УДК 611(075.8)

О ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ МОРФОЛОГИИ ОРГАНИЗМА: СЕГМЕНТАЦИЯ И КОМПАРТМЕНТАЛИЗАЦИЯ БИОСИСТЕМЫ

ABOUT FUNCTIONAL MORPHOLOGY OF ORGANISM: SEGMENTATION AND COMPARTMENTALIZATION OF BIOSYSTEM

©Петренко В. М.
д–р мед. наук, ООО «ОЛМЕ»
г. Санкт–Петербург, Россия, deptanatomy@hotmail.com
©Petrenko V.
Dr. habil., OLR "OLME"
St. Petersburg, Russia, deptanatomy@hotmail.com

Аннотация. Сегментация и компартментализация представляют собой две стороны процесса развития организмов в эволюции и онтогенезе с усложнением их строения и повышением эффективности их функционирования. Эволюция использовала этот способ развития индивида различным образом — от простой сегментации тела животного (метамерия аннелид) до его квазисегментации у человека и ему подобных животных (периартериальные органокомплексы). Возможно сочетанное использование обоих способов индивидуальной организации. Так в устройстве лимфатической системы задействованы оба этих принципа — классическая метамерия (первая ступень организации системы — базовая цепь межклапанных сегментов) и периартериальная квазисегментация в составе тела индивида (интегративная сердечно–сосудистая система). Это позволяет использовать существующие в окружении лимфатического русла источники энергии, которая необходима для лимфотока и движения, в т. ч. развития, как самой сосудистой системы, так и организма в целом. Возможно, имеет место комбинация таких процессов, как полимеризация и поликонденсация.

Abstract. Segmentation and compartmentalization are two sides of development of organisms in evolution and ontogenesis with complication of their structure and increase of effectiveness of their function. Evolution uses such way of individual development differently — from simple segmentation of animal body (metamerism of Annelida) to quasi–segmentation in human body and similar animals (periarterial complexes of organs). It is possible combinative employment both methods of individual organization. Thus, there are both principles in construction of lymphatic system — classic metamerism (first stage of the organization — basic chain of intervalvar segments) and periarterial quasi–segmentation in composition of individual body (integrative cardiovascular system system). This is possible to use sources of energy in surroundings of lymphatic bed for lymph flow and motion the whole bed, including development as vascular system, so organism at whole. It is possible combination such processes as polymerization and polycondensation.

Ключевые слова: организм, функциональная морфология, сегментация, компартментализация.

Keywords: organism, functional morphology, segmentation, compartmentalization.

О неразрывной взаимосвязи морфологии и физиологии, формы и функции писали известные анатомы разных лет [1], например, австрийский анатом I. Hyrtl: «Анатом не может начать исследование, не имея за исходную точку физиологический вопрос или не

наталкиваясь на него под конец» [цит. по: 2]. Жизнедеятельность любого индивида состоит из определенного набора взаимосвязанных процессов. Мы «привязываем» те или иные процессы его жизнедеятельности к определенным его органам и обозначаем так определенные функции органов. Клетка является наименьшей частицей любой индивидуальной биосистемы, где хранится и начинает воспроизводиться ее наследственная информация. Поэтому мы пытаемся понять, как клетки образуют тело индивида и организуют его жизнедеятельность [3].

Цель исследования: рассмотреть принципы функциональной морфологии организма.

Компартментализация внутренней среды организма

А. Поликар писал: «… энзимы в клетке распределены неслучайно, они локализованы на определенных структурах или в определенных участках. Такая локализация является необходимой основой их функционирования … Клетку нельзя отождествлять с «мешком энзимов». В клетке существует скелет, состоящий из структурных белков. В ней имеются также и участки, где вода свободна, и другие места, аккумулирующие иные вещества (pools). Эти зоны могут взаимодействовать, хотя они и отделены механически. Их цитотопография находится под контролем различных сил, которые поляризуют эти структуры и имеют тенденцию приводить их к условиям минимальной потенциальной энергии» [4]. А. Хэм и Д. Кормак отметили в книге «Гистология»: «Жизнь в клетках возможна лишь при том условии, что их разнообразные ферменты и другие вещества распределены упорядоченным образом и не могут свободно смешиваться друг с другом. Выполнение этого условия обеспечивают мембраны… То обстоятельство, что столь многие жидкости различного состава, находясь в цитоплазме, отделены друг от друга, породило специальный термин — отсек (или компартмент) … Этот термин, однако, не обязательно означает, что речь идет о пространстве, которое замкнуто в структурном смысле» [5].

