

МОРФОПРОЦЕСС И ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ОРГАНИЗМОВ

© 2010 г. А.И. Гранович, А.Н. Островский, А.А. Добровольский

*С.-Петербургский государственный университет,
биолого-почвенный факультет, кафедра зоологии беспозвоночных
199034 С.-Петербург, Университетская наб., 7/9
e-mail: granovitch@mail.ru*

Поступила в редакцию 23.11.2009 г.

В развитие представлений В.Н. Беклемишева об организме как самоподдерживающейся форме, реализующейся в процессе закономерной трансформации и замещения вещества и энергии, выделяются различные аспекты понятия “морфопроеесс”. Термин “**мгновенный морфопроеесс**” характеризует живой организм в данный момент времени и отражает принцип реализации формы (“мгновенная форма”): на временной шкале существование организма можно представить как совокупность последовательных “мгновенных форм”. “Первая производная” этой “моментальной” характеристики – **частный морфопроеесс**, организм от его возникновения до деления или гибели. **Составной частный морфопроеесс** – закономерно повторяющаяся последовательность нескольких отличных друг от друга частных морфопроеессов. Наконец, **общий морфопроеесс** как “вторая производная” мгновенного морфопроеесса есть ритмичное повторение частного морфопроеесса на временной шкале достаточного масштаба, линия предков–потомков. Для описания последовательных изменений этой системы использованы понятия “**онтогенез**” и “**жизненный цикл**”. Первое определяет последовательность морфофункциональных изменений в течение жизни особи (одного частного морфопроеесса), второе отражает последовательность изменений при реализации одного *полного* отрезка общего морфопроеесса, представленного одним или несколькими частными морфопроеессами. В статье также обсуждается признак равномерности морфопроеесса и проявления фазового характера частного и составного частного морфопроеессов.

Понятие “жизненный цикл” относится к базовым, широко используемым в самых разных областях биологии. В общем виде оно определяется как закономерная последовательность морфофункциональных изменений, которые претерпевает организм в течение своей жизни от рождения до смерти. Отметим, однако, что такое определение полностью совпадает с определением онтогенеза, в котором не упоминается такой признак, как цикличность (воспроизводимость). Для особи онтогенетические изменения не являются циклическими, они односторонне направлены и не повторяются. Само понятие “цикл” (от греческого *kyklos* – круг) подразумевает совпадение начальной и финальной точек траектории. Применительно к живым организмам – это “путь от рождения до рождения”. Понятие цикличности можно вводить только имея в виду закономерно повторяющиеся изменения в сравнении с аналогичными изменениями других особей того же вида в линии предки – потомки.

В русскоязычной научной литературе термин “жизненный цикл” чаще применяется для характеристики популяций и видов. Так, в некоторых работах для описания морфофункциональных измене-

ний организма в течение жизни и связанной с ними сменой экологических особенностей предлагается использовать термин “онтогенез”, оставляя понятие “жизненный цикл” только в качестве популяционной характеристики (Шарова, Свешников, 1988; Нигматуллин, 2004). В.Н. Беклемишев применял понятие “жизненный цикл” к особи как к системе и включал в него базовые понятия формы и ее изменения: “...цикл изменений формы от яйца до яйца” (Беклемишев, 1970, с. 256). Популяционная реализация жизненного цикла рассматривалась им в понятии “жизненной схемы вида” (Беклемишев, 1945, 1956).

В англоязычной литературе широкое применение терминов “life cycle” и практически синонимичного ему “life history” связано с различными системами как организменного, так и популяционно-видового уровня. При этом наиболее активно в последнее время обсуждается именно популяционно-видовой аспект, что обусловлено широким интересом к теории оптимизации жизненного цикла (Stearns, Koella, 1986; Stearns, 1992, 2000; Gasser et al., 2000; Bonds, 2006, и др.). Смысл этой теории – в объяснении таких особенностей организмов, как вариации роста, плодовитости, срока наступления половозрелости,

степени заботы о потомстве, возрастоспецифичной смертности и др., на основе оптимизационных моделей, которые предсказывали бы максимальный вклад в последующие генерации (Stearns, 2000). Теория оптимизации направлена на выявление ключевых факторов, определяющих дисперсию основных компонентов жизненного цикла (life history traits) и становления их оптимального сочетания на популяционном уровне. В этом смысле понятие “жизненного цикла” здесь имеет отчетливое популяционно-видовое звучание. Необходимо отметить также, что, акцентируя внимание на показателях репродуктивного успеха, продолжительности жизни и скорости роста, этот подход не рассматривает саму структуру жизненных циклов (в том числе сложных) – последовательность и количество характерных для них морфогенетических преобразований.

В целом в настоящее время очевидна необходимость принятия строгой системы понятий, описывающих последовательность морфофункциональных стадий существования организма, а также соответствующего популяционного отражения закономерных онтогенетических изменений особей. Нет ясности и в соотношении понятий “онтогенез” и “жизненный цикл”. Эти проблемы привели нас к мысли о необходимости ревизии и упорядочивания терминологии, описывающей структуру разнообразных жизненных циклов на основе более общих представлений о структуре живого.

ИЕРАРХИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ЖИВОГО И МОРФОПРОЦЕСС

Живые системы построены по иерархическому принципу. Системы более высокого уровня состоят из “элементов” подчиненных уровней – систем структурно менее сложных и меньших по размерам. Сложность каждой системы определяется количеством и разнообразием входящих в ее состав элементов. Очевидно, что сложность системы более высокого уровня оказывается выше, чем сложность входящих в ее состав систем ниже лежащих уровней (Беклемишев, 1964). В этом ряду систем (иерархической структуре живого) наиболее интегрированными и индивидуализированными (целостными) являются унитарные организмы, обладающие высокой физиологической автономностью и сложным поведением¹ (Беклемишев, 1964; McShea,

2001). Формирование и существование систем, являющихся элементами многоклеточного организма (органеллы и их системы, клетки, органы и системы органов), преимущественно регулируются самим этим организмом. Такие системы в значительно большей степени отвечают определению элементов, чем целого, а в их регуляции (образовании, существовании и функционировании) более значительную роль играет “общесистемный” (организменный) контроль, а не собственные “внутрисистемные” регуляторные механизмы. Организменный уровень индивидуальности может проявляться как на поли-, так и на моноцеллюлярном уровне. У протистов все субклеточные структуры “подчинены” клетке-организму – комплексной системе с высоким уровнем индивидуальности и интеграции элементов.

Следующими по сложности уровнями организации живых систем являются популяционный и биоценотический. Системам, находящимся на этих уровнях, как и любым другим, присущи свойства саморегуляции. Как и в любых других сложных системах, сохранение целостности надорганизменных систем (популяций и биоценозов) сопровождается изменением состава и отношений их элементов. Эти эффекты проявляются в многочисленных примерах популяционной регуляции, основанной на обратной связи (см., например, Бигон и др., 1989), в представлениях о системной целостности биоценозов, выражающейся в закономерных сукцессионных изменениях вплоть до достижения ими устойчивого климактического состояния (Разумовский, 1981), а также устойчивости на этапе длительной некогерентной эволюции крупных таксонов (Жерихин, 1986). Однако степень такой регуляции “элементов по целому” в системах популяционного и биоценотического ряда менее выражена, чем у организмов. Соответственно, унитарные организмы (одноклеточные или многоклеточные) в значительно меньшей степени контролируются со стороны надорганизменных систем (популяций, биоценозов). Формально оставаясь их элементами, они сами демонстрируют значительно более высокие степени целостности – индивидуальности и интеграции.

Здесь необходимо упомянуть системы “надорганизменного” уровня, степень интеграции которых сравнима с “организменной”. Это системы двух типов. Во-первых, речь идет о модульных организмах (Maskie, 1978; Hughes, 1980; Марфенин, 1993), элементы которых (модули) существуют совместно благодаря интегрирующим тканевым образованиям. Среди многоклеточных животных такая организация характерна для представителей нескольких неродственных групп. Таковы многооскулумные губки, а также колонии кишечнорастных, граптолитов, мшанок, камптозоев, полухордовых и асцидий. Вероятно, следуя концепции полизоичности (Беклемишев, 1952; Гинецинская, Добровольский, 1978), к

¹ Мы сознательно оставляем для более подробного обсуждения в другой работе очень важный вопрос о двух группах унитарных организмов, проявляющих сходную степень интеграции, но структурно различающихся. Одна группа (Protista и Procariota) представляет клеточный уровень организации и эволюционировала на основе дифференцировки внутриклеточных структур. Вторая группа (Animalia и многоклеточные Plantae) эволюционировала на основе дифференцировки клеток в многоклеточном теле.

числу этих систем стоит отнести и цестод. Степень интеграции модулей (зооидов) в этих системах может быть весьма высокой, проявляясь в том числе в полиморфизме (морфофункциональной специализации модулей, среди которых встречаются утратившие способность к самостоятельному питанию) и синхронизации разных видов активности зооидов (от втягивания щупалец до синхронного созревания гамет). Повышение уровня целостности колониального “суперорганизма” – физиологической взаимозависимости модулей и скоординированности их активности, т.е. интеграции, выражается в возникновении общеколониальных структур – “органов” и систем, а также редукции числа модулей. В ряду таких модульных систем встречаются как те, в которых зооиды структурно и физиологически почти “независимы”, так и те, в которых доминирующее влияние колонии превращает модули в колониальные “органы”. Наиболее яркие примеры высокой интеграции надорганизменной системы известны среди хондрофор и сифонофор, а также асцидий и мшанок, колонии которых приобретают способность к полупассивной или активной локомоции. Примеры полного подавления индивидуальности зооида и его “растворения” в индивидуальности надорганизменной системы (см. Беклемишев, 1964) можно найти среди шестилучевых герматипных кораллов (*Diploria*), хондрофор (*Velella*, *Porpita*), ремнецов (*Ligula*). У хондрофор архитектура колоний воспроизводит строение унитарных организмов.

Другой вариант надорганизменных систем, степень интеграции которых сравнима с организменной, – это семьи общественных насекомых. Такие системы состоят из унитарных организмов, т.е. организмов с максимально возможным уровнем пространственной, структурной и физиологической индивидуализации. Следствие этого – их высокая автономность и относительно сложное поведение. Однако индивидуальность особей подчинена контролю со стороны семьи: возникает “поведенческая” и “физиологическая модульность”. Именно физиологическая зависимость, а также неразрывно связанная с ней морфофункциональная специализация особей обеспечивают высокую степень интеграции семьи.

