности наблюдается при регулярном апомиксисе, полиэмбрионии [16].

Многообразие моделей развития, дублирующих процессов и структур выявляется на разных уровнях биологической иерархии (табл. 8) и формирует сложную систему резервных механизмов. Компоненты этой системы представляют разные варианты «холодного» резервирования в понимании Б.А. Старостина и Д.М. Гродзинского [58–60; 143; 190; 191].

Наличие разных вариантов бесполого и вегетативного размножения дает широкий спектр репродуктивных стратегий, отличающихся соотносительной ролью основных типов размножения. Кроме широко распространенной стратегии, сочетающей половое воспроизведение и бесполое размножение, сформировались варианты, при которых исключается один из этих типов репродукции. Например, в разных группах растений и грибов есть представители, у которых половое воспроизведение оказалось полностью утраченным. Бесполоая репродукция с помощью спор и варианты вегетативного размножения стали основными или единственными в некоторых группах водорослей, грибов, высших растений [25; 53; 54]. Микологи нередко выделяют группу анаморфных грибов, у которых не известен половой процесс [25; 45]. Разнообразие стратегий обеспечивает надежность систем ценотического уровня.

Специфика путей и способов повышения надежности репродуктивных систем у модульных объектов проявляется также в особенностях реализации основных модусов трансформации жизненных циклов. Одна группа преобразований направлена на увеличение потенциальной продуктивности (репродуктивного усилия) и формировании избыточного резерва образующихся потомков. В рамках этого направления формировались дополнительные генерации (поколения) у паразитических

форм, происходило увеличение роли разных вариантов бесполого размножения.

Другое направление модификации жизненных циклов было сопряжено с преобразованиями, направленными на повышение вероятности выживания потомков. Этот модус представлен различными вариантами эмбрионизации, в ходе которой утрачивали самостоятельность отдельные поколения жизненного цикла, связанные с разными вариантами размножения и воспроизведения. Сопряжение онтогенеза основного и подчиненного поколения, обеспечивающего репродукцию и воспроизведение, повышает вероятность выживания последнего. В качестве одного из вариантов можно рассматривать и переход к вивипарии.

Таким образом, многие процессы и структуры связанные с репродукцией у модульных организмов выступают в качестве дублирующих, обеспечивая сложную систему резервов. Резервирование в большинстве случаев является «холодным». Дополнительные структуры и процессы направлены на предотвращение «отказов» системы при воздействии разных факторов. Модульная организация обуславливает преобладание иного, по сравнению с унитарными объектами, характера резервных структур и процессов.

Модульная организация как модельный объект в репродуктивной биологии

Выявленная специфика репродуктивных систем модульных организмов сопряжена с открытым ростом, который предполагает относительно простой эмбриогенез и морфогенез. Эти признаки коррелируют с общим уровнем организации живой системы. Среди грибов и водорослей можно отметить различные унитарные одноклеточные организмы и представителей со слабо дифференцированным телом, модульная или унитарная организация которых выражена недостаточно четко. Их репродуктивные системы обнаруживают некоторое сходство с системами репродукции модульных организмов. Некоторые варианты бесполого и вегетативного размножения можно обнаружить у унитарных животных при относительно невысоком уровне дифференциации и специализации. Все это свидетельствует о том, что рассмотренные особенности репродуктивных систем модульных организмов коррелируют также с общим уровнем организации. Например, проведенные исследования пока не позволили выявить существенных различий в функционировании стволовых клеток у колониальных беспозвоночных и представителей типа Plathelminthes, являющихся унитарными организмами. У одноклеточных беспозвоночных отмечен даже крайне редкий для животных вариант жизненного цикла с чередованием поколений [170; 171]. Материалы по сравнительному изучению модульных и унитарных объектов могут быть полезны для развития системного анализа биологических объектов и подходов к определению их относительного уровня организации, которые имеют большое значение для понимания общих принципов организации биологических систем [19].

Значительный интерес представляет анализ репродуктивных процессов в таксономических группах из разных царств живых существ. Он позволит выяснить степень обусловленности специфики репродуктивных процессов и структур, характерных для представителей царств, своеобразием биологии, экологии, типа питания и преобладающим типом организации. Некоторые специфические для царств признаки (табл. 9) связаны в большей степени со структурными и биологическими особенностями. Другие характеристики являются следствием преобладания одного из типов организации — модульного или унитарного. Например, неподвижность стволовых клеток растений (табл. 9) обусловлена наличием клеточной оболочки, а широкое распространение вариантов бесполого размножения и жизненных циклов со сменой поколений в большей степени сопряжено с преобладанием модульной организации.

Значительное таксономическое, структурное, биоморфологическое разнообразие модульных организмов позволяет подбирать модельные объекты разного уровня организации, степени целостности [149]. Для унитарного типа организации характерен также широкий спектр биологических объектов. Целесообразно сопоставлять модульные и унитарные организмы, сходные по относительному уровню организации. Репродуктивные процессы взаимосвязаны с морфогенетическими циклами, поэтому дальнейшее развитие репродуктивной биологии модульных организмов должно базироваться на анализе механизмов морфогенеза [22].

Необходим сопряженный анализ разнообразия эмбриональных процессов и начальных этапов морфогенеза в разных царствах модульных организмов. Такой анализ актуален не только для объектов с достаточно сложной структурно-функциональной дифференциацией, но и для вариантов с относительно простым морфогенезом. Выяснение характера взаимосвязи различных процессов, сопряженных с размножением, будет способствовать разработке адекватной терминологии, позволит исключить разнообразные дублирующие термины, появившиеся в зоологии, ботанике и микологии.

Нуждаются в более детальном изучении морфогенетические процессы грибов и лишайников [194; 246; 252; 270 и др.]. Большой интерес представляет выявление у них аналогов стволовых клеток и анализ механизмов их функционирования, оценка уровня тотипотентности клеток грибов.

Специальный интерес представляет сравнительный анализ репродуктивных систем паразитических организмов из разных царств живых существ. На примере паразитических растений и животных показаны существенные преобразования онтогенеза и процессов репродукции [94–96; 199]. У паразитических животных возможны очень глубокие изменения организации. Они могут привести к появлению открытых ростовых систем, которые в разной степени сходны с модульными организмами. Такие примеры есть среди корнеголовых ракообразных, ленточных гельминтов [3; 20; 94; 101–104; 109; 249].

Сопряженный анализ разнообразия жизненных циклов и процессов индивидуального развития в разных группах растений, животных, грибов будет

способствовать уточнению вариантов интерпретации сложных жизненных циклов.

