

УДК 57.01.+ 581.52.55

В.М. Білонога¹, А.К. Малиновський²

МОДУЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ БІОСИСТЕМ

Билонога В.М., Малиновский А.К. Модульная организация биосистем // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2010. – Вып. 26. – С. 25-38.

Рассмотрена возможность использования модулярного подхода при изучении биологических систем разных уровней – биогеоценоза, консорции, парцеллы и популяции. При исследовании процессов, происходящих в биосистемах, важно определиться в отношении их системной организации. Принадлежность систем к модулярным предполагает рассматривать их подсистемные элементы как модульные объекты. Концепция модулярной организации биосистем может служить методологической базой исследований структурной и функциональной организации биосистем на разных уровнях иерархии.

Bilonoha V.M., Malynovsky A.K. Module organization of biosystems // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2010. – 26. – P. 25-38.

The possibility of modular approach application in studying biological systems of different levels – biogeocenosis, consortiums, parcellas, and populations has been considered. To investigate the processes occurring in biosystems, it is important to define their system organization. The fact that these systems belong to the modular ones supposes to examine their subsystem elements as module objects. The conception of modular organization of biosystems can serve as the methodological foundation of researches of structural and functional organization of biosystems on the different levels of their hierarchy.

Мета цієї роботи – обґрунтувати правомірність і можливість розглядати біологічні системи як модульні об'єкти.

Моделювання сценаріїв розвитку у ієрархічно складних біологічних системах потребує розуміння загальних принципів їхньої організації, внутрішньо- і міжрівневих каузальних взаємозв'язків, розвитку як окремих частин, так і системи загалом. Для цього необхідно визначитись із структурою об'єкта та параметрами, які можуть бути використані для вирішення тих чи інших теоретичних і практичних завдань, оскільки для оцінки біологічних об'єктів з відмінною системною організацією придатними до застосування можуть бути різні показники.

У рамках системної ідеології виділяють принаймні два типи біологічних систем: унітарні – утворені унікальними, незамінними елементами із сильними і жорсткими взаємозв'язками, та модульні – які складаються з однакових, рівноцінних, взаємозамінних і достатньо автономних модулів, пов'язаних відносно слабкими зв'язками. Відмінність модульної та унітарної системи виявляється в інтегральних системних властивостях і стосується структурних, динамічних, регуляторних, а також еволюційних аспектів організації. Відтак унітарні і модульні об'єкти потребують різних підходів у аналізі, оцінці процесів, які відбуваються в них, застосування відмінних засобів і методів у прогнозуванні та моделюванні.

До біологічних систем відносять системи різного рівня організації: біологічні макромолекули, субклітинні органели, клітини, органи, організми, популяції, угруповання тощо. Частина біологічних систем можуть мати самостійні означення – фізіологічна система, біохімічна система і т.д. Ієрархію живого можна представити у вигляді організмowego ряду – від макромолекули до клітини і організму, котрий,

своєю чергою, переходить у філогенетичний ряд – від популяції до виду і надвидових таксонів, які підпорядковані системам біогеоценотичного рівня.

Системними одиницями рослинності вважається фітоценоз, популяція, парцела, синюзія та окрема рослина. У поняття "середовище" входять як незалежне від рослинності мікросередовище – елементи клімату, рельєф, літологія, так і сформоване або змінене рослинним угрупованням фітогенне середовище – ґрунт, температурний режим ценозу, жива речовина, відмерла фіто- і зоомаса тощо. Кожен елемент (організм, консорція, популяція, фітоценоз), своєю чергою, є складною, здатною до саморегуляції системою. За своїми властивостями такі елементи непостійні, змінність їхніх властивостей може мати циклічний або спрямований характер. Елементи пристосовані або спеціалізовані до певного діапазону умов, тобто формують реалізовану екологічну нішу. Зміни середовища, навіть незначні, можуть призвести до заміни одних елементів іншими.

У дослідженні біосистем, як і у системних дослідженнях загалом, вирішується низка конкретних завдань, що й є особливістю і специфікою саме системних досліджень: опис, пояснення та прогноз поведінки системи, управління поведінкою та створення систем з заданою або прогнозованою поведінкою. Головними завданнями системних досліджень є розкриття та пояснення сутності численних зв'язків та залежностей у системі та стосунки з іншими системами. Перший принцип теорії систем стверджує, що будь-яка система гетерогенна, складається з різних підсистем, блоків, їхніх комбінацій, і, у підсумку, з елементів. Згідно другому принципу – у системі формуються композиції з усіх або частини первинних елементів одним або багатьма способами, згідно одного або множини законів композиції [30]. На передній план виступає розуміння системи не тільки як певної цілісності, але й сукупності як різної жорсткості взаємопов'язаних елементів, так і певною мірою автономних модулів. Наявність у системі таких модульних об'єктів підтверджується базовими характеристиками систем – властивості системи не зводяться і не виводяться з властивостей елементів.

Концепція модульності. Модульний характер організації біологічних систем від макромолекули до організму має своє підтвердження у працях багатьох дослідників [24, 25, 39, 44, 48, 51]. Опираючись на просторову і функціональну дисоціацію модулів, яка формується у процесі розвитку за допомогою регуляторних механізмів, вказується на можливість застосування концепції модульності до біологічних систем усіх рівнів організації [42, 53].

Модуль – це достатньо автономний елемент системи, який має чітко визначені межі і функції. Система є модульною, якщо включає або використовує модулі, які можна замінити як елементи цілого без її руйнування. Саме властивість відносно легко бути інкорпорованими чи відокремленими від системи є визначальною для модулів, забезпечує незалежність поліваріантності функцій, оскільки розмежовує модулі і у такий спосіб дозволяє зменшити небажаний вплив підсистем одна на одну [43].

