

НАУЧНАЯ СТАТЬЯ

УДК 573.2

**О НЕКОТОРЫХ ПАРАДОКСАЛЬНЫХ ВАРИАНТАХ ОНТОГЕНЕЗА
МОДУЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ**Александр Александрович Нотов¹, Людмила Алексеевна Жукова²¹ Тверской государственный университет² Марийский государственный университет**Автор, ответственный за переписку:** Александр Александрович Нотов,
anotov@mail.ru

Аннотация. Охарактеризованы некоторые парадоксальные варианты онтогенеза модульных организмов. Их анализ свидетельствует об актуальности создания общей концепции онтогенеза. Общая концепция онтогенеза, в свою очередь, будет способствовать развитию различных разделов современной биологии и экологии. Она имеет особое значение в создании теоретических основ популяционной биологии.

Ключевые слова: теоретическая биология, онтогенез, модульные и унитарные организмы, растения, животные, грибы, популяция, популяционная биология

DOI: 10.55959/MSU0027-1403-BB-2023-128-5-52-62.

Финансирование. Работа выполнена на личные средства авторов.

Для цитирования: Нотов А.А., Жукова Л.А. О некоторых парадоксальных вариантах онтогенеза модульных организмов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2023. Т. 128. Вып. 5. С. 52–62.

ORIGINAL ARTICLE

**ON SOME PARADOXICAL VARIANTS OF MODULAR ORGANISMS
ONTOGENESIS**Alexander A. Notov¹, Lyudmila A. Zhukova²¹ Tver State University² Mari State University**Corresponding author:** Alexander A. Notov, anotov@mail.ru

Abstract. Several paradoxical variants of ontogenesis of the modular organisms are analyzed. Their study will be of paramount importance in the long term, taking into account the creation of a general concept of ontogenesis. The general concept in its turn will contribute to the development of various branches of modern biology and ecology. That concept is utmost important in strengthening theoretical foundations of the population biology.

Keywords: theoretical biology, ontogenesis, modular and unitary organisms, plants, animals, fungi, population, population biology

Financial Support. Personal funds.

For citation: Notov A.A., Zhukova L.A. On some paradoxical variants of modular organisms ontogenesis // Byul. MOIP. Otd. biol. 2023. T. 128. Vyp. 5. S. 52–62.

Представления об онтогенезе имеют основополагающее значение для биологии (Серебряков, 1962; Серебрякова, 1971, 1983; Хохряков, 1972, 1975а; Озернюк, Исаева, 2016). Однако огромное разнообразие его вариантов до сих пор не позволяет решить ни одну из давно уже обсуждаемых проблем (Бондаренко, 1982; Гатцук, 2008б; Braun, 1853; Rinkevich, 2019а и др.). Особые сложности возникают при анализе модульных организмов (Tomlinson, 1982; Гатцук, 2008а,б). Важные теоретические обобщения были сделаны в отношении модульных растений (Хохряков, 1972, 1975а; Жукова и др., 2000; Гатцук, 2008а,б). Благодаря системному анализу и целостному пониманию онтогенеза в ботанике сформировалось уникальное популяционно-онтогенетическое направление, в рамках которого разработаны подходы к периодизации онтогенеза, изучению поливариантности и онтогенетической структуры популяций (Уранов, 1974; Заугольнова и др., 1988; Жукова и др., 2000). Они были дополнены представлениями о разных категориях жизненных форм, онтобиоморфе, фенобиоморфе, активности биоморфы, путях эмбрионизации и интенсификации онтогенеза (Хохряков, 1972, 1975а, б, 1981а, б; 1994). Сформированы важные предпосылки для создания общей концепции онтогенеза (Нотов, Жукова, 2022).

Существенный вклад в развитие разных аспектов изучения онтогенеза внес А.П. Хохряков. Он пытался осмыслить специфику его преобразования не только у растений, но и животных (Хохряков, 1981б). Он замечал сущностные черты процессов, связанных с онтогенезом, и отмечал, например, что «... части тела или целиком самостоятельно живущие организмы, такие как нитчатые водоросли, лишайники, ряска – в то же время диаспоры» (Хохряков, 1975а, с. 86). Подобные идеи крайне важны для будущих обобщений. Необычные биоморфы были ему особенно интересны. Он умел находить у них оригинальные формы проявления общих тенденций и закономерностей. Растения с широким спектром «парадоксальных» жизненных форм в полной мере способствовали раскрытию таланта А.П. Хохрякова глубоко понимать сложные явления и процессы.

Неразрешимость противоречий, возникающих при использовании ключевых для анализа онтогенеза понятий и подходов, на примере растений была осознана уже в XIX в. (Гатцук, 2008б; Braun, 1853). Проблематичность терминов «индивидуум», «особь» для модульных организмов стала позднее очевидной в зоологии

и микологии (Марфенин, 1993; Дьяков, 2008; Змитрович, 2010). Для клонов неоднозначным и противоречивым является и понятие «организм». Особенно остро это ощущается в случаях образования гигантских клонов и при неограниченной бесполой репродукции (Arnaud-Haond et al., 2012; Rogers, Gale, 2017; Anderson et al., 2018). Такие варианты онтогенеза с отсутствием четких границ целостности организма, его роста и репродукции воспринимаются как парадоксальные феномены. У растений и многие другие черты жизненных процессов рассматривают как парадоксы (Нухимовский, 2002). С учетом модульных животных и грибов спектр парадоксальных вариантов онтогенеза еще шире (Нотов, Жукова, 2022). Актуален их специальный анализ и отражение его итогов в общей концепции онтогенеза.