Таблица 9

Некоторые особенности репродуктивной биологии представителей разных царств живых существ

Характеристики	Plantae	Fungi	Animalia
Особенности стволовых клеток и их аналогов	неподвижны	неподвижны	способны к перемещению
Уровень тотипотентности клеток	возможно развитие организма из одной клетки	возможно развитие организма из одной клетки	для развития организма необходима группа неспециализированных клеток
Типы мейотической редукции	зиготическая, спорическая, гаметическая, соматическая	зиготическая, спорическая, гаметическая	гаметическая
Варианты полового процесса	гаметогамия, конъюгация	гаметогамия, гаметангиогамия, соматогамия	гаметогамия
Преобладающий вариант бесполого размножения	спорами	спорами	бластогенез
Сложные жизненные циклы со сменой поколений	встречаются часто	встречаются часто	не характерны

Раздел репродуктивной биологии, связанный с анализом жизненных циклов, предполагает изучение поколений и других элементов жизненных циклов с позиций разных аспектов биологических исследований. По крайней мере можно выделить три основных аспекта анализа — эволюционный (генетический), типологический (структурный) и биоморфологический. В рамках структурного подхода можно рассматривать и цитологический, позволяющий учитывать характер смены ядерных фаз. В большинстве случаев поколения жизненного цикла отличаются по многим структурно-биологическим особенностям, которые связаны с разными аспектами анализа живых систем. Определенные сложности терминологического характера возникают в случаях, при которых поколения отличаются только по одному или двум критериям (см. табл. 3). Разные аспекты анализа в этих случаях являются дополнительными. Корректность описаний в сложных ситуациях может быть повышена благодаря одновременному использованию разных подходов, которые можно рассматривать как комплементарные модели. Использование концепции комплементарных моделей было предложено в некоторых разделах ботаники, где корректное описание структур сопряжено с большими методическими трудностями [116; 155].

Развитие репродуктивной биологии модульных организмов будет способствовать совершенствованию понятийного аппарата, более глубокому пониманию общих механизмов формирования репродуктивных процессов при разном типе организации. Выявление специфики типов и способов размножения в разных царствах живых организмов позволит выяснить характер их обусловленности особенностями биологии и экологии этих групп.

Заключение

Открытый рост многоклеточных модульных организмов поддерживается благодаря самовозобновляющемуся резерву стволовых клеток, высокой тотипотентности клеток. Циклический морфогенез определяет блочный характер онтогенеза, его поливариантность. Открытые ростовые системы обеспечивают единство процессов эмбриогенеза, морфогенеза, репродукции, регенерации, значительное разнообразие жизненных циклов, многочисленные варианты сложных циклов с чередованием поколений и являются основой репродуктивных стратегий, включающих вегетативное и бесполое размножение.

Противоречивость понятийного аппарата, используемого при описании процессов репродукции модульных организмов, имеет онтологическую обусловленность. Слабая отграниченность эмбрионального периода создает методические трудности. Значительное разнообразие вариантов изменения основных структурно-биологических характеристик, сопряженных с чередованием форм развития и ядерных фаз, обуславливает нечеткость терминов и понятий, противоречивые интерпретации процессов и явлений.

Жизненные циклы модульных организмов характеризуются большим разнообразием и являются основой для формирования широкого спектра способов и типов воспроизведения и размножения. Разные варианты циклов со сменой поколений возникли благодаря особой роли бесполого и вегетативного размножения у модульных организмов.

Поливариантность развития проявляется на всех уровнях структурной иерархии. Многообразие способов и типов воспроизведения и размножения возникло на основе разных вариантов морфогенеза. Их единство у многоклеточных организмов обеспечивается функционированием стволовых клеток.

Спектры разных способов и типов размножения и воспроизведения формируют систему резервных путей обеспечения надежности репродукции. Разнообразие дополнительных дублирующих структур и процессов выявляется на всех уровнях биологической иерархии. Благодаря дублирующим структурам и процессам реализуется поливариантность развития, обеспечивается надежность функционирования репродуктивных систем.

Модульная организация является удобным модельным объектом в исследованиях, связанных с разными аспектами репродуктивной биологии.

разных группах модульных организмов и сопоставление модульных и унитарных объектов.

Автор благодарит Л.Е. Гатцуку, Л.М. Шафранову, Н.Н. Марфенина за обсуждение вопросов, связанных с анализом модульной организации, глубоко признателен Т.Б. Батыгиной и сотрудникам Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН за развитие интереса к изучению процессов репродукции, И.В. Рудскому за конструктивные замечания и обсуждение материала.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абрамов И.И., Абрамова А.Л.* Класс Листостебельные мхи, или Мхи, или Бриопсиды (Bryopsida, или Musci) // Жизнь растений. Т. 4: Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. М., 1978. С. 75–96.
2. *Абрикосов Г.Г.* Класс Мшанки (Bryozoa) // Жизнь животных. 2-е изд., перераб. Т. 1. М., 1987. С. 408–415.
3. *Ахмадиева А.В.* Морфофункциональное исследование стволовых клеток беспозвоночных животных с репродуктивной стратегией, включающей бесполое размножение: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2008.
4. *Ахмадиева А.В., Шукалюк А.И., Александрова Я.Н., Исаева В.В.* Стволовые клетки в бесполом размножении колониальной асцидии *Botryllus tuberatus* (Tunicata: Ascidiacea) // Биология моря. 2007. Т. 33, № 3. С. 217–222.
5. *Батыгин Н.Ф.* Системы надежности в онтогенезе высших растений // Системы надежности клетки. Киев, 1977. С. 136–144.
6. *Батыгин Н.Ф.* Онтогенез высших растений. М., 1986.
7. *Батыгина Т.Б.* Эмбриологические основы пластичности и адаптивные возможности систем репродукции цветковых растений // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению: Материалы конф. БИН РАН и ЗИН РАН, 14–15 фев. и 14–15 мая 1990 г. Ленинград (Санкт-Петербург). СПб., 1993. С. 201–211.
8. *Батыгина Т.Б.* Семязачаток и семя с позиции надежности биологических систем // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. Т. 1: Генеративные органы цветка. СПб., 1994. С. 263–266.
9. *Батыгина Т.Б.* Эмбриогенез и морфогенез половых и соматических зародышей // Физиология растений. 1999. Т. 46. С. 884 – 896.
10. *Батыгина Т.Б.* Воспроизведение, размножение и возобновление // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб., 2000а. С. 35–39.
11. *Батыгина Т.Б.* Эмбриоидогения – новый тип вегетативного размножения // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб., 2000б. С. 334–350.
12. *Батыгина Т.Б.* Введение // Биология развития: морфогенез репродуктивных структур и роль соматических, стволовых клеток в онтогенезе и эволюции: Материалы Междунар. конф. посвящ. 50-летнему юбилею Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН (13–16 декабря 2010 г.). М., 2010а. С. 3–11.
13. *Батыгина Т.Б.* Нетрадиционные представления о типах и способах репродукции. Феномен эмбриоидогении, новая категория вегетативного размножения цветковых растений // Биология развития: морфогенез

репродуктивных структур и роль соматических, стволовых клеток в онтогенезе и эволюции: Материалы Междунар. конф. посвящ. 50-летию юбилею Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН (13–16 декабря 2010 г.). М., 2010б. С. 26–32.