Одну из подглав книги «Физиология клетки» Х. Йост назвал «Компартментализация метаболизма», где указал, в частности: «Одна из основных задач, которую приходится решать биологам при изучении клетки, — это выявить связь между ее структурой и функцией … создается впечатление, что отдельные метаболические функции действительно закономерным образом распределены между различными частями клетки. Одной из наиболее интересных проблем, все еще ждущих своего решения, является выяснение тех способов, посредством которых эти отдельные функциональные единицы кооперируются, обеспечивая согласованное протекание синтетических процессов, необходимых для роста клетки» [6].

Э. Либберт в книге «Основы общей биологии» написал: «… живые системы — это открытые системы, через которые проходят потоки вещества и энергии; эти системы находятся в динамическом стационарном состоянии, но в то же время отграничены от окружения структурами, которые затрудняют обмен веществами, сводят к минимуму потери энергии и служат для поддержания пространственного единства системы. Эта обособленность, или индивидуализация, начинается на клеточном уровне — клетка ограничена мембраной — и продолжается дальше у многоклеточных организмов, которые, будучи отдельными особями, отграничены от окружающей среды покровными тканями. Многообразие различных метаболических процессов делает необходимым разграничение пространств, в которых они протекают (компартментализацию). Так, уже в клетке присутствие внутренних мембран ведет к обособлению различных органелл: структурная сложность живого начинается с макромолекул, продолжается на уровне таких структур, как мембраны и органеллы, а далее клетки и — у многоклеточных организмов — ткани, органы, системы органов, вплоть до целых организмов (особей)» [7].

Многокамерное устройство тела животных

Примерно с середины XIX века анатомы стали разделять все органы человека на две

группы – органы животной и растительной жизни. Это привело к разделению тела человека на две части: 1) сому (собственно тело) — кости, связки, мышцы, рыхлая клетчатка, фасции, кожа и подкожная клетчатка — обеспечивает перемещение человека в пространстве; 2) висцеру (внутренности) — то, что помещается в полостях сомы (пищеварительная, дыхательная, мочевая и половые системы; эндокринные железы), 2а) пути, проводящие жидкости и раздражение (сердечно–сосудистая и нервная системы) были выделены в особый отдел. «Динамический процесс, разыгрывающийся в организующейся коллоидальной массе — первичном организме — оплодотворенной женской половой клетке, выражающийся в ее росте, качественной дифференцировке, изменении взаимоотношения ее частей, образовании из продуктов ее дробления тканей, органов, систем и аппаратов, превращает организм в бесконечно переменную величину, в которой в течение всей ее жизни происходит перестройка материи и форм, приспособляющихся к варьирующим условиям внешней и внутренней среды» [2].

Иначе говоря, тело человека устроено как многокамерная полость, стенки которой — это сома (опорно–двигательный аппарат и общие покровы тела). У эмбриона человека общая полость тела (целомическая), посредством поперечной перегородки подразделяется на вторичные полости: диафрагма разделяет грудную и брюшную полости. У кольчатых червей септы разделяют тело на сходные по строению членики с автономными полостями — полимерное строение (большей части) тела. Нечто подобное наблюдается у членистоногих, у моллюсков происходит их сращение в разной степени — квазисегментарное строение тела, как у человека [8], хотя при гораздо меньшей сложности. Кроме указанных крупных полостей, в соме человека можно найти полости, меньшие по емкости — черепа и позвоночного столба (вместилища для головного и спинного мозга). Но есть еще костно–мозговые полости трубчатых костей, полости внутренних органов и сосудов, в т. ч. многокамерные — сложный желудок у травоядных жвачных млекопитающих, лимфатические сосуды и ряд вен и т. д. На самых разных уровнях организации человека — многоклапанные (прежде всего лимфатические) сосуды, паренхиматозные органы (лимфоузлы в т. ч.) и клетки и т. п. — клапаны, трабекулы или септы подразделяют полости или вещество на компартменты. Значение компартментализации внутренней среды организма — дифференциация на разные части, их автономизация и специализация с концентрацией структур (ферментов, ультраструктур, клеток или органов определенного профиля) повышают эффективность функционирования организма и его частей.

