

УДК 576.75:577.95

## **РОЛЬ МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИХ МЕХАНИЗМОВ В ФОРМИРОВАНИИ КОНСТРУКЦИЙ ОРГАНИЗМОВ**

**Ю.В. Мамкаев**

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург

*Проведено сравнение способов типизации, принятых ботаниками и зоологами. Наряду с морфологическими типами, типами жизненных форм и типами по ступеням организации выделены конструктивные типы – сходные конструкции, возникающие независимо в разных группах. Все рассмотренные типы конструкций организмов зависят от технологий строительства. Сложившиеся в процессе эволюции формообразовательные циклы определяют симметричные формы организмов и их конструктивно сложных частей. Способы формообразования определяют типы органов, типы анатомических и гистологических систем: 1) При клеточных морфогенезах некоторые своеобразные типы органов и систем формируются на основе разрушения клеток; 2) Для клеточных морфогенезов характерно развитие органов из клеточных скоплений, образующихся за счет очагов пролиферации и перемещения клеток (путем «сборки»); 3) Морфогенез за счет скоплений клеток определяет также конструкцию анатомических систем. 4) Клеточный тип морфогенезов определяет эпителиальные гистологические системы с вынесенным камбием; 5) Некоторые типы органов, систем и частей тела определяются эпителиальными и малоклеточными морфогенезами с ранней детерминацией.*

Соотношение внешних и внутренних факторов в эволюции организмов составляет важнейшую проблему эволюционной биологии. Как формируются конструкции организмов, их архитектура? Какова роль сложившихся конструкций в дальнейшей эволюции? Какова роль условий существования – роль «среды»?

Когда высказываются мнения о влиянии на ход эволюции внутриорганизменных факторов, звучат обвинения в ламаркизме. Действительно, трудно принять представления о неком внутреннем «стремлении» организмов к совершенствованию, к наследуемому целесообразному реагированию. Вместе с тем, организмы – не из пластилина, «среда» не может вылепить из них любые требуемые формы.

Для обсуждения этой проблемы мы рассмотрим типы конструкций организмов (по каким принципам они выделяются ботаниками и зоологами) и попытаемся выяснить, как их формирование и дальнейшая эволюция зависят от морфогенетических механизмов.

### **Способы типизации организмов**

Среди факторов, определяющих конструкции организмов, ведущая роль обычно отводится влиянию среды обитания. Так, у растений выделяют жизненные формы, которые обусловлены факторами внешней среды [19 – 22, 26, 27]. В частности, А.П. Хохряков [25] именно этими факторами объяснял развитие полимерных и олигомерных форм. Он участвовал в обсуждении закономерностей В.А. Догеля [3, 4] относительно значения процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции (специальная конференция проходила в 1977 г.) [7]. Хохряков доказывал, что у растений в отличие от животных олигомеризационный путь эволюции не выражен как генеральная тенденция, зато велико влияние среды обитания: в неблагоприятных условиях существуют мелкие, угнетенные, соответственно олигомеризованные формы, а в благоприятных условиях развиваются крупные, полимеризованные формы.

Отчасти это верно, хотя общая эволюционная тенденция все же просматривается – развитие соцветий вплоть до крайней дифференциации их элементов (у зонтичных, сложноцветных). Эту закономерность подметил еще К.С. Мережковский (цит. по [4]).

Вместе с тем в ботанике разрабатывается и концепция архитектурных моделей, формирование которых связывается со способами закладки побегов, т. е. с геометрией зачатков и с формообразовательными циклами [5]. Составлена классификация архитектурных моделей, которая показывает, что способов закладки побегов и соответственно типов ветвления немного и они выводятся друг от друга (так, супротивное и мутовчатое листорасположение выводятся из спирального – как результат ритмичного нарастания моноподиального ствола). При этом бросается в глаза, что одни и те же модели представлены у неродственных растений, что связано с ограниченным числом способов формообразования.

Из сказанного видно, что ботаники наряду с типами строения растений, выделяемыми по родству, различают жизненные формы, обычно объясняемые сходством условий жизни, и архитектурные модели, связываемые с технологией строительства. В этой связи напомним о типизации организмов, разработанной зоологами.