14. Батыгина Т.Б., Брагина Е.А., Ересковский А.В., Островский А.Н. Живорождение у растений и животных: беспозвоночных и низших хордовых. СПб., 2006.

15. Батыгина Т.Б., Васильева В.Е. Размножение растений. СПб., 2002.

16. Батыгина Т.Б., Виноградова Г.Ю. Феномен полиэмбрионии. Генетическая гетерогенность семян // Онтогенез. 2007. Т. 38, № 3. С. 166–191.

17. Батыгина Т.Б., Захарова А.А. Параллели в развитии полового и соматического зародышей // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. Т. 2: Семя. СПб., 1997. С. 635–648.

18. Батыгина Т.Б., Рудский И.В. Роль стволовых клеток в морфогенезе растений // Докл. АН. 2006. Т. 410. С. 702–704.

19. Беклемышев В.Н. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964а. Т. 69, вып. 2. С. 22–38.

20. Беклемышев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1964б.

21. Белоусов Л.В. Проблема эмбрионального формообразования. М., 1971.

22. Белоусов Л.В. Параметрическая система гидроидов *Thecaphora* и возможные способы регуляции их видовых различий // Журн. общ. биологии. 1975. Т. 36. С. 654–662.

23. Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии формообразования. М., 1993. 304 с.

24. Белоусов Л.В. Параметрические модели онтогенетических разнообразий // Онтогенез. 2010. Т. 41, № 5. С. 325–331.

25. Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. Ботаника: в 4 т. Т. 1–2: Водоросли и грибы. М., 2006. (Высш. проф. образование).

26. Бертуланфи Л. Общая теория систем – обзор проблем и результатов // Системные исследования: Ежегодник-1969. М., 1969. С. 30–54.

27. Билай В.И., Элланская И.А. Экспериментальный морфогенез грибов // Микология и фитопатология. 1972. Т. 6, вып. 3. С. 193–200.

28. Биологический энциклопедический словарь / Гл. ред. М.С. Гиляров; редкол. А.А. Баев, Г.Г. Винберг, Г.А. Заварзин и др. 2-е изд., испр. М., 1995.

29. Бондарцева М.А. Семейство Пориевые (Poriaceae) // Мир растений. 2-е изд., перераб. Т. 2: Грибы. М., 1991. С. 228–238.

30. Брагина Е.А., Батыгина Т.Б. Феномен живорождения в системе репродукции растений // Биология развития: морфогенез репродуктивных структур и роль соматических, стволовых клеток в онтогенезе и эволюции: Материалы Междунар. конф. посвящ. 50-летию юбилею Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН (13–16 декабря 2010 г.). М., 2010. С. 36–39.

31. Бриан П. Бластогенез и гаметогенез // Происхождение и развитие половых клеток в онтогенезе позвоночных и некоторых групп беспозвоночных / Под ред. П.Г. Светлова. Л., 1968. С. 17–67.

32. Бэр К. Об открытии профессором Вагнером бесполого размножения личинок // Записки Императорской академии наук. Т. 10. Приложение № 1. СПб., 1866.

33. *Виноградова К.Л.* О систематическом положении и филогенезе порядка Siphonocladales (Chlorophyta) // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 10. С. 1232–1239.
34. *Виноградова К.Л.* Циклы развития Chlorophyta и некоторые вопросы их эволюции // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 8. С. 1041–1048.
35. *Виноградова К.Л.* Отдел Красные водоросли (Rhodophyta) // Жизнь растений. Т. 3: Водоросли и лишайники. М., 1977. С. 192–250.
36. *Виноградова К.Л.* Проблема жизненных форм у морских бентосных водорослей // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 4. С. 454–461.
37. *Виноградова Н.Г.* Подтип Оболочники, или Личиночнордовые (Tunicata, или Urochordata) // Жизнь животных. 2-е изд., перераб. Т. 1. М., 1987. С. 256–285.
38. *Винограй Э.Г.* Основы общей теории систем: Науч. моногр. / Науч. ред. В.А. Дмитриенко. Кемерово, 1993.
39. *Воробьева Э.И.* Морфологические основы динамической устойчивости // Современные проблемы эволюционной морфологии. М., 1988. С. 4–28.
40. *Воробьева Э.И.* Проблема целостности организма и ее перспективы // Изв. РАН. Сер. биол. 2006. № 5. С. 530 – 540.
41. *Воробьева Э.И.* Современная эволюционная биология развития: механический и молекулярно-генетический или фенотипический подходы? // Онтогенез. 2010а. Т. 41, № 5. С. 332–339.
42. *Воробьева Э.И.* Evo-Devo и концепция эволюции онтогенеза у И.И. Шмальгаузена // Изв. РАН. Сер. биол. 2010б. № 2. С. 141–148.
43. *Гарибова Л.В.* Группа порядков Гименомицеты // Мир растений. 2-е изд., перераб. Т. 2: Грибы. М., 1991. С. 221–225.
44. *Гарибова Л.В.* Обзор и анализ современных систем грибов. Петрозаводск, 1999.
45. *Гарибова Л.В., Лекомцева С.Н.* Основы микологии: Морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов. М., 2005.
46. *Гатцук Л.Е.* Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9, № 25 (85). С. 29–41.
47. *Генкель П.А.* К познанию вивипарии в растительном мире // Журн. общ. биологии. 1979. Т. 40, № 1. С. 60–66.
48. *Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэф Р.А.* Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. 1997. Т. 28, № 5. С. 325–343.
49. *Гиляров М.С.* Закономерности и направления филогенеза // Журн. общ. биологии. 1970. Т. 31, № 2. С. 179–188.
50. *Голлербах М.М.* О некоторых принципиальных вопросах в понимании цикла развития водорослей // Тез. докл. делегат. совещ. Всесоюз. ботан. о-ва (28 янв.–1 фев. 1951 г.). М.; Л., 1951. Т. 4. С. 20–26.
51. *Голлербах М.М.* Отдел харовые водоросли (Charophyta) // Жизнь растений. Т. 3: Водоросли и лишайники. М., 1977. С. 338–350.
52. *Голлербах М.М., Матвиенко А.М., Виноградова К.Л., Рудина Л.А., Мордвинцева Г.М.* Отдел зеленые водоросли (Chlorophyta) // Жизнь растений. Т. 3: Водоросли и лишайники. М., 1977. С. 266–337.
53. *Горбунова Н.П.* Альгология. М., 1991.
54. *Горленко М.В.* Общая характеристика грибов // Мир растений. 2-е изд., перераб. Т. 2: Грибы. М., 1991. С. 15–22.
55. *Горовой Л.Ф.* Онтогенетический метод филогенетических