Важливим чинником формування модульності є ієрархічність організації систем, що виявляється в утворенні впорядкованого цілісного об'єднання – вкладеної множинності, укомплектованої багатьма окремими елементами. Це означає, що кожна характерна ознака об'єкта є декомпонентною мозаїкою напівавтономних, у їхніх регулятивності та функціях, елементів-частин [40]. При тому, будь-який модуль на кожному з ієрархічних рівнів у процесі розвитку може бути видалений, помножений або вставлений, але лише за умови врахування його взаємозв'язків з іншими елементами чи модулями. Таким чином, ієрархічна організація працює на формування структурованості системи, елементи якої мають здатність до

реорганізації незалежно один від одного у процесі розвитку та еволюції. У підсумку, модульні системи спроможні функціонувати навіть у випадку руйнування чи некомплектності їхніх окремих підсистем [52].

Модульність збільшує ступінь еволюційності системи, надаючи їй специфічні нові властивості і здатність підпорядковуватись змінам, не протиставляючи себе функціонуванню усєї системи. Іншими словами, кожний модуль може еволюціонувати самостійно доти, доки зв'язки чи взаємодія між модулями є неконфліктними. Відтак існує певний оптимальний рівень модульності для кожного об'єкта. Еволюційне збільшення модульності може сприяти збільшенню еластичності та мінливості складових елементів. Вкрай висока модульність веде до виникнення підвищеної незалежності у розвитку елементів і збільшення обсягів спеціалізації [53].

Більшість організмів можна розглядати як певний модульний об'єкт (систему) як з анатомічної точки зору, так і з огляду на процеси метаболізму [52]. При цьому, кількість взаємодій з іншими такими ж модулями є доволі обмеженою. Цей принцип залишається актуальним для об'єктів різних масштабів – завжди можна виокремити у великій мережі елементів самодостатні модулі. У такий спосіб модульність сприяє збільшенню пластичності чи буферності. Багатомодульна система є більш життєздатна, пластичніша, ніж унітарне утворення, оскільки кожен модуль може реагувати автономно, відповідно до локальних умов, згідно правила "спільного рішення" [53].

Уперше концепцію модульності у біології застосував Джозеф Нідгем для опису напівавтономності і дисоційованості у фізіологічних процесах і для оцінки особливостей розвитку організмів – зокрема, метаболізму, ферментативних реакцій, диференціації (включаючи метаморфоз) та росту [49]. Дисоційованість вважається одним із найважливіших наслідків функціонування модульної структури [53].

Модульній біологічній системі властива здатність до регенерації завдяки відтворюваності модулів, які її складають, тоді як регенераційні можливості унітарних об'єктів є обмеженими на тлі переважання компенсаторних реакцій. Модульний об'єкт складається з гомономних функціонально рівноцінних взаємозамінних частин. На відміну від жорсткої прив'язаності елементів унітарних систем, модулі є достатньо автономними з певними конкурентними стосунками між собою, мінливими межами і пасивним регулюванням у системі. Водночас, поряд з типовими унітарними і модульними біологічними об'єктами існує достатньо багато прикладів поєднання ознак модульної і унітарної організації як на одному, так і на суміжних організаційних рівнях об'єкта [20, 24, 35]. При цьому, ознаки модульної організації – модульна структура, відкритий ріст і циклічність розвитку у залежності від ієрархічності рівня можуть виявлятися у різний спосіб [37, 38]. Порівняння головних характеристик об'єктів "елемент" і "модуль" подано у таблиці.

Структура, стан і функції систем. Сукупність елементів формують систему, якщо елементи пов'язані між собою, а з навколишнім середовищем система взаємодіє як ціле. Властивість цілісності системи – наслідок взаємодії її елементів, стосунки між її елементами повинні бути сильнішими, ніж з елементами, що не входять до неї [6, 2, 30].

Структура будь-якої системи – основна її характеристика, вона визначає кількість формуючих систему елементів та їхні взаємовідношення. Структура системи визначається як сукупність взаємодіючих елементів, які утворюють єдиний об'єкт, і виявляється у зв'язках між елементами системи, зворотних зв'язках, складі і будові системи та інваріантності системи у часі. По суті властивість незмінності на певному проміжку часу і є основним поняттям структури. Структура системи формується у

процесі розвитку в якомусь ланцюгу змінних середовищ і відображає просторово-часові чинники дій цих середовищ.

Таблиця

Порівняння головних характеристик об'єктів "елемент" і "модуль"

Елемент	Модуль
Підпорядкованість, залежність та обмеженість варіантності функцій	Автономність – незалежність поліваріантності функціонування.
Абсолютна інкорпорованість	Самодостатність (в межах модуля вищого рівня)
Відсутність взаємодії з подібними структурними утвореннями	Взаємодія між подібними модулями
Сукупність однорідних елементів не утворює унітарну структуру	Сукупність модулів формує цілісний об'єкт, який є модулем вищого рівня організації
Вилучення елемента порушує функціонування системи	Вилучення модуля чи інкорпорація його не порушує функціонування системи
Жорсткість	Пластичність
Відсутність чіткої внутрішньої ієрархічності	Ієрархічність будови
Відсутність можливостей змінюватись	Розвиток

Стан системи – впорядкована сукупність значень внутрішніх і зовнішніх параметрів, які визначають перебіг процесів, що відбуваються у системі. Множина станів системи може бути кінцевою, континуальною або дискретною, проте реально для біосистем, з огляду на величезну кількість різноманітних за спрямованістю і інтенсивністю впливу чинників, є невизначеною. Окрім цього, існує низка понять, які використовують в описах стану і динаміки системи: процес – впорядкована в часі послідовність значень змінних, що характеризують систему; системотвірні і системоруйнівні чинники – викликають утворення або руйнацію системи, а також системозберігаючі та системорозвиваючі чинники; еволюція системи – зміни складу, структури, функцій і властивостей протягом часу її існування.