Цель статьи – охарактеризовать некоторые парадоксальные варианты онтогенеза модульных организмов и оценить их значимость для общей концепции онтогенеза.

Представления о модульной и унитарной организации имеют фундаментальное значение для биологии и экологии. Модульные и унитарные организмы – это две кардинально различающиеся группы живых существ с принципиально различным типом онтогенеза (Марфенин, 1993, 2016; Гатцук, 2008б; Tomlinson, 1982). Особенности индивидуального развития обуславливают специфику их строения, функционирования, репродукции, эволюции и экологии (Марфенин, 1993, 2016; Гатцук, 2008б). Модульные организмы представлены во всех компонентах биоты. Их онтогенезы наиболее сложны для анализа (Notov, Zhukova, 2022). Открытый рост, способность к дезинтеграции и клонированию создают практически неразрешимые противоречия при использовании базовых понятий и подходов (Бондаренко, 1982; Гатцук, 2008б; Дьяков, 2008).

Большие трудности возникают при анализе многоуровневой иерархии структурных единиц, а также сложных жизненных циклов модульных организмов (Бондаренко, 1982; Заугольнова и др., 1988; Гатцук, 2008а). Благодаря открытому росту и другим, связанным с ним особенностям организации, модульные объекты существенно отличаются от унитарных организмов. Модульные растения, животные и грибы способны достигать гигантских размеров, обладать потенциальным бессмертием, многократно распадаться на раметы, становящиеся самостоятельно живущими «дочерними» особями, превращаться в диаспоры (Хохряков, 1975а, Шорина, 1981; Жмы-

лев, 2006; Bar-Ness, 2012, 2013; Arnaud-Haond et al., 2012; Schiel, Foster, 2015; Rogers, Gale, 2017; Rossi et al., 2017; Anderson et al., 2018). На фоне более «тривиального» алгоритма индивидуального развития унитарного животного эти преобразования поражают и «разрушают» традиционные представления об организме. Подобные особенности определяют парадоксальность

самих объектов и вариантов их онтогенезов, представляющих весьма оригинальные феномены. В каждом из вариантов проявляются крайне нехарактерные для «типичного» организма черты. Для обозначения парадоксальных вариантов онтогенеза можно использовать образные аналогии, отражающие специфику организма и сопряженного с ней феномена (табл. 1).

Т а б л и ц а 1

Взаимосвязь некоторых парадоксальных вариантов онтогенеза с системными свойствами модульной организации и особенностями популяционной жизни

Свойство*	Форма проявления свойства**	Вариант*** (феномен)	Специфика онтогенеза	Особенности популяционной жизни
Лабильность границ биосистемы	беспредельное разрастание организма	организмы-ценотические каркасы	структурирующий биоценозы потенциально бесконечный онтогенез	неограниченно долго существующие популяции и псевдопопуляции без явных циклов оборота поколений
Толерантность к внутренней дезинтеграции (на организменном уровне)	детерминированная регулярная раметизация (партикуляция) организма	организмы-клоны	структурирующий популяции потенциально бесконечный онтогенез с некоторыми чертами популяционной жизни	формирование в пределах популяции ее квазифрактальных аналогов из раметизированных генет
Предрасположенность к вегетативному самовоспроизведению	бесполоя репродукция – ключевая жизненная стратегия	организмы-диаспоры	структурирующий популяции потенциально бесконечный онтогенез с гиперактивной бесполой репродукцией	исключительно или преимущественно вегетативное самоподдержание популяций
Склонность к внешней интеграции (межсистемной)	срастание (слияние) родственных и близкородственных организмов	организмы-химеры	синонтогенез интегрированных родственных и близкородственных организмов	популяционные биосистемы с химерами, образующимися в результате межорганизменной интеграции особей
Склонность к внешней интеграции (межсистемной)	агрегация неродственных организмов в симбиозы квазиорганизменной целостности	симбиотические организмы	синонтогенез микропопуляций, интегрированных с неродственным организмом	квазипопуляционные биосистемы с межвидовой интеграцией и квазиорганизменным типом развития

* Приведено ключевое системное свойство, которое в совокупности с открытым ростом и другими особенностями модульной организации обуславливает возникновение данного варианта; ** отмечена предельная форма, при которой парадоксальность проявляется наиболее ярко; *** варианты обозначены посредством указания на сопряженные с ними феномены.

Каждый парадоксальный вариант онтогенеза обусловлен крайними формами проявления некоторых системных свойств модульной организации, которые связаны с открытым ростом (табл. 1). Часть этих свойств отражает особенности внутрисистемных взаимосвязей, например подвижность внутренних границ, склонность к самовоспроизведению в пределах данного индивидуума, способность к дезинтеграции и потере физической целостности организма (табл. 1). Прочие варианты онтогенеза обусловлены спецификой внешних связей, которая выражается в склонности к различным формам внешней интеграции. Способность к открытому росту обуславливает возможность срастания структур своего тела и различные формы межорганизменной интеграции, в результате которой образуются химерные организмы. Реализуются и мультихимерные варианты со срастанием нескольких особей одного вида и даже организмов разных близкородственных видов (Rinkevich, 2011). Еще более парадоксальна межвидовая интеграция и агрегация неродственных организмов в симбиозы почти организменной (квазиорганизменной) целостности. Все отмеченные варианты онтогенеза сопряжены с необычными формами популяционной жизни (табл. 1).

