

ROMAN ANTOSZEWSKI

O REGULACJI PROCESÓW FIZJOLOGICZNYCH ROZWAŻANIA TEORETYCZNE. I. USTALENIA WSTĘPNE

Każdy organizm żywy stanowi funkcjonalną całość (Schmalhausen 1952, 1961, 1968, Dostál 1959). Trafne jest tu określenie Millera: „systemy żywe... są utworzone z materii i energii zorganizowanych przez informację” (Miller 1969).

„Całość” rozumiemy tak, jak to definiuje O. Lange: „(układy materialne, których elementy powiązane są łańcuchami zależności przyczynowo-skutkowych) mają właściwości odrębne od właściwości elementów, z których się składają, odznaczają się także własną prawidłowością działania, która nie da się wyprowadzić z samych tylko praw działania ich elementów. Układy takie nazywamy całościami.” (Lange 1962).

Niezbędnym warunkiem tego, by system funkcjonował jako całość jest przepływ informacji między poszczególnymi jego częściami nazywanymi czasem holonami (Miller 1969).

Najdawniej odkrytą i dotąd najczęściej badaną formą przepływu informacji między częściami organizmu roślinnego jest informacja chemiczna, dokładniej, chemiczna informacja hormonalna. O materialnym związku między częściami rośliny pisał już w 1758 r. Duhamel du Monceau, a wspaniałe badania przeprowadzili Darwinowie (ojciec i syn) i opisali w książce *The power of movements in plants* w roku 1880, niestety, nie przetłumaczonej dotąd, o ile mi wiadomo, na język polski. Szereg opracowań historii badań nad fitohormonami jest łatwo dostępnych (Chołodnyj 1939, Manoilenko 1699, Pilet 1961).

Znacznie mniej badań poświęcono przepływowi informacji elektrycznej (bioprądom i biopotencjałom) w organizmie roślinnym, chociaż badania na ten temat rozpoczęto w ubiegłym wieku (Burdon-Sanderson 1872/73). Jeszcze mniej wiadomo o innych sposobach zapewniających korelacje funkcjonalne, takich, jak: promieniowanie mitogenetyczne (Gurwicz, Gurwicz 1945, Gurwicz 1968), tak zwany ekspres-transport (Nelson et al. 1958), translokacja związków wielocząsteczkowych w systemie przewodzącym rośliny (Tarasenko, Kowalenko 1962), międzykomórkowy przepływ produktów niepełnego rozpadu materii żywej (Kolesnikow 1962, 1966), zależności hydrodynamiczne (Grodzinskij et al. 1968), cytokleza (Kelly 1962), kimforeza (Hejnowicz 1970), inne regulatory wielo-

cząsteczkowe (Yamada 1961). Przepływ informacji istnieje także na poziomie subcellularnym. Komórka jest skomplikowanym układem kompartmentów, a może i symbiontów, i między nimi istnieje także przepływ informacji w różnej postaci (Waddington 1964, Roodyn, Wilkie 1968, Franke 1970). Natomiast zagadnienie przepływu informacji między organizmami roślinnymi w zespołach dopiero w ostatnich latach zaczyna przyciągać uwagę biologów (Schmalhausen 1968), warto jednak zauważyć, iż zjawiska allelopatii są wynikiem przepływu informacji w zespołach.

W rozważaniach tych omawiać będziemy przede wszystkim informację hormonalną nie zajmując jednak stanowiska, czy jest to najważniejszy system informacyjny w obrębie fenotypu czy zespołu. Rzeczą ta wymaga ogólniejszej analizy.

Ze względu na niemożliwość wyróżnienia hormonów w grupie regulatorów w sposób odpowiednio precyzyjny, oba te terminy będziemy używać wymiennie.

USTALENIA WSTĘPNE

Aby regulatory procesów fizjologicznych mogły w organizmach żywych działać, spełnione być muszą cztery podstawowe warunki, a mianowicie:

1) musi istnieć system produkujący regulatory, lub odpowiedni układ zastępczy dostarczający regulatory z zewnątrz; organ wysyłający regulatory do innych organów rośliny i w ten sposób pełniący funkcję organu nadrzędnego w korelacjach fizjologicznych nazywać będziemy dalej emitorem informacji chemicznej czy hormonalnej;

2) musi istnieć odpowiedni system kontrolujący dolną granicę stężenia danego regulatora i ograniczający górną dopuszczalną granicę stężeń dla danego układu;

3) organizm musi dysponować odpowiednim układem umożliwiającym translokację regulatora z miejsca jego emisji (z emitora informacji) do miejsca jego działania lub zużycia.