Таким образом я объясняю функциональное значение полисегментарного устройства ЛтСи человека [3, 9–12]. Конституция или общее ее устройство, определяющее реакции на воздействия окружения, в т. ч. на толчки лимфотока, состоит в сегментарной организации — складчатая конструкция стенок лимфатического русла, обусловленная колебаниями лимфотока, и его топографо–анатомическая связь с артериями. Периартериальная сегментация лимфатического русла является следствием сегментарного устройства эмбриона и отражает внешние связи русла с его окружением — источником всех экстравазальных факторов лимфотока. Функциональная, межклапанная сегментация лимфатического русла, начиная с подвижных межклеточных контактов эндотелия, возникает у плода человека адекватно импульсному лимфообразованию в органах и парциальному лимфооттоку из органов, что обусловлено циклическим характером жизнедеятельности клеток и тканей. В условиях дефицита собственной энергии лимфотока межклапанные сегменты организуют парциальное продвижение лимфы от органов к венам — базовое, пассивное и дополнительно активное. Строение и режим функционирования межклапанных сегментов определяются их топографией: на каждом уровне генеральной сегментации (ветвления главной артерии системного сегмента) лимфатическое русло подразделяется на собственные, межклапанные сегменты с разной конструкцией стенок (присоединение к лимфатическому эндотелию базальной мембраны, адвентиции, гладких миоцитов и лимфоидной ткани), адекватной колебаниям функциональной активности окружения сегментов — метаболической

(у дренируемых органов — лимфообразование ~ поршень тканевого насоса) и механической (у смежных, прилегающих органов ~ наружная манжетка тканевого насоса). Лимфоузлы являются и лимфатическими (транспорт лимфы), и лимфоидными (биофильтр) органами: 1) как звено лимфатического русла — это специальный лимфангион с лимфоидной насадкой (вариант собственных сегментов лимфатической системы); 2) как иммунный орган — лимфоидный участок генерального сегмента лимфатической системы с собственным лимфатическим руслом, включая приток.

Сегментация и компартментализация тела животных

Итак, важнейшей особенностью ЛтСи является сегментарная организация, причем двоякая: (структурно–)функциональная — клапаны периодически разделяют полости соседних межклапанных сегментов лимфатического русла, топографо–анатомическая — периартериальные пучки лимфатических сосудов и вен. Но касается это и всего организма.

Сегментация (разделение оболочек на отрезки) и компартментализация (разделение полостей на отсеки) представляют собой две стороны одного, единого процесса развития организмов в эволюции и онтогенезе [11] — их тела и части подразделяются на автономные части (клетки и их органеллы, органы и т. п.). Формы и механизмы процесса автономизации могут быть разными, но его главное содержание и направленность всегда одинаковы — это повышение эффективности работы (функционирования) биосистемы, а, следовательно, ее адаптивности и стабильности в условиях изменчивой среды обитания. Следствия, результаты автономизации могут быть разными — от самых простых (дробление или количественная дифференциация, позволяющая использовать минимальные количества энергии для работы биосистемы — например, образование морулы из зиготы, коллатералей в первичном венозном русле или цепи межклапанных сегментов лимфатического русла) до все более сложных (качественная дифференциация с последующими специализацией и кооперацией — бластуляция, а затем гаструляция и нотогенез, образование тканей и органов, разделение первичного венозного русла на вторичные вены и коллатеральное лимфатическое русло, образование лимфатических узлов). Разделение автономных частей организма может происходить структурно, посредством мембран и оболочек, и топографически (оформление и рост соседних комплексов разнодифференцированных клеток, например, вначале — эпителиальных, а затем — эпителиомезенхимных), хотя в действительности обе формы в той или иной степени сопряжены. При этом мембраны и оболочки оказываются не монолитными образованиями (сплошными средами), а содержат постоянные или временные (подвижные) отверстия, поры или щели, которые могут быть ограничены клапанами, например, в виде подвижных складок оболочек (истинные клапаны) или мембран (клапаноподобные межклеточные контакты). Подвижные межклеточные контакты лимфатического эндотелия как внутристеночные миниклапаны регулируют сообщение разных тканевых компартментов (межклеточных щелей или тканевых каналов) и лимфатических компартментов (капилляров), течение через них тканевой жидкости, т. е. лимфообразование. У членистоногих (насекомых) с их редуцированным кровообращением сердце устроено подобно лимфатическому сосуду человека, только вместо гладких в его стенках определяются поперечно–полосатые миоциты, а гемолимфатическая система в целом напоминает лимфатическую систему человека, но без лимфоузлов и с интимными связями с полостью тела как с генеральным коллектором тканевых компартментов. Тело кольчатого (дождевого) червя сопоставимо с лимфатическим сосудом по устройству — последовательное, поочередное сокращение соседних сегментов, подобных по строению и составляющих единую цепь.

