

# КЛАССИФИКАЦИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ

*Е. В. Преснов*

Наследование биологической формы, изменение формы организмов в процессе развития, определяющие форму, факторы и многие другие вопросы, связанные с формообразованием, всегда являлись важнейшими проблемами биологии. Почему, например, животные или растения имеют ту или иную геометрическую форму и что ее определяет? В свое время Рашевский [1966] считал, что в математическом смысле данное животное не имеет определенной формы и предлагал принцип адекватного проектирования: если биологические функции определены заранее, то форму организма определяют они. Позже Розен [1969] сформулировал вариационную задачу для филогенетического и онтогенетического изменения органической формы, не уточняя последнюю. Между тем определить (или скорее редуцировать к другому понятию) форму живого организма можно как огибающую семейства окружностей (в двумерном случае), центры которых лежат на выделенном остова [Blum, 1974]. И все же, несмотря на трудности формального описания формы организмов, нас всегда обвораживает ее завидная симметрия.

Обратимся к примерам. Пространственные формы вирусов и бактериофагов похожи на правильные геометрические конструкции. Самосборка этих структур напоминает процесс кристаллизации [Поглазов, 1970]. Интересует математика и феномен радиолярий [Мордухай-Болтовский, 1936; Thompson, 1942]. Геометрическая правильность наблюдается также в пространственной организации раннего дробления [Thompson, 1942; Мещеряков, Белоусов, 1978]. А явления филотаксиса у растений привлекало внимание своей аналитичностью уже античных ученых (см. Thompson, 1942; Кокстер, 1966). Возникает естественный вопрос [Гренандер, 1979]: если можно выразить в математической форме определенные образы, то нельзя ли объяснить их исходя из вариационных принципов? Примером мог бы служить принцип минимума потенциальной энергии.

Менее регулярны формы спор у растений [Pegler, Joung, 1979] или формы живых клеток. Но и здесь интересна модель деления эритроцита, задаваемого овалом Кассини [Canham, 1970], и очевидна аналогия с делением заряженных капель жидкости как динамики эквипотенциальных поверхностей [Thompson, 1942]. Остается загадкой форма митохондрии, которая при фиксации, видимо, рассыпается на фрагменты; пространственная реконструкция некоторых митохондрий показала, что они имеют неправильной формы цельное ветвистое тело, т. е. форма митохондрий, по-видимому, лабильна и зависит от ее мембранного потенциала. Отсюда вывод — форма митохондрии не наследуется,

наследуется же глобально связный геометрический образ. И в случае межклеточных морфологических контактов между митохондриями мы имели бы единую митохондриальную структуру живого организма.

Другая проблема — психология наблюдателя, воспринимающего пространственно-временные образы внешнего мира. Бесспорно, каждое животное и человек умеют различать нужные ему геометрические формы и формы поведения [Хайнд, 1975]. Другими словами, роль наблюдателя основывается на правилах идентификации. Какие именно образы будут восприняты, зависит от окружающей среды и от факторов, связанных с наблюдениями [Грепандер, 1979]. Здесь не лишним будет вспомнить слова Фейнмана [Фейнман и др., 1976], относящиеся к проблеме цветового зрения: «...мы изучим условия, при которых два раздражения (два воздействия) становятся *неразличимыми*. При этом нет необходимости знать, могут ли два человека получить в разных условиях одинаковое зрительное ощущение, а нужно лишь установить, что два раздражения, вызывающие одинаковые ощущения у одного человека, приводят к одинаковым ощущениям и у другого» (с. 163). Сказанное хорошо укладывается в рамки концепции *толерантности* [Зиман, Бьюнеман, 1970], которая формализует наш процесс восприятия геометрических форм.