4) organ, na który regulatory mają oddziaływać musi dysponować jakimś systemem recepcji informacji związanej z przesyłanym regulatorem.

Organ podporządkowany w korelacjach fizjologicznych dzięki przyjmowaniu i realizacji informacji przesyłanej z emitora informacji nazywać będziemy dalej receptorem informacji hormonalnej, skrótowo — receptorem.

Określenia podstawowe

Korelacje fizjologiczne

Pod pojęciem korelacji fizjologicznych rozumiemy zjawisko polegające na tym, iż stan fizjologiczny jednej części organizmu oddziałuje na funkcjonowanie innej części tego organizmu. Oddziaływanie to może mieć charakter informacyjny lub troficzny, jak jednak potem zobaczymy, rozgraniczenie oddziaływania informacyjnego

od oddziaływania troficznego nie jest proste, ponieważ przepływ informacji jak i zasilenie (trofika) związane jest zawsze z przepływem energomaterii (Miller 1969).

Znamy bardzo wiele przykładów różnego rodzaju korelacji i zajmuje się tym literatura specjalna (Champagnat 1961, 1965, Tumanow, Garjejew 1951, Buczek 1959, Sinnott 1963, Bernier 1966).

Informacja

Definicja pojęcia informacji w systemach biologicznych nastęrcza pewne trudności. Jest rzeczą znamienne, iż nawet traktaty cybernetyczne definicję tę omijają podkreślając trudności przy jej sformułowaniu (Żukow 1966, Mazur 1970). Natomiast ściśle matematyczne czy termodynamiczne określenie informacji wydaje się być zbyt fundamentalne do rozważań na poziomie systemów biologicznych.

Do naszych celów przydatne będzie następujące określenie informacji:

Informacja jest to pewna ilość uporządkowanej energomaterii, która przepływając między składnikami całości realizuje proces komunikowania się tych składników.

Formułując rzecz w ten sposób wzorowałem się na określeniach podobnych, stosowanych przez filologów zajmujących się procesami komunikacji językowej.

Komunikowanie się

Proponujemy następujące określenie procesu komunikowania:

Komunikowanie się jest formą oddziaływania między układami energomaterii posiadającymi odpowiednie odbiorniki informacyjne (receptory sygnałów) działające w danym kanale, oraz odpowiedni system wzmacniający, przekształcający sygnał w funkcję systemu (amplifikator uruchamiający procesy biologiczne w odpowiedzi na otrzymany sygnał).

Trzeba zaznaczyć, iż taki układ sterowany (układ o takich wejściach informacyjnych) nie potrafi odróżnić, jakie sygnały pochodzą od innych układów i mają za zadanie pełnić funkcję komunikowania, a jakie są przypadkowym zaburzeniem, które dostało się do kanału informacyjnego z innych źródeł. Przyroda rozwiązała tę niedogodność w systemach o niezbędnej wysokiej niezawodności przy pomocy redundancji. Z niemożliwości odróżnienia sygnałów „zaadresowanych” od sygnałów „niezaadresowanych” wynika jeszcze szczególnie rola zjawiska, które będziemy nazywać koinformacją.

Koinformacja

Każda informacja posiada określoną formę fizyczną i to stanowić może podstawę do klasyfikacji systemów informacyjnych wykorzystywanych przez układy żywe. Fizyczna forma sygnału posiada szereg właściwości (skład chemiczny, stę-

zenie, określona sekwencja stężeń, ukierunkowanie itp.), ale tylko niektóre z nich pełnią rolę w procesie komunikowania.

Pewna właściwość regulatora, która dla jednych układów ma „znaczenie”, czyli powoduje uruchomienie określonych torów metabolicznych (torów amplifikacyjnych, torów sterowania w nomenklaturze Mazura (1970), kreodów w nomenklaturze Waddingtona (1964), może nie być sygnałem, nie mieć „znaczenia”, dla innego systemu i odwrotnie.