Заключение

Оптимизация устройства животного в эволюции и онтогенезе происходит путем прогрессивной дифференциации его тела на разные части с их автономизацией, специализацией и кооперацией. Это усложняет строение и повышает эффективность

функционирования организма и его частей. Стандартным представлением анатома является разделение тела человека на системы органов, причем объединенных не только общей функцией (пищеварительная, дыхательная, мочевая, половые и другие системы), но также происхождением (развитием) и топографией. Однако, оказывается, существуют иные способы подразделения тела человека (и других животных) на части, которые давно известны и имеют важное значение для жизнедеятельности организма. Одной из простых и распространенных форм такой организации представляется сегментация (и последующая полимеризация) тела индивида и / или его части, полная (полихеты, лимфатический сосуд) или неполная (олигохеты, сомиты у эмбриона человека и других животных), сопровождающаяся (причем и при более сложных формах развития) компартментализацией внутренней среды организма. Впрочем, эволюция использовала этот способ индивидуальной организации разным образом — от простой сегментации тела животного (метамерия аннелид) до его квазисегментации у человека и ему подобных животных (периартериальные органокомплексы). Возможно сочетанное использование обоих способов индивидуальной организации. В устройстве ЛтСи задействованы оба принципа — классическая метамерия (первая ступень организации системы — базовая цепь межклапанных сегментов) и периартериальная квазисегментация в составе тела индивида (интегративная сердечно–сосудистая система). Это позволяет использовать существующие в окружении лимфатического русла источники энергии, которая необходима для лимфотока и движения, в т. ч. развития, как самой сосудистой системы, так и организма в целом. Возможно, имеет место комбинация таких процессов, как полимеризация и поликонденсация? Чтобы понять существо и значение этих явлений в индивидуальной организации, нужно проводить новые исследования (Рисунки 1, 2).