**О п р е д е л е н и е.** *Толерантностью*  $\xi$  на множестве  $X$  называется рефлексивное симметричное отношение. Рефлексивность означает, что  $x \sim x$  для любых  $x \in X$ , а симметричность означает, что если  $x_1 \sim x_2$ , то и  $x_2 \sim x_1$ . Существенно, что отношение толерантности  $\xi$  нетранзитивно, т. е. из того, что  $x_1 \sim x_2$  и  $x_2 \sim x_3$ , вообще говоря, не вытекает, что  $x_1 \sim x_3$ . *Толерантным пространством*  $(X, \xi)$  называется множество  $X$  с заданной на нем толерантностью  $\xi$ . *Отображение*  $f: X \rightarrow Y$ , связывающее два толерантных пространства  $(X, \xi)$  и  $(Y, \eta)$ , называется *толерантным отображением*, если из  $x_1 \underset{\xi}{\sim} x_2$  следует  $f(x_1) \underset{\eta}{\sim} f(x_2)$ . Пусть  $f: X \rightarrow Y$  — некоторое отображение множества  $X$  в толерантное пространство  $(Y, \eta)$ . Определим на  $X$  толерантность  $\xi = f^*\eta$ , полагая  $x_1 \underset{\xi}{\sim} x_2$ , если  $f(x_1) \underset{\eta}{\sim} f(x_2)$ . Толерантность  $\xi = f^*\eta$  называется *прообразом* толерантности  $\eta$  при отображении  $f$ . Относительно этой толерантности отображение  $f$  является толерантным отображением.

**П р и м е р.** Рецепторные поля ганглиев сетчатки определяют толерантность  $\eta$  в сетчатке. Зрение является отображением  $f$  поля зрения в сетчатку глаза. Тогда толерантность  $\xi$  остроты зрения представляет собой не что иное, как прообраз  $f^*\eta$  толерантности  $\eta$  при отображении  $f$ . Таким образом, распознавание формы животных зависит от разрешающей способности нашей аппаратуры наблюдения.

Естественно, что психофизические аспекты наблюдений имеют отношение к создаваемым моделям органической формы. Так, согласно Хоффману [1975], любой организм представляет собой

объединение тканей

$$M = \Sigma T_j,$$

где ткань  $T_j$  — компактное многообразие, разбитое на клетки. Математической моделью биологической формы и функции у Хоффмана служит некоторая псевдогруппа преобразований этих многообразий (тканей).

Несомненно, более разработанной в плане моделирования формы животных и растений является теория пространственно-временных образов [Гренандер, 1979]. В данной теории изначально выделяется класс образующих  $G = \{g\}$ , которым ставится в соответствие признак  $g \mapsto a(g)$ . Кроме того, каждой образующей  $g$  отвечает определенная арность  $\omega(g)$ , которая выражается неотрицательным целым числом или бесконечностью. Величина арности указывает максимальное число соединений, связывающих данную образующую с остальными. Структурное объединение таких образующих называется конфигурацией. Конфигурации меняются во времени.

Пример.  $g^\alpha = g^\alpha(x, y)$ ,  $\alpha = 1, 2, \dots, n$  — множество образующих (концентрации химически активных веществ),  $\alpha = 1$  соответствует среде, в которую погружен организм. Предполагая наличие лишь двух типов процессов — диффузию и реакции, — приходим к классической модели морфогенеза Тьюринга [Turing, 1952].

Пример (для плоскости). Пусть рост конфигурации влияет на число образующих и на их индексы. Образующие суть поля с осевой симметрией и центром  $\zeta = (\xi, \eta)$ , т. е.

$$g^\alpha(z) = \varphi^\alpha(\|z - \zeta\|), \quad z = (x, y).$$

Идея состоит в обеспечении клеток позиционной информацией в смысле Вольперта [1971]. Если предположить, что поля порождаются путем сложения образующих  $g^\alpha$ , то тем самым будет определен градиент, который предположительно будет действовать на отдельные клетки, и они будут двигаться в соответствующем направлении.

Образ развития будет порождаться с помощью механизмов, один из которых задает движение клеток и центров полей, а другой определяет переходы между образующими. Второй механизм вызывает изменение индексов образующих. На наш взгляд, эта идея имеет прямое отношение к нахождению псевдогруппы преобразования ткани в модели Хоффмана [1975].

## ТКАНЕВАЯ СТРУКТУРА БИОЛОГИЧЕСКИХ ФОРМ

Прежде чем переходить к формальному определению биологической формы, предъявим систему концепций клеточной теории.