Заметим, что в обоих рассмотренных случаях речь идет об объединении систем организменного ранга в еще более сложную интегрированную систему – колонию или семью. В таких системах наблюдается выраженное в большей или меньшей степени подавление морфологической и/или физиологической индивидуальности образующих их элементов (особей). Степень интегрированности элементов системы (синоним – степень организованности системы, Беклемишев, 1964) здесь может достигать значений, сравнимых с теми, которые характерны для унитарных организмов. Необходимо отметить,

что степень интегрированности существенно различается и у различных унитарных организмов. Достаточно привести примеры организмов, принадлежащих заведомо различным уровням организации (например, представители наиболее просто организованных плоских червей Acoelomorpha характеризуются меньшей степенью интеграции элементов, чем представители членистоногих, Arthropoda).

Используемый в работе термин “организм” обозначает просто систему с относительно высоким спектром степени интеграции элементов. Унитарный или модульный – указание на структуру (морфологический критерий), при этом унитарный обычно, но необязательно более высоко интегрирован, чем модульный.

Таким образом, в ряду живых систем унитарные организмы занимают особое место. Функционально их характеризуют максимальные значения степени интегрированности, следствием чего является их автономность, наиболее сложное поведение; морфологически – это “монолитные” системы (Сержантов, 1972), имеющие высокую степень морфогенетической замкнутости и функциональной гармонии (Беклемишев, 1964; Levit, Scholz, 2002). Все это признаки систем, которые характеризуются высокой способностью следовать “регулятивному правилу” (аналог принципа Ле-Шателье в термодинамике) (Беклемишев, 1970), т.е. сохранять свою индивидуальность в условиях изменения большого количества внешних факторов. По многим параметрам к ним приближаются модульные организмы, к которым с экологической точки зрения применимо понятие особи. Другими словами, организмы-особи обладают телесной, пространственной обособленностью и высокой структурной упорядоченностью. К ним в наиболее конкретной форме применимы понятия “архитектоника” и “план строения”.

Во всех монолитных системах прослеживается единый принцип, который можно обозначить как закон структурно-функциональной связи. Он проявляется в том, что степень морфологической (конструктивной, пространственной) обособленности структуры пропорциональна специфичности выполняемой ею определенной функции. Отражение этого закона можно видеть в компартиментализации клетки протистов и четкой морфологической обособленности отдельных органоидов, обладающих специфической функцией. Аналогично компартиментализация (функциональная регионализация) проявляется уже на иной морфологической основе у многоклеточных организмов и выражается в дифференцировке клеток, формировании тканей, органов. Наконец, высшее проявление функциональной дифференцировки – наличие органов у сложно организованных многоклеточных систем. В этом случае с морфологической точки зрения очевидно наличие

целой системы взаимосвязанных и в то же время отличающихся друг от друга элементов, с функциональной – интенсификация определенной общей функции за счет выделения специализированных частных функциональных блоков. Все это – отражение морфофункциональной упорядоченности моноклеточных систем, т.е. высокой степени инвариантности элементного состава и связанных с ним функциональных блоков. В связи с этим очевидно особое место организмов в иерархической структуре живого – это системы, для которых степень морфофункциональной упорядоченности максимальна.

Для более сложных, дистрибутивных систем (популяции, биоценозы) (Сержантов, 1972) архитектурная упорядоченность существенно ниже. С позиций закона структурно-функциональной связи в этом случае сложнее выделить функциональные блоки. Их элементный состав оказывается непостоянным, пространственные границы – динамичными. Можно заключить, что такие системы характеризуются низкой морфологической определенностью в части набора и взаимного расположения элементов.

Существование любого живого организма обеспечивается благодаря прохождению через него потока вещества, энергии, информации. В этом смысле продуктивен взгляд на организмы как на диссипативные структуры – системы, находящиеся в стационарном состоянии на грани устойчивости (Пригожин, Стенгерс, 1986). Поддержание формы организма (диссипативной структуры с определенными архитектурными свойствами) обеспечивается потоком проходящих через него вещества и энергии. Увеличение энтропии структуры (организма) компенсируется их “оттоком”, а также присутствием живым организмам свойством поддерживать свою стабильность. В ходе этих процессов форма организма закономерно изменяется. Важно отметить, что диссипативные структуры формируются в определенных условиях путем “самоорганизации”. Рассмотрение механизмов самоорганизации живых систем важно для понимания вопросов их функционирования и эволюционного изменения. “Самосборка” и “самоподдержание” живых объектов (систем) прослеживается и далее – на популяционном и биоценологическом уровнях и, в конечном итоге, на уровне всей Геомериды (Беклемишев, 1970, синоним – глобальный морфопроецесс; Levit, Scholz, 2002). Все эти структуры могут рассматриваться как диссипативные. Тем не менее по причинам, указанным выше (степень морфофункциональной упорядоченности), именно организмы обсуждаются здесь как ключевые системы в формировании биосферы.