Для объединения организмов в морфологически сходные группы (для процедуры типизации) обычно используют три подхода [30]. Это типизация путем установления гомологий, т. е. объединение на основе родства (выделяются планы строения, морфологические типы). Это также типизация по независимо приобретенным сходным адаптивным признакам (по аналогиям), обусловленным сходными условиями обитания (выделяются типы жизненных форм – *Lebensformtypen*) и объединение по уровням организации (выделяются *Stadiengruppen, grades*). Наряду с этим полезно объединять организмы и как сходные конструкции, которые формируются в разных группах независимо, но при этом сходство не обусловлено одинаковыми условиями обитания. Напротив, в этом случае сложившийся тип конструкции открывает определенные возможности для обитания в той или иной новой среде. Типизация, устанавливающая независимо формирующиеся **конструктивные типы**, не менее важна, чем типизация, выявляющая обусловленные родством морфологические типы, типизация, объединяющая адаптированные к сходной среде жизненные формы или типизация по ступеням организованности [13; 15; 16]. Классификация организмов по типам конструкций позволяет оценить эволюционные возможности разных способов решения морфофункциональных задач [13; 15]. При этом выясняется, что не только генетическая обусловленность или влияние среды значимы, но и эволюционные перспективы и ограничения тех или иных конструктивных решений. Этих решений немного, в сущности, определенные наборы [13]. Поэтому однотипные конструкции повторяются, возникают независимо, в разных группах, которые иногда обитают в разных условиях.

Что касается типизации по восходящим ступеням организованности, то она строится по степени дифференцированности и кооперированности подсистем организма. В эволюции систем органов проявляется определенная последовательность состояний: 1) диффузная фаза, когда для биологического отправления нет еще специализированных органов; 2) дисперсная фаза, когда специализированные морфофункциональные единицы работают независимо и морфологически не связаны друг с другом; 3) коалиционная фаза, когда органы работают координированно и образуют целостный аппарат; 4) централизованная фаза, когда в целостном аппарате выделяется центральный орган [11 – 13]. Особенно важно учитывать эти эволюционные ступени для ведущих интеграционных систем организма, прежде всего – для регуляторных (информационных) и транспортных. Для этих систем и состояний составлена матричная таблица, которая наглядно показывает, что широко дискутируемая проблема индивид – модульный организм не альтернативна (см.

таблицу). Даже по двум системам имеется целая градация состояний, определяемая степенью централизации регуляторных систем [13]. Выделенные эволюционные ступени находят выражение также в «числовой морфологии» В.А. Догеля [4]. Его закономерности, подмеченные для одноклеточных и многоклеточных, предстают теперь как общие закономерности системогенеза: для ранних ступеней эволюции систем характерны процессы полимеризации, в ходе дальнейшего развития они уступают место олигомеризационным процессам, отражающим возрастание интеграции [11].

Матричный принцип классификации организмов по эволюционному состоянию их интеграционных систем.

Интеграционные системы		Транспортные системы (Т)			
		T <sup>0</sup>	T <sup>1</sup>	T <sup>2</sup>	T <sup>3</sup>
Сигнальные информационные системы (S)	S <sup>0</sup>	S <sup>0</sup> T <sup>0</sup>	S <sup>0</sup> T <sup>1</sup>	S <sup>0</sup> T <sup>2</sup>	S <sup>0</sup> T <sup>3</sup>
	S <sup>1</sup>	S <sup>1</sup> T <sup>0</sup>	S <sup>1</sup> T <sup>1</sup>	S <sup>1</sup> T <sup>2</sup>	S <sup>1</sup> T <sup>3</sup>
	S <sup>2</sup>	S <sup>2</sup> T <sup>0</sup>	S <sup>2</sup> T <sup>1</sup>	S <sup>2</sup> T <sup>2</sup>	S <sup>2</sup> T <sup>3</sup>
	S <sup>3</sup>	S <sup>3</sup> T <sup>0</sup>	S <sup>3</sup> T <sup>1</sup>	S <sup>3</sup> T <sup>2</sup>	S <sup>3</sup> T <sup>3</sup>

Ступени эволюции морфофункциональных систем: диффузная фаза (0), дисперсная фаза (1), коалиционная фаза (2), централизованная фаза (3). Матрица состояний – от колоний и модульных организмов к индивидуализированным организмам.

Из проведенного сопоставления видно, что архитектурные модели ботаников вполне отвечают конструктивным типам зоологов. Что касается жизненных форм растений, то они не столь очевидно соответствуют типам жизненных форм в зоологии. Во всяком случае, древесные и травянистые формы напрямую с условиями жизни не связаны. Напомню в этой связи, что у древних плауновых были представлены как древесные, так и травянистые типы организации, следовательно, реализовались оба технологических принципа и соответственно обе жизненные стратегии [23].