Функцію системи характеризує прояв її властивостей або засобів взаємодії з середовищем, тобто функція – це поведінка системи у якомусь середовищі. Визначається функція щонайменше двома чинниками: внутрішнім – структурою системи, та зовнішнім – середовищем. Середовище формують зовнішні стосовно до досліджуваної системи цілісні об'єкти (системи), а також речовинні та енергетичні ресурси середовища. Таким чином, в основу функції покладено існуючі властивості структури системи переробляти речовинні та енергетичні ресурси. Складність функції не визначається складністю структури системи: структура може бути відносно простою, тоді як складність і багатомірність зовнішнього середовища і формує складність функції (поведінки) системи у цьому середовищі.

У функціонуванні систем різної природи є багато спільного, вони підпорядковані системним закономірностям. Системні закономірності – це необхідні,

істотні, стійкі і такі що повторюють відношення між явищами та процесами. І.В. Прангішвілі [27] виділено 4 системоутворюючі чинники та 11 об'єктивних закономірностей. До системотвірних чинників належать:

- первинні елементи систем;
- відношення між елементами системи;
- закони композиції відношень системи;
- фон (гло) системи.

До фундаментальних системотвірних закономірностей належать:

- перехід системи з одного якісного стану в інший можливий за мінімальної дії (впливу, збурення) в околицях точки біфуркації;
- можливість (потенціал) системи істотно залежить від ступеня її організованості або від характеру взаємодії елементів;
- у складних системах яскраво виражений закон єдності та боротьби протилежностей;
- у стійких системах діють причинно-наслідкові механізми, а у нестійких системах "причина" і "наслідок" можуть мінятися місцями;
- система прагне зберегти стійкість за рахунок протидії зовнішньому збуренню;
- структурна стійкість системи визначається стійкістю найслабшої підсистеми;
- тривалість циклів розвитку системи, підсистеми та об'єктів, що входять до них, які включають у себе більш дрібні елементи, мають різні періоди та складним чином синхронізовані між собою;
- прояв нестабільності або криз системи спостерігається у зовнішньому середовищі;
- система підпорядкована законам еволюції;
- строк життя системи відповідає усім наявним у ній ресурсам;
- ККД будь-якої реальної системи не може досягати 100%, так як частина енергії розсіюється у довкілля.

За динамікою, незалежно від природи, виділяють два типи системи – статичні і структурні [15]. Статичні, наприклад популяція, формуються з однотипних взаємно замінних елементів – модулів, не пов'язаних між собою безпосередньо, об'єднаних лише спільним відношенням до середовища. Їхні елементи взаємодіють випадково, такі системи невідчужливо відрізняються від суми елементів і майже не мають нових властивостей. Поведінка таких систем визначається вірогіднісними категоріями, висока стійкість досягається за рахунок властивостей елементів взаємно замінюватись. Швидкодія системи, порівняно з реакцією окремих елементів, значно нижча.

Співвідношення біосистем вищих рівнів: екосистема, біогеоценоз і фітоценоз. Значна частина дослідників розрізняє поняття "екосистема" і "біогеоценоз", ґрунтуючись на тому, що екосистема виділяється за функціональним принципом, є більш широким, іноді розпливчастим поняттям, тоді як біогеоценоз – за хорологічним принципом, є поняттям цілком визначеним і конкретним [33]. Біогеоценоз розглядається як елементарна природна система, особливістю якої є і що відрізняє його від екосистеми – просторова однорідність біотопу, через який не проходить біоценотична, ґрунтова-хімічна, геоморфологічна або мікрокліматична межа. Таким чином, наземний біотоп – біогеоценоз у межах фітоценозу. Загальноприйнятим вважається розуміння біогеоценозу як екосистеми у межах фітоценозу [16]. На противагу цьому екосистема – частина іншої природної системи вищого ієрархічного рівня, дослідження якої проводиться у межах ландшафтознавства. Важливою особливістю екосистем є виразна ієрархічність

будови та виробленість структури, саме такі системи найрозповсюдженіші, що, ймовірно, вказує на давність їхнього походження.

В екосистемах елементарні одиниці виділяють окремо як для живого, так і неживого компонентів [34]. Такими одиницями неживого вважають чинники середовища – температуру, вологість, ґрунт, котрі загалом, або їхні комбінації, у кількісному виразі істотні у розрахунках і прогнозах. Елементарною одиницею системи вважається особина популяції певного виду [32]. Одиницями системи можуть бути функціональні (трофічні) угруповання, які більш важливі для розуміння цілісних властивостей системи, порівняно з популяцією, яка може бути достатньо гетерогенною [33]. Будь-яка особина може бути одночасно ланкою різних систем. Останнім часом спостерігається певне зближення, за визначенням, понять "екосистема" і "біогеоценоз" [26]. Структурні системи є високо інтегрованими і складаються з функціонально різних елементів. Поведінка таких систем визначається взаємодією елементів, стійкість досягається за рахунок зворотних зв'язків і різко знижується за умови випадання одного елемента. Статичні системи сформовані з однотипних структурних підсистем нижчого рівня, водночас як самі є елементами систем вищого рівня [4]. Зрозуміло, що у конкретних біосистемах статичні і структурні властивості поєднуються у різних співвідношеннях.

Фітоценоз, біогеоценоз, екосистема є складними структурованими системами для яких характерна поліваріантність розвитку, що пояснює складнощі у прогнозуванні. Для багатьох систем чинниками, які визначають напрям подальшого розвитку, є випадкові події як антропогенного, так і природного походження – вирубки, пожежі, паводки, інвазії шкідників тощо. Непрогнозованість розвитку біосистем ускладнюється також труднощами у виявленні прихованих коливальних і циклічних процесів, що зумовлено, насамперед, їхньою аперіодичністю – зміною фаз, амплітуди і періодів коливань у системі загалом, або у її підсистемах, тобто у тимчасовій організації функцій. Тимчасовість організації функцій належить до фундаментальних властивостей систем, основу якої складають комплекси стійких циклів, які відображають один з головних принципів організації живих систем, так званий принцип стійкої нерівноваги [30].

