

ТРУДЫ IX ШКОЛЫ ПО ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ  
ТИПЫ СХОДСТВА И ПРИНЦИПЫ ГОМОЛОГИЗАЦИИ  
В МОРФОЛОГИИ РАСТЕНИЙ



## ГОМОЛОГИИ В БОТАНИКЕ: ОПЫТ И РЕФЛЕКСИЯ

САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ СОЮЗ УЧЕНЫХ  
САНКТ-ПЕТЕРБУРГ  
2001

**Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия.** Труды IX школы по теоретической морфологии растений "Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений" (Санкт-Петербург, 31 января - 3 февраля 2001 г.). СПб.: Санкт-Петербургский союз учёных, 2001. - 332 с. Тираж 200 экз. Редакторы: А.А. Оскольский, Д.Д. Соколов, А.К. Тимонин

**Homologies in botany: experience and reflections.** Proceedings of IX Workshop on Theoretical Plant Morphology "Types of Similarities and Principles of the Homologies Revealed in Plant Morphology" (St. Petersburg, January 31 - February 3, 2001). Saint-Petersburg Association of Scientists and Scholars. Saint-Petersburg. 2001

## *ИЗ ПРЕДИСЛОВИЯ*

Дискуссии о природе сходства не случайно сопровождают развитие естественной истории и биологии на протяжении по крайней мере последних трёхсот лет. Сравнение изучаемых объектов составляет важнейшую часть повседневной работы систематика, морфолога и физиолога; наблюдаемое им многообразие живых существ, их структур и процессов, превратилось бы в бессмысленный хаос вне накинутаой на него сетки из сходств и различий. Но это многообразие столь необозримо, что его невозможно схватить и удовлетворительно описать единым универсальным способом. Сейчас, как и двести лет назад, исследователь, всякий раз приступая к своей работе, должен снова и снова размышлять на темы сходства. Важнейшим прорывом в понимании сходства живых существ стали представления о гомологии и аналогии, вошедшие в широкий научный обиход в сороковых годах XIX века благодаря работам Роберта Оуэна. Эти представления, несмотря на их неоднозначность, стали удобным концептуальным каркасом для обсуждения проблематики сходства. И немаловажно, что такой каркас оказался устойчивым к смене парадигм: он удачно вписывался в самые разные исследовательские программы - будь то традиционная сравнительная анатомия, филогенетическая систематика или молекулярная генетика - но полностью не ассимилировался ни одной из них. Со времён Р. Оуэна тема сходства существует в основном как тема гомологии, её критериев, эволюционного содержания и/или морфогенетических механизмов. Настоящий сборник задуман как коллекция образцов работы с гомологиями, аналогиями и вообще сходствами живых существ, практикуемых членами русскоязычного научного (по преимуществу - ботанического) сообщества в конце XX века. В него включены материалы IX школы по теоретической морфологии растений "Типы сходства и принципы гомологизации в морфологии растений", которая должна состояться с 31 января по 3 февраля 2001 года в Санкт-Петербурге. Часть материалов представлена статьями приглашённых на школу докладчиков, которые соответствуют тематике их устных выступлений; другая часть - более краткие тезисы стендовых докладов, полученные Оргкомитетом школы. Очевидно, что многие из публикуемых тезисов по своему научному уровню явно не ниже, чем крупные тексты докладчиков; однако рамки сборника не позволили бы вместить статьи всех участников школы. Присутствие в сборнике статьи Л.Е. Гатцук освобождает нас от необходимости рассказа о школах по теоретической морфологии растений и об их истории. Хочется лишь отметить, что у истоков традиции этих научных встреч стояли выдающиеся отечественные учёные М.Ф. Данилова, Р.Е. Левина, Т.И. Серебряковой, М.М. Лодкиной, С.В. Мейен. Тема настоящей школы была подсказана названием доклада Т.В. Кузнецовой "О типах сходства в ботанической морфологии", с которым она выступила на V школе в 1987 году во Львове. Татьяна Валентиновна безвременно покинула нас, оставив светлый образ яркого учёного, требовательного наставника, блестящего собеседника и просто удивительно обаятельной женщины. Последние несколько школ по теоретической морфологии были её детищем, и тот заряд интеллектуального вдохновения, который остался у нас после общения с ней, даёт нам энергию для продолжения этой традиции. Слово "школа" не должно вводить в заблуждение; оно употребляется по привычке с советских времён, когда проведение научных мероприятий надо было согласовывать с партийными инстанциями, и статус школы давал максимум степеней свободы её организаторам. На тех школах вовсе не предполагалось, что приглашённые лекторы точно знают "как надо" и учат этому неразумную молодёжь, которая, в свою очередь, ловит каждое слово Учителей. Научное сообщество устроено наподобие средневекового цеха, и школа призвана была стать той мастерской (workshop, но не school), где мэтр, передавая свой опыт подмастерью, учится сам. На прежних школах по теоретической морфологии это обычно получалось; хочется надеяться, что так будет и сейчас. Наверное, настоящий сборник несёт на себе отпечаток *fin de siècle*: он готовится к печати буквально в самые последние дни уходящего XX века, а свет он увидит (будем надеяться) в первые дни века XXI. Составителям хотелось совместить широту представления раз-

личных точек зрения на сходство и гомологии с глубиной осмысления обсуждаемых проблем; что получилось - судить читателям и, в первую очередь, участникам школы.

Г.П. Яковлев - Председатель Оргкомитета школы

## СОДЕРЖАНИЕ

### Предисловие

Л.Е. Гатцук. К истории Школ по теоретической морфологии растений

А.К. Тимонин. Роль морфологии в ботанике

А. В. Гоманьков. Идеи С. В. Мейена в теоретической морфологии

В.В. Корона. О сходствах и различиях между морфологическими концепциями Линнея и Гете

Л.М. Шафранова. Проблема гомологии в растительном мире: растение как объект гомологизации

Ю.В. Мамкаев. Гомология и аналогия как основополагающие понятия морфологии

М.П. Соловьева. Проблемы гомологии вегетативных органов высших растений в свете теломной теории В. Циммермана

А.К. Тимонин. Динамическая морфология Р. Саттлера

А.С. Раутиан. Апология сравнительного метода: первые девять уроков общенаучной типологии

А.С. Раутиан. Апология сравнительного метода: о природе типологического знания

С.В. Чебанов. Принцип адаптивности и "экстремальные" условия

А.А. Оскольский. О феноменологии биологического сходства

А.А. Нотов. Концепция модульной организации и проблема организационного полиморфизма на разных уровнях структурной иерархии живых организмов

Н.И. Шорина. Гомологии в модульной организации спорофитов папоротниковидных и семенных растений

Г.А. Савостьянов. Математические принципы трехмерной организации эпителиальных пластов

Д.Д. Соколов-IV. Фракталы, самоподобие, структуры

Ю.В. Гамалей. Типы осевых и периферических тканей листа: их экологические и эволюционные ряды

В.В. Чуб. Проблема гомологизации предлиста и семядоли

А.В. Жук. К вопросу о гомологии гаусторий паразитических цветковых растений

А.Е. Пожидаев. Структура многообразия морфологических признаков и способы ее интерпретации

О.Н. Тиходеев. Молекулярно-генетические основы структурного разнообразия цветков

Э.С. Терехин. Гомологии фруктификаций покрытосеменных в связи с некоторыми вопросами их категоризации и эволюции

Н.П. Савиных. Гомологические ряды в наследственной изменчивости побегообразования *Veronica L.* (Scrophulariaceae)

М.Т. Мазуренко. Эволюционные перестройки онтогенеза растений

## ТЕЗИСЫ СТЕНДОВЫХ ДОКЛАДОВ

И.С. Антонова, О.В. Азова, Ю.В. Зайцева. Гомология побеговых систем древесных растений в онтогенезе и в различных условиях среды

И.С. Антонова, Н.В. Николаева. Особенности структуры кроны *Frangula alnus Mill.* (Rhamnaceae)

К.С. Байков. Выявление строгих и нестрогих гомологий с помощью метода SYNAP

Е.В. Байкова. Различные типы сходства на примере рода Шалфей (*Salvia L.*, Lamiaceae)

И.И. Баяндина, И.В. Хан. Реитерация в соцветии зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum L.*, Hypericaceae)

О.Г. Бутузова. Морфогенез семени в связи с явлением доразвития зародыша и экологией видов семейства Ranunculaceae

М.С. Вовк. О гомологии органов и проводящей системы цветка Аизооновых

С.А. Волгин, А.В. Степанова. О гомологии проводящих пучков стенки нижней завязи и гипантия миртовых

- М.В. Костина. Модели расположения мужских и женских сережек в семействе *Betulaceae* Agardh. и модусы их преобразования
- Т.И. Кравцова. Негомологичное сходство в структуре плодов крапивных
- Н.Н. Круглова, О.А. Сельдимирова. Зиготический зародыш и андроклиный эмбрионид пшеницы: сходство и различие
- Н.А. Кутлунина, И.Е. Сарапульцев. Межвидовое и внутривидовое сходство и различие строения женского гаметофита у мятликов (*Poa* L.)
- Н.Г. Лагунова. Гомология систем вегетативных осей папоротников
- И.Г. Левичев. О сходстве трансформации формы поперечного сечения листа в онтогенезе и при органогенезе у представителей рода *Gagea* Salisb. (*Liliaceae*)
- И.Г. Левичев. Дицикличность и возрастная изменчивость гомологичных листовых структур побега *Gagea* Salisb. (*Liliaceae*) как показатель неотенизации
- Е.В. Мавродиев. Морфологическая природа щитка, эпибласта, колеоптиля и колеоризы злаков по данным их относительного положения в целом зародыше
- А.В. Мальцев. О гомологии в структуре соцветий разных видов овсяниц *Festuca* L.
- Д.Л. Матюхин. Гомологические ряды изменчивости вегетативных побегов в семействе *Cupressaceae*
- О.Б. Михалевская. Видоспецифичность структуры вегетативных элементарных побегов у видов *Acer* L. и *Fraxinus* L.
- В.А. Недолужко. Эволюция растительного покрова суши как последовательная смена систем биоморф
- А.А. Паутов, Ю.О. Сапач, О.В. Яковлева. К вопросу о природе почечных покровов у ивовых
- С. В. Полевова. Гомологизация слоев спородермы сложноцветных
- И.А. Савинов. О гомологизации семенных покровов представителей семейства *Celastraceae* R. Br.
- Н.П. Савиных. О гомологах в побеговых системах *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*)
- И.Б. Седых. Строение годичных побегов Первоцветных южного Подмосковья в связи с проблемой гомологизации структур
- А.Н. Сенников, И.Д. Илларионова. Некоторые тенденции эволюции структур семянки в подтрибе *Hieraciinae* и *Sonchinea* (*Asteraceae*, *Cichorieae*)
- Д.Д. Соколов-В, М.В. Ремизова. О проблеме морфологической интерпретации трехлопастной структуры при основании цветоножки у *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers.
- М.Н. Телепова-Тексье. О гомологии в развитии клеток веламена корня, гиподермы листа и перидермы стебля
- Т.А. Федорова. Некоторые особенности преобразования генеративных структур в псевдоциклах у представителей близкородственных семейств *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae*
- А.Б. Шипунов. О формальном описании эволюции цветка
- А.Л. Эбель. Архитектурные модели крестоцветных (*Brassicaceae*) флоры Алтая

## CONTENTS

### Preface

L.E. Gatsuk. History of Workshops on Theoretical Plant Morphology

A.C. Timonin. Role of morphology in botany

A.V. Gomankov. S.V. Meyen's ideas on theoretical morphology

V.V. Korona. On similarities and differences between the morphological concepts of Linnaeus and Goethe.

L.M. Shafranova. Homology problem in plant world: plant as an object of homologization

Yu.V. Mamkaev. Homology and analogy as basic concepts of morphology

M.P. Solovieva. Problems of homology of the vegetative organs in higher plants in light of W. Zimmerman's telom theory

A.C. Timonin. R. Sattler's dynamic morphology

A.S. Rautian. Apologia of comparative method: nine initial lessons of general scientific typology

A.S. Rautian. Apologia of comparative method: on the nature of the typological knowledge

S.V. Chebanov. Principle of adaptivity and "extremal" conditions

A.A. Oskolski. On phenomenology of biological similarity

A.A. Notov. The modular organization concept and the organizational polymorphism problem on different structural hierarchical levels of living organisms

N.I. Shorina. Homologies in modular structures of sporophytes within ferns and seed plants

G.A. Savostyanov. Mathematical principles of spatial organization of epithelial sheets

D.D. Sokoloff-IV. Fractals, selfsimilarity, structures

Yu.V. Gamalei. Types of axial and peripheral tissues of the leaf: their ecological and evolutionary trends

V.V. Choob. On the problem of homologization of prophylls and cotyledons

A.V. Zhuk. Homology of haustoria in parasitic flowering plants

A.E. Pozhidaev. Pattern of the variety of morphological characters and ways? of its interpretation

O.N. Tikhodeyev. Molecular genetic basis of flowers' structural heterogeneity

E.S. Teryokhin. Homologies of the angiosperm fructifications and some problems of their categorization and evolution

N.P. Savinykh. Homologous series of hereditary variation of the shoot patterns in *Veronica* L. (Scrophulariaceae)

M.T. Mazurenko. Evolutionary transformations of the plant morphogenesis

## ABSTRACTS OF POSTERS

I.S. Antonova, O.V. Azova & Y.V. Zaitseva. Homology of the tree shoot systems in connection with their ontogenetic stages and environmental conditions

I.S. Antonova & N.V. Nikolaeva. Crown structure in *Frangula alnus* Mill. (Rhamnaceae)

C.S. Baikov. The Revealing of strict and non-strict homologies using the SYNAP method

E.V. Baikova. Different types of similarities in the genus *Salvia* L. (Lamiaceae)

I.I. Bayandina & I.V. Khan. The synflorescence reiteration in *St. John's wort* (*Hypericum perforatum* L., Hypericaceae)

O.G. Butuzova. Seed morphogenesis in connection with a phenomenon of underdeveloped embryo and autecology of some Ranunculaceae species

M.S. Wowk. On the homology of floral organs and vascular systems in Aizoaceae

S.A. Volgin & A.V. Stepanova. Homology of vascular bundles in the wall of the inferior ovary and hypanthium in Myrtaceae

M.V. Kostina. The arrangement models of the male and female catkins in Betulaceae Agardh. and some modi

of their transformations.

T.I. Kravtsova. Non-homologous resemblance of fruit structure in Urticaceae

N.N. Kruglova & O.A. Seldimirova. Zygotic embryo and androclinic embryoid of wheat: their difference and similarity

N.A. Kutlunina & I.E. Sarapultsev. Interspecific and intraspecific differences and similarities of female gametophytes within *Poa* L.

N.G. Lagunova. Homology of systems of the vegetative axes in ferns

I.G. Levichev. Similarities of transformation of the leaf cross section shape during ontogenesis and organogenesis in *Gagea* Salisb. (Liliaceae)

I.G. Levichev. Dicyclism and age variability of the homologous shoot leaves in *Gagea* Salisb. (Liliaceae) as a parameter of neoteny

E.V. Mavrodiev. Morphological nature of grass' scutellum, epiblast, coleoptile, and coleorhiza as evidenced by their relative position in a whole embryo

A.V. Malcev. Homologies of the inflorescence structure within fescue species (*Festuca* L.)

D.L. Matyukhin. Homologous series of the innovation shoot variability in the family Cupressaceae

O.B. Mikhalevskaya. Species-specificity of structure of the vegetative elementary shoots in *Acer* L. and *Fraxinus* L.

V.A. Nedoluzhko. Evolution of terrestrial vegetation as a successive shift of the habit systems

A.A. Pautov, J.O. Sapach, O.V. Yakovleva. Nature of the bud covers in Salicaceae

S.V. Polevova. Establishment of homologies within the sporoderma layers in Asteraceae

I.A. Savinov. On homologization of the seed envelopes in representatives of the family Celastraceae

N.P. Savinykh. On homologues in the shoot systems of *Veronica* L. (Scrophulariaceae)

I.B. Sedykh. The annotinous shoot structure in some species of Primulaceae from the south of Moscow region in connection with problem of the structure homology

A.N. Sennikov & I.D. Illarionova. Some evolutionary trends of achene structures in Hieraciinae and Sonchinae (Asteraceae, Cichorieae)

D.D. Sokoloff-V & M.V. Remizova. On the problem of morphological interpretation of a three-lobed structure at the pedicel basis in *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers.

M.N. Telepova-Texier. On homologies in the development of cells in root velamen, leaf hypoderm and stem periderm

T.A. Feodorova. Some pseudocyclic transformations of synflorescences in closely related families Amaranthaceae and Chenopodiaceae

A.B. Shipunov. On formal description of the flower evolution

A.L. Ebel. Architectural models within Brassicaceae of Altai flora

## Гомология побеговых систем древесных растений в онтогенезе и в различных условиях среды

**И.С. Антонова, О.В. Азова, Ю.В. Зайцева**

Санкт-Петербургский государственный университет, Биолого-почвенный факультет, кафедра геоботаники и экологии растений, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб. 7/9. E-mail: [oxaz@hotmail.ru](mailto:oxaz@hotmail.ru)

### Homology of the tree shoot systems in connection with their ontogenetic stages and environmental conditions

*I.S. Antonova, O.V. Azova & Y.V. Zaitseva*

Department of Plant Ecology and Vegetation Science, Faculty of Biology and Soil Science, St. Petersburg State University, 199034 St-Petersburg, Universitetskaya emb. 7/9. E-mail: [oxaz@hotmail.ru](mailto:oxaz@hotmail.ru)

Узнаваемость внешнего облика древесных видов связана со сложением побегов (или их систем) в регулярные структуры. Регулярная структура, характерная для каждого вида, выявляется у деревьев молодого генеративного возраста. Такие гомологичные структуры повторяются в ходе развития ветвей и кроны и могут быть названы модулями. Иерархический характер структуры кроны древесных растений неоднократно обсуждался в литературе (Hallé, Oldeman, 1970; Hallé, Oldeman, Tomlinson, 1978; Millet et al., 1998; Гатцук, 1974, 1994, 1995; Шафранова, 1980; Мазуренко, Хохряков, 1977, 1991). Цель работы – сформулировать и обсудить некоторые тенденции изменения побеговых систем древесных видов в онтогенезе и в различных условиях среды.

Принципиально важными для выделения элементарных побеговых систем (ЭПС) являются следующие признаки: 1) характер изменения длин междоузлий по материнскому побегу, который является главной осью ЭПС; 2) разнообразие групп побегов (например, коротких и длинных) и характер их распределения по материнскому; отношение длин этих побегов к материнскому; 3) число (1, 2-3 или много) длинных побегов (этот признак, по-видимому, закреплен жестче, чем число боковых побегов иной длины); 4) соотношение длин наиболее длинных боковых и материнского побегов; 5) соотношение длин бокового побега и подлежащего междоузлия; 6) угол между материнским и боковыми побегами; 7) положение генеративных органов. Эти признаки определяют геометрическую форму регулярной структуры.

Элементарный побеговый комплекс развивается у разных растений за период продолжительностью от 2 – 4 до 8 – 12 лет. Такая побеговая система у разных видов образована длинным годичным материнским побегом, на котором развиваются многочисленные боковые побеги второго порядка, имеющие примерно одинаковые значения длины и числа листьев в сходных по положению участках материнской оси, постоянный угол отхождения от оси. У *Magnolia kobus* DC., *Laurocerasus officinalis* M. Roem., *Tilia cordata* Mill., видов *Ulmus* L. (*U. laevis* Pall., *U. scabra* Mill.), *Diospyros lotus* L., *Alangium platanifolium* (Siebold et Zucc.) Harms., *Celtis caucasica* Willd. боковые побеги лежат в одной плоскости и соответственно ЭПС этих видов плоскостные. У *Quercus ilex* L., *Pyracantha angustifolia* (Franch.) C. K. Schneid., *Frangula alnus* Mill. ЭПС имеет трехмерную структуру: боковые побеги располагаются вокруг главной оси по спирали. Регулярные побеговые структуры имеют “начало” и “конец”, отграничиваются от последующих побеговых систем короткими, израстающими побегами.

Одинаково жесткие климатические условия у растений, далеких в систематическом отношении, вызывают образование сходных побеговых структур. Описанная выше структура

ЭПС развивается на ветвях только в фазе открытого роста, что является характерным для растений тропической зоны и помогает им быстро захватывать пространство в тропическом лесу. У более совершенных родов (например, рода *Tilia*) в холодных условиях происходит трансформация побеговых систем, которая заключается в изменении числа членов ЭПС за счет изменения временных характеристик: растягивания на несколько вегетационных сезонов периода образования регулярной структуры.

Регулярная структура у древесных видов, недавно вышедших из тропической зоны, на юге характеризуется многочисленностью боковых побегов, а на севере их регулярные структуры очень изменчивы по числу и размерам дочерних побегов.

Побеговые структуры в пределах ветви трансформируются в направлении от ствола к периферической части кроны, а именно: изменяется число и длина междоузлий на побегах и соответственно длина и олиственность побегов, длительность формирования регулярной структуры; происходит израстание осей структур. При этом характерное для вида взаиморасположение побегов внутри регулярной структуры остается постоянным.

У кустарников трансформация структуры ветвей от ствола к периферии кроны происходит быстрее, чем у деревьев. Для северных растений, вероятно, выгодно строить крону из многочисленных сильно разветвленных тонких и коротких побегов, которые быстро развиваются в холодном климате с коротким вегетационным сезоном. ЭПС у таких видов трудно различима. Типы побегов в зависимости от способа развития (пролептические или силлептические) имеют определенную приуроченность по климатическим зонам. Виды с силлептическими побегами должны быть многочисленны в субтропической и тропической зонах и редки в умеренной зоне.

Элементарные побеговые системы у разных видов являются гомологами. Гомология древесных растений может быть представлена в виде гомологии ЭПС внутри кроны одного дерева (гомодинамия и гомономия) и гомологии ЭПС у разных видов. Явление гомологии важно для узнаваемости рисунка ветвей; оно позволяет описывать стабильность и изменчивость внутри кроны. Зная законы изменения ЭПС в онтогенезе вида, можно сравнивать между собой кроны, которые на первый взгляд бесконечно изменчивы. Гомология является важным методологическим принципом, позволяющим выделить конечное число вариантов структуры в кажущемся континууме крон.

## Особенности структуры кроны *Frangula alnus* Mill. (Rhamnaceae)

**И.С. Антонова, Н.В. Николаева**

Санкт-Петербургский государственный университет, Биолого-почвенный факультет, кафедра геоботаники и экологии растений, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб. 7/9. e-mail: nadezdanik@mail.ru

### Crown structure in *Frangula alnus* Mill. (Rhamnaceae)

*I.S. Antonova & N.V. Nikolaeva*

Department of Plant Ecology and Vegetation Science, Faculty of Biology and Soil Science, St. Petersburg State University, 199034 St-Petersburg, Universitetskaya emb. 7/9, e-mail: nadezdanik@mail.ru

По мнению многих авторов (Tomlinson, 1982; Fournier, 1987; Millet, 1998), архитектура растения частично отражает исторически сложившиеся характеристики развития вида и обеспечивает определенные преимущества при адаптации к условиям среды. Значительная изменчивость архитектуры растений умеренного климата под воздействием внешней среды отмечалась еще F. Hallé и R. Oldeman (1970). Эта изменчивость долгое время останавливала исследователей пространственной структуры растений, однако ее изучение представляет значительный интерес.

В России пространственную структуру кроны исследовали в связи с проблемой жизненных форм. Кронам кустарников этим посвящены работы И.Г. Серебрякова (1962), М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова (1978), И.И. Истоминой (1994).

Целью работы является выявление особенностей развития структуры кроны *Frangula alnus* Mill., в частности осей разных порядков, а также изменчивости и устойчивости ее характеристик в различных экологических условиях в разных частях ареала.

Материал был собран в северной, центральной и южной частях ареала *F. alnus*: в Ленинградской, Владимирской областях и в Краснодарском крае (нижний и средний горный пояс Большого Кавказского хребта). Общее число изученных экземпляров – 108. Возраст особей 3 – 20 лет. Общее число изученных побегов около 14000.

Анализ пространственной структуры кроны *F. alnus* в разных географических точках показал, что крушина обладает сходной структурой кроны в разных частях своего ареала.

Во всех исследованных районах оси 1-го порядка чередуют образование малолистных (4 – 8 листьев) и многолистных побегов (16 и более листьев). Первый максимум роста оси 1-го порядка характеризуется формированием побегов с наибольшим за всю жизнь особи числом листьев (до 26 в условиях Северо-Запада и 36 на Кавказе). Период образования многолистных приростов длится в среднем 3 – 4 года, затем интенсивность образования многолистных побегов падает, формируются 8 – 10-листные побеги. У кустовидных форм на этом развитие главной оси заканчивается. У древовидных форм наблюдается второй период образования многолистных побегов. Кривая роста оси 1-го порядка у сильно угнетенных растений обеих форм роста во всех частях ареала более плавная, нет образования многолистных побегов (более 18 листьев).

Устойчивость *F. alnus* к повреждениям конусов нарастания обеспечивается возможностью многократного перевершинивания главной оси и активного порослеобразования, что, возможно, способствовало ее выживанию в неблагоприятных условиях.

У *F. alnus* существуют три варианта образования осей 2-го порядка: побег 2-го порядка формируется силлептически, пролептически и из спящей почки. Наиболее часто побеги 2-го порядка образуются силлептически (40%) и пролептически (60%). Спящие почки трогаются в рост редко, например, в случае повреждения конуса нарастания. Крупные сильноветвящиеся пролептические оси в верхней части побега 1-го порядка и силлептические в нижней части побега образуют мутовковидные скопления. Именно эти оси являются основой кроны *F. alnus*. Между мутовками могут образовываться пролептически или из спящих почек короткие неветвящиеся оси. В неблагоприятных условиях число силлептических и пролептических побегов становится примерно одинаковым за счет отсутствия пролептических побегов между “мутовками”.

В целом у всех типов ветвей по мере их старения длина побегов, составляющих ветку, меняется сходно: от длинных к коротким. Число листьев на побегах лучше характеризует тип ветки. Силлептические ветки начинаются с короткого побега (не более 10 листьев), затем образуется более крупный побег (14 – 20 листьев), после чего число листьев снижается до 10 – 12 листьев и в дальнейшем остается постоянным. Пролептические ветви можно разделить на две группы. Первый тип характеризуется колеблющимся, но довольно высоким числом образуемых листьев (12 – 20 листьев). Такой рост характерен для сильно ветвящихся веток 2-го порядка, входящих в состав мутовок. Второй тип роста отличается образованием постоянного числа листьев в течение всей жизни ветки (8 – 12 листьев) и наблюдается у неветвящихся веток 2-го порядка, развивающихся в средней части материнского побега.

Ветви 2-го порядка, развивающиеся из спящих почек имеют наибольшее разнообразие вариантов развития, включая все вышеперечисленные.

Оси 3-го порядка формируются в подавляющем большинстве на ветвях, входящих в состав мутовок. Как и оси 2-го порядка, оси 3-го порядка образуют “мутовку”, состоящую из силлептических и пролептических побегов. В отличие от осей 2-го порядка, оси 3-го порядка характеризуются меньшей длиной и более равномерным приростом.

Сравнение распределений по длине и числу листьев на побегах разных порядков показало тенденцию уменьшения числа листьев (в среднем на 2 листа с каждым порядком) и значительное уменьшение длины побегов на побегах более высоких порядков (в два раза у спящих побегов, в три раза у пролептических побегов, в 6 раз у силлептических побегов).

Таким образом, анализ структуры кроны растений из разных частей ареала позволил выявить базовый вариант структуры кроны, который может быть сведен к следующим позициям:

- Число порядков ветвления в кроне не более четырех.
- Ось 1-го порядка имеет один период образования крупных многолистных ветвящихся побегов у кустовидных особей и не менее двух у древовидных форм.
- Крупные сильноветвящиеся пролептические и силлептические оси 2-го порядка образуют мутовковидные скопления.
- В кроне имеются оси 2-го порядка с разной динамикой роста.

Базовый вариант структуры кроны свойственен растениям из северной части ареала и из засушливых местообитаний. В центральной и южной частях ареала крона *F. alnus* обогащается осями 2-го порядка, развивающимися между мутовками. Увеличивается общее число осей 3-го

и 4-го порядков. Увеличивается длина и число листьев на побегах всех порядков. На Кавказе наблюдается второй период роста побегов 1 – 3-го порядков.

# Выявление строгих и нестрогих гомологий с помощью метода SYNAP

К.С. Байков

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН, 630090  
Новосибирск, ул. Золотодолинская 101. E-mail: baikov@csbg.nsc.ru

## Revealing of strict and non-strict homologies using SYNAP method.

*C.S. Baikov*

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Zolotodolinskaya 101,  
630090 Novosibirsk, Russia. E-mail: baikov@csbg.nsc.ru

Новая методология, предложенная В. Хеннигом, во многом определила развитие методов филогенетической систематики в последние 30 лет. С нашей точки зрения, одним из наиболее важных достижений этой методологии стал принцип сравнения объектов не по общему сходству, а только по сходству, обусловленному родством. Провозглашение этого принципа было подкреплено строгой логической процедурой (Hennig, 1966; и др.), которая отражала только один, хотя и весьма распространенный, вариант видообразования — дивергенцию на основе разделения экологических ниш и географической изоляции. Предложенная Хеннигом концепция синапоморфии была вскоре сильно изменена (историю вопроса см. у Duncan, 1984), в результате сравнение объектов по синапоморфиям изменилось по содержанию. Синапоморфное сходство перестало определяться по уникальности его возникновения в филогенезе и, соответственно, перестало быть сходством, обусловленным родством.

Все это побудило нас внимательно проанализировать методологию Хеннига и другие направления в современной кладистике и сопоставить их с понятийным аппаратом эволюционной систематики. В результате были развиты представления об элементарном эволюционном векторе и новом признаке (Байков, 1999). Новым признаком следует считать любой признак, возникший в пределах исследуемой группы объектов. Элементарный эволюционный вектор — это минимальный шаг в трансформационном ряду признаков, который можно описать указанием нового признака (окончание вектора) и исходного для него (начало вектора). Разделение длинных цепочек преобразований признаков на элементарные эволюционные векторы позволяет выполнить необходимое условие определения гомологий у растений, а именно — применить критерий переходных форм (Кузнецова, 1986).

Разделение трансформационных рядов на элементарные эволюционные вектора должно быть конструктивным и определяться задачами анализа. При этом чем точнее они выделены, тем выше будет “разрешающая способность” процедуры анализа. Филогенетические схемы, получаемые по методу SYNAP, дают возможность ответить на следующие вопросы, важные для установления гомологий:

- 1) унаследовано ли сходство по данному признаку от ближайшего общего предка (строгая гомология, синапоморфия по Хеннигу);
- 2) является ли сходство двух объектов результатом параллельных изменений на сходной генетической основе (проявление закона гомологических рядов Н.И. Вавилова в близкородственных линиях развития);
- 3) представляет ли сходство объектов результат конвергентных изменений в значительно удаленных филогенетических линиях (частное проявление рефренов С.В. Мейена, 1978);
- 4) связано ли сходство с реверсией ранее возникшего нового признака в исходное состояние у одного из сравниваемых объектов.

Сходство, описанное во втором и четвертом варианте, может быть отнесено к нестрогим гомологиям. При этом параллельно возникшее сходство в филогенетически близких линиях

практически очень сложно отличить от строгой гомологии, поскольку для этого нужно доказать, что новый признак отсутствовал у их ближайшего предка. Дополнительно нужно показать и начало дивергенции новых филогенетических ветвей указанием уникальных для каждой из них новых признаков (в противном случае мы не сможем операционально различать эти ветви).

Понятие рефрена в этом контексте следует считать относительным и зависящим от масштаба исследований. Так, рефрен при оценке филогенетических отношений между видами может быть представлен как проявление закона гомологических рядов в наследственной изменчивости, если сравнивать между собой ряды (также циклы, комплексы), а в некоторых случаях и секции (для молодых родов).

С помощью представления о новом признаке сформулируем определение строгой и нестрогой гомологии. *Строгая гомология* есть сходство объектов по новому признаку, унаследованное от ближайшего общего предка. *Нестрогая гомология* представляет собой сходство, обусловленное параллельным возникновением новых признаков в близкородственных линиях в очень близких условиях признаковой среды (внутренние корреляции и координации). К нестрогой гомологии может быть отнесено также сходство, возникшее в результате реверсии нового признака в исходное состояние у одного из сравниваемых объектов, если в масштабе проводимых исследований можно пренебречь группой видов, имеющих данный новый признак, или объяснить ее возникновение другим путем (корректировка эволюционного сценария).

Можно проиллюстрировать некоторые случаи выявления строгих и нестрогих гомологий на примере родственных отношений молочаев Северной Азии (Baikov, 2000). Так, формирование мелких полушаровидных светлых рылец в двух близкородственных группах из секции *Helioscopia* Dumort. следует рассматривать как нестрогую гомологию, представляющую параллельно возникшее сходство: первая группа — *Euphorbia alpina* С.А.Мей., *E. jennisseiensis* Baikov и *E. pachyrhiza* Kar. et Kir. — характеризуется парными брактями и неясно мелкопильчатыми или почти цельнокрайными листьями; вторая, представленная в Северной Азии *E. alata* Voiss., включает виды с тройчатыми брактями и заметно остропильчатыми по краям листьями. С другой стороны, наличие сходных по морфологии рылец у *E. humifusa* Willd. в сравнении с видами из секции *Helioscopia*, следует рассматривать как конвергенцию, поскольку данное сходство возникло в значительно филогенетически удаленных группах — подрode *Chamaesyce* Pers. и подрode *Esula* Pers.

В качестве строгих гомологий можно указать: формирование толстого паренхиматизированного главного корня в секции *Holophyllum* (Prokh.) Prokh.; крупные морщинистые плоды с крепкими длинными столбиками в группе близкородственных видов из ряда *Rupestres* Prokh. (секция *Holophyllum*); двурогие нектарники с рожками, отходящими от края, парные нижние брактей, ширина которых превышает длину, в секции *Esula* Dumort.; четковидные корневищеподобные подземные участки побегов в подсекции *Sieboldianae* Prokh. (секция *Esula*), бороздавчатые выросты на плодах в секции *Helioscopia* (кроме подсекции *Helioscopiae* Webb et Berth.). Для иллюстрации рефренов отметим пятилучевое верхушечное зонтиковидное соцветие у *E. rupestris* С.А.Мей., *E. mongolica* Prokh., *E. fischeriana* Steud. (секция *Holophyllum*), *E. karoii* Freyn, *E. discolor* Ledeb., *E. potaninii* Prokh. (секция *Esula*), *E. altaica* С.А.Мей., *E. buchtormensis* С.А.Мей., *E. helioscopia* L. (секция *Helioscopia*). Значительную часть в общем сходстве видов составляют новые признаки, возникшие параллельно как в пределах отдельной секции, так и в разных секциях.

Работа выполнена при поддержке Международного научного фонда (гранты RA7000, RA7300), Российского фонда фундаментальных исследований (гранты 93-04-08000, 98-04-49459, 99-07-90222), Президиума СО РАН (молодежный грант и интеграционный проект № 66).

## ЛИТЕРАТУРА

- Байков К.С. Основы моделирования филогенеза по методу SYNAP. Новосибирск, 1999. 95 с.
- Кузнецова Т.В. Об относительной ценности различных критериев гомологии при работе с ботаническими объектами // Современные проблемы филогении растений. М.: Наука, 1986. С. 30 – 31.
- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 495 – 508.
- Baikov K.S. Systematics and Phylogeny of *Euphorbia* L. from Northern Asia // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems in North Eurasia. Vol. 2. Novosibirsk, 2000. P. 24 – 26.
- Duncan T. Willi Hennig, character compatibility, Wagner parsimony, and the "Dendrogrammaceae" revisited // Taxon. 1984. V. 33. № 4. P. 698 – 704.
- Hennig W. Phylogenetic systematics. Urbana: Univ. Illinois Press, 1966. 263 p.

## Различные типы сходства на примере рода Шалфей (*Salvia* L., *Lamiaceae*)

Е.В. Байкова

Центральный Сибирский ботанический сад СО РАН,  
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская 101.

E-mail: root@botgard.nsk.su

### Different types of similarities in the genus *Salvia* L. (*Lamiaceae*)

*E.V. Baikova*

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Zolotodolinskaya 101,  
Novosibirsk 630090, Russia. E-mail: root@botgard.nsk.su

Род шалфей — крупнейший в семействе *Lamiaceae*, включает не менее 700 видов. Анализ его современной области распространения и морфологического разнообразия позволяет предполагать приуроченность его анцестральных типов к тропикам Восточной Азии. Основные этапы дифференциации рода связаны, однако, с субтропическими и теплоумеренными территориями Евразии, Африки и Америки. Первый этап миграций шалфеев на африканский континент, по-видимому, относится к раннему палеоцену, что подтверждается данными по генезису флор Земли и тектоническому движению суши (Raven, Axelrod, 1974). Об этом же свидетельствует морфологическая обособленность южноафриканских и мадагаскарских шалфеев от видов древнесредиземноморского генезиса (Hedge, 1974). Обособление американских шалфеев, очевидно, произошло также в начале палеогена. Большинство групп шалфеев Нового света, в том числе и крупнейший подрод *Calosphace* Benth., развивались автохтонно на американском континенте. Столь раннее расхождение эволюционных ветвей обусловило значительную дифференциацию рода и разнообразие его морфологических типов. В результате специализации, обусловленной адаптацией к внешним факторам или проявлениями редуцированных процессов, в различных стволах рода возникли, однако, сходные признаки. Такие сходства, очевидно, следует считать рефренами, так как их носители не являются непосредственными производными общего предка.

Один из примеров такого сходства — разросшаяся при плодоношении, часто окрашенная чашечка с отогнутыми пленчатыми краями у древнесредиземноморских шалфеев секции *Hymenosphace* Benth. p.p. и южноафриканских из секции *Nactosphace* Briq. (что давало порой повод объединять эти виды в одну секцию *Hymenosphace* или даже выделять в отдельный род *Shraderia* Medik.). Разрастание чашечек при плодоношении и приобретение ими пленчатой текстуры и розовой окраски наблюдается также у морфологически обособленного афганского эндемика *Salvia pterocalyx* Hedge, очевидно, заслуживающего выделения в отдельную секцию (Махмедов, 1984).

Другой пример рефрена в роде *Salvia* — формирование редуцированного шиловидного нижнего плеча связника, не несущего пыльцевого гнезда. Этот признак возник в нескольких группах шалфеев, не связанных близким родством: в секциях *Hemisphace* Benth., *Sanglakia* (Pobed.) Machmedov, *Vernalia* Kudo, а также у эндемичного южноафриканского вида *S. namaensis* Schinz., по остальным признакам близкого к секции *Heterosphace* Benth.

Несмотря на отсутствие непосредственных общих предков у носителей сходных признаков в рассмотренных примерах, они характеризуются отдаленным родством на уровне подрода (в первом случае — подрод *Salvia*, во втором — подрод *Leonia* (Llav. ex Lex.) Benth.). Примером адаптивного сходства в еще более далеких группах является формирование утолщенных мясистых придаточных корней у группы мексиканских и центральноамериканских видов секции *Blakea* Epling подрода *Calosphace*, а также у восточноазиатского *S. miltiorrhiza* Bunge из секции *Drymosphace* Benth. p. p. подрода *Salvia*.

Наличие перисторассеченных листьев в двух отдаленных ветвях шалфеев— древне-средиземноморской (секции *Salvia* и *Hymenosphace* подрода *Salvia*) и восточно-азиатской (секции *Drymosphace*, *Notiosphace* (Benth.) Bunge, *Vernalia* и *Allagospadon* Maxim), также можно считать примером рефрена. А различные варианты формы листовой пластинки в некоторых группах близких видов из секции *Salvia* можно рассматривать как проявление закона гомологических рядов. Так, форма листовой пластинки изменяется от перисторассеченной до цельной в следующих рядах: *S. fruticosa* Mill. — *S. tomentosa* Mill. — *S. officinalis* L.; *S. candelabrum* Boiss. — *S. blancoana* Webb. et Heldr.; *S. aucheri* Benth. — *S. divaricata* Montbr. et Auch.