Первая группа парадоксальных вариантов связана с «необычными» организмами, а вторая группа вариантов – с «нетривиальными» биосистемами надорганизменного уровня. Специфика организации и развития таких биосистем проявляется в их значительном сходстве с объектами организменного уровня целостности. В связи с этим подобные биосистемы можно охарактеризовать как квазиорганизменные (табл. 1). Однако в ряде случаев при их изучении традиционно применяют подходы, понятия и термины, которые используют и для организмов. Например, для лишайников остаются актуальными понятия «особь», «организм», «онтогенез», «популяция». В лихенологии уже сформировались и активно развиваются все традиционные для объектов организменного уровня разделы биологии и экологии. В работах по систематике и таксономии лишайников описывают виды, дают им бинарные названия. По аналогии с ботаническим возникло популяционно-онтогенетическое направление у лихенологов (Суетина, 2016).

Степень проявления отмеченных свойств и особенностей популяционной жизни может быть очень разной. Наиболее парадоксальны крайние формы (табл. 1). В этом случае разли-

чия между описанными вариантами наиболее контрастны, а их анализ позволяет более полно охарактеризовать своеобразие популяционной жизни. Четко выявляется общая специфика рассматриваемых парадоксальных вариантов онтогенеза. Она сопряжена с более значимой, по сравнению с унитарными объектами, ролью организма и онтогенеза в структурировании популяций и биоценозов, а также с возможностью реализации некоторых существенных свойств популяционной жизни на основе одной генеты (табл. 1). К свойствам, которые могут проявляться в ходе онтогенеза раметизированного организма, относится самовоспроизведение с более или менее регулярным образованием автономных дочерних особей (рамет), оно способствует поддержанию внутренней демографической динамики популяции (Notov, Zhukova, 2022). Однако сходство с «типичными» популяциями всегда неполное. Для отмеченных вариантов степень его проявления различна. В ряде случаев нет нормального оборота поколений, формируются псевдопопуляции (Шорина, 1981). Нередко бывают утрачены универсальные механизмы обеспечения генетического полиморфизма популяции. Крайне интересны варианты популяционной жизни на основе биосистем ценологического уровня. Отдельные черты популяций реализуются у «симбиотических организмов».

Благодаря тому, что основные особенности модульной организации взаимосвязаны и взаимообусловлены, встречаются, как правило, различные сочетания основных (базовых) вариантов онтогенеза (табл. 2). В этом случае специальный интерес представляет анализ пространства логических возможностей и выявляемых запретов (Тимонин, 2022). Частота отмеченных и вероятных комбинаций различна, и для каждого базового варианта характерна разная полнота рядов комплексирования. В связи с относительно независимым характером сочетания пространство логических возможностей является многомерным. Наиболее полный спектр «комплексных» вариантов выявлен у симбиотических организмов. Эти варианты образуют относительно обособленный ряд (табл. 2), связанный с симбиотическими ассоциациями квазиорганизменной целостности.

Выявленные спектры основных и «комплексных» вариантов свидетельствуют о необходимости дальнейшего детального анализа понятия «организм» (Беклемишев, 1928; Зелеев, 2018) и актуальности рассмотрения при этом популяционного

Т а б л и ц а 2

Возможные сочетания черт парадоксальных вариантов онтогенеза модульных организмов

	О*-ценотические каркасы	О-клоны	О-диаспоры	О-химеры	Симбиотические О
О-ценотические каркасы	–	++	?	+	++
О-клоны	Animalia (Anthozoa) Fungi (<i>Armillaria</i>) ** Plantae	–	+++	++	++
О-диаспоры	?	Animalia Fungi Plantae (Lemnoideae)	–	+?	++
О-химеры	Animalia (Anthozoa) Fungi Plantae (Algae: Sargassaceae, Laminariaceae)	Animalia (Anthozoa, Ascidiacea) Fungi Plantae (Algae: Chlorophyceae, Phaeophyceae, Rhodophyceae)	Animalia (Ascidiacea: <i>Botryllus</i>)	–	++
Симбиотические О	Animalia (Anthozoa: Madreporaria) Lichenes	Animalia (Anthozoa: Madreporaria) Lichenes (<i>Arctoparmelia</i>) Plantae (Fabaceae)	Lichenes	Animalia (Anthozoa) Lichenes	–

Примечание. О* – организмы; ** отмечены царства и таксоны высокого ранга, в которых встречаются данные сочетания, для редких комбинаций в ряде случаев указаны семейства и рода, некоторые примеры даны в тексте. Число плюсов отражает относительную частоту встречаемости.

аспекта. Предварительные материалы (табл. 2) помогут в перспективе упорядочить детальное изучение модульных организмов и их онтогенезов. Оно позволит уточнить данное пространство логических возможностей и выявить существенные закономерности.

Отдельной важной задачей является выяснение характера распространения парадоксальных вариантов в разных царствах. Оно должно быть ориентировано на выяснение особенностей проявления свойств вариантов в зависимости от специфики организации растений, животных и грибов (Нотов, Жукова, 2022). Практически в каждом из этих компонентов биоты представлены хотя бы в комбинированных вариантах модульные «каркасы», «клоны», «химеры» и «симбиотические организмы» (табл. 2).