У вивченні біосистем будь-якого рівня найважливішим є встановлення їхніх складових частини – елементів і модулів. Ґрунтуючись на різних засадах і залежно від мети досліджень, виділяють такі елементи екосистем (біогеоценозів) та фітоценозів, як яруси, синузії, консорції, ценокомірки, ценокванти, таксоценози, ергоценози, номоценози, гільдії, кліки, лохоси і фаланги, асамблеї та ін. [6, 21, 5, 10, 41]. Для екосистем А.П. Левіч [12] виділяє такі типи структур: таксономічну, розмірну, вікову, статеву, генетичну, фенетичну, домінантну, часову, просторову, лімітаційну, інформаційну, трофічну, енергетичну, екологічну, етологічну, соціальну, кореляційну. Перелічені типи не є класифікаційною структурою, оскільки виділені за різними принципами, деякі з них можна розглядати як форми або прояви інших.

За Т.А. Работновим [28], під структурою фітоценозів слід розуміти особливості розміщення компонентів у просторі і часі. Структура характеризує обсяг середовища, що використовується фітоценозом, особливості контакту рослин його складу з середовищем. Вона визначається складом та кількісним співвідношенням компонентів угруповання, просторовим розташуванням, умовами місцевиростань, функціональною організацією, впливом зоокомпонентів, антропогенним впливом тощо. Таким чином, структуру фітоценозу (С.ф.) розглядають у різних аспектах, виділяючи:

- С.ф. морфологічну, або синморфологічну [19,22];

- С.ф. просторову – вертикальну, горизонтальну, геометричну [19,22];
- С.ф. хронологічну [19,22];
- С.ф. конституційну, у т.ч.:
 - а) ценопопуляції, фітоценоанти, композиція флористична [28],
 - б) еколого-біологічну – кількісний склад біо- та екоморф фітоценозу за індивідуальними ознаками [9].
- С.ф. процесуальну – розподіл в просторі і часі фізіологічних функцій фітоценозу [22];
- С.ф. функціональну – структура фітоценозу як частини екосистеми у процесах кругообігу речовини, потоків енергії та інформації. Елементами функціональної структури є ценоодиниці, ценоодиниці, синузії, ценопопуляції і т.д. [19].

Найрозробленішою є просторова структура фітоценозу, котра типізована за різними проявами мозаїчності [28]:

1. Едафотопічна мозаїчність – пов'язана з неоднорідністю едафотопу.
2. Епізодична мозаїчність – пов'язана із стохастичним характером взаємодій у фітоценозі, зокрема поширенням діаспор та приживленням сходів.
3. Морфологічна, або фітогенна мозаїчність, спричинена біоморфологічними особливостями розмноження та росту.
4. Фітоценоантична (пов'язана з ефектами взаємовідносин популяцій в угрупованні), у т.ч.:
 - а) фітоценоантична мозаїчність енвайронментальна – одна рослина створює для інших специфічні умови;
 - б) фітоценоантична мозаїчність регенераційна – неоднорідність внаслідок відновлення угруповань після часткових порушень (іноді стійкі мікроугруповання властиві осередкам порушень – номади і дріади);
 - в) фітоценоантична мозаїчність фітоалелохімічна (гетерогенність породжується виділенням певних речовин).
5. Зоогенна мозаїчність – прямі або опосередковані зміни середовища внаслідок впливу життєдіяльності тварин.
6. Антропогенна мозаїчність – спричинена різними, прямими та опосередкованими, формами діяльності людини.

Окрім того, виділені також три модельні (ідеальні) типи горизонтальної структури фітоценозу [19]. До першого належить радіальна структура, з високим ступенем впорядкованості, види або мікроугруповання у фітоценозі розташовуються кільцеподібно навколо якогось центру, а градієнти чинників спрямовані вздовж радіусів, до смугастої структури – види або мікроугруповання розташовані окремими рядами, градієнти чинників середовища розташовані перпендикулярно смугам, та до коміркової структури – неорієнтоване розташування елементів у просторі.

Замкнутість фітоценозу, що й забезпечує його системні властивості, насамперед головну – цілісність, розглядається у двох аспектах – речовинно-енергетичному та еколого-фітоценоантичному [28]. До першого належить кругообіг і акумуляція у фітоценозі елементів живлення та поглинання, пов'язане з енергією світла, до другого – створення такого фітоценоантичного режиму, котрий допускає збільшення лише певного набору видів та лімітує їхнє розмноження. У виділенні типів структур застосовувались методи, підходи й параметри, що покликані вирішувати конкретні й специфічні завдання.

Серед фітоценоантичних систем матеріальною (реальною) В.І. Василевич [6] визнавав тільки "ценоодинику Іпатова" [17], тобто групу рослин, між якими є безпосередні взаємостосунки – у межах "ценоодиники" кожна рослина впливає на решту. Виділене у фітоценоантичній теорії поняття "ценоодиники" пізніше [7] було поширене на

усі організми. З автотрофною "ценокомірною" пов'язані численні гетеротрофи, що об'єднуються взаємостосунками у свої "ценокомірки". Така сукупність косних компонентів та безпосередньо взаємодіючих між собою "ценокомірок" автотрофів, консументів і редуцентів є елементарною біогеоценотичною системою, названою А.Ф. Зубковим "геоценоконсорцією" [11], яка близька до "ценокулі" Б.А. Быкова [5] та "екоїду" Г. Негрі [21].

Консорція як модуль. У біогеоценозі виразна мозаїчність як рослинного покриву, так і тваринних угруповань. У ньому можна виділити багато підсистем різних за тривалістю існування, розмірами, проте наскільки така диференціація буде відповідати критерію цілісності системи за параметрами замкнутості кругообігу речовини, настільки вона й буде обмеженою. На сьогодні таких біогеоценотичних (біогеоценотичних) систем виділено дві: парцела Діліса та консорція Беклемішева. Біогеоценотична консорція не володіє усією повнотою біогеоценотичних зв'язків, включаючи взаємодію між кожним з консортів з подібним з сусідньою консорцією, тобто не враховується внутрішньовидова конкуренція. Вважається, що така консорція не може бути основою для утворення елементарної одиниці екосистемної структури. Такою основою може бути тільки група безпосередньо взаємодіючих рослин-продуцентів.

