

4

Структурная эволюция модульных организмов: специфика модусов и результатов семофилеза

Александр Александрович Нотов
Тверской государственный университет

Модульные и унитарные организмы – два принципиально различных типа живых существ. Они представлены во всех компонентах биоты, включая растения, животные, грибы и прокариоты. Благодаря специфике организации модульных объектов их структурная эволюция имела псевдоциклический характер. Широкое распространение получили гомеозисные трансформации. Проявилась значительная канализированность семофилеза. Актуален анализ результатов биологической эволюции в планетарном масштабе с позиции концепции модульной организации.

Ключевые слова: модульная организация, модульные и унитарные организмы, эволюция, семофилез, модусы структурной эволюции.

Введение

В настоящее время возрастает интерес к осмыслению эволюции в планетарном масштабе (Брынцев 2018; Гринин и др. 2013 и др.). Все чаще основой такого анализа становятся общенаучные теории, которые широко используют и при выявлении закономерностей биологической эволюции (Богатых 2006; Брынцев 2018; Кирпотин 2007 и др.). Среди общебиологических подходов заслуживает внимания концепция модульной организации, согласно которой модульные и унитарные организмы представляют два принципиально различных типа живых существ (Гатцук 2008; Марфенин 1993; 1999; 2008; 2016; Нотов 1999). Они распространены во всех компонентах биоты, включая растения, животных, грибы и прокариоты. Модульные организмы отличаются от унитарных с позиции любого аспекта анализа живых систем (Марфенин 1993; Нотов 1999; 2008). Ряд работ посвящен выявлению специфики их структурной эволюции (Марфенин 2008; 2016; Мейен 1975; 1988; Нотов 1999; 2015; 2016; Тимонин 2006; Notov 2015; 2016; 2019). Продолжение этих исследований могло бы при-

вести к более глубокому пониманию закономерностей эволюции биосферы. Цель работы: обратить внимание на актуальность дальнейшего анализа результатов структурной эволюции с позиции концепции модульной организации не только для эволюционной морфологии, но и для биосферологии.

Модульные организмы как специфические биосистемы

Специфика модульных и унитарных организмов обусловлена фундаментальными различиями их организации, которые взаимосвязаны с другими важными особенностями и характеристиками, частично представленными на Рис. В ходе онтогенеза модульных живых существ осуществляется многократное образование основных структурных элементов тела. Циклический морфогенез обеспечивает открытый рост, который определяет принципиально иной тип индивидуального развития, другие принципы регуляции целостности и модели функционирования (Марфенин 1993; 2008; 2016; Нотов 1999; 2008).

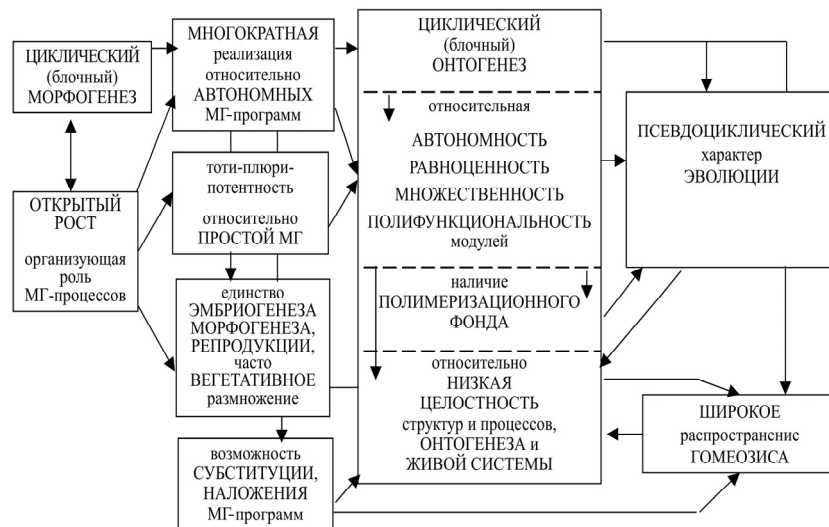


Рис. Характер взаимосвязи между некоторыми особенностями модульных организмов и спецификой их структурной эволюции: МГ – морфогенез, морфогенетический