О п р е д е л е н и е [Фукс и др., 1969]. Клеточным разбиением называется топологическое пространство  $K$ , представленное в виде объединения попарно непересекающихся подмножеств

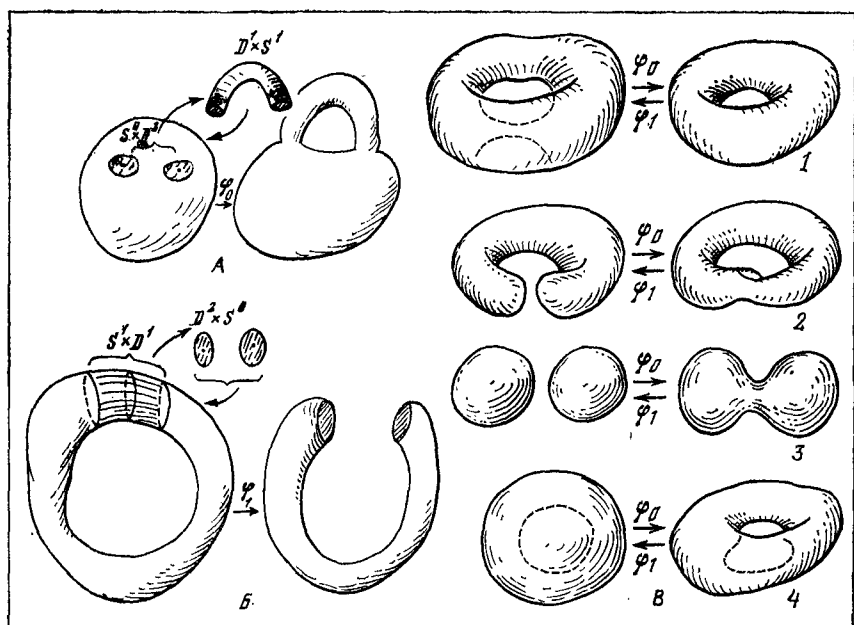


Рис. 29

О объяснение в тексте

$e_i^q$  (клеток). Для каждой клетки задано непрерывное отображение  $f: D^q \rightarrow K$  (характеристическое отображение) замкнутого  $q$ -мерного шара  $D^q$  в  $K$ , ограничение которого на внутренность  $\text{Int } D^q$  шара  $D^q$  является гомеоморфизмом на  $e_i^q$ . Для исключения патологий предполагают, что граница каждой клетки содержится в объединении конечного числа клеток меньших размерностей, а также, что топология в  $K$  — слабейшая среди всех, относительно которых все характеристические отображения непрерывны.

Представим организм в виде трехмерного клеточного разбиения  $K$ , лежащего в  $\mathbb{R}^3$ . Естественно рассматривать в  $K$  связные подразбиения  $T_j$ , состоящие из клеток. Подразбиения  $T_j$  будем называть тканями. Сложную геометрию биологических тканей можно классифицировать, используя классификацию двумерных замкнутых ориентируемых многообразий. Пример такого многообразия — сфера, к которой приклеено  $p$  ручек (случай  $p = 1$  есть на рис. 29). Число  $p$  называется родом многообразия и является его инвариантом. В топологии доказано [Уоллес, 1972], что каждое двумерное замкнутое ориентируемое многообразие  $M^2$  гомеоморфно сфере с  $p$  ручками.

Отметим, что они гомеоморфны как абстрактные пространства, а не вложенные в  $\mathbb{R}^3$ . В последнем случае заузленность ручек может служить основой более тонкой классификации многообразия  $M^2 \subset \mathbb{R}^3$ .

Удобно различать биологические ткани следующих типов. 1. Ткань с полостью, или *пласт*. Ткань имеет внешнюю и несколько внутренних границ (полостей). Вообще говоря, любая такая граница негомеоморфна двумерной сфере, но представляет собой многообразие  $M^2$ . 2. *Сплошная ткань* (нет полостей). 3. *Свободная клетка*. 4. *Пористая ткань*: набор слабо сцепленных клеток (временное образование).

Морфогенетические преобразования в индивидуальном развитии организмов можно представить в виде совокупности операций следующего вида.

1) Деление клетки: на материнской клетке выделяется окружность  $S^1 \subset de^3$ ;  $S^1$  стягивается по  $e^3$  в точку, а трубчатая окрестность  $S^1$  в  $de^3$  симметрично склеивается, образуя мембрану контакта дочерних клеток.