Після публікації В.М. Беклемішева [3] поняття консорції істотно трансформувалось. Замість однієї особини-едифікатора в основу консорції покладена деревна порода, пізніше консорція набула взагалі узагальненої сутності – зв'язки популяції виду вищої рослини з іншими видами [18, 28]. Виділяючи консорцію, В.М. Беклемішев [3] застосовував топічний принцип, тоді як В.В. Мазинг [18] – трофічний. У якості центру чи ядра консорції визнається автотрофний організм [18, 28], детермінантами можуть бути не всі вищі рослини, а тільки великі за розмірами та складні за архітектонікою доміанти та едифікатори, що мають потужний середовищевірний вплив на інші організми. До центрів (ядер) консорцій відносять не тільки вищі рослини, але й будь-які автотрофні рослини, наприклад, водорості і мохи. На думку деяких дослідників, ядром консорції можуть бути не тільки живі організми, але й мертві [29].

За сьогоднішніми уявленнями консорція є елементарною структурно-функціональною одиницею біогеоценотичних систем, частина єдиного біогеоценотичного комплексу. Консорція розглядається як еволюційна система різнорідних організмів (бактерій, грибів, тварин і рослин), пов'язаних між собою особливими стосунками – консортивними зв'язками [22]. Консортивний зв'язок розуміється як взаємодія двох організмів прямого безпосереднього стійкого характеру, за якого один (детермінант) виступає як джерело ресурсів, а другий (консорт) – як споживач. У такій консорції детермінант є центральним організмом, едифікатором системи.

За визначенням, консорція – мероценоз (син. ценоелемент), структурна частина фітоценозу, біогеоценозу чи екосистеми, основна одиниця трансформації енергії в екосистемі, що включає окрему особину або популяцію автотрофної рослини та популяції видів, пов'язаних з ними трофічно і топічно. Важливою особливістю консорції є не лише зв'язок консортів з центральним членом, але й їхнє взаємне пристосування у процесі еволюції (коадаптація). При тому розрізняють консорції індивідуальні, клональні, популяційні, регіональні, видові, а за трофічними рівнями-концентрами – концентри автотрофів, фітофагів, зоофагів різних порядків тощо [18, 21].

Консорція розглядається як історично сформована структурно-функціональна частина біогеоценозу, яка виникає і розвивається у процесі онтогенезу детермінанта і руйнується (зникає або трансформується) редуцентами після його загибелі.

Детермінант створює необхідні, насамперед, субстратні та середовищеві умови для існування пов'язаних з ним консортів. Саме детермінант забезпечує енергетичні та речовинні потреби пов'язаних з ним організмів-консортів, котрі у стосунках між детермінантом і консортом можуть мати як односторонній, так і двосторонній характер. Детермінант виступає як джерело специфічних ресурсів для пов'язаних з ним консортів, чим унікальніший ресурс – тим стійкіший зв'язок. Таким чином, утворюється стійка мережа зв'язків, тобто система, яка визначається характером стосунків між детермінантом і консортами. Сукупність консорцій і сапротрофного циклу представляє біогеоценоз.

Усі типи консорцій (фіто-, зоо-, мікоконсорції) у системі біогеоценозу перебувають у тісній безпосередній взаємодії, при тому детермінант консорції одного типу може одночасно бути консортом іншого типу консорції. Таким чином у біогеоценозі формується безперервна мережа взаємодіючих консорцій, заповнюючи його об'єм і формуючи вертикальний і горизонтальний консорційний континуум. Консорція фітоценотична не може визнаватись елементарною біогеоценотичною одиницею з цілком зрозумілих причин – відсутності абіотики. Спроби на її основі придумати екосистемні об'єкт-елементи, наприклад, ценекуля [5], консортон [16], ценакула [31], невдалі, оскільки вони не володіють повнотою біоценотичних зв'язків.

Геоценоконсорції Зубкова – відносно цілісні об'єкти біогеоценозу, з достатньо чіткими функціональними зв'язками між компонентами, що існують більше часу, ніж складаючі їх особини. Для них характерна певна замкнутість біоценотичних процесів з мінімальним біогеохімічним кругообігом. З ценоконсорцій формуються парцели – проміжні за ступенем цілісності субсистеми (підсистеми) біогеоценозу. На цьому ґрунті основним методологічним рівнем екосистемних досліджень А.Ф. Зубков [11] вважає не популяційний (ценопопуляційний), а геоценоконсорційний. Предметом досліджень виступає не популяція, а елементарні екосистемні утворення – геоконсорції, які складаються з безпосередньо взаємодіючих груп особин, у їхніх межах проходять продукційні, трофічні та деструктивні процеси, нагромадження та перерозподіл речовини, формуються численні біоценотичні зв'язки.

На думку М.І. Гладишева [8], неподільною одиницею біогеоценозу можуть бути групи організмів, що виконують "геохімічну роботу" як одне ціле. Такі групи означають терміном "екон" [46], який розглядається як елементарна екологічна одиниця та включає групу організмів, що однаково використовують одні й ті ж ресурси і відіграють однаково роль у екосистемі, тобто займають близькі або істотно перекриваючі екологічні ніші.

Основним рівнем біогеоценотичних досліджень може стати геоценоконсорційний, предметом вивчення якого є елементарне біогеоценотичне утворення – модуль, що складається з безпосередньо взаємодіючих "ценокомірок" рослин та гетеротрофів з компонентами неживого середовища – геоценоконсорція за А.Ф. Зубковим [19]. З таких геоценоконсорцій складається як біогеоценоз, так і його підсистема – парцела М.В. Диліса.