Многократное включение относительно автономных морфогенетических программ сопряжено с простотой морфогенеза и децентрализованной регуляцией (Марфенин 2016; Олескин 2013). Саморегуляция у модульного организма происходит благодаря остановке или возобновлению ростовых

процессов (Марфенин 1993; 2016; Нотов 1999). Циклический морфогенез обуславливает также наиболее значимые системные особенности модульного организма. Они способствовали регулярной реализации циклов структурной интеграции, которая определила псевдоциклический характер эволюции, и облегчали осуществление гомеозисных трансформаций (Нотов 2015; 2016; Notov 2015; 2016).

Модусы структурной эволюции и результаты семофилеза

В большей степени специфику структурной эволюции модульных организмов отражают модусы, часть из которых С. В. Мейен применительно к высшим растениям назвал нетривиальными. В их числе псевдоциклы и гамогетеротопии, представляющие один из примеров гомеозисных преобразований (Мейен 1975; 1988). Осуществление подобных модусов в значительной степени облегчается относительно низкой целостностью модульных организмов и блочным характером их онтогенеза (Рис.). Широкое распространение и важная эволюционная роль гомеозисных и псевдоциклических трансформаций достаточно четко выявляются при фронтальном анализе структурного разнообразия модульных живых существ (Нотов 2015; 2016; Notov 2015; 2016).

Наиболее четко цикличность интеграционных процессов проявилась у модульных организмов с более сложной дифференциацией тела и иерархическими программами развития. Псевдоциклические трансформации играли важную роль в формировании морфологического разнообразия сосудистых растений и модульных животных (Кузнецова 1986; Нотов 2016; Notov 2016). Выявляется также значительный параллелизм преобразований колоний в разных группах модульных животных (Marfenin, Kosevich 2004; Sánchez 2004 и др.).

Гомеозисные трансформации лучше изучены у высших растений. В этой группе модульных организмов они становились основой для формирования некоторых типов ветвления и ключевых групп жизненных форм, своеобразных архитектурных моделей и их вариантов (Нотов 2015; Notov 2015). Для структурной и таксономической эволюции большое значение имели феномены вивипарии и эмбриоидогении, которые способствовали реализации новых репродуктивных и адаптационных стратегий. Масштабность и параллелизм этих преобразований обусловили широкое распространение у растений корнеотпрысковой биоморфы и вивипарии (Жмылев и др. 2019; Нотов 2015; Notov 2015). Некоторые варианты гомеозиса оказались сопряженными с определенными репродуктивными стратегиями и увеличивали надежность репродуктивных систем (Нотов 2015).

Модульная организация и относительное единообразие способов взаимодействия с окружающей средой обусловили высокую степень каналированности семофилеза. В формировании структурного разнообразия модульных организмов более существенную роль играли общие закономерности преобразования формы, что применительно к сосудистым растениям интерпретировалось С. В. Мейеном (1975; 1990) как более четкое проявление номотетического аспекта эволюционного процесса.

Параллелизм в реализации основных этапов морфофункционального усложнения и дифференциации в разных группах модульных организмов достиг предельного уровня. В ходе прогрессивной эволюции во всех группах модульных живых существ неоднократно осуществлялась структурная дифференциация и специализация модулей, которая способствовала усложнению внешнего строения тела и формированию многоуровневой иерархической системы соподчиненных структурных единиц (Notov 2016; 2019).