- исследований высших базидиомицетов: преимущества и ограничения // Филогения низших растений: Материалы VI Московского совещ. по филогении растений. М., 1981. С. 25–28.
56. Горский Ю.М. Основы гомеостатики: Гармония и дисгармония живых, природных, социальных и искусственных систем. Иркутск, 1998.
57. Горшков В.Г. Физические и биологические основы устойчивости жизни. М., 1995.
58. Гродзинский Д.М. Системы надежности растительных организмов // Системы надежности клетки. Киев, 1977. С. 17–29.
59. Гродзинский Д.М. Надежность растительных систем. Киев, 1983.
60. Гродзинский Д.М., Войтенко В.П., Кутлахмедов Ю.А., Кольтовер В.К. Надежность и старение биологических систем. Киев, 1987.
61. Дондуа А.К. Биология развития. Т. 1: Начала сравнительной эмбриологии. СПб., 2005.
62. Дондуа А.К. Биология развития. Т. 2: Клеточные и молекулярные аспекты индивидуального развития. СПб., 2005.
63. Дорфман А.Г., Северцов А.С. Система эквивинальных путей онтогенеза и ее применение в ходе эволюции // Эволюционные идеи в биологии. Т. 85, вып. 1. Л., 1984. С. 71–86.
64. Дьяков Ю.Т. Популяционная биология и эволюция грибов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109, вып. 6. С. 106–111.
65. Дьяков Ю.Т., Шнырева А.В., Сергеев А.Ю. Введение в генетику грибов. М., 2005.
66. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь: 2-е изд., испр. и доп. М., 2005.
67. Жукова Л.А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 3. С. 361–374.
68. Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 3. С. 169–176.
69. Захаров В.М. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. 2001. № 3. С. 164–168.
70. Захваткин А.А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М., 1949.
71. Зитте П., Вайлер Э.В., Кадерайт Й.В., Брезенски А., Кернер К.; на основе учебника Э. Страсбургера. Ботаника: учебник для вузов. Т. 3: Эволюция и систематика / Под ред. А. К. Тимонина, И.И. Сидоровой. М., 2007.
72. Змитрович И.В. К вопросу о происхождении высших грибов: флоридейная гипотеза // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62, № 4. С. 296–314.
73. Иванов В.Б. Клеточные основы роста растений. М., 1974.
74. Иванов В.Б. Особенности организации пролиферации клеток в растениях в связи с проблемой стволовых клеток // Цитология. 1986. Т. 28. С. 295–302.
75. Иванов В.Б. Пролиферация клеток в растениях. М., 1987.
76. Иванов В.Б. Проблема стволовых клеток у растений // Онтогенез. 2003. Т. 34, № 4. С. 253–261.
77. Иванов В.Б. Меристема как самоорганизующаяся система: Поддержание и ограничение пролиферации клеток // Физиология растений. 2004. Т. 51, № 6. С. 926–941.

78. *Иванова-Казас О.М.* Бесполое размножение асцидии *Distaplia unigermis*. 1. Почкование зародыша и личинки // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1965. Вып. 3., № 15. С. 44-59.
79. *Иванова-Казас О.М.* Бластогенез и эмбриогенез // Зоол. журн. 1976. Т. 55, вып.2. С. 172-182.
80. *Иванова-Казас О.М.* Бесполое размножение животных. Л., 1977а.
81. *Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Трохофорные, щупальцевые, щетинкочелюстные, погонофоры. М., 1977б.
82. *Иванова-Казас О.М.* Сравнительная эмбриология беспозвоночных животных: Низшие хордовые. М., 1978.
83. *Иванова-Казас О.М.* О некоторых спорных вопросах эволюционной эмбриологии // Эволюционные идеи в биологии. Т. 85, вып. 1. Л., 1984. С. 44-56.
84. *Иванова-Казас О.М.* Анализ личиночного развития Tentaculata. 2. Личинки Bryozoa // Зоол. журн. 1986. Т. 65, вып. 10. С. 1445-1456.
85. *Иванова-Казас О.М.* Закон онтогенетической дивергенции К. Бэра // Онтогенез. 1992. Т. 23, № 2. С. 175-179.
86. *Иванова-Казас О.М.* Эволюционная эмбриология животных. СПб., 1995.
87. *Иванова-Казас О.М.* Бластогенез, кормогенез и эволюция // Биология моря. 1996. Т. 22, № 5. С. 285-294.
88. *Иванова-Казас О.М.* Стратегия, тактика и эволюция онтогенеза // Онтогенез. 1997. Т. 28, № 1. С. 31-40.
89. *Иванова-Казас О.М., Кричинская Е.Б.* Курс сравнительной эмбриологии беспозвоночных животных. Л., 1988.
90. *Исаева В.В.* Клетки в морфогенезе. М., 1994.
91. *Исаева В.В.* Разнообразие онтогенезов у животных с бесполом размножением и пластичность раннего развития // Онтогенез. 2010. Т. 41, № 5. С. 340-352.
92. *Исаева В.В., Ахмадиева А.В., Александрова Я.Н., Шукалюк А.И.* Морфофункциональная организация стволовых резервных клеток, обеспечивающих бесполое размножение беспозвоночных животных // Онтогенез. 2009. Т. 40, № 2. С. 83-96.
93. *Исаева В.В., Батыгина Т.Б.* Сходство и различия стволовых клеток растений и животных // Биология развития: морфогенез репродуктивных структур и роль соматических, стволовых клеток в онтогенезе и эволюции: Материалы Междунар. конф. посвящ. 50-летию юбилею Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН (13-16 декабря 2010 г.). М., 2010. С. 64-66.
94. *Исаева В.В., Шукалюк А.И.* Колониальные корнеголовые ракообразные (Crustacea: Rhizosiphonophora): бесполое размножение, стволовые клетки, репродуктивная стратегия. М., 2007.
95. *Исаева В.В., Шукалюк А.И., Ахмадиева А.В.* Стволовые клетки беспозвоночных животных с репродуктивной стратегией, включающей бесполое размножение // Биология моря. 2007. Т. 33, № 1. С. 3-10.
96. *Исаева В.В., Шукалюк А.И., Ахмадиева А.В.* Бесполое размножение и репродуктивная стратегия колониальных представителей корнеголовых ракообразных (Cirrhipedia: Rhizosiphonophora) // Зоол. журн. 2008. Т. 87, № 3. С. 268-279.
97. *Каратыгин И.В.* Головневые грибы: онтогенез и филогенез. Л., 1981.
98. *Каратыгин И.В.* Козволюция грибов и растений. СПб., 1993.