Парцела – найменша (елементарна) одиниця розчленування територій за ознаками рослинного покриву, ділянка або фрагмент фітоценозу, біологічно рівноцінна за відношенням до чинників як біотичного, так і абіотичного середовища. Біогеоценотична парцела – відповідно структурна частина розчленування біогеоценозу, яка відрізняється від інших частин складом і властивістю компонентів, специфікою зв'язків та матеріально-енергетичного обміну. Парцела – певною мірою "екологічний квант території", що виокремлюються самою рослинністю [13].

Парцели різні за розмірами, розмежовуються у просторі за провідним елементом – рослинністю, при тому межі характеризуються різним ступенем виразності, нерідко мають перехідний характер – так званий "крайовий ефект". Характерною особливістю парцел є динамічність, на площі парцели розпізнаються залишки попередньої стадії та ознаки наступної сукцесії. Присутність у парцелах "піонерних" та "реліктових" видів дозволяє легко об'єднувати динамічно пов'язані парцели і встановлювати демуаційний ряд.

Парцелярна структура може бути примітивною, що спостерігається, наприклад, у похідних угрупованнях – ценотично спрощених смерекових монокультурах, які виникли на значних площах після вирубки та реструктуризації лісів. У процесі розвитку структура фітоценозу (біогеоценозу) ускладнюється, що призводить до збільшення чисельності і різноманітності парцел. Парцели – зручний об'єкт для моніторингу, їхнє дослідження дає інтегральні характеристики окремих компонентів фітоценозів (біогеоценозів), мікроклімату, хімічних властивостей ґрунту, малорухливих тварин, пов'язаних з ґрунтом, прогнозування тенденцій змін тощо.

Популяція як модуль. Різні типи класифікацій екосистем, біогеоценозів, фітоценозів, виділення консорцій, парцел чи синузій передбачають використання методів, підходів та параметрів, які дозволяють вирішувати специфічні завдання у межах біологічних систем певного організаційного рівня. При цьому, універсальними елементами таких ієрархічно складних систем є популяції тих організмів, які власне їх і формують. Сума властивостей системи вищого рівня організації (наприклад, фітоценозу у порівнянні з популяцією), які трактуються як емерджентні у нередукаційному сенсі, базується на загальних властивостях композиційних рівнів [54.]. Питанням є як і якою мірою модульність структури популяційних субсистем визначатиме модульність систем вищого рівня у контексті структурно-функціональної організації останніх.

Популяція не є унітарним об'єктом, не керується з єдиного центру, а є своєрідним утворенням, яке складається з достатньо автономних елементів. Такі елементи можна розглядати як окремі модулі, оскільки взаємодіють вони насамперед між собою, а на вищому організаційному рівні виступають як єдине ціле [53]. Якщо ж популяція є насправді модульним об'єктом, тоді виникає низка питань, які стосуються основних засад організації, структури і особливостей функціонування модулів нижчих рівнів, визначення базового модульного рівня, який є певним "фундаментом" модульності популяції.

Популяції, як і модульні організми, мають властивість багаторазово протягом усього часу існування відтворювати елементи, з яких вони утворені. Для модульних об'єктів і популяцій під "розмноженням" розуміється ріст, який здійснюється у межах певної цілісності, хоч цілісність популяції незрівнянно низька порівняно з цілісністю організму. Постійне утворення елементів підтримує цілісність популяції і спрямоване на її розвиток.

Елементи модульних організмів і популяцій гомомонні, функціонально рівноцінні, взаємно замінюються, відносно автономні. Регуляція таких систем здійснюється шляхом зміни інтенсивності утворення нових елементів – відповідно зміни інтенсивності формують процесів та інтенсивності розмноження. На відміну від унітарних організмів, де значні зв'язки між гетеромонними, унікальними і незамінними елементами, розвиток, функціонування та регуляція модульних об'єктів та популяцій передбачають зміну їхньої структури – з'являються нові елементи, формуються нові зв'язки [23]. Запропонована А.А. Нотовим система оцінки функціональної організації модульних об'єктів це підтверджує за багатьма головними

критеріями – зокрема, засадами організації, взаємозв'язків між субелементами, особливістю функціонування. Власне модульна будова з відповідними її атрибутами ієрархічної організації забезпечує достатній рівень пластичності чи буферності популяцій, що, своєю чергою, уможливило реалізацію базових функцій популяції.

Аналіз особливостей організації та функціонування популяцій різних типів життєвих форм дозволяє стверджувати, що вони можуть розглядатись як модульні підсистеми з точки зору екологічної структури будь-якого вищого ієрархічного рівня.

У цьому випадку модульність популяції для більшості видів рослин формується на рівні окремих особин. У вегетативно рухливих видів окремі пагони – як спеціалізовані, так і неспеціалізовані, а також клони можна розглядати як достатньо автономні підсистеми, структура і функції яких визначають життєздатність популяції загалом. Основні параметри таких елементів цілком відповідають характеристикам модульних об'єктів. В окремих випадках не виключається виокремлення функціональних модулів у межах генеративних пагонів і спеціалізованих органів вегетативного розмноження. Мова може йти про розчленування репродуктивної сфери на підсистеми, які включають генеративні органи, плоди, насіння, бруньки вегетативного поновлення. Розміри генеративних пагонів, кількість квітів і суцвіть, їхнє розташування на пагоні, темпи розвитку, насіннева продуктивність, способи поширення можуть мати визначальне значення для збереження життєздатності популяції. Перерозподіл енергії та матеріальних ресурсів між модулями зазвичай свідчить про ефективність регуляторних механізмів на рівні індивідумів, які утворюють популяцію. Водночас зрозуміло, що популяція не є об'єднанням цілковито автономних модулів.