Эволюционные преобразования формы листовой пластинки в секции *Salvia*, очевидно, проодили по принципу псевдоцикла. Исходные формы секции имели, по-видимому, цельные пластинки мезофильной структуры (не ямчато-бугорчатые), которые затем трансформировались в перистораздельные, свойственные большинству современных восточносредиземноморских видов секции. Впоследствии, главным образом у западноредиземноморских видов, сформировались перисторассеченные листовые пластинки ямчато-бугорчатой структуры, адаптированной к условиям повышенной инсоляции. Следующим этапом эволюционных преобразований стала редукция боковых долей перисторассеченных листьев и возникновение цельных пластинок ямчато-бугорчатой структуры. Таким образом, эволюцию листа в секции *Salvia* в целом можно рассматривать как псевдоцикл (лист цельный — перистораздельный — перисторассеченный — цельный).

## Реитерация в соцветии зверобоя продырявленного (*Hypericum perforatum* L., Hypericaceae)

И.И. Баяндина, И.В. Хан

Центральный Сибирский Ботанический сад СО РАН,  
630090 Новосибирск, ул. Золотодолинская 101  
e-mail: root@botgard.nsk.su

### The synflorescence reiteration in St. John's wort (*Hypericum perforatum* L., Hypericaceae)

I.I. Bayandina & I.V. Khan

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, Zolotodolinskaya 101,  
Novosibirsk 630090, Russia. E-mail: root@botgard.nsk.su

Изучение структуры соцветий - одна из самых сложных и запутанных областей морфологии. Морфологи, изучавшие структуру соцветия *Hypericum perforatum* L., по-разному определяли его тип. А.Л. Тахтаджян (1980) считает соцветие зверобоя “извилиной”, которую он определяет как форму сложного монохазия. В.Р. Кондорская (1990) называет соцветие зверобоя “улитка” и относит к монохазияльным. Немецкие морфологи W. Troll (1957) и F. Weberling (1981) определяют его как “Doppelschraubel” (двойной винт) и относят также к монохазияльным. Т.В. Кузнецова и др. (1992) считают, что синфлоренция зверобоя - “метелка”, а в Американской фармакопее (American Herbal Pharmacopoeia, 1997) оно определяется как “сложные цимы с 25-100 цветками”.

В основном морфологи описывают неповрежденные соцветия с относительно небольшим числом цветков, но многие растения, особенно в условиях интродукции, образуют до 1000 цветков на побеге. Мы исследовали как поврежденные, так и неповрежденные соцветия по гербарным образцам дикорастущих (Алтай, Новосибирская и Кемеровская области) и интродуцированных (выращенных в Центральном Сибирском Ботаническом саду (Новосибирск) из семян, собранных в природе и полученных из Германии, Франции, Польши, Румынии, Венгрии, Швейцарии, России, Таджикистана) растений *Hypericum perforatum*. Динамика цветения побегов была изучена на живых растениях. Сделаны схематические изображения осевой структуры соцветий и проведена статистическая обработка исследованных количественных параметров.

Определим используемые термины. *Порядки ветвления*: ось первого порядка - это главная ось соцветия; при ее ветвлении образуются боковые оси, или ветви второго порядка, которые, в свою очередь, образуют ветви третьего порядка и т.д. *Типы ветвления*: *монохазияльным* будем называть тип, при котором ветвь оканчивается цветком и от нее отходит всего одна ветвь следующего порядка; *дихазияльным* - ветвление, при котором ветвь дает 2 боковые ветви следующего порядка; *множественным* - тип, при котором ветвь образует более двух ветвей следующего порядка.

Нами выявлены общие закономерности строения соцветия зверобоя продырявленного. Ось первого порядка дает от 2 до 22 ветвей второго порядка, располагающихся, как правило, попарно. В случае повреждения может развиваться одна ветвь, еще реже бывает три ветви. Ветвление осей второго порядка варьирует в зависимости от расположения на оси первого порядка. Максимальный порядок оси, имеющей множественное ветвление - третий. В большинстве случаев множественное ветвление в пределах одного соцветия сменяется дихазияльным, а затем монохазияльным. Осей, ветвящихся дихазияльно, может быть до трех порядков, чаще всего - один порядок, в некоторых частях соцветия дихазияльное ветвление может отсутствовать, редко монохазияльное ветвление сменяется дихазияльным.

Изучение динамики цветения побега позволило выявить следующие закономерности. Первым зацветает верхушечный цветок, которым оканчивается ось первого порядка, затем цветут цветки, оканчивающие оси второго порядка. Цветки на осях третьего порядка не проявляют строгой последовательности зацветания. В последнюю очередь зацветают цветки в монохазальной части соцветия в акропетальном порядке, прослеживаемом в пределах каждого отдельного монохазия. Закладка осевой структуры соцветия происходит еще до начала цветения, далее новые бутоны могут закладываться в составе монохазиев и на концах нижних вегетативных ветвей второго порядка. В связи с этим нельзя четко провести границу между соцветием и вегетативной частью растения.

Число цветков зависит от сложности структуры соцветия. У исследованных 224 соцветий оно варьирует от 11 до 848. Все соцветия были разбиты нами на три группы по сложности структуры. У первой группы соцветий только главная ось обладает множественным ветвлением, побеги второго порядка ветвятся дихазально и монохазально. Растения второй группы имеют два порядка, а растения третьей группы - три порядка множественного ветвления. Растения первой группы в среднем имеют 37.2, второй - 130.3, а третьей - 231.3 цветков на побег. Растения первой группы имеют в среднем 4.2, второй - 10.0, третьей - 33.4 цветка на ветвь второго порядка.

У наиболее сложных соцветий ветви второго порядка подобны отдельным более простым соцветиям, ветви которых, в свою очередь, соответствуют по структуре еще более простым. В результате повреждения растения наблюдается усложнение структуры соцветия до второй и третьей группы, причем все найденные нами побеги третьей группы образовались в результате повреждения верхушки побега. Данное явление хорошо соответствует понятию "реитерация", впервые предложенному R. Oldeman (1974). Реитерация - это повторение той же самой архитектурной единицы внутри растения, вызванное как внешними, так и внутренними факторами (Hall, 1999). F. Hall считает, что явление реитерации может быть фундаментальным свойством, характерным для живых организмов, ведущих оседлый образ жизни.

## ЛИТЕРАТУРА

Кондорская В. Р. Монохазальные соцветия // Научн. доклады высшей школы. Биологические науки. 1990. № 2. С. 81 – 92.

Кузнецова Т. В., Н.И.Пряхина, Г.П.Яковлев. Соцветия. Морфологическая классификация. СПб: Хим.-фарм. ин-т, 1992. 128 с.

Тахтаджян А. Л. Соцветия. // Жизнь растений. Т.5, ч.1. М.: Просвещение, 1980. С. 38 – 43.

American Herbal Pharmacopoeia and Therapeutic Compendium. St. John's wort. *Hypericum perforatum* L. Quality control, analytical and therapeutic monograph. Santa Cruz: American Herbal pharmacopoeia<sup>TM</sup>, 1997. 32 p.

Hall F. Ecology of reiteration in tropical trees // The evolution of plant architecture (eds. M.H.Kurmann & A.R.Hemsley). Kew: Royal Botanic Gardens, 1999. P. 93 – 107.

Oldeman R. A. A. L'architecture de la forêt guyanaise. Paris: ORSTOM, 1974. (Mémorial ORSTOM, no 73).

Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. 2 Teil. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1957. 420 S.

Weberling F. Morphologie der Blüten und der Blütenstände. Stuttgart: Ulmer, 1981. 392 S.

# Морфогенез семени в связи с явлением доразвития зародыша и экологией видов семейства *Ranunculaceae*

О.Г. Бутузова

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН  
193376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова 2.  
E-mail: batygina@TB1390.spb.edu

Seed morphogenesis in connection with a phenomenon of underdeveloped embryo and autoecology of some *Ranunculaceae* species

*O.G. Butuzova*

V.L. Komarov Botanical Institute RAS. Prof. Popov str. 2, 197376 St. Petersburg, Russia. E-mail: batygina@TB1390.spb.edu

На зависимость морфогенеза семени, в частности степени дифференциации зародыша на момент диссеминации, от экологических условий произрастания вида указывали многие авторы (Грушвицкий, 1961; Tamura, Mizumoto, 1972; Baskin & Baskin, 1983-1996 и др.). Явление доразвития зародыша после опадения семени с материнского растения наряду и в сочетании с физиологическим покоем сохранилось в эволюции также как следствие адаптации к условиям окружающей среды, главным образом к переменному климату. Однако влияние таких факторов, как экологическое (температурные и другие условия) и географическое местообитание вида, период вегетации, жизненная форма на морфологию и физиологию семян еще недостаточно изучено.

Целью настоящей работы было выявление связей между экологическими условиями произрастания вида, путями его структурной и физиологической адаптации и явлением доразвития зародыша. Был проведен анализ литературных данных по видам семейства *Ranunculaceae*, а также изучено формирование семени до и после диссеминации у 4 видов лютиковых и влияние на этот процесс температурного фактора.

На основании проведенного исследования с учетом жизненных форм и сроков цветения растений можно выделить 3 группы, в которых прослеживаются общие тенденции в морфогенезе семян:

1) У раннецветущих многолетников на момент диссеминации наблюдается не дифференцированный на органы зародыш, что коррелирует с морфофизиологическим типом покоя семян (по классификации Николаевой, 1977) и наиболее растянутыми сроками цветения и созревания семян. Наличие слабо дифференцированного зародыша в этой группе сочетается с морфологическим типом покоя.

2) У летнецветущих многолетников отмечается более высокая степень дифференциации зародыша на органы и, как правило, морфофизиологический тип покоя семян с меньшей продолжительностью цветения и плодоношения, чем у первой группы.

3) У однолетников и двулетников доразвитие зародыша, как правило, отсутствует, прорастание осложнено лишь физиологическим покоем, при этом наблюдаются минимальные сроки цветения и плодоношения.

Следствием выявленной зависимости между типом жизненной формы, экологическими условиями произрастания и степени дифференциации зародыша является изменение пространственно-временной координации в развитии зародыша и окружающих структур, что проявляется в различной продолжительности их функционирования.

Работа поддержана грантами "Ведущие научные школы" 00-15-97828 и РФФИ 98-04-49884.



# Принцип адаптивности и "экстремальные" условия

*С.В. Чебанов*

Институт Эволюционной Физиологии и Биохимии им. И.М. Сеченова РАН, 194223 Санкт-Петербург, Пр. Мориса Тореза 44.

E-mail: chebanov@SC2747.spb.edu

## Principle of adaptivity and "extremal" conditions

*S.V. Chebanov*

I.M. Sechenov Institute for Evolutionary Physiology and Biochemistry RAS,  
Morice Thorez av. 44, 194223 St. Petersburg, Russia. E-mail: chebanov@SC2747.spb.edu

Толчком к созданию этого текста было предложение подготовить материалы к обсуждению на школе-семинаре по адаптациям к экстремальным условиям (Карелия, Косалма, март 1979). Позже обсуждение этой темы было продолжено с сотрудниками лаборатории гипербарической физиологии Института эволюционной физиологии и биохимии им. И.М. Сеченова РАН (А.Н. Ветош) и лаборатории морозостойкости Института физиологии растений РАН (Москва).

Предлагаемый в этом сообщении подход к изучению отношений организма и среды является собранием согласованных между собой соображений, дающих возможность поставить наиболее острые вопросы, касающиеся этих отношений. Эти соображения излагаются с целью обратить внимание на необходимость серьезного обдумывания того, что говорится об адаптациях к экстремальным условиям, понять, в какой картине мира мы при этом следуем, и какие альтернативные подходы в этом случае существуют и могут существовать.

Прежде, чем приступить к анализу существа проблемы, следует сделать следующее замечание.

Рассматривая развитие европейского познания, в современном знании, можно различить три пласта, каждый из которых наиболее ярко выражен в прошлом, настоящем и, как можно полагать, в будущем. Они связаны с антропоморфно-натурфилософской (донаучной) картиной мира, картиной мира позитивной науки, и картиной целостной науки, преодолевающей ограниченность научной картины и пытающейся объединить движение к целостному знанию.<sup>1</sup>

## КАРТИНЫ МИРА ЕВРОПЕЙСКОГО ПОЗНАНИЯ

Антропоморфная картина мира. Исторически восходит к пантеизму и существует как доминирующая до конца Средневековья и начала Нового времени. Вещи, окружающие человека, понимаются в сравнении с ним, описываются через принципиально антропоморфные понятия (душа, силы – добрые и злые, цель, причинность). Познание понимается прежде всего как традиционно закрепленное знание о реалиях окружающего мира, причем количество и глубина знания не различимы, само знание структурировано не в соответствии с принципами построения систем, а отражая опыт и его систематизацию, признанную традицией.

Картина мира позитивной науки. Уходит корнями в эпистемологические построения в духе Пифагора и Аристотеля, у которых уже проявляется тенденция к построению дедуктивных систем – концентрации сути в немногих началах и выведение из них всего многообразия

---

<sup>1</sup> Указанные картины мира связаны с соответствующими методологическими подходами. О последних см. например: Щедровицкий, 1995.

знания. В этой картине мира происходит рафинирование антропоморфных представлений, теряющих при этом свою антропоморфистскую окраску (сила, энергия, время). Такой же рафинизацией является, по сути, разработка логики, а степень несовпадения логического и исторического может использоваться как мера различия антропоморфной логики и “логики вещей”. Существенным является обоснование истинности знания и соответствующей методики исследования, которые определяют лицо позитивной науки, а собственно содержание знания уходит на второй план. Наиболее последовательно идеал такой науки сформулирован позитивистами (поэтому ее и называют позитивной); они же и показали ее неосуществимость (например, невозможность строгого доказательства, построения непротиворечивых и полных аксиоматических систем и т.д.). Наиболее приблизилась к такому идеалу физика, бывшая в центре внимания при формулировании идеала позитивной науки и ставшая ее образцом. Другие способы структурирования и получения знания считаются неполноценными и сводятся к физике, хотя иная сущность вещей требует специфических способов познания.

*Картина мира целостной науки.* О целостной науке или постнауке пока можно говорить лишь фрагментарно, как о несложившейся и не способной эффективно конкурировать с картиной мира позитивистской науки. Более того, ее черты не воспринимаются как специфические и не отделяются от существующей науки (см. напр., Мейен и др. 1977; Природа..., 1991; Stent, 1969; при совершенно ином повороте проблемы – Фейерабенд, 1986). Для постнауки существенна ориентация на специфику объекта, комплексность и целостность рассмотрения, отсутствие логической замкнутости, отказ от доказательства в пользу обоснованности, согласованности разных областей знания (Чебанов, 1983 а, б; 1986). Тексты строятся не как в случае дедуктивных систем, а как целостные, и могут адекватно восприниматься только при многократном чтении. Такие черты постнауки требуют особого внимания к ней, чтобы отличить ее от донаучных представлений. При этом не очевидно, что последние должны полностью искореняться.

Учитывая существование этих трех картин, при анализе адапционистских представлений будет рассмотрено:

в чем они не укладываются в картину мира позитивной науки, на которую ориентируется большинство думающих биологов;

в чем они согласуются с целостным научным пониманием.

## ПРИНЦИП АДАПТИВНОСТИ

В основе адапционистского понимания и объяснения живого лежит представление о том, что строение, функционирование и поведение организма таковы, что они приспособлены к особенностям условий окружающей среды. Приспособленность же понимается утилитаристски.<sup>2</sup> Учитывается лишь то, что имеет непосредственную прямую полезность в данный момент, позволяя выживать в данных условиях.

Фундаментальное значение приспособленности заключается в том, что согласно дарвинистическим представлениям выживают наиболее приспособленные.

### Оценка принципа адаптивности в рамках позитивной науки

---

<sup>2</sup> В настоящее время можно говорить об ограниченности утилитаризма не только как чисто этической проблеме, но в контексте таких проблем как экологический кризис и возникновение неупорядоченного разнообразия как реакции на него (например, распространение СПИ-Да). В общефилософском же аспекте, обнаруживается фундаментальная самостоятельность аксиологии.

Основной трудностью использования принципа адаптивности в конкретной работе биолога является отсутствие удовлетворительных представлений о способах обоснования того, что данная функция или структура являются адаптивными по отношению к данной среде или отдельным ее факторам. Так, утверждение, что уменьшение листовой поверхности необходимо для уменьшения транспирации, противоречит существованию суккулентов с сильно развитыми листьями (агавы, алоэ). Поэтому приходится обобщать этот принцип, учитывая множественность решения задачи. Уже сама такая множественность непривычна позитивной науке, ориентированной на одно-однозначные соответствия. Отсутствие одно-однозначных соответствий ведет к серьезным затруднениям в исторических реконструкциях и суждениях о факторах среды в геологическом прошлом на основе особенностей строения организма часто оказываются ошибочными (Мейен, 1979; 1984), так что пафос историзма, характерный для науки XX века, исчезает (историзма в гомогенном физическом мире, где катастрофизм заслоняется эволюционизмом<sup>3</sup>).

Обратная ситуация – выполнение одной структурой множества функций – представляет другую серьезную трудность адапционистских объяснений. Поэтому, говоря о том, что нечто имеет адаптивное значение, приходится исходить в основном из соображений здравого смысла, что не характерно для позитивной науки, которая здравому смыслу себя противопоставляет. Так, С.В. Мейен обратил внимание на то, что некоторые люди при ходьбе покачивают головой или размахивают руками. Но из этого не делается вывод, что голова – орган движения человека, причем исходя исключительно из соображений здравого смысла.

Правда, можно привести и научные обоснования – рассмотреть тело человека и поверхность земли с применением законов Ньютона, учесть действующие силы, наличие точек опоры; но при этом останутся неучтенными силы отталкивания от воздуха, ветер и т.д., а их количественная оценка является уже серьезной физической задачей, решение которой может быть только приближенным, ибо список неучтенных сил можно продолжить (так же, как и перечень принимаемых приближений). Поэтому здравый смысл оказывается более эффективным.

Существенно, что большинство подобных выводов делается на основании наблюдения, а не опытов<sup>4</sup>, планируемых на основе принятой модели, что столь характерно для позитивной науки. Проведение же последних дает не очень много в силу того, что нет надежных методов интерпретации наблюдаемых явлений, вследствие отсутствия одно-однозначных соответствий. Так, оценка адаптивного значения тех или иных участков коры головного мозга на основе операции, вживления электродов и т.д. не бесспорна, так как при такой технике опытов сказывается влияние на мозговые сосуды, капилляры, череп и т.д., и сам факт нарушения целостности организма делает сомнительным правомерность заключений о его деятельности<sup>5</sup>. Поэтому какая-то уверенность в том, что данные структуры имеют именно такое адаптивное значение проявляется лишь в случае согласованности большого числа независимо получаемых данных, а не на основе критического опыта как в позитивной науке. Тем не менее, бы-

---

<sup>3</sup> Примечательно то, что современная экологическая ситуация вновь позволяет обсуждать проблемы катастрофизма, сальтационизма.

<sup>4</sup> Последние обычно обозначаются как эксперимент, что неточно, поскольку резко противоречит пониманию эксперимента у Г. Галилея. Для него эксперимент – метод умозрительного исследования, который может отвергнуть эмпирические результаты. В англоязычной традиции существует достаточно четкое противопоставление *experiment - experience*, что обеспечивает в последние годы появление русского термина “экспериментальные модели” (например, Новое..., 1983), который точно соответствует привычному термину “опыт”.

<sup>5</sup> Еще более это наглядно в случае низших организмов, что и дало основание С.Н.Виноградскому считать микробиологически чистые культуры бактерий артефактом.

строе изменение взглядов в этой области свидетельствует о ненадежности, предварительности получаемых результатов и основанных на них представлений.

Итак, адекватных методов доказательства или иных методов обоснования адаптивного значения структур и функций нет.

В связи с этим не утихают дискуссии о существовании нейтральных, неадаптивных признаков (напр. Оно, 1973). Сложность ее в том, что о любой вроде бы неадаптивной структуре можно сказать, что мы еще не знаем ее адаптивного значения, а вновь появляющиеся представления о них бывают порой убедительны (например, облегчение отрыва турбулентных завихрений при наличии особого опушения, не понятного ранее назначения, на нижней поверхности крыла птиц). Но в таком случае становится ясно, что в адаптивность "можно только верить". Здесь элемент веры особенно нагляден, в то время как позитивная наука прячет такое поглубже.

Выдвигать конкурирующие гипотезы, как это принято при обсуждении правомерности существующих гипотез в позитивной науке, при этом бесполезно, ибо принцип адаптивности скорее провозглашен, чем предложен для проверки, и ему должно все подчиняться. Поэтому суждения об адаптивности с неизбежностью оказываются достаточно произвольными.

При попытке использовать концепцию адаптивности в конкретных исследованиях выявляются и принципиальные методологические трудности. С одной стороны, утверждается, что особи в популяции приспособлены в разной степени, в другой - отсутствуют методы индивидуального изучения приспособленности особей и оценивается приспособленность популяции или иной группы особей. На даже используя несовершенные оценки, удается получать интересные результаты. Так, работы Б.П. Ушакова по изучению акклимации лягушек к повышенной температуре привели к неожиданному выводу о том, что в экстремальных условиях выживают не самые приспособленные, а отсеиваются случайно, что согласуется скорее с представлениями Л.С. Берга.

Вообще же тезис о выживании наиболее приспособленных и наибольшей приспособленности как наибольшей выживаемости чаще всего подвергается критике со стороны антидарвинистов (воспитанных в духе строгих требований позитивной науки, которые они применяли) как порочный круг. В связи с этим интересно отметить, что А.А. Шаровым предпринята попытка независимого определения приспособленности как наибольшей выживаемости организма и адаптивности как степени соответствия органа условиям среды.

Существенным аспектом современного учения об адаптациях является учение Л. Кено о преадаптациях - наличии у организма таких черт организации, которые приспособлены к условиям, ожидающим организм в филогенетическом будущем. Сейчас представления о преадаптациях находят свое место в дарвинизме, являясь проявлением принципа опережающего отражения (Анохин, 1974; правда, обнаруживаются они только ретроспективно), хотя в свое время они вызывали резкую критику со стороны правоверных дарвинистов как выражение представления о конечных причинах, целеполагании<sup>6</sup>.

Безусловно, представление о преадаптациях, как и представление об адаптациях, тесно связаны с идеей целеполагания, которое практически полностью изъято из физикалистского представления о мире позитивной науки, в котором о "цели" говорится лишь метафорически как о наиболее устойчивом, иногда наиболее вероятном, но, как правило, недостижимом состоянии, к которому система имеет тенденцию приближаться.

---

<sup>6</sup> Категория цели - одна из наиболее сложных. Видимо поэтому она привлекала и привлекает к себе внимание многих исследователей. Тем не менее, сколько-либо исчерпывающих работ о природе целей назвать нельзя. Применительно к обсуждаемому вопросу интересны представления о цели А.А. Любищева (Любищев, 1982) и Ю.А. Шрейдера (Шрейдер, 1984). Попытка сведения разных представлений о цели сделана С.В. Чебановым и Г.Я. Мартыненко (Чебанов, Мартыненко, 1999).

В связи с этим следует рассмотреть различные понимания термина "адаптация". Их, по крайней мере, четыре:

- Адаптация как особенности индивида (строение, функционирование, поведение), способствующие его выживанию в данной среде;
- Адаптация, как специфические черты группы, популяции, вида, связанные с его обитанием в данной среде;
- Адаптация, как процесс выработки адаптации в первом смысле (в онтогенезе);
- Адаптация, как процесс выработки адаптации во втором смысле (в филогенезе).

Для адаптации как процесса выработки приспособлений к среде, предложен специальный термин - адаптантогенез, который, правда, редко используется, и для такого понятия применяется термин адаптация<sup>7</sup>.

Базовым является первое понимание адаптации. В нем четко проявляются антропоморфные черты: у кого-то есть то, чего нет у другого, и что полезно для выживания, например, привычка к некоторым условиям. При этом нет четкого разделения первого и второго смысла.

Второе понимание может появляться только при наличии нескольких видов, популяций, когда факт различия трактуется или как разная степень приспособленности к одинаковым условиям среды, или как разные способы такого приспособления, или как реакция на разные условия среды. Сторонники такой точки зрения интерпретируют всякие различия как адаптивные и игнорируют разработанное Ю.А. Урманцевым и С.В. Мейеном представление о разнообразии, как первичном, исходном, связанном с реализацией пространства логических возможностей и несводимого к приспособлениям к тем или иным условиям среды<sup>8</sup>.

Третье и четвертое понимание представляют собой историческое рассмотрение появления адаптаций в первых двух смыслах. Но если учесть, что:

1. антропоморфизм не характерен для понимания мира в позитивной науке (правда, постольку, поскольку антропоморфизм есть наделение более низкого уровня чертами более высокого, он может рассматриваться как редукционизм навыворот, свойственный позитивной науке и не противоречащий ей по сути<sup>9</sup>).
2. историческое рассмотрение развития с качественными изменениями также не укладывается в традиционную картину позитивной науки (ибо неформализуемые качественные скачки исключают однородность времени, которое приходится мыслить как неоднородное, и вводить с помощью кинематографического метода А. Бергсона), то вся концепция адаптации выпадает из миропонимания позитивной науки.

В учении об адаптациях существуют и нехарактерные для науки диалектические противоречия. Так, если все системы организма наилучшим образом адаптированы к существующим условиям среды, то организм оказывается лишен преадаптации, ибо в будущем его ожидает иная среда.

Рассмотрение адаптаций в историческом аспекте приводит к представлению о возрастании приспособленности в филогенезе. При этом принимается, что представители вновь проявляющихся таксонов более приспособлены, чем существовавшие. Не говоря о том, что такие утверждения голословны из-за отсутствия меры приспособленности (что уже не характерно для позитивной науки), это утверждение приходит в противоречие с фактом существования в настоящее время простейших организмов, которые, будучи менее приспособленными, должны были бы давно исчезнуть с лица Земли. В связи с этим А.А. Еленкиным (1926) в концеп-

---

<sup>7</sup> Здесь же следует упомянуть термин акклимация - адаптация в третьем значении к одному из меняющихся параметров среды.

<sup>8</sup> Ср. изомерию по Ю.А.Урманцеву (Урманцев, 1974) и рефрен С.В. Мейена (Мейен, 1977; Чебанов, 1989; Мейен, 1973).

<sup>9</sup> См. подробнее S. Chebanov (1988).

ции эквивалентногенеза было выдвинуто представление о замещении в эволюции одних признаков другими, эквивалентными по адаптивному значению. Сходная точка зрения развивается и Л.С. Бергом (1977) в учении об изначальной целесообразности живого.

Такие соображения показывают, что существенное для адапционистского рассмотрения физикалистское понимание организма как открытой термодинамической системы, обменивающейся с внешней средой веществом и энергией, и позволяющее противопоставлять организм среде с тем, чтобы искать принципы их согласования, оказывается недостаточным. Традиционное для физики модельное рассмотрение организма как объекта, противопоставляемого среде (физической), ведет к тому, что заявления о единстве организма и среды оказываются только декларациями.

Альтернативным является представление Я. фон Икскюлля об умвельте, как биологической среде обитания организма, представляющей собой его физическое окружение, преобразованное организмом и действующее на него согласно специфике этого организма (Uexküll, 1909; Semiotica, in press). Тогда организм можно определить как единство поля его действий, преобразующих окружающий мир, и тела организма, как пространства с наибольшей концентрацией таких действий (Чебанов, 1978). В этом случае возможно последовательное развитие представления о единстве организма и среды, причем последняя понимается не как физическая, а как специфически биологическая со своей структурой пространства и времени, которая отличается от принятой в позитивной науке. При этом становятся излишними и антропоморфные представления об адаптации и адаптивности.

#### Оценка принципа адаптивности в рамках целостной науки.

Концепция адаптивности согласуется с основаниями постнауки прежде всего в силу того, что адаптация, претендует на то, чтобы выступать как специфически биологическое явление. Однако, здесь надо учитывать два обстоятельства.

Во-первых, что останется от адаптивного понимания после удаления из него явно присутствующего в нем антропоморфного элемента, являющегося характерным для науки примером использования для изучения объекта неспецифических методов, приспособленных для описания объектов иного уровня организации?

Во-вторых, принцип адаптивности, как принцип выживания наиболее приспособленных, находит применение (и не только чисто метафорическое, скажем, при изучении эволюции) при анализе кристаллообразования и процессов в гетерогенных и коллоидных системах, не говоря уже о психо-социальных явлениях<sup>10</sup>.

Отсутствие представлений о доказательстве адапционистских гипотез также соответствует представлениям постнауки о необходимости иных способов обоснования. А пока мысль адапциониста мечется между заведомо некорректными попытками нечто обосновать наукоподобными средствами и здравым смыслом. Например, у кузнечика отрывают ноги, выпускают его на луг и потом утверждают, что глухие кузнечики не выживают в природе. Здесь налицо игнорирование целостности. Именно последняя ставится во главу угла постнауки, с которой более гармонизирует такое средство обоснования адапционистских гипотез, как здравый смысл. Видимо, именно здравый смысл и правдоподобные рассуждения являются допустимым способом изучения объектов, у которых отсутствуют одно-однозначные соответствия.

При этом наличие "порочных кругов" не является порочным, а превращается в способ последовательных итераций. Способом преодоления "порочности" круга является и историческое рассмотрение, которое, во-первых, не может быть доказуемым, а, во-вторых, будучи

---

<sup>10</sup> Показательно то, что русскоязычный поиск по этому термину в Интернете дает практически только психо-социальное его понимание.

показуемым всегда остается неоднозначным, множественным (принцип множественности исторических гипотез Т.Чемберлина – Мейен, 1989).

Такое положение дел требует разработки адекватной логики. Шагом на пути к этому является расширение разнообразия рассматриваемых причин – введение конечных или рефлексивных причин (Дворкин, 1983) позволяет расширить и класс адекватно описываемых объектов, а физическое понимание причинности оказывается лишь частным случаем. При этом происходит не просто восстановление аристотелевской концепции причинности, но и ее критическое переосмысление.

Все выше сказанное осмысленно лишь постольку, поскольку признается противопоставление организма и среды, когда изменения организма рассматриваются, как реакция на изменения внешней среды, то есть описываются в физикалистской схеме стимул-реакция. Развивая же последовательно биоцентристское понимание (Chebanov, 1988), надо отказаться от такого противопоставления и рассматривать организм и среду как гармоническое единство, все состояния которого одинаково гармоничны, а разрушение такой гармонии есть прекращение жизни (не случайно поэтому, что организмы в стадии особо глубокого покоя, когда для них безразлично состояние окружающей среды, невозможно отличить от мертвых - всхожие и невсхожие семена, прорастающие и непрорастающие споры, цисты). Правда, в рамках такого рассмотрения, в тех случаях, когда это адекватно изучаемому объекту не исключается и физикалистский подход. Так, анализируя расположение опорных элементов животных и растений методами сопромата, можно оценить степень приближения к оптимальной конструкции (ср. фитомеханику В.Ф.Раздорского). Однако, значение таких методов сомнительно, т.к. оптимальность конструкции удастся обосновать лишь после того, как она обнаружена в природе. Здесь возможно обоснование адапционистских гипотез (хотя и в несколько иной трактовке), но более общим является отсутствие такой возможности.

Применение таких подходов допустимо только тогда, когда они согласуются с чисто биологическими представлениями (например, в приведенном случае, с тем, что лучше организмы с наиболее совершенными механическими характеристиками). Но при этом понятие адаптивности конструкции подменяется представлением об ее оптимальности, которое сложилось в физике.

Наконец, следует отметить существование альтернативных к адапционистским представлений о целесообразности живого. Одним из них является мнение об эстетической целесообразности живого, отстаиваемое, в частности, А.А. Любищевым (Шорников, 1984). В этом случае особенности организмов рассматриваются в связи с поддержанием эстетической целостности, в частности элементов организма и окружающей среды, что особо отмечали В.В. Семенов-Тянь-Шанский (1919) и Л.С. Берг (1977). Смена живых организмов в палеонтологической летописи связывается при этом не с выживанием наиболее приспособленных, а со сменой стилей в геологической истории, причем организмы с невыраженным стилем (такие, как *Pecten*) могут существовать в течение многих геологических эпох.

Хотя сам А.А. Любищев рассматривал подобные представления в духе позитивной науки, лишь расширяя сферу и значимость применения эстетических критериев в науке, тем самым пытаясь на этой основе построить научно обоснованную эстетику (и не отрефлексировал этот взгляд как переход к новому способу понимания мира), такой взгляд, по существу, не укладывается в понимание природы в позитивной науке и может рассматриваться в кругу представлений постнауки. При этом не исключается и утилитаристская "оценка" организма, но она оказывается частной по сравнению с эстетической, дополняющей ее.

Об экстремальных условиях среды.

В представлениях об экстремальных условиях среды также можно проследить пласты, связанные с разным пониманием мира. Но прежде, чем перейти к их рассмотрению, надо сделать замечание о терминологии.

Термин "экстремальность" употребляется в нескольких смыслах. В математике под экстремальностью понимается крайнее значение функции. Это может быть и максимум, и минимум. Такое понимание экстремальности будем называть математическим. В биологии под экстремальностью понимается крайнее значение параметра условий существования и проявления некоторого эффекта, при переходе через которые жизнь или данный эффект становятся невозможными.

Эти два понимания не совпадают. Так, биологически оптимальные и биологически экстремальные условия будут математически экстремальными (если рассматриваются функции, описывающие соответствующие биологические зависимости). Пессимум, оптимум и максимум в физиологии также являются математическими экстремумами.

### Биологическая экстремальность и оптимальность.

Первое, что можно сказать о биологической экстремальности, - это то, что это не оптимальность. Но ясно ли, что такое оптимальность?

Под оптимальными процессами в физических науках понимают процессы, математически экстремальные в отношении фундаментальных для них лимитирующих характеристик (или обобщенных показателей этих характеристик), при которых протекание процесса наиболее устойчиво (в таких случаях принято говорить что подобный путь протекание процессов является аттрактором).

В качестве таких характеристик выступают фундаментальные физические переменные (энергия, энтропия), число которых невелико, причем исследуется их зависимость от небольшого числа параметров. При этом математический экстремум может быть найден довольно просто, а о соответствующих параметрах процесса говорят, как об оптимальных. В случае же биологических объектов протекание процесса определяется многими факторами, а адекватных характеристик процесса, как правило, просто не существует. Поэтому для определения биологически оптимальных условий обычно просто назначаются произвольные характеристики (причем не специфически биологические - масса, объем, длина), определяется их максимум при изменении одного-двух факторов, обычно также произвольно взятых.

Очевидно, что в этом случае оптимальные условия развития не определяются с помощью оптимальных критериев, а назначаются критерии, задающие оптимальность, понимаемую, как максимальность.

Несостоятельность позитивной науки здесь очевидна.

Прежде всего, весьма проблематично, что условия обитания можно описать через набор факторов. Скорее всего, требуется некоторое целостное описание обстановки.

Но, далее, если даже быть вынужденными давать факторное описание среды, что первое с чем придется столкнуться - это необходимость анализа многих факторов. Так, обнаруживается, что бактерии, погибающие при нормальном давлении или повышении температуры, выживают при той же температуре при повышении давления. Поэтому планируются многофакторные эксперименты и используется многофакторный анализ, который не нужен для центральных дисциплин физических наук, в которых многофакторность заменяется возможностью повторения эксперимента в воспроизводимых условиях. Но и на многофакторный анализ надежд мало, что показано в некоторых работах (Налимов, Голикова, 1981).

Даже согласившись, что некоторый комплекс условий является определяющим для организма, непонятно, какие критерии оптимальности надо использовать. Так, условия, оптимальные для размножения в данный момент, могут оказаться биологически экстремальными через некоторое время. Например, изъятие "хищника" из системы "хищник-жертва" создает

условия для максимального размножения "жертвы", что иногда трактуется как оптимальность, но это приводит к накоплению болезней среди "жертвы" и оборачивается для нее биологической экстремальностью. Аналогичная разнонаправленность действий факторов наблюдается при межуровневых взаимодействиях. Условия для максимального размножения клеток некоторого типа, которые могут интерпретироваться как оптимальные, оборачиваются для организма раком. Поэтому, видимо, разумнее говорить не об оптимальности, а об условиях гармоничности многоуровневой системы, то есть биоэстетический принцип оказывается более адекватным. Определить же таким образом биологически экстремальные условия, как не оптимальные, а точнее далеко отстающие от оптимальных, не удастся.

### Три понимания биологической экстремальности

По степени отражения специфичности живого можно выделить три понимания экстремальности.

*Видоспецифическое понимание экстремальности.* Суть этого понимания биологической экстремальности заключается в том, что экстремальными условиями для данного вида считаются значения параметров окружающей среды, которые приближаются к значениям, при которых существование данного вида невозможно. При этом ясно, что та температура, например, которая будет экстремальной для тропического вида, не будет таковой для бореального.

Существенным является то, что факторы могут оказывать кооперативное действие: при достижении экстремального значения еще одним фактором среда в целом может оказаться не экстремальной биологически (как в случае упоминавшегося влияния температуры и давления).

Кроме того, при суждении об экстремальности, как правило, организм не доводят до гибели, а о биологической экстремальности судят по другим факторам (уменьшение прироста, интенсивности обмена). Здесь явно проявляется как физикализм ("если другие организмы погибли при этих условиях, то и данные тоже должны погибнуть", то есть индивидуальными особенностями пренебрегают), так и антропоморфизм (суждения ведутся на основе уменьшения экстенсивных показателей) в понимании биологической экстремальности. При этом принимается, что оптимальными для организма являются условия максимального значения таких физикалистских характеристик, как скорости роста, обмена, увеличение численности. Но гонятся ли другие организмы, подобно человеку<sup>11</sup> за максимальными значениями таких параметров?

Судя по тому, что это часто приводит к противоречиям с другими тенденциями развития, ведет к разрушению и гибели, это не всегда так. Вместе с тем, это кладется в основу различий, которым придается большое значение. Так, различая теневыносливые и тенелюбивые растения, термоустойчивые и термофильные организмы, исходят из того, что те, кто "любит" такие условия, развиваются в них с более высокими значениями экстенсивных параметров, а те кто просто их переносит, имеют максимумы экстенсивных характеристик при иных значениях параметров. Но всегда ли правомерны такие построения? Так, в культурах синезеленых водорослей удавалось наблюдать относительное увеличение числа измененных и отмирающих клеток при так называемом интенсивном культивировании, когда экстенсивные характеристики имеют максимальное значение. Вместе с тем, ограниченность такого понимания ясна даже из того, что в самой человеческой деятельности представление об оптимальности как максимальном значении экстенсивных величин (богатства, знатности и пр.), оказыва-

---

<sup>11</sup> Причем не человеку вообще, а человеку послефеодальной эпохи, когда от него того потребовало машинное производство, т.е., строго говоря, речь здесь идет не столько об антропоморфизме, сколько о социо- или даже техноморфизме - см. S. Chebanov (1988).

ется ограниченным. Поэтому последовательное развитие видоспецифических характеристик биологической экстремальности возможно только при воссоздании специфического для вида универсума, отличного от физической среды, и от универсума человека, т.е. умвельта в понимании Икскюлля.<sup>12</sup> В этом универсуме будут столь же справедливы видоспецифические представления о биологической экстремальности, как антропоморфные для человека, но реконструкция этого универсума выходит за пределы задач позитивной науки.

*Антропоморфное понимание экстремальности.* Хотя при попытке самого поверхностного анализа видоспецифического понимания биологической экстремальности оказывается, что оно расплывается, тем не менее, многим ясно, что такое биологически экстремальные условия. Это – полярные льды и гейзеры, вечная мерзлота и ядерные реакторы, Мертвое море и очистные сооружения. Но и они заселены, и в них развиваются, порой богатые, флора и фауна. Правда, это редко бывают позвоночные и их сородичи. Как правило, это низшие организмы, часто прокариоты, из чего становится ясно, что подобное понимание экстремальных условий является антропоморфным, когда, следуя Протагору, человек выступает как мера вещей, в данном случае – биологически экстремальных условий. Не случайно поэтому трудно задать критерии биологической экстремальности, но легко перечислить экстремальные условия – то, что нам кажется неприятным, то и есть биологически экстремальные условия.