Особенно интересны предельные формы проявления вариантов и механизмы их комплексирования. Такие формы поражают уровнем парадоксальности и значительной глубиной трансформации «типичных» организмов, онтогенезов, способов популяционной жизни. Подобные варианты можно рассматривать как результат максимальной реализации общих тенденций преобразования онтогенеза модульных организмов, сопряженных с открытым ростом. Благодаря

этому достигается крайнее выражение качеств, связанных с неограниченным морфогенезом. Проявляется бесконечность процессов нарастания и разрастания, раметизации и клонирования, вегетативной (бесполой) репродукции («диаспоризация»). При этом сами организмы становятся потенциально бессмертными, а онтогенез потенциально бесконечным. Размеры их также могут оказаться относительно беспредельными. Это свойство наиболее четко выражено у организмов «каркасов» и «клонов» и в случаях различных сочетаний данных феноменов.

Признаками гигантских «каркасов» обладают *Ficus benghalensis* L., *Populus tremuloides* Michx., *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn, рифообразующие кораллы (Шорина, 1981; Fagerstrom, West, 2011; Bar-Ness, 2012, 2013; Rogers, Gale, 2017; Rossi et al., 2017). Одно единственное дерево *Ficus benghalensis* может занимать территорию площадью более 19 000 м² – почти два гектара (Bar-Ness, 2012, 2013)! В ряде случаев, на основе «каркасов» образуются гигантские клоны. У некоторых видов они охватывают участки площадью более сотни гектаров, а их возраст может достигать десятков тысяч лет (Arnaud-Haond et al., 2012; Rogers, Gale, 2017; Anderson et al., 2018).

Потенциальная бесконечность онтогенеза может проявляться в разной степени и у «организмов-диаспор». В некоторых случаях безграничная интенсификация вегетативной репродукции способна так трансформировать модульный организм, что его модульная организация при «поверхностном» рассмотрении становится неочевидной. Таким объектом является, например, *Wolffia arrhiza* (L.) Horkel ex Wimm. Для всех представителей Lemnoideae Bab. (семейство Araceae Juss.) характерна потенциально бесконечная «мультидиаспоризация» при которой появление материнского организма, представляющего новую генету, становится трудноуловимым. Жизнь такого организма реализуется как процесс многократного продуцирования новых поколений дочерних особей (рамет). В этом случае онтогенез генеты осуществляется в форме «эстафеты диаспор». На примере *Lemna minor* L. установлено, что первый «дочерний» фронд (листец) закладывается уже на зародыше во время его внутрисеменного развития (Жмылев и др., 1995). У асцидий встречаются варианты онтогенезов с потрясающей своими темпами динамикой бесполой репродукции и синхронизированной резорбции зооидов в колонии. Такая «диаспоризация» у *Botryllus schlosseri* Pallas описана как «фениксоподобная астогения» (Rinkevich, 2019b). Оригинальность ее в сохранении связи между зооидами и отсутствии увеличения их числа при интенсивной репродукции.

Крайне интересны варианты, связанные с разными типами синонтогенезов (табл. 1). Они являются уникальными моделями для выявления общих закономерностей морфогенеза живых объектов организменного и квазиорганизменного уровня. Особый интерес при их изучении представляет генетика развития таких биосистем. В рамках этого направления может быть продолжено исследование специфики функционирования надвидовых генетических систем (Проворов, Тихонович, 2014).

Вероятно, сложно будет найти примеры сочетания «ценотической каркасности» и «организма-диаспоры» (табл. 2). Эти варианты с противоположно ориентированными стратегиями развития.

Лабильность иммунных ответов модульных беспозвоночных, растений и грибов обусловила широкое распространение химеризма у асцидий, кораллов, в некоторых группах водорослей и грибов (табл. 2). У них часто происходит аллогенное срастание взрослых особей и колоний

(Rinkevich, 2011, 2019b). Нередко образуются мультихимеры. Возможно не только слияние особей одного вида, но и срастание между организмами разных близкородственных видов.

Квазиорганизменная целостность симбиотических ассоциаций характерна для лишайников и бобово-ризобиальных симбиозов (табл. 2). Она достигается посредством формирования надорганизменных генетических систем (Проворов, Тихонович, 2014; Provorov, Vorobev, 2012). Более детальный анализ геномов лишайников также свидетельствует о высокой степени интеграции геномов микобιονта и фикобιονта (Allen, Lendemer, 2022; Song et al., 2022). Крайне интересны будут подобные генетические исследования модульных беспозвоночных и их фотосимбионтов (Simpson, 2013, 2018). Хотя практически каждый организм имеет симбионтов (Савинов, 2012), только варианты с образованием симбиогеномов более полно соответствуют понятию «симбиотический организм». В этой связи заслуживает внимания идея о не всегда четкой границе между организменным и надорганизменным уровнями (Зелеев, 2011, 2018; Rinkevich, 2019a). Сходство модульных организмов с популяцией также неоднократно отмечалось и становится более очевидным при их структурном анализе (Гатцук, 2008б).

Широкие спектры парадоксальных вариантов развития могут стать уникальным модельным объектом для анализа разнообразия онтогенезов, используемых понятий и подходов, связанных с его изучением. Фронтальные исследования в этом направлении будут способствовать созданию общей концепции онтогенеза. Она могла бы унифицировать представления об онтогенезе, определить основные принципы и методы, позволяющие адекватно отражать его особенности у живых существ из разных царств биоты с учетом биоморфологии и типа структурной организации (Нотов, Жукова, 2022). Детальное изучение отмеченных вариантов позволит переосмыслить представления об индивидуальном развитии живых объектов организменного и квазиорганизменного уровней, а также выявить общие механизмы и тенденции трансформации их онтогенезов.