Высокую степень полноты параллельные ряды прогрессивного расчленения тела достигли у растений (Табл.) (*Idem* 2019). При любом типе структурной организации выявляются аналогичные стадии морфологического усложнения и сходные уровни дифференциации функциональных подсистем. Они оказались весьма сходными при любом варианте внутреннего строения у клеточных сифональных форм и многоклеточных организмов с сифонокладальной, нитчатой, паренхиматозной, псевдопаренхиматозной и тканевой организацией (Табл.). В каждой из этих групп происходила дифференциация на осевые и аппендикулярные элементы, которая обусловила формирование побеговидных структур и иерархически разветвленных систем. Побеговидные структуры представлены в различных классах и отделах водорослей (*Ibid.*). Внешне они могут быть очень сходны с побегами высших растений. При этом «листья» некоторых бурых и красных водорослей могут быть многослойными, иметь жилки и подобный высшим растениям филлотаксис.

Сходные варианты морфологической дифференциации осуществлялись также у модульных колониальных животных, грибов и лишайников, которые представляют симбиотические ассоциации, приближающиеся по уровню целостности к организменным биосистемам (Notov 2014; 2019). Аналогичными оказались не только реализованные модусы специализации элементов тела, но и алгоритмы построения их сложноразветвленных систем. У кораллов и тропических деревьев были обнаружены одинаковые архитектурные модели и сходные процессы реитерации (Dauget 1991; Hallé *et al.* 1978).

Табл. Уровни дифференциации функциональных подсистем при различных типах структурной организации модульных растений

Структурная организация	Уровни дифференциации подсистем								
	C ₀ Φ ₀	C ₀ Φ ₁	C ₁ Φ ₁	C ₁ Φ ₂	C ₁ Φ ₃	C ₁ Φ' ₃	C ₂ Φ ₃	C ₃ Φ ₃	C ₃ Φ' ₃
Талломная сифональная	+	+	+	+	+				
– сифонокладальная	+	+	+	+	+				
– нитчатая неразветвленная		+	+						
– нитчатая разветвленная		+	+	+	+				
– паренхиматозная	+	+	+	+	+				
– псевдопаренхиматозная	+	+	+	+	+				
– тканевая			+	+	+				
Теломная			+	+	+	+			
Побеговая				+	+	+	+	+	+

Примечания:

Основные функциональные подсистемы организма: С – взаимодействующая с твердым субстратом (ризоиды, прикрепительные диски, корни); Φ – связанная с фотосинтезом.

Уровни их дифференциации обозначены цифровыми индексами: 0 – морфологическая дифференциация отсутствует; 1 – элементы равноценны или проявляется только тенденция к дифференциации; 2 – элементы различаются, фотосинтетическая система дифференцирована на осевые (оси, стебли) и аппендикулярные структуры (ассимилирующие пластины, листья, филломорфные ветви); 3 – сложная иерархическая дифференциация элементов и их комплексов.

' – дифференциация, сопряженная с псевдоциклической интеграцией на основе одного типа структурной организации.

Представлены наиболее распространенные варианты сочетания состояний функциональных подсистем.

«Всепроникающий» параллелизм, относительная независимость и комбинативность вариантов преобразований позволяют продуктивно применять подходы к анализу структурного разнообразия растений при изучении результатов структурной эволюции модульных организмов из других царств живой природы (Шафранова 1981; Dauget 1991; Hallé *et al.* 1978). Такой анализ даст возможность выявить специфику проявления общих тенденций, связанных с повышением уровня дифференциации, обусловленную особенностями организации растений, животных и грибов.

Экологические аспекты структурной эволюции модульных организмов

Фундаментальные особенности модульной организации обуславливают экологическую специфику живых существ с открытым ростом. Модуль-