Окремим є питання модульності популяцій з позицій еволюції та розвитку. У цьому випадку мова може йти про генетичну різноманітність популяцій і об'єктом аналізу повинні бути метапопуляційні утворення [47]. Мається на увазі феномен природної диференціації популяцій на окремі, із специфічною динамікою внутрішніх процесів і відтак просторово і в часі достатньо автономні фрагменти – локальні [50] або часткові [36] популяції. Іноді метапопуляція розглядається як сукупність субпопуляцій ізольованих географічно, але взаємопов'язаних частковим потоком генів, процесами відмирання і реколонізації [45]. У межах метапопуляції нерідко виділяють достатньо стабільні елементи – так звані, материкові (ядрові) популяції, і динамічні за багатьма параметрами острівні (сателітні) популяції [36].

Як модуль може розглядатись генетична (менделівська, або панміктична) популяція – група особин, що займають певну територію та характеризуються однаковими спадковими ознаками, тобто мають спільний генофонд. Панміксія визначає спосіб репродукції особин популяцій, обсяг та розміри зайнятої території. Генетична популяція є модулем структури виду та одиницею еволюції. Головна відмінність генетичної популяції – це володіння притаманним тільки їй набором генів, а тому вона принципово неповторна, індивідуальна й унікальна.

Показники, що можуть характеризувати модулі:

- ступінь автономності як включення в систему вищого рангу;
- ступінь автономності як індивідуальність, неповторність;
- ступінь організованості – впорядкованість, жорсткість, ступінь централізації, емерджентність тощо;
- показники самоорганізації і самовідновлення;
- показники змінності (чисельність, біомаса) та розрахункові (продуктивність);
- показники окремих компонентів модуля, що відображають властивість цілісності;

- показники структурні і функціональні;
- показники статичні і динамічні;
- показники швидкості і вектору змін, чутливість;
- показники наслідку якогось процесу;
- часові показники – періоди та амплітуда коливань, ступінь консервативності (сталості параметрів), циклічність коливань і замкнутість/незамкнутість циклів;
- неідентичність (при прогнозуванні за аналогією);
- насиченість (пов'язана з екологічною ємністю);
- різноманітність і варіабельність (порівняно з іншими модулями);
- складність;
- стабільність, стійкість, живучість (життєвість), надійність;
- ступінь речовинної та енергетичної відкритості;
- пластичність (лабільність) – співвідношення стійкості структури та змінності функцій;
- ступінь оптимальності (ефективності) функціонування, у т.ч. для конкретних видів;
- ступінь адаптації;
- показники, що характеризують ступені антропогенного навантаження і антропогенних змін;
- прогнозованість.

Висновки

Таким чином, можна стверджувати про можливість і доцільність виокремлення у структурі біологічних систем різного ієрархічного рівня – угрупованнях, консорціях, парцелях, популяціях підсистем з модульною організацією – об'єктів достатньо автономних, з достатньо чітко визначеними межами, які, взаємодіючи з подібними структурами, формують певний ієрархічний рівень. За збереження базових властивостей, модулі різних організаційних рівнів біосистеми відрізнятимуться обсягом і можуть набувати специфічних ознак. Це пояснює певну умовність універсального визначення "модуль", проте не знижує його ролі у пізнанні структурно-функціональної організації біологічних систем.

Попри існування певних проблемних моментів, розгляд популяцій рослин, як модульних субсистем угруповання, дозволить систематизувати вивчення їх як цілісних об'єктів, особливостей їхньої структурно-функціональної організації, краще зрозуміти особливості самопідтримання, збереження життєздатності та оцінити еволюційні перспективи.

Оцінка структури і функціонування популяції, фітоценозу, екосистеми, консорції чи парцели повинна проводитись на основі вивчення поведінки базових рівнів чи блоків і модулів на цих рівнях. Розуміння модульності організації угруповання, консорції, парцели чи популяції є важливим з позицій аналізу та інтерпретації внутрішніх процесів, можливостей передбачувати розвиток подій та моделювання різноманітних сценаріїв розвитку.

1. Абакумов В.А. О наблюдениях и сравнительных оценках состояния экологических систем // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – Л.: Гидрометеиздат, 1978. – Т. 1. – С. 64-69.
2. Баканов А.И. О некоторых методологических вопросах применения системного подхода для изучения структур водных экосистем // Биология внутренних вод. – 2000. – № 2. – С. 5-19.