Пытаясь дать более строгое определение того, что данные условия именно биологически экстремальны, можно вводить количественные характеристики: видовое разнообразие, биологическую продуктивность и пр. Но это опять те же экстенсивные характеристики, которые значимы лишь при антропоморфном понимании мира. А, может быть, "гнаться" за количеством организмам ни к чему? Из всех организмов такой подход, пожалуй, наиболее адекватен только по отношению к эксплорентам<sup>13</sup>, к которым приложимы техно-антропоморфные представления о максимальных темпах. Иную "стратегию" избирают виоленты. Пациенты же идут принципиально иным путем. Не случайно, что к ним относятся очень далекие от человека по систематическому положению организмы - лишайники, сине-зеленые водоросли. Может быть, неудачи изучения этих организмов связаны именно с тем, что это принципиально не антропоморфные объекты и антропоморфистское представление принципиально не приложимо к ним, а для адекватного изучения таких объектов необходима разработкой особой, не антропоморфной методологии?

Так, сине-зеленые водоросли довольно чутко реагируют изменением морфологии на незначительные (с точки зрения человека) изменения среды и вроде бы должны при сильных взаимодействиях погибать, а вместо этого живут в гейзерах и на снегах, выживают вблизи эпицентров ядерных взрывов и в анаэробных условиях. В силу своей неантропоморфности и лишайники являются, по выражению К.А. Тимирязева, растениями-сфинксами. То же относится и к бактериям, живущим в ядерных реакторах. Но раз они принципиально иные, стоит ли говорить, что они живут в биологически экстремальных условиях?

Существенно, что за самим позитивно-научным различием эксплорент, виолент и пациент кроется антропоморфизм, т.к. для этого используется антропоморфное<sup>14</sup> понимание оптимальности как максимального значения экстенсивных характеристик и социальное представление о конкурентоспособности, которое, в принципе, может быть заменено, к примеру, представлением о гармоничности организма к разным сочетаниям других организмов.

---

<sup>12</sup> Эта проблема несколько иначе обсуждалась на Объединенной рабочей встрече "Биология и лингвистика" (Тарту, 1978 - см. Морозов, 1978). Одним из центральным для нее понятием стало представление А.П. Левича о негомонаидных тезаурусах. Наиболее интересные примеры негомонаидных тезаурусов были приведены Э.А. Зеликман на материале водных беспозвоночных. В настоящее время готовится публикация трудов Встречи.

<sup>13</sup> По Л.Г.Раменскому.

<sup>14</sup> Точнее, социоморфное, причем новоевропейского типа.

Таким образом, понимание биологической экстремальности как того, что необходимо человеку, оказывается не поддающимся выражению в таком виде, чтобы из рассмотрения было вынесено присутствие человека, как этого требует позитивная наука.

Правда, факт биологической экстремальности среды может устанавливаться эмпатически, как это делает, например, опытный садовник, когда чувствует, что с растением происходит что-то плохое, не умея рассказать, что именно. В зависимости от способностей человека, такое понимание будет в разной мере смешиваться с чисто антропоморфным, но для принципиально не антропоморфных объектов использование этого способа существенно усложняется. Невозможность же изложить представление о биологически экстремальных условиях специфически биологически показывает, что оно не удовлетворяет и основным принципам постнауки.

*Биосферное понимание экстремальности.* Подобное рассмотрение позволяет дать представление о биологической экстремальности, учитывая целостность взаимодействия организмов друг с другом в биомах. Правда, исходное и биогеохимии представление об условиях развития организмов характеризуется опять же экстенсивными антропоморфными величинами - массой, плотностью живого вещества, которые измеряются в неспецифических физических единицах. Тогда под биологически экстремальными понимаются такие условия, в которых концентрация живого вещества наименьшая. При этом учитывается только вещество, находящееся в теле организма, и тезис о единстве организма и среды также остается только лозунгом.

Если же исходить из представления об организме как единстве его тела и волны действий (Чебанов, 1977; Chebanov, in press), то биологически экстремальные условия можно определить как возникающие вблизи внутренней поверхности области, в которой могут присутствовать тела организмов и в которой ощутимо проявление действий организма т.е. наличие умвельта и физической среды. Естественно, что такая граница размыта. Так, могут колебаться глубины и высоты проникновения тел организмов в Земную кору и атмосферу. Верхней границей ощутимых проявлений действий организмов является озоновый пояс, возникший, по некоторым представлениям, в результате фотосинтеза растений. При такой трактовке биологически экстремальные условия характеризуются такими физическими параметрами умвельта, при переходе через которые разрушается гармония среды и организма – волна действия и порождаемый ею умвельт перестают существовать, оставляя после себя физическую среду, а тело приобретает резкую границу, что наблюдается не только в случае смерти, но и при инцистировании, образования спор, которые нельзя отличить от мертвых. При этом в биосфере образуются зоны безжизненности.

Таким образом, учение об адаптации вообще и об адаптации к так называемым экстремальным условиям в частности, явно не укладывается в картину мира позитивной науки, ориентированной на физику; в этом проявляется его нефизикализм<sup>15</sup>. Это учение оказывается очень расплывчатым. Попытка же изложить эти представления более строго на языке науки приводит к потере специфики живого, а пристальный анализ выявляет явно антропоморфные черты во многих деталях конструкции, которые крайне трудно преодолеть и осознать, в частности, из-за отсутствия неантропоморфной терминологии. Вместе с тем, в учениях об адаптациях проглядывают некоторые черты складывающейся постнауки (например, экспертное постижение адаптивной значимости). Поэтому есть все основания настойчиво искать новые способы постижения и описания условий существования живого.

## ЛИТЕРАТУРА

---

<sup>15</sup> К тому же, учение об адаптации широко используют и в психо-социальных дисциплинах и, тем самым, о его биоспецифичности говорить не приходится.

- Анохин П. К. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина, 1974. 446 с.
- Берг Л.С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. 388 с.
- Дворкин И.С. Рефлексивно-логический подход к учению о классификациях // Теория и методология биологических классификаций. М.: Наука, 1983. С. 127 –135.
- Еленкин А.А. Эволюция низших водорослей и теория эквивалентогенеза // Ботанические материалы Ин-та споровых растений Гл. бот. Сада СССР, 1926. Т.4. № 1 – 2.
- Любищев А.А. Проблема целесообразности // Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С.149 – 188.
- Мейен С.В. Олигомеризация и полимеризация в эволюции древнейших растений // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 75 – 77.
- Мейен С.В. О наиболее общих принципах исторических реконструкций в геологии // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1978. №11. С. 79 – 91.
- Мейен С.В. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М.: Наука, 1984. С. 7 – 32.
- Мейен С.В. Специфика историзма и логика познания прошлого в геологии // Мейен С.В. Введение в теорию стратиграфии. М.: Наука, 1989. С.170 – 186.
- Мейен С.В, Соколов Б.С., Шрейдер Ю.А. Классическая и неклассическая биология. Феномен Любищева. // Вестник АН СССР, 1977. № 10. С.112 – 124.
- Морозов А.. Самопознание симпозиума // Знание-сила, 1978. № 10. С. 39 –41.
- Налимов В.В., Голикова Т.И. Логические основания планирования эксперимента. М.: Металлургия, 1981. 151 с.
- Новое в зарубежной лингвистике. Вып.14 Проблемы и методы лексикографии. М.: Прогресс, 1983. 400 С.
- Оно С. Генетические механизмы прогрессивной эволюции. М.: Мир, 1973.
- Природа биологического познания. М.: Наука, 1991. 216 с.
- Семенов-Тянь-Шанский В.В. Свободная природа как великий живой музей, требующий неотложных мер ограждения // Природа. 1919. С. 199 – 202.
- Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Наука, 1974. 229 с.
- Фейерабенд П. Избранные труды по методологии науки. М.: Прогресс, 1986. 544 с.
- Чебанов С. Умвельт и аналог корпускулярно-волнового дуализма в биологии // Organismi teoogia. III teoreetilise biologia kevadkool. Puhtu 6-10 Mai. Puhtu, 1977. P.5 – 6 (рукопись).
- Чебанов С.В. Системный и комплексный подход к экономическим классификациям. Научно-практическая конференция “Экономика и совершенствование управления на базе системного подхода”. Волгоградский дом техники НТО: Волгоград, 1983а. С. 98 – 101.
- Чебанов С.В. Единство теоретизирования о способах упорядочивания // Теория и методология биологических классификаций. М.: Наука, 1983б. С. 18 – 28.
- Чебанов С.В. Комплексность в биостратиграфии. Системный подход в геологии (Теоретические и прикладные аспекты). Часть 1. Московский институт нефти и газа им. И.М. Губкина. АН СССР, М., 1986. С. 84 – 86.
- Чебанов С.В. Концепция рефрена // Палеофлористика и стратиграфия фанерозоя. М.: Геологический институт АН СССР, 1989. С. 120 – 122.
- Чебанов С.В., Г.Я.Мартыненко. Семиотика описательных текстов (Типологический аспект). СПбГУ: СПб. 1999. 424 с.
- Шорников Б.С. О некоторых проблемах эволюции и математической биологии (по материалам обсуждения в МОИП) // Системность и эволюция. М.: Наука, 1984. С. 82 – 91.
- Шрейдер Ю.А. Многоуровневость и системность реальности, изучаемой наукой // Системность и эволюция. М.: Наука, 1984. С.69 – 82.
- Щедровицкий Г.П. Избранные труды. М.: Школа Культурной Политики, 1995. 800 с.

- Chebanov S.V. Theoretical biology in biocentrism. Lectures in Theoretical Biology. Tallinn: Valgus. 1988. P. 159 – 167.
- Chebanov S.V. Umwelt as life world of living being. // *Semiotica (Indiana)*, 2001. Vol. 128 (in press).
- Meyen S.V. Plant morphology in its nomothetical aspects. // *Bot.Rev.*, 1973. Vol.39. P.205 – 260. *Semiotica* vol. 128 (Indiana). 2001 (in press).
- Stent, G. S. Coming of the Golden Age; a view of the end of progress. New York: Garden City, 1969. 146 p.
- Uexküll von J. Umwelt und Innenwelt der Tiere. Berlin: Springer. 1909. 262 S.

## РЕЗЮМЕ

В настоящее время в биологии сосуществуют три картины мира - антропоморфно-натурфилософская (донаучная), картины мира позитивной науки и постнауки. Принцип адаптивности по-разному оценивается в каждой из них, но приходит он в биологию из антропоморфно-натурфилософской картины. В позитивной науке основной трудностью использования принципа адаптивности является отсутствие представлений о способах обоснования того, что данная функция или структура имеет адаптивное значение. При этом суждения об адаптивном значении делаются на основании здравого смысла или исторических реконструкций. Но оба эти источника ненадежны и не удовлетворяют критериям позитивного знания. Тем не менее, у биологов нет других источников и обращение к ним формирует особый тип знания, в котором можно усмотреть зарождение постнауки. Такое положение дел требует уточнения термина “адаптация”, причем можно выделить 4 разных его смысла. Еще более осложняет ситуацию представление о преадаптациях. Альтернативой представления об адаптации может быть представление о гармонии тела организма и его умвельта (в понимании Я. фон Икскулья). Использование понятие экстремальности требует различения в нем физико-математического и биологического понимания. Развитие биологического понимания возможно тремя способами - через видоспецифическое понимание экстремальности, основанное на реконструкции умвельта соответствующего вида, антропоморфное понимание, при котором экстремальные условия задаются списком как те, которые не подходят человеку определенной культуры, и биосферное понимание, основанное на представлении о приближении живого организма к той границе, за которой он становится неживым и превращается в мертвое тело. Несмотря на все сложности использования представление об адаптациях для отображения специфики живого, оно может превратить определенные разделы биологии в построения постнауки.

## SUMMARY

Three world views (anthropomorphic-naturphilosophic (prescientific) one, world view of the positive science, and that of postscience) coexist now in biology. The adaptivity principle in biology was arised from the anthropomorphic-naturphilosophic view, that is estimated differently in each of those conceptions. The basic difficulty of the adaptivity principle use in positive science is absence of ideas about ways to furnish evidence that the given function or structure has an adaptive importance. Thus, the judgements about adaptive importance are usually done on the basis of common sense or historical reconstruction. Both of these sources, however, are unreliable and do not satisfy to criteria of positive knowledge. Nevertheless, the biologists do not have other sources, and the reference to them forms the special type of knowledge, where it is possible to see the origin of postscience. Such situation requires specification of the term "adaptation", in which it is possible to distinguish its four different senses. Additional complications are connected with the idea of preadaptation. Suggestions about harmony of an organism body and its *Umwelt* (in J.von Uexküll's sense) can be regarded as an alternative to adaptationism. The concept of extremeness requires us to distinct both mathematical (physical) and biological aspects of its understanding. Development of biological understanding is possible by three ways: 1) as species-specific aspect of extremenesses based on the *Umwelt* reconstructions for the appropriate species, 2) anthropomorphic aspect (extremal conditions are set by listing of those that are not acceptable for people of certain culture), and 3) biospheric understanding based on idea about approaching of alive organism to that border, behind which it becomes lifeless and turns to a dead body. Despite of all the difficulties concerning use of the adaptation concept for reflection on specificity of the live organisms, that idea can influence on transformation of certain fields of biology into the postscientific constructions.

# Проблема гомологизации предлиста и семядоли

***В.В. Чуб***

Московский государственный университет, Биологический факультет, кафедра физиологии растений, 119899 Москва, Воробьевы Горы. E-mail: [choob@ru.ru](mailto:choob@ru.ru) & [choob@1.plantphys.bio.msu.ru](mailto:choob@1.plantphys.bio.msu.ru)

## On problem of homologization of prophylls and cotyledons

*V.V. Choob*

Department of Plant Physiology, Biological Faculty, Moscow State University.  
Vorobyovy gory, 117899 Moscow, Russia. E-mail: [choob@ru.ru](mailto:choob@ru.ru) & [choob@1.plantphys.bio.msu.ru](mailto:choob@1.plantphys.bio.msu.ru)

Идея о том, что боковые оси побеговой системы гомологичны главной оси, существует достаточно давно. Для того, чтобы указать на возможную гомологию одного или двух первых листьев в листовой серии бокового побега и семядолей, Turpin в начале XIX в. ввел понятие предлиста (цит. по Tomlinson, 1970). Действительно, у большинства однодольных растений имеется единственный адоссирированный предлист, тогда как у большинства двудольных предлистьев два, причем они расположены в трансверзальной плоскости. Часто предлистья резко отличаются по габитусу от остальных листьев бокового побега.

Понятие предлиста (Vorblatt) широко использовали немецкие морфологи. Так, А. Эйхлером был собран богатый материал, показывающий, что число предлистьев не всегда коррелирует с систематическим положением объекта. В качестве исключения А.W. Eichler (1875) приводит *Ranunculus lingua* L. (двудольное), для которого характерен единственный адоссирированный предлист. Как пример однодольных с двумя предлистьями он ошибочно приводил представителей сем. Amaryllidaceae, у которых имеются две брактей. В то время понятие предлиста не помогало выяснению структуры побеговой системы. А. Эйхлер считал, что по структуре побеговой системы легко указать предлист (предлистья), но редко по положению предлистьев восстанавливал структуру побеговой системы (принципиальная возможность такого подхода показана в работах В.В. Чуба и А.Д. Кожевниковой (1999) и V.V. Choob (1999)).

Детальная проработка понятия "предлист" была предпринята К. Goebel (1923) и его ученицей Е. Ruther (1918), в работах которых особенное внимание было уделено предлисту однодольных. В начале XX в. была высказана идея об эволюции предлиста однодольных путем слияния в один филлом двух предлистьев двудольных. Эта гипотеза была призвана объяснить два наблюдения: а) двузубчатую форму апекса и б) адоссирированное положение предлиста однодольных. Из этого предположения (если считать гомологичными предлистья и семядольные листья) следовало, что однодольные – более молодая эволюционная группа, единственная семядоля которых возникла как результат срастания двух семядолей у анцестральной формы (Скворцов, Костина, 1994).

Более тщательные наблюдения E. Ruther (1918) показали, что предлист у однодольных не всегда имеет двузубчатую структуру и может быть расположен под различными углами по отношению к кроющему листу и главной оси. Так, было показано, что предлист может быть сходным по внешним признакам с другими листьями в листовых сериях. Для классификации предлистьев по физиономическим признакам E. Ruther использует термины "Niederblattvorblatt" (cataphyll), "Laubblattvorblatt" (photophyll) и "Hochblattvorblatt" (bracteophyll). Оказалось, что отличие предлиста от остальных листьев по габитусу не существенно. Ruther приводит случаи трансверзального (Commelinaceae) и даже абаксиального (*Toffeldia*) расположения первого листа на боковой оси. Как доказательство происхождения предлиста от двух филломов E. Ruther находит два побега, развивающиеся в пазухе предлиста (некоторые Gramineae).

В последующем P. Tomlinson (1970) подвергает заслуженной критике понятие "предлист". Если предлистья могут быть по форме сходными с остальными листьями, а их положение также варьирует, то нет смысла выделять первые один или два листа из листовой серии бокового побега. P. Tomlinson предлагал совсем отказаться от понятия "предлист".

В то же самое время положение первых листьев все чаще используют как инструмент изучения взаимоотношения осей разного порядка в сложных случаях. (Например, когда междоузлия укорочены и нет возможности анатомически проследить ход пучков проводящей системы и реконструировать по ним пространственные отношения между осями в побеговой системе, или когда главную и боковую ось трудно различить по другим признакам). Понятие "предлист" разрабатывают немецкие морфологи – В. Тролль (Troll, 1954) и его школа. Термин оказывается прочно прижившимся и практичным, хотя теоретические посылки для его выделения так и остались недостаточно проработанными. Вплоть до последнего времени предлист так и продолжают считать гомологом семядоли, а гипотетическим построением с его участием придают большое эволюционное значение.

Гипотеза о происхождении предлиста у однодольных путем срастания двух филломов (Скворцов, Костина, 1994) не выдерживает критики. Случаи развития двух побегов в пазухе предлиста у однодольных действительно можно наблюдать. Автору удалось наблюдать до семи (!) боковых почек в пазухе предлиста у *Zephyranthes candida* (Lindl.) Herb. (Однодольные вообще склонны образовывать коллатеральные побеги). Если признать валидным этот аргумент, то придется признать, что каждый лист *Allium sativum* L. в процессе эволюции возник путем срастания от 3 до 8 (возможно, большего числа) листьев.

Было замечено, что у Commelinaceae двузубчатая структура апекса может коррелировать с типом возобновления побегов (Чуб, Мавродиев, 2001 - в печати). Так, при внутривлагалищном возобновлении предлист двузубчатый и двукилевой. При вневлагалищном возобновлении кили и зубцы отсутствуют. Однако при экспериментальном вмешательстве (когда вневлагалищный побег вынужден развиваться внутри влагалища листа), предлист приобретает двукилеватую двузубчатую форму. Вероятно, специфические особенности предлиста у однодольных продиктованы влиянием главной оси, к которой предлист обращен дорзальной стороной. Именно поэтому кили и зубцы всегда указывают на главную ось, а положение боковой почки – достаточно изменчивый признак.

Для многих семейств положение первых листьев на боковом побеге оказывается достаточно консервативным признаком. Исключением является приведенный А. Эйхлером пример *Ranunculus lingua* (к которому можно добавить другие лютики с цельными листьями - *R.*

*flammula* L., *R. amplexicaulis* L. и др.). Единственный адоссированный предлист характерен только для побегов, образующихся в базальной части главной оси. В области соцветия у них первые два листа расположены в трансверзальной плоскости (как и у видов с глубоко рассеченными листьями). Предлист в нижней части несет два кия, столь свойственные "однодольному" предлисту. Показательно поведение предлистьев, которые принадлежат боковым побегам в зоне между соцветием и базальной частью. Предлист постепенно отклоняется от адоссированного положения, угол между ним и медианой кроющего листа стремится к 90°. По мере этого отклонения два кия пропадают. Таким образом, форма предлиста напрямую зависит от относительного расположения предлиста и главной оси. Два кия возникают там, где предлист прижат к главной оси на ранних этапах формирования. В некоторых случаях предлист может глубоко расщепляться на две лопасти, как это происходит у *Haemanthus albiflos* Jacq. (Irmisch, 1860; Асатрян, 1993) или у *Ungernia* (Muller-Doblies & Muller-Doblies, 1978)

Отметим, что у цельнолистных видов лютиков имеются две семядоли, тогда как предлист в нижней части побеговой системы один. Гомологизация семядолей и единственного предлиста оказывается необоснованной. Ясно видно, что характерное трансверзальное положение достигается постепенным поворотом первого листа, а второй предлист в верхней части побеговой системы всегда гомологичен второму филлому (происходит укорочение междуузлия между первым и вторым листом листовой серии).

Если предлист не является гомологом семядоли (как это предполагал Turpin и другие авторы), то стоит ли первый лист выделять из всей листовой серии? В каком-то смысле положение первых одного или двух листьев уникально: под ними нет еще ни одного узла. В этом смысле употребление термина "гипоподий" (как и обозначающего аналогичный участок главной оси термина "гипокотиль") вполне оправдано. Однако при рассмотрении семядолей и предлистьев позиционный критерий гомологии будет явно нарушен. Для семядолей нельзя указать органы, гомологичные кроющему листу и оси предыдущего порядка, которые оказывают столь сильное влияние на форму и положение предлистьев. Термину "предлист" необходимо придать иное значение, отличное от исходного. Эта мысль была высказана еще И.Г. Серебряковым (1952). Предлистья – своеобразное начало координат, с которого начинается филлотаксис боковой оси. Для каждого таксона имеются свои особенности установления филлотаксиса на боковых осях, в той или иной мере консервативные. Изучая расположение и особенности предлистьев, мы на самом деле изучаем процесс становления листовых спиралей и принципы, лежащие в его основе. Семядоли также являются "началом координат", с них начинается филлотаксис главной оси. Принципы, по которым устанавливается филлотаксис у главной и боковых осей в большинстве случаев совпадают, но они могут и отличаться друг от друга, как мы это видели на примере цельнолистных лютиков.

Таким образом, хотя семядоли и предлистья нельзя считать гомологичными, они выполняют одну и ту же функцию – иницируют разметку листовой спирали будущей оси. Эта особенность придает черты сходства семядольным листьям и предлистьям.

## ЛИТЕРАТУРА

Асатрян М.Я. Низовые чешуи в луковицах некоторых представителей семейства *Amaryllidaceae* // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 3. С. 52 – 57.

- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391с.
- Скворцов А.К., Костина М.В. О морфологии и гомологиях профиллов // Систематика и эволюция злаков. Материалы международного совещания 13 – 17.IX.1994. Краснодар. 1994. С. 72 – 77.
- Чуб В.В., Кожевникова А.Д. Сравнительный анализ моноподиальной и симподиальной моделей возобновления луковицы у *Galanthus* L. // Известия РАН, сер. биол. 1999. № 3. С. 294 – 320.
- Чуб В.В., Мавродиев Е.В. Морфологические особенности листовых серий Commelinaceae в связи с вопросом о числе и гомологии профиллов однодольных// Бот. журнал. 2001 – в печати.
- Choob V.V. Phantom leaves: a new look to the old problem of branching in *Galanthus* (Amaryllidaceae)// Syst.Geogr.Plant.1999. V. 68. P. 67 – 72.
- Eichler A.W. Blutendiagramme. Leipzig. 1875. 347 S.
- Goebel K. Vorblätter // Organographie der Pflanzen. Jena: Gustav Fisher. 1923. Bd. 3. S. 391 – 393.
- Irmisch T. Beitrage zur Morphologie der Amaryllideen. Berlin. 1870. 76 S.
- Muller-Doblies D., Muller-Doblies U. Zum Bauplan von *Ungernia*, der einzigen endemischen Amaryllidaceen-Gattung Zentralasiens// Bot. Jahrb.Syst. 1978. Bd. 99, Hf. 11. S. 665 – 682.
- Ruther E. Ueber Vorblattbildung bei Monocotyledonen //Flora. 1918. Bd 110. S. 193 – 261.
- Tomlinson P.B. Monocotyledons – towards an understanding of their morphology and anatomy// Preston R.D. (Ed.) Advances in Botanical Research. 1970. V. III. P.208 – 290.
- Troll W. Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie. Teil I. Der vegetative Aufbau. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1954. 258 S.

## РЕЗЮМЕ

Понятие "предлист" было введено для обозначения первых одного или нескольких филломов на боковой оси. Изначально предлистья считали гомологами семядолей, их часто использовали для филогенетических построений. Наибольший вклад в разработку этого понятия внесли немецкие исследователи. Положение предлистьев обычно консервативно (по крайней мере в рамках семейства). Предлистья занимают вполне определенное положение относительно главной оси и кроющего листа, что позволяет использовать их расположение для реконструкции структуры побеговой системы в сложных случаях. Однако у ряда объектов нам удалось наблюдать непостоянство в расположении первого листа на боковом побеге. Предлистья и семядоли не вполне удовлетворяют позиционному критерию гомологии, но имеют общее свойство – с них начинается листовая серия оси. Это позволяет использовать предлистья и семядоли как своеобразное "начало координат", поскольку растение использует эти филломы для разметки листовой спирали. Необходимо подчеркнуть функциональное сходство семядолей и предлистьев, но нельзя придавать ему филогенетическое значение.

## SUMMARY

"Prophyll" is a term, invented for the first one or two phyllomes of any lateral axis. Initially the prophylls were considered as homologues of cotyledons, thus prophylls were often used for phylogenetic speculations. German botanists have contributed greatly to the problem of prophyll. The placement of prophylls is conservative (at least in families of Angiosperms). They have a certain position relatively to the mother shoot and to the subtending leaf. Correspondingly, the prophyll characters may be applied to reconstruction of the shoot

system relations in some ambiguous cases. Despite of the position conservatism, we have found the variability in the prophyll placements along the shoots of some *Ranunculus* species. According to our opinion, prophylls and cotyledons fail the positional criterion of homology, but they have a common character – they are the beginners of the leaf series of the shoot. Consequently, the prophylls and the cotyledons may be considered as the initial point for the phyllotaxy. Plants use these phyllomes for the formation of the spatial pattern for the leaf helix. It is important to stress, that the prophylls and the cotyledons have the functional similarity, but it could not be regarded as a phylogenetic similarity.

# Архитектурные модели крестоцветных (Brassicaceae) флоры Алтая

А.Л. Эбель

Томский государственный университет. 634050 Томск, пр. Ленина 36.

E-mail: alex@ecos.tsu.ru

## Architectural models within Brassicaceae of Altai flora

A.L. Ebel

Tomsk State University. Lenina pr. 36, 634050 Tomsk, Russia. E-mail: alex@ecos.tsu.ru

Архитектурная модель понимается как стратегия (программа) роста растения, проявляющаяся в комбинации отдельных морфологических признаков (Hallé, 1975; Hallé & Oldeman, 1970) - одновременно - результат такого роста: процесс и итог реализации генотипа в соответствующей морфологической конструкции особи (Марков, 1989). При изучении биоморфологических особенностей крестоцветных Алтая нами было проведено исследование путей формирования побеговой системы взрослого растения. Таким образом были выделены четыре основных типа архитектурных моделей с несколькими вариантами. За основу при этом было взято соотношение укороченных (розеточных) и удлиненных побегов.

1. Безрозеточный тип. Розеточная стадия отсутствует: все побеги (в том числе - главный) являются удлиненными, равномерно олиственными, заканчивающимися терминальным соцветием. У некоторых видов вначале образуется небольшая розетка, но очень скоро растягивается.

Безрозеточные яровые однолетники: с базитонным ветвлением (*Alyssum desertorum* Stapf., *Meniocus linifolius* (Steph.) DC.), с акро- и мезотонным ветвлением (*Erysimum cheiranthoides* L., *Tauscheria lasiocarpa* Fisch. ex DC.); безрозеточные многолетники с подземными почками возобновления (*Lepidium amplexicaule* Willd., *L. cordatum* Willd. ex DC., *Sisymbrium junceum* Vieb. и др.).

2. Полурозеточный тип. Хорошо выражена розеточная стадия развития побега; удлиненная дистальная часть побега олиствена. К этому типу относится большинство двулетников (малолетников) и озимых однолетников (одноосная модель). Среди них выделяются две группы видов: гомобластные, у которых форма листьев вдоль побега не меняется или меняется незначительно (*Isatis costata* C.A. Mey., *Erucastrum armoracioides* (Czern. ex Turcz.) Cruchet, *Thlaspi arvense* L.), гетеробластные - со значительным изменением формы листьев вдоль побега (*Lepidium rudemale* L., некоторые формы *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.). Генеративный побег может быть равномерно олиствен (*Draba cana* Rydb., *Sisymbrium loeselii* L.); либо же листья преобладают в его средней части (*Erysimum hieracifolium* L., *Thellungiella salsuginea* (Pall.) O.E. Schulz и др.; розеточные листья отмирают после развития генеративного побега) или в нижней его половине (в розетке и в нижней части стебля: *Draba turczaninowii* Pohle & N. Busch, *Neotorularia humilis* (C.A. Mey.) Hedge & J. Léonard, *Pachyneurum grandiflorum* (C.A. Mey.) Bunge).

К полурозеточным растениям отнесен также ряд многолетников (стержнекорневых или каудексовых), генеративные побеги которых в своем развитии проходят через розеточную стадию (*Arabis rupicola* Kryl., *Draba altaica* (C.A. Mey.) Bunge, *D. turczaninowii* и др.). При этом из нижних почек "материнской" розетки еще до вступления особи в генеративный период образуются "дочерние" розетки, иногда - многочисленные (многоосная модель). Это растения дерновинные (*Draba turczaninowii*) и подушковидные (некоторые формы *Draba fladnizensis* Wulf.). Иногда наблюдается переход от полурозеточного двулетника (одноосная модель) к дерновинному многолетнику (многоосная модель). Это хорошо выражено у высоко-

горных форм *Draba cana*, у которых в результате ветвления главной розетки образуется рыхлодерновинная форма. К этому типу относятся также немногочисленные корневищные многолетники (*Cardamine macrophylla* Willd., *Macropodium nivale* (Pall.) R. Br. и др.). Основная масса листьев у полурозеточных многолетников располагается в нижней части стеблей. Реже листья сосредоточены в верхней половине стебля (*Dentaria*, *Cardamine trifida* (Poir.) V.M.G. Jones); при этом листья немногочисленные (3-4) и очень крупные; розеточные листья отмирают на зиму (*Dentaria*) либо преобразуются в специализированные запасающие органы (*Cardamine trifida*).

3. Розеточный тип. Побеги с базальной розеткой вегетативных листьев и безлистной цветочной “стрелкой”, граница между вегетативной и генеративной частями побега резко выражена: однолетник *Subularia aquatica* L., многолетники: дерновинные (*Cardamine bellidifolia* L., *Draba ochroleuca* Bunge), подушковидные (*D. oreades* Schrenk).

4. Ложнорозеточный тип. В отличие от безрозеточных многолетников, растения имеют надземные почки возобновления. У этих многолетников развивается плагиотропный удлиненный главный побег, иногда уже на первом году жизни ветвящийся. К концу вегетационного периода длина образующихся междоузлий уменьшается, и на конце травянистого плагиотропного побега фактически образуется розетка листьев (*Draba sibirica* (Pall.) Thell., *Stevenia incarnata* (Pall. ex DC.) R. Kam.). У видов, обитающих на подвижных субстратах (каменистых осыпях и т.д.), вегетативный побег в результате непрерывного погребения становится эпигеогенным корневищем, но также с розеткой листьев на верхушке (*Chorispora bungeana* Fisch. & C.A. Mey., *Leiospora exscapa* (C.A. Mey.) Dvořák, *Smelowskia calycina* (Steph.) C.A. Mey.). После перезимовки из верхушки этой “розетки” формируется генеративный побег, либо розетка удлинится, вегетирует еще один сезон (с образованием новой розетки в конце лета) и лишь на третий год зацветает. При этом граница между вегетативной и генеративной частями побега у ложнорозеточных растений выражена иногда очень резко. У *Draba sibirica* при переходе побега к генеративной стадии меняется даже характер опушения. Так, вегетативные побеги этого вида покрыты мальпигиевыми волосками с примесью 3- и 4-раздельных, а безлистные генеративные побеги (“цветочные стрелки”) в нижней части опушены простыми отстоящими волосками. В литературе обычно неверно указывается, что у *Draba sibirica* “цветоносные стебли выходят из побегов сбоку”. Как показывают исследования онтогенеза, генеративные побеги у этого вида прямостоячие, но после зацветания начинается интенсивный рост вегетативных боковых побегов (из пазух верхних листьев), происходит перевершинивание и создается впечатление, что цветонос отходит сбоку. У *Chorispora bungeana* и *Leiospora exscapa* генеративные побеги представляют собой очень короткие верхушечные цветоносы, которые выглядят как одиночные цветки на длинных цветоножках, выходящих из пазух листьев “розетки”. К этому же типу относятся также виды с древеснеющими побегами - кустарнички (*Alyssum lenense* Adams, *A. obovatum* (C.A. Mey.) Turcz.).

# Некоторые особенности преобразования генеративных структур в псевдоциклах у представителей близкородственных семейств *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae*

*Т.А. Федорова*

Московский Государственный университет, Биологический факультет, кафедра высших растений. 117899 Москва, Воробьевы горы.

E-mail: fedor@herba.msu.ru

## Some pseudocyclic transformations of synflorescences in closely allied families *Amaranthaceae* and *Chenopodiaceae*

*T.A. Feodorova*

Department of Higher Plants, Biological Faculty, Moscow State University.

Vorobyovy gory, 117899 Moscow, Russia. E-mail: fedor@herba.msu.ru

Наличие псевдоциклических рядов преобразования генеративных побегов находит все большее подтверждение по мере изучения структуры цветоносных побегов у большинства видов какого-либо таксона. Тот магистральный путь преобразований соцветий от одного псевдоцикла до другого, который предложили французские морфологи (Maresquellé, 1964, 1970, 1971; Maresquellé & Sell, 1965), не всегда, однако, оказывается столь прямым: переходные формы и принципы преобразования соцветий в действительности значительно более разнообразны.

Представители семейств *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae* характеризуются сходными направлениями преобразований генеративных структур. Для некоторых родов семейства *Chenopodiaceae*, например, рода *Chenopodium*, характерно преобразование генеративных структур в рамках первого псевдоцикла от моно- к полителической синфлоресценции, в результате которого возникает самый распространенный тип флоральной единицы (ФЕ) в этом семействе - тирс, где частные соцветия (ЧС) - цимы разнообразной структуры. У некоторых видов (*Ch. ambrosioides* L.) наблюдается усечение терминальной ФЕ, которое можно трактовать как переход ко второму псевдоциклу. Для многих родов этих семейств переход ко второму псевдоциклу сопряжён с переходом к двудомности. Остановимся подробнее на этих преобразованиях.

В пределах рода *Amaranthus* (все виды которого, естественно, пока не изучены) прослеживается следующий сравнительно-морфологический ряд преобразований ФЕ и ЧС:

1. ФЕ – открытые, фрондозные, малочленные, с более или менее удлиненными междуузлиями тирсы, ЧС – малочленные дихазии, переходящие в монохазии с эпи- и гипоподиями, паракладии базальные.
2. ФЕ – фрондулезные малочленные, с укороченными, но выраженными междуузлиями дихазии из монохазиев с укороченными эпи- и гипоподиями.
3. ФЕ – брактеозные, многочленные, с укороченными, но выраженными междуузлиями тирсы, ЧС – дихазии, переходящие в монохазии с укороченными эпи- и гипоподиями, может быть выражена зона обогащения, включающая небольшое число паракладиев – брактеозных тирсов.
4. ФЕ – брактеозные, многочленные, с укороченными междуузлиями тирсы, ЧС – многочленные дихазии, переходящие в монохазии с укороченными эпи- и гипоподиями, зона обогащения включает многочисленные паракладии – брактеозные тирсы в пазухах брактей и зеленых листьев, ниже располагается зона торможения.

5. ФЕ – брактеозные, малочленные тирсы, дистальная часть терминальной ФЕ состоит из мужских частных соцветий, проксимальная из женских, ЧС – малочленные, трех-восьмицветковые дихазии, наблюдается редукция (усечение) мужской дистальной части терминальной ФЕ.
6. Двудомные растения, мужские с ФЕ - многочисленными брактеозными тирсами из ЧС – малочленных дихазиев, женские с редуцированной терминальной ФЕ и пазушными колосьями. Такая группировка пазушных колосьев представляет собой новую ФЕ, встречающуюся только у двудомных видов *Amaranthus*.

Таким образом, переход к новой ФЕ не сопровождается ее усложнением в структурном отношении, наоборот, происходит обеднение – тирсы состоят из трех-пятицветковых дихазиев или одиночных цветков (и тогда это – настоящие колосья). Эти процессы жестко скоррелированы с редукцией околоцветника у женских цветков и разрастанием двух прицветничков, берущих на себя функции защиты, ассимиляции и распространения плодов. Естественно, в пазухах таких прицветничков развитие цветков затруднено. Не вызывает сомнения, что переход к двудомности в результате усечения мужской терминальной ФЕ, даже если он сопровождается кажущейся редукцией в количественном отношении новой ФЕ, тем не менее является прогрессивным шагом.

Сходным образом, но несколько оригинальней происходит переход к двудомности у представителей семейства *Chenopodiaceae*. В роде *Atriplex* (Кондорская, 1984) в секциях *Atriplex* и *Teutliopsis* дихазии состоят из мужских цветков, а женские развиваются как дополнительные к ним, наряду с этим имеется плотный многоцветковый терминальный тирс и параклады, состоящие только из мужских цветков и полностью отмирающие после цветения. Но уже у некоторых видов секций *Sclerocalymma* и *Obione* пестичные цветки с околоцветником совсем отсутствуют, они не образуют дихазиев, отчетливой разграничены мужская и женская зоны, до 70% семян развивается именно в женской зоне, дополнительные женские цветки в мужской зоне часто недоразвиваются.

Еще дальше идет дифференциация на мужскую и женскую зоны в ФЕ у представителей рода *Axyris*. Дистальная зона состоит только из мужских дихазиев, а проксимальная - только из женских. Часто женская зона полностью редуцируется, а под терминальной ФЕ (тирсом из мужских цветков) располагаются крупные параклады, состоящие из мужской и женской зон.

Терминальная флоральная единица *Ceratoides* Gagnebin (*Eurotia* Adans.) – почти безлистный тирс из дихазиев с мужскими цветками, редко с одиночными женскими цветками в проксимальной части, ниже располагается зона паракладиев, состоящих из трех-восьмицветковых женских колосьев, могущих заканчиваться одним-тремя мужскими цветками и лежащих в пазухах зеленых листьев. При определенных условиях, например, при обильном увлажнении, резко сокращается или совсем не развивается мужская зона соцветия, т.е. усечение терминальной ФЕ происходит на более ранней стадии онтогенеза, а не после опережающего ее зацветания. Новая ФЕ будет представлять собой фрондозный двойной женский колос. Наследственно закрепленную терминальную ФЕ – двойной колос имеют женские особи двудомных представителей *Spinacia*.

Рассмотрев вышеназванные примеры, можно сделать следующие предварительные выводы. Переход ко второму псевдоциклу у представителей семейств *Amaranthaceae* и *Chenopodiaceae* происходит в результате редукции (усечения) мужской зоны терминальной ФЕ или всей ФЕ. Возникновение новой ФЕ не сопровождается повышением ее структурной сложности; наоборот, наблюдается количественное упрощение структуры. Возникающая в результате этих процессов двудомность является, однако, несомненно прогрессивным признаком. Редукцию околоцветника, числа цветков в дихазиях мужской зоны ФЕ (в результате чего возникает колос) и целиком терминальной ФЕ следует рассматривать как “результат перестройки сложных корреляционных взаимодействий, управляющих морфогенезом синфлоресценции в целом или отдельных ее элементов” в частности (Кузнецова, 1998).



## **Типы осевых и периферических тканей листа: их экологические и эволюционные ряды**

***Ю.В. Гамалей***

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 193376 Санкт-Петербург, ул. Проф. Попова  
2. E-mail: [gamalei@JG2205.spb.edu](mailto:gamalei@JG2205.spb.edu)

### **Types of the axial and peripheral tissues of the leaf: their ecological and evolutionary series**

*Yu.V. Gamalei*

V.L. Komarov Botanical Institute RAS. 2, Prof. Popov str., 197376 St. Petersburg, Russia. E-mail:  
[gamalei@JG2205.spb.edu](mailto:gamalei@JG2205.spb.edu)

### **МЕТОДОЛОГИЯ СРАВНИТЕЛЬНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ ТКАНЕЙ ЛИСТА**

Открытый рост растений предполагает непрерывность в онтогенезе осевых, паренхимных и покровных тканей, развивающихся по тому или иному морфотипу и в том или ином ритмотипе. По мере развития происходит смена функционирующих слоев осей так, что новые слои оказываются лежащими на поверхности старых, в той или иной степени деградированных и отмерших. Она сопровождается полным обновлением соответствующих им по времени образования и функционирования серий латеральных органов - листьев и корней. Несмотря на то, что латеральные органы сбрасываются и обновляются полностью, а из осевых тканей часть облитерируется, общая схема продольного развития циклично наращиваемого тела растения часто склоняет ботаников проводить параллели между высшими растениями и колониальными организмами, отдавая, конечно, отчет и в большей сложности и в продвинутой многоклеточных растений. Одновременно возникает образ продольной единицы развития растений, сложенной комплексом осевых (проводящих), и периферических относительно осевых (паренхимных и покровных) тканей.