Заслуживают специального внимания парадоксальные варианты онтогенеза, связанные с его поливариантностью. При модульной организации она может достигать потрясающего уровня. У некоторых видов грибов и актиномицетов возможны даже пути развития с модульной и

унитарной организацией (Алеев, 1986). Достаточно обычны у растений и модульных животных варианты онтогенеза с контрастно различными жизненными формами, способами репродукции, с разной общей продолжительностью жизни (Серебрякова, 1980; Батыгина, 2014; Shefferson et al., 2017). Все это свидетельствует об актуальности разработки общей концепции, которая могла бы унифицировать представления об онтогенезе, определить основные принципы, подходы и методы, позволяющие адекватно отражать особенности развития живых существ из разных царств с учетом специфики их биоморфологии и типа структурной организации.

Общая концепция онтогенеза может ускорить развитие различных разделов биологии и экологии, включая репродуктивную биологию, геронтологию, популяционную экологию. Особую роль она будет играть в разработке теоретических основ популяционной биологии. Каждый из рассмотренных парадоксальных вариантов онтогенеза сопряжен с очень оригинальными формами популяционной жизни, которые не ме-

нее парадоксальны, чем сами организмы с «нетривиальными» формами активности, способствующими структурированию ценозов и популяций. Все это свидетельствует об особой значимости популяционного аспекта в общей концепции онтогенеза. Становится очевидным, что эта концепция должна формироваться (по аналогии с популяционно-онтогенетическим подходом в ботанике) в тесной связи с популяционной биологией.

Таким образом, комплексный анализ парадоксальных вариантов онтогенеза у модульных организмов может стать важным этапом реализации системного подхода в биологии и экологии. Он будет способствовать междисциплинарному синтезу знаний и достижению нового качественного уровня в развитии популяционной биологии. Существенное расширение спектра объектов из разных царств биоты позволит более полно представить специфику их организации и индивидуального развития с позиции механизмов возможных путей трансформации онтогенеза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алеев Ю.Г. Экоморфология. Киев, 1986. 422 с.
- Батыгина Т.Б. Биология развития растений. Симфония жизни. СПб., 2014. 764 с.
- Беклемишев В.Н. Организм и сообщество (К постановке проблемы индивидуальности в биоценологии) // Тр. Биол. ин-та при Пермском ун-те. 1928. Т. 1. Вып. 2–3. С. 127–149.
- Бондаренко О.Б. Соотношение онто-, гистеро-, асто- и филогенеза у ископаемых колониальных кораллов // Морфогенез и пути развития ископаемых беспозвоночных. М., 1982. С. 3–25.
- Гатцук Л.Е. Растительный организм: Опыт построения иерархической системы его структурно-биологических единиц // Современные подходы к описанию структуры растения. Киров, 2008а. С. 26–47.
- Гатцук Л.Е. Унитарные и модульные живые существа: к истории развития концепции // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2008б. Вып. 9. С. 29–41.
- Дьяков Ю.Т. Грибы: индивидуумы, популяции, видообразование // Журнал общей биологии. 2008. Т. 69. № 1. С. 10–18.
- Жмылев П.Ю. Эволюция длительности жизни растений: факты и гипотезы // Журнал общей биологии. 2006. Т. 67. № 2. С. 107–119.
- Жмылев П.Ю., Кривохарченко И.С., Щербаков А.В. Семейство Рясковые. // Биологическая флора Московской области. М., 1995. С. 20–50.
- Заугольнова Л.Б., Жукова Л.А., Шорина Н.И. Особенности популяционной жизни растений // Популяционные проблемы в биогеоценологии. М., 1988. С. 24–59.
- Жукова Л.А., Шестакова Э.В., Ведерникова О.П. Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 2000. С. 7–17.
- Зелеев Р.М. Соразмерность как характеристика развития биосистем. вариант биологической аксиоматики // Уч. зап. Казан. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2011. Т. 153. № 2. С. 7–21.
- Зелеев Р.М. Варианты биосистем и закономерности их взаимных трансформаций в рамках идеи функциональных модулей // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2018. № 3. С. 194–232.
- Змитрович И.В. Эпиморфология и тектоморфология высших грибов. СПб., 2010. 272 с.
- Марфенин Н.Н. Децентрализованный организм на примере колониальных гидроидов // Биосфера. 2016. Т. 8. № 3. С. 315–337.
- Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. М., 1993. 239 с.
- Нотов А.А., Жукова Л.А. О проблеме создания общей концепции онтогенеза // Биоморфология растений: традиции и современность. Киров, 2022. С. 403–410.
- Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений: Т. 2. Габитус и формы роста в организации биоморф. М., 2002. 859 с.
- Проворов Н.А., Тихонович И.А. Надвидовые генетические системы // Журнал общей биологии. 2014. Т. 75. № 4. С. 247–260.