Zdaję sobie sprawę z kontrowersyjności używania słowa „znaczenie” w tym kontekście, niepoprawnego, bez wątpienia, dla semantyków (Schaff 1960, 1967, Zwiegincew 1962). Zagadnienie to zasługuje na osobne rozpatrzenie, w tych rozważaniach pod znaczeniem sygnału rozumiem konkretny proces biologiczny (biochemiczny, biofizyczny, fizjologiczny) uruchamiany lub blokowany w organizmie żywym przez dany sygnał. W podobnym kontekście słowa „znaczenie” używa Sähleanu (1965).

Rzecz w tym, iż w trakcie powstawania powiązań informacyjnych między różnymi układami jakie formowały się w toku ewolucji, systemy nie otrzymywały instrukcji, która cecha informacyjnej energomaterii jest, a która nie jest „znaczącą” cechą dla danego systemu. Tę właściwość polegającą na nieokreśloności znaczących parametrów w procesie przepływu informacji nazywać będziemy koinformacją. Innymi słowy, układ wysyłający sygnały „nie wie” jaka cecha tego sygnału jest znacząca dla odbiorcy, nie mniej systemy dzięki temu, iż pozostawanie w stosunku informacyjnym podnosiło ich wartość, przeżywały i utrwały się ewolucyjnie.

Rozważania te można rozciągnąć na zasilanie i informację. Każde zasilanie może być wykorzystane jako informacja i odwrotnie, można znaleźć przykłady, kiedy kanał informacyjny jest wykorzystywany jako element zasilania. W omawianym przez Waddingtona (1968) przykładzie królika jedzącego trawę różnego rodzaju, moim zdaniem przez jedzenie takiej a nie innej trawy dopływa do jego organizmu uchwytna ilość informacji przez żołądek.

Wydaje się, iż zasada koinformacji mogła odegrać istotną rolę w ewolucji systemów informacyjnych świata żywego oraz układów informacyjnych obserwowanych czy postulowanych u form prebiotycznych.

Kod

Komunikowanie odbywa się wedle określonego kodu. Kodem nazywa się repertuar (zbiór) tych wszystkich sygnałów, jakie mogą być wysłane z organu emitora (organu dominującego) lub przyjęte przez organ podporządkowany, i które mają jakieś „znaczenie” biologiczne dla tych organów. Kod jest pewnym systemem sygnałów (Greniewski 1969). Alfabet (repertuar) kodu hormonalnego może być bardzo prosty, np.: dana substancja występuje w układzie ponad pewne stężenie graniczne, lub nie występuje. Może to być jednak bardziej złożony kod i coraz więcej danych eksperymentalnych na to wskazuje. I tak, może to być kod mający takie składniki, jak: substancja *X* występuje w układzie wespół z substancją *Z*

w stężeniu w przedziale od... do... itp. Na taki stan rzeczy wskazują badania nad synergistycznym działaniem wielu hormonów roślinnych (Seth, Wareing 1964, Jacobs, Case 1965). Następną formą wzbogacenia kodu jest sekwencyjne działanie regulatorów, na co także są dane eksperymentalne (Steward et al. 1968). Liczba kombinacji podnosi się bardzo szybko wraz z liczbą kojarzenia nawet prostych kodów podstawowych.

Amplifikacja (wzmocnienie)

Wzmocnieniem (amplifikacją) sygnału informacyjnego dokonywanym przez systemy biologiczne nazywać będziemy zjawisko polegające na tym, iż sygnał stanowiący określoną ilość energomaterii, docierając do receptora i będąc przezeń przyjęty, powoduje uruchomienie szeregu procesów angażujących znacznie większe ilości energomaterii niż jej sam sygnał zawierał. Można pokusić się na wyliczenie efektywności wzmocnienia sygnału. Efektywnością wzmocnienia sygnału byłby stosunek ilości energomaterii zaangażowanej w realizacji instrukcji niesionej przez sygnał do ilości energomaterii zawartej w samym sygnale.

Informacja typu zakazu w wyniku wzmocnienia unieczynniana określony tor metaboliczny (kreod), więc blokuje proces potencjalnie angażujący określoną ilość energomaterii, efektywność tego typu wzmocnienia negatywnego także można by wyrazić odpowiednim wskaźnikiem ze znakiem ujemnym.

Narzuca się tu pewna ogólna uwaga na temat nieadekwatności wyrażania składu i stanu organizmów żywych przy pomocy jednostek masy.

Życie jest procesem, i jako proces powinno być opisywane kategoriami przepływu i mierzone jednostkami przepływu.