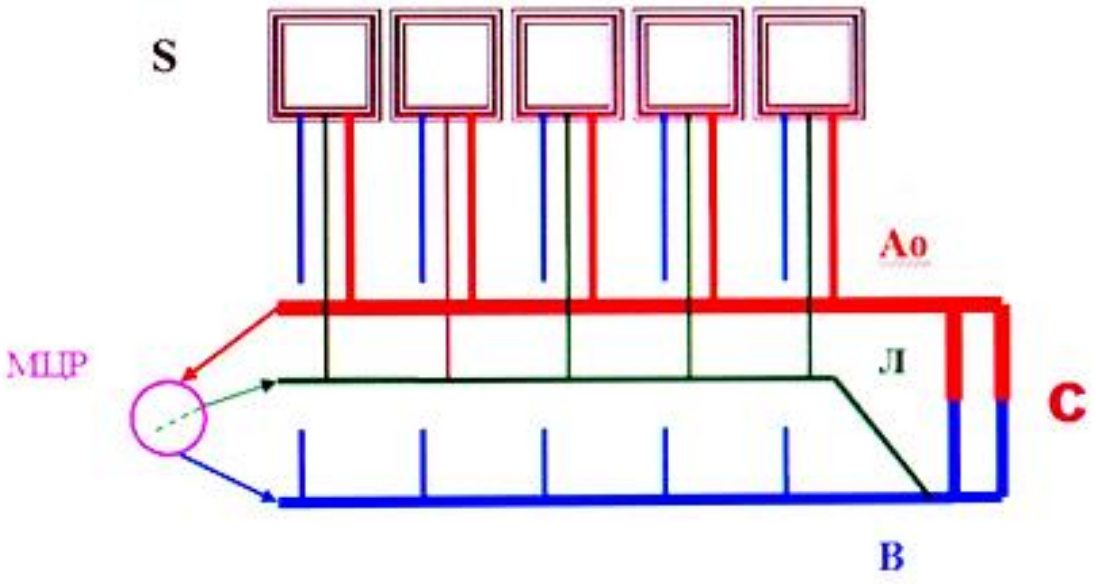

Рисунок 1. Артериальный скелет дефинитивных корпоральных сегментов человека (схема): **С** — сердце; **Ao** — аорта с ее ветвями; **В** — главные (полые) вены с их притоками; **Л** — лимфатические протоки с их притоками; МЦР — микроциркуляторное русло; **S** — сегменты тела (~ генеральные сегменты сердечно–сосудистой системы, каждый из которых связан сосудистой «ножкой» с главными сосудистыми стволами).

При этом важную роль в оценке полученных результатов играет научная позиция, которую занимает исследователь. Так А. К. Дондуа, явный сторонник преформизма в виде генетического индетерминизма всего или почти всего процесса развития организмов,

сообщает очень важные данные о механике развития индивидуальных организмов, но часто интерпретирует их по-своему [13]. Принцип модульной организации (Riedl; Bonner; Gilbert et al.), например, позволяет отдельным частям тела изменяться, практически не затрагивая функции других частей. Вызванное мутациями изменение развития одного модуля не обязательно ведет к изменению развития всех модулей одновременно, что резко повышает шанс на выживание претерпевшего мутацию животного и, таким образом, создает предпосылки для эволюционных преобразований. Принцип модульной организации распространяется не только на структуры зародыша, но и на генетические системы управления развитием. Например, изменение одной системы проведения сигнала в клетке не обязательно вызывает изменение других таких систем. Фактически, считаю, описывается автономная самодифференциация.

Далее А. К. Дондуа пишет, что наиболее широко известны три основных способа изменения развития, в т. ч.: 1) разобщение (диссоциация) процессов развития во времени и пространстве, что, я думаю, вполне можно квалифицировать как автономизация дифференцирующихся частей организма; 2) умножение частей (дупликация) с последующей их дивергенцией, что иначе можно назвать как рост и дифференциация.

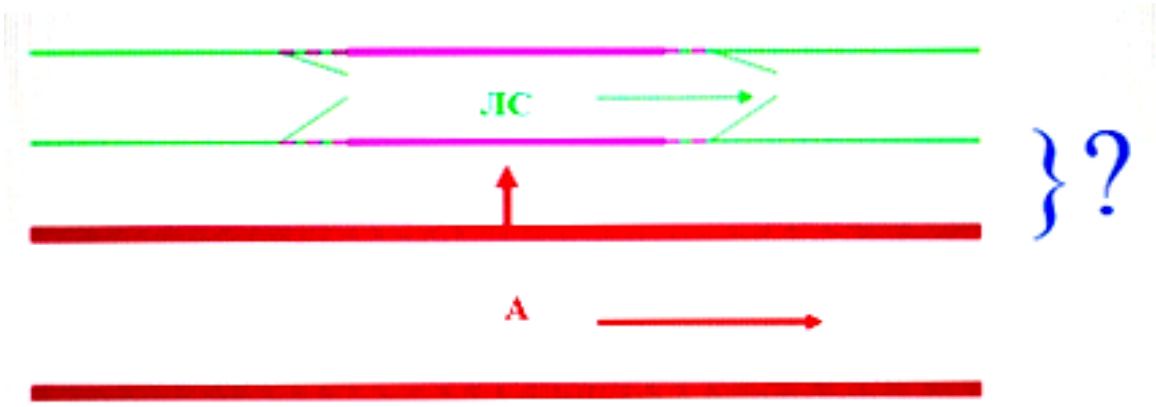

Рисунок 2. Сегментирующий сосудистый комплекс в индивидуальной организации высшего животного (схема): **ЛС** — лимфатический сосуд, фиолетовым цветом выделена мышечная манжетка межклапанного сегмента ЛС; **А** — артерия, боковая стрелка показывает направляющее давление пульсирующей стенки А на стенку ЛС, а через нее — и на лимфоток.