Идея выделения в составе многоклеточных организмов центра и периферии, различающихся темпами эволюции, - одна из ведущих в структурной ботанике и зоологии. Начиная с конца 18 века, такое деление рассматривалось в качестве исходной, самой общей гистологической классификации тела высших растений. В результате уже к середине 19 века сложились четкие определения стели и коры, проводящего цилиндра и паренхимы, осевых тканей и паренхимной периферии, чьи различия составляют основу современной гистологии растений. На этой же основе было сформулировано понятие "морфологического типа" у растений. Аналогичное выделение внутренних и внешних тканей в теле животных возникло в связи с развитием сравнительных морфологических и физиологических исследований, направленных на решение проблем их экологии и эволюции. Проводниками таких взглядов были многие палеонтологи. Судя по трудам А.Н.Северцова (1939), А.Л.Тахтаджяна (1954, 1998), А.А.Любищева (1973), С.В.Мейена (1987), А.С.Раутиана (1988), перспективность разработки этих идей на современном этапе отнюдь не утрачена, скорее, наоборот, она нарастает в свете новых сравнительных данных и новых эволюционных идей.

В трудах этих авторов, их предшественников и последователей, приводится множество примеров асинхронной эволюции центра и периферии. Интерпретация этого явления на первый взгляд очевидна. Периферические (внешние) органы и ткани находятся в непосредственном контакте со средой и подвергаются более сильному прессу с ее стороны. Они эволюционируют по этой причине быстрее и экологически более пластичны. Центральные (осевые) органы и ткани в силу своего внутреннего положения изолированы от прямых контактов со средой, их гомеостаз поддерживается надежнее. Лучшая защита от влияния изменений среды - причина их экологической устойчивости, более низких темпов эволюции, как следствие, -

структурной консервативности. Определенная степень автономности эволюционного развития и экологической пластичности внешних и внутренних тканей легко иллюстрируется примерами коллапса системы в критических ситуациях: внутренние ткани при этом сохраняют гомеостаз значительно дольше, выступая гарантом восстановления или воспроизводства системы. Таково мнение не только исследователей (они не застрахованы от ошибок), но, что более важно, и самих растений и животных: решение проблемы воспроизводства они доверяют исключительно внутренним органам и тканям. Генеративные клетки созревают только в этой сфере. При всех способах вегетативного размножения предпочтение отдается соматическим клеткам внутренних тканей и органов. Несмотря на огромное разнообразие способов вегетативного размножения у высших растений, случаи воспроизводства из клеток паренхимной периферии крайне редки.

Приступая к сравнительным исследованиям представителей разных таксонов и эколого-географических групп высших растений, исследователь стоит перед трудным выбором комплекса признаков, по которым рационально вести сравнение. При сравнении удаленных таксонов с большими морфологическими различиями и слишком разными путями эволюции задача становится особенно сложной. Трудно подобрать признаки, которые были бы одновременно (1) фундаментальными, исчерпывающе информативными и (2) сравнимыми, адекватными при их столь большом структурном разнообразии в деталях. Приведенные выше соображения предполагают, что максимум информации может быть собран при комплектации признаков по блокам осевых и периферических тканей. Радиальный набор признаков (периферия/центр) явно предпочтительнее, чем осевой (лист/корень). Структурные различия между проводящим цилиндром и паренхимой в листьях и корнях имеют в той или иной степени общую природу, более или менее сходно устроена и граница их контакта, поэтому, в конечном счете, недостатком продольноосевой информации легче поступиться, чем недостатком радиальной.

Если выбор сделан в пользу радиального принципа комплектации признаков, то вряд ли можно найти более удобный и показательный объект для сравнения, чем лист (Roth, 1980; Napp-Zinn, 1984; Гамалей 1988), хотя аналогичный анализ вполне возможен и осуществим и на материале структурных признаков стели и коры корня. Наш традиционный подход включает структурно-функциональную типологию по группам признаков терминальных пучков и мезофилла (Гамалей, 1988, 2000). После создания типологических баз данных для исследованных таксонов становится возможной обработка по ним филогенетических систем и конкретных флор методом “просеивания” аннотированных списков видов через типологические базы данных для обеих тканей (Гамалей, 1992). Из обобщений результатов анализа последних складываются эволюционные и текущие эколого-географические ряды этих тканей (Гамалей, 2000; Сюткина, Гамалей, 2000).

## ТИПОЛОГИЯ ТЕРМИНАЛЬНЫХ ПУЧКОВ

Высокая степень консервативности признаков проводящей системы давно известна, они были предметом многих сравнительных исследований, внесших значительный вклад в развитие систематики и филогении высших растений (Esau, 1969; Metcalfe, Chalk, 1983). Обычно используемые в систематических исследованиях признаки осевых частей проводящей системы в данном случае в соответствии с избранным подходом заменены на признаки ее листовых терминалей. Сравнительные исследования структуры и функций терминальных пучков и околопучковой паренхимы в листьях двудольных растений, проводившиеся в течение четверти века методами световой и электронной микроскопии, привели к разработке типологии этих тканей и созданию базы данных для двух с половиной тысяч видов, представляющих основные подклассы, порядки и семейства двудольных (Гамалей, 1990, 1992, 2000). Пройдя период накопления, и этот блок данных начинает постепенно вовлекаться в разработ-

ку вопросов систематики и филогении. Предварительный анализ показал, что таксоноспецифичность и консервативность признаков терминальных пучков не ниже, чем аналогичных признаков проводящих тканей стебля, а их анализ и типология на материале проводящих пучков листа значительно проще (Гамалей, 2000). Далее этот блок признаков стал привлекаться к анализу закономерностей географического расселения и экологических характеристик растений (Гамалей, 1998; Сюткина, Гамалей, 2000; Разумовская, Гамалей, 2000).

Типология терминалей построена на том, что дивергентная эволюция проводящей системы, связанная с филогенией деревьев и трав, привела к формированию двух вариантов транспортного кольца в мезофилле и соответствующих им двух типов терминальных пучков и околопучковой паренхимы (Гамалей, 2000). Эти структурные варианты различаются ролью симпласта и апопласта в процессах разгрузки ксилемы и загрузки флоэмы: компартментация обоих транспортных потоков организована диаметрально противоположно в листьях этих групп растений. Оба варианта могут рассматриваться как равно продвинутое и специализированное, в самом общем смысле как вершины эволюции транспортной системы в каждом из направлений. Для обоих продвинутых типов детально описаны комплексы структурных и функциональных признаков, особенности развития, характер взаимоотношений клеток и тканей в процессе циркуляции растворов между ксилемой, мезофиллом и флоэмой (Гамалей, 1990, 2000). В каждой линии эволюционного развития может быть выделен более примитивный, предшествующий продвинутому тип как промежуточный этап эволюции. Так естественно выстраивается филогенетическая типология, включающая 4 типа терминальных пучков – (1) *симпластный, примитивный* (1А) и *продвинутый* (1В), и (2) *апопластный*, также *примитивный* (2А) и *продвинутый* (2В). Их филогенетические взаимоотношения были предметом специальных исследований и публикаций (Гамалей, 1985, 1990, 2000) и в самом общем виде представлены распределением типов по филогенетической системе магнолиофитов.

Эколого-географическое распределение видов, поделенных на группы по типам терминалей проводящей системы, оказалось не менее специфичным, чем для таксономических групп. Доминирование обоих *симпластных* типов над *апопластными* составляет специфику влажных тропических лесов и, вероятно, многих других древесных типов тропической растительности; роль ведущего среди двух *симпластных* принадлежит *продвинутому* типу. Их доминирование сохраняется, но сведено к минимуму в широколиственных лесах. Соотношение числа видов с *продвинутым* и *примитивным симпластными* типами выравнивается. В качестве примера, может быть и не очень показательного для этого типа растительности, составлено распределение типов терминалей среди видов флоры горных лесов Крыма. В хвойных лесах Бореальной области большая часть древесных и кустарниковых видов, составляющих лесообразующее ядро, относится к группе растений с *симпластным примитивным* типом, анцестральным не только для *симпластного продвинутого*, но и для всех типов, судя по его распространению в базовых таксономических группах двудольных (Гамалей, 2000). Этот тип сохраняется в качестве ведущего в таежных и тундровых типах растительности. Это не всегда видно из распределений по числу видов, в сообществах тайги и тундры на роль лидирующего по этому признаку чаще выходит *апопластный примитивный* тип. Но по доле участия видов в растительном покрове *симпластный примитивный* сохраняет свою ведущую позицию. Виды, которым он свойственен, вне зависимости от численности, относятся к ядру, формирующему эти типы растительности. Встречаемость *симпластного продвинутого* типа в сообществах тайги и тундры очень низка, он занимает последнюю позицию. В сибирском секторе хвойных лесов – вторую позицию занимает *симпластный примитивный*, третью – *апопластный продвинутый*; такой же порядок их расположения в распределениях для тундровых сообществ. В европейском секторе лесной зоны по признаку численности видов эти два типа могут меняться местами, общий характер распределения типов начинает приближаться к свойственному лесостепной зоне. Горнотундровые плато, гипоарктические и арктические тундры сохраняют таежный характер распределения типов, несмотря на явный широтный и высотный градиенты

сокращения общей численности видов во флорах. Состав типов в этих подзонах и поясах, сходный по соотношению с составом типов в лесной зоне, но значительно сокращенный, свидетельствует о доминировании в составе тундровой растительности тех же, что и в лесной древесных, но конечно же очень редуцированных форм. Несмотря на редукцию тела, тип проводящей системы не меняется. В настоящих арктических тундрах окончательно исчезает *симпластный продвинутый*, а в арктических пустынях - *апопластный продвинутый* тип. Остаются только примитивные типы, и их дальнейшее убывание идет в том же порядке (Сюткина, Гамалей, 2000).

Принципиально иной, относительно тайги и тундры, характер распределения типов в степях, намечен уже в лесостепной зоне: доля обоих *симпластных* типов резко сокращается, среди *апопластных продвинутый* тип начинает соперничать с *примитивным*. В степной зоне *апопластный продвинутый* выходит в лидеры, значительно опережая примитивный. Ведущая роль видов с *апопластным* типом терминалей в формировании ядра степной растительности несомненна, оно базируется на полном доминировании травянистых форм в степном покрове. Доля обоих *симпластных* типов в степях очень мала. Их общая сумма и соотношение между собой примерно равные во всех обследованных степных флорах, перевес в сторону продвинутых или примитивных связан с континентальностью климата: в прибрежных степях, таких как крымские, чуть выше доля *продвинутых симпластных*, в резко континентальных, таких как южно-сибирские степи, выше процент более устойчивых видов с *примитивным симпластным* типом. Несмотря на существенные различия списков видов во флорах степей Южной Сибири и Крыма, полученные для них распределения почти не различались между собой, по крайней мере по признаку полного доминирования *апопластных* типов, особенно *апопластного продвинутого*.

Аридизация среды при переходе от степей к опустыненным степям и пустыням не приводит к появлению принципиально новых структурно-функциональных типов транспортной системы, как это было отмечено в отношении типов мезофилла. Но соотношение типов терминалей меняется. *Продвинутый апопластный* тип, свойственный большинству степных трав, в аридных пустынях постепенно уступает место своему более *примитивному* эволюционному предшественнику, который становится доминирующим, а затем и единственным в крайне аридных условиях. Консервативная транспортная система практически не обнаруживает никаких признаков адаптации к этим условиям, ее продвинутые варианты постепенно вытесняются примитивными, никаких новых типов не появляется. Последовательность исчезновения типов по мере обеднения флор при переходе от степей к пустыням иная, чем при аналогичном обеднении при смене тундр арктическими пустынями: самым устойчивым в обоих случаях оказывается *апопластный примитивный* тип, но вторую позицию по этому признаку в полярных пустынях занимает *симпластный примитивный* (анцестральный) тип, а в аридных пустынях – *апопластный продвинутый*. Различия в последовательности утраты типов вдоль низкотемпературного и аридного градиентов естественно вытекают из исходных различий состава типов в степях и лесной зоне, базирующихся на разной доле участия древесных и травянистых форм в этих типах растительности.

## ТИПОЛОГИЯ МЕЗОФИЛЛА

Типология периферии на примере мезофилла достаточно хорошо разработана и широко используется как диагностический признак в экологической анатомии и физиологии (Рууко, 1966, 1979; Roth, 1980; Василевская, Бутник, 1982; Napp-Zinn, 1984; Гамалей, 1988). Анализ структурных вариантов мезофилла привел к выделению следующих его типов: (1) *гомогенного*, (2) *дорзовентрального*, (3) *изолатерального*, (4) *центрического* и (5) *коронарного* (*коронарно-центрического*). Типология может быть и более дробной в зависимости от задач, но основные структурные варианты этими пятью типами исчерпываются. Каждому из них

свойственна определенная модель пространственного распределения хлоропластов в листе (Гамалей, 1988) и соответствующий ей фотосинтетический метаболизм (Гамалей, 1988, 1992). Типы легко распознаются по обоим группам признаков: структурным и функциональным. Их распределение, проанализированное на материале растительного покрова России и сопредельных территорий Евразии, подтвердило приуроченность типов к определенным природным зонам и поясам. *Гомогенный* тип оказался доминирующим среди растений тундр и высокогорий. В бореальной области он еще встречается, но представлен минимально, абсолютно доминирующим в ней является *дорзовентральный* тип, ему практически нет альтернативы. В лесостепных и лугово-степных типах растительности появляется *изолатеральный* тип мезофилла, который достигает полного доминирования в степях. Оно сохраняется в опустыненных степях и остепненных пустынях. В настоящих пустынях на смену *изолатеральному* типу приходят два производные от него: *центрический* и *коронарно-центрический* типы, ассоциирующиеся соответственно с  $C_3$  и  $C_4$  фотосинтетическим метаболизмом. Они полностью доминируют в экотопах настоящих и особенно экстрааридных пустынь. Степная и особенно пустынная растительность оказались более разнообразными по составу типов, чем лесная или луговая. Интразональная растительность оазисов представлена всеми типами мезофилла почти в равных соотношениях.

Для каждой зоны и подзоны, пояса и подпояса определения состава типов производились на примере нескольких региональных флор, в результате чего была подтверждена специфичность состава типов для них. Структура мезофилла, безусловно более пластичная, чем структура проводящих пучков, но тоже генетически детерминированная и видоспецифичная, после обработки по данной методике оказалась экологически информативным признаком, пригодным для характеристики обследованных зональных и поясных типов растительности.

## **РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ТИПОВ ТЕРМИНАЛЬНЫХ ПУЧКОВ И МЕЗОФИЛЛА ПО ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИМ ГРУППАМ РАСТЕНИЙ**

В рамках данного направления сравнительных исследований проанализирован состав типов мезофилла и терминальных пучков у подавляющего большинства видов 50 региональных и островных флор российской Арктики, тундровых и полярно-пустынных, 4 флор, относящихся к разным меридиональным секторам таежной зоны России, 12 аналогичных региональных флор, входящих в состав лесостепной зоны России, 15 степных флор Европейской части России, Восточной и Южной Сибири, и 7 флористических районов, представляющих разные варианты аридных и крайнеаридных пустынь Центральной Азии. Этого материала оказалось вполне достаточно, чтобы убедиться в стабильности и специфичности полученных для зон и поясов распределений. В пределах зон и поясов они практически почти не различались между собой по общему составу и соотношению типов. Это склоняло к общему выводу о том, что, по-видимому, состав и соотношение типов по обоим группам тканей отражают фундаментальные особенности структуры растительного покрова. Судя по полученным данным, спектр типов может быть визитной карточкой типа растительности, отражая его структурную и габитуальную композицию. Ниже в таблице 1 представлена краткая информация о структурных типах мезофилла и терминальных пучков для представителей типов растительности тех ботанико-географических зон и поясов, которые были обследованы нами с той или иной степенью детальности (на уровне всех или большинства видов, родов, иногда семейств; к последнему пришлось прибегнуть при анализе тропических флор, для которых невозможно было собрать сколько-нибудь полную информацию на уровне видов и родов).

Таблица 1. Распределение типов мезофилла и терминальных пучков по группам структурообразующих для типов растительности видов

Тип растительности	Структура мезофилла и терминальных пучков	
	Тип мезофилла	Тип пучков
Вл.тропические леса Мангрова Широколиственные леса Таежные леса Горно-тундровые плато Тундры Арктические пустыни Высокогорья	Гомогенный – изолатеральный Изолатер. – центрический Дорзовентральный Дорзовентральный Гомогенный – дорзовентральн. Гомогенный – дорзовентральн. Гомогенный <i>Гомогенный</i>	<i>Симпл. продвинутый</i> <i>Симпл. продвинутый</i> <i>Симпл., продвин. и примит.</i> <i>Симпл. и апопл., примитив.</i> <i>Симпл. и апопл., примитив.</i> <i>Симпл. и апопл., примитив.</i> <i>Симпл. и апопл., примитив.</i> <i>Симпл. и апопл., примитив.</i>
Степи Горные степи Опустыненные степи Солончаки Аридные пустыни	<i>Изолатеральный</i> <i>Изолатеральный</i> <i>Изолатер. – центрический</i> <i>Коронарно-центрический</i> <i>Коронарно-центрический</i>	<i>Апопл. продвинутый</i> <i>Апопл. продвинутый</i> <i>Апопл. продвинутый</i> <i>Апопл. примитивный</i> <i>Апопл. примитивный</i>

Обнаруженная специфичность типов мезофилла и терминальных пучков для растительных сообществ природно-климатических зон и поясов России и сопредельных территорий Евразии показала, что все они могут быть охарактеризованы набором ведущих структурных типов растений. Каждому из флористических и ботанико-географических выделов, каждой из экологических групп растений может быть найдено положение в системе координат, осями которой являются филогенетические линии эволюции структуры мезофилла и пучков. Предложенная система координат вскрывает интуитивно чувствуемую связь между структурной спецификой видов, их экологической характеристикой и структурой образованных ими сообществ и типов растительности. Естественно, что константность состава типов, выявленная для каждого из них по обеим группам тканей, периферических и осевых, обеспечена стабильностью набора таксонов и состава жизненных форм в растительном покрове соответствующих зон и поясов. Замещение видов и более крупных таксонов в пределах зональных типов растительности происходит по принципу сходства их жизненных форм. Поскольку жизненным формам свойствен определенный структурный тип, особенно транспортной системы, состав типов остается практически неизменным. В этом отношении установленная стабильность распределений для локальных и региональных флор из разных меридиональных секторов в пределах одной и той же зоны или пояса не вызывает удивления. Общая тенденция смены типов лучше всего видна при анализе типов растительности по двум рядам, объединяемым по признаку доминирования древесных или травянистых видов в качестве структурообразующего ядра растительности. Очевидно, что в первом ряду роль ведущих принадлежит “симпластным” растениям, а во втором – “апопластным”. В каждом из этих рядов вдоль векторов усиления экологического давления, независимо от специфики фактора, наблюдается смена растений с продвинутым типом транспортной системы на растения с таким же, но более примитивным ее вариантом.

**СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ТКАНЕЙ ЛИСТА ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ**

Наблюдения за структурным развитием тканей листа показывают, что в его онтогенезе ведущим является развитие пучков, а ведомым – развитие мезофилла. Функциональные и регуляторные взаимоотношения этих тканей складываются таким же образом. Например, ритмы фотосинтетической активности, прокатывающиеся вдоль зрелой листовой пластинки в виде волн флуоресценции с частотой 5-10 минут, инициируются проводящими пучками, а не мезофиллом (Siebke, Weis, 1996). Видимо, распределение ассимилятов является более системообразующим фактором и играет более важную роль в структурно-функциональных отношениях клеток и тканей, чем их синтез, хотя конечно же система связей в целом является обратной.

В становлении структурных типов этих тканей в филогенезе также просматривается механизм обратных связей. И тем не менее, при совместном анализе эволюционных рядов типов проводящих пучков и мезофилла ведущая роль структурной эволюции проводящих пучков и ведомая структурной эволюции мезофилла просматриваются и доказуемы легче, чем обратный вариант. Гомогенный вариант мезофилла без послонной дифференциации клеток рассматривается как анцестральный и обычно ассоциируется с анцестральным же типом терминальных пучков. Наиболее распространенный у двудольных дорзовентральный мезофилл может быть найден в обеих группах: и у “симпластных”, и у “апопластных” растений. Но наиболее продвинутое варианты дорзивентральности с четко выраженной ареолярной автономией и другими классическими признаками этого типа все-таки характерны для растений с продвинутым вариантом симпластной структуры терминалей. Среди “апопластных” растений этот тип мезофилла скорее деградирует, теряя наиболее характерные свои признаки. И наоборот, коронарный, центрический и коронарно-центрический типы мезофилла, рассматриваемые в литературе как высокоспециализированные и продвинутое, могли появиться только на основе апопластного типа проводящих пучков. Все три совершенно бесполезно искать среди растений, имеющих симпластный тип терминальных пучков. Эти структурные типы мезофилла, ассоциирующиеся соответственно с  $C_4$ - и САМ- и суперапопластным  $C_3$ -синдромами, судя по известным спискам их таксономического распространения, относятся к разным ветвям эволюции общего апопластного синдрома (Гамалей, 1990). Все они связаны с эволюционным становлением водоносной паренхимы, основанном на разгрузке ксилемы в симпласт части внутренних клеток мезофилла (Гамалей, 2000). В результате возникает межпучковая паренхима, а в более продвинутом варианте - водоносная паренхима как основа суккулентности. Топография клеток, наполняемых ксилемным эксудатом, различна, и этим определяется происхождение разных топографических вариантов межпучковой и водоносной паренхимы и, как следствие, разных структурных вариантов организации мезофилла в целом. Именно по этим признакам обычно производится структурная типология коронарного, центрического и коронарно-центрического синдромов, предполагающих в качестве потенциально возможных соответствующие им типы фотосинтетического метаболизма.

## ЛИТЕРАТУРА

- Василевская В.К., Бутник А.А. Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) // Ботан. журн. 1982. Т.67. № 7, С. 876 – 890.
- Гамалей Ю.В. Особенности загрузки флоэмы у деревьев и трав // Физиол. раст. 1985. Т. 32. № 5, С. 866 – 875.
- Гамалей Ю.В. Структура растений Заалтайской Гоби // Пустыни Заалтайской Гоби [Ред. Ю.В. Гамалей, П.Д. Гунин, Р.В. Камелин, Н.Н. Слемнев]. Л., 1988. С. 44 – 107.
- Гамалей Ю.В. Флоэма листа. СПб., 1990. 144 с.
- Гамалей Ю.В. Комплексы признаков для создания баз данных о структурно-функциональном разнообразии высших растений // Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению [Ред. Б.А.Юрцев]. СПб., 1992. С. 181 – 193.

- Гамалей Ю.В. Фотосинтез и экспорт фотосинтатов. Развитие транспортной системы и донорно-акцепторных отношений // Физиол. раст. 1998. Т. 45. № 4. С. 614 – 631.
- Гамалей Ю.В. Сравнительная анатомия и физиология терминальных пучков и околопучковой паренхимы в листьях двудольных растений // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 7, С. 34 – 49.
- Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 277 с.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М., 1987. 404 с.
- Разумовская (Сюткина) А.В., Гамалей Ю.В. Анализ флоры Сунтар-Хайата с использованием структурной типологии растений и аннотированного списка видов // Сравнительная флористика на рубеже III тысячелетия. [Ред. Б.А.Юрцев.] СПб., 2000. С. 375 – 390.
- Раутиан А.С. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. М.: Недра, 1988. Т. 2, С. 76 – 118.
- Северцов А.Н. Морфологические закономерности эволюции. М.: Изд. АН СССР, 1939. 255 с.
- Сюткина А.В., Гамалей Ю.В. Структурно-функциональные особенности растений Арктики: широтное распределение видов по типам терминальной флоэмы // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 2. С. 54 – 69.
- Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л. 1954.
- Тахтаджян А.Л. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб. 1998. 118 с.
- Esau K. The phloem // Encyclopedia of plant anatomy. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1969. 478 p.
- Metcalf C.R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1983. 297 p.
- Napp-Zinn H. Anatomie des Blattes. Encyclopedia of plant anatomy. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1984. Bd 1. 645 S.
- Pyukko M. The leaf anatomy of East Patagonian xeromorphic plants // Ann. Bot. Fenn. 1966. V. 3. P. 453 – 652.
- Pyukko M. Morphology and anatomy of leaves from some woody plants in a humid tropical forest of Venezuelan Guajama. Helsinki. 1979. 98 p.
- Roth I. Blattstruktur von Pflanzen aus feuchten Tropenwälder // Bot. Jahrb. 1980. Bd 101. Hf. 4. S. 489 – 525.
- Siebke K., Weis E. Assimilation images of leaves of *Glehoma hederacea*: the topography of photosynthetic oscillations // Planta. 1996. V. 198. P. 216 – 234.

## РЕЗЮМЕ

Описан научный подход и метод сравнительных исследований структуры растений, основанный на типологии осевых и периферических тканей листа и на анализе распределения этих типов в списочном составе флор. Особенности этого подхода к флористическому анализу показаны на примере нескольких флор, относящихся к разным зонам растительного покрова. Исследованы соотношения типов терминальных пучков и мезофилла по таксономическим и эколого-географическим группам, их предполагаемые экологические и эволюционные ряды. Обсуждаются принципы гомологии этих тканей.

## SUMMARY

Method of analysis of the plant structure based on the typology of axial and peripheral tissues of the leaf as well as on the pattern of their types distribution through local and regional floras is described. The key features of the method for floristic analysis is illustrated on the examples of some floras of different zones of plant vegetation. Proportions of the terminal bundle types and the mesophyll types in some taxonomic and ecological plant groupings, as well as their hypothetical ecological and evolutionary series are studied. The principles of homologization of the tissues are discussed.



# К истории Школ по теоретической морфологии растений

*Л.Е. Гатицук*

Московский Педагогический Государственный университет  
129278 Москва, ул. Кибальчича, 6, корп. 5

## History of Workshops on Theoretical Plant Morphology

*L.E. Gatsuk*

Moscow Pedagogical State University,  
Kibalchich str. 6, bl. 5, 129278 Moscow, Russia

Теоретическая морфология растений получила свое название лишь в 1975 году (XII международный ботанический Конгресс, симпозиум Р.Саттлера), что ознаменовало окончательное становление этой науки со своими закономерностями, проблемами, задачами и методами. В это же время возникла идея организации Школ по теоретической морфологии растений, принадлежавшая выдающимся морфологам - М.Ф. Даниловой, Р.Е. Левиной и Т.И. Серебряковой. К этой идее их привели, с одной стороны, творческая работа в области теоретической морфологии, глубокое знание ее достижений и проблем, с другой – понимание недостатков морфологического образования в стране. Эти ученые и присоединившаяся к ним вскоре М.М. Лодкина стали основными идейными вдохновителями, научными организаторами и ведущими участниками Школ. В качестве лекторов и докладчиков были привлечены из разных городов высококвалифицированные специалисты, перечислить которых, к сожалению, нет возможности. Среди них были не только исследователи внешнего строения растений, но и ученые смежных специальностей (например, анатомы, цитологи, физиологи, генетики). Во многих Школах принимали участие морфологи животных.

Как представляется, основной задачей Школ было помочь аспирантам, молодым преподавателям вузов всей страны и отчасти молодым научным работникам познакомиться с основными проблемами и современными достижениями теоретической морфологии, а порой и преодолеть догматический стиль мышления, разрушить стереотипы и тем самым повысить научный и преподавательский уровень молодежи. Дополнительной задачей, особенно первых школ, оказалась ликвидация пробелов в образовании (случайных или связанных с несовершенством учебников и отдаленностью от научных центров). Формой работы Школ служили лекции, в том числе обзорные, доклады, круглые столы, консультации, дискуссии (иногда неформальные), стендовые доклады и, что немаловажно, профессиональное общение в кулуарах. Успеху содействовала доброжелательная обстановка.

С 1977 по 1990 годы Школы проходили под эгидой Научного совета по проблеме “Биологические основы рационального использования, преобразования и охраны растительного мира” при АН СССР. Непосредственно организующими учреждениями были: Ульяновский государственный педагогический институт им. И.Н.Ульянова (I Школа, Ульяновск, 2 – 6 июня 1977 года); Ботанический институт им. В.Л.Комарова (II Школа, Ленинград, Солнечное, 6 – 11 сентября 1979 года); Московский государственный университет им. М.В.Ломоносова (III Школа, Пушкино, 5 – 11 сентября 1981 года); Институт биологии внутренних вод АН СССР (IV Школа, пос. Борок Ярославской обл., 30 сентября – 4 октября 1985 года); Институт ботаники им. Н.Г.Холодного АН УССР (Львовское отделение) – V Школа, Львов, 29 сентября – 2 октября 1987 года; Калужский государственный педагогический институт им. К.Э.Циолковского (VI Школа, Калуга, 15 – 17 мая 1990 года); Тверской государственный университет (VII Школа, Тверь, 28 сентября – 1 октября 1992 года); Пушкинский государственный университет (VIII Школа, Пушкино, 28 – 31 января 1997 года). В организации деятельности Школ на местах неоценимым было участие ботанических коллективов и конкретных

сотрудников, среди которых мы имеем возможность назвать лишь тех, кого уже потеряли – В.Ф.Войтенко и В.А.Экзерцева.

Приведем тематические заголовки и/или названия разделов программы (если они были) каждой школы.

I Школа: вопросы общей методологии; проблема побега – структура и процесс; проблема структуры и функции; проблема параллелизма и конвергенции; проблема гомологии; проблема математического моделирования в биологии; проблема симметрии в живой природе.

II Школа: онтогенез.

III Школа: структура растений как результат роста.

IV Школа: сравнительный и эволюционный подходы в морфологии.

V Школа: корень и корневые системы; метамерность как одна из основ организации растений и некоторых животных; корни и побеги в растительном организме: сопоставление признаков и корреляции.

VI Школа: филлом: структура, онтогенез, эволюция.

VII Школа: структурные и эволюционные основы органогенеза и онтогенеза в ботанике.

Содержание лекций и дискуссий от первой школы к последним отразило тенденции развития теоретической морфологии за эти годы. Все чаще круг объектов расширяется за пределы цветковых, обитателей умеренной зоны, спорофитов, что может позволить выйти на новый уровень обобщения; усиливается внимание к механизмам развития; укрепляется логическая основа науки, уточняются понятия. При всем кажущемся разнообразии подходов, объектов и материала все ярче выступает основная тема – попытка осознать растение как целое. От Школы к Школе перспективы новых обобщений кажутся все более и более возможными. Одна из этих перспектив – **развитие теоретической морфологии живых организмов**, выявляющей сходства и различия в строении животных и растений, выявляющей общие закономерности их жизни во времени и пространстве и специфические закономерности тех и других, выраженные в их форме. Другая заметная перспектива таких новых обобщений – развитие на новом уровне **биологии растения** как науки, изучающей сопряжение во времени и пространстве “управленческих”, биохимических, цитологических, физиологических, эпиморфологических, анатомических процессов, как синтеза генетики, биохимии, цитологии, физиологии, морфологии. Внешнее строение растения выступает при этом как интегральное – и вместе с тем наиболее доступное для изучения – выражение всех этих процессов. Это делает все более и более очевидным положение теоретической морфологии в центре наук, ставящих целью понять и познать живое. Основатели института школ теоретической морфологии растений давно видели это.

## РЕЗЮМЕ

Школы по теоретической морфологии растений работают в СССР, а затем в России с 1977 года, повышая квалификацию аспирантов, молодых преподавателей и ученых, приезжающих из разных концов страны. За это время было организовано 8 Школ в различных городах. Приводятся тематика Школ, даты и места их работы. Содержание лекций и дискуссий от первой школы к последним отразило тенденции развития теоретической морфологии растений.

## SUMMARY

Eight Workshops on Theoretical Plant Morphology were held since 1977 in different cities of former USSR and Russia. The Workshops are aimed in raising the skill level of young researchers and professors from different regions of the country. Themes, dates, and places of the Workshops are listed.

The contents of lectures as well as the subjects of discussions on the Workshops reflect the main-streams in development of the theoretical plant morphology during last three decades.

# Идеи С. В. Мейена в теоретической морфологии

*А. В. Гоманьков*

Геологический институт РАН, 109017 Москва, Пыжевский пер. 7

## **S.V. Meyen's ideas in theoretical morphology**

*A.V. Gomankov*

Geological Institute RAS, Pyzhevsky per. 7, 109017 Moscow, Russia.

Сергей Викторович Мейен входил в теоретическую биологию как принципиальный оппонент господствовавшей парадигме, каковой в то время была синтетическая теория эволюции (СТЭ). Общепринятая точка зрения, говорил он, не может быть верной, ибо всеобщее признание опошляет и примитивизирует любую идею. Отказ от СТЭ в пользу номогенеза породил у него крайне негативное отношение к проблеме происхождения. Филогенетические схемы, которыми тогда изобиловала палеонтологическая литература, казались ему плохо обоснованными фантазиями. Биология, с его точки зрения, не располагала методами для различения унаследованного и независимого сходства организмов, и в этих условиях вопросы происхождения представлялись принципиально неразрешимыми, а, следовательно, и недостойными внимания. Как систематику, так и морфологию организмов, по Мейену, следовало строить без обращения к каким-либо генеалогическим представлениям, т. е. на основе принципов, кардинально отличных от тех, которые предписывались СТЭ. В отношении систематики Мейен к концу жизни существенно изменил свои взгляды (Гоманьков, 1990). Так, в качестве итога всей его палеоботанической деятельности можно рассматривать вышедший одновременно на русском и английском языках совсем незадолго до смерти автора учебник палеоботаники (Мейен, 1987; Meyen, 1987), основным “стержнем” которого явилось филогенетическое древо высших растений, построенное самим Мейеном. Однако в отношении морфологии его взгляды оставались “идеологически неизменными”, развиваясь и уточняясь строго в рамках номогенетической или, как он сам ее называл, номотетической (и “антигенеалогической”) парадигмы.

Основным постулатом этой парадигмы можно считать, вероятно, представление о самостоятельности морфологии как науки и несводимости ее к каким-либо другим дисциплинам (физиологии, генетике, филогенетике и пр.). Форма организмов, по Мейену, описывается некими идеальными законами, имеющими самостоятельное значение и не выводимыми из каких-либо других феноменов. Задача морфологии – поиск таких законов.

Анализируя наследие Мейена, можно заметить, что этот поиск он вел в двух направлениях, фактически очень слабо связанных друг с другом, которые условно можно назвать динамическим и статическим или, соответственно, морфодинамикой и морфостатикой. Несмотря на то, что работы Мейена по морфодинамике появились исторически раньше, чем по морфостатике, мы начнем именно с морфостатики как логически более “прозрачной” и детальнее разработанной конструкции. Начать изложение морфостатики удобно с понятия гомологии.

В соответствии с общей номотетической установкой понятие гомологии, согласно Мейену, следовало “очистить” от каких-либо филогенетических, эмбриологических и прочих представлений, сохранив за ним лишь “чисто” морфологический смысл. При таком подходе гомология оказывается не чем иным, как отождествлением органов, порождаемым необходимостью иметь какой-то язык для описания формы и структуры растения. Всякий раз, когда мы произносим такие слова как “корень”, “ксилема” или “устье”, мы фактически имеем в виду некую классификацию частей растений, порождающую по известной математической теореме (Шрейдер, 1971) на множестве этих частей отношение эквивалентности, которое и есть не что иное, как отношение гомологии. Такое понимание гомологии восходит к Е. С. Смирнову (1959), впервые обратившему внимание на глубокую аналогию, существующую между опера-

циями классификации целых организмов и гомологизации их частей. Дальнейшее развитие этих представлений привело Мейена к тому комплексу идей, который в его работах (а также работах его последователей) получил название мерономии, или учения о расчленении (Мейен, Шрейдер, 1976; Мейен, 1977).

Мероны по Мейену – это классы эквивалентности, порождаемые отношением гомологии. Поскольку части конкретного организма находятся в определенных отношениях друг с другом (пространственных, функциональных и т. д.) и эти отношения (по крайней мере, некоторые) оказываются существенными для установления гомологий между частями (критерий положения А. Ремане – Remane, 1956), то можно считать, что определенные отношения существуют так же и между меронами. Мероны, таким образом, образуют некую систему, которая Мейеном была отождествлена с архетипом “идеалистической” морфологии и рассматривалась в качестве инварианта формы и/или структуры, определяющего таксон (денотата диагноза). Архетип вполне в духе номотетической идеологии считался тем самым “абстрактным законом”, который определяет конкретную форму конкретных организмов в пределах соответствующего таксона.

Считать, однако, что архетип определяет таксон, не совсем верно (по крайней мере, в рамках мейеновской мерономии), ибо, согласно Мейену, он в не меньшей степени сам определяется таксономическим положением тех организмов, в форме которых проявляется и усматривается. Таксономия и мерономия, по Мейену, находятся в неразрывном единстве, постулируемом методологическим принципом, который получил название принципа двойственности (Панова, Шрейдер, 1975). Всякое уточнение таксономического положения организма приводит к уточнению наших представлений о проявляющемся в нем архетипе, и наоборот – всякое уточнение архетипа порождает ту или иную таксономическую перестройку. Прогресс таксономии и мерономии (их единство, определяемое принципом двойственности, называется типологией) достигается итеративным применением взаимно уточняющих таксономических и мерономических процедур.

В дальнейшем, однако, была продемонстрирована возможность и иного, не итеративно-го способа построения типологии (Гоманьков, 1982), где мерономия оказывается первичной по отношению к таксономии. Расчленение организма в рамках такого подхода осуществляется не в соответствии с архетипом, определяемым его таксономическим положением, а на основе двух принципов, независимых от таксономии: принципа функциональной неоднородности и принципа выпуклости. В соответствии с принципом функциональной неоднородности объекты, неоднородные по каким-то своим внешним свойствам, расчленяются на части так, что каждая из них оказывается по возможности однородной. В соответствии с принципом выпуклости объекты, имеющие невыпуклую форму, расчленяются так, чтобы каждая часть была по возможности выпуклой, или же достраиваются мысленно новыми частями до выпуклой фигуры. Полученное таким образом множество частей может быть подвергнуто в дальнейшем процедуре классификации (гомологизации), в результате которой будут выявлены классы гомологичных частей (мероны), образующие вместе с инвариантными отношениями между ними архетип (один или несколько), который, в свою очередь, может служить основой для классификации целых объектов.

В рамках морфостатики идеальные законы формы (архетипы) обеспечивают сходство или даже тождество (эквивалентность) организмов внутри таксона. Все черты различия при этом оказываются как бы вне архетипа и отбрасываются как “случайные” и “несущественные”. При морфодинамическом же подходе основное внимание уделяется именно чертам различия организмов, морфологические законы трактуются как законы *преобразования* формы, обеспечивающие переход от одного организма или, если угодно, архетипа к другому (следует помнить при этом, что речь здесь идет о “переходах” или “преобразованиях” в идеальном признаковом пространстве, а отнюдь не о реальных физических процессах, подобных, скажем, фило- или онтогенезу). Последовательности органических форм, упорядоченные благо-

даря таким законам, были названы сначала повторными полиморфическими множествами (Meуen, 1973), а позже – рефренами (Meуen, 1978). Одинаковые рефрены обнаруживаются в разных таксонах (отсюда и их название) и могут возникать в результате самых разных процессов (мутагенеза, онтогенеза, полимеризации и т. д.).

Разница между таксонами при морфодинамическом подходе обеспечивается не дискретными и самотождественными архетипами, а лишь частотой встречаемости отдельных элементов повторных полиморфических множеств. Сами таксоны приобретают при этом статистический характер: о принадлежности того или иного организма к данному таксону можно говорить лишь с большей или меньшей вероятностью (фактически никогда не достигающей значения единицы). Аналогично тому, как в “классической”, мейеновской морфостатике остается не вполне понятно, каким образом можно усмотреть архетип в данном конкретном объекте, здесь остается неясным способ формирования выборок для определения этих частот встречаемости. Можно предположить (хотя у Мейена нигде в явном виде это не сказано), что и здесь таксономический и морфологический анализ выступают как взаимодополнительные методы, обеспечивая прогресс познания путем множества сходных морфолого-таксономических итераций.