- Савинов А.Б. Аутоценоз и демоценоз как симбиотические системы и биологические категории // Журнал общей биологии. 2012. Т. 73. № 4. С. 284–301.
- Озернюк Н.Д., Исаева В.В. Эволюция онтогенеза. М., 2016. 407 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 379 с.
- Серебрякова Т.И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 359 с.
- Серебрякова Т.И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85. № 6. С. 75–86.
- Серебрякова Т.И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений // Журнал общей биологии. 1983. Т. 44. № 5. С. 579–593.
- Суетина Ю.Г. Популяционно-онтогенетический подход к изучению лишайников // Биология, систематика и экология грибов и лишайников в природных экосистемах и агрофитоценозах. Минск, 2016. С. 231–236.
- Тимонин А.К. В поисках законов морфологической эволюции // Природа. 2022. № 3 (1279). С. 39–56.
- Уранов А.А. Из итогов популяционно-онтогенетических исследований (вместо предисловия) // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., 1974. С. 3–9.
- Хохряков А.П. Интенсификация онтогенеза как основа соматической эволюции растений // Докл. МОИП. Зоология и ботаника. М., 1972. С. 215–217.
- Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск, 1975а. 202 с.
- Хохряков А.П. Соматическая эволюция однодольных. М., 1975б. 196 с.
- Хохряков А.П. Категории жизненных форм у растений и их эволюция // Журнал общей биологии. 1981а. Т. 42. № 2. С. 169–180.
- Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М., 1981б. 168 с.
- Хохряков А.П. 1994. Активная, а не пассивная жизненная форма // Природа. 1994. № 6. С. 36–41.
- Шорина Н.И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 213–232.
- Allen J.L., Lendemer J.C. A call to reconceptualize lichen symbioses // Trends in Ecology and Evolution. 2022. Vol. 37. N 7. P. 582–589.
- Anderson J.B., Bruhn J.N., Kasimer D., Wang H., Rodrigue N., Smith M.L. Clonal evolution and genome stability in a 2500-year-old fungal individual // Proc. R. Soc., B: Biol. Sci. 2018. Vol. 285. N 1893. Art. 20182233.
- Arnaud-Haond S., Duarte C. M., Diaz-Almela E., Marbà N., Sintes T., Serrão E.A. Implications of extreme life span in clonal organisms: Millenary clones in meadows of the threatened seagrass *Posidonia oceanica* // PLoS ONE. 2012. Vol. 27. № 2. Art. e30454.
- Braun A. Das Individuum in seinem Verhältnisse zur Species, Generationsfolge, Generationswechsel und Generationstheilung der Pflanze // Abhandlungen der Königlich Akademie der Wissenschaften Berlin (Physikalische Klasse). 1853. S. 19–122.
- Bar-Ness Y.D. Giant Banyans // GEO. 2012. Vol. 46. P. 84–95.
- Bar-Ness Y.D. Conservation of Indian Heritage Trees. 2013. 29 p. (INTACT Occasional Publication; 2).
- Fagerstrom J.A., West R.R. Roles of clone-clone interactions in building reef frameworks: principles and examples // Facies. 2011. Vol. 57. Iss. 3. P. 375–394.
- Notov A.A., Zhukova L.A. Modular organisms as objects of population biology // Wulfenia. 2022. Vol. 29. P. 9–27.
- Provorov N.A., Vorobev N.I. Coevolution of partners and integrity of symbiotic systems // Biol. Bull. Reviews. 2012. Vol. 2. № 5. P. 400–412.
- Rinkevich, B. Quo vadis chimerism? // Chimerism. 2011. Vol. 2. N 1. P. 1–5.
- Rinkevich B. Apex set-up for the major transitions in individuality // Evol. Biol. 2019a. Vol. 46. N 3. P. 217–228.
- Rinkevich B. The tail of the underwater phoenix // Developmental Biology. 2019b. Vol. 448. Iss. 2. SI. P. 291–292.
- Rogers P.C., Gale J.A. Restoration of the iconic Pando aspen clone: Emerging evidence of recovery // Ecosphere. 2017. Vol. 8. N 1. Art. e01661.
- Rossi S., Bramanti L., Gori A., Orejas C. (eds.) Marine animal forests: the ecology of benthic biodiversity hotspots. Germany: Springer Int. Publ. 2017. XXXII. 1366 p.
- Schiel D.R., Foster M.S. (eds.) The biology and ecology of giant kelp forests. Berkeley: Univ. California Press, 2015. 395 p.
- Shefferson R.P., Jones O.R., Salguero-Gómez R. (eds.) The evolution of senescence in the tree of life. Cambridge: Univ. Press, 2017. 450 p.
- Simpson C. Species selection and the macroevolution of coral coloniality and photosymbiosis // Evolution. 2013. Vol. 67. N 6. P. 1607–1621.
- Simpson C. Evolution: serving up light // Curr. Biol. 2018. Vol. 28. N 16. P. 873–875.
- Song H., Kim K.-T., Park S.-Y., Lee G.W., Choi J., Jeon J., Cheong K., Choi G., Hur J.-S., Lee Y.-H. A comparative genomic analysis of lichen-forming fungi reveals new insights into fungal lifestyles // Scientific Reports. 2022. Vol. 12. N 1. Art. 10724.
- Tomlinson P.B. Chance and design in the construction of plants // Axioms and principles of plant construction. Hague etc.: M. Nijhoff, W. Junk Publ., 1982. P. 162–183. (Acta Biotheor.; 31A).