А. К. Дондуа отмечает, что возникновение многообразных вариантов общего плана строения тела в процессе эволюции часто обусловлено аллометрией (от греч. αλλοζ — другой, μετρον — мера), т. е. неравномерным ростом частей тела. И как тут не вспомнить о законе Ch. Minot?

А. К. Дондуа замечает, что эволюция есть не столько приспособление к условиям среды, сколько ее освоение (не Ч. Дарвин, а скорее Ф. Ламарк?). Далее А. К. Дондуа пишет, что воссоздание филогении животных — крайне сложная проблема, которая является «предметом страстных дискуссий. Среди многих причин такого состояния нельзя не отметить неполноту наших современных знаний о существе процесса, требующего разностороннего анализа, включая анализ эволюции генов и генных систем, которые определяют характер и особенности индивидуального развития. Идея о том, что эволюция признаков взрослых форм обусловлена изменениями хода онтогенеза, имеет давнюю историю. Одним из первых обратил внимание на это известный зоолог и эмбриолог Фриц Мюллер. В. Гарстанг, оспаривая биогенетический закон Геккеля, выдвинул тезис о том, что «онтогенез не повторяет филогенез, но творит его». Представление о значении изменений онтогенеза для эволюционного процесса животных было развито в теории филэмбриогенеза

А. Н. Северцова». Правы оба, кстати, — и Ф. Мюллер, и В. Гарстанг: процессы взаимосвязаны.

А. К. Дондуа замечает, что «механизмы морфогенетических движений в ходе эволюции возникли раньше обособления эктодермальной и энтодермальной тканей (покровного кинобласта и пищеварительного фагоцитобласта), что подчеркивает независимость процессов пространственного распределения клеток и их спецификации в формирующемся зародыше … для высших эшелонов билатеральных животных характерен иной тип организации онтогенеза, при котором на первый план выступает спецификация не отдельных клеток, а целых доменов зародыша (региональная спецификация). Региональная спецификация или формирование пространственного паттерна (от англ. pattern — форма, модель, рисунок) подразделяется на ряд последовательных этапов». Эти вопросы я обсуждал ранее [14], включая публикации Fusco G.; Lewis J. et al.; Sarrazin A. F. et al.; и др. А. К. Дондуа продолжает далее: «…сначала с помощью некой системы сигналов, активирующих или репрессирующих соответствующие регуляторные гены, определяется поле, в рамках которого будет происходить формообразование. Следующий шаг связан с подразделением поля на отдельные участки, каждый из которых характеризуется транскрипцией специфических регуляторных генов и соответствует отдельным элементам формирующейся структуры. Наконец, происходит спецификация свойств этих элементов. Таким образом, в ходе развития сначала определяется предварительный контур будущей структуры, затем происходит членение общего поля на составляющие элементы и устанавливаются границы между ними». Как тут не вспомнить закон К. Бэра — от общего к частному?

В завершение вернемся к представлению об общем устройстве живого организма – как он в принципе выглядит? Может, например, следующим образом: сеть белков разного вида в соединении между собой и с разными другими веществами, в разном агрегатном состоянии (квазитвердом, полужидком и жидком), с разной плотностью и разной конфигурацией. Центрами жизни становятся скопления соединений белков, нами определяемые как клетки, их центральные фигуры — хромосомы, тоже, между прочим, белки, но в соединении с нуклеиновыми кислотами. Все границы в такой биосистеме весьма условны, установлены человеком, не без основания, конечно, но вряд ли ведомы самой биосистеме. Да и зачем ей это? Быть может, организм работает как система градиентов Чайлда или нечто ей подобное? Я не отрицаю необходимости и важности накопленных человечеством знаний, только как их правильно использовать? В любом случае нужно помнить, что знания наши ограничены …

Список литературы:

1. Лебедкин С. И., Герке П. Я. Основы теоретической анатомии человека. Рига: Изд–во АН Латвийской ССР, 1963. 356 с.
2. Воробьев В. П. Анатомия человека. Руководство и атлас для студентов и врачей. М.: Гос. мед. изд–во, 1932. Т. 1. 702 с.
3. Петренко В. М. Устройство организма у человека и высших животных // Успехи современного естествознания. 2014. №2. С. 32–35.
4. Поликар А. Элементы физиологии клетки / пер. с франц. Л.: Наука, 1976. 389 с.
5. Хэм А., Кормак Д. Гистология / пер. с англ. М.: Мир, 1982. Т. 1. 272 с.
6. Йост Х. Физиология клетки / пер. с англ. М.: Мир, 1975. 864 с.
7. Либерт Э. Основы общей биологии / пер. с нем. М.: Мир, 1982. 440 с.
8. Петренко В. М. Квазисегментарное устройство тела человека // Международный журнал прикладых и фундаментальных исследований. 2014. №8–1. С. 59–62.
9. Петренко В. М. Структурные основы сегментарной организации лимфооттока из органов // Актуальные вопросы соврем. морфологии и физиологии. СПб: ДЕАН, 2007. С. 59–139.
10. Петренко В. М. Лимфатическая система. Анатомия и развитие. СПб: ДЕАН, 2010. 112 с.

11. Петренко В. М. Сегментация и компартментализация как две стороны процесса развития организмов в эволюции и онтогенезе // Успехи современного естествознания. 2013. №5. С. 149.

12. Петренко В. М. Конституция лимфатической системы. СПб: ДЕАН, 2014. 60 с.

13. Дондуа А. К. Онтогенез и эволюция // Элементы сравнительной эмбриологии. Биология развития (в двух томах). СПб: СПбУ, 2004. Т. I. С. 236–244.

14. Петренко В. М. Как артерии сегментируют тело человека? // Инновационная наука. 2015. №10–1. С. 218–220.

References:

1. Lebedkin, S. I., & Gerke, P. Ya. (1963). Bases of human theoretical anatomy. Riga: Izd–vo AN Latviiskoi SSR, 356. (in Russian).

2. Vorobyov, V. P. (1932). Human anatomy. Handbook and atlas for students and doctors. Moscow, Gos. med. izd–vo, 1, 702. (in Russian).

3. Petrenko, V. M. (2014). Construction of organism in man and higher animals. *Uspekhi sovremennogo estestvozniya*, (2), 32–35. (in Russian).

4. Policard, A. (1976). Elements of cellular physiology. Leningrad, Nauka, 389. (in Russian).

5. Ham, A. W., & Cormack, D. H. (1979). Histology. Philadelphia and Toronto, J. P. Lippincott Company, 1.

6. Yost, H. (1975). Physiology of cell. Moscow, Mir, 864. (in Russian).

7. Libert, E. (1982). Bases of general biology. Moscow, Mir, 440. (in Russian).

8. Petrenko, V. M. (2014). Quasi–segmentary construction of human body. *Mezhdunarodnyi zhurnal prikladykh i fundamentalnykh issledovanii*, (8–1), 59–62. (in Russian).

9. Petrenko, V. M. (2007). Structural bases of segmentary organization of lymph flow out organs. Actual. problems of modern morphology and physiology. St. Petersburg, DEAN, 59–139. (in Russian).

10. Petrenko, V. M. (2010). Lymphatic system. Anatomy and development. St. Petersburg, DEAN, 112. (in Russian).

11. Petrenko, V. M. (2013). Segmentation and compartmentalization as two sides of process of development of organisms in evolution and ontogenesis. *Uspekhi sovremennogo estestvozniya*, (5), 149. (in Russian).

12. Petrenko, V. M. (2014). Constitution of lymphatic system. St. Petersburg, DEAN, 60. (in Russian).

13. Dondua, A. K. (2004). Ontogenesis and evolution. Elements of comparative embryology. Developmental biology (in 2 vol.). St. Petersburg, SPbU, 1, 236–244. (in Russian).

14. Petrenko, V. M. (2015). How arteries segment human body? *Innovatsionnaya nauka*, (10–1), 218–220. (in Russian).

Работа поступила
в редакцию 16.03.2017 г.

Принята к публикации
21.03.2017 г.

Ссылка для цитирования:

Петренко В. М. О функциональной морфологии организма: сегментация и компартментализация биосистемы // Бюллетень науки и практики. Электрон. журн. 2017. №4 (17). С. 84–91. Режим доступа: http://www.bulletennauki.com/petrenko-v (дата обращения 15.04.2017).

Cite as (APA):

Petrenko, V. (2017). About functional morphology of organism: segmentation and compartmentalization of biosystem. *Bulletin of Science and Practice*, (4), 84–91.