Wydaje się, iż najprostszym sposobem wyrażania składu systemów „płynących” (układów homeorhetycznych, żeby użyć terminologii Waddingtona) byłoby uwzględnienie ilości danego składnika wchodzącego w reakcje biochemiczne w czasie (mol x sec.). W tak prosty sposób można by wyznaczyć ruchliwość metaboliczną poszczególnych składników organizmu, porównać aktywność poszczególnych organów ze względu na dany proces, wreszcie przepływ wszystkich składników przez organizm w ciągu całego życia. Ten ostatni wskaźnik dobrze ilustrowałby ogólną aktywność biologiczną danej formy biologicznej.

Trzeba zauważyć, iż skład organizmu wyrażany jednostkami przepływu będzie zupełnie różny w porównaniu z ogólnie znanym i przyjętym. Przy takim sposobie wyrażania składu, metabolicznie mało ruchliwe składniki nie będą majoryzowały tych składników, które występują w małych stężeniach (regulatory, witaminy, enzymy), lecz są bardzo ruchliwe uczestnicząc w przemianach, a więc szybko przez organizm „przepływają”.

Takie stawianie sprawy wymaga jednak nowelizacji szeregu innych powiązanych z tym pojęć i wymaga osobowego potraktowania.

Kanał informacyjny (translokator)

Części systemu, pomiędzy którymi przepływa informacja, muszą być połączone kanałem informacyjnym. Jest to określone środowisko, poprzez które informacyjna energomateria przepływa od emitora informacji do receptora. Obecnie, dla wyróżnienia procesów komunikowania się w układach żywych, wprowadza się termin „biokomunikacja” (Günter 1970), byłaby to więc droga, po której odbywa się biokomunikacja.

Miarą sprawności kanału informacyjnego jest niski poziom szumów, szybkość przewodzenia sygnału, sprawność klucza dystrybucji regulatora, wreszcie zdolność ochraniańia sygnału.

Tkanke, lub zespół komórek umożliwiających przepływ regulatora nazywać będziemy translokatorem informacji chemicznej, a ogólnie, układ odpowiedzialny za translokację informacji lub składników pokarmowych w roślinie proponujemy nazywać translokatorem. Można by mówić odpowiednio o translokatorach informacyjnych i translokatorach troficznych.

Termin ten proponuję dlatego, iż współ z przyjętymi już w literaturze terminami: donor i receptor; translokator uprości i ujednotoci opis wszelkiego przemieszczania się w roślinie.

Regulatory procesów fizjologicznych

Po tych ustaleniach możemy spróbować podać definicję regulatora procesów fizjologicznych.

Za regulatory procesów fizjologicznych uważać można te wszystkie substancje endogenne lub egzogenne (a w szerszym znaczeniu także wszystkie czynniki zewnętrzne i wewnętrzne), które włączając swoją energomaterię do danego cyklu metabolicznego lub kreodu powodują uruchomienie, przyspieszenie lub zahamowanie procesów fizjologicznych, przy tym spełniony musi być warunek, aby regulowany w ten sposób proces fizjologiczny angażował więcej energomaterii w czasie swojego przebiegu, niż zawierają jej same regulatory.

Tak więc zasadniczym kryterium wyróżniającym regulatory od innych składników organizmu nie pełniących funkcji regulacyjnej w danym procesie, byłaby zdolność amplifikacji danego procesu omówiona poprzednio.

W zależności od tego czy dany regulator uruchamia, przyspiesza, czy hamuje dany proces, nazywać go można odpowiednio ewokatorem, stymulatorem, lub inhibitorem danego procesu.

Trzeba zaznaczyć, iż przy takich założeniach nie ma możliwości odróżnienia regulatora od innych składników organizmu żywego na drodze chemicznej czy umownie, a to z tego względu, iż każdy regulator, jak każdy inny składnik organizmu żywego, jest pewną ilością energomaterii i jako taki jest normalnie metabolizowany. O ile mi jednak wiadomo, wszystkie sposoby klasyfikacji regulatorów i próby ich odróżnienia od innych składników organizmu są mniej lub bardziej

umowne i nieostre. Ponieważ jednak ilość zaangażowanej energomaterii w sterowaniu jest nieznaczna w stosunku do zasilania (trofiki), wskaźnik wzmocnienia mógłby stanowić kryterium odróżnienia regulatorów od zasilania.