2) Гибель клетки:  $e_{ij}^3 \rightarrow T_j^2$  ( $T_j^2$  — двумерный остов  $T_j^3$ ).

3) Приклейка ручки (рис. 29, А) к одной или двум тканям; во втором случае это связная сумма двух тканей (прорыв рта или анального отверстия, образование жаберных щелей).

4) Разрезание ручки (рис. 29, Б), при этом ткань может разрезаться на две ткани, например, произойти отшнуровка (зарастание жаберных щелей у наземных позвоночных).

5) Образование полости (шизоцельный способ формирования полости).

6) Слипание полости (обратное предыдущему).

7) Образование ткани из отдельных клеток (формирование эндотелия и мезотелия из мезенхимоподобных клеток).

8) Разрыхление тканей (распад на отдельные клетки нервного гребня при нейруляции).

При проявлении физиологической активности организма его клеточная модель  $K$  претерпевает клеточно-гомеоморфное преобразование  $K_1 \rightarrow K_2$ . При этом сохраняется также и ее тканевая структура.

Наконец, клеточная структура биологических тканей удовлетворяет принципу смежности (см.: В. М. Маресин, в этой главе), справедливому при морфогенетических движениях, сохраняющих топологию тканей: *Контакты между соседними клетками не могут полностью исчезать, новые контакты появляются только между дочерними клетками при делении*. Таким образом, принцип смежности — критерий клеточно-гомеоморфных преобразований ткани. Его нарушение суть склейка — придание клеткам новых соседей — и разрыв — лишение клеток соседей. Склейка и разрыв биологических тканей могут изменить их топологию — произойдет так называемая перестройка топологии: приклеивание или разрезание ручки (см. операции 3 и 4). Анализ эмбриональных перестроек показывает, что в реальном развитии, видимо, в силу необратимости последнего, встречаются не любые виды склейки граничных поверхностей тканей (см. рис. 29, В, а также статью В. М. Маресина в гл. 1).

## ТОПОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ БИОЛОГИЧЕСКОЙ ФОРМЫ

Начнем с определения пространства биологических форм  $\text{Biol}$  [Преснов, 1981]. Его элементами, или точками являются, по определению, лежащие в трехмерном пространстве  $\mathbb{R}^3$  компактные области  $\Phi$  с гладкой (или кусочно-гладкой) границей  $F = \partial\Phi$ . Будем называть точки этого множества биологическими формами. Действительно, в каждый момент времени живой организм занимает какой-то объем, т. е. имеем некоторую точку множества  $\text{Biol}$ . Очевидно, обратное неверно.

Введем теперь на множестве  $\text{Biol}$  метрику, определив шар с центром в  $\Phi$  и радиусом  $\varepsilon$  следующим образом:

$$u_\varepsilon^\Phi = \{\Phi' \mid \partial\Phi' \subset \varepsilon\text{-окрестность } \partial\Phi\}.$$

Ясно, что процесс индивидуального развития живого организма представлен непрерывным отображением  $\gamma: t \mapsto \Phi_t$  полупрямой  $\mathbb{R}^+ = \{t \mid t \geq 0\}$  в пространство  $\text{Biol}$ . При этом  $t = 0$  отображается в шар  $\Phi_0$  (зиготу). Совокупность этих отображений для всех организмов позволяет наделять пространство  $\text{Biol}$  более богатой структурой.

Именно, скажем, что формы  $\Phi_1$  и  $\Phi_2$  связаны морфизмом  $\Phi_1 \rightarrow \Phi_2$ , если существует такой организм, который в момент времени  $t_1$  занимает область  $\Phi_1$ , а в момент времени  $t_2 \geq t_1$  — область  $\Phi_2$ . Если существование композиции морфизмов принять в качестве гипотезы, то тем самым пространство  $\text{Biol}$  превратится в (топологическую) категорию. Отсюда проблема: построить биологически значимый функтор из этой категории в другую интересную категорию.

Известный тезис д'Арси Томпсона [Thompson, 1942] утверждает, что посредством непрерывной деформации формы любого организма можно получить формы близкородственных организмов. Это — чисто феноменологическая гипотеза. Следующее ниже определение эквивалентности на пространстве  $\text{Biol}$  навеяно указанным тезисом.