3. Беклемишев В.Н. О классификации биоценологических (симфизиологических) связей // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1951. – Т. 56, вып. 5. – С. 3-30.
4. Букварева Е.Н., Алещенко Г.М. Схема усложнения биологической иерархии в случайной среде // Усп. соврем. биол. – 1997. – Т. 117, № 1. – С. 18-32.
5. Быков Б.А. Экологический словарь. – Алма-Ата: Наука, 1988. – 246 с.
6. Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 248 с.
7. Василевич В.И., Ипатов В.С. Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней // Журн. общ. биол. – 1969. – Т. 30, № 6. – С. 643-651.
8. Гладышев М.И. Концепция биогеоценоза с позиций общей теории систем // Экология. – 1990. – № 4. – С. 11-19.
9. Голубев В.Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. – М.: Наука, 1965. – 287 с.
10. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
11. Зубков А.Ф. Биогеоценотические объект-элементы и подходы к их изучению // Экология. – 1996. – № 2. – С. 89-95.
12. Левич А.П. Структура экологических сообществ. – М.: МГУ, 1980. – 181 с.
13. Лесная энциклопедия: В 2-х т., т.2 / Гл.ред. Воробьев Г.И.; Ред. кол.: Анучин Н.А., Атрохин В.Г., Виноградов В.Н. и др. – М.: Сов. энциклопедия, 1986. – 631 с.
14. Лийв Э.Х. Инфодинамика. Обобщенная энтропия и негэнтропия. – Таллинн, 1998. – 200 с.
15. Ляпунов А.А. Проблемы теоретической и прикладной кибернетики. – М.: Наука, 1980. – 335 с.
16. Ивашов А.В. Биоценологические системы и их атрибуты // Журн. общ. биол. – 1991. – Т. 52, № 1. – С. 115-128.
17. Ипатов В.В. О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни // Вестн. Ленингр. ун-та, Сер. Биол. – 1966, Т. 3. – С. 56-62.
18. Мазинг В.В. Консорции как элементы структуры биоценозов // Тр. МОИП. – 1966. – Т. 27. – С. 117-127.
19. Мазинг В.В. Системы биоценотического уровня и их усложнение в эволюции // Развитие концепции структурных уровней в биологии. – М., 1972. – С. 349 – 356.
20. Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. – М.: Моск. ун-т, 1993. – 239 с.
21. Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Толковый словарь современной фитоценологии. – М.: Наука, 1983. – 133 с.
22. Негрбов В.В., Хмелев К.Ф. Современные концепции консорциологии // Вестник ВГУ. Серия биология, химия, 2000. – С. 118-121.
23. Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования: Сущность, свойства и методы выделения. – Л.: Наука, 1971. – 184 с.
24. Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биол. – 1999. – Т. 69, № 1. – С. 60-79.
25. Нотов А.А. Концепция фракталов как средство выяснения специфики модульной организации высших растений // Ботаника и ботаническое образование: Традиции и перспективы: науч. конф., посвящ. 200-летию каф. высш. растений МГУ, Москва, 26-30 янв. 2004: тезисы докл. – М.: КМК, 2004. – С. 36-38.
26. Остроумов С.А. Новые варианты определений понятий и терминов "экосистема" и "биогеоценоз" // Докл. АН. – 2002. – Т. 383, № 4. – С. 571-573.
27. Прангишвили И.В. Системный подход и общесистемные закономерности. – М.: СИНТЕТ, 2000. – 528 с.
28. Работнов А.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1992. – 352 с.
29. Селиванов И.А. Микосимбитрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. – М.: Наука, 1981. – 230 с.
30. Системные исследования. Методологические проблемы. Ежегодник 1998 / Под ред. Д.М. Гвишиани, В.Н. Садовского и др. – М.: Эдиториал УРСС, 1999. – Ч. 1 – 360 с.; 2000. – Ч. 2. – 400 с.; 2001. – 400 с.; 2002. – 400 с.; 2004. – 400 с.
31. Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С., Неделькина С.В. Общая биогеосистемная экология. – Новосибирск: Наука, 1993. – 288 с.

32. Федоров В.Д. Заметки о парадигме вообще и экологической парадигме в частности // Вестн. МГУ. Сер. биол. – 1977. – № 3. – С. 8-22.
33. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. – М.: МГУ, 1980. – 464 с.
34. Хайлов К.М. "Жизнь" и "жизнь на Земле": две научные парадигмы // Журн. общ. биол. – 1998. – Т. 59, № 2. – С. 137-151.
35. Хохряков А.П. Растения как модульные организмы // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. – СПб.: Диада, 1997. – С. 371-372.
36. Царик Й.В., Кияк В.Г. Метапопуляційна структура видів високогір'я Карпат // Екологія та ноосферологія. – 2005. – 16, № 1-2. – С. 5-12.
37. Шафранова Л.М. Растение как жизненная форма: (К вопросу о содержании понятия "растение") // Журн. общ. биол. – 1990. – Т. 51, № 1. – С. 72-88.
38. Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Усп. экологич. морфол. раст. и ее влияние на смеж. науки. – М., 1994. – С. 6-7.
39. Acock B., Reynolds J.F. Introduction: modularity in plant models // Ecological modeling. – 1997. – № 94. – P. 1-6.
40. Atchley W.R., Hall B.K. A Model for the development and evolution of complex morphological structures. – Biological Review. – 1991. – 66. – P. 101-157.
41. Daget J., Lecordier C., Leveque C. Notion de nomocénose: ses applications en écologie // Bull. Soc. écol. – 1972. – V. 3, № 4. – P. 448-462.
42. Dyke C. The Evolutionary Dynamics of Complex Systems: A Study in Biosocial Complexity. – New-York: Oxford University Press, 1988. – 174 p.
43. Gilbert S.F. Developmental biology, Eighth Edition, 2001, Sinauer Associates, Inc. Publishers. – 751 p.
44. Hagen E.H., Hammerstein P. Evolutionary Biology and the Strategic View of Ontogeny: Genetic Strategies Provide Robustness and Flexibility in the Life Course // Research in human development. – 2005. – 2 (1&2). – P. 87-101.
45. Hanski I. Metapopulation Ecology. – Oxford Univ. Press, 1999. – 313 p.
46. Heatwole H. The concept of the econe, a fundamental ecological unit // Trop. Ecol. – 1989. – V. 30, № 1. – P. 13-19.
47. Levins R. Extinction / Gestenhaber M. Some mathematical problems in biology. – American Mathematical Society, 1970. – P. 77-107.
48. López F., Fungairiño S., de las Heras P., Serrano J., Acosta F. Age changes in the vegetative vs. reproductive allocation by module demographic strategies in a perennial plant // Plant Ecology. – 2001. – 157. – P. 13-21.
49. Needham J. On the dissociability of the fundamental processes in ontogenesis // Biological Review. – 1933. – 8. – P. 180-223.
50. Reich M., Grimm V. Das Metapopulationskonzept in Ökologie und Naturschutz: Eine kritische Bestandsaufnahme // Zeitschrift für Ökologie und Naturschutz. – 1996. – № 5. – S. 123-139.
51. Reynolds J.F., Acock B. Modularity and genericness in plant and ecosystem models // Ecological modeling. – 1997. – № 94. – P. 7-16.
52. Schlosser G., Wagner P. Modularity in Development and Evolution. – Chicago Univ. Press, 2004. – 600 p.
53. West-Eberhard M.J. Developmental plasticity and evolution. – Oxford Univ. Press, US. – 2003. – 794 p.
54. Wimsatt W.C. The ontology of complex systems: levels of organization, perspectives, and causal thicket // Canadian Journal of Philosophy. – 1994. – Vol. 20 – P. 207-274.

¹ Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів,
e-mail: v_bilonoha@ukr.net;

² Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: akm@museum.lviv.net