99. Камнев А.Н. Структура и функции бурых водорослей. М., 1989.
100. Камшилов М.М. Онтогенез и эволюция // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 168 – 187.
101. Касьянов В.Л., Корн О.М., Рыбаков А.В. Репродуктивная стратегия усонюгих ракообразных. 1. Половой диморфизм, репродуктивная система, гаметогенез // Биология моря. 1997а. Т. 23, № 5. С. 263–274.
102. Касьянов В.Л., Корн О.М., Рыбаков А.В. Репродуктивная стратегия усонюгих ракообразных. 2. Бесполое размножение, плодовитость, репродуктивные циклы // Биология моря. 1997б. Т. 23, № 6. С. 337–344.
103. Касьянов В.Л., Корн О.М., Рыбаков А.В. Репродуктивная стратегия усонюгих ракообразных. 3. Эмбриональное развитие и ранние личинки // Биология моря. 1998. Т. 24, № 5. С. 269–277.
104. Касьянов В.Л., Корн О.М., Рыбаков А.В. Репродуктивная стратегия усонюгих ракообразных. 4. Циприсовидные личинки, метаморфоз, оседание // Биология моря. 1999. Т. 25, № 1. С. 3–12.
105. Козо-Полянский Б.М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937.
106. Козо-Полянский Б.М. Современное состояние проблемы чередования поколений у высших растений // Тез. докл. делегат. совещ. Всесоюз. ботан. о-ва, 28 янв.–1 фев. 1951 г. М.; Л., 1951. Т. 4. С. 3–17.
107. Колесник Ю.А. Цикличность биологических процессов и роль порождающих их факторов среды. Владивосток, 1997.
108. Кольтовер В.К. Теория надежности, супероксидные радикалы и старение // Успехи соврем. биологии. 1983. Т. 96, № 1. С. 85–100.
109. Корн О.М., Шукалюк А.И., Трофимова А.А., Исаева В.В. Репродуктивная стратегия жизненного цикла корнеголового ракообразного *Polyascus (Sacculina polygenea)* (Crustacea: Cirripedia) // Биология моря. 2004. Т. 30, № 4. С. 380–392.
110. Короткова Г.П. Морфогенетические регуляции, их эволюция и классификация // Тр. Ленингр. о-ва естествоиспыт. 1972. Т. 78, вып. 4. С. 43–73.
111. Короткова Г.П. Происхождение и эволюция онтогенеза. Л., 1979.
112. Короткова Г.П., Токин Б.П. Явления дифференциации и дедифференциации в ходе полового и соматического эмбриогенеза // Дифференцирование в процессе регенерации. М., 1973. С. 14–33.
113. Корочкин Л.И. Биология индивидуального развития. М., 2002.
114. Корчагина Н.М., Бакаленко Н.И., Кулакова М.А. Нох-кластер и эволюция морфогенезов // Онтогенез. 2010. Т. 41, № 5. С. 353–363.
115. Кузнецова Т.В. О комплементарных подходах в морфологии соцветий // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 12. С. 7–24.
116. 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.
117. Левин Г.Г. Чередование поколений, цикл развития и онтогенез растений // Ботан. журн. 1959. Т. 44, № 7. С. 943–953.
118. Левин Г.Г. Проблемы индивидуальности у растений // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 3. С. 432–447.
119. Левин Г.Г. Жизненные циклы растений, их связи и эволюция // Ботан. журн. 1963. Т. 48, № 7. С. 1039–1059.

120. Левина Р.Е. К пониманию смены поколений высших растений в свете теории стадийного развития // Журн. общ. биологии. 1949. Т. 10, № 4. С. 321–324.
121. Левина Р.Е. Многообразие и эволюция форм размножения растений. 1964. 2-е изд., испр.
122. Левина Р.Е. О соотношении морфогенеза и филогенеза в процессе эволюции // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 89–99.
123. Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений: обзор проблем. М., 1981.
124. Левченко В.Ф. Гипотеза эмбриосферы как парадигма, объединяющая разные разделы биологии // Изв. РАН. Сер. биол. 1993. № 2. С. 317–320.
125. Левушкин С.И., Шилов И.А. Общая зоология. М., 1994.
126. Лодкина М.М. Значение спорогенеза на разных этапах эволюции растений // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 7. С. 132–149.
127. Лодкина М.М. Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 2. С. 239–253.
128. Малецкий С.И. Эпигенетические и синергетические формы наследования репродуктивных признаков у покрытосеменных растений // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65, № 2. С. 116–135.
129. Малецкий С.И., Колодяжная Я.С. Генетическая изменчивость в популяциях соматических клеток и ее влияние на репродуктивные признаки у покрытосеменных растений // Успехи соврем. биологии. 1999. Т. 119, № 2. С. 128–143.
130. Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. М., 1993а.
131. Марфенин Н.Н. Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб., 1993б.
132. Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 6–17.
133. Марфенин Н.Н. Децентрализованная саморегуляция целостности колониальных организмов // Журн. общ. биологии. 2002. Т. 63, № 1. С. 26–39.
134. Марфенин Н.Н. Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9, № 25 (85). С. 147–161.
135. Марфенин Н.Н., Косевич И.А. Морфогенетическая эволюция строения колонии у гидроидов // Материалы X науч. конф. Беломорской биостанции МГУ. М., 2006. С. 118–124.
136. Матвиенко А.М. Отдел золотистые водоросли (Chrysophyta) // Жизнь растений. Т. 3: Водоросли и лишайники. М., 1977. С. 100–111.
137. Месарович М.Д. Теория систем и биология: точка зрения теоретика // Системные исследования: Ежегодник-1970. М., 1970. С. 137–164.
138. Михалевич В.И. Тип Foraminifera // Протисты: Руководство по зоологии. СПб., 2000. Ч. 1. С. 623–628.
139. Мясоедов С.В. Явления размножения и пола в органическом мире. Томск, 1935.
140. Наумов Д.В. Гидроиды и гидромедузы. М.; Л., 1960.
141. Наумов Д.В., Пастернак Ф.А., Гинецинская Т.А. Тип Кишечнополостные (Coelenterata), или Стрекающие (Cnidaria) // Жизнь животных. 2-е изд., перераб. Т. 1. М., 1987. С. 154–227.

142. *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.

143. *Нотов А.А.* О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 1. С. 60–79.

144. *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 теоретической морфологии растений «Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений» (Санкт-Петербург, 31 янв.–3 фев. 2001 г.). СПб., 2001. С. 119–128.

145. *Нотов А.А.* Синергетический аспект индивидуального развития модульных организмов // Идеи синергетики в естественных науках: Материалы I Междунар. междисциплинар. науч. семинара памяти чл.-корр. РАН С.П. Курдюмова, 15–17 апр. 2005 г., г. Тверь. Тверь, 2005. С. 82–83.

146. *Нотов А.А.* Репродукция и воспроизведение у модульных организмов с позиций синергетики // Идеи синергетики в естественных науках: Материалы Междунар. междисциплинар. науч. конф., 20–23 апр. 2006 г., г. Тверь. Тверь, 2006. С. 196–198.

147. *Нотов А.А.* Модульные организмы как объекты исследования в систематике и морфологии // Карл Линней в России. СПб., 2007а. С. 187–189. (Философский век: Альманах; Вып. 33).