Ступени организованности выражены у растений не столь сильно, как у животных, поскольку их общий уровень организации значительно ниже. Именно в связи у растений не так хорошо выражены полимеризационная и олигомеризационная фазы эволюции, хотя общая закономерность все же проявляется (путь к зонтичным и сложноцветным). Полезно было бы также учесть рассмотренные выше фазы системогенеза [13].

Таким образом, типизация организмов, разработанная в зоологии, вполне приемлема в ботанике, нужно только согласовать некоторые понятия и подходы. При составлении соответствующих классификаций требуется разработать критерии эволюционной продвинутой, наподобие приведенных выше (для типизации по эволюционным ступеням). Полезно также различать жизненные формы, связанные с условиями местообитания («топотипы»), и жизненные формы, обусловленные положением в биоценозах («ценотипы»). Важно также установить, какие из архитектурных моделей можно включать в характеристику морфологических типов. А кроме того, можно сопоставить конструктивные типы растений не только по ритмике в работе зачатков, но и по другим технологиям строительства.

Теперь, после обсуждения проблемы типизации, можно переходить к непосредственному рассмотрению значения способов формообразования (технологий строительства) в формировании типов организмов, выделенных разными способами.

### **Зависимость конструкций организмов от технологий строительства**

#### **А. Сложившиеся в процессе эволюции формообразовательные циклы определяют симметричные формы организмов и их конструктивно сложных частей.**

Речь пойдет о хорошо известных вещах, но к ним нужно привлечь внимание. Это характер ветвления у растений и у колониальных животных (например, у колониальных гидроидов), расположение листьев, соответственно лепестков (т. е. симметрия цветков) и сопоставимое с ним расположение зооидов (у тех же гидроидов, включая сифонофор). Это типы жилкования у листьев и характер симметрии у перьев птиц, симметрия камер и соответственно щупалец у полипов Anthozoa и т. д.

Морфологический спектр способов закладок побегов, определяющих типы ветвления растений (набор архитектурных моделей), вполне сопоставим с технологиями строительства в колониях животных.

У растений способы закладки побегов и типы ветвления хорошо расклассифицированы в виде так называемых архитектурных моделей [5]. Выясняется, что способов закладки побегов (соответственно типов ветвления) немного и они выводятся друг от друга (так, супротивное и мутовчатое листорасположение выводятся из спирального – как результат ритмичного нарастания моноподиального ствола). При этом бросается в глаза, что одни и те же модели представлены у не родственных растений, что связано с ограниченным числом способов формообразования. Сходную картину демонстрируют, например, гидроиды [2; 17]. Столь же впечатляюще сопоставление типов листорасположения и типов расположения зооидов [5; 17]. «Поливариантность морфогенетических путей», определяющих строение колониальных организмов, отмечает Н.Н. Марфенин и подчеркивает: «Способ осуществления роста колонии всецело определяет ее конструктивные особенности» [17].

Что касается положения листьев на стебле, то четкая ритмика морфогенетических процессов дает определенные симметричные формы: супротивное и мутовчатое листорасположение, ряды Фибоначчи [28], симметрию с плоскостью скользящего отражения и, наконец, билатеральную симметрию. Между прочим, ряды Фибоначчи прослеживаются не только в листорасположении, но и в расположении семян в корзинке подсолнечника или чешуек в еловой шишке [10]. Симметрию с плоскостью скользящего отражения и билатеральную симметрию демонстрируют также сложные листья (а также перья птиц) и жилкование листьев. Это все формы, определяемые ритмикой формообразования.

В этой связи можно привести весьма показательный пример с загадочными докембрийскими (вендскими) проартикулятами [24]. Палеонтологи представляют эти формы как сегментированные, аннелидные или артропоидные (отсюда название). Но мы видим здесь картины, напоминающие жилкование листьев. И не супротивное расположение повторяющихся элементов, а со сдвинутым шагом (симметрия с плоскостью скользящего отражения). Можно так же провести аналогию с морскими перьями и перьями птиц. Недавно были обнаружены следы перемещения этих животных на бактериальных матах, которыми они питались [8]. Эти следы и отпечатки тел показывают, что это были малоподвижные низкоорганизованные животные с симметрией, обусловленной не локомоцией, а процессами формообразования.