Если пытаться синтезировать оба мейеновских подхода к морфологии (статический и динамический), то можно, вероятно, говорить о статистической природе мерона (как таксона частей). Архетип при этом может выступать как многомерное распределение частот, каждое измерение которого соответствует определенному мерону. Однако следует помнить, что архетип – это не просто сумма меронов, а определенная система (иногда очень сложная), в которой мероны связаны друг с другом множественными и разнообразными отношениями. Какие математические объекты могут служить моделями для таких распределений в “системных пространствах”, остается пока неясным.

Альтернативный путь синтеза может состоять не в “динамизации” мерономии, а, наоборот, в “мерономизации” рефренов при рассмотрении организмов с множественными однотипными органами (например, листьями) или множества онтогенетических стадий одного и того же организма. В качестве признака (мерона) здесь будет выступать уже не единичная форма, а способ ее преобразования (рефрен). Множественный, “рефренный” характер могут приобретать не только мероны, но и отношения между ними (например, тип прикрепления листа к стеблю). Что будут представлять собой подобные архетипы, состоящие из рефренов, сказать пока трудно. В их осмыслении состоит, вероятно, дальнейшее развитие идей Мейена в области теоретической морфологии.

## ЛИТЕРАТУРА

- Гоманьков А.В. Мерономия и возможности формализации типологии // Доклады МОИП. Общая биология. 1980 г. Биологические системы в разных условиях. М.: Наука, 1982. С. 202 – 203.
- Гоманьков А.В. Синтез или противоречие? // Природа. 1990. № 4. С. 73 – 79.
- Мейен С.В. Таксономия и мерономия // Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наукова думка, 1977. С. 25 – 33.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.

- Мейен С.В., Шрейдер Ю. А. Методологические аспекты теории классификации // Вопросы философии. 1976. № 12. С. 67 – 79.
- Панова Н.С., Шрейдер Ю.А. Принцип двойственности в теории классификации // Научно-техническая информация. Сер. 2. Информационные процессы и системы. 1975. № 10. С. 3 – 10.
- Смирнов Е.С. Гомология и таксономия // Тр. Ин-та морф. животн. АН СССР. 1959. Т. 27. С. 68 – 78.
- Шрейдер Ю.А. Равенство, сходство, порядок. М.: Наука, 1971. 254 с.
- Meyen S.V. Plant morphology in its nomothetical aspects // Botanical Review. 1973. V. 39. № 3. P. 205 – 260.
- Meyen S.V. Nomothetical plant morphology and the nomothetical theory of evolution: the need of cross-pollination // Acta Biotheoretica. 1978. V. 27. Suppl.: Folia biotheoretica. №. 7. P. 21–36.
- Meyen S.V. Fundamentals of Palaeobotany. L. – New York: Chapman and Hall, 1987. 432 pp.
- Remane A. Die Grundlagen des natürlichen System, der vergleichenden Anatomie und Phylogenetik. Leipzig: Geest & Portig, 1952. 400 S.

#### РЕЗЮМЕ

Рассматриваются теоретико-морфологические взгляды С.В. Мейена, представляющие собой развитие идей так называемой “Идеалистической морфологии”. Эти взгляды можно разделить по двум “направлениям”, названным морфостатикой и морфодинамикой. В рамках морфостатики определяется понятие архетипа и строится мерономия – дисциплина, комплементарная к таксономии. Морфодинамика оперирует с рефренами – законами преобразования форм.

#### SUMMARY

S.V. Meyen's ideas in the theoretical morphology are considered as the development of the concept of so called “idealistic morphology”. They can be divided into morphostatics and morphodynamics, respectively. Morphostatics defines the concept of archetype and constructs meronomy – the branch of science which is held complementary to taxonomy. Morphodynamics deals with refrains, i.e. laws of the morphological transformations.

# О сходствах и различиях между морфологическими концепциями Линнея и Гете

*В.В. Корона*

Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144 Екатеринбург, ул. 8-е Марта 202. e-mail: [korona@ipae.uran.ru](mailto:korona@ipae.uran.ru)

## On similarities and differences between morphological concepts of Linnaeus and Goethe.

*V.V. Korona*

Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, 8 Marta str. 202, 620144 Ekaterinburg, Russia. e-mail: [koro-na@ipae.uran.ru](mailto:koro-na@ipae.uran.ru)

## МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ И.В. ГЕТЕ

В основе любой науки лежит представление о структурном элементе и его свойствах, которые и являются предметом изучения. В физике таким элементом является атом, в химии – химический элемент, в цитологии – клетка, в генетике – ген и т.п. С момента выделения основного элемента строения какого-либо класса систем – физических, химических, биологических и т.п., появляется соответствующий раздел естествознания. Так возникла в конце 18-го века новая ботаническая наука – морфология растений. Что же понимали в тот период под основным элементом строения растительных организмов?

В учебниках ботаники нет ответа на этот вопрос. В них излагается не теория морфологического анализа, а практика описания внешнего строения растений. Эта практика утвердилась благодаря трудам К. Линнея (1707-1778) и почти не изменилась до настоящего времени. Поэтому у многих складывается впечатление, что Линней заложил основы не только систематики, но и морфологии растений. Но первым морфологом был не Линней, а другой не менее крупный ученый – И.В. Гете (1749-1832). И хотя его имя тоже упоминается в учебной литературе, но не в основном тексте, а в сносках и почему-то не как основателя нового раздела ботанической науки, а как автора термина “морфология растений”.

Причина сложившегося положения вещей объясняется, на наш взгляд, не столько тем, что Гете родился почти полвека спустя, а за это время у ботаников сформировались настолько прочные стереотипы мышления, что их не смогли поколебать никакие новые морфологические теории, сколько в концептуальной новизне и технологической незавершенности предлагаемого метода. Линней оставил простое и ясное описание своего подхода, а Гете так и не довел предлагаемую методику до общедоступного алгоритма, ограничившись изложением открывающихся перспектив. В результате о морфологии растений продолжают судить по работам Линнея, а гетевская концепция этой науки остается непостижимой для непосвященных.

Каковы же основные положения этой концепции?

Напомним, что слово “морфология” – известный лингвистический термин, применявшийся задолго до Гете для обозначения науки о строении слов. Термин составлен из двух греческих корней: морфа – форма, логос – слово. В этом же смысле этот термин применяется в современной лингвистике и в школьном курсе русского языка. Морфологический анализ слова заключается в расчленении его на части – приставки, корни, суффиксы, окончания.

Морфология растений задумана Гете как наука о строении тела растения, оперирующая его собственными морфологическими элементами. Принципы гетевской морфологии растений – это принципы морфологического анализа слов, перенесенные из лингвистики в ботанику.

Для носителя языка морфологический анализ не представляет особых трудностей. Проблема возникает в том случае, если требуется провести морфологический анализ слов незнакомого языка. А именно в этом положении, по мысли Гете, находится ботаник, читающий “книгу природы”. Растения для него – слова незнакомого языка, в которых требуется выделить составляющие их части – морфологические элементы.

Эта идея Гете заставляет задуматься над вопросом: как определяются границы морфологического элемента? Ведь части слова, выделяемые в качестве морфологических элементов, не имеют видимых границ. Оказывается, эти границы не вещественные, а операциональные: они устанавливаются с помощью флексий – операций преобразования (“сгибания”) слов. Морфологические элементы, следовательно, это не априорно существующие единицы, из которых можно сложить изучаемую систему, а части или фрагменты, на которые ее можно расчленить заранее оговоренным способом. Если неизвестен способ членения системы, то ничего нельзя сказать и о составляющих ее элементах. Правила членения являются одновременно и правилами порождения элементов и составляют с ними как бы одно целое.

А как возможно выделение морфологических элементов в теле растения? Очевидно, что визуально различаемые его части – корень, стебель, лист, цветок – это еще не морфологические элементы в смысле Гете. Задача состоит даже не в том, чтобы формализовать те приемы распознавания образов, которыми мы бессознательно пользуемся, отличая лист от цветка, а перейти на точку зрения растения и указать систему операций преобразования, отвечающих его природе.

Слова мы можем “изгибать” и “разламывать”, потому что понимаем их смысл, а какими “смыслами” руководствуется растение для различения своих собственных частей, а не тех, из которых, как нам кажется, оно состоит? В качестве критериев выделения морфологических элементов тела растения Гете предложил использовать его собственные операции преобразования – метаморфозы. Эти превращения представляют своего рода “биологические флексии”. “Мы можем одинаково хорошо сказать, – писал он, – что тычинка является сжавшимся лепестком, и что лепесток – это тычинка в состоянии расширения; что чашелистик – это сжавшийся, приближающийся к известной степени утонченности стеблевой лист и что последний – это под напором грубых соков расширившийся чашелистик” (Гёте, 1957, с.57).

Метаморфозы он понимал как сложные преобразования, включающие несколько элементарных операций. Анализируя строение и развитие листьев растений, он выделил такие элементарные операции как расширение и сжатие частей, их сближение и отдаление, слияние и расчленение и т.п. С помощью этих и некоторых других операций предполагалось объяснить строение и других органов растения. Гете даже предвидел будущую возможность формального (математического) описания процесса происхождения морфологического разнообразия. “Мы убеждены, – отмечал он, – что при некотором упражнении не составит труда объяснить таким путем все многообразие цветков и плодов; для этого, однако, требуется надлежащим образом оперировать установленными выше понятиями расширения и сжатия, сближения и анастомоза как алгебраическими формулами, зная, где их нужно применять” (Гёте, 1957, с.50).

Суммируя содержание морфологической концепции Гете, можно сказать, что она базируется на представлениях о растении как “слове” иностранного языка, “смысл” которого еще только предстоит установить. Органы растения подобны морфологическим элементам слова, поэтому для выделения реальных, а не кажущихся границ морфологических элементов следует изучать их превращения. Каждое превращение (метаморфоз) складывается из одной или нескольких элементарных операций, выполняемых в определенной последовательности. Эти операции, применяемые по отношению к одному и тому же морфологическому элементу, порождают разнообразие растительных форм.

Что же представлял собой морфологический элемент тела растения? Гете называл его листом, но понимал под этим не соответствующий аппендикулярный орган, а некую абст-

рактно мыслимую единицу, способную принимать любую форму. Конкретные листья служили одним из примеров воплощения этой единицы. Такое понимание морфологического элемента отображало, в какой-то мере, его особый интерес к химии. Подобно тому, как превращения (как тогда считали) невидимых химических элементов порождают бесконечное разнообразие минералов, так метаморфозы листа порождают все органы растения и все разнообразие их форм. Переводя эти представления на современный язык, можно сказать, что Гете предлагал выделять инвариантную структуру объекта исследования, вариантами воплощения которой служат те или иные части растительного организма. В этом убеждают его рассуждения о “перворастении” как о модели, способной имитировать строение существующих и потенциально возможных форм. “Перворастение будет удивительнейшим существом в мире. Сама природа будет мне завидовать. С этой моделью и ключом к ней можно будет затем изобретать растения до бесконечности, которые должны быть последовательными, т.е. которые, хотя и не существуют, но могли бы существовать. Они не являются какими-то поэтическими тенями или иллюзиями, но им присущи внутренняя правда и необходимость. Этот же закон может быть применен ко всему живому” (Гёте, 1957, с .58).

## МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД К. ЛИННЕЯ

А что представляет собой, в концептуальном плане, линнеевский метод морфологического описания и какие перспективы открывает его применение? Оказывается, и этот метод является одним из вариантов структурного подхода, что также становится заметно только сейчас. Напомним, что Линней был естественным историком (Фуко, 1977), а в задачу естественной истории входило не изучение объектов живой природы в современном смысле этого слова, а только их описание и наименование.

Систематики видят особую заслугу Линнея в разработке бинарной номенклатуры и кратких диагнозов растений, что действительно впечатляет, поскольку до этого при описании отдельного растения приводили, в первую очередь, его наименования на старых и новых языках, а затем излагали легенды и мифы, с ним связанные, воспоминания о нем путешественников, кулинарные или медицинские рецепты по его применению, перечисляли гербы и монеты с его изображением и т.п. С этой практикой было покончено. Но в чем смысл отделения предмета исследования от “словесной шелухи”? Все эти “исторические наслоения”, полагал Линней, мешали увидеть структуру объекта. Какую же структуру пытался он выявить?

Выражаясь современным языком, можно сказать, что Линней пытался выявить перцептивную (визуально воспринимаемую) структуру объекта. Перцептивная структура – это набор признаков, по которым мы отличаем один объект от другого. Психологи называют эти признаки гештальт-качествами. Гештальт-качества не существуют сами по себе, как отдельные части предмета, а определяются свойствами целого. Например, хорошего знакомого мы узнаем и на любительской фотокарточке, т.е. рассматривая его уменьшенную черно-белую копию, и на дружеском шарже, где не только размеры, но и пропорции искажены. Последнее особенно показательно, ибо свидетельствует: стоит сместить какие-то опорные точки, и образ изменится до неузнаваемости.

Гештальт-качества, следовательно, передаются не всеми имеющимися признаками объекта, а только некоторыми, но какими именно – остается неизвестным. Современная тео-

рия распознавания образов только приближается к их выделению. На практике эта задача решается эмпирически. В криминалистике, например, это осуществляется конструированием фоторобота. Главное в этой операции – перевод элементов “словесного портрета” в элементы изображения.

Нередко бывает так, что по “словесному портрету” не удается составить узнаваемый образ. Причина этого не только в слабой профессиональной подготовке, но еще и в отсутствии взаимно-однозначного соответствия между бессознательно выделяемыми элементами перцептивной структуры объекта и сознательно задаваемыми разграничительными признаками. Для распознавания образа используются одни признаки, а для его описания – другие.

Сходная ситуация возникает в систематике. В каждом природном объекте можно выделить бесконечное число самых разнообразных признаков, но неизвестно, какие из них будут наиболее значимы для его распознавания. Проблему выбора наиболее значимых для распознавания признаков и пытался решить Линней, разрабатывая свою методику описания внешнего строения растений. С помощью этой методики он надеялся, выражаясь современным языком, выделить морфологические признаки, наиболее близкие к гештальт-качествам (признакам перцептивной структуры).

Решение поставленной задачи достигалось в два этапа. На первом объект “очищался” от “лишних” признаков. В их число вошли цвет, вкус, запах растения и все исторические, этимологические, геральдические и т.п. сведения о нем. В результате оставался один только черно-белый зрительный образ, напоминающий геометрическую схему. Затем, на втором этапе, в полученной схеме предлагалось выделить наиболее существенную часть и описать ее в системе четырех переменных, согласно “числу, фигуре, положению и пропорции” (Линней, 1805). В цветке, например, Линней выделял одну “наиболее существенная часть” – тычинку, различая классы растений: 1) по числу тычинок, 2) их фигуре (округлой или плоской форме пыльника), 3) супротивному или циклическому расположению, 4) пропорции коротких и длинных нитей.

По этой же схеме описывалось строение листа. Листья различались: 1) по числу составляющих листочков (простые и сложные), 2) их фигуре (в которой выделялось, в свою очередь, четыре признака: а) форма края листа, б) форма контура, в) форма верхушки и г) форма основания), 3) супротивному или циклическому положению на стебле, 4) пропорции (соотношению длины и ширины листовой пластинки).

Применение данного способа описания позволяло представить визуальный образ объекта классификации в виде набора однозначно понимаемых признаков, но проблема соответствия этих признаков элементам перцептивной структуры осталась нерешенной. “Ты спрашиваешь меня о признаках естественных порядков, – писал Линней, отвечая на вопрос своего ученика Гизеке, – сознаюсь, что я не могу их сказать... Может быть, ты или кто-нибудь другой, через 20 или 50 лет придет к тому же и увидит тогда, что я знал уже ныне <...>. Ах, совсем одно дело - познать порядки, и другое - давать признаки порядкам. Во всяком случае я то их знаю, и знаю, каким образом один с другим должен быть связан, но я не могу сказать их, и никогда не скажу” (Станков, 1955, с.62).

Сроки, намеченные Линнеем, давно прошли, а под его словами могут подписаться и современные систематики. Многие из них ясно видят, как один “естественный порядок” (чаще всего это таксоны самых низких рангов) отличается от другого, но затрудняются передать это на словах. Поэтому описание не может заменить гербарный образец и жест, отмечающий дискриминирующие признаки.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (грант 00-04-48440).

## ЛИТЕРАТУРА

Гете И.В. Избранные сочинения по естествознанию. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 553 с.

Линней К. Философия ботаники, изъясняющая первые оной основания. СПб, 1805. XVI+195 с.  
Станков С.С. Линней, Руссо, Ламарк. М.: Сов. наука, 1955. С. 60 – 62.  
Фуко М. Слова и вещи: Археология гуманитарных наук. М.: Прогресс, 1977. 488 с.

## РЕЗЮМЕ

Анализ морфологических представлений Линнея и Гете показывает, что тот и другой стремились к изучению структуры объекта исследования, но первый понимал под этим перцептивную, а второй - его собственную структуру. Перцептивная структура – это образ (гештальт), формирующийся в сознании наблюдателя и распознаваемый по его дискриминирующим признакам. Собственная структура объекта состоит из морфологических элементов, для выделения которых требуется специальное изучение системы его преобразований. Нельзя ожидать заметного прогресса в дескриптивной и конструктивной морфологиях, пока концептуальные различия указанных подходов не будут осознаны.

## SUMMARY

Analysis of C. Linnaeus' and J.W. Goethe's morphological ideas shows that they both aimed to knowledge of an object under consideration which was understood as perceptive structure by Linnaeus, and as its proper structure by Goethe. Perceptive structure is an image (Gestalt) formed in observer's mind, and recognized by the discriminating traits. The proper object structure composed of its morphological elements, that can be distinguished only by studing pathways of the object transformations. We cannot expect any substantial advances in descriptive and constructive morphology untill conceptual differences between these two approaches will be understood.

# Модели расположения мужских и женских сережек в семействе *Betulaceae* Agardh. и модусы их преобразования

*М.В. Костина*

Главный Ботанический сад РАН, 127276 Москва, Ботаническая ул. 4

## The arrangement models of the male and female catkins in *Betulaceae* Agardh. and some modi of their transformations.

*M.V. Kostina*

Main Botanical garden RAS, Botanicheskaya str. 4, 127276 Moscow, Russia

Все многообразие взаимного расположения мужских и женских сережек и ритмов их развития в семействе *Betulaceae* можно свести к 4 моделям, каждая из которых имеет свои варианты.

Модель 1. У видов подродов *Gymnothyrus* (Spach) Regel и *Clethropsis* (Spach) Regel рода *Alnus* В. Ehrh. мужские и женские сережки формируются во второй половине вегетационного сезона на побегах текущего года и зимуют голыми, т.е. не прикрыты почечными чешуями. Система мужских сережек, состоящая из терминальной и нескольких боковых сережек, завершает побеги, нарастающие моноподиально в течение одного или нескольких лет. В расположении женских сережек наблюдается большое разнообразие. Женские сережки могут собираться в системы, аналогичные системам мужских сережек. Однако, нередко терминальная женская сережка и несколько близлежащих к ней боковых сережек не развиваются. В этом случае формируются только боковые оси с женскими сережками, которые располагаются на материнском побеге под вегетативной терминальной почкой или под системой мужских сережек, что наблюдается чаще.

Модель 2. У большинства видов подрода *Alnaster* (Spach) Endl. рода *Alnus*, у многих видов рода *Betula* L. и у видов рода *Ostrya* Scop. строение систем мужских сережек, ритм их развития и положение на годичном побеге такое же как и у модели 1. Только у берез из секции *Nanae* Rgl. мужская сережка обычно завершает собой сильно укороченные побеги. Женские сережки, в отличие от модели 1, образуются в почках с осени и зимуют защищенные почечными чешуями. На материнском побеге развивается терминальная и несколько боковых почек с женскими сережками или почки с женскими сережками формируются под терминальной вегетативной почкой или под системой мужских сережек.

Модель 3. Данная модель характерна для рода *Carpinus* L., *Corylus* L., *Ostryopsis* Desne, а так же для одного из видов подрода *Alnaster* рода *Alnus* и для нескольких видов из серии

*Humiles* Koch рода *Betula*. Причем у этих видов на одном и том же растении можно увидеть все переходы между моделью 2 и моделью 3. Для модели 3, также как и для модели 2, характерно формирование женских сережек в почках с осени и защита их почечными чешуями. А вот мужские сережки завершают собой крайне специализированные, неолиственные или слабоолиственные оси, образующиеся в пазухах листьев побега текущего года. Если такие оси сильно укорочены, то мужские сережки частично или полностью прикрыты почечными чешуями.

Модель 4. У видов подрода *Cremastogyne* (Winkl.) Schneid. рода *Alnus* в основании побега текущего года располагаются одиночные мужские сережки. Выше, в пазухах листьев срединной формации развиваются женские сережки. Сережки формируются в материнской почке с осени. Материнский побег, на котором располагаются мужские и женские сережки сохраняет способность к моноподиальному нарастанию.

По-видимому, преобразование ритмов развития и расположения мужских и женских сережек у березовых шло от модели 1 к модели 4. За исходное состояние мы принимаем тот вариант модели 1, при котором система мужских или женских сережек формируется в течение вегетационного сезона и завершает моноподиально нарастающий в течение одного или нескольких лет побег. Остальные варианты модели 1 произошли, по нашему мнению, путем распада системы осей с женскими сережками на самостоятельные оси. Затем произошло изменение ритма развития осей с женскими сережками и они оказались защищенными почечными чешуями. Одновременно наблюдается тенденция к усилению степени олиственности и увеличению размеров пазушных побегов с женскими сережками, к образованию на них побегов с мужскими сережками и к возрастанию их роли в формировании многолетней осевой системы растения. Так возникает модель 2 в разных ее вариантах.

Аналогичная картина преобразований повторяется и с побегами, несущими мужские сережки. Система осей с мужскими сережками распадается на отдельные, крайне специализированные побеги, и мужские сережки частично или полностью укрываются почечными чешуями. Далее возможно повторное ветвление побегов с мужскими сережками и формирование на них побегов с женскими сережками. Цикл данных преобразований приводит к модели 3.

После распада системы осей с мужскими и женскими сережками на отдельные самостоятельные побеги, эти побеги путем внутрпочечного ветвления могли развиваться в материнской вегетативной почке с осени. В этом случае, мужские и женские сережки защищены чешуями материнской почки. Внутрпочечное ветвление становится возможным благодаря сокращению числа мужских и женских сережек на боковых осях до одной, сокращению общих размеров осей с сережками и уменьшению степени их олиственности. Так возникает модель 4.

У большинства древесных растений умеренного климата побеги, несущие цветки, формируются с осени и защищены почечными чешуями. Можно предположить, что тенденция к такому способу защиты мужских и женских сережек связана с адаптацией к зимнему периоду и будет наиболее выражена у видов, имеющих самые северные ареалы. Однако, у ольхи зеленой и у кустарниковых берез мужские сережки не защищены почечными чешуями, а у ольхи серой и женские сережки зимуют голыми. У граба же, произрастающего в более благоприятных климатических условиях, в почках находятся не только женские, но мужские сережки. По всей видимости, такая картина связана с тем, что у березовых существуют два способа защиты цветков в зимний период – цветки могут быть защищены сросшимися прицветником и прицветничками, а могут быть защищены почечными чешуями. Второй способ возникает позже, в теплом умеренном климате. У граба, орешника прицветники, утратив

функцию защиты цветков, образуют обертку или крыло при плодах и защищают плоды при созревании или содействуют их распространению.

# Негомологичное сходство в структуре плодов крапивных

**Т.И. Кравцова**

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН. 193376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова 2.

## Non-homologous resemblance of fruit structure in *Urticaceae*

T.I. Kravtsova

V.L. Komarov Botanical Institute RAS. Prof. Popov str. 2, 197376 St. Petersburg, Russia

При современном широком понимании плода как видоизмененного гинецея одного цветка с прирастающими или сохраняющимися другими частями цветка или соцветия (Каден, 1947; Имс, 1964; Левина, 1987 и др.), а иногда – нескольких цветков, покровы плодов, как и сами плоды, не гомологичны друг другу. В семействе *Urticaceae* псевдомономерные односеменные нескрывающиеся плоды, сформированные в большинстве родов при участии экстракарпеллятных органов, имеют разную морфологическую природу. Они голые либо почти голые с куполой из околоцветника лишь в основании, антокарпные (снабженные разросшимся околоцветником), в обертке из элементов соцветия. Нередко плоды собраны в плотные агрегаты, представляющие собой морфо-функциональное целое, которые Р.Е. Левина (1987) предложила называть плотными соплодиями, Э.С. Терехин с соавторами (1993) – диаспорокарпиями (плодониями), а R.W. Spjut (1994) относит к особой категории плодов – сложным плодам. В значительной степени благодаря эволюционной пластичности дополнительного покрова плода для крапивных характерно удивительно большое число типов плода (сухих, сочных, крылатых) и разнообразие способов диссеминации.

Основные традиционно понимаемые типы плода (категории по: Терехин и др., 1993; виды – по: Левина, 1987), такие как орех, костянка, крылатка – редко встречаются в семействе *Urticaceae*. Большинство плодов крапивных, снабженных дополнительным покровом, ранее соответствовали по определению “ложным” плодам (термин Gaertner, 1788) или к их названию добавляли приставку “-видные”. Например, А.Л. Тахтаджян (Takhtajan, 1997) относит их к ореховидным или костянковидным (drupaceous), Р.Е. Левина (1987) – к мелким ореховидным. Наиболее полно отражающей существующее многообразие плодов надо признать классификацию R.W. Spjut (1994). Согласно этой классификации, плоды крапивных попадают в две категории – I. Простые плоды (Simple fruits) и V. Сложные (составные) плоды (Compound fruits). По нашим результатам изучения морфолого-анатомического строения плодов, они соответствуют не менее чем 12-ти типам.

Гомологичные соплодиям сложные (составные) плоды некоторых крапивных оказываются подобными простым плодам в семействе *Rosaceae*, что можно рассматривать как пример псевдоциклического сходства (Кузнецова, 1986). Так, у *Dendrocnide moroides* (Wedd.) Chew, *Oreocnide*, *Nothocnide*, *Debregeasia* соплодие кучевник, соответствующее по классификации Spjut (1994) сложному плоду типа Sorosus (характерен для *Morus*), сходно с многокостянкой (Drupetum) у *Rubus*, а сложный плод *Procris*, относящийся к типу Glandosum (его основная масса образована цветоложем) напоминает простой плод *Fragaria* (Glandetum). Такой тип сходства наблюдается и между другими категориями плода: у *Parietaria cretica* L. плод, снабженный крылатой оберткой, сходен с плодом-двукрылаткой клена.

В семействе *Urticaceae* нередко наблюдается также функциональное сходство негомологичных простых плодов. Например, сходство крылатки, псевдокрылатки и *Diclesium*. Плод последнего типа, согласно Spjut, – простой, с сухим или мясистым перикарпием, покрытым частично или полностью просторным или тесно прилегающим сухим разросшимся околоцветником. Крыло может быть, соответственно, образовано перикарпием (крылатка *Discocarpus*), перикарпием, обтянутым пленчатым околоцветником (*Diclesium Boehmeria*), околоцветником (псевдокрылатка *Pouzolzia*) или брактеей (псевдокрылатка *Rousselia humilis* Urb.).

Негомологичное сходство можно видеть и в анатомической структуре покровов плода. Одним из примеров является сходство строения мясистой стенки антокарпного плода в роде *Nothocnide* с перикарпием плода-костянки некоторых видов рода *Dendrocide* (*D. stimulans* (L.f.) Chew и *D. meyeniana* (Walp.) Chew f. *meyeniana*). Строение слизесодержащего дополнительного покрова плода *Nothocnide* почти полностью соответствует строению наружных слоев (экзо- и мезокарпия) перикарпия *Dendrocide*. Другой пример удивительного сходства – подобие анатомического строения стенки антокарпного плода некоторых видов рода *Pouzolzia* (сформированной перикарпием и дополнительным покровом) и перикарпия многих крапивных (например, *Urtica*). В том и другом случае покров плода дифференцирован на слизесодержащий наружный слой, склеренхимный – внутренний, и паренхимный и кристаллоносный средние слои. Менее очевидное сходство с наружными слоями перикарпия *Dendrocide* и *Urtica* имеется у формирующегося из неотделяющегося околоцветника паренхимного, слизесодержащего или танинсодержащего покрова плодов *Pipturus* и *Oreocnide* и некоторых видов *Pouzolzia*.

Нужно отметить, что эволюционное преобразование плода крапивных не сопровождается вытеснением одного покрова другим, как, например, у *Nyctaginaceae* (Heimerl, 1887; 1888 – цит. по: Roth, 1977) или некоторых *Dipsacaceae* (Mayer & Ehrendorfer, 1999), где перикарпий (во втором семействе вместе с околоцветником) почти полностью редуцирован. У них сохраняется большей частью хорошо развитый и иногда целиком склерифицированный перикарпий, который уподобляется полностью или частично склеренхимному эндокарпию (косточке), однако качественно новому благодаря многослойности и/или наличию в его тканях кремнезема. Паренхимная же и слизесодержащая части стенки плода (иногда также кристаллоносная) представлены вновь формирующимся дополнительным покровом. У ряда сухих плодов – антокарпного плода *Pouzolzia formicaria* Wedd. и плодов, снабженных оберткой в трибе *Parietarieae* (*Parietaria cretica*, *Gesnouinia arborea*), перикарпий, представляющий наиболее твердую часть стенки плода, в значительной степени редуцирован, что связано, очевидно, с наличием толстого лигнифицированного либо мощного кожистого покрова из околоцветника и, особенно, обертки.

Явление негомологичного сходства покровов плодов крапивных свидетельствует о высокой степени адаптивности определенного типа тканевой и клеточной структуры, повторяющегося на разной морфологической основе в разных линиях развития. В семействе *Urticaceae* можно выделить два таких структурных типа: 1) покров костянквидного плода или костянки со слизевыми клетками в средних его слоях; 2) покров ореховидного плода типа “*Urtica*” (Кравцова, 1997) со слизесодержащим наружным слоем. Сочность плодов, являющаяся приспособлением к эндозоохории, обеспечивалась у примитивных (не антокарпных) плодов-костянок некоторых видов рода *Dendrocide* с мясистым слизесодержащим мезокарпием. В процессе эволюции плодов слизесодержащим слоем становится экзокарпий (возможно, в связи с сокращением общего числа слоев перикарпия). Возврат к “костянквидной” стенке плода сходного строения происходит в трибе бомериевых на иной морфологической основе, в результате объединения (“срастания”) тканей околоцветника и завязи. Возможны различные комбинации этих структур, приводящие к сходному результату. У родов *Nothocnide* и *Pipturus* сочная часть стенки плода представлена околоцветником, у *Boehmeria* и *Arc-hiboehmeria* – экзокарпием, покрытым формирующимся из околоцветника неотделяющимся

пленчатым покровом. Возможно, строение стенки антокарпного плода у *Urtica*, снабженной пленчатым покровом над слизесодержащим экзокарпием, также можно рассматривать как аналогичное этой структуре. Появление такого комплекса тканей разного происхождения можно наблюдать в роде *Dendrocnide*, где развитие слизесодержащего экзокарпия и перикарпия типа “*Urtica*” происходило более или менее параллельно с формированием антокарпного плода.

С другой стороны, рассмотренное негомологичное сходство говорит о разделении функций между разными покровами плода, т.е. органами, участвующими в его образовании. Нужно отметить, что в антокарпных плодах крапивных, представляющих собой систему “цветок-плод-семя” (или “соцветие – цветок – плод – семя”), формируется иная форма перераспределения функций между ее элементами, чем в антокарпиях в семействе *Nyctaginaceae* и в односеменных невскрывающихся плодах *Asteraceae* (Меликян, Мурадян, 1975). У последних между перикарпием и семенной кожурой наблюдается обратно пропорциональное развитие.

Анализ полученных результатов и литературных данных показывает, что односеменные невскрывающиеся плоды, являющиеся вершиной эволюционного развития плода (Василевская, Меликян, 1982), представляют собой в разных группах цветковых растений различные морфо-функциональные системы. Они различаются не только по составу элементов (система “плод-семя” преобразуется в системы “цветок-плод-семя” и “соцветие-цветок-плод-семя”), но и по характеру связи между ними – замещения в процессе развития или комплексирования (Мамкаев, 1991), которая, возможно, может регулироваться способом диссеминации.

Работа выполнена при поддержке РФФИ, грант № 00-04-48561 а.

## **Зиготический зародыш и андроклиный эмбрионд пшеницы: сходство и различие**

***Н.Н.Круглова, О.А. Сельдимирова***

Институт биологии Уфимского НЦ РАН, 450054 Уфа, пр. Октября, 69.

e-mail: [kruglova@anrb.ru](mailto:kruglova@anrb.ru)

### **Zygotic embryo and androclinic embryoid of wheat: their difference and similarity**

*N.N. Kruglova & O.A. Seldimirova*

Institute of Biology RAS, pr. Oktyabrya 69, 450054 Ufa, Russia

Явление андроклинии – образования гаплоидного растения из микроспоры или клеток пыльцевого зерна – вызывает определенный теоретический интерес. Этот уникальный феномен связан с переключением развития спорогенных клеток с обычного для них гаметофитного пути на принципиально иной – спорофитный – путь развития. Смены поколений, характерной для условий *in vivo*, не происходит. Микроспоры или клетки пыльцевого зерна ведут себя подобно зиготам, формируя эмбрионды – зародышеподобные структуры, которые далее дают начало растениям-регенерантам. Андроклиния рассматривается как особая нетрадиционная система репродукции растений.

В течение ряда лет нами изучаются эмбриологические аспекты явления андроклинии на примере коллекции генотипов яровой мягкой пшеницы. Накопленный экспериментальный материал позволяет включиться в дискуссию о роли и значении андроклинии в теоретическом анализе систем репродукции. Основная проблема в этой области исследования – системный подход в выявлении сходства и различий основных этапов морфогенеза зиготического зародыша *in vivo* и андроклиного эмбриоида *in vitro*.

Одна из основных задач – характеристика инициальных клеток, поскольку именно их развитие обуславливает последующий ход эмбрио- и эмбриоидогенеза. Детальный цитологический анализ инокулированных пыльников пшеницы в процессе культивирования свидетельствует о том, что инициальной клеткой андроклинии является микроспора на предмитотической сильновакуолизированной фазе развития (по разработанной нами периодизации). Эта клетка способна под действием факторов индукции (главным образом, адекватной концентрации гормона 2,4-Д в составе питательной среды) переключать программу своего развития с гаметофитной на спорофитную. Такую компетентную микроспору мы называем морфогенной, тогда как предмитотическую фазу расцениваем как критическую в онтогенезе этой клетки. По своей структурной организации (с точки зрения полярности и меристематичности) морфогенная микроспора сходна с зиготой – инициальной клеткой зародыша. Таким образом, по-видимому, можно говорить о некоей универсальности в строении инициальных клеток различных систем размножения. Дальнейший цитолого-гистологический анализ морфогенной микроспоры и зиготы пшеницы в динамике их развития с применением как световой, так и электронной (сканирующей и трансмиссионной) микроскопии позволяет сделать вывод о том, что эмбрионду присущи основные признаки, установленные для зиготических зародышей (полярность, дискретность развития, клеточная и гистогенная дифференциация, автономность). Однако полного совпадения всех этапов морфогенеза зиготического зародыша *in vivo* и микроспорального эмбриоида *in vitro* пшеницы не наблюдается. Сходство в развитии отмечено лишь на начальных этапах развития этих структур, вплоть до глобулярного. Даль-

нейшее развитие эмбриоида и зародыша происходит весьма своеобразно. Зародыш пшеницы проходит фазы дифференциации и органогенеза с формированием специфических для злаков органов, а в целом – развитием типичного зрелого однодольного зародыша. Эмбрионид, берущий начало от морфогенной микроспоры пшеницы – представителя класса однодольных, развивается по двум направлениям: аналогично зародышу однодольных (с формированием характерных для злаков органов) и аналогично зародышу двудольных (с прохождением не характерных для злаков фаз сердцевидного, торпедовидного, изогнутого зародыша и с формированием зрелого двусемядольного зародыша). Таким образом, существует определенный параллелизм в морфогенезе андроклинного эмбриоида и зиготического зародыша пшеницы, однако полного сходства этих типов морфогенеза не наблюдается.

С другой стороны, полученные нами данные позволяют включиться в еще одну важную дискуссию – обсуждение проблемы происхождения однодольных. Принято считать (например, "Эмбриология цветковых растений", 1981), что однодольные происходят от двудольных, и зародыш однодольного растения есть не что иное, как претерпевший раннюю девиацию зародыш двудольного растения, у которого произошло уменьшение числа симметрично расположенных боковых зачатков семядолей. Наши данные о сходстве развития части эмбрионидов пшеницы – однодольного растения и зародыша двудольных свидетельствуют, скорее, о том, что однодольные и двудольные эволюционировали параллельно, возможно, имея общего предка.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (грант 99-04-48496).

## Межвидовое и внутривидовое сходство и различие строения женского гаметофита у мятликов (*Poa* L.)

**Н.А. Кутлунина<sup>1</sup>, И.Е. Саранульцев<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Уральский государственный университет, 620053 Екатеринбург, пр. Ленина 51. E-mail: Natalia.Kutlunina@usa.ru

<sup>2</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, 620144, ул. 8 Марта 202. E-mail: semerikov@ipae.uran.ru

### **Interspecific and intraspecific differences and resemblances of female gametophytes within *Poa* L.**

*N.A. Kutlunina<sup>1</sup>, I.E. Sarapultsev<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Ural State University, Lenin pr. 51, 620053 Ekaterinburg, Russia.

E-mail: Natalia.Kutlunina@usu.ru

<sup>2</sup>Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS, 8 Marta str. 202, 620144 Ekaterinburg, Russia. E-mail: semerikov@ipae.uran.ru

Морфологическое строение репродуктивных органов является, несомненно, более консервативным, чем вегетативных и определяется, главным образом, наследственной информацией. С этим связано сходство эмбриологических структур у видов одного рода. Вместе с тем существуют различные причины, вызывающие морфологические различия этих структур.

Целью нашей работы являлось сравнение морфологического строения женского гаметофита в роде *Poa* L. на видовом и внутривидовом уровне. Мы исследовали морфологическое строение зародышевых мешков различных образцов трех видов мятликов: *Poa pratensis* L., *P. alpigena* (Blytt) Lyndm. и *P. sublanata* Reverd. Два последних вида сочетают псевдовивипарное и семенное размножение. Образцы *P. pratensis* были выращены в ботаническом саду Уральского госуниверситета из семян, собранных в природных популяциях Среднего и Южного Урала и характеризуются разной степенью апомиктичности (Кутлунина, 1999). Арктические мятлики изучали в природных популяциях полуостровов Ямал и Тазовский, Полярного Урала и на образцах, выращенных в окрестностях г. Екатеринбурга. Исследовали соцветия, собранные с семенных растений, и смешанные метелки с псевдоживородящих форм. Изучение женского гаметофита проводили на временных препаратах целых зародышевых мешков, вычлененных экспресс-методом и окрашенных по Фельгену (Орлова, Авалкина, 1985). Исследовано около 2000 зародышевых мешков.

Все исследованные виды имеют типичное для рода *Poa* строение зародышевых мешков (Кордюм, 1969; Яковлев, Батыгина, 1978): яйцевой аппарат состоит из двух синергид и более крупной грушевидной яйцеклетки. Центральная клетка обычно сильно вакуолизирована, плотная цитоплазма располагается между яйцеклеткой и антиподами, обычно в этом тяже находятся полярные ядра, сливающиеся только перед самым оплодотворением или во время него. Число антипод варьирует от одной до 5 – 6, но обычно не превышает четырех. Форма антипод самая разнообразная – от округлой, угловато-овальной до неопределенной. Сходство морфологического строения женского гаметофита у трех изученных видов наблюдается не только в строении фертильных зародышевых мешков, но и в появлении одних и тех же аномалий у разных видов: отсутствие дифференциации элементов зародышевого мешка; нарушение дифференциации, приводящее к отсутствию элементов или к появлению дополнительных; расположение яйцевого аппарата в глубине зародышевого мешка, что делает невозможным оплодотворение. У всех изученных образцов *P. pratensis* и двух образцов *P. alpigena* нами обнаружены семяпочки с двумя и более зародышевыми мешками, что связано с наличием

апомиксиса. В таких семяпочках изученных видов мятлика наблюдается сходство во взаиморасположении зародышевых мешков, в нарушении полярности – зародышевые мешки ориентированы в противоположные стороны, в отсутствии оболочек между соседними гаметофитами. Полученные результаты являются следствием несомненной близости изучаемых видов, которые включают в *P. pratensis* – комплекс, а некоторые авторы рассматривают в рамках одного вида.