Представление о живых организмах как объектах, существующих “в потоке” вещества и энергии, возникло в начале XIX в., когда поразительный по своей точности взгляд был высказан Ж. Кювье (цит.

по: Беклемишев, 1994), сравнившим живой организм с вихрем. Позднее эта идея развивалась в виде представлений о подвижном равновесии открытых систем и устойчивой неравновесности живых систем (Бауэр, 1935; Сетров, 1971; Сержантов, 1972). В данном случае в первую очередь рассматривался функциональный аспект, и в частности его энергетическая составляющая как основа существования таких систем.

Соотношение морфологической и функциональной компонент в представлениях об организмах обосновано в работах В.Н. Беклемишева (1964, 1994). Развивая идею Кювье о том, что форма живого тела более постоянна, чем его материал (цит. по: Беклемишев, 1994), Беклемишев подчеркивал, что важнейшим признаком организма является “...форма, длящаяся в потоке обмена” вещества и энергии между организмом и внешней средой (Беклемишев, 1994, с. 35). Самоподдержание формы, обеспечиваемое в ходе обмена и внутренних перестроек (самообновления на основе обмена и копирования элементов), – важнейший признак живого организма, материального объекта в процессе постоянного изменения. Таким образом, организм как система характеризуется двойственностью. С одной стороны, это постоянно идущий процесс закономерной трансформации и замещения вещества и энергии, с другой – имеется и эпифеномен этого процесса – “длящаяся” материализованная форма. Вслед за В.Н. Беклемишевым мы будем обозначать организмы (объекты-процессы) термином “органический морфопроецесс” (см. также Levit, Scholz, 2002). По мнению Беклемишева, именно “...морфопроецесс – организм в развитии и изменении” должен являться объектом изучения анатомии и морфологии (1994, стр. 37). Следовательно, именно морфопроецессы должны быть основной операционной единицей систематики, поскольку представляют системную основу живого².

Морфопроецессы характеризуются различной степенью гармоничности организации (Беклемишев, 1964), степенью морфогенетической, функциональной и информационной замкнутости (Беклемишев, 1964), а также периодичностью (ритмом) (Беклемишев, 1970; Levit, Scholz, 2002). Именно на этом, последнем свойстве морфопроецессов будет сделан акцент в нашей работе.

ОРГАНИЗМ КАК МОРФОПРОЦЕСС

В.Н. Беклемишев рассматривал существование организмов как “общий циклический или, точнее, ритмический процесс, который “...строго специфици-

² Современная систематика до сих пор строит систему организмов преимущественно по половозрелым, “взрослым” формам.

чен, то есть повторяется в бесчисленных поколениях с незначительными лишь отклонениями” (1994, с. 36). Рассматривая понятие “морфопроецесс”, можно выделить несколько аспектов.

1. Организм как динамически реализующаяся форма (комплекс специфических морфофункциональных характеристик) может быть рассмотрен в каждый момент времени в виде “моментальной фотографии” (Беклемишев, 1994). Поскольку временная компонента здесь сводится к минимуму, эта единовременная характеристика организма (“мгновенная форма”) иллюстрирует постоянство формы, поддерживаемое в ходе динамического взаимодействия ее элементов, энергетических и информационных потоков. На временной шкале существование организма можно представить как совокупность последовательных идентичных “мгновенных форм”, а организм в определенный момент времени можно назвать “**мгновенным морфопроецессом**”, подчеркнув сам способ существования динамической формы: живой организм существует только в настоящий момент времени; эпифеномен этого существования в промежутке времени, стремящемся к нулю, – “мгновенная форма”. В весьма формалистичной (Maug, 1974) системе понятий В. Хеннига “мгновенный срез” через особь отражает понятие, определяемое термином “character bearing semaphoront” (Hennig, 1966 – цит по: Rieppel, 2003; см. также Assis, Brigandt, 2009). Таким образом, можно рассматривать семафоронт Хеннига в качестве термина, синонимичного предложенному.

2. “Первая производная” этой “моментальной” характеристики – существование организма, длящееся от его возникновения (слияния гамет или клеточного деления) до гибели или следующего деления. В отличие от понятия “мгновенный морфопроецесс” здесь рассматривается вся последовательность морфофункциональных изменений организма в течение его жизни, заканчивающаяся дезинтеграцией системы в связи с ее гибелью или делением клетки-организма. С морфологической точки зрения это форма, длящаяся в течение всей жизни объекта. Такую систему вместе с ее временной характеристикой логично определить как “**частный морфопроецесс**”. Частный морфопроецесс, таким образом, это организм как материальный объект – динамическая система на всех этапах ее существования. Морфофункциональные характеристики частного морфопроецесса не постоянны во времени. Они динамически стабильны на определенных его этапах (воспроизводство формы) и закономерно изменяются на других (см. ниже о равномерности морфопроецесса). Наиболее близким из предложенных ранее понятий, рассматривающих организм в качестве совокупности, “слияния мгновенных состояний”, необходимо признать “semaphoront complex” (Hennig, 1966 – цит. по: Rieppel, 2003). Однако в целом пред-

ставляется, что предлагаемая нами иерархическая система обозначений более емко описывает характеристики организма как объекта-системы и, таким образом, более богато содержанием.