148. *Нотов А.А.* Синергетический аспект репродукции и воспроизведения модульных организмов // Эмбриология, генетика и биотехнология: Материалы 2-й междунар. Школы молодых ученых (г. Уфа, 3–7 дек. 2007 г.). Уфа, 2007б. С. 89–91.

149. *Нотов А.А.* Модульная организация как модельный объект в биологических исследованиях // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008. Вып. 9, № 25 (85). С. 162–176.

150. *Нотов А.А.* О путях возникновения модульной организации // Збірник наукових праць Луганського національного аграрного університету. Сер. Біологічні науки / Ред. В.Г.Ткаченко. Луганськ, 2009. № 98. С. 87–99.

151. *Нотов А.А.* Пути и способы увеличения надежности репродуктивных систем у модульных организмов // Биология развития: морфогенез репродуктивных структур и роль соматических, стволовых клеток в онтогенезе и эволюции: Материалы Междунар. конф. посвящ. 50-летию юбилею Лаборатории эмбриологии и репродуктивной биологии БИН РАН (13–16 декабря 2010 г.). М., 2010. С. 99–101.

152. *Нухимовский Е.Л.* Основы биоморфологии семенных растений. Т. 1: Теория организации биоморф. М., 1997.

153. *Нухимовский Е.Л.* Основы биоморфологии семенных растений. Т. 2: Габитус и формы роста в организации биоморф. М., 2002.

154. *Озернюк Н.Д.* Разнообразие онтогенезов: иерархия механизмов: Материалы конференции «разнообразие онтогенезов морфологические, физиологические и генетические аспекты» (Москва, 23–24 ноября 2009 г.) // Онтогенез. 2010. Т. 41, № 5. С. 323–324

155. *Окснер А.Н.* Морфология, систематика и географическое распространение. Л., 1974. (Определитель лишайников СССР; Вып. 2).

156. *Пармасто Э.Х.* Порядок Афиллофоровые (Aphyllophorales) // Мир растений. 2-е изд., перераб. Т. 2: Грибы. М., 1991. С. 225–226.
157. *Перестенко Л.П.* Индивидуальное развитие бурых водорослей и онтогенетический принцип построения филогенетических систем // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 7. С. 750–764.
158. *Перестенко Л.П.* Циклы развития Chlorophyta и некоторые вопросы их эволюции // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 8. С. 1041–1048.
159. *Перестенко Л.П.* О жизненных циклах у Rhodophyta // Ботан. журн. 1985. Т. 70, № 6. С. 761–770.
160. *Перестенко Л.П.* Явления параллелизма и дивергентной эволюции у Rhodophyta и их значение для филогенетических построений // Ботан. журн. 1988. Т. 73, № 2. С. 161–171.
161. *Перестенко Л.П.* Проблема жизненных форм у морских бентосных водорослей // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 4. С. 454–462.
162. *Петров Ю.Е.* Смена форм развития и происхождение органов полового размножения у циклоспоровых (фукусовых) водорослей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1963.
163. *Петров Ю.Е.* Основные этапы эволюции циклов развития у водорослей // Проблемы филогении низших растений. М., 1974. С. 30–37.
164. *Петров Ю.Е.* Отдел бурые водоросли (Phaeophyta) // Жизнь растений. Т. 3: Водоросли и лишайники. М., 1977а. С. 143–192.
165. *Петров Ю.Е.* Размножение и циклы развития водорослей // Жизнь растений. Т. 3: Водоросли и лишайники. М., 1977б. С. 38–42.
166. *Петров Ю.Е.* Эволюция циклов развития у водорослей. Л., 1986. (Комаровские чтения; 35).
167. *Погожев И.Б.* Беседы о подобии процессов живых организмов. М., 1999.
168. *Полевой В.В., Саламатина Т.С.* Физиология роста и развития растений. Л., 1991.
169. *Полянский Ю.И.* Жизненный цикл, смена форм развития и чередование ядерных фаз (в связи с некоторыми особенностями этих процессов у водорослей) // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 5. С. 621–628.
170. *Полянский Ю.И.* Подцарство Простейшие, или Одноклеточные (Protozoa) // Жизнь животных. 2-е изд., перераб. Т. 1. М., 1987. С. 40–42.
171. *Полянский Ю.И., Суханова К.М., Карпов С.А.* Общая характеристика протистов // Протисты: Руководство по зоологии. СПб., 2000. Ч. 1. С. 145–190.
172. *Поддубная-Арнольди В.А.* Общая эмбриология покрытосеменных растений. М., 1965.
173. *Полтева Д.Г.* Проблема трансдифференцировки клеток и морфогенезы у гидроидов // Онтогенез. 1996. Т. 27, № 1. С. 17–27.
174. *Пучковский С.В.* Избыточность – универсальное свойство биосистем и факторы их эволюции // Вестн. Удмурт. ун-та. Биология. 1996. Вып. 3. С. 119–130.
175. *Пучковский С.В.* Избыточность жизни. Ижевск, 1998.
176. *Пучковский С.В.* Избыточность живых систем: понятие, определение, формы, адаптивность // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, № 6. С. 642–653.
177. *Пучковский С.В.* Избыточность организации биосистем – основа для биологического прогнозирования // Успехи соврем. биологии. 2000. Т. 120, № 6. С. 550–558.

178. Разумовский О.С. Оптимология. Концепция и становление // Полигнозис. 1998. № 4. С. 3–26.
179. Разумовский О.С. Оптимология. Ч. 1: Общенаучные и философско-методологические основы. Новосибирск, 1999.
180. Рейвн П., Эверт Р., Айкохорн С. Современная ботаника. Т. 1. М., 1990.
181. Реймерс Н.Ф. Популярный биологический словарь. М., 1990.
182. Родионова Г.Б. Жизненные циклы // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб., 2000. С. 69–71.
183. Романовский Ю.Э. Стратегии жизненного цикла: синтез эмпирического и теоретического подходов // Журн. общ. биологии. 1998. Т. 59. № 6. С. 565–585.
184. Рябинин И.А. Надежность и безопасность структурно-сложных систем. СПб., 2000.
185. Серавин Л.Н., Гудков А.В. Амебоидные свойства клеток в процессе раннего морфогенеза и природа возможного протозойного предка Metazoa // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66, № 3. С. 212–223.
186. Серебрякова Т.И., Воронин Н.С., Еленевский А.Г., Батыгина Т.Б., Шорина Н.И., Савиных Н.П. Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. М., 2006.
187. Смит Д.М. Эволюция полового размножения. М., 1981.
188. Скрипчинский В.В. Эволюция онтогенеза растений. М., 1977.
189. Скрипчинский В.В. Эволюция онтогенеза в растительном мире // Эволюция функций в растительном мире. Л., 1985. С. 161–187.
190. Старостин Б.А. Структурные особенности растительного и животного организма // Журн. общ. биологии. 1967. Т. 28, № 5. С. 590–603.
191. Старостин Б.А. Продолжительность жизни растений и ее эволюционное значение // 4-е Моск. совещ. по филогении растений. Т. 1. М., 1971. С. 37–41.
192. Степаньянц С.Д. Сифонофоры морей СССР и северной части Тихого океана. М., 1967.
193. Судаков К.В. Принципы организации функциональных систем организмов // Успехи соврем. биологии. 2006. Т. 126, № 4. С. 426–429.
194. Суетина Ю.Г., Глотов Н.В. Онтогенез и морфогенез кустистого лишайника *Usnea florida* (L.) Weber ex F.H.Wigg. // Онтогенез. 2010. Т. 41, № 1. С. 32–40.
195. Тахтаджян А.Л. Отдел Папоротниковидные (Polypodiophyta): общая характеристика // Жизнь растений. Т. 4: Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. М., 1978а. С. 149–170.
196. Тахтаджян А.Л. Отдел Псилотовидные (Psilotophyta) // Жизнь растений. Т. 4: Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. М., 1978б. С. 125–128.
197. Тахтаджян А.Л. Principia tektologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. 2-е изд., перераб. и доп. СПб., 2001.
198. Терехин А.Т., Будилова Е.В. Эволюция жизненного цикла: модели, основанные на оптимизации распределения энергии // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62, № 4. С. 286–295.
199. Терехин Э.С. О способах, направлениях и эволюционном значении редукции биологических структур // Ботан. журн. 1975. Т. 60, № 10. С. 1401–1412.