REFERENCES

- Aleev Yu.G. Ekomorfologiya. Kiev: Nauk. dumka, 1986. 422 s.
- Batygina T.B. Developmental biology of plants. Symphony of life. SPb.: DEAN, 2014. 764 s.
- Beklemishev V.N. Organizm i soobshchestvo (K postanovke problemy individual'nosti v biotsenologii) // Tr. Biol. in-ta pri Permskom un-te. 1928. T. 1. Vyp. 2–3. S. 127–149.
- Bondarenko O.B. Sootnoshenie onto,- gistero,- asto- i filogeneza u iskopaemykh kolonial'nykh korallor // Morfogenez i puti razvitiya iskopaemykh bespozvonochnykh. M.: MGU, 1982. S. 3–25.
- Gatsuk L.E. The plant organism: an experience of constructing a hierarchical system of its structural and biological units // Sovremennye podkhody k opisaniyu struktury rasteniya. Kirov: VyatGU, 2008a. S. 26–47. (In Russian).
- Gatsuk L.E. Unitary and modular live beings: about the history of conception // Vestn. Tversk. Gosud. Univ. Ser. Biol. Ekol. 2008b. Vyp. 9. S. 29–41. (In Russian).
- Dyakov Yu.T. Fungi: individuals, populations, and speciation // Zhurn. Obshechi Biol. 2008. T. 69. № 1. S. 10–18. (In Russian).
- Zhmylev P.Y. The evolution of plant life span: facts and hypotheses // Zhurn. Obshechi Biol. 2006. T. 67. № 2. S. 107–119. (In Russian).
- Zhmylev P.Yu., Krivokharchenko I.S., Shcherbakov A.V. Semeistvo Ryaskovye. // Biologicheskaya flora Moskovskoi oblasti. M.: MGU; Argus. 1995. S. 20–50.
- Zaugulnova L.B., Zhukova L.A., Shorina N.I. Features of the population life of plants // Populyatsionnye problemy v biogeotsenologii. M.: Nauka, 1988. S. 24–59. (In Russian).
- Zhukova L.A., Shestakova E.V., Vedernikova O.P. Vvedenie // Ontogeneticheskii atlas lekarstvennykh rastenii. Ioshkar-Ola: MarGU, 2000. S. 7–17.
- Zelev R.M. Proportionality as a characteristic of biosystems development. A new version of biological axiomatics // Vestnik KazGU. Ser. Natur. Sci. 2011. T. 153. № 2. S. 7–21 (In Russian).
- Zelev R.M. Diversity of biosystems and regular patterns of their inter-transition in the context of functional modules concept // Vestn. Tversk. Gosud. Univ. Ser. Biol. Ekol. 2018. № 3. S. 194–232. (In Russian).
- Zmitrovich I.V. Epimorphology and tectomorphology of higher fungi. St. Petersburg: Abevega, 2010. 272 s.
- Marfenin N.N. Decentralized organism exemplified with colonial hydroid species // Biosfera. 2016. T. 8. № 3. S. 315–337.
- Marfenin N.N. Fenomen kolonial'nosti. M., 1993. 239 s.
- Notov A.A., Zhukova L.A. On the issue of the need for a general concept of ontogenesis // Biomorfologiya rastenii: traditsii i sovremennost'. Kirov, 2022. S. 403–410 (In Russian).
- Nakhimovskiy E.L. Fundamentals of biomorphology of seed plants: Vol. 2. Habitus and forms of growth in the organization of biomorph. M.: Overlei, 2002. 859 s. (In Russian).
- Provorov N.A., Tikhonovich I.A. Super-species genetic systems // Zhurnal obshechi biologii. 2014. T. 75. № 4. S. 247–260 (In Russian).
- Savinov A.B. Autocenosis and democenosis as symbiotic systems and biological notions // Zhurnal obshechi biologii. 2012. T. 73. № 4. S. 284–301 (In Russian).
- Ozernyuk N.D., Isaeva V.V. Evolution of ontogenesis. M., 2016. 407 p. (In Russian).
- Serebryakov I.G. Ekologicheskaya morfologiya rastenii: Zhiznennyye formy pokrytosemennykh i khvoynnykh. M., 1962. 379 s.
- Serebryakova T.I. Morfogenez pobegov i evolyutsiya zhiznennykh form zlakov. M.: Nauka, 1971. 359 s.
- Serebryakova T.I. Once again about the concept of “life form” in plants // Byulleten' MOIP. Otd. biologicheskii. 1980. T. 85. Vyp. 6. S. 75–86 (In Russian).
- Serebryakova T.I. On some modes of morphological evolution of flowering plants // Zhurnal obshechi biologii. 1983. T. 44. № 5. S. 579–593 (In Russian).
- Suetina Yu.G. Population-ontogenetic approach to the study of lichens // Biologiya, sistematika i ekologiya gribov i lishainikov v prirodnykh ekosistemakh i agrofittsenezakh. Minsk, 2016. S. 231–236 (In Russian).
- Timonin A.K. Searching for the laws of morphological evolution // Priroda. 2022. № 3 (1279). S. 39–56 (In Russian).
- Uranov A.A. Izitogov populyatsionno-ontogeneticheskikh issledovaniy (vmesto predisloviya) // Vozrastnoi sostav populyatsii tsvetkovykh rastenii v svyazi s ikh ontogenezom. M., 1974. S. 3–9.
- Khokhryakov A.P. Intensifikatsiya ontogeneza kak osnova somaticheskoi evolyutsii rastenii // Doklady MOIP. Zoologiya i botanika. M., 1972. S. 215–217.
- Khokhryakov A.P. Zakonomernosti evolyutsii rastenii. Novosibirsk, 1975a. 202 s.
- Khokhryakov A.P. Somaticheskaya evolyutsiya odnodol'nykh. M., 1975b. 196 s.
- Khokhryakov A.P. Categories of life forms in plants and their evolution // Zhurnal obshechi biologii. 1981a. T. 42. № 2. S. 169–180 (In Russian).
- Khokhryakov A.P. Evolyutsiya biomorf rastenii. M., 1981b. 168 s.
- Khokhryakov A.P. 1994. Aktivnaya, a ne passivnaya zhiznennaya forma // Priroda. 1994. № 6. S. 36–41.
- Shorina N.I. Structure of bracken-fern brushes in connection with its morphology // Zhiznennyye formy: struktura, spektry i evolyutsiya. M., 1981. S. 213–232 (In Russian).
- Allen J.L., Lendemer J.C. A call to reconceptualize lichen symbioses // Trends in Ecology and Evolution. 2022. Vol. 37. N 7. P. 582–589.
- Anderson J.B., Bruhn J.N., Kasimer D., Wang H., Rodrigue