Во многих случаях в ряду предки – потомки имеют последовательность нескольких отличных друг от друга частных морфопроецессов, когда один тип морфопроецесса дает начало другому типу. Наиболее яркие примеры таких морфопроецессов представляют те представители кишечнополостных, которые характеризуются последовательной сменой медузидного и полипоидного поколения; трематоды, у которых последовательно сменяются поколения мариты, материнской спороцисты и дочерних партенит; представители ракообразных, коловраток, насекомых, у которых последовательно сменяются морфологически различные поколения, характеризующиеся разным способом размножения. Для таких закономерных последовательностей двух или нескольких разных частных морфопроецессов можно предложить термин “**составной частный морфопроецесс**”.

3. Все отмеченные ранее особенности ритмично повторяются на временной шкале достаточного масштаба. Ритмичность (цикличность) изменений задает необходимость введения “второй производной” понятия “морфопроецесс”. Это и есть “**общий морфопроецесс**”. Его характеристикой, так же как и в случае частного морфопроецесса, является динамическая стабильность формы, но в отличие от частного и составного частного морфопроецессов – еще и повторяемость (воспроизводимость, цикличность) в ряду поколений предков – потомков. Один цикл общего морфопроецесса может включать один частный (простой) морфопроецесс или закономерную последовательность двух или нескольких частных морфопроецессов (составной частный морфопроецесс).

Неизменность (монотонность) общего морфопроецесса относительна. В ряду предки – потомки его характеристики как системы могут изменяться. Именно эти изменения должны расцениваться как эволюционные преобразования. С этой точки зрения понятие эволюции определяется как трансформация общего морфопроецесса в процессе его ритмической (циклической) реализации.

СХЕМЫ МОРФОПРОЦЕССА: ОНТОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ

В общем виде морфопроецесс – это динамическая система. Взаимодействие элементов лежит в основе стабильности формы системы. Динамика формы проявляется в возрастных (а также репродуктивных) изменениях в ходе частного морфопроецесса, в различиях между сменяющимися друг друга частями

составного частного морфопроецесса и, наконец, в эволюционных изменениях общего морфопроецесса. Для обозначения схем изменения морфопроецесса мы будем использовать понятия “**онтогенез**” и “**жизненный цикл**”. Имеется два оправдания для использования дополнительных понятий. Одно из них сущностное: морфопроецесс – это термин, обозначающий саму систему, а онтогенез и жизненный цикл – термины, описывающие последовательные состояния (изменения) этой системы. Второе – операциональное: термины “онтогенез” и “жизненный цикл” повсеместно используются в различных областях биологии, хотя как правило без строгого определения. Введение в развиваемую систему понятий сделает их употребление более строгим.

Онтогенез – это последовательность событий при реализации простого частного морфопроецесса, организма на всех этапах его жизни. Жизненный цикл – это последовательность событий (морфофункциональных изменений) при реализации одного *полного* отрезка общего морфопроецесса, представленного одним или несколькими частными морфопроецессами. В зависимости от сложности жизненного цикла такому отрезку может соответствовать один или несколько онтогенезов. В большинстве случаев ему соответствует один частный морфопроецесс. Тогда можно говорить о “простом жизненном цикле”, который в черед предков – потомков описывает онтогенез одного организма. В таких циклах все поколения однородны. Заметим, что в этой ситуации понятия “онтогенез” и “жизненный цикл” практически становятся синонимами.

Во многих случаях наименьший из возможных циклических отрезков (периодов) общего морфопроецесса включает в себя несколько последовательных и закономерно сменяющих друг друга, различающихся частных морфопроецессов и соответствующих им событий, которые вместе складываются в единый морфофункциональный цикл. Такие системы обозначены выше как составные частные морфопроецессы.

Соответственно последовательность происходящих с такой системой изменений следует называть “сложным жизненным циклом”. Таким образом, понятие “сложный жизненный цикл” описывает несколько последовательных, различающихся по морфофункциональным характеристикам поколений (онтогенезов).

Итак, понятие “жизненный цикл” оказывается синонимичным понятию “онтогенез” в случае составного частного морфопроецесса и соответственно сложного жизненного цикла.

Необходимо уточнить, что имеется точка зрения, в соответствии с которой отождествление понятий “онтогенез” (последовательность событий от рождения до смерти) и “простой жизненный цикл” не

является столь однозначным. Соотношение жизненного цикла и онтогенеза в данном случае буквально следует определению В.Н. Беклемишева (1970) (жизненный цикл – это последовательность событий “от яйца до яйца”). При этом онтогенез “равен” простому жизненному циклу только в тех случаях, когда родительский организм погибает непосредственно после размножения или “превращается” в дочерние организмы в результате деления. Другими словами, онтогенез оканчивается смертью или “исчезновением” организма, а жизненный цикл – размножением, т.е. непрерывной линии предков и потомков соответствует последовательность их “**циклов развития и репродукции**” – отрезков онтогенезов от рождения до конца репродуктивной активности. При таком подходе, исключая из понятия “жизненный цикл” заключительную часть онтогенеза, простому жизненному циклу должен соответствовать один цикл развития и репродукции, а сложному – закономерная последовательность нескольких таких циклов разных поколений. Этот взгляд разделяет и один из авторов настоящей статьи (А.Н. Островский).