Эквивалентность и соответствующую факторизацию определим последовательно в два шага:

1-й шаг. Назовем две точки  $\Phi_1$  и  $\Phi_2$  пространства  $\text{Biol}$  эквивалентными, если существует диффеоморфизм  $\mathbb{R}^3 \rightarrow \mathbb{R}^3$  (т. е. взаимнооднозначное и гладкое в обе стороны отображение), переводящий область  $\Phi_1$  в область  $\Phi_2$ . Потребуем дополнительно, чтобы знак гауссовой кривизны (а для эллиптических точек — знаки главных кривизн) в граничных точках сохранялся, а также чтобы сохранялся и характер изломов на границе.

2-й шаг. Будем считать формы  $\Phi_1$  и  $\Phi_2$  эквивалентными, если найдется морфизм  $\Phi_1 \rightarrow \Phi_2$ , обратимый в том смысле, что существует морфизм  $\Phi_2 \rightarrow \Phi_1$ .

Обозначим символом  $\text{Sh}$  фактор-пространство пространства  $\text{Biol}$  по этим отношениям эквивалентности. Описанная факторизация формализует понятие формы близкородственных организ-

мов. Поэтому назовем пространство  $Sh$  *пространством стандартных биологических форм*.

При факторизации  $\psi : Biol \rightarrow Sh$  кривая  $\gamma : \mathbb{R}^+ \rightarrow Biol$  (развитие индивидуального организма) переходит в кривую  $\omega = \psi \circ \gamma : \mathbb{R}^+ \rightarrow Sh$ . В отличие от  $\gamma$  кривая  $\omega$  не имеет самопересечений. Назовем ее *процессом индивидуального развития близкородственных организмов*.

**З а м е ч а н и е.** С задачей определения формы тесно связана проблема распознавания формы (см. выше). А именно, пусть  $f$  — отображение пространства  $Biol$  в сетчатку глаза, а  $\eta$  — толерантность в ней, тогда толерантность  $f^* \eta$  задает нам уровень неразличимости точек пространства  $Biol$ , что позволяет ввести на  $Biol$  отношение эквивалентности, более слабое, чем то, которое мы ввели, и разложить факторизацию  $\psi : Biol \rightarrow Sh$  в композицию двух факторизаций.

**З а м е ч а н и е.** Ясно, что край  $F = \partial\Phi$  — форма живого организма (здесь форма понимается как элемент пространства  $Biol$ ), если и не является многообразием (например, из-за иглу ежа), то по крайней мере гомотопически эквивалентен многообразию  $M^2$ . Род многообразия  $M^2$  мы будем называть *родом живого организма*. Ясно, что это определение к роду в смысле биологической систематики не имеет никакого отношения.

В процессе индивидуального развития род живого организма зависит от времени  $t$  и меняется скачкообразно. Изменение значения  $p$  происходит в момент перестройки топологии поверхности  $F = \partial\Phi$ .

Действительно, развитие всех организмов начинается с зиготы ( $p = 0$ ), а внешняя поверхность дефинитивного организма большинства животных образует поверхность с  $p > 0$ . У позвоночных обычно  $p = 13$ . Анатомическими структурами, возникающими при таких перестройках, являются образования, устанавливающие связь полости кишки с внешней средой: а) ротовое и анальное отверстия; б) жаберные щели (обычно 5 пар); в) полости ушей (видоизменение одной пары жаберных щелей); г) носовые полости.

Приспособительные изменения и дополнительные перестройки в ходе эмбрионального развития не позволяют приписать каждой систематической группе животных определенное значение  $p$ , хотя связь увеличения значения  $p$  с усложнением организации животных очевидна.

Так, хордовых животных следует отнести к типу с  $p = 13$ . Значение  $p$  в пределах определенных классов может уменьшаться, например, за счет последующего эмбрионального зарастания жаберных щелей или слияния парных носовых полостей в одну. Наоборот, значение  $p$  может увеличиваться за счет последующего добавления и расщепления жаберных щелей, что у некоторых групп низших хордовых приводит к возрастанию  $p$  до нескольких сотен. Поэтому имеет смысл рассматривать перечисленные выше перестройки как фундаментальные. Наконец, вполне естественно эти фундаментальные перестройки упорядочить, после чего каж-

дому живому организму ставится в соответствие слово из 13 букв  $(a_1, \dots, a_{13})$ . Буквы  $a_j$  принимают значения 0 или 1 (отсутствие или наличие  $j$ -й фундаментальной ручки). Понятно, что динамика данного слова в онтогенезе животных будет более полной, в отличие от рода  $p = \sum_{j=1}^{13} a_j$ , классифицирующей характеристикой живого организма.