Четкую связь с особенностями морфогенетических механизмов демонстрируют правые и левые формы: правые и левые спирали в ветвлении и листорасположении, в

закрученности сифонофор, в закрученности спиралей шупалец у погонофор (у видов *Spirobrachia*), правые и левые формы листьев, рясок, раковин брюхоногих моллюсков и т. п. В этих случаях можно провести сравнение с правыми и левыми вариантами спирального дробления. Весьма показательно, что у гаспод подмечена связь правых и левых форм раковин (соответственно – закрученного тела) с энантиоморфизмом дробления [9].

Особого рассмотрения заслуживает постларвальная сегментация аннелид и членистоногих. Как писал П.Г. Светлов [18], она остается загадкой. А между тем она находит себе объяснение – как рационализация процессов формообразования. При продолжающемся росте вытянутого тела (у организмов, ведущих активный, подвижный образ жизни) должна локализоваться специальная зона роста (она улавливается, например, у немуртин). Но, как мы знаем, у предков аннелид и членистоногих сформировался комплекс локомоторных органов. Поэтому зона роста начинает работать ритмично (как это происходит у растений в случае мутовчатого ветвления), формообразовательные процессы становятся «квантованными». В результате такой рационализации морфогенеза вырабатывается четкая, совершенная сегментация, характерная для постларвального тела. В.Н. Беклемишев [2] отмечает три способа возникновения метамерии: расчленение первоначально однородного осевого органа или всего тела, метамерное упорядочение органов и соединение самостоятельных организмов (чаще всего благодаря не доведенному до конца бесполому размножению). Но данный способ – результат рационализации формообразовательных механизмов – оказался не учтенным.

Упорядоченность работы зачатковых зон, центров и камбиальных областей во времени и пространстве дает совершенные симметричные формы. Сами по себе они не имеют адаптивного значения. Это просто результат синхронности, ритмичности, геометрической правильности в работе морфогенетических механизмов. Для убедительности развиваемых представлений напомним симметричную правильность кристаллов – она тоже «морфогенетически» обусловлена. Кристаллы – ветвление – листорасположение – цветки – соты пчел – тенеты из паутины у пауков ... Это – ряд, определяемый отработанностью формообразовательных механизмов, строительных технологий в широком смысле слова. Так, эволюционные ряды тенет у пауков, вплоть до совершенных радиально-симметричных форм [6], безусловно, означают разные способы эволюции строительных технологий.

#### **Б. Способы формообразования определяют типы органов, типы анатомических и гистологических систем.**

У животных хорошо различимы клеточные морфогенезы, эпителиальные морфогенезы и морфогенезы с ранней детерминацией, за счет минимального числа зачатковых клеток. Здесь стоит хотя бы перечислить их – для сравнения с картиной у растений. При клеточных морфогенезах в формообразовании большую роль играют индивидуальная и кооперативная деятельность клеток, перемещения клеток и соответственно позиционная информация. Они явно унаследованы от протозойных предков и широко представлены у низших животных (у губок, кишечнополостных, низших билатерий). Их формообразовательное значение прекрасно демонстрируют плоские черви [14; 29].

##### ***1. При клеточных морфогенезах некоторые своеобразные типы органов и систем формируются на основе разрушения клеток.***

Так, например, образуются кожные железы и фронтальные органы бескишечных турбеллярий. Таким же путем формируются у них половые протоки, семенные сумки и семенные пузыри. В пищеварительной паренхиме бескишечных турбеллярий возникают полости (куда попадает добыча), образующиеся за счет

разрушения клеток или их отростков с автофагическими вакуолями, содержащими лизосомные ферменты.

**2. Для клеточных морфогенезов характерно развитие органов из клеточных скоплений, образующихся за счет очагов пролиферации и перемещения клеток (органы образуются путем «сборки»).**

Этот способ морфогенезов дает определенные типы органов. Таковы кожные, но развивающиеся в паренхиме железистые грушевидные органы бескишечных турбеллярий и поликлад и различного рода копулятивные органы плоских червей. Эти органы имеют резервуар (с секретом или спермиями), снабженный мышечной стенкой, и работают по принципу резиновой груши. При эпителиальном способе формообразования аналогичные железистые органы – другого типа (эпителиальные трубки и груши). Такие же примеры дают паренхимные глаза истатоцисты турбеллярий: происходит их сборка за счет паренхимных и нервных клеток. Благодаря этому способу развития и материалу паренхимные глаза истатоцисты лишены ресничек (глаза инвертированы), что резко отличает их от эпителиальных рецепторов.