Przy takim ustawieniu zagadnienia jedna i ta sama substancja jest w stosunku do jednego procesu elementem sterowania, a w stosunku do innego elementem zasilania, odpowiada to zresztą temu, co obserwujemy w przyrodzie. Jedna i ta sama substancja jest także zwykle stymulatorem pewnego procesu pozostając inhibitorem innego. I to odpowiada powszechnie spostrzeganym zależnościom.

Regulatory działać mogą na różnych odcinkach toru sterowniczego, i ta właściwość stanowić może także kryterium ich klasyfikacji.

Różne regulatory w zależności od tego czy są zdolne bardzo istotnie zmieniać tory metaboliczne, czy też wprowadzają mniej istotne zmiany do traktowanego nimi układu, odznaczają się różną efektywnością wzmocnienia.

Wreszcie, analogiczne procesy fizjologiczne zachodzące w organizmach należących do grup systematycznych o różnej pozycji ewolucyjnej sterowane są mniej lub bardziej skutecznie; stanowić to może kryterium sprawnościowej klasyfikacji tych organizmów. To samo dotyczy poszczególnych składników organizmów żywych które powstawać mogą na różnych drogach metabolicznych w sposób mniej lub bardziej sprawny z punktu widzenia bioenergetyki czy „prostoty” drogi metabolicznej.

Takie podejście do procesów fizjologicznych kojarzy się bardzo z prakseologiczną analizą wszelkiego działania (Kotarbiński 1955). Wydaje się, iż w analizie przebiegu procesów życiowych, a w sterowaniu biologicznym w szczególności, aparat pojęciowy prakseologii jest bardzo przydatny. Taka „bioprakseologia” powinna ułatwiać porównawczą analizę przebiegu procesów i pomóc w opisie zjawisk fizjologicznych, biologicznych, a także przejawów i mechanizmów ewolucji oraz rozwoju.

Metabolizm informacji

Informacja docierająca do organizmu czy organu jest przezeń recypowana, wzmocniana i podlega różnym transformacjom. Jej baza materialna jest wciągana do obiegu metabolicznego organizmu.

W związku z tym wydaje się rzeczą bardzo celową stosować określenie „metabolizm informacji” na oznaczenie wszelkich przemian jakim informacja w organizmie podlega. Termin ten stosuje w swoich rozważaniach Miller (1969).

Rzecz jest szczególnie istotna, ponieważ, jak wiadomo, każda informacja związana jest z energomaterią, żadna informacja nie może być pozbawiona energii ani materii (Greniewski 1969).

Rozdzielczość informacji od trofiki żywo przypomina cerkiewny obyczaj pisanie próśb o odprawienie modłów na pieczywie pozostawionym klerowi (obyczaj obserwowany przez autora w Mołdawii). I informacja dociera w ten sposób gdzie trzeba, a i trofika na tym korzysta.