ФАЗОВЫЙ ХАРАКТЕР ЧАСТНОГО МОРФОПРОЦЕССА

В качестве наиболее общего параметра простого частного морфопроецесса можно отметить “степень равномерности” – степень постоянства формы и функции. В.Н. Беклемишев (1994, с. 35) писал, что, “...пока длится жизнь, живое существо меняется”, подразумевая 1) изменения физиологического состояния в зависимости от внешних факторов (юстировку деятельности систем организма для поддержания гомеостаза) и 2) адаптации (опять же как гармонизацию взаимоотношений между организмом и меняющимися условиями среды). Помимо функциональных и приспособительных изменений В.Н. Беклемишев выделял еще три типа изменений, связанных с развитием, а именно 1) рост и усложнение, 2) некротические и 3) пропаторные изменения. Иными словами, наиболее равномерный (неизменный по своим характеристикам) морфопроецесс все равно различается в частях, и эти различия связаны с указанными выше изменениями. Здесь следует добавить, что составные частные морфопроецессы, кроме онтогенетических изменений, характеризуются чередованием различных поколений.

Простой частный морфопроецесс (и описывающая его онтогенетическая схема) у Metazoa отличается тем, что он включает в себя построение многоклеточного тела из одной клетки (при половом размножении) или из группы в различной степени дифференцированных клеток (при бесполом размножении), т.е., говоря о “степени равномерности”, для многоклеточных всегда можно указать специа-

лизированный отрезок морфопротесса, во время которого осуществляется формирование многоклеточного тела. Как правило, этот отрезок соответствует эмбриональному развитию и представляет собой первичную дифференцировку частного морфопротесса.

В качестве наиболее равномерных частных морфопротессов среди многоклеточных животных следует рассматривать некоторых плоских (например, Catenulida, Macrostromida) и кольчатых (некоторые Syllidae) червей. В обоих случаях существование организма начинается с бесполого размножения – архетомии или паратомии материнской особи, т.е. переход от предка к потомку осуществляется без кардинального изменения формы. Аналогичные примеры “равномерного” морфопротесса можно найти и среди представителей Cnidaria, где они также связаны с бесполом размножением – почкованием полипоидных форм. Относительной равномерностью на постэмбриональной фазе характеризуются морфопротессы многоклеточных, которым присуще прямое развитие, сопровождающееся живорождением. Примеры таких организмов можно найти в большинстве крупных систематических групп многоклеточных (плоские черви, нематоды, коловратки, цефалоринхи, членистоногие, моллюски, позвоночные и др.).

Тем не менее еще шире распространен принципиально иной тип развития, который характеризуется двумя или большим количеством устойчивых морфофункциональных состояний, связанных этапами резких изменений. Этап быстрой и существенной перестройки характера морфопротесса обычно обозначается как метаморфоз. Все организмы, имеющие морфофункционально обособленный личиночный этап в развитии, следует относить к этой категории. По сути один и тот же организм существует в разных “обличьях”, причем каждому из них, как правило, соответствует особая среда обитания. Планулы и актинолуы книдарий, мюллеровская и геттевская личинки свободноживущих и все разнообразные личинки паразитических плоских червей, личинки цефалоринхов, скребней, трохофоры аннелид, трохофоры и велигеры моллюсков, науплиусы и зоеа ракообразных, личинки и куколки насекомых с полным превращением, пилидии немертин, разнообразные личинки щупальцевых, личинок иглокожих – вот далеко не полный список устойчивых отрезков соответствующих частных морфопротессов, переход от которых к последующему личиночному или ювенильному этапам связан с быстрой и значительной перестройкой характера морфопротесса. Можно сказать, что постэмбриональная часть частного морфопротесса в этих случаях “квантована” на несколько устойчивых отрезков. Точнее, она в отличие от упомянутых ранее примеров относительной равномерности приобретает фазовый характер.

Переход между различными фазами морфопротесса (метаморфоз) сопровождается резким изменением свойств системы и может рассматриваться как фазовый переход. Можно вновь подчеркнуть, что во многих случаях каждая фаза морфопротесса (устойчивая морфофункциональная организация) существует в специфических условиях и переход к другой фазе, как правило, хотя и не всегда, связан с резкой сменой среды обитания.

Безусловно, подчеркивая самое главное в таком типе простого частного морфопротесса – наличие нескольких фазовых частей, необходимо помнить, что и внутри каждой фазы осуществляются те или иные морфофункциональные изменения. В частности, упоминавшиеся ранее ростовые, пропаторные и некротические изменения характерны для отдельных этапов каждой фазы. Логично поэтому такие этапы – периоды постепенных преобразований в пределах фаз морфопротесса – обозначать как **стадии**³ (Галактионов, Добровольский, 1984). И фазы и стадии являются **онтогенетическими этапами** простого частного морфопротесса.