ные организмы отличаются своеобразием популяционной жизни, проявляют иные, по сравнению с унитарными объектами, формы активности по отношению к среде и другим организмам (Нотов, Жукова 2019; Савинов 2015; 2017). Благодаря неограниченному росту легко снимаются размерные и возрастные ограничения, реализуется способность «врастать» окружающую среду, «расчленять» ее и преобразовывать. При активном вегетативном размножении и быстрой дезинтеграции нередко «стираются» границы между жизнью организма и популяции (Жмылев 2006; Марфенин 1993; 2016; Нотов 1999; 2017; Shefferson *et al.* 2017). Наличие твердых оболочек у растений и скелетных элементов у модульных животных позволяет «структурировать» среду и выполнять каркасную функцию даже после гибели организма. Все отмеченные свойства определяют особую средообразующую и ценозообразующую роль модульных организмов. Модульные организмы обеспечивают, например, процессы почвообразования и формирования массивной основы коралловых рифов. Модульные живые существа образуют экологические каркасы наземных и морских биоценозов. Благодаря значительному структурному разнообразию эти каркасы могут иметь значительные размеры и крайне сложное многоярусное строение (Марфенин 1993; 2016; Преображенский 1986; Сорокин 1990; Brandl *et al.* 2019; Dubinsky, Stambler 2011; McCloskey 1970; Oldeman 1992; Rossi *et al.* 2017; Schiel, Foster 2015). Анализ структурного разнообразия модульных организмов и процессов его эволюции с позиции их ценотической роли – ключ к пониманию закономерностей организации и функционирования фитоценозов и сложных морских биоценозов (Hallé *et al.* 1978; Oldeman 1992).

Структурная эволюция модульных организмов и генезис биомов

Структурная эволюция модульных организмов была тесно связана с эволюцией биомов. Для понимания закономерностей формирования характерной организации наземных и морских биоценозов большое значение имеет анализ коэволюции модульных компонентов сообществ. Их сопряженная эволюция оказывала существенное влияние на структурное разнообразие этих компонентов. Это хорошо иллюстрируют полученные к настоящему моменту материалы по коэволюции высших растений и грибов, колониальных животных и водорослей (Каратыгин 1993; Савинов 2017; Rossi *et al.* 2017).

Модульные организмы играли важную роль в генезисе разных типов биомов и процессах филоценогенеза, которые существенно изменяли растительный покров на разных этапах развития Земли. Формирование слож-

ных многоярусных тропических лесов было сопряжено с эволюцией разнообразия архитектурных моделей древесных растений (Hallé *et al.* 1978; McElwain 2018). Образование разных вариантов травяных биомов происходило благодаря существенной биоморфологической трансформации травянистых жизненных форм (Гамалей 2015; Жерихин 2003; Strömberg 2011; Wilson *et al.* 2017). Формирование этих биомов во многом было опосредовано массовой реализацией тенденции к появлению розеткообразующих форм злаков (Серебрякова 1971). Подобные примеры подчеркивает целесообразность сопряженного анализа результатов структурной эволюции и процессов генезиса различных биомов. Такие исследования актуальны и для морских экосистем (Rossi *et al.* 2017; Starko *et al.* 2019; Vacchi *et al.* 2017).

Таким образом, фронтальный анализ результатов структурной эволюции разных групп модульных организмов позволит рассматривать процессы формирования биоразнообразия на качественно ином уровне. Он будет способствовать более глубокому пониманию фундаментальной роли модульных живых существ в экосистемах разного масштаба, включая планетарный, и развитию биосферологии.

Библиография

- Богатых Б. А. 2006.** Фрактальные структуры живого и эволюционный процесс. *Журнал общей биологии* 67(4): 243–255.
- Брынец В. А. 2018.** Общность и особенности добиологической и биологической эволюции. *Эволюция: паттерны эволюции* / Отв. ред. Л. Е. Гринин, А. В. Коротаев, с. 43–53. Волгоград: Учитель.
- Гамалей Ю. В. 2015.** Климатический адаптогенез жизненных форм высших растений. *Успехи современной биологии* 135(4): 323–336.
- Гатцук Л. Е. 2008.** Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции. *Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология* 9(25): 29–41.
- Гринин Л. Е., Марков А. В., Коротаев А. В. 2013.** *Макроэволюция в живой природе и обществе*. М.: ЛИБРОКОМ.
- Жерихин В. В. 2003.** *Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике*. М.: КМК.
- Жмылев П. Ю. 2006.** Эволюция длительности жизни растений: факты и гипотезы. *Журнал общей биологии* 67(2): 107–119.
- Жмылев П. Ю., Лазарева Г. А., Морозова О. В., Татаренко И. В. 2019.** Корнеотпрысковые растения: обзор возможной повестки. *Бюллетень МОИП. Отдел биологический* 124(5): 40–54.
- Каратыгин И. В. 1993.** *Козволюция грибов и растений*. СПб.: Гидрометеониздат.
- Кирпотин С. Н. 2007.** *Ландшафтная экология с основами управления окружающей средой*. Томск: ТомГУ.