**3. Морфогенез за счет скоплений клеток определяет конструкцию (архитектонику) не только отдельных органов, но и целых анатомических систем.**

Такова сосудистая протонефридиальная система плоских червей. Ее принято считать «эктодермальной» – но развивается она на месте, в паренхиме. Так же развиваются характерная для плоских червей многостволовая и ортогональная нервная система и их сложнейшая половая система.

**4. Клеточный тип морфогенезов определяет эпителиальные гистологические системы с вынесенным камбием.**

Это хорошо доказано для эпидермиса плоских червей и показано также для гастродермиса некоторых турбеллярий. Подобные гистологические системы намечаются и у кишечнополостных. Нетрудно заметить, что аналогичные гистологические системы характерны для растений.

Эпителизация и ранняя детерминация, ведущая к малоклеточным зачаткам, – это два магистральных пути эволюции морфогенезов [1]. Нередко они дают эквивалентные результаты, тем не менее характерны для крупных таксонов.

Формообразовательное значение морфогенезов прекрасно видно на примере эволюции нервной системы при клеточных морфогенезах, обуславливающих паренхимную структуру, и при эпителиальных. Когда процессы погружения, дифференциации и централизации нервной системы опережают эпителизацию, происходит поклеточное погружение нервных элементов, развивается многостволовая нервная система с варьирующим числом продольных нервных стволов, формируется ортогон, идут сложные процессы ганглионизации, постепенно выделяется главная пара продольных стволов и лишь в результате этого длительного процесса складывается централизованная двустволовая нервная система с хорошо развитым головным мозгом (этого уровня достигают триклады). Иная картина при ранней эпителизации: слабо еще дифференцированная нервная система остается в составе эпидермального пласта, изначально формируется лишь один парный или непарный продольный нервный ствол, его погружение идет путем выделения из состава пласта благодаря появлению новой пограничной пластинки или путем образования различного рода складок, желобов, трубок, головной мозг развивается за счет переднего конца нервного ствола.

Формообразующая роль морфогенезов на основе малоклеточных зачатков («телобластических морфогенезов») была показана на примере постларвальной сегментации аннелид и членистоногих.

В данной статье основное внимание обращается на формообразовательную роль технологий строительства, вместе с тем рационализация морфогенезов не всегда приводит к новым формам. Наблюдается эквивалентность: разные способы строительства приводят к одному результату. Важно также отметить, что рационализация морфогенезов нередко приводит к существенным проморфологическим преобразованиям, в частности, вызывает изменения осевых отношений, что следует учитывать при рекапитуляционных трактовках онтогенезов [14].

В заключение следует подчеркнуть, что способы морфогенезов оказывают существенное влияние на все типы конструкций организмов. Наиболее ярко формообразовательное значение технологий строительства проявляется в установлении симметричных (проморфологических) свойств организмов. Именно они определяют принципы композиции, условия среды лишь модифицируют сложившиеся конструкции. Направление света или ветра влияют лишь на рост ветвей деревьев, характер ветвления не меняется. В этом проявляется принцип симметрии Пьера Кюри: симметрия среды накладывается на симметрию тела, в ней образующегося [28].

*Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (грант № 06-04-48544).*

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Беклемишев В.Н.* Морфологическая проблема животных структур. (К критике некоторых из основных понятий гистологии) // Изв. Биол. науч.-исслед. инст. Перм. ун-та. 1925. Т. 3, прилож. 1. С. 1 – 74.
2. *Беклемишев В.Н.* Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М., 1964. Т. 1. Проморфология.
3. *Догель В.А.* Общая протистология. М., 1951.
4. *Догель В.А.* Олигомеризация гомологичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л., 1954.
5. *Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А.* Биоморфология растений: Иллюстрированный словарь: учебное пособие. М., 2002.
6. *Иванов А.В.* Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека. Л., 1965.
7. Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции: сб. науч. работ. / отв. ред. А.В. Иванов. Л., 1977.
8. *Иванцов А.Ю., Малаховская Я.Е.* Гигантские следы вендских животных // Докл. РАН. 2002. Т. 385, № 3. С. 382 – 386.
9. *Касинов В.Б.* Биологическая изомерия. Л., 1973.
10. *Малыгин А.Г.* Закономерности ряда Фибоначчи в ботанике как основа для теории структурного морфогенеза растений // Клеточные, молекулярные и эволюционные аспекты морфогенеза. Симпозиум с международным участием. Москва, 9 – 11 октября 2007 г. / отв. ред. Л.В. Белоусов. М., 2007. С. 114 – 116.
11. *Мамкаев Ю.В.* Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная морфология. / под ред. Э.И. Воробьевой и А.А. Вронского. Киев, 1991. С. 33 – 55.
12. *Мамкаев Ю.В.* Морфологические принципы систематизации биоразнообразия // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57, вып. 2. С. 40 – 51.
13. *Мамкаев Ю.В.* Дарвинизм и номогенез // Фундаментальные зоологические исследования. Теория и методы / Гл. ред. А.Ф. Алимов. М.; СПб., 2004 а. С. 114 – 143.