Акцентируя внимание на крайних вариантах, с одной стороны, относительно равномерном типе морфопротесса у ряда организмов, а с другой – фазовом типе, характерном для других, мы лишь хотим подчеркнуть наличие хорошо отличающихся друг от друга типов частного морфопротесса. На самом деле, дискретность частного морфопротесса может иметь различные степени выраженности. Так, например, постепенное анаморфное развитие метамерных организмов дает пример ряда хорошо заметных перестроек морфопротесса (увеличение числа сегментов), однако оно не идет ни в какое сравнение с единовременной перестройкой всей организации, характерной для развития с катастрофическим метаморфозом. Аналогично морфопротесс многих насекомых с “неполным” превращением относительно дискретен в смысле последовательности личиночных стадий. Однако нельзя говорить о фазовом характере такого морфопротесса на отрезке чередования личиночных стадий. И лишь у некоторых Hemimetabola, таких, как Odonata и Ephemeroptera, фазовость морфопротесса достаточно отчетливо проявляется при переходе от последней личиночной стадии к имагинальной или субимагинальной у поденок.

Таким образом, первичный анализ свойства равномерности частного морфопротесса выявляет существование континуума, на одной стороне которого находится относительно равномерный (постепенный) морфопротесс, на другой – морфопротесс, обладающий свойствами фазовых переходов. Сравнение показывает, что фазовость развития в различ-

³ Личиночная, ювенильная и половозрелая фазы традиционно обозначаются как стадии.

ных группах животных возникала неоднократно и независимо. Разработка общего понятийного и терминологического аппарата для описания огромного разнообразия морфопроецессов организмов – весьма важный вопрос, который заслуживает отдельной работы. Одно из возможных направлений – формализация представлений в русле типологической концепции архетипа (уточнение и разработка понятия меросемафоронта как архетипа стадии развития см. Любарский, 1996).

ФАЗОВЫЙ ХАРАКТЕР ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА

Проявления фазовой структуры частного морфопроецесса определяют степень фазовости (дискретности) соответствующего жизненного цикла. При этом в случае простого жизненного цикла (см. выше) это единственная причина, определяющая его дискретность. Однако сложные жизненные циклы включают последовательность событий в двух или нескольких следующих друг за другом частных морфопроецессах – **поколениях**. Таким образом, дискретный характер сложных жизненных циклов определяется тем, что они представлены двумя – несколькими различающимися частными морфопроецессами (поколениями), каждый из которых имеет свою собственную фазовую структуру. В качестве примера уместно рассмотреть обобщенную схему жизненного цикла таких организмов, которые характеризуются несколькими существенно различающимися в морфофункциональном плане поколениями. Одни из наиболее ярких примеров можно найти при рассмотрении паразитических животных. В частности, обобщенная схема сложного жизненного цикла трематод (Neodermata: Trematoda) содержит в типичном случае три частных морфопроецесса (поколения), половозрелые стадии которых представлены 1) материнской спороцистой, 2) редией (или дочерней спороцистой) и 3) маритой. Существенные морфофункциональные различия этих частных морфопроецессов позволяют уже на таком уровне сопоставления утверждать, что жизненный цикл имеет фазовый характер. Дальнейший анализ демонстрирует яркое проявление фазовой структуры каждого из упомянутых частных морфопроецессов. Это три последовательные фазы (личинка в яичевых оболочках, мирацидий и материнская спороциста) в первом поколении. Одна фаза редии (или дочерней спороцисты) – во втором. Наконец, три ярко выраженные фазы (церкарии, метацеркарии и мариты) в третьем, миктическом поколении. В свою очередь отдельные фазы любого из трех выделенных частных морфопроецессов состоят из стадий развития. Например, фаза метацеркарии включает в себя стадию, характеризующуюся интенсивными морфогенетическими перестройками и стадию

относительного морфофункционального покоя. В целом сложный жизненный цикл трематод имеет фазовый характер, но, как видно из приведенного примера, эта фазовость двойственна. С одной стороны, она обусловлена наличием “суммы” морфопроецессов, с другой – их собственной гетерогенной структурой.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный в данной работе анализ организации систем позволяет, на наш взгляд, упорядочить представления о наиболее интегрированных из них – системах организменного ряда. Эти представления, возможно, позволят более однозначно использовать терминологический аппарат, связанный с описанием индивидуального развития и структуры жизненного цикла. Продолжение начатого анализа можно вести в сторону упорядочивания представлений о более сложных системах популяционно-биоценотического уровня, используя те выводы, которые получены в данной работе. В частности, на основе представлений о фазовом характере морфопроецесса можно провести морфологический, а затем и морфофункциональный анализ разнообразия структуры популяций. Но это тема отдельного исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бауэр Э.С., 1935. Теоретическая биология. М.: Изд-во ВИЭМ. 206 с.
- Беклемишев В.Н., 1945. О принципах сравнительной паразитологии в применении к кровососущим членистоногим // Мед. паразитол. Т. 14. Вып. 1. С. 56–73.
- Беклемишев В.Н., 1952. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. Изд. 2-е. М.: Сов. наука. 698 с.
- Беклемишев В.Н., 1956. Возбудители болезней как члены биоценозов // Зоол. журн. Т. 35. № 12. С. 1765–1779.
- Беклемишев В.Н., 1964. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 69. Вып. 1. С. 22–38.
- Беклемишев В.Н., 1970. Биоценотические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука. 504 с.
- Беклемишев В.Н., 1994. Методология систематики. М.: Т-во науч. изд. КМК. 221 с.
- Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К., 1989. Экология. Особи, популяции, сообщества. Т. 2. М.: Мир. 477 с.
- Галактионов К.В., Добровольский А.А., 1984. Опыт популяционного анализа жизненных циклов трематод на примере микрофаллид группы “*pygmaeus*” (Trematoda: Microphallidae) // Эколого-паразитоло-