Вместе с тем, наблюдается ряд особенностей в строении зародышевых мешков *P. alpigena* и *P. sublanata*. В отличие от *P. pratensis*, у которого ядра антипод многоядрышковые и сильно полиплоидизированы, у арктических мятликов наблюдается незначительная полиплоидизация, что проявляется в слабой окраске ядер по Фельгену, а число ядрышек обычно не превышает двух – трех. У арктических мятликов дополнительные ядрышки отмечены в полярных ядрах и яйцеклетках, у *P. pratensis* дополнительные ядрышки в этих структурах практически не встречаются. Отмеченные нами особенности, по-видимому, не являются видоспецифичными, так как для камчатской популяции *P. alpigena* показана полиплоидизация и многоядрышковая антипод и наличие только одного ядрышка в ядрах других клеток зародышевого мешка (Шишкинская и др., 1994). Для самых северных популяций арктических мятликов, произрастающих в наиболее экстремальных условиях, характерны морфологические особенности, связанные с приспособлением к этим условиям: уменьшение объема центральной клетки; увеличение числа антипод до 6 – 8 и образование у них конусообразных гаусториальных выростов, которыми они проникают в нуцеллус. Описанные особенности мы связываем с экономией пластических веществ и усилением трофической роли антипод в неблагоприятных условиях среды. Сравнение зародышевых мешков семенных и ложноживородящих форм мятликов показало, что морфологические различия между ними отсутствуют, но наблюдаются различия в степени и причинах стерилизации семяпочек (Кутлунина, Сарапульцев, 2000).

У образцов *P. pratensis*, имеющих разный уровень апомиктичности, существенных различий в морфологическом строении зародышевых мешков не выявлено. Значительно сильнее различаются между собой зародышевые мешки, находящиеся в одной семяпочке. Они имеют разнообразные размеры, форму и взаиморасположение, что, по-видимому, связано с разным временем их формирования и конкуренцией. Наблюдаемое морфологическое разнообразие не отражает наличия двух групп зародышевых мешков: одни образовались в результате мейоза и являются гаплоидными, а другие – аспорические – сформировались без прохождения мейоза и, следовательно, диплоидны.

Таким образом, наблюдается достаточно однообразное строение женского гаметофита у мятликов, что объясняется близостью изучаемых видов. Наследственно закрепленной является не только норма, но и аномалии в строении зародышевых мешков. Наиболее четко проявляются морфологические различия, возникающие под действием экстремальных факторов среды.

# Гомология систем вегетативных осей папоротников

**Н.Г. Лагунова**

Санкт-Петербургский государственный университет, Биолого-почвенный факультет, кафедра геоботаники и экологии растений, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб. 7/9. E-mail: natlg@km.ru

## Homology of systems of the vegetative axes in ferns

**N.G. Lagunova**

Department of Plant Ecology and Vegetation Science, Faculty of Biology and Soil Science, St. Petersburg State University, 199034 St-Petersburg, Universitetskaya emb. 7/9. E-mail: natlg@km.ru

Современное разнообразие папоротников (довольно значительное, около 10000 видов) можно разделить на 3 крупные биоморфологические группы: длиннокорневищные, короткокорневищные и древовидные. Эти группы являются разрозненными “ветвями” филогенетического дерева, общие предки которых жили в далекие геологические эпохи, в других климатических условиях.

Цель данного исследования – сравнение стеблевых органов различных групп папоротников и установление некоторых особенностей гомологии осевых органов. Рассматривали стеблевые органы короткокорневищных папоротников – представителей родов *Dryopteris*, *Polystichum*, *Matteuccia*, а также древовидных папоротников из родов *Cyathea* и *Dicksonia* (Duncan & Isaac, 1994).

Стеблевые органы короткокорневищных папоротников обычно горизонтальны, с восходящей или ортотропной апикальной частью, расположенные непосредственно на поверхности почвы, или подземные с большим числом побочных корней, отходящих по всей длине корневища. Стеблевые органы “травянистых” папоротников принято называть корневищем. Корневище короткокорневищных папоротников состоит из оси и спирально расположенных на нем филлоподиев. У всех 12 рассмотренных нами видов на одном витке спирали располагаются 3 филлоподия. Филлоподий – это основание черешка вайи (Pichi & Sermolli, 1977), который остается на корневище после опадения вай, и существует 10 – 15 лет. У короткокорневищных папоротников биомасса филлоподиев в несколько раз превышает биомассу собственно оси, диаметр филлоподия может превышать диаметр оси. У представителей рр. *Dryopteris*, *Polystichum* филлоподии округлые на срезе, у *Matteuccia struthiopteris* (L.) Todaro филлоподии уплощенные. Проводящая система в филлоподиях представлена отдельными многочисленными мелкими пучками расположенными по периферии органа.

В строении стеблевых органов короткокорневищных и длиннокорневищных папоротников выделяют следующие возрастные зоны (Шорина, 1981; Храпко, 1996): 1) апикальную зону, 2) зону активного роста и дифференциации, 3) зону питания, 4) зону запасаения, 5) зону разрушения.

У древовидных папоротников ствол состоит из вертикально расположенного осевого органа покрытого филлоподиями. Филлоподии сохраняются на стволе, по-видимому, в течение всей жизни особи. Основную биомассу ствола составляет собственно осевой орган, филлоподии имеют значительно меньший диаметр. Филлоподии расположены на стволе по спирали, по 3 филлоподия на одном витке спирали. Проводящая система в филлоподиях представлена многочисленными мелкими пучками. У представителей рода *Dicksonia* они расположены кольцом в периферической зоне поперечного среза филлоподия, что аналогично расположению проводящих пучков у короткокорневищных папоротников.

В строении стеблевых органов древовидных папоротников можно выделить зоны, аналогичные таковым у короткокорневищных. Отсутствует только зона разрушения. Основание ствола массивное, бульбовидной формы, служит противовесом широкой (до 4 – 5 м)

“коне”. Собственно осевой орган древовидных папоротников не только выносит розетку вай к свету, но и в многочисленных паренхимных клетках запасает питательные вещества. Роль филлоподиев в запасании мала. У короткокорневищных папоротников именно филлоподии несут в себе основную массу паренхимных клеток и выполняют функцию запасания.

Короткокорневищные папоротники затруднительно рассматривать как уменьшенное в размерах дерево, “спрятавшее” ствол в земле. Такая аналогия может быть проведена в группе саговников, где у бесстебельных видов, обитающих в сложных экологических условиях, толстый запасующий стеблевой орган располагается под поверхностью земли.

В заключение хотелось бы отметить нецелесообразность применения терминологии цветковых растений к описанию стеблевых органов папоротников, что неоднократно подчеркивалось исследователями, поскольку с применением данных терминов возникает не совсем верное представление о строении и функциональных особенностях органов.

## **О сходстве трансформации формы поперечного сечения листа в онтогенезе и при органогенезе у представителей рода *Gagea* Salisb. (Liliaceae)**

***И.Г. Левичев***

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН. 193376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова 2. E-mail: levichev@aport.ru

Similarities of transformation of the leaf cross section shape during ontogenesis and organogenesis in *Gagea* Salisb. (Liliaceae)

***I.G. Levichev***

V.L. Komarov Botanical Institute RAS. Prof. Popov str. 2, 197376 St. Petersburg, Russia. E-mail: levichev@aport.ru

Установлено наличие закономерной последовательности изменения формы сечения листовой пластинки в процессе ее органогенеза, которая полностью повторяет возрастную изменчивость прикорневого листа, но с обратной направленностью: если с возрастом строение прикорневого листа обычно усложняется, то строение листовой пластинки вдоль её оси (от основания к вершине) в любом возрасте – упрощается.

Эта кажущаяся “встречная” направленность изменения формы сечения абсолютно закономерна. Структуры побега развиваются в акропетальной, а листовая пластинка – в обратной – базипетальной последовательности. Лист первого фитомера ювенильного побега и участок листа, первым сформировавшийся в листовом примордии – кончик апикального заострения – структуры максимально ювенилизированной формы: обычно округлой в сечении с одним-тремя проводящими пучками. Ювенильным структурам противостоят наиболее старые – пластинки прикорневых листьев при завершении онтогенеза у таксонов неотенизированных в наименьшей степени, а также наиболее анцестральные – базальные участки стеблевых (не подвергающихся неотенизации) листьев. В обоих случаях это плоские, с одним рядом пучков пластинки. Эти полярные структуры, и в рядах возрастных трансформаций прикорневых листьев и в рядах трансформаций апикального заострения, связаны многоступенчатой серией переходных форм квазибифациального типа.

“Инструментом”, сформировавшим многообразие листовых форм, является неотеническое преобразование, которому подвергся конкретный таксон в процессе своего филогенеза. Этот “инструмент” действует, вероятно, следующим образом. Почка очередного побега закладывается в начальных стадиях развития предшествующего: генеративный побег закладывается в имматурной стадии, имматурный – в ювенильной, ювенильный – в первичном побеге. Реализация наследственной программы функционирующего в этот момент материнского побега (более молодого по отношению к последующему) не может не оказывать гормонального влияния на формирующуюся почку очередной стадии. Наибольшему влиянию, вероятно, подвержены структуры, закладывающиеся в почке первыми – базальные фитомеры побега и апикальные участки листьев. В отношении *Gagea* такое влияние особенно возможно: закладка каждого надземного побега всегда происходит внутри специализированной, но максимально неотенизированной структуры – в замещающей луковице. Показательно также, что второй прикорневой лист, в свободном состоянии подвергающийся неотенизации в равной степени с первым, в случае срастания с цветоносом и отделения под соцветием в качестве нижнего стеблевого, приобретает структурные особенности настоящего нижнего стеблевого листа и всегда имеет плоскую в основании пластинку, даже если первый прикорневой лист унифациального типа. Закладка и развитие структур верхней части побега (с которой сращён второй

прикорневой лист и точно так же сращён следующий – настоящий нижний стеблевой, а вероятно, сращены и все последующие листья) происходит позже, чем структурное оформление первого прикорневого листа в почке.

По-видимому, механизм возникновения самого явления неотении в историческом плане имеет естественное начало: как результат регулярного частичного структурного (но не функционального) “омолаживания” каждого следующего побега, чем и объясняется всеобъемлющее проявление этого явления в растительном мире: "...не может быть сомнений в том, что в эволюции порядков, классов и типов пedomорфоз [один из многих синонимов приоритетного термина неотения - И.Л.] играет обычно очень крупную, а иногда исключительную роль" (Тахтаджян, 1954, с. 99).

Выводы. Неотенизации в наибольшей степени подвержен первый фитомер побега, в несколько меньшей степени – второй, что проявляется в особенностях их боковых частей; эти листовые пластинки чрезвычайно разнообразны по форме сечения, которое поддается ранжированию, соответствующему степени их неотенизации. Листовые пластинки, расположенные в верхней части побега, несут следы неотенизации только на своих апикальных участках (неотенизация в процессе органогенеза). Длина апикального заострения и зоны перехода от унифациального типа к бифациальной пластинке соответствует степени неотенизации данного таксона. Неотенизация осевых частей фитомеров побега в филогенезе предшественников привела к компактизации их в структурное образование – донце. Вероятно, этим путем возникли розетка, луковица, клубнелуковица, клубень. Прямые и косвенные свидетельства сращения между собой боковых образований фитомеров (листьев, включая листочки околоцветника) позволяет рассматривать цветонос и цветоножки сформированными не осевыми, а боковыми частями фитомеров побега.

# Дицикличность и возрастная изменчивость гомологичных листовых структур побега *Gagea Salisb.* (Liliaceae) как показатель неотенизации

И.Г. Левичев

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН. 193376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова 2. e-mail: levichev@aport.ru

## Dicyclism and age variability of the homologous shoot leaves in *Gagea Salisb.* (Liliaceae) as a parameter of neoteny

*I.G. Levichev*

V.L. Komarov Botanical Institute RAS. Prof. Popov str. 2, 197376 St. Petersburg, Russia. e-mail: levichev@aport.ru

Большой жизненный цикл представителей рода *Gagea* складывается из совокупности ежегодно сменяющих друг друга монокарпических побегов. В первом вегетационном цикле побег формирует замещающую луковицу, состоящую из донца (часто с собственными корнями), единственного кольцевого низового листа и почки. Во втором цикле почка разворачивается в надземный побег с новыми корнями, двумя обязательными прикорневыми листьями и видоспецифически различным числом стеблевых листьев и соцветием; низовая чешуя расходуется и отмирает, а внутри побега развивается новая замещающая луковица.

Налицо особый тип дициклического побега. Ежегодность надземного побега при дициклическом ритме невозможна без одновременного присутствия двух побегов: один, в укороченном состоянии, локализован внутри второго, развернутого в надземный побег.

Дицикличность проявляется и у первичного побега. Период доразвития зародыша в семени (после растрескивания плода и до прорастания) гомологичен первому побеговому циклу последующих монокарпических побегов. Зародыш при этом использует запасы ариллоидов в области халазы и вдоль рафе и, как и его гомологи – замещающие луковицы, не образует новых структур, но значительно увеличивает длину семядоли, четче очерчивается почечка. Гомологом второго побегового цикла является функционирование семенного проростка, состоящего из семядоли, первичного корня и почечки. Параллельно протекает первый побеговый цикл следующего монокарпического побега – почечка в пазухе семядоли трансформируется в симподиально расположенную первую замещающую луковицу, которая развивает при этом собственные корни.

В сменяющих друг друга монокарпических побегах хорошо прослеживается гомология первых четырех листовых структур базальной части. Первую позицию занимает подземный запасающий орган – кольцевая низовая чешуя. Вторую – также имеющий кольцевой охват основания побега первый прикорневой лист, третью – расположенный с противоположной стороны оси второй прикорневой лист (никогда не имеющий кольцевого охвата), четвертую (также с противоположной стороны оси относительно второго прикорневого) – нижний стеблевой лист. Взаимные дорзальные ориентации низовой чешуи и первого прикорневого листа видоспецифичны, вправо или влево вращающиеся: совпадают (или равны  $360^\circ$ ), равны  $180^\circ$ ,  $90^\circ$ , иногда меньше. Низовая чешуя не имеет структурной возрастной изменчивости, но в онтогенезе ее объем заметно увеличивается в каждом очередном побеге.

Наиболее выраженной, строго закономерной, структурной изменчивостью обладает в онтогенезе первый прикорневой лист. Это проявляется в виде трансформации линейных размеров, формы поперечного сечения листовой пластинки и характера расположения проводящих пучков. Наиболее длинный ряд трансформаций характерен для видов с плоским, широ-

ким листом бифациального типа, наименьший – у представителей секции *Stipitatae* с нитевидными листьями унифациального типа. Абсолютно все представители рода имеют в начальных вегетационных циклах ювенильной стадии унифациальный тип листа. У семенных проростков это округлая в сечении семядоля с центральным проводящим пучком, который до завершения вегетационного цикла раздваивается в медиальной плоскости. У особи первого года из вегетативной луковички (как и у первого настоящего листа семенного растения во втором вегетационном цикле) единственный прикорневой лист также округлый, нитевидный, обычно с тремя пучками (нередко изначально присутствует один или два пучка, а в конце цикла – три). У менее неотенизированных видов лист в первом вегетационном цикле с четырьмя, даже пятью расположенными по кругу пучками; в сечении такой лист округло трех-, четырех- или пятигранный, но никогда не бывает бифациального типа. Во втором (в третьем у семенных) и последующих вегетационных циклах число пучков возрастает, и кольцевое их расположение (в результате инвагинации вентральной поверхности) сменяется на двурядновогнутое квазибифациального типа. Эта структура наиболее часто встречается в конце ювенильной и в имматурной стадиях. Около половины видов рода в генеративной стадии имеют прикорневой лист бифациального типа, остальные сохраняют квазибифациальный тип листа либо унифациальный лист, вплоть до трехпучкового.

Таксоны, сохраняющие ювенильный облик прикорневых листьев до конца онтогенеза, являются наиболее неотенизированными. Показателем неотенизации служит соотношение ширины пластинки и числа проводящих пучков стеблевых и прикорневых листьев. Чем больше пучков и чем шире стеблевой лист (относительно прикорневого), тем выше степень неотенизации; если число пучков и ширина стеблевого листа уступают прикорневому – неотенизация отсутствует. "Отсутствие неотенизации" – условная степень сравнения. Обязательная травянистость лилейных и однодольных, нанизм, монокарпичность, луковича, эфемероидный тип развития, линейное жилкование, безчерешковость и т. п. также возникли в результате неотенических преобразований филогенетически древних предшественников. Однако описанные выше свидетельства неотенизации прикорневого листа имеют особую значимость, поскольку возникли после обособления рода и позволяют судить о внутривидовых эволюционных взаимоотношениях.

Второй прикорневой лист появляется только в имматурной или в начале генеративной стадий, повторяет особенности первого и обязательно незначительно уступает ему в размерах и числе пучков, подвержен неотении в той же степени, что и первый. Лишь у немногих видов этот лист сохраняется свободным до конца онтогенеза, у остальных – происходит редукция или срастание с цветоносом. Настоящий нижний стеблевой лист, как и имитирующий его сросшийся с цветоносом второй прикорневой, в нижней расширенной части своих пластинок всегда бифациального типа, и оба (на этом уровне побега) неотенизации не подвергаются. Каждый выше расположенный стеблевой лист меньше предыдущего, с уменьшающимся числом пучков (вплоть до единственного) и с уменьшающимися (вплоть до рудиментоподобных) размерами, всегда бифациального типа. Отличий, дающих основания выделять среди них прицветники (или брактеи) нет.

Выводы. Монокарпический побег *Gagea* функционирует в течение двух вегетационных циклов как элементарная побеговая структура особи, которую принято называть малым жизненным циклом, и состоит из двух симподиально соединенных разноуровневых, разнофункциональных осей (сильно неотенизированный гомолог дициклического побега в общепринятом смысле). Первая ось – неотенизированная, укороченная, подземная, вегетативно-запасающая, вторая – развернутая (надземная), генеративная. Замещающие луковички гомологичны друг другу и зародышу; надземные побеги гомологичны семенному первичному побегу. Вторая ось гомологична первой и зародышу. Семядоля, низовая чешуя и первый прикорневой лист – гомологи. Самой неотенизированной структурой после первичного побега является высокоспециализированная замещающая луковича. Степень ювенилизации первого при-

корневого листа в генеративной стадии иллюстрирует уровень неотенизации таксона в филогенезе рода.

# О гомологии в структуре соцветий разных видов овсяниц *Festuca* L.

**А.В. Мальцев**

Уральский государственный университет. 620083 Екатеринбург, пр. Ленина 51. E-mail: Alex.Malcev@usu.ru

## Homologies of the inflorescence structure within fescue species (*Festuca* L.)

Malcev A.V.

Ural State University, Lenina pr. 51, 620083 Ekaterinburg, Russia. E-mail: Alex.Malcev@usu.ru

При сравнительном изучении одиннадцати видов овсяниц из Западной и Восточной Европы были определены закономерности в изменчивости и корреляции в структуре соцветий по 16 признакам. Объектами изучения служили следующие виды овсяниц, находящиеся в процессе интродукции в Ботаническом саду Уральского государственного университета: *Festuca arundinacea* Schreb., *F. pratensis* Huds., *F. valesica* subsp. *pseudodalmatica* Kraj., *F. cinerea* Vill., *F. amethystina* var. *marmarossica* Zap., *F. jeanpertii* (St-Yves) Markgr.-Dannenb., *F. hervieri* (St Yves) Patzke, *F. koritnicensis* Hayek & Vetter, *F. vaginata* W. et K., *F. circummediterranea* Patzke, *F. longifolia* Thuill., *F. trachyphylla* (Hackel) Kraj. Первые три вида имели несколько репродукций в местных условиях; остальные виды, полученные по обменному фонду, проходили первую репродукцию.

О гомологии элементов морфологии и семенной продуктивности соцветия судили по степени сходства и различия между видами, которую оценивали методами линейной статистики, корреляционным, факторным и регрессионным анализами.

По степени вариабильности среди признаков выделялись две группы: (1) со средней изменчивостью 10 – 20 %; в нее вошли признаки общей морфологии соцветия и структуры колоска, и (2) с высокой изменчивостью – более 25 %, в нее вошли признаки морфологии и семенной продуктивности соцветия. Установлены также различия между видами по уровню изменчивости изученных признаков. Наибольшее абсолютное значение признаков у *F. valesica* subsp. *pseudodalmatica*, *F. cinerea*, *F. koritnicensis*, *F. vaginata* связано, как правило, и с большей их изменчивостью.

Факторный анализ выявил наличие трех факторов (групп признаков), определяющих соответственно 40%, 25% и 20% разнообразия. Наибольшую значимость для разграничения видов составили признаки общей морфологии соцветия: число колосков и цветков в соцветии, длина междоузлий и соцветия в целом. Второй и третий факторы интерпретированы как соответственно признаки семенной продуктивности и морфологической структуры колоска.

Корреляционный анализ по признакам выявил наличие кластеров из одиннадцати изученных видов, выстроенных по вышеуказанным факторам. По первому фактору, определенному нами как структура соцветия, виды разделились на три группы. Первую группу видов составили: *F. valesica* subsp. *pseudodalmatica*, *F. cinerea* и *F. pratensis*. Наибольшим морфологическим сходством соцветий в этой группе обладают виды *F. valesica* subsp. *pseudodalmatica* и *F. pratensis*. Во вторую группу видов вошли: *F. amethystina*, *F. jeanpertii*, *F. hervieri*, *F. koritnicensis*, *F. vaginata*, *F. circummediterranea*, *F. longifolia* и *F. trachyphylla*. В этой группе наибольшим морфологическим сходством обладают виды *F. vaginata* и *F. circummediterranea*, а также – *F. hervieri* и *F. trachyphylla*. Из всех изученных видов выделилась *F. arundinacea*, которая обладает наименьшим сходством в строении соцветий с другими видами.

# Гомология и аналогия как основополагающие понятия морфологии

**Ю.В. Мамкаев**

Зоологический институт РАН, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб. 1. e-mail:

[myv@zisp.spb.su](mailto:myv@zisp.spb.su)

**Homology and analogy as basic concepts of morphology**

**Yu.V. Mamkaev**

Zoological Institute RAS, Universitetskaya emb. 1, 199034 St. Petersburg, Russia.

e-mail: [myv@zisp.spb.su](mailto:myv@zisp.spb.su)

Методологическую основу морфологии составляет метод сравнения, который состоит в установлении, оценке и классификации сходств и различий между объектами.<sup>1</sup> При этом главная задача состоит в отыскании сходных черт, что помогает объединять объекты в группы. Но сходство сходству рознь. В морфологии живых объектов обычно различают общность строения, унаследованную от общих предков (гомологию), и независимо приобретенное сходство (аналогию). Однако соотношение унаследованных и независимо приобретенных признаков бывает разным, так что охарактеризовать объекты с этой точки зрения - дело далеко не простое. Высказывались даже соображения о том, что по-разному интерпретируемое понятие гомологии вносит излишние трудности: идентифицировать органы и устанавливать на этой основе родство организмов можно и не прибегая к этому термину, доставшемся от морфологов додарвиновского периода (Борхвард, 1988, 1999). Отчасти это мнение справедливо, тем более что при филогенетических построениях теперь пользуются более удобной системой понятий, предложенной Хеннигом.

И все же это крайняя точка зрения. Понятие гомологии давно введено в обиход, его дополняет ряд подчиненных понятий, помогающих описывать и классифицировать различные ситуации. В морфологии приходится проводить разнообразные сопоставления, поэтому у сравниваемых форм проявляются самые разные состояния морфологического соответствия и приемственности. В разное время для них предложено множество по-разному классифицированных терминов, отражающих не только различные ситуации, но и разные теоретические позиции авторов (см.: Догель, 1938; Бляхер, 1976). К сожалению, единой, общепринятой терминологии и классификации до сих пор не разработано. Попробуем разобраться в этой сложной терминологической проблеме.

Понятие гомологии было введено в сравнительную анатомию в сороковые годы XIX века Р. Оуэном, который не ставил своей задачей решение филогенетических проблем (см.: Канаев, 1963; Бляхер, 1976; Беклемишев, 1994). Оуэн учитывал и аналогию, которой давал функциональное объяснение, а гомологию подразделял на общую (соответствие некой идеальной схеме организации – "архетипу"), специальную (при сравнении частей разных организмов) и сериальную, или гомотипию (при сравнении частей одного и того же организма). Следует заметить, что и в наше время цели морфологических исследований не сводятся только к решению эволюционных и филогенетических проблем.

Как писал В.Н. Беклемишев (1964а, с. 7-8), в биологии наряду с функциональным, экологическим и историческим рассмотрением объектов необходимо и самостоятельное конст-

---

<sup>1</sup> По аналогии с названиями "анатомия" и "сравнительная анатомия" эту науку можно было бы назвать "сравнительной морфологией" (что иногда и делают), но основоположники этой науки, в числе которых был и Гёте, дали ей название "морфология" (см.: Канаев, 1963).

руктивно-морфологическое их рассмотрение. Этот подход представляет собой часть систематики в широком смысле слова, т.е. часть учения о многообразии живых форм (см. также: Мамкаев, 1991, 1996). Дать конструктивно-морфологическое объяснение строения объекта – значит понять, как он сконструирован из составляющих его частей, и установить место этой конструкции во всем многообразии форм, в общей системе морфологического многообразия. С этой целью объект расчленяется на конструктивные единицы, его составляющие (сводится к единицам низшего порядка), что позволяет сравнить его с другими образованиями, сведенными к тем же единицам. В целом же для разработки любой морфологической системы требуется выявить в исследуемых объектах одинаковые элементы, установить и сравнить законы композиции этих элементов и выяснить, путем каких преобразований достигается на этой основе многообразие форм.

При описании, сравнении и классификации объекты рассматриваются с двух точек зрения – тектологической и архитектурной; соответственно, В.Н. Беклемишев различает две самостоятельные, но дополняющие друг друга дисциплины – тектологию и архитектуру (Беклемишев, 1925, 1964а, б, 1994; Мамкаев, 1991, 1996).

Рассмотрение объектов с тектологической точки зрения – это аналитическая операция: объекты разлагаются на составные части, эти части сравниваются и сортируются в соответствии с их специфическими особенностями, выявляются типы повторяющихся элементов и связей между ними, дается классификация элементов и способов их соединений. При этом неважно, где элементы и соединения находятся, как скомбинированы в исследуемых конструкциях. Важен лишь набор строительных единиц (состав объектов) и набор способов соединения единиц друг с другом. И то и другое в совокупности определяет *структуру* объектов, которая характеризуется по свойствам их элементов, по числу элементов и по отношениям между ними (Урманцев, 1974, с. 63).

Рассмотрение объектов с архитектурной точки зрения – противоположная операция, синтез. Теперь объекты рассматриваются как целое, реконструируются из тех частей, на которые они мысленно были разложены. Сами части предстают уже как занимающие определенное место в целостной конструкции. Этот подход призван выявить и сопоставить планы строения объектов, правила взаимного расположения их частей, т.е. принципиальные схемы строения объектов, их конструкцию – их *архитектуру*. “Если тектология рассматривает особенности и типы повторяющихся элементов и связей между ними, архитектура изучает архитектуру, рассматривает те же элементы как неповторяющиеся, как особенные по своему расположению и взаимной связи частей целого” (Беклемишев, 1925, с. 11).

Оба аспекта применимы к объектам любого структурного уровня – элемент системы, в свою очередь, можно рассматривать как самостоятельный объект. По существу, мы здесь видим системный подход в его морфологическом выражении.

Как видно из сказанного, морфологи, учитывая эти две точки зрения, должны различать по меньшей мере следующие соотношения между сравниваемыми объектами, требующие отдельных обозначений: 1) соотношение между идентичными (однотипными по своей конструкции) объектами, которые интересуют исследователя только сами по себе или в тектологическом аспекте – как составные части сравниваемых конструкций, без учета их положения<sup>2</sup> (гомотипия – понятие, введенное Оуэном, но в интерпретации Беклемишева, 1994); 2) такое соотношение между идентичными частями сравниваемых конструкций (рассматриваемых с архитектурной точки зрения), при котором рассматриваемые части занимают в

---

<sup>2</sup> Следует напомнить, что объекты, рассматриваемые сами по себе, в свою очередь являются частями других объектов (конструкций следующего структурного уровня), просто в данном случае это не принимается во внимание. Таким образом, между этими двумя ситуациями нет существенной разницы.

конструкциях одинаковое положение (гомология Оуэна и Беклемишева); 3) соотношение между принципиально разными объектами, но сходными по тем или иным особенностям, обусловленным одинаковым биологическим отправление объектов или одинаковым механизмом их работы (аналогия).

Для разработки классификации конструктивно-морфологических соответствий существенно следующее обстоятельство. При архитектурном подходе кроме отмеченного отношения (обозначенного как гомология) требуют внимания и такие, при которых одинаковые части занимают *разное* положение в конструкции (не принципиально при этом, одна и та же конструкция рассматривается или разные). В этой связи более приемлемым выходом из терминологического затруднения, на мой взгляд, будет подразделение гомотипий на тектологические и архитектурные. Архитектурные гомотипии в свою очередь хорошо подразделяются на гомотопные гомотипии, т.е. на гомологии (общие и специальные), и на гетеротопные гомотипии (сериальные, или метамерные, антимерные, или парамерные – по Якобсхагену и т.п., см.: Бляхер, 1976). Исходя из сказанного, в соответствии с тектологическим и архитектурным способами сравнения объектов можно предложить следующую классификацию соответствий между конструктивно тождественными частями сопоставляемых систем.

#### 1. Тектологические гомотипии

Тектологическое соответствие между конструктивно тождественными единицами сравниваемых систем; при тектологическом рассмотрении объектов положение единиц в сравниваемых конструкциях не учитывается.

##### 1.1. *Общая тектологическая гомотипия:*

Соответствие рассматриваемых единиц определенному классу конструктивных единиц (“подведение под определенное таксономическое понятие”: Беклемишев, 1994, с. 146).

##### 1.2. *Специальная тектологическая гомотипия*

Соответствие конструктивно тождественных единиц в одном или в разных конкретных объектах.

#### 2. Архитектурные гомотипии

Архитектурное соответствие между конструктивно тождественными единицами сравниваемых систем; при архитектурном рассмотрении объектов учитывается положение единиц в сравниваемых конструкциях.

##### 2.1. *Гомотопная архитектурная гомотипия = гомология*

Соответствие между конструктивно тождественными единицами сравниваемых систем, занимающими в них одинаковое положение.

##### 2.1.1. *Общая гомология (общая гомотопная архитектурная гомотипия)*

Топографическое соответствие единиц рассматриваемого объекта тождественным единицам обобщенной схемы организации, характеризующей данный объект, - единицам его плана строения, морфологического типа.

##### 2.1.2. *Специальная гомология (специальная гомотопная архитектурная гомотипия)*

Соответствие, обозначающее одинаковое положение конструктивно тождественных единиц в сравниваемых объектах.

##### 2.2. *Гетеротопные архитектурные гомотипии*

Соответствие, обозначающее разное положение конструктивно тождественных единиц в отдельно рассматриваемом объекте или в сравниваемых объектах.

##### 2.2.1. *Общая гетеротопная архитектурная гомотипия*

Такое соответствие конструктивных единиц рассматриваемого объекта тождественным единицам той или иной схемы организации, при котором они на схеме занимают другое положение.

##### 2.2.2. *Специальная гетеротопная архитектурная гомотипия*

Соответствие, обозначающее разное положение конструктивно тождественных единиц в конкретном рассматриваемом объекте или в сравниваемых объектах.

Под понятие аналогии также попадают разные ситуации. Аналогичные элементы в системах могут рассматриваться не только с тектологической, но и с архитектурной точки зрения. Поэтому аналогии целесообразно классифицировать по той же схеме (подразделять на тектологические и архитектурные, а последние – на гомотопные и гетеротопные). В качестве примера отмечу одну практически важную ситуацию: в одноименных конструкциях одинаковые места могут занимать разные, но биологически эквивалентные части (это отношение можно обозначить как архитектурная гомотопная аналогия). Так, по бокам женского полового отверстия у бескишечных турбеллярий наблюдаются раздражающие органы разной природы - либо грушевидные железы, либо сагиттоцисты.

При переходе от конструктивно-морфологического рассмотрения объектов к историческому объяснению их строения для обозначения общности строения, обусловленной происхождением от общих предков, целесообразно, вслед за В.Н. Беклемишевым (1994), использовать введенное Р. Ланкестером понятие "гомогения"<sup>3</sup>. К сожалению, заменить им термин "гомология", обычно употребляемый именно в этом смысле, будет очень трудно. Но установление четкой непротиворечивой терминологии – задача большой важности. Так что нужно проявить настойчивость и шаг за шагом вводить предложенную систему понятий.

В практическом отношении представляет интерес классификация понятий, отражающая разную степень эволюционной общности сравниваемых конструкций, т.е. разное соотношение в их эволюции двух отрезков проделанного ими исторического пути: отрезка, пройденного совместно, и отрезка, пройденного ими независимо друг от друга. Полярными соотношениями в этой серии градаций будут идентичность состояний, когда конструкция полностью сложилась у предков ("полная гомология" = "гомогения"), и "чистая аналогия", когда сходные конструкции развивались совершенно самостоятельно, имея морфологическое соответствие лишь в самых общих чертах организации. Эти полярные соотношения связаны серией градаций:

- полная гомология (= гомогения: Ланкестер, 1870<sup>4</sup>);
- неполная гомология: аугментативная – со включением новых частей, дефективная – с утратой частей (Гегенбаур, 1899);
- "трансформированная" гомология – состояние, в котором одна из сравниваемых конструкций или обе претерпели преобразования вследствие изменения механизма работы;
- гомойология (Плате, 1922) (= аналогия гомологическая: Майварт, 1870) – подобие образований, возникших независимо в гомологичных органах (например, киль на грудной кости птиц и кротов, теменной гребень гиены и гориллы);
- гомоплазия (Ланкестер, 1870) – подобие в строении, возникшее независимо на общей морфологической основе (более широкой, нежели оформленный орган: жабры и трахеи, развившиеся независимо из эпидермиса, стволовая нервная система – из плексусной);
- чистая аналогия – подобие, возникшее независимо на разной морфологической основе.

Для аналогий В.А. Догель (1938, с.13) указывает градации по степени сходства: простая аналогия (сходство в самых общих чертах), конвергирующая аналогия (сходство в существенных особенностях строения), конфлюэнция (детальное сходство).

<sup>3</sup> Сам Беклемишев, ссылаясь на Ланкестера, допускает неточность: приводит термин Геккеля "гомофилия" (1994: 197-198).

<sup>4</sup> Здесь и далее в данной классификации ссылки приводятся по обзору Л.Я.Бляхера (1976).

Опора на гомологии (гомогении!) позволяет проследивать историческую преемственность форм, выяснять родственные отношения между организмами. Сами же гомологии устанавливаются на основе эмпирических критериев, которые систематизированы А. Ремане (Remane, 1956, S. 58), но еще требуют тщательного логического анализа. Они подразделены на главные и вспомогательные. Главные критерии широко известны (критерий положения, критерий специфического качества и критерий переходных форм, или непрерывности). Тем не менее, их стоит привести в формулировке Ремане, поскольку он подчеркивает важные методологические моменты, на которые обычно не обращают внимания:

1. Гомология следует при одинаковом положении в сравниваемых конструктивных системах.
2. Подобные структуры могут быть гомологизированы и безотносительно к одинаковому положению, если они совпадают по многочисленным особенностям. Уверенность растет со степенью сложности и соответствия сравниваемых структур.
3. Даже непохожие и различным образом расположенные структуры могут рассматриваться как гомологичные, если между ними установлены промежуточные формы, так что при рассмотрении двух соседних форм выполняются первое и второе условие. За промежуточные формы могут приниматься стадии онтогенеза или ими могут быть настоящие промежуточные формы, взятые из систематики (*echte systematische Zwischenformen*).

Как видно из приведенных формулировок, первые два критерия дают свидетельства, которые помогают исключить случайные совпадения – в положении, в строении. Иначе говоря, установленные с их помощью гомологии носят вероятностный характер: чем меньше вероятность случайных совпадений, тем надежней гомология. Поэтому критерий положения работает лишь на объектах, которые входят в достаточно сложные пространственные конструкции, с хорошо выраженной сетью топографических корреляций, а критерий специфического качества – на объектах, которые сами являются достаточно сложными конструкциями (которые исследователь может оценивать по достаточно сложному набору свойств).

Как мы теперь знаем, сложные конструкции и сложные комбинации элементов присущи даже ультраструктурному и молекулярному уровням (ультраструктуре реснички, корешковому аппарату кинетид в эпидермисе бескишечных турбеллярий, последовательностям в нуклеиновых кислотах и белках). Проблема гомологии на ультраструктурном уровне усиленно обсуждается, причем в филогенетических построениях многие склонны придавать ведущее значение именно ультраструктурным признакам (Rieger & Tyler, 1979; Ehlers, 1985). Против этого увлечения, однако, следует предостеречь. В принципе ультраструктурные признаки не отличаются от других особенностей, но должны удовлетворять критерию конструктивной сложности. Вместе с тем конструктивная сложность на ультраструктурном уровне – явление сравнительно редкое, тогда как универсальность многих органоидов и чрезвычайно широкое распространение на этом уровне параллелизмов заставляют относиться к гомологизации ультраструктурных признаков с большой осторожностью.

Вероятностный характер трех вспомогательных критериев гомологии, выделенных А. Ремане, выступает еще отчетливее. Эти критерии также стоит привести, тем более что они малоизвестны и не обсуждаются. Они сформулированы следующим образом:

1. Даже простые структуры могут трактоваться как гомологичные, если они встречаются у большого числа близких видов.
2. Вероятность гомологии простых структур возрастает при наличии также других сходств, имеющих то же самое распространение у близких видов.
3. Вероятность гомологии признаков уменьшается по мере того, как они все более обнаруживаются даже у неродственных видов.

Эти рекомендации вызывают некоторую неудовлетворенность: методологическое значение гомологии состоит в том, чтобы *по ней* устанавливать родство организмов; в этом же

случае она сама устанавливается на основании родства, причем на основании-то довольно шатком (вспомним ряды Вавилова!), поскольку для близких видов весьма характерны параллелизмы. Второй из этих критериев, в сущности, не гомологию сравниваемых структур доказывает, а подводит к мысли доказать родство не по гомологичным органам, а путем выявления неслучайной, специфической для группы видов комбинации независимых признаков. И все же в некоторых случаях эти вспомогательные критерии могут оказаться полезными – а именно тогда, когда сопоставляемые объекты интересуют нас сами по себе, когда нужно выяснить, не возникают ли они в тех или иных случаях независимо.

Если логика рассмотренных выше гомологий – это установление тождества с обоснованием вывода о невозможности случайного совпадения, то использование критерия непрерывности – это совершенно иной логический путь. Выстраивание непрерывного ряда между существенно различающимися образованиями – это обоснование *преемственности*. В рядах современных дефинитивных форм преемственность – чисто морфологическая, в онтогенетических рядах – прямая динамика (но онтогенетическая), на палеонтологическом материале – более или менее вероятная реконструкция динамики. В каждом случае проводится экстраполяция: “значит, так шло историческое развитие ...”. Итак, по способу доказательства различимы гомология на основе неслучайного сходства и гомология на основе преемственности форм.

Ремане приводит и критерии аналогии (Remane, 1956, S. 83-89). Ясно, что это показатели, альтернативные критериям гомологии (а третий вспомогательный критерий гомологии, в сущности, указывает на аналогию). Кроме того, в качестве критериев аналогии Ремане рассматривает те факторы, с которыми можно связать независимо приобретенное сходство: сходная среда обитания, сходный образ жизни, сходство органов со специфической функцией (таких как органы зрения, полета, рули и т.д.). При этом он придает большое значение выявлению в разных группах сходных наборов жизненных форм. Одинаковые жизненные формы, составленные из представителей разных таксонов, объединяются в типы жизненных форм. Каждый из таких типов характеризуется определенными адаптивными признаками. Таким образом, третий вспомогательный критерий Ремане и четкая экологическая обусловленность сходных особенностей позволяет достаточно уверенно рассматривать эти сходства как аналогии.