14. Мамкаев Ю.В. Эволюционное значение морфогенетических механизмов // Биология моря. 2004 б. Т. 30, № 6. С. 415-422.
15. Мамкаев Ю.В. К морфологической характеристике цестод // Проблемы цестодологии. Вып. 3. Сб. науч. тр.. СПб. С. 187 – 205.
16. Мамкаев Ю.В. Морфологические особенности плоских червей и построение системы билатерий // Проблемы эволюционной морфологии животных: Тез. междунар. конф., посвященной 100-летию со дня рождения академика А.В. Иванова / Гл.ред. Ю.В.Мамкаев. СПб., 2006. С. 79 – 81.
17. Марфенин Н.Н. Функциональная морфология колониальных гидроидов. СПб., 1993..
18. Светлов П.Г. Жизнь и творчество Петра Павловича Иванова // Тр. Инст. истории естествознания и техники АН СССР. 1958. История биологических наук. Вып. 5. С. 151 – 176.
19. Серебряков И.Г. Экологическая морфологи растений (жизненные формы покрытосеменных и хвойных). М., 1962.
20. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.;Л., 1964. Т. 3. С. 146-208.
21. Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд.биол., 1977, Т. 82, вып. 5. С. 112-128.
22. Серебрякова Т.И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. МОИП. Отд.биол. 1977, Т. 85, вып. 6. С. 75 – 86.
23. Соловьева М.П. Эволюция жизненных форм в отделе Lycopodiophyta // I Междунар. совещание по филогении растений: тез. докл. (Москва, 28 – 31 января 2003 г.) / Ред. В.С. Новиков, А.К. Тимонин, А.В. Щербаков) М., 2003. С. 94 – 95.
24. Федонкин М.А. Бесскелетная фауна венда и ее место в эволюции метазоа // Тр. ПИН АН СССР. 1987. Т. 226.
25. Хохряков А.П. Условия существования как причина поли- и олигомеризации у растений // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции: сб. науч. раб. / отв. ред. А.В. Иванов. Л., 1977. С. 78 – 81.
26. Хохряков А.П. Принципы классификации жизненных форм растений // Изв. АН СССР, Сер. биол., 1979, № 4. С. 586-598.
27. Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М., 1981.
28. Шафрановский И.И. Симметрия в природе. Л., 1985.
29. Mamkaev Yu.V. Evolution of morphogeneses and the influence of formative mechanisms on constructive characteristics of organs and organisms // Proc. Zool. Inst. Russ. Acad. Sci. 2004, V. 300. (Zoological sessions. Annual reports, 2003). P. 141 – 150.
30. Retane A. Die Grundlagen des naturlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Theoretische Morphologie und Systematik. Leipzig, 1956.

## INFLUENCE OF MORPHOGENETIC MECHANISMS ON CONSTRUCTIVE CHARACTERISTICS OF ORGANISMS

Yu.V. Mamkaev

Zoological Institute of Russian Academy of Sciences, Saint-Petersburg

*The morphogenetic cycles established in the evolution determine symmetrical forms of organisms and their complex parts. Modes of morphogenesis determine types of organs, types of anatomical and histological systems: 1) Peculiar types of organs and systems are determined by development on the basis of cell destruction. 2) Some types of organs are defined by development at the expense of foci of proliferation forming cell aggregations (are*



*formed by means of “assembly”). 3) Morphogenesis at the expense of accumulation of cell determines construction (architectonics) of whole anatomical systems. 4) Cellular type of morphogeneses determines epithelial histological systems with the “outer cambium”. 5) Some types of organs, systems and parts of the body are determined by epithelial morphogeneses.*