- гические исследования северных морей. Апатиты: Изд-во КНЦ АН СССР. С. 8–41.
- Гинецинская Т.А., Добровольский А.А., 1978. Частная паразитология. Паразитические черви, моллюски и членистоногие. М.: Высш. шк. 292 с.
- Жерихин В.В., 1986. Биоценотическая регуляция эволюции // Палеонтол. журн. № 1. С. 3–12.
- Любарский Г.Ю., 1996. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: Т-во науч.изд. КМК. 432 с.
- Марфенин Н.Н., 1993. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ. 237 с.
- Нигматуллин Ч.М., 2004. К теории жизненных циклов паразитов. Терминология и классификация хозяев по их роли в жизненных циклах гельминтов // Матер. I и II междунар. чтений, посвященных памяти и 85-летию со дня рождения С.С. Шульмана. Калининград: Изд-во КГТУ. С. 96–119.
- Пригожин И., Стенгерс И., 1986. Порядок из хаоса: Новый диалог человека с природой. М.: Прогресс. 432 с.
- Разумовский С.М., 1981. Закономерности динамики биоценозов. М.: Наука. 231 с.
- Сержантов В.Ф., 1972. Введение в методологию современной биологии. Л.: Наука. 282 с.
- Сетров М.И., 1971. Организация биосистем. Л.: Наука. 275 с.
- Шарова И.Х., Свешников В.А., 1988. Проблемы экологической морфологии. М.: Знание. 64 с.
- Assis L.C.S., Brigandt I., 2009. Homology: homeostatic property cluster kinds in systematic and evolution // *Evol. Biol.* V. 36. № 2. P. 248–255.
- Bonds M.H., 2006. Host life-history strategy explains pathogen-induced sterility // *Am. Nat.* V. 168. P. 281–293.
- Gasser M., Kaiser M., Berrigan D., Stearns S.C., 2000. Life-history correlates of evolution under high and low adult mortality // *Evolution.* V. 54. P. 1260–1272.
- Hughes R.G., 1980. Current induced variation in the growth and morphology of hydroids // *Development and Cellular Biology of Coelenterates.* Amsterdam: Biomed. Press. P. 179–184.
- Levit G.S., Scholz J., 2002. The biosphere as a morpho-process and a new look at the concepts of organism and individuality // *Senckenbergiana Lethaea.* V. 82. № 1. P. 367–372.
- Mackie G.O., 1978. Coordination in physonectid siphonophores // *Mar. Behav. Physiol.* V. 5. P. 325–346.
- Mayr E., 1974. Cladistic analysis or cladistic classification // *Zeitsch. Zool.Syst. Evol.* B. 12. S. 94–128.
- McShea D.W., 2001. The hierarchical structure of organisms: a scale and documentation of a trend in the maximum // *Paleobiology.* V. 27. № 2. P. 405–423.
- Rieppel O., 2003. Semaphoronts, cladograms and the roots of total evidence // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 80. № 1. P. 167–186.
- Stearns S.C., 1992. *The Evolution of Life Histories.* Oxford: Oxford Univ. Press. 264 p.
- Stearns S.C., 2000. Life history evolution: successes, limitations, and prospects // *Naturwissenschaften.* B. 87. S. 476–486.
- Stearns S.C., Koella J., 1986. The evolution of phenotypic plasticity in life-history traits: predictions of norms of reaction for age- and size-at-maturity // *Evolution.* V. 40. P. 893–913.

Morphoprocess and life cycles of organisms

A. I. Granovitch, A. N. Ostrovsky, A. A. Dobrovolsky

*St. Petersburg State University
Faculty of Biology and Soil Sciences, Department of Invertebrates Zoology
119034 St. Petersburg, Universitetskaya nab., 7/9
e-mail: granovitch@mail.ru*

In developing the ideas of V.N. Beklemishev about an organism as a form, existing in a process of determined transformation and matter/energy exchange, we consider different aspects of the term “morphoprocess” and introduce corresponding additional terms. **Momentary morphoprocess** characterizes an organism in the given moment of time. This term reflects a constancy of the form (“momentary form”), where the existence of an organism can be imagined as a sequence of “momentary forms”. “First derivative” of this momentary characteristic is **particular morphoprocess** – an organism from its origin to fission / division or death. **Compound particular morphoprocess** is a determined and reiterating sequence of different particular morphoprocesses. And, at last, **general morphoprocess** – a “second derivative” of momentary morphoprocess – is rhythmical reiterating of a particular morphoprocess on the long-term scale, an ancestors/descendants lineage. To describe consecutive changes in this material system, the terms **ontogenesis** and **life cycle** are used. Ontogenesis characterizes a sequence of the morpho-functional changes of an individual organism during its life, whereas life cycle reflects a sequence of changes during one *complete* segment of the general morphoprocess represented by a single or several particular morphoprocesses. We also discuss morphoprocess uniformity along with the phase nature of morphoprocesses, both particular and compound particular ones.