- Кузнецова Т. В. 1986.** О явлении псевдоциклического сходства у высших растений. *Журнал общей биологии* 47(2): 218–233.
- Марфенин Н. Н. 1993.** *Феномен колониальности*. М.: МГУ.
- Марфенин Н. Н. 1999.** Концепция модульной организации в развитии. *Журнал общей биологии* 60(1): 15–17.
- Марфенин Н. Н. 2008.** Фундаментальные закономерности модульной организации в биологии. *Вестник ТвГУ. Серия Биология и экология* 9(25): 147–161.
- Марфенин Н. Н. 2016.** Децентрализованный организм на примере колониальных гидридов. *Биосфера* 8(3): 315–337.
- Мейен С. В. 1975.** Проблема направленности эволюции. *Итоги науки и техники. Зоология позвоночных*. Т. 7, с. 66–117. М.: ВИНТИ.
- Мейен С. В. 1988.** Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений. *Современные проблемы эволюционной морфологии*: сб. ст., с. 91–103. М.: Наука.
- Мейен С. В. 1990.** Нетривиальная биология (заметки о...). *Журнал общей биологии* 51(1): 4–14.
- Нотов А. А. 1999.** О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов. *Журнал общей биологии* 60(1): 60–79.
- Нотов А. А. 2008.** Модульная организация как модельный объект в биологических исследованиях. *Вестник ТвГУ. Сер. Биология и экология* 9(25): 162–176.
- Нотов А. А. 2015.** Гомеозис и надежность репродуктивных систем модульных организмов. *Известия РАН. Серия биологическая* 3: 248–257.
- Нотов А. А. 2016.** Псевдоциклические сходства и структурная эволюция модульных организмов. *Известия РАН. Серия биологическая* 3: 276–285.
- Нотов А. А. 2017.** Концепция модульной организации как методическая основа фундаментальных исследований биоразнообразия. *Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению*, с. 281–285. Тверь: ТвГУ.
- Нотов А. А., Жукова Л. А. 2019.** Концепция поливариантности онтогенеза и современная эволюционная морфология. *Известия РАН. Серия биологическая* 1: 52–61.
- Олескин А. В. 2013.** Сетевые структуры в биосистемах. *Журнал общей биологии* 74(2): 112–138.
- Преображенский Б. В. 1986.** *Современные рифы*. М.: Наука.
- Савинов А. Б. 2015.** Активность растений как фактор их эволюции в древней и современной биосфере. *Палеоботанический временник* 2: 155–160.
- Савинов А. Б. 2017.** Грибы как фактор симбиотической организации наземных экосистем. *Современная микология в России*. Т. 6. Вып. 4. *Экология грибов*, с. 252–255. М.: Национальная академия микологии.
- Серебрякова Т. И. 1971.** *Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков*. М.: Наука.