200. Терехин Э.С. Проблемы эволюции онтогенеза семенных растений. СПб., 1991.
201. Терехин Э.С. Семя и семенное размножение. СПб., 1996.
202. Терехин Э.С. Репродуктивная биология // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. Т. 3: Системы репродукции. СПб., 2000. С. 21–24.
203. Токин Б.П. Регенерация и соматический эмбриогенез. Л., 1959.
204. Токин Б.П. Бесполое размножение, соматический эмбриогенез и регенерация // Журн. общ. биологии. 1969. Т. 30, № 2. С. 18–32.
205. Токин Б.П. Общая эмбриология. М., 1987.
206. Томилин Б.А. Морфогенез аскомицетов и некоторые вопросы их эволюции // Новости систематики низших растений. Л., 1981. Т. 18. С. 114–130.
207. Филлин В.Р. Класс Полушниковые, или Шильниковые, или Изоэтопсиды (Isoëtopsida) // Жизнь растений. Т. 4: Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. М., 1978. С. 112–122.
208. Хохряков А.П. Основные закономерности эволюции онтогенеза у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1973. Т. 78, вып. 1. С. 59–69.
209. Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск, 1975.
210. Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М., 1981.
211. Хохряков А.П. Растения как модульные организмы // Тр. Междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С. 371–372.
212. Хохряков А.П., Мазуренко М.Т. Генеративизация как один из путей эволюции высших растений // IX Моск. совещ. по филогении растений. М., 1996. С. 148–151.
213. Чайковский Ю.В. Наука о развитии жизни: Опыт теории эволюции. М., 2006.
214. Чайковский Ю.В. Активный связанный мир. М., 2008.
215. Черепанова Н.П. Морфология и размножение грибов. Л., 1981.
216. Чернышев А.В., Исаева В.В., Преснов Е.В. Сравнительный анализ топологической организации Metazoa // Журн. общ. биологии. 2001. Т. 62, № 1. С. 49–56.
217. Чуб В.В. Жизненные циклы растений. М., 1993.
218. Шамров И.И. Принципы классификации эмбриогенеза // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. Т. 2: Семя. СПб., 1997а. С. 493–508.
219. Шамров И.И. Эмбриогения // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. Т. 2: Семя. СПб., 1997б. С. 297–307.
220. Шаталкин А.И. Животные (Animalia) в системе организмов. 1. Типологические системы // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66, № 4. С. 275–299.
221. Шафранова Л.М. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия «растение») // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 1. С. 72–89.
222. Шестаков С.В., Ежова Т.А. Биология развития растений: прогресс и перспективы // Онтогенез. 2007. Т. 38, № 6. С. 403–405.
223. Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. 2006. Т. 37, № 3. С. 179–198.
224. Шишкинская Н.А., Юдакова О.И. Классификация апомиксиса // Эмбриология цветковых растений: терминология и концепции. Т. 3: Системы

- репродукции. СПб., 2000. С. 169–180.
225. Шляков Р.Н. Печеночные мхи. Морфология, филогения, классификация. Л., 1975.
226. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1938.
227. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М., 1946.
228. Шмальгаузен И.И. Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск, 1968.
229. Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., 1982.
230. Щербаков В.П. Эволюция как сопротивление энтропии. 1. Механизмы видового гомеостаза // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66, № 3. С. 195–211.
231. Щербаков В.П. Эволюция как сопротивление энтропии. 2. Консервативная роль полового размножения // Журн. общ. биологии. 2005. Т. 66, № 4. С. 300–309.
232. Шорина Н.И. Популяционная биология гаметофитов равноспоровых Polyodiophyta // Экология. 2001. № 3. С. 182–187.
233. Юсуфов А.Г. Целостность и способность к регенерации у растений // Ботан. журн. 1972. Т. 57, № 12. С. 1533–1544.
234. Юсуфов А.Г. Интеграция онтогенеза у высших растений в ходе эволюции // Журн. общ. биологии. 1976. Т. 37, № 6. С. 803–814.
235. Юсуфов А.Г. Значение процессов регенерации для стабилизации онтогенеза растений // Регенерация растений: Тез. докл. Всесоюз. науч. конф. Махачкала, 1991. С. 4–6.
236. Ratygina T.B. Stem cells and morphogenetic developmental programs in plants // Daughter cells: properties characteristics and stem cells / Eds. A. Hitomi, M. Katoaka. N.Y., 2010. P. 51–128.
237. Berrill N.J. Regeneration and budding in Tunicates // Biol. Rev. 1951. V. 26. P. 456–475.
238. Berrill N.J. Growth, development, and pattern. San Francisco; L., 1961.
239. Brien P. Les enseignements qu'apporte a la biologie l'étude de la reproduction asexuée // Bull. Cl. sci. Acad. Roy. Belg. 1956. T. 42. P. 1226–1240.
240. Burighel P., Cloney R.A. Urochordata: Ascidiacea // Microscopic anatomy of invertebrates. V. 15 / Eds. F.W. Harrison, E.E. Ruppert et al. N.Y., 1977. P. 221–347.
241. Campbell R.D. Cnidaria // Reproduction of marine invertebrates. V. 1 / Eds. A.C. Giese, J.S. Pierce N.Y.; L.. 1974. P. 133–199.
242. Cima F., Perin A., Burighel P., Ballarin L. Morpho-functional characterization of haemocytes of the compound ascidian *Botrylloides leachi* (Tunicata, Ascidiacea) // Acta Zool. 2001. V. 82. P. 261–274.
243. Davidson E.H., Peterson K.J., Cameron R.A. Origin of bilaterian body plan: evolution of developmental regulatory mechanisms // Science. 1995. V. 270. P. 1319–1325.
244. Extavour C.G., Akam M. Mechanisms of germ cell specification across the metazoans: epigenesis and preformation // Development. 2003. V. 130. P. 5869–5884.
245. Frank U., Plickert G., Müller W.A. Cnidarian interstitial cells: the dawn of stem cell research // Stem cells in marine organisms / Eds. B. Rinkevich, V. Dordrecht, Matranga etc., 2009. P. 33–59.