LITERATURA

- Bernier G. 1966. *The morphogenetic role the apical meristem in higher plants*. [w:] *Les phytohormones et l'organogenèse*, Univ. de Liège, Liège, 151—211.
- Buczek J. 1959. *Hormonalne teorie korelacji wzrostowych*, Wiad. Botan., 3: 35—49.
- Burdon-Sanders J. 1872/73. *Note on the electrical phenomena which accompany irritation of the leaf of Dionaea muscipula*, Proc. roy. Soc., 21: 495—496.
- Champagnat P. 1961. *Dominance apicale, tropismes, épinastie*. [w:] *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Springer Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg, t. XIV, 872—907.
- Champagnat P. 1965. *Correlations entre organes chez les végétaux supérieurs*. Cahiers étud. biol., 13/15, 185—198.
- Chołodnyj N. G. 1939. *Fitogormony*, Izd. AN Ukr. SSR, Kiew.
- Dostál R. 1959. *O celivosti rostliny*, ČSAV, Praha.
- Franke W. W. 1970. *Nuclear pore flow rate*. Naturwissenschaften, 57: 44—45.
- Greniewski H. 1969. *Cybernetyka niematematyczna*, PWN, Warszawa.
- Grodziński D. M., Chodos W. N., Rożko I. I. 1968. *O wozmożnych putjach regulacji obmena weszczestw w rastitelnoi kletke*. Trudy Mosk. Obszczestwa Ispit. Prirody, 28: 78—83.
- Günter T. 1970. *Biokomunakation*. Biol. Runschau, 8: 129—141.
- Gurwicz A. A. 1968. *Problema mitogeneticzeskogo izluczenija kak aspekt molekularnoj biologii*. Medicina, Leningrad.
- Gurwicz A., Gurwicz L. 1945. *Mitogeneticzeskoje izluczenie*, Medgiz, Moskwa.
- Hejnowicz Z. 1970. *Propagated disturbances of transverse potential gradient in intracellular fibrils as the source of motive forces longitudinal transport in cells*, Protoplasma, 71: 342—364.
- Jacobs W. P., Case D. B. 1956. *Auxin transport, gibberellins and apical dominance*, Science, 148: 1729—1731.
- Kelly M. 1962. *Cytoklesis*. Perspectives in Biol. and Med., 6: 128—142.
- Kolesnikow S. M. 1962, 1966. *O roli processow nepolnogo raspada žiwogo dlja razwitija, polowosti i embriogeneza rasteńij*. Karta Moldowenaske, Kisziniow, wyp. 2, wyp. 4, 1962, 1966.
- Kotarbiński T. 1955. *Traktat o dobrej robocie*, ŁTN, Łódź.
- Lange O. 1962. *Całość i rozwój w świetle cybernetyki*, PWN, Warszawa.
- Manojlenko K. W. 1969. *Oczerki iz istorii izuczenija fitogormonow w oteczestwiennoj nauke*, Nauka, Leningrad.
- Mazur M. 1970. *Jakościowa teoria informacji*, Wyd. Nauk.-Tech. Warszawa.
- Miller J. G. 1969. *Systemy żywe*. Prakseologia, 34: 3—267.
- Monceau D. du 1969. *La physique des arbres*, Paris, 1758 (cytowane za Manojlenko).
- Nelson C. D., Perkins H. H., Gorham P. R. 1958. *Note on a rapid translocation of photosynthetically assimilated C-14 out of the primary leaf of the young soybean plant*, Canad. J. Bioch. a. Physiol., 36: 1277.
- Pilet P. E. 1961. *Les phytohormones de croissance*, Masson et Cie., Paris.
- Roodyn D. B., Wilkie D. 1968. *The biogenesis of mitochondria*, Methuen a. Co. Ltd., London.
- Sahleanu V. 1965. *Chimia, fizica si matematica vietii*, Ed. Scientifica, Bucuresti.
- Schaff A. 1960. *Wstęp do semantyki*, PWN, Warszawa.
- Schaff A. 1967. *Szkice z filozofii języka*, Warszawa, KiW.
- Schmalhausen I. I. 1952. *Organizm jako całość w rozwoju indywidualnym i historycznym*, Warszawa, KiW.
- Schmalhausen I. I. 1961. *Integracja biologicznych sistem i ich samoregulacja*, Bjul. Mosk. Obszczestwa Ispit. Prirody, 66, 104—134.
- Schmalhausen I. I. 1968. *Kibernetičeskije woprosy biologii*, Nauka, Nowosibirsk.
- Seth A., Wareing P. F. 1964. *Interaction between auxin, gibberellins and kinins in hormone-directed transport*, Life Sci., 3: 1483—1486.
- Sinnott E. W. 1963. *Morfogenez rasteńij*, Ill, Moskwa.
- Steward F. C., Israel H. W., Mapes M. O. 1968. *Growth regulatory substances: their roles observed at different levels of cellular organization*. [w:] *Biochemistry and physiology of plant growth substances*, Rung Press, Ottawa, 875—892.

- Tarasenko N. D., Kowalenko S. P. 1962. *O peredwiženii sojedinenij tipa nukleinowych kislot po powro-djaszczzej sistemie rastienij*. Fiziol. Rastenij, 9: 245—247.
- Tumanow I. I., Garzejew E. Z. 1951. *Wlijanie organow plodonoszenija na materinskoje rastenije*. Trudy Instituta Fiziol. Rastenij im. K. A. Timirjazewa, 7: 22—108
- Waddington C. H. 1964. *Morfogenez i genetika*, Nauka, Moskwa.
- Waddington C. H. 1968, *Towards a theoretical biology. I. Prolegomena*. Aldine Publ. Co., Birmingham.
- Yamada T. 1961. *A chemical approach to the problem of the organizer*, Adv. Morphogen., 1, 1, 54.
- Žukow N. I. 1966. *Informacija (filosofskij analiz informacij — centralnego ponjatija kibernetiki)*, Nauka i Technika, Minsk.
- Zwiegincew W. 1962. *Semazjologia*, PWN, Warszawa.