В соответствии с задачами исследований гомологиям и аналогиям уделяется различное внимание. Чаще всего прослеживается историческая преемственность форм, так что внимание обращается главным образом на гомологии (гомогении!). Сравнения при этом проводятся как бы “по вертикали” – в пределах групп, связанных непосредственным родством (“метод гомологий”). В дополнение к этому подходу с 20-х годов закончившегося века стали обращать внимание на сходства, возникшие в удаленных друг от друга группах. Возник интерес к аналогиям, сравнениям “по горизонтали” (см. Догель, 1937, 1938). Этот подход (“метод аналогий”) предпринимается с целью выявить общие закономерности эволюции форм. В частности, это способ распознать формирующее влияние среды: чтобы распознать его “в чистом виде”, нужно отвлечься от филогенетической обусловленности. Широкое распространение аналогий помогает понять причины, обуславливающие независимо приобретенное сходство. Как выясняется, дело не только в сходном образе жизни и в сходных биологических отправлениях. Показательные в этом отношении сопоставления провел В.А. Догель (1920, 1938, 1951). Так, он сравнивал стрекательные капсулы одноклеточных организмов (таких как миксоспоридии, некоторые динофлагелляты и жгутиконосцы-полимастигиды) и многоклеточных (книдарий и сперматозоидов раков-отшельников). На основании подобных сравнений он пришел к выводу о двух факторах, обуславливающих независимо приобретенное сходство. Во-первых, это одинаковый механизм работы, а во-вторых, - одинаковая морфологическая основа (“одинаковый морфологический субстрат”) (Догель, 1920, 1938: с. 9-12, 1951: с. 422; см. также: Мамкаев, 1983).

Практика показывает, что при проведении широких морфологических сопоставлений нужно обращать внимание не только на сходные типы морфофункциональных устройств, но и на различные. Для правильного понимания характера морфологической эволюции изучения одних аналогий недостаточно. Нужно охватить весь спектр морфофункциональных устройств, используемых для решения той или иной биологической задачи, учесть все способы, которыми может осуществляться данное биологическое отправление. Специфику этого подхода можно обозначить как "метод морфологических спектров" (Мамкаев, 1987а, 1991). Этот подход позволяет лучше понять явление аналогий. Для объяснения той или иной аналогии важно представить, какова вероятность независимого появления одинакового механизма работы. Если мы подразделим морфофункциональные системы на простые устройства, то увидим, что на одной морфологической основе может возникнуть лишь несколько устройств, выполняющих равнозначные операции. Отсюда велика вероятность повторений и совпадений (Мамкаев, 1983, 1987а, б).

Работа поддержана грантом РФФИ № 99–04–49783.

## ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В.Н. Морфологическая проблема животных структур. (К критике некоторых из основных понятий гистологии) // Изв. Биол. НИИ Перм. Ун-та. 1925. Т. 3. Прил. 1. С. 1 – 74.
- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 3-е изд., перераб. и доп. Т. 1. Проморфология. М.: Наука, 1964а. 432 с.
- Беклемишев В. Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. 3-е изд., перераб. и доп. Т. 2. Органология. М.: Наука, 1964 б. 250 с.
- Беклемишев В. Н. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd., 1994. 250 с.
- Бляхер Л. Я. Проблемы морфологии животных. Исторические очерки. М.: Наука, 1976. 359 с.
- Борхвард В. Г. Гомология: живое учение или догма ? // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. Биология. 1988. № 4. С. 3 – 7.
- Борхвард В. Г. Гомология – что в слове этом ... ? // Методологические проблемы развития зоологии. Международная конф., посв. 275-летию Российской академии наук. Санкт-Петербург, 26 – 29 октября 1999г. Тезисы докладов. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 1999. С. 15 – 17.
- Догель В. А. Интересные конвергенции в строении головного органа *Tryphonophidae*, стрекательных капсул *Polykrikos* и спермиев десятиногих раков // Тр. Петрогр. о-ва естествоиспытат. 1920. Т. 51. № 1, протоколы заседаний. С. 15 – 25, 37 – 45.
- Догель В. А. Некоторые перспективы развития советской сравнительной анатомии в связи с ее достижениями за последнее время // Природа. 1937. № 11. С. 40 – 54.
- Догель В. А. Сравнительная анатомия беспозвоночных. Ч. 1. Л.: Учпедгиз, 1938. 400 с.
- Догель В. А. Общая протистология. М.: Советская наука, 1951. 604 с.
- Канаев И. И. Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. Развитие проблемы морфологического типа в зоологии. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 299 с.
- Мамкаев Ю. В. О значении идей В. А. Догеля для эволюционной морфологии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1983. Т. 109. С. 12 – 36.
- Мамкаев Ю. В. Проблема параллелизмов и морфологическая радиация // Тр. Ленингр. об-ва естествоиспытат. 1987а. Т. 86. № 1. С. 195 – 203.
- Мамкаев Ю. В. Ресничные черви и методологические принципы эволюционной морфологии // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. 1987б. Т. 167. С. 4 – 33.

- Мамкаев Ю. В. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная морфология / Под ред. Э. И. Воробьевой, А.А. Вронского. Киев: Наук. Думка, 1991. С. 33 – 55.
- Мамкаев Ю. В. Морфологические принципы систематизации биоразнообразия // Журн. общ. биологии. 1996. Т. 57. № 2. С. 40 – 51.
- Урманцев Ю. А. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль, 1974. 229 с.
- Ehlers U. Das phylogenetische System der Plathelminthes. Stuttgart, New York : Gustav Fischer Verlag, 1985. 317 S.
- Remane A. Die Grundlagen des Natürlichen Systems, der Vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig: Akad. Verlagsgesellschaft, 1956. 364 S.
- Rieger R. M., Tyler S. The homology theorem in ultrastructural reseach // Amer. Zool. 1979. V. 19. P. 654 – 666.

#### РЕЗЮМЕ

Отмечено, что понятие гомологии было введено для обозначения чисто конструктивного тождества. Показано, что наряду с историческим рассмотрением объектов правомочно их конструктивно-морфологическое рассмотрение. Эти два разных подхода к сопоставлению объектов выявляют разные соответствия между ними (при первом подходе – разную степень исторической преимственности, при втором - разную степень тектологического и архитектурного соответствия), что требует двух наборов разных понятий: 1) от полной гомологии (гомогении) до чистой аналогии, 2) тектологическая гомотипия и архитектурная гомотипия (гомотопная, т.е. гомология, и гетеротопная). Рассмотрены критерии гомологии Ремане. Отмечено три разных подхода к морфологическим сопоставлениям: метод гомологии, метод аналогии и метод морфологических спектров.

#### SUMMARY

The principal concepts used in morphological comparisons are discussed. The concept of homology was put into operation for designation of pure (clear) constructive identity. There are two independent approaches to consideration of biological objects (constructive-morphological consideration and historical one). Accordingly, two classifications of morphological correspondences are proposed: 1) tectological homotypia and architectural homotypia (homotopycal homotypia = homology and heterotopycal), 2) from homogeny to analogy. Remane's criteria of homology were analysed. Three different approaches to morphological comparisons are noted: method of homology, method of analogy, and method of morphological spectra.

## Гомологические ряды изменчивости вегетативных побегов в семействе Cupressaceae

*Д.Л. Матюхин*

Московская сельскохозяйственная академия им. Тимирязева. 127550 Москва, ул. Тимирязевская 49. e-mail: timacad1@aha.ru

### Homologous series of the innovation shoot variability in the family Cupressaceae

*D.L. Matyukhin*

Timiryazev Agriculture Academy. Timiryazevskaya str. 49, 127550 Moscow, Russia

Появление большого разнообразия декоративных форм хвойных дало возможность проанализировать пространство возможных структур побеговой системы у видов этого класса, произрастающих в умеренном климате. Это пространство может быть описано с помощью закона гомологических рядов Н.И.Вавилова. Одним из наиболее удобных для такого анализа является семейство Cupressaceae s.l., для видов которого известно большое число форм. Гомологические ряды изменчивости могут быть описаны у видов одного рода (например, в роде *Chamaecyparis*: у *Ch. lawsoniana* Parl., *Ch. obtusa* Sieb. & Zucc., *Ch. pisifera* Sieb. & Zucc., *Ch. thyoides* Britton, Sterns & Poggenb. имеются формы типа ‘*Squarrosa*’, ‘*Plumosa*’, ‘*Filifera*’, очень близкие друг к другу формы с ограниченным ростом побегов, разнообразные варианты окраски), у видов близких родов (например, поразительное сходство побегов у форм группы ‘*Plumosa*’ у *Chamaecyparis lawsoniana* и *Ch. pisifera* с побегами *Cupressus austrotibetica* J. Silba и *C. cashmeriana* Royle ex Carr.), у видов родов, относящихся к разным подсемействам (*Chamaecyparis*, *Juniperus*, *Thuja* -- т.н. “ювенильные” формы, формы типа ‘*Filifera*’, разнообразные варианты окраски и др.). Наличие гомологических рядов изменчивости у видов, относящихся к различным родам и подсемействам, свидетельствует о глубоких параллелизмах в этих таксонах, а, следовательно, о единстве семейства Cupressaceae. Повторная изменчивость признаков побегов у декоративных форм (в том числе не свойственных типовым формам видов семейства) позволяет говорить о проявлении транзитивного полиморфизма, свойственного всему классу. Описание пространства признаков декоративных форм видов семейства Cupressaceae позволит более успешно диагностировать их в вегетативном состоянии и составить удобные ключи для их определения.

# **Морфологическая природа щитка, эпибласта, колеоптиля и колеоризы злаков по данным их относительного положения в целом зародыше**

***Е.В. Мавродиев***

Свято-Сергиевский Царицынский Православный университет,

Богословский факультет, 400012 Волгоград, ул. Чапаева 26.

E-mail: taurus@vspsu.ru

## **Morphological nature of grass' scutellum, epiblast, coleoptile, and coleorhiza as evidenced by their relative position in a whole embryo**

*E.V. Mavrodiev*

Theological faculty, St. Sergiev Tzaryzin Orthodox university.

Tschapaev str. 26, 400012 Volgograd. E-mail: taurus@vspsu.ru

Гипотеза о том, что щиток зародыша злаков (Gramineae) является его осью, а почка – осью второго порядка, которая, закладываясь в пазухе кроющего листа – эпибласта, несет адоссированный к щитку профилл – колеоптиле (Смирнов, 1953; Jaques-Felix, 1958), поддержана (Цвелев, 1975; 1997; Рытова, Цвелев, 1982) и оспорена (Серебряков, 1952; Скворцов, 1977) рядом морфологов. Отмечалось, что узел зародыша находится вне щитка – между основанием почки и колеоризой и, в силу этого, щиток нельзя считать морфологической осью. Указывалось, что в случае признания щитка осевым органом не ясна морфологическая природа той его части, которая расположена ниже почки. При этом не имеющий стеблеобъемлющего основания эпибласт не может быть ни семядолей, ни каким бы то ни было филломом, а плоскость дистихии побега, развивающегося из почки зародыша, совпадает с сагиттальной плоскостью колеоптиля, но если колеоптиль – предлист, то эти плоскости должны быть перпендикулярными (Скворцов, 1977). Наконец, почка, которая иногда закладывается в пазухе колеоптиля, единственная, между тем, как пазушных почек предлиста всегда две, и они располагаются трансверзально, соответственно двум его киям (Van Tieghem, 1872; Скворцов, 1977).

Отметим, что положение проводящих пучков зародыша указывает на то, что его морфологическая ось изогнута и проходит не через весь щиток, а только через его верхнюю часть, далее через узел и вниз сквозь колеоризу. Справедливо отмечено, что нижняя часть и общий облик щитка, возникают вследствие давления эндосперма семени (Рытова, Цвелев, 1981). Проводящие пучки, идущие в среднюю и нижнюю часть щитка (*Zea*) – это остатки пучков, которые, изгибаясь, продолжались через весь щиток к редуцированной верхушечной почке. Эпибласт не является семядолей потому, что лежит с противоположной стороны от эндосперма, из чего, конечно же, не следу-

ет, что эпибласт – это вторая семядоля зародыша (Goebel, 1933; Костина, Скворцов, 1994). Эпибласт дорзивентрален и аппендикулярен по отношению к щитку, относительно почки зародыша, геометрически он – то же, что кроющий лист относительно его пазушной почки. Это заставляет предполагать, что эпибласт является редуцированным филломом главной оси, по положению – листом, следующим за семядолей, но (*Olyra, Zizania*) не его "возможным зачатком" (Цвелев, 1997).

Отмечалось, что листовая природа эпибласта не согласуется с его эмбриогенезом (Соколовская, 1965). Однако морфологическую природу органов растения едва ли следует выяснять, исходя из характера их эмбрионального развития (Velenovsky, 1907), поскольку перспективное значение того или иного эмбрионального зачатка есть функция его положения в целом зародыше (Дриш, 1915), а не "внутренних свойств" этого зачатка. Поэтому механика развития того или иного органа не свидетельствует ни "за", ни "против" его гомологий, и гомологичными часто оказываются эквивалентно развивающиеся образования. Например, побеги, образующиеся на листьях многих бегоний, гомологичны пазушным побегам тех же растений, а корневые придаточные почки двудольных гомологичны их эпифильным, аксиллярным или внепазушным почкам.

Медианы эпибласта, колеоптиля и следующих за ним листьев лежат в одной плоскости (Смирнов, 1953). Но это не означает того, что колеоптиль – не предлист: как быть с теми злаками, у которых медианы профилла, последующих листьев и кроющего листа бокового побега совпадают (виды *Stenotaphrum*)? Подобные "гомодромные" (Смирнов, 1953) побеги характерны для многих (*Typha*, виды *Convallaria, Smilax, Zingiber, Costus*) однодольных (Ruter, 1918; ориг. наблюдения). И можно ли утверждать, что отношение медианных плоскостей профилла, последующих ему листьев бокового побега и его кроющего листа пазушной почки постоянно в пределах побега и растения в целом?

В пазухе единственного профилла многих однодольных развивается одна почка (?виды *Marania* (Cyperaceae), по Е. Ruter (1918), лежащая между его киями или напротив одного из них (Ruter, 1918; Arber, 1925). Единственная почка развивается в пазухе предлиста многих злаков, например, у *Nardus stricta* L., *Coix lacryma-jobi* L., некоторых видов *Bambusa, Elytrigia* и *Agrostis* (Ruter, 1918; Смирнов, 1958; Рытова, Цвелев, 1981; оригинальные данные). И если колеоптиль – часть семядоли, например, выпячивание стенки семядольного влагалища ниже уровня лигулы (Скворцов, 1977), то как можно объяснить развитие в его пазухе почки, расположенной относительно медианы вышележащего листа под углом, близким к 180°?

Если эпибласт – первый лист зародыша, то колеориза не может быть ни его главным корнем, ни гипокотилем. По положению она – морфологически базальная часть изогнутого щитка, формальный эпикотиль. Представление об осевой природе колеоризы хорошо согласуется с данными о ее развитии у окружающих вегетативные пазушные почки злаков стеблеродных корней (Смирнов, 1953).

Итак, семядоля у зародыша злаков отсутствует, эпипласт – это остаток его первого листа, coleoptile – предлист пазушного побега, гипокотиль и главный корень редуцированы, все корни – придаточные, coleorhiza – видоизмененная, морфологически нижняя часть щитка – главной оси зародыша. Это означает, что зародыш злаков следует рассматривать как неотеническое (геронтоморфное) образование, различные части которого гомологичны не “зародышевым органам” прочих однодольных, а профиллу, стеблю, листьям, придаточным корням – органам, обычно свойственным растениям на более поздних стадиях онтогенеза.

# Эволюционные перестройки онтогенеза растений

М.Т. Мазуренко

125167 Москва, Ленинградский пр. 62, кв.9. E-mail: [mazurenkom@mail.ru](mailto:mazurenkom@mail.ru)

## Evolutionary transformations of the plant morphogenesis

М.Т. Mazurenko

Leningradski av. 62, app. 9, 125167 Moscow, Russia. E-mail: [mazurenkom@mail.ru](mailto:mazurenkom@mail.ru)

Онтогенез живых организмов – это процесс, отражающий их жизнь. Он начинается с появлением (рождением) организма и заканчивается его смертью. В продолжение онтогенеза организмы претерпевают как внутренние (физиологические, биохимические), так и внешние (морфологические, структурные) перестройки. Развитие растения в онтогенезе идёт по одновершинной кривой. Сначала строится морфоструктура растения, обеспечивающая возможность воспроизведения. В конце онтогенеза усиливаются процессы старения, приводящие к смерти организма. Перестройки заключают в себе несколько звеньев-стадий. В простейших случаях число стадий в онтогенезе минимальное, в более сложных их разнообразие увеличивается. Во многом это касается и животных.

В онтогенезе изменяются экология и образ жизни организма, и, соответственно, меняется его биоморфа. Подразделения онтоморфогенеза (стадии, фазы, этапы) всегда в той или иной степени связаны с изменением его жизненной формы (ЖФ, биоморфы). Резче всего это бросается в глаза при метаморфозах, подобных превращению гусеницы в куколку и бабочку, головастика – в лягушку.

Хотя растения в большинстве своём ведут прикрепленный образ жизни, морфологические перестройки в их онтогенезе проявляются чётко, т.к. по мере своего развития они оказываются в разных средах обитания. Стадии онтогенеза отличаются друг от друга не только внешне, но и по выполняемым функциям (Серебровский, 1973). В.В. Скрипчинский (1977) и А.П. Хохряков (1981) называют эти стадии *категориями*. Самостоятельность существования разных категорий В.В. Скрипчинский, вслед за Б.М. Козо-Полянским (1951), называет бионтностью, а ЖФ определённой категории – *бионтом*. Таким образом, “категория биоморф” (КБ) и “бионт” – это синонимы.

Функции КБ организмов разного эволюционного статуса могут быть сходными:

– У всех (за редкими исключениями) организмов есть *основная КБ*, осуществляющая функцию накопления и размножения.

– *КБ неблагоприятных условий* – это цисты, споры, семена, яйца. Организмы этой категории всегда мелкие, без органов передвижения, покрыты толстой оболочкой.

– *Расселительные КБ* (споры, семена, личинки у прикрепленных животных) характеризуются мелкими размерами и никогда не бывают прикрепленными; наоборот, они часто снабжены разного рода придатками, предназначенными для плавания, планирования или полёта.

– *КБ переноса генетической информации* (сперматозоиды, спермии, пыльца). Им всегда присущи микроскопически мелкие размеры.

Одна из характеристик категорий – их обязательная автономность и развитие в разных условиях среды обитания.

Категории биоморф бывают облигатные и факультативные. У большинства растений к облигатным КБ относятся: основная, гаметическая и расселительная. Закрепительная КБ у большинства растений относятся к облигатным КБ, специализированные же гамето- и споропроизводящие или покоящиеся КБ обычно факультативны.

Каждый бионт, кроме главной функции, может выполнять и побочные. Главная функция основной, доминирующей категории – энергетическое обеспечение всего жизненного цикла, обуславливающее успешное размножение; её побочная функция – переживание неблагопри-

ятных условий. Смена бионтов связана со споро- и гаметообразованием, оплодотворением, формированием специализированных вегетативных зачатков. В некоторых случаях (например, при вегетативном размножении неспециализированными зачатками, отдельными веточками, листьями, придаточными корнями и др.) последовательная смена бионтов (индивидуальностей) не очень чёткая.

Больше всего КБ насчитывается у водорослей. У *Ламинариевых* мы выделяем 4 КБ: 1 – основная категория, имеющая большой массивный таллом; 2 – расселительная, представлена спорами; 3 – закрепительная (женские заростки), она же гаметопродукующая; 4 – гаметическая представлена сперматозоидами. В развитии основной категории намечаются 2 этапа (первый – это стадия проростка, вторая – взрослый таллом).

У *Харовых* водорослей насчитывается 4 КБ: 1 – основная, (мутовчато-ветвистый таллом); 2 – гаметопродукующая и гаметическая КБ (сперматозоиды); 3 – расселительная (ооспоры), она же покоящаяся; 4 – закрепительная (проросток).

*Красные* водоросли имеют 5 КБ: 1 – основная, она же гаметопродукующая (крупная стебле- или листообразная); 2 – гаметическая (спермации); 3 – споропродукующая (оогоний или карпогон); 4 – расселительная КБ (карпоспоры); 5 – закрепительная (проросток).

*Зелёные Улотриксовые* водоросли (5 КБ): 1 – основная (несёт также функцию гаметопродукования); 2 – гаметическая (изогаметы), выполняет также функцию расселения; 3 – расселительная (зооспоры); 4 – покоящаяся (зигота); 5 – расселительная КБ (проросток).

*Зелёные Ульвовые* водоросли сходны с Улотриксовыми, но основная КБ у них пластинчатая, сочетающаяся с гамето- и споропродукованием. Гаметы и зооспоры производятся разными особями, которые являются разными поколениями, различающимися цитологически, но не по жизненным формам.

*Бриевые мхи* (5 КБ): 1 – основная (листочастая, она же гаметопродукующая); 2 – гаметическая (сперматозоиды); 3 – споропродукующая (спорофит); 4 – расселительная (споры); 5 – закрепительная (протонема).

*Равноспоровые папоротникообразные* (4 КБ): 1 – основная (представлена системой вай, сочетается со споропродукованием); 2 – расселительная (споры); 3 – закрепительная и гаметопродукующая (заросток); 4 – гаметическая (сперматозоиды). В онтогенезе основной КБ намечаются 2 фазы. Молодой спорофит (проросток) укореняется на том же месте, что и заросток. Эту фазу можно квалифицировать и как пятую закрепительную КБ.

*Разноспоровые папоротникообразные* (5 КБ): 1 – основная (листочастая, сочетается со споро- и заросткопродукованием); 2 – расселительная, она же гаметопродукующая и гаметоносная (женский заросток); 3 – только гаметопродукующая и гаметоносная (микроспора и мужской заросток); 4 – гаметическая (сперматозоиды); 5 – закрепительная.

*Семенные растения* (4 КБ): 1 – основная, она же споро- и гаметопродукующая (листочастая); 2 – гаметоносная (пыльца); 3 – расселительная (семена, плоды); 4 – закрепительная (проростки).

Каждая КБ имеет своё собственное направление эволюции, так как характеризуется своими адаптациями и особыми отношениями со средой. Подтверждением этому служит признание большей консервативности пыльцы, спермодермы, спор, спорангиев и особенно цветков и плодов по сравнению с основной КБ. Все признаки, считающиеся консервативными и стабильными, подвержены, однако, параллелизмам и конвергенциям, примером которых может служить сходство в способах распространения плодов и семян у растений с близкими экологическими характеристиками (Левина, 1957).

Эволюция любой КБ – следствие приспособления в ответ на изменение экологической обстановки, в результате которого меняется образ жизни и поведение, а иногда трансформируется строение тела или жизненного цикла (Шмальгаузен, 1969). Объяснить причины эволюцион-

ных преобразований отдельных КБ и всего жизненного цикла можно лишь с учётом изменения образа жизни. Этим и объясняется прогрессивная эволюция основной категории биоморфы (ОКБ) в сторону полимеризации, усложнения и дальнейшей интеграции.

В процессе эволюции, с выходом растений на сушу и освоением воздушной среды, КБ резко видоизменились. У семенных растений мы наблюдаем всё большую специализацию КБ соответственно их функциям. Возникли приспособления, обеспечивавшие более надёжную транспортировку гамет (пыльцы), более надёжную защиту семян, защиту семезачатков и развивающихся семян. У стробилов голосеменных чешуи плотные, всегда после опыления плотно сомкнуты и часто имеют острые шипы. Стробил приобрёл ранг категории, в функцию которого входят (а) гаметоносная функция, (б) сохранение зародышей на самых начальных стадиях их развития, и (в) начальные этапы расселения. Главное у стробила – это обеспечение сохранности незрелых семян. У покрытосеменных цветов образовался на основе первых этапов развития стробила как орган, приспособленный к приёму гаметоносной категории – опылению, а плод возник на основе последних этапов развития стробила как орган, обеспечивающий защиту и транспортировку расселительной стадии. Функцию защиты развивающихся семезачатков и семян стала выполнять зреющая завязь, биоморфологически гомологичная средним этапам развития стробила. Первые цветки, согласно Мееузе (Meeuse, 1978) возникли из стробилов преадаптированных к опылению (яркая окраска стробилов, присутствие на семяпочках сахаристой жидкости).

Если у голосеменных в расселительную категорию входит стробил и его гомологи, у цветковых она образована тремя элементами: цветком, зреющей завязью и плодом. Гаметоносная категория осталась на прежнем уровне, за исключением возникновения в некоторых случаях поллиниев. Расселительная КБ также осталась на уровне голосеменных (коробочки), или совершенствовались новые способы расселения (цепкие плоды, крылатки соплодий липы, цепкие корзинки сложноцветных, слияние семенных и плодовых оболочек, как например у зерновки злаков и др.). Расселительная КБ может не только усложняться, но и упрощаться соответственно экологии определённого таксона. Например, семена пионерных видов, активно заселяющих свободные пространства, быстро мельчают. Закрепительная КБ начинает функционировать с возникновением органов закрепления – корешков, ризоидов. Определить момент перехода закрепительной КБ в основную КБ трудно, так как превращение проростка во взрослое растение – процесс постепенный.

Основная КБ начинает своё самостоятельное существование тогда, когда молодой проросток полностью освобождается от оболочек диаспоры и полностью исчерпывает заключённые в ней запасы питания.

Наибольшим перестройкам подверглась основная КБ (*спорофит*) семенных растений в связи с резким увеличением их биомассы, появлением пахикаульных и лептокаульных растений, увеличением числа метамерных органов. Всё большее преимущество получали высокие экземпляры, раскидывающие как можно шире свою крону.

У семенных растений гаметофит получил возможность выйти в более высокие, надпочвенные горизонты. Потеря его самостоятельности, увеличение числа гаметофитов, скоррелированное с усилением ветвления в воздушном пространстве, обеспечивало наиболее благоприятные условия оплодотворения и расселения, соответственно и увеличение числа диаспор, расселяющихся на максимально возможное расстояние.

По мере роста и развития в онтогенезе, основная категория (спорофит) претерпевала как возрастные, так и связанные с экологической средой перестройки.

Экологический прогресс высших растений во многом связан с возникновением побеговой структуры, обусловившей следующий уровень полимеризации (Хохряков, 1981). Первые системы побегов у примитивных побеговых растений были линейными, например у саговников. Зародыши и проростки растений более прогрессивных групп семенных в начале онтогенеза также одноосны. Нарращивая систему своих побегов, увеличивая ветвистость, молодые расте-

ния как бы повторяют филогенез своих предковых форм. Одновременно повторяется их экологическая эволюция. Молодые, еще не окрепшие растения находятся в наиболее жёстких условиях. В многоярусных ценозах проростки высоких ярусов, по мере роста, преодолевают все предыдущие ярусы. По данным Р.У. Ричардса (1961) деревья в тропическом лесу, достигая каждого нового яруса, на время уподобляют свою крону этому ярусу, на время подстраиваются под общий облик определённого яруса. В этом проявляется экологичность КБ в лесном ценозе, сильнее всего выраженная на ранних стадиях онтогенеза в сильном затенении лесным пологом. Экологичность проявляется и в поливариантности онтогенеза; многочисленные подтверждения этому можно найти в обширной литературе школы А.А.Уранова. Экологичность КБ проявляется и в разных условиях обитания определенного вида, наиболее чётко выраженная на границах ареалов, особенно в высоких широтах. Каждая КБ, обладая своим собственным онтогенезом в результате возрастных изменений, претерпевает три периода соответственно преобладанию процессов роста или отмирания, старения, как то (1) рост, (2) стабилизация и (3) старение (Мазуренко, 1980).

Наиболее сложная по своему строению биоморфа семенных растений – биоморфа (КБ) дерева. Дерево претерпевает в процессе развития наибольшие морфолого-физиологические перестройки, обладая максимальным объемом и биомассой. Попадая во все более высокие воздушные горизонты (а деревья завоевали воздушное пространство на высоту до 100 м), жизненная форма перестраивается более резко, что отражается на облике, функциях растения. По мере развития растение проходит несколько фаз (возрастных состояний). Фазы хотя и изменяют облик всего растения, однако являются не КБ, а их частями. Биоморфа видоизменяется, не нарушая целостности организма, его индивидуальности. Наибольшее число фаз насчитывается у ЖФ дерева. Биоморфа определённой стадии онтогенеза названа нами *онтобиоморфой* (Мазуренко, 1980).

Каждый вид обладает своей онтогенетической траекторией, которая, в зависимости от изменения условий существования вида, может отклоняться в сторону оптимума или, наоборот, пессимума (Мазуренко, 1987). Отклонения носят исключительно факультативный характер, связаны с изменением условий существования и могут вызвать выпадение одной из фаз онтогенеза.

Процесс соматической эволюции от деревьев к кустарникам, а затем к травам связан с похолоданием климата в голоцене. Видоизменения биоморф вызвали и изменение ритмов онтогенеза. Сокращение длительности жизни скелетных осей вплоть до однолетних изменило ход онтогенеза, вызвало его ускорение, особенно – на ранних этапах (Серебряков, 1962). Но сокращались не только скелетные оси и побеги. Взаимосвязанно шло их увеличение не в высоту, а в ширину, на площади охвата приземной ниши, что особенно ярко выразилось в активном разрастании вегетативно-подвижных биоморф. Растения вновь, но уже на новом ароморфном уровне, заселили приземные воздушные пространства.

Олигомеризация, выразившаяся в сокращении размеров метамеров при их взаимной полимеризации, проявлялась уже на самых ранних этапах онтогенеза, что выразилось и в разного рода неотениях. Как следствие, при обрыве последующих стадий, это явление вызвало резкое сокращение длительности онтогенеза и числа его фаз, ускорение онтогенеза, более раннее наступление репродуктивной фазы. Эмбрионизация, всё более усиливающаяся в процессе эволюции, увеличила шансы эффективного расселения вида в пространстве.

## ЛИТЕРАТУРА

- Козо-Полянский Б.М. Современное состояние проблемы чередования поколений у высших растений // Тезисы докл. Делегатского совещания Всесоюзного Ботанического общества. Вопросы чередования поколений. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1951. С. 3 – 17.
- Левина Р.Е. Способы распространения плодов и семян. М.: Изд-во МГУ. 1957. 358 с.

- Мазуренко М.Т. Рододендроны Дальнего Востока, структура и морфогенез. М.: Наука. 1980. 232 с.
- Мазуренко М.Т. О гомеостазе онтогенеза древесных растений // Мат. V Всес. школы по теоретической морфологии и анатомии растений. Львов. 1987. С. 65 – 69.
- Ричардс П.У. Тропический дождевой лес. М.: Мир. 1961. 448 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа. 1962. 378 с.
- Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции растений. М.: Наука. 1973. 130 с.
- Скрипчинский В.В. Эволюция онтогенеза растений. М.: Наука. 1977. 85 с.
- Хохряков А.П. Эволюция биморф растений. М.: Наука. 1981. 168 с.
- Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука. 1969. 193 с.
- Meeuse A.D.J. Nectarial secretion, floral evolution and pollination syndrome in early Angiosperms // Proc. Ron. need. akad. wetensch. 1978. V. 61, № 3. P. 300 – 312.

#### РЕЗЮМЕ:

Категории биоморф (КБ), или бионты – это различные стадии развития организмов, разграничивающиеся функциями. Выделяются: основная КБ (осуществляет функцию накопления и размножения); КБ неблагоприятных условий; расселительная КБ; КБ переноса генетической информации. Категории биоморф всегда автономны и развиваются в разных средах обитания. Каждая КБ имеет свою биоморфу. Онтогенез КБ делится на 3 периода: рост, стабилизация и старение. Все категории биоморф имеются у водорослей. С выходом на сушу КБ видоизменялись, сохраняя свои функции. У семенных растений, в связи с усложнением побеговых систем, сильнее других изменилась основная КБ. Основная КБ деревьев – самая сложная; она, в свою очередь, делится на ряд онтобиоморф.

#### SUMMARY

Categories of biomorphes (CB, or bionts) are defined as different stages of the organism development determined by its functions. The following CB are distinguished: basic CB (its function is accumulation and reproduction); CB of adverse conditions; CB of dispersion and settling; CB of the genetic information transfer. The CBs are autonomous; they also can develop in different environments. Every CB is characterized by a special life form. Ontogeny of CB is subdivided into such three periods as growth, stabilization, and senescence. All CBs are presented within Algae. The CBs have essentially changed in terrestrial plants, although their functions remains. Basic CBs of the seed plants are much transformed due to the complication of their shoot systems. The basic CB of trees is especially complex; it can also be subdivided into several ontobiomorphes.

# Видоспецифичность структуры вегетативных элементарных побегов у видов *Acer L.* и *Fraxinus L.*

**О.Б. Михалевская**

Московский Педагогический государственный университет  
129278 Москва, ул.Кибальчича 6.

## Species-specificity of structure of the vegetative elementary shoots in *Acer L.* and *Fraxinus L.*

O.B. Mikhalevskaya

Moscow Pedagogical State University. Kibalchich str. 6, 129278 Moscow, Russia.

1. Развитие элементарного побега состоит из двух фаз – эмбриональной и постэмбриональной. В эмбриональную фазу закладываются зачатки метамеров побега, а в постэмбриональную происходит их разрастание и окончательное формирование элементарного побега, вырастающего за один цикл роста. Более ранние (нижние) и самые последние (верхние) метамеры элементарного побега не проходят полного постэмбрионального развития. Из них формируются редуцированные метамеры побега, несущие почечные чешуи. Из этих метамеров образуется почечное кольцо, по которому выявляется граница между последовательными приростами (циклами роста, элементарными побегами) моноподиально нарастающей оси побега.

Нами была изучена структура вегетативных элементарных побегов у 8 видов *Acer L.* и 5 видов *Fraxinus L.* Исследовали побеги ветвления на нижних хорошо освещенных скелетных ветвях кроны у деревьев, растущих в дендрарии Главного ботанического сада РАН. В побеге измеряли у каждого метамера длину междоузлия и листа, а при отсутствии листа отмечали наличие рубца от опавших листа или почечной чешуи. Почечные кольца выявляли в основании элементарных побегов по метамерам с самыми короткими междоузлиями ( не более 1,5 мм).

2. У всех изученных видов число метамеров в элементарных побегах варьировало значительно меньше, чем их длина (табл. 1). У видов клена число метамеров, составляющих почечное кольцо, варьировало менее всего.

3. Виды *Acer* четко различались по числу метамеров в почечных кольцах. Среди них обнаружены большие различия по этому признаку – от 2 метамеров у одних видов, до 7-8 метамеров у других ( табл. 2 ).

4. Виды *Fraxinus* оказались более однообразными по этому показателю. У 4 из 5 изученных видов в почечных кольцах было по 1–2 метамера (табл. 3). У *F. quadrangulata* Michx. почечное кольцо как таковое вообще отсутствовало, потому что первые и самый последний метамеры элементарного побега имели достаточно вытянутые междоузлия. Границы между последовательными элементарными побегами у этого вида выявлялись по зонам с наименее длинными междоузлиями и по цвету коры.

5. Таким образом, структуру вегетативного элементарного побега и число метамеров в его почечном кольце, отражающие динамику развития побега, можно считать видоспецифичными признаками.

Таблица 1. Длина и число метамеров в элементарных побегах

Вид	n	Длина побега, мм			Число метамеров		
		M ±m	CV, %	Lim	M ±m	CV, %	Lim
<b>Acer negundo</b>	62	163±19	92	9 - 599	7,8 ±0,3	26	5 - 12
<i>A.saccharinum</i>	76	60 ±8	112	4 - 386	8,6 ±0,2	22	1 - 13
<i>A.rubrum</i>	108	52 ±8	158	2 - 620	8,3 ±0,2	24	5 - 15
<i>A.platanoides</i>	44	77 ±13	115	3 - 35	7,5 ±0,2	16	5 - 11
<i>A.tataricum</i>	90	97 ±9	89	4 - 338	11,1 ±0,2	20	7 - 17
<i>A.ginnala</i>	65	125±16	100	2 - 638	10,2 ±0,4	27	4 - 19
<i>A.ukurunduense</i>	132	29 ±4,2	163	3 - 342	4,2 ±0,1	26	2 - 8
<i>A.tegmentosum</i>	81	29 ±3,7	116	3 - 196	3,3 ±0,06	17	3 - 6
<i>Fraxinus excelsior</i>	51	43 ±6,6	109	3 - 216	4,9 ±0,2	27	3 - 9
<i>F.pensylvanica</i>	57	43 ±3,8	68	2 - 109	5,4 ±0,14	19	2 - 7
<i>F.quadrangulata</i>	89	42 ±5	112	2 - 205	3,2 ±0,1	30	1 - 6
<i>F.rhynchophylla</i>	56	25±4	117	2 - 116	4,6 ±0,16	26	3 - 7
<i>F.mandshurica</i>	65	70 ±10,7	124	2 - 405	5,9±0,2	28	2 - 11

n – число исследованных побегов, M ± m – среднее значение и его ошибка, CV – коэффициент вариации, Lim – пределы варьирования.

Таблица 2. Наиболее распространенное число метамеров в почечном кольце побега у разных видов *Acer*

Вид	число исследованных побегов	варьирование числа метамеров в почечном кольце	наиболее часто встречающееся число метамеров в почечном кольце	% побегов с этим показателем
<b>A.negundo</b>	106	2 - 5	3	76
<i>A.saccharinum</i>	76	2 - 6	4 - 5	92
<i>A.rubrum</i>	108	4 - 6	4 - 5	90
<i>A.platanoides</i>	44	3 - 7	5	80
<i>A.tataricum</i>	90	5 - 9	7 - 8	69
<i>A.ginnala</i>	65	3 - 9	5 - 6	68
<i>A.ukurunduense</i>	132	1 - 4	2	87
<i>A.tegmentosum</i>	81	1 - 3	2	92

Таблица 3. Наиболее распространенное число метамеров в почечном кольце побега у разных видов *Fraxinus*

Вид	число исследованных побегов	варьирование числа метамеров в почечном кольце	наиболее часто встречающееся число метамеров в почечном кольце	% побегов с этим показателем
<i>F.excelsior</i>	93	1 - 3	1 - 2	88
<i>F.pensylvanica</i>	177	1 - 3	1 - 2	89
<i>F.quadrangulata</i>	89	0 - 2	0	87
<i>F.rhynchophylla</i>	56	0 - 3	2	73
<i>F.mandshurica</i>	65	1 - 3	1 - 2	71

# Эволюция растительного покрова суши как последовательная смена систем биоморф

В.А. Недолужко

Ботанический сад-институт ДВО РАН, 690024 Владивосток, ул. Маковского 142. e-mail: [nedoluzhko@mail.primorye.ru](mailto:nedoluzhko@mail.primorye.ru)

Evolution of terrestrial vegetation as a successive shift of the biomorphe systems

V.A. Nedoluzhko

Botanical Garden and Institute FEB RAS, 690024 Vladivostok, Mayakovsky str. 142.  
e-mail: [nedoluzhko@mail.primorye.ru](mailto:nedoluzhko@mail.primorye.ru)

1. Формулирование “цели биоморф” как “сохранение растений на Земле” (Нухимовский, 1997) представляется ограниченным. Основная функция биоты – освоение косной среды (Торосян, 1994).

2. Со времени разделения на морскую и материковую части единой пра-биоты, возникшей и развивавшейся в литоральной зоне (“выход” растений на сушу, вероятно, является мифом), освоение пространства растениями только в течение небольшого времени могло происходить вне фитоценозов. С образованием связного растительного покрова межвидовая конкуренция растений перешла на новый качественный уровень и предопределила формирование фитоценозов как совокупности различных жизненных форм. Дальнейшая эволюция растений, в том числе биоморфологическая, проходила в условиях фитоценозов.

3. Можно утверждать, что стратегия любого фитоценоза состоит в необходимости: 1) обеспечить наиболее полное использование пространства фитоценоза, 2) увеличить размеры фитоценоза.

4. Решение первой задачи соответствует реализации принципа максимализации отношения биомассы к пространству, занимаемому фитоценозом (Паттен, 1966; Guillen et al., 1994). Его эволюционным следствием явилась ярусная организация фитоценозов, а для жизненных форм покрытосеменных – образование, кроме того, внеярусных растений (лианы, эпифиты). Реализации этого принципа соответствует и выработка рационального расположения продуцирующих органов в пространстве (Кирпотин, 1994) фитоценоза и образование внеярусных листьев.