Но изложенный метод классификации отнюдь не является центральным. Он всего лишь основа описываемой ниже конструкции для классификации форм живых организмов. В связи с чем обратимся к другому инварианту пространства  $X$ , который доставляет нам *фундаментальная группа*  $\pi_1(X)$ . Ее элементами являются гомотопические классы петель в  $X$ , т. е. отображений  $S^1 \rightarrow X$  окружности  $S^1$  в пространство  $X$ , при которых отмеченная точка в  $S^1$  переходит в отмеченную точку в  $X$ . Для двумерных многообразий  $M^2$  род  $p$  и фундаментальная группа  $\pi_1(M^2)$  однозначно определяют друг друга.

Изменение формы  $\Phi$  живого организма влечет за собой изменение группы  $\pi = \pi_1(\Phi)$ ; можно рассматривать и группу  $\pi_1(\partial\Phi)$ . К сожалению, конструкция фундаментальной группы не функториальна относительно определенных выше морфизмов. В самом деле, изменение топологии формы  $\Phi$  сводится к серии перестроек поверхности  $F = \partial\Phi$ . При этом гомотопные петли могут становиться негомотопными и наоборот. Тем не менее было бы интересно проследить за изменением группы  $\pi$  в онтогенезе или хотя бы одного ее элемента. Поэтому желательно выбрать на  $\Phi_0$  каноническую петлю. В качестве таковой можно взять одномерную границу поверхностного контакта, между двумя бластомерами, после первого деления дробления зиготы. Эту петлю следует ориентировать, чтобы получить элемент  $\pi$ . Однако сделать это не всегда просто. Если выбранная нами петля образовалась в результате меридионального деления (проходит через анимальный и вегетативный полюса яйца), то задать каноническую ориентацию можно только в том случае, если известно направление дорсовентральной оси или плоскости билатеральной симметрии будущего зародыша (рис. 30, А). Если же плоскость первого деления экваториальна, то петлю всегда можно ориентировать канонически (рис. 30, Б). Впрочем, одно из трех первых делений дробления всегда экваториально, и поэтому можно взять первую экваториальную петлю.

Необходимый для классификации форм животных эксперимент — это описание судьбы канонической петли в онтогенезе. В частности, было бы крайне интересно, если при  $p \neq 0$  образ петли  $\omega$  оказался бы негомотопным нулю. Тогда можно было бы поставить вопрос об алгебраическом числе витков его вокруг каждой дырки области  $\Phi$ , что и будет искомой классифицирующей характеристикой.

**З а м е ч а н и е.** Может оказаться, что в ходе эмбриональных перестроек ручки внутренних полостей формы  $\Phi$  или ручки некоторых тканей, составляющих форму  $\Phi$ , зацепятся с канони-



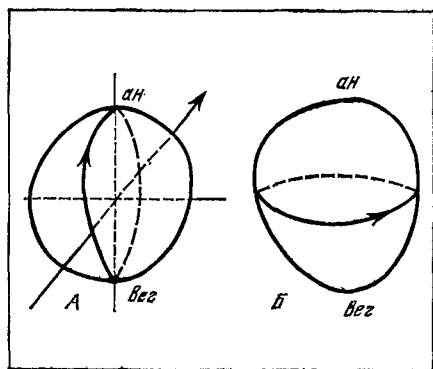


Рис. 30

Объяснение в тексте

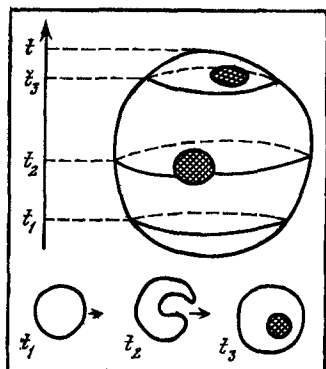


Рис. 31

Объяснение в тексте

ческой петель. Что ж, классификация богаче. А порвется петля — видно выбор ее непригоден и следует искать иной вариант канонической петли или клеить концы разорванной петли в пару петель и следить уж за обеими.

#### ГЛОБАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ ДИНАМИКИ ФОРМООБРАЗОВАНИЯ

Идея перестроек топологии формы животного в процессе индивидуального развития может показаться биологу надуманной. Но это не так. Если вспомнить эпигенетический ландшафт Уолдингтона [Thom, 1969], то станет очевидно, что наблюдаемые нами перестройки в развитии живых организмов — всего лишь наше неумение воспринимать трехмерный геометрический объект (вложенный в четырехмерное пространство) целиком, как осязаем мы двумерный в трехмерном пространстве.

Итак, живой организм — это с геометрической точки зрения — ориентируемое трехмерное многообразие  $M^3$  (связное и без края). Пусть для простоты многообразие  $M^3$  односвязно (т. е.  $\pi_1(M^3) = 0$ ), тогда, по теореме Дена [Уоллес, 1972], его можно получить из трехмерной сферы  $S^3$ , если вырезать из нее конечное число непересекающихся сплошных торов (множеств вида  $S^1 \times D^2$ ) и заклеить получившиеся полости новыми сплошными торами, подходящим способом отождествляя границы.

**З а м е ч а н и е.** Уоллес [1972] отмечает, что «...граница каждой полости имеет вид  $S^1 \times S^1$ , и существует на самом деле бесконечное число способов отождествить ее с границей сплошного тора; поэтому существует бесконечное число различных построений такого сорта. Однако нелегко решить вопрос о том, когда два таких различных построения приведут к одинаковому результату. Для этого в первую очередь понадобилось бы решение проблемы Пуанкаре. Гипотеза Пуанкаре заключается в том, что всякое ориентируемое трехмерное многообразие, на котором лю-

бую окружность можно стянуть в точку, является на самом деле трехмерной сферой. Она не доказана и не опровергнута» (с. 175).

Будем далее считать внутренности вклеенных сплошных торов не принадлежащими нашему живому организму  $M^3$ . Думается, что наблюдению доступна только поверхность уровня функции времени ( $t = \text{const}$ ) или трехмерное сечение многообразия  $M^3$ . Таким образом, индивидуальное развитие животного в геометрическом ракурсе суть временная последовательность трехмерных сечений многообразия  $M^3$ . И, значит, перестройки в эмбриональном развитии — это перестройки поверхности уровня  $t = \text{const}$  при встрече ее с границами выкинутых торов.

**З а м е ч а н и е.** Двумерные твари могли бы представлять себя двумерными сферами  $S^2$  с выкинутыми дисками (множествами вида  $S^0 \times D^2$ ), как на рис. 31.

**З а м е ч а н и е.** Если верить Готту [Gott, 1980], наша Вселенная многосвязна и устроена топологически, как прямое произведение прямой времени на неодносвязное компактное трехмерное многообразие.

## РОЛЬ МАКРОСКОПИЧЕСКИХ ПРОЦЕССОВ В ФОРМООБРАЗОВАНИИ (физические модели)

*Л. А. Мартынов*

Под морфогенезом будем понимать эволюционно возникшее, генетически закрепленное и воспроизводимое в онтогенезе изменение клеточных структур и макроскопической формы биологического объекта. Для реализации макроскопического формообразования необходимы процессы, охватывающие пространственно-координирующим действием значительно большие, чем ангстремные, области биообъекта, и более универсальные, т. е. эффективные, вне зависимости от того, одинаковой или разной биологической природы отдельные компоненты целого [Уоддингтон, 1964; Мартынов, 1973, 1975, 1979а]. Такие макроскопические процессы известны в физике: диффузионные, механические и др. Особенности, например, механических процессов обуславливают естественное их использование в морфогенетической разметке многоклеточных объектов (pattern formation). Уже для сохранения стабильной формы любого объекта необходимо, чтобы он обладал определенными консервативными свойствами: достаточными для сопротивления внешним возмущениям механическими жесткостью и прочностью. Более того, в растущем биообъекте образуются области объемного расширения, распора (подобно неравномерно нагретому телу) и, как следствие, в нем всегда существуют поле механических напряжений и закономерно свя-