- N., Smith M.L. Clonal evolution and genome stability in a 2500-year-old fungal individual // Proc. R. Soc., B: Biol. Sci. 2018. Vol. 285. N 1893. Art. 20182233.
- Arnaud-Haond S., Duarte C. M., Diaz-Almela E., Marbà N., Sintès T., Serrão E.A. Implications of extreme life span in clonal organisms: Millenary clones in meadows of the threatened seagrass *Posidonia oceanica* // PLoS ONE. 2012. Vol. 27. № 2. Art. e30454.
- Braun A. Das Individuum in seinem Verhältnisse zur Species, Generationsfolge, Generationswechsel und Generationstheilung der Pflanze // Abhandlungen der Königlich Akademie der Wissenschaften Berlin (Physikalische Klasse). 1853. S. 19–122.
- Bar-Ness Y.D. Giant Banyans // GEO. 2012. Vol. 46. P. 84–95.
- Bar-Ness Y.D. Conservation of Indian Heritage Trees. 2013. 29 p. (INTACT Occasional Publication; 2).
- Fagerstrom J.A., West R.R. Roles of clone-clone interactions in building reef frameworks: principles and examples // Facies. 2011. Vol. 57. Iss. 3. P. 375–394.
- Notov A.A., Zhukova L.A. Modular organisms as objects of population biology // Wulfenia. 2022. Vol. 29. P. 9–27.
- Provorov N.A., Vorobev N.I. Coevolution of partners and integrity of symbiotic systems // Biol. Bull. Reviews. 2012. Vol. 2. № 5. P. 400–412.
- Rinkevich, B. Quo vadis chimerism? // Chimerism. 2011. Vol. 2. N 1. P. 1–5.
- Rinkevich B. Apex set-up for the major transitions in individuality // Evol. Biol. 2019a. Vol. 46. N 3. P. 217–228.
- Rinkevich B. The tail of the underwater phoenix // Developmental Biology. 2019b. Vol. 448. Iss. 2. SI. P. 291–292.
- Rogers P.C., Gale J.A. Restoration of the iconic Pando aspen clone: Emerging evidence of recovery // Ecosphere. 2017. Vol. 8. N 1. Art. e01661.
- Rossi S., Bramanti L., Gori A., Orejas C. (eds.) Marine animal forests: the ecology of benthic biodiversity hotspots. Germany: Springer Int. Publ. 2017. XXXII. 1366 p.
- Schiel D.R., Foster M.S. (eds.) The biology and ecology of giant kelp forests. Berkeley: Univ. California Press, 2015. 395 p.
- Shefferson R.P., Jones O.R., Salguero-Gómez R. (eds.) The evolution of senescence in the tree of life. Cambridge: Univ. Press, 2017. 450 p.
- Simpson C. Species selection and the macroevolution of coral coloniality and photosymbiosis // Evolution. 2013. Vol. 67. N 6. P. 1607–1621.
- Simpson C. Evolution: serving up light // Curr. Biol. 2018. Vol. 28. N 16. P. 873–875.
- Song H., Kim K.-T., Park S.-Y., Lee G.W., Choi J., Jeon J., Cheong K., Choi G., Hur J.-S., Lee Y.-H. A comparative genomic analysis of lichen-forming fungi reveals new insights into fungal lifestyles // Scientific Reports. 2022. Vol. 12. N 1. Art. 10724.
- Tomlinson P.B. Chance and design in the construction of plants // Axioms and principles of plant construction. Hague etc.: M. Nijhoff, W. Junk Publ., 1982. P. 162–183. (Acta Biotheor.; 31A).

Информация об авторах

Александр Александрович Нотов – профессор кафедры ботаники Тверского государственного университета, докт. биол. наук, 170100 Россия, Тверь, ул. Желябова, 33, anotov@mail.ru;

Людмила Алексеевна Жукова – почетный профессор Марийского государственного университета, докт. биол. наук, 424000 Россия, Йошкар-Ола, пл. Ленина, 1, pinus9@mail.ru.

Information about the author

Alexander A. Notov – Professor of the Department of Botany of Tver State University, Doctor of Biological Sciences, 170100, Russia, Tver, Zhelyabova str., 33, anotov@mail.ru;

Lyudmila A. Zhukova – Honorary Professor of Mari State University, Doctor of Biological Sciences, 424000, Russia, Yoshkar-Ola, pl. Lenina, 1, pinus9@mail.ru.

Вклад авторов

Все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors

The authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests

The authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 30.04.2023; одобрена после рецензирования 14.05.2023; принята к публикации 15.09.2023.

The article was submitted 30.04.2023; approved after reviewing 14.05.2023; accepted for publication 15.09.2023.