- Сорокин Ю. И. 1990. *Экосистемы коралловых рифов*. М.: Наука.
- Тимонин А. К. 2006. Модульная организация высших растений и специфика эволюционной морфологии растений. *Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы*: материалы междунауч. конф. Т. 1, с. 105–107. Казань.
- Шафранова Л. М. 1981. Ветвление растений: процесс и результат. *Жизненные формы: структура, спектры и эволюция*, с. 179–213. М.: Наука.
- Brandl S. J., Rasher D. B., Côté I. M., Casey J. M., Darling E. S., Lefcheck J. S., Duffy J. E. 2019. Coral Reef Ecosystem Functioning: Eight Core Processes and the Role of Biodiversity. *Frontiers in Ecology and the Environment* 17(8): 445–454.
- Dauget J.-M. 1991. Application of Tree Architectural Models to Reef-Coral Growth Forms. *Marine Biology* 111(1): 157–165.
- Dubinsky Z., Stambler N. (Eds.) 2011. *Coral Reefs: An Ecosystem in Transition*. Netherlands: Springer.
- Hallé F., Oldeman R. A. A., Tomlinson P. B. 1978. *Tropical Trees and Forest: An Architectural Analysis*. Berlin; Heidelberg; New York: Springer.
- Marfenin N. N., Kosevich I. A. 2004. Morphogenetic Evolution of Hydroid Colony pattern. *Hydrobiologia* 530/531: 319–327.
- McCloskey L. R. 1970. The Dynamics of the Community Associated with a Marine Scleractinian Coral. *International Review of Hydrobiology* 55(1): 13–81.
- McElwain J. C. 2018. Paleobotany and Global Change: Important Lessons for Species to Biomes from Vegetation Responses to Past Global Change. *Annual Review of Plant Biology* 69: 761–787.
- Notov A. A. 2014. Fruticose Lichens: Structural Diversity, Taxonomic Characteristics and Evolution. *Wulfenia* 21: 21–31.
- Notov A. A. 2015. Homeosis and Evolution of Modular Organisms. *Paleontological Journal* 49(14): 1681–1690.
- Notov A. A. 2016. Pseudocyclic Transformation in the Evolution of Modular Organisms and the Problem of the Integrity of Biological Systems. *Paleontological Journal* 50(13): 1510–1518.
- Notov A. A. 2019. Differentiation and Specialization in the Evolution of Plants. *Wulfenia* 26: 132–140.
- Oldeman R. A. A. 1992. Architectural Models, Fractals and Agroforestry Design. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 41(2): 179–188.
- Rossi S., Bramanti L., Gori A., Orejas C. (Eds.) 2017. *Marine Animal Forests: The Ecology of Benthic Biodiversity Hotspots*. Cham: Springer.
- Sánchez J. A. 2004. Evolution and Dynamics of Branching Colonial Form in Marine Modular Cnidarians: Gorgonian Octocorals. *Hydrobiologia* 530/531: 283–290.
- Schiel D. R., Foster M. S. 2015. *The Biology and Ecology of Giant Kelp Forests*. Berkeley: University of California Press.

- Shefferson R. P., Jones O. R., Salguero-Gómez R. (Eds.) 2017.** *The Evolution of Senescence in the Tree of Life*. Cambridge: University Press.
- Starko S., Soto Gomez M., Darby H., Demes K. W., Kawai H., Yotsukura N., Lindstrom S. C., Keeling P. J., Graham S. W., Martone P. T. 2019.** A Comprehensive Kelp Phylogeny Sheds Light on the Evolution of an Ecosystem. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 136: 138–150.
- Strömberg C. A. 2011.** Evolution of Grasses and Grassland Ecosystems. *Annual Review of Earth and Planetary Sciences* 39: 517–544.
- Vacchi M., De Falco G., Simeone S., Montefalcone M., Morri C., Ferrari M., Bianchi C. N. 2017.** Biogeomorphology of the Mediterranean *Posidonia Oceanica* Seagrass Meadows. *Earth Surface Proces. Landforms* 42(1): 42–54.
- Wilson J. P., Montañez I. P., White J. D., DiMichele W. A., McElwain J. C., Poulsen C. J., Hren M. T. 2017.** Dynamic Carboniferous Tropical Forests: New Views of Plant Function and Potential for Physiological Forcing of Climate. *New Phytologist* 215: 1333–1353.