5. Вторая задача может быть решена, во-первых, за счет увеличения площади фитоценоза (Зозулин, 1976). Но объем фитоценоза зависит и от его величины по вертикали. Поэтому второй путь формообразования должен заключаться в увеличении размеров растений (по крайней мере – эдификаторов и доминантов), то есть в грандизации, находящей свое выражение в крупнодревесном стволе. То, что построение такого ствола практически невозможно без его одревеснения, совершенно очевидно.

6. Наиболее полно используют среду и осваивают пространство лесные фитоценозы. Можно предполагать, что в лесных фитоценозах всех геологических эпох победители в борьбе за пространство подвергались *грандизации* (лишь как следствие – одревеснению). Победенные же образовывали систему жизненных форм в процессе *эпифитизации* (полной с образованием эпифитов, неполной с образованием лиан), *сциофитизации* (с образованием особо теневыносливых трав), *сапрофитизации* и *паразитизации*.

7. Какая бы группа растений ни побеждала на определенном этапе развития растительного покрова (с образованием лесных экосистем), в ней неизменно формировалась система соответствующих жизненных форм. Кроме первенствующих ныне двудольных, такие системы хорошо прослеживаются у однодольных и папоротников. Их фрагменты сохранились у современных голосеменных (лианы, травы с так называемыми “подземными стволами”).

8. Эволюцию растительного покрова суши можно представить как последовательную смену указанных систем биоморф.

9. Деревья, эпифиты, лианы, травы-сциофиты, бесхлорофильные сапрофиты, паразиты, а также лесные геофиты-эфемероиды достигают высокой степени специализации, а следовательно, являются эволюционными тупиками (Цвелев, 1969; 1970 и др.). Дальнейшее их эволюционное преобразование возможно лишь в сторону еще большей специализации, строго канализованно. В этой связи эволюция от деревьев к травам невозможна.

10. Классификация жизненных форм по степени одревеснения их органов не может быть вполне эволюционной, так как ставит во главу угла не причину, а следствие. Более перспективны классификации автотрофных растений по способу размещения и макроморфологии фотосинтезирующего аппарата.

# **Концепция модульной организации и проблема организационного полиморфизма на разных уровнях структурной иерархии живых организмов**

А.А. Нотов

Тверской Государственный университет, Ботанический сад, 170000 Тверь, ул. Желябова 33. E-mail: [Alexandr.Notov@tversu.ru](mailto:Alexandr.Notov@tversu.ru)

## **The modular organization concept and the organizational polymorphism problem on different structural hierarchical levels of living organisms**

*A.A. Notov*

Botanical Garden, Tver State University, Zhelabov str. 33, 170000 Tver, Russia. E-mail: [Alexandr.Notov@tversu.ru](mailto:Alexandr.Notov@tversu.ru)

Значительный организационный полиморфизм природных систем определил необходимость создания методологической базы, позволяющей упорядочить это разнообразие (Богданов, 1925, 1927, 1929; Сетров, 1971, 1972; Bertalanffy, 1971; Тахтаджян, 1972, 1998, Тютин, 1988; Винограй, 1989, 1993). Многоаспектность, многоплановость организации делают актуальным поиск признаков, которые связаны со всеми её важнейшими аспектами и позволяют выявить основные организационные модели. Поиск таких моделей применительно к системам вообще и к крайне специфическим биологическим системам в частности помогает вскрыть глубинные взаимосвязи основных сторон организации, более полно охарактеризовать организационный полиморфизм (Ростовцев, 1983). Для понимания сущности организации сложных гетерогенных иерархических биологических систем необходим также детальный анализ разных компарментов и уровней структурной иерархии (Веденов, Кремянский, 1970; Веденов и др., 1972).

В рамках системной идеологии достаточно давно стали противопоставлять системы, состоящие из одинаковых, равноценных, взаимозаменяемых элементов, связанных относительно слабыми связями, системам, образованным уникальными, незаменимыми элементами с сильными связями. Первую группу систем называли дискретными, корпускулярными, рыхлыми, четочными. Вторую группу обозначали как жесткие, слитые, компактные, централистские (Богданов, 1925, 1927, 1929; Малиновский, 1970, 1972, 1984; Малиновский и др., 1974; Тахтаджян, 1971, 1998). Стало очевидным, что подобное деление отражает различные интегральные системные качества, затрагивает не только структурный, динамический и регуляционный, но и эволюционный аспекты организации. Применительно к живым организмам отмеченные выше свойства также определили наиболее глубокие различия в типе организации. Однако для живых существ крайне важной организационной характеристикой оказалась способность или неспособность к многократному воспроизведению элементов, из которых они состоят. Именно эта особенность определяет разные типы индивидуального развития и служит основополагающим критерием при выделении унитарного и модульного типов организации. Существенное различие в функционировании и индивидуальном развитии модульных и унитарных объектов во многом обуславливает специфику их ценотической роли и основных модусов эволюционного преобразования (Лодкина, 1983; Марфенин, 1993, 1999; Нотов, 1999). Живые объекты с модульной организацией (МО) диалектически сочетают особенности, характерные для систем организменного и популяционного уровня (Нотов, 1999). Концепция МО позволила не только упорядочить дальнейшее изучение специфики типичных модульных организмов, но и разработать подход к систематизации организационного разнообразия живых объектов.

Наряду с типичными модульными и унитарными объектами существует огромное число организмов с разным сочетанием признаков модульной и унитарной организации (УО)

(Нотов, 1997; Хохряков, 1997). Кроме того, сами признаки модульной организации – модульное строение (МС), открытый рост (ОР) и (или) циклический морфогенез (ЦМГ) (Шафранова, 1990, 1993; Марфенин, 1993а; Шафранова, Гатцук, 1994) могут проявляться по-разному. Каждая из этих особенностей является сложным признаком и раскрывается через комплекс взаимообусловленных и взаимосвязанных свойств. Не всегда, например, рост связан с активным морфогенезом. Процессы роста и морфогенеза могут быть разделены во времени и пространстве (Белоусов, 1975, 1993). Однако, говоря об ОР, как правило, подразумевают не только увеличение размеров, но и постоянное новообразование структур, их повторяемость, цикличность процессов формообразования (ЦМГ). При таком понимании ОР, модульный тип организации (МТО) характеризуют два основных признака – МС и ОР. Как правило, представления о МС и ОР используют применительно к целому организму, хотя можно встретить вариант употребления в более широком смысле.

Характер взаимосвязи рассматриваемых признаков и степень выраженности МО на макроморфологическом уровне различны. Так, например, морские звезды, офиуры и многие другие представители типа Echinodermata обладают МС, но для них не характерен ОР, а у некоторых накипных лишайников цикличность ростовых процессов не находит выражения на макроморфологическом уровне. Таким образом, можно обнаружить живые объекты со следующим сочетанием признаков: 1) живые объекты, у которых МС является результатом ОР (типичная МО); 2) живые объекты с ОР, не имеющие МС на макроморфологическом уровне; 3) живые объекты с МС и закрытым ростом (в данном случае, несмотря на МС, нельзя говорить о МО!); 4) живые объекты с закрытым ростом, не имеющие четко выраженного модульного строения (УО). Оценивая степень сходства с МТО следует, по-видимому, большее значение придавать ОР, так как этот признак определяет повторяемость, цикличность процессов и структур и связан с большим числом других существенных особенностей.

Значительное организационное разнообразие живых существ обусловлено также разным характером проявления признаков. Он определяется 1) уровнем и масштабом структур с признаками МО; 2) продолжительностью проявления признаков в онтогенезе; 3) степенью проявления признаков; 4) степенью выраженности признаков. Приведем некоторые примеры, которые иллюстрируют разный характер проявления признаков с учетом указанных выше параметров.

1) *Уровень и масштаб структур.* Признаки могут проявляться на уровне всего организма (МС у Echinodermata, ОР некоторых накипных лишайников и пластинчатых водорослей); на уровне отдельных макроструктур организма (МС конечностей членистоногих и позвоночных, перьев птицы; ОР ногтей, волос, рогов млекопитающих, чешуи рыб); только на уровне отдельных микроструктур (МС ветвящихся отростков нейронов, некоторых хроматифоров).

2) *Продолжительность проявления признаков.* Признаки могут проявляться в течение всего онтогенеза или только на определенных его этапах. Так, например, у видов р. *Nocardia* (Actinomycetes) мицелий, обладающий МС и ОР, по мере старения культуры распадается на отдельные палочковидные фрагменты (Прокофьева-Бельговская, 1963; Калакуцкий, Агре, 1977). Деметамеризация в онтогенезе отмечена у эндопаразитического ракообразного *Thompsonia* (Догель и др., 1962). В течение небольшого промежутка времени на эмбриональной стадии развития мы наблюдаем ОР бронхиального древа у млекопитающих. В течение небольшого промежутка времени на эмбриональной стадии развития мы наблюдаем ОР бронхиального древа у млекопитающих.

3) *Степень детерминированности проявления признаков.* Наряду с организмами и структурами, у которых рассматриваемые признаки проявляются в онтогенезе при любых условиях, можно найти организмы (и структуры) для которых МС и (или) ОР выражены лишь при определенных условиях развития (мицелиальные формы при поверхностной культуре и

дрожжеподобные формы в условиях глубоинной культуры у грибов (Черепанова, 1981; Билай, 1989) и аналогичные им типы строения у актиномицетов (Калакуцкий, Агре, 1977)).

4) *Степень выраженности признака.* Модули выделены в разной степени. Например, они слабо обособлены в структурном и функциональном отношении у губок (*Spongia*), некоторых антоцеротовых и печеночников, лишайников и водорослей. Наблюдается также разная степень локализованности ростовых процессов и выраженности морфогенетических циклов (от форм с диффузной меристематической активностью и невыраженными морфогенетическими циклами до форм с четко отграниченными меристемами и локализованным ростом). Кроме того, разная степень структурной расчленённости и иерархичности также в определенной мере свидетельствует о степени выраженности МТО.

Таким образом, у живых организмов встречаются самые разные варианты комбинаций признаков МО и форм их проявления. Располагая живые объекты в порядке возрастания ширины спектра признаков МО и полноты их проявления можно получить огромный континуум. В начале него окажутся организмы, у которых не выражен чётко ни один из признаков МО, есть основания говорить об УО. Завершат континуум живые объекты, у которых с большой полнотой проявляются все признаки МО. МО и УО – два крупных ядра в пределах этого континуума. При этом необходимо заметить, что нельзя найти "абсолютно унитарные" и "абсолютно модульные" организмы. Можно оценить "степень модульности" любого живого объекта и выразить ее, например, в баллах, как это было сделано для различных структур листовой и осевой природы (Sattler, 1966; Кузнецова, 1987, 1995). Группа живых существ с МО более гетерогенна. Даже среди "типичных" модульных организмов мы обнаружим объекты с разной шириной и полнотой спектра признаков МО. В зависимости от характера сочетания признаков МТО и УТО можно описать разные организационные модели.

Представления о разнообразии организационных моделей, выделенных в рамках "модульной идеологии", могут быть использованы при анализе организации на разных подчиненных уровнях структурной иерархии биологических организмов. Модульное строение многоклеточных организмов на анатомическом уровне выражается в клеточной организации макроморфологических структур. Становится также очевидным существование многоклеточных модулей в органах и тканях. Продолжается выявление и изучение структурно-функциональных единиц органов (Гавриш, Пауков, 1988; Ариэль и др., 1991; Панков, 1991; Гончаренко, 1998). Обсуждается вопрос о наличии многоклеточных модулей в тканях (Хрущов, Бродский, 1961; Reidl, 1978; Серов, 1986; Савостьянов, 1989а, б, 1991, 1998; Raff, 1996). Показано, что сложные анатомические структуры состоят из однотипных структурно-функциональных блоков. А.Г. Савостьяновым ткани рассмотрены как полимеризованные модули. Такой подход оказался весьма продуктивным и позволил не только описать варианты структурной организации тканей, но дал возможность моделировать и прогнозировать их развитие. Гистологические модули рассмотрены как специализированные группы клеток, обособившиеся в результате "разделения труда" между клетками. Они классифицированы в виде периодической таблицы, выявлен биологический смысл основных параметров (Савостьянов, 1977, 1989б). На примере эпителиальных тканей животных показано, что их структура подобна структуре полимеров и координационных решеток. Состав и структура модулей проявляется в трансляционной симметрии, по параметрам которой можно судить о свойствах модулей (Савостьянов, 1998). Созданы имитационные модели развития пространственной структуры растений на базе модульного подхода (Корона, 1987). Очевидно, что развитие функциональной гистоархитектоники позволит выявить организационную специфику структур разных иерархических уровней, установить степень соответствия основных принципов их организации критериям модульной или унитарной модели.

Наряду с анализом интегральных системных качеств полное представление об организации живых существ предполагает выяснение характера взаимосвязи и взаимообусловленности организационных принципов на разных структурных уровнях. С этой точки зрения

интересно рассмотреть отмеченное А.А. Малиновским (1972, 1974) чередование противоположных организационных принципов на разных соподчиненных иерархических уровнях. Такое чередование можно рассматривать как следствие периодичности процессов количественной и качественной полимеризации (Хохряков, 1974, 1981). Периодичность проявления свойств разных организационных моделей позволяет эффективно сочетать их преимущества и компенсировать основные ограничения, свойственные этим моделям. Так, сложная организация, высокая экономичность и эффективность структур с признаками жестких систем сочетается с незначительной пластичностью и уязвимостью, которые компенсируются множественностью и взаимозаменяемостью таких структур, образующих относительно дискретную, гибкую, пластичную систему, в пределах следующего иерархического уровня. Идея периодичности организационных характеристик на разных структурных уровнях развита в рамках детерминистическо-стохастического подхода (Ростовцев, 1983).

Полный анализ организации живых систем целесообразно проводить на базе концепции фракталов. При широком понимании свойства самоподобия фрактальность можно рассматривать как одно из интегральных системных качеств живых объектов (Сороко, 1984; Винограй, 1993) и как общее свойство организации разнообразия (Чайковский, 1999, с. 50). На разных уровнях обнаруживаются фрактальные локусы, в которых проявляются свойства и характеристики, присущие данной системе как целому, составляющие ее качественную специфику. Оценивая степень организационного самоподобия, сходства основных характеристик на разных уровнях организации, можно установить степень гармоничности системы в целом. Можно говорить о подобии основных перестроек в онтогенезе и процессов эволюционного преобразования. Особенно эффективно использование концепции фракталов при анализе живых объектов с МТО и сложной иерархической системой структурных единиц. МТО уникален тем, что основные элементы структуры воспроизводятся многократно в пределах рассматриваемой живой системы. Единицы разного ранга структурной иерархии сходны, самоподобны с точки зрения основных черт их строения и функционирования, но различаются степенью определенности своего состава и степенью автономности (Гатцук, 1994; Шафранова, Гатцук, 1994). Самоподобие макроморфологических структурных единиц любого уровня проявляется в наличии формообразовательной подсистемы. Самоподобие единиц более высокого, чем элементарный метамер, ранга, затрагивает структурные (множественность, равноценность, полифункциональность однотипных элементов), функциональные (обеспечение надёжности путём холодного резервирования, регуляционная роль формообразовательной подсистемы) аспекты организации и особенности развития (низкая степень детерминированности малых жизненных циклов, поливариантность развития). Требуется специальный анализ вопроса об организационном самоподобии структур с МС и ОР на подчинённых уровнях структурной иерархии живых существ.

Таким образом, концепцию модульной организации можно рассматривать как средство развития теоретического аппарата биологии и инструмент детального организационного анализа живых существ.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (гранты 98-04-48469, 99-04-48086).

## ЛИТЕРАТУРА

Ариэль В.М., Томсон В.В., Бармштейн Ю.А. Структурно-функциональная единица и некоторые теоретические вопросы гистологии // Структурно-функциональные единицы и их компоненты в органах висцеральных систем в норме и в патологии: Тез. докл. науч.-практ. конф. 1 – 3 окт. 1991 г. Харьков, 1991. С. 11 – 13.

- Белоусов Л.В. Можно ли разделять процессы роста и морфогенеза? // Количественные аспекты роста организмов. М.: Наука, 1975. С. 170 – 176.
- Белоусов Л.В. Основы общей эмбриологии: Учебник. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Изд-во МГУ, 1993. 304 с.
- Билай В.И. Основы общей микологии. Киев: Выща шк, 1989. 398 с
- Богданов А.А. Всеобщая организационная наука: Тектология: В 3 т. 3-е изд. М.: Книга, 1925-1929.
- Т.1. 1925. 300 с.
- Т.2. 1927. 252 с.
- Т.3. 1929. 221 с.
- Веденов М.Ф., Кремянский В.И. Критерии структурных уровней биосистем // Проблемы методологии системного исследования. М.: Мысль, 1970. С. 227 – 246.
- Веденов М.Ф., Кремянский В.И., Шаталов А.Т. Концепция структурных уровней в биологии // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 7 – 70.
- Винограй Э.Г. Общая теория организации и системно-организационный подход / Под ред. В.А. Дмитриенко. Томск: Изд-во Томского ун-та, 1989. 234 с.
- Винограй Э.Г. Основы общей теории систем: Науч.-моногр. / Науч. ред. В.А. Дмитриенко. РАН, Сиб. отд. Кемерово: Кемеров. технол. ин-т пищев. пром, 1993. 339 с.
- Гавриш А.С., Пауков В.С. Структура и транспортно-трофическое обеспечение функции интегральной единицы ткани миокарда-кардиона // Вестн. АМН СССР. 1988. Т. 60. С. 31 – 39.
- Гатцук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 18 – 19.
- Гончаренко А.И. Система терминального отражения в организме // Сознание и физ. реальность. 1998. Т. 3. № 2. С. 31 – 42.
- Догель В.А., Полянский Ю.И., Хейсин Е.М. Общая протозоология М., Л.: Изд-во АН СССР, 1962. 592 с.
- Калакуцкий Л.В., Агре Н.С. Развитие актиномицетов. М.: Наука, 1977. 285 с.
- Корона В.В. Основы структурного анализа в морфологии растений. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1987. 272 с.
- Кузнецова Т.В. О типах сходства в ботанической морфологии // V всесоюз. школа по теоретич. морфологии растений (15 – 18 сент. 1987 г.): Научн. докл. Львов: Обл. кн. тип., 1987. С. 50 – 55.
- Кузнецова Т.В. К истории развития представлений о плане строения побега сосудистых растений и о месте филлома в нем // Ботан. журн. 1995. Т. 80. № 7. С. 1 – 11
- Лодкина М.М. Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 2. С. 239 – 253.
- Малиновский А.А. Общие вопросы строения систем и их значение для биолога // Проблемы методологии системного исследования. М.: Мысль, 1970. С. 146 – 183.
- Малиновский А.А. Общие особенности биологических уровней и чередование типов организации // Развитие концепции структурных уровней. М.: Наука, 1972. С. 271 – 277.
- Малиновский А.А. Значение общей теории систем в биологических науках // Системные исследования. Методол. проблемы: Ежегодник 1984. М.: Наука, 1984. С. 83 – 115.
- Малиновский А.А., Смирнова Е.Д., Швидченко Л.Г. Эффективность некоторых типов полужестких систем // Системные исследования: Ежегодник 1974. М.: Наука, 1974. С. 75 – 86.
- Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ, 1993. 239 с.
- Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 1. С. 6 – 17.

- Нотов А.А. Специфические особенности системы структурных единиц в разных группах растений // Тез. 6 молодежной конф. ботаников в Санкт-Петербурге 12 – 16 мая 1997 г. СПб.: Бояныч, 1997. С. 61.
- Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 1. С. 60 – 79.
- Панков Е.Я. Проблема структурно-функциональных единиц органов - этап развития современной морфологии // Структурно-функциональные единицы и их компоненты в органах висцеральных систем в норме и в патологии: Тез. докл. науч.-практ. конф. 1-3 окт. 1991 г. Харьков, 1991. С. 194 – 195.
- Прокофьева-Бельговская А.А. Строение и развитие актиномицетов. М.: Изд.-во АН СССР, 1963. 276 с.
- Ростовцев В.Н. Типология и принципы организации биосистем // Проблемы анализа биологических систем: Сб. ст. / Под ред. В.Н. Максимова. М.: Изд.-во МГУ, 1983. С. 6-22.
- Савостьянов Г.А. О некоторых элементарных актах и законах биологического развития. Элементы структурной биологии // Журн. общ. биологии. 1977. Т. 38. № 2. С. 167 – 181.
- Савостьянов Г.А. О функциональном смысле и стехиометрии клеточных мозаик плоских эпителиев // Докл. АН. 1989а. Т. 307. № 6. С. 1483 – 1486.
- Савостьянов Г.А. Опыт построения дедуктивной теории специализации и интеграции клеток в фило-, онто- и патогенезе // Арх. анат., гистологии и эмбриологии. 1989б. Т. 96. № 2. С. 78 – 93.
- Савостьянов Г.А. Теория мозаик плоских эпителиев // Арх. анат., гистологии и эмбриологии. 1991. Т. 100. № 6. С. 5 – 27.
- Савостьянов Г.А. Моделирование трехмерной структуры эпителиев, построенных из двух-, трех- и четырехклеточных модулей // Морфология. 1998. Т. 113. № 2. С. 7 – 20.
- Серов В.В. Перспективные направления патолого-анатомических исследований // Арх. патологии. 1986. Т. 48. №3. С. 20 – 29.
- Сетров М.И. Организация биосистем: Методологический очерк принципов организации живых систем. Л.: Наука, 1971. 275 с.
- Сетров М.И. Основы функциональной теории организации. Философский очерк. Л.: Наука, 1972. 164 с.
- Сороко Э.М. Структурная гармония. Минск: Наука и техника, 1984. 264 с.
- Тахтаджян А.Л. Тектология: история и проблемы // Системные исследования: Ежегодник 1971. М.: Наука, 1972. С. 200 – 277.
- Тахтаджян А.Л. Principia tektologica. Принципы организации и трансформации сложных систем: эволюционный подход. СПб.: Изд.-во СПХФА, 1998. 118 с.
- Тюхтин В.С. Диалектика сложности и организованности // Диалектика познания сложных систем. М.: Мысль, 1988. С. 7 – 39.
- Хохряков А.П. Формы и этапы полимеризации в эволюции растений // Журн. общ. биологии. 1974. Т. 35. № 3. С. 331 – 345.
- Хохряков А.П. Эволюция биоморф растений. М.: Наука, 1981. 168 с.
- Хохряков А.П. Растения как модульные организмы // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб.: Диада, 1997. С. 371 – 372.
- Хрущов Г.К., Бродский В.Я. Орган и клетка // Успехи соврем. биологии. 1961. Т. 52. Вып. 2 (5). С. 181 – 207.
- Чайковский Ю.В. Будущая наука алеатика. Попытка прогноза с помощью метода познавательных моделей // Проблема ценностного статуса науки на рубеже XXI века. СПб.: Изд.-во РХГИ, 1999. С. 44-68.
- Черепанова Н.П. Морфология и размножение грибов: Учебн. пособие. Л.: Изд.-во ЛГУ, 1981. 120 с.

- Шафранова Л.М. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия “растение”) // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51. № 1. С. 72 – 89.
- Шафранова Л.М. Растение как объект гомологизации // Жизненные формы: Онтогенез и структура. М.: Прометей, 1993. С. 219 – 222.
- Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С. 6 – 7.
- Bertalanffy L. General Systems Theory. Foundation, Development, Application. London: Allen Lane the Penguin Press, 1971. 311 p.
- Raff R.A. The Shape of Life. Genes, Development and the Evolution of Animal Form. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1996.
- Reidl R. Order in Living Organisms: A Systems Analysis of Evolution. N.-Y.: Wiley, 1978.
- Sattler R. Towards a more adequate approach to a comparative morphology // Phytomorphology. 1966. 16. P. 417 – 429.

## РЕЗЮМЕ

Большая гетерогенность и сложная иерархическая организация живых организмов определяют актуальность выяснения основных типов организации, отражающих главнейшие ее аспекты, включая особенности индивидуального развития и модусы эволюционного преобразования. Концепция модульной организации может служить методологической базой, позволяющей оценить степень организационного полиморфизма на разных уровнях структурной иерархии. При детальном анализе организации живых существ с учетом разных иерархических уровней целесообразно использование концепции фракталов.

## SUMMARY

Problem of the main organization types of living beings which should reflect the peculiarities of individual development and the trends of evolutionary transformations among others, is very urgent now due to great heterogeneity and complex hierarchical organization of organisms. The concept of modular organization can be used as a methodology, which allows to estimate the degree of organizational polymorphism on different levels of structural hierarchy. Application of the fractal concept for detailed analysis of organization within the living structures of different hierarchical level could be suggested.

## О феноменологии биологического сходства

***А.А. Оскольский***

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН. 193376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова 2. E-mail: oskolski@ao1818.spb.edu

**On phenomenology of biological similarity**

*A.A. Oskolski*

V.L. Komarov Botanical Institute RAS. Prof. Popov str. 2, 197376 St. Petersburg, Russia. E-mail: oskolski@ao1818.spb.edu

Несмотря на то, что проблематика сходства, сопряжённая с задачей исследования разнообразия живых существ, чрезвычайно значима для биологии, до сих пор не вполне понятно, что же такое сходство. Подобно практически всем важнейшим биологическим терминам (“гомология”, “вид”, “таксон”, “индивид” и мн. др.), слово “сходство” употребляется как метафора, то есть как средство выражения, которое сопрягает существенно различные планы содержания (Дюбуа и др., 1986). Такая метафоричность позволяет биологам находить общий язык между собой в конкретных случаях; она, однако, превращается в препятствие на пути формализации методов и обобщения результатов. При попытках строгого определения используемых терминов (или, иными словами, при строгой постановке вопроса “Что же я делаю, когда исследую свой объект?”) метафоры становятся источником смысловых подмен, приводящих к дискуссиям на “вечные” темы вроде проблемы вида или критериев гомологии. Мне представляется, что выявление и различение смыслов, подразумеваемых при обсуждении проблематики сходства и гомологизации, поможет избежать таких подмен и малопродуктивных дискуссий, порождаемых ими.

Для решения этой задачи может быть использована мыслительная техника, разработанная в феноменологии – одном из наиболее значительных течений современной философии, берущим начало от работ Э. Гуссерля (1998). Феноменология ориентирована на работу не с реальными вещами или окружающим миром, а с их *феноменами* – с данностями вещей и мира сознанию, совершившему так называемую “феноменологическую редукцию”, то есть отказ от суждений о реальности и существовании предметов. Такая установка позволяет выявить смыслы, которые *необходимы* для полагания и конституирования вещей и мира в различных практических ситуациях, и тем самым распознать их подмены. Иными словами, феноменология позволяет сделать явным тот опыт, который обычно не осознаётся исследователем, то есть относится к сфере его личностного (неявного) знания. При этом вопрос об онтологии вещей и мира вовсе не игнорируется: феноменолога интересуют предпосылки самой его постановки.

Цель настоящей работы – прояснить предпосылки представлений о сходстве в биологии. Меня будут интересовать явные и неявные смыслы, с необходимостью подразумеваемые в ситуациях, для которых значима проблематика сходства живых существ. Сходство здесь будет пониматься широко – как общность смысла, обнаруживаемая при сравнении двух или большего числа предметов, будь то различные организмы, фрагменты одного индивида (скажем, лист и лепесток), целое и его часть (например, соцветие и цветок) и т.д. Столь общее определение сходства приложимо к широкому кругу концептов, имеющих хождение в биологии, таких как гомология в самых разных её версиях, метамерия, аналогия, псевдоциклическое сходство, физиономическое сходство, синапоморфия и мн. др. Проблема же видится в том, чтобы выяснить, как смысл, открываемый в различных актах сравнения, может быть *общим* и как установить и подтвердить эту общность?

Действительно, общность смысла, открываемого в некоторой последовательности актов, подразумевает общность как минимум таких компонентов, как способ выделения предметов, основание для их сопоставления, гносеологическая позиция исследователя, его отношение к миру, онтологический статус выявляемых отношений между предметами и др. Эти компоненты не поддаются свободному комбинированию – они согласованы друг с другом, образуя когерентные комплексы. Я вижу свою задачу в том, чтобы выявить и различить эти комплексы смыслов, подразумеваемых в различных исследовательских ситуациях.

Занимаясь феноменологией сходства, важно удержаться от двух соблазнов. Один из них – соблазн *натурализма*: предметом нашего интереса будет не положение вещей (и, в частности, сходство) “на самом деле”, а лишь *способы полагания* этого “самого дела” (сходства в нашем случае) в различных исследовательских практиках. Иначе говоря, мы не будем заниматься природной реальностью, но попробуем выявить те рамки и те сети, которые мы наводим на эту реальность, изучая её. Другой – соблазн психологизма: нас будут интересовать те *смыслы*, которые с *необходимостью* подразумеваются при установлении сходства, но не те *люди*, которые это сходство устанавливают, и не те психические процессы (будь то формирование гештальтов или сублимация вытесненных желаний), которые при этом происходят.

Как мне представляется, всё разнообразие коллизий, связанных со сходством живых существ, сводимо к комбинаторике трёх способов полагания, отсылающих к трём когерентным комплексам подразумеваемых смыслов (которые, используя феноменологическую терминологию, можно назвать *горизонтами*). Эти способы полагания задают три аспекта сходства, которые можно назвать “похожесть”, “одинаковость” и “равноценность”. На практике эти способы полагания крайне редко встречаются в чистом виде.

## ПОХОЖЕСТЬ

Этот аспект сходства наиболее значим для описательной анатомии и морфологии, а также – для систематики: для тех областей, где исследователь часто оказывается в положении первопроходца, повстречавшего некую диковину. Он находит незнакомое растение или видит под микроскопом странную структуру, и опыт знакомства с этой *диковиной* ему надо сделать доступным для других. Первопроходец не претендует на то, чтобы досконально выяснить, что

за “неведомую зверушку” он повстречал, почему она такая, какую пользу или вред она может принести – ему важно именно увидеть её и, тем самым, засвидетельствовать сам факт её присутствия в мире. По сути, в рассматриваемой ситуации найденная вещь интересна не сама по себе, а лишь как свидетельство (маркер) устройства персонального и/или коллективного (культурного) жизненного мира (“я живу в мире, в котором бывает и такое...”). Диковинность (в отличие от необычности или неизвестности) указывает не на незнание предмета, а на его *неуместность* в жизненном мире – отсутствие места в нём.

Если находка действительно новая и незнакомая, то она не поддаётся строгому определению – подведению под имеющиеся понятия – ибо таких понятий (и, соответственно, терминов) пока просто нет. И для того, чтобы сообщить о состоявшейся встрече с ней, первопроходец должен сопоставить диковину с *образцом* – предметом, который знаком как ему самому, так и другим людям. Диковина характеризуется как *похожая на образец* – то есть она *узнаваема* на основе *знакомства* с образцом. Воронковидный цветок василька похож на воронку: кто-то когда-то узнал в нём этот предмет домашнего обихода – хорошо знакомый образец, присутствующий и в персональном, и коллективном жизненном мире людей, занимающихся ботаникой. Но что значит “узнаваемый” и “знакомый”?

Чтобы разобраться в этом, пойдём от обратного: попробуем представить себе, что мы встретили нечто абсолютно незнакомое и неузнаваемое. Если мы будем последовательными в исключении всего знакомого, то вскоре убедимся, что подобная встреча пройдёт совершенно незаметно для нас. Действительно, незнакомый человек, привлёкший к себе наше внимание, уже нам знаком – в нём мы узнаем как минимум человека такого-то пола и возраста; настоящий же незнакомец затерян где-то в окружающем нас мире. Воображая себя в другой стране или на чужой планете, мы неизбежно отталкиваемся от нашего знакомства с чем-то своим – будь то планета или страна. Лучше проясняет дело обращение к опыту человека, который впервые смотрит в микроскоп: даже будучи осведомлённым о клетках и тканях, он едва ли различит их в том узоре из цветных пятен и переходов между ними, который он увидит на гистологическом препарате. В нашем эксперименте незнакомое *нечто* тоже будет нераспознаваемо на неразличённом поле нашего “наивного” опыта, лежащем ещё до полагания границ между вещами, между регионами своего и чужого, внешнего и внутреннего. Различающее освоение этого поля и будет знакомством с ним.

Вот исследователь обратил внимание на диковину, которая до сих пор оставалась незамеченной; его взгляд (или, если брать шире, акт восприятия) отличил странный предмет от окружающего его неразличённого поля. В этом акте различение обходится без схватывания самого предмета: бросающиеся в глаза причудливые черты лишь выделяют диковину на фоне окружения, но они не обязаны быть её существенными характеристиками. Замечая диковину, исследователь имеет с ней дело не как с предметом как таковым; его взгляд отличает диковину от фона – но тем самым и соотносит их, устанавливая между ними отношения *смежности* (граничности, соотнесённости через различие). Тем самым взгляд исследователя разделяет поле на *место* и *смежное* ему *окружение* (“...необходимо, чтобы место было именно границей объемлющего тела, поскольку оно соприкасается с объемлемым” – “Физика” 212а 5-8 (Аристотель, 1981)). Место представляет собой сгусток отношений смежности окружения к

предмету; сам же предмет, его сущность не имеют при этом определяющего значения. Не случайно место предмета даёт о себе знать лишь тогда, когда предмет его покидает.

С другой стороны, акт восприятия, различающий место и окружение, исходит от исследователя и подразумевает его присутствие и проявление его воли. Диковина не просто отличается им от фона; она именно *замечается* (отмечается взглядом) – т.е. наделяется *метками*, маркирующими отношения смежности всей совокупности ранее различённых мест, составляющей *жизненный мир* исследователя. Повстречавшаяся ему диковина может быть остенсивно определена, помечена, поименована, изображена, нанесена на карту, взята с собой как свидетельство встречи или отмечена посредством каких-то иных *жестов* – смыслополагающих действий, конституирующих место в жизненном мире; взгляд первопроходца всегда сопряжён с подобным жестом. *Следы*, оставляемые жестами, и служат метками места в мире, позволяющими его зафиксировать и в дальнейшем иметь дело с ним.

Таким образом исследователь, заметивший диковину, не только различает, но и *осваивает* место, то есть привязывает к *своему* жизненному миру и тем самым полагает как *своё*. Вещь может находиться на своём месте – но может и не на своём; именно в последнем случае место вещи как таковое становится явным. В моём жизненном мире место ботинок – в прихожей, а зубной щётки – в ванной комнате, но я понимаю это лишь тогда, когда не застаю эти вещи на своих местах.

Теперь мы можем трактовать *знакомство* с диковиной как различающее освоение нового места в жизненном мире; отнесение же замеченной и различённой вещи к уже освоенному месту есть её *узнавание*. *Похожесть* можно характеризовать как отнесённость вещи диковины к *тому же самому* месту, что и *образец* – знакомый предмет, маркирующий данное место. Общность места, к которому относятся диковинные предметы, устанавливается в узнавании *одного и того же* образца при встречах с ними.

Отношение похожести неререфлексивно (образец может измениться до неузнаваемости – то есть он не будет похож сам на себя, сохраняя при этом тождество себе), несимметрично (если цветок похож на воронку, то это не значит с необходимостью, что воронка похожа на цветок) и тем более нетранзитивно (если цветок василька похож на воронку, а платье балерины – на цветок василька, то это не значит, что платье похоже на воронку). Эти три “не-“ вытекают из необратимости временного ряда, в котором развёртываются отношения похожести (т.е. из их диахроничности): знакомство с образцом происходит заведомо раньше, чем встреча с диковиной, похожей на него.

Для того, чтобы замеченная исследователем похожесть диковины на образец могла быть доступна для других людей, образец и отсылы к нему должны быть зафиксированы культурой. В описательной биологии встречаются разнообразные способы такой фиксации:

– Название хорошо знакомого предмета, употребляемое как *метафора*, которая сопрягает план образца с планом диковины (корзинка: маленькая корзина vs соцветие одуванчика).

– Указание *примет* (диагностических признаков), по которым можно опознать и образец и диковину, то есть отличить их от окружения без предварительного знакомства с ними.

– Фиксация самого образца в качестве *эталона*. Примером могут служить коллекционные экземпляры, отсыл к которым возможен через указание места их хранения.

– Тиражирование узнаваемых *копий* образца (паратипы, изображения), которые могут использоваться и как *эталон* для описательных терминов (атласы по анатомии и морфологии). В постмодернистской ситуации культурный статус копий резко повышается – симулякры (копии без оригинала) подменяют собой образцы. Подобная тенденция даёт о себе знать в систематике (предложения о замене типовых экземпляров описаниями и изображениями, создание виртуальных гербариев).

– Отсыл к авторитету *эксперта* ( “Magister dixit, что это – не тонкостенные волокна, а веретенovidные клетки аксиальной паренхимы”).

Может показаться, что установление похожести некоего предмета на образец – дело субъективного произвола исследователя. Действительно, относя диковину к тому же месту в жизненном мире, что и образец, исследователь совершает некий волевой акт. Этот акт, однако, нельзя считать проявлением произвола, поскольку исследователь принимает на себя ответственность за его последствия. Но перед кем же он отвечает?

Во-первых, перед самим собой: он обустроивает *свой* жизненный мир, и произвол в этом деле оборачивается недобротностью своего мироустройства (плохо жить в мире, к которому не испытываешь доверия). Стоит также отметить, что упрёк в субъективности в данной ситуации некорректен: исследователь не есть познающий субъект (по крайней мере в том смысле, с которым это слово обычно используется в естественнонаучном дискурсе со времён Канта), поскольку его осваивающий жест не предполагает отстранения (трансцендирования) от диковины и от образца, а, напротив, полагает их имманентность (в данном случае – освоенность). Соответственно, ни диковина, ни образец не могут полагаться как объекты; объект не может быть *своим* или чьим бы то ни было.

Во-вторых, исследователь сам освоен: он отвечает перед сообществом, которое ему доверяет, считает экспертом, признаёт *своим* – и тем самым его осваивает, обустроивая ему место в социуме. Но, осваивая исследователя, общество осваивает и его жизненный мир, который включается в коллективный жизненный мир – культуру. Исследователь-первопроходец выполняет имперский социальный заказ на расширение пределов *своего* пространства, в освоении чужих и чуждых регионов жизненного мира. Совершая произвол, он рискует потерять своё место, доверие и признание окружающих.

Остаётся разобрать, как отношение похожести может быть соотнесено с реальностью, а для этого нужно прояснить онтологический статус места. Место реально лишь постольку, поскольку оно смежно своему окружению. Онтология места (а также мира как совокупности мест) зависит, следовательно, от статуса различающего акта, который, утверждая отношения смежности, творит места и мир. Модус реальности места понимается поэтому через его этиологию – то есть как “сделанность”, “созданность”, происхождение. Так, диковиность предмета, маркирующего вновь установленное место, интригует непрояснённой именно его происхождения (“откуда он такой взялся?”).

Онтологический статус той реальности, с которой имеет дело описательное естествознание, обычно осознаётся в рамках оппозиции искусственного vs. естественного. Исследова-

тель может сам различать и осваивать новые места – но может встречать следы различающих актов, сделанных другими агентами в других жизненных мирах. Если эти следы оставлены рукотворными жестами, совершёнными по воле человека (будь то данный исследователь, социум или всё человечество), то они (как и маркируемые ими места) имеют искусственное происхождение. Различённость же мест, возникшая независимо от человеческой воли, рассматривается как естественная; смежность мест в мире при этом эксплицируется, в зависимости от принимаемой мифологии, как план Творения, филогенетическое родство и т.д.

С этой точки зрения задача естествоиспытателя состоит в искусственном полагании мест, отношения смежности между которыми будут изоморфны естественному порядку вещей, эксплицированному через отношения их этиологии, т.е. происхождения и родства. Подобие как раз указывает на смежность двух мест в жизненном мире; это отношение заведомо искусственно, однако оно может быть обосновано как отражение естественной смежности – происхождения диковины от образца (в филогенетике трактуемого как предок). При этом речь идёт не только (и не столько) о реконструкции филогенетических связей; обычное описание, рисование, фотографирование и просто разглядывание данного экземпляра растения требует постоянного внимания для различения особенностей строения, возникших естественным путём, от артефактов (например, листьев, поломавшихся при сушке гербария), обусловленных вмешательством человека, а также – от естественных загрязнений (например, галлов или грибковых повреждений), которые вполне естественны, но затрудняют освоение данного места в жизненном мире.

## ОДИНАКОВОСТЬ

Если похожесть можно трактовать как идиографический аспект сходства