246. *Garibova L.V., Zavyalova L.A., Insarova I.D.* Role of biotic factor in fructification of higher fungi // XV Congress of European Mycologists (Saint-Petersburg, Russia, September 16–21, 2007): Abstracts. St. Petersburg, 2007. P. 167.
247. *Ghiselin M.T.* Evolutionary aspects of marine invertebrate reproduction // Reproduction of marine invertebrates. V. 9. General aspects: swwking unity in diversity / Eds. A.C. Giese et al. Palo Alto, 1987. P. 609–665.
248. *Gilbert S.F.* Developmental biology. Sunderland, 2006.
249. *Glenner H., Lützen J., Takahashi T.* Molecular and morphological evidence for a monophyletic clade of asexually reproducing Rhizocephala: *Polyascus*, new genus (Cirrhipedia) // J. Crust. Res. 2003. V. 23. P. 548–557.
250. *Gould S.* Ontogeny and phylogeny. Cambridge, 1977.
251. *Hall B.K.* Evo-Devo: evolutionary developmental mechanisms // Int. J. Devel. Biol. 2003. V. 47. P. 491–495.
252. *Hammer S.* Lateral growth patterns in the Cladoniaceae // Am. J. Bot. 2001. V. 88, № 5. P. 788–796.
253. *Harper J.L.* The concept of populacion in modular organisms // Theoretical ecology: Principles and applications. 2nd ed. / Ed. R.M. May. Oxford, 1981. P. 53–77.
254. *Hofmeister W.* Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltungen und Fruchtbildung höherer Kryptogamen und Coniferen. Leipzig, 1851.
255. *Jägersten G.* Evolution of the metazoan life cycle. L.; N.Y., 1972.
256. *Jackson H.S.* Present evolutionary tendencies and the origin of life cycles in the Uredinales // Mem. Torrey Bot. Club. 1931. V. 18. P. 1–108.
257. *Jackson H.S.* Life cycles and phylogeny in the higher fungi // Proc. Trans. Roy Soc. Canada. Sect. V. Ser.3. 1944. V. 38. P. 1–32.
258. *Laird D.J., De Tomaso A.W., Weissman I.L.* Stem cells are units of natural selection in a colonial ascidian // Cell. 2005. V. 123. P. 1351–1360.
259. *Lee R.E.* Phycology. 4th ed. Cambridge, 2008.
260. *Müller G.B.* Evo-devo as a discipline // Evolving pathways: Key themes in evolutionary development biology / Eds. A. Minneli, G. Fusco. Cambridge, 2009.
261. *Newton D.E.* Stem cell research. N.Y., 2006.
262. *Nielsen C.* Entoproct life-cycles and entoproct/ectoproct relationship // Ophelia. 1971. V. 9. P. 209–341.
263. *Nielsen C.* The relationship of Entoprocta, Entoprocta and Phoronida // Amer. Zool. 1977. V. 17. P. 149–150.
264. *Rinkevich B.* Stem cells: autonomy interactors that emergeas causal agents and legitimate units of selection // Stem cells in marine organisms / Eds. B Rinkevich, V. Matranga. Dordrecht etc., 2009. P. 1–20.
265. *Rinkevich Y., Matranga V., Rinkevich B.* Stem cells in aquatic invertebrates: common premises and emerging unique them // Stem cells in marine organisms / Eds. B Rinkevich, V. Matranga. Dordrecht etc., 2009. P. 61–104.
266. *Sköld H.N., Obst M., Sköld M., Åkesson B.* Stem cells in asexual reproduction of marine invertebrates // Stem cells in marine organisms / Eds. B. Rinkevich, V. Matranga. Dordrecht etc., 2009. P. 105–137.
267. *South G.R., Whittick A.* Introduction to Phycology. Oxford, London, Edinburgh etc., 1996.
268. Stem cell biology. N.Y., 2001.
269. *Stoner D.S., Weissman I.L.* Somatic and germ cell parasitism in a colonial ascidian: possible role for a highly polymorphic allorecognition system // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. 1996. V. 93. P. 15254–15259.

270. Thomas M.B., Edwards N.C. Cnidaria: Hydrozoa // *Micr. Anat. Unvertebr.* N.Y.; L., 1991. V. 2. P. 91–183.
271. Tomlinson P.B. Chance and design in the construction of plants // *Axions and principles of plant construction.* Hague, 1982. P. 162–183.
272. Van den Hoek C., Mann D.G., Jahns H.M. *Algae: An introduction to phycology.* Cambridge, 1997.
273. Weismann I.L. Stem cells: units of development, units of regeneration, and units in evolution // *Cell.* 2000. V. 100. P. 157–168.
274. Zimmer R.L., Woollacott R.M. Metamorphosis, ancestrulae and coloniality in bryozoan life-cycle // *Biology of bryozoans* / Eds. R.M. Woollacott, R.L. Zimmer. N.Y., 1977. P. 91–142.
275. Zmitrovich I.V. Modes of growth organization in corticioid basidiocarps // XV Congress of European Mycologists (Saint-Petersburg, Russia, September 16–21, 2007): Abstracts. St. Petersburg, 2007. P. 180–181.

REPRODUCTIVE SYSTEMS OF MODULAR ORGANISMS: MODUS AND WAYS OF RISE OF RELIABILITY

A.A. Notov

Tver State University

Outdoor unit growth of living beings and the unity of morphogenesis processes of reproduction. Repeatedly recurring reserve of stem cells and high levels of totipotent pluripotency in multicellular organisms allows modular and wide dissemination of the vegetative and asexual reproduction. Multiplicity of development is manifested in different levels of structural hierarchy. In contrast to unitary modular organisms are characterized by a variety of methods and types of reproduction and breeding, variety of life cycles, a significant frequency of occurrence of complex life cycles with alternation of generations (the forms of development). These features are due to close relationship of embryogenesis and morphogenesis, processes, growth, reproduction and regeneration, made on the basis of continuously operating meristems. The wide range of different methods and types of breeding and reproduction defines a system backup of ways to ensure the reliability of reproduction, diversity of additional redundant structures and processes. Further analysis of relevant dual diversity of the processes of reproduction in different groups of modular organisms.

Key words: modular organization; reproductive system; life cycles; propagation; reproduction; reliability of biological systems; embryogenesis; morphogenesis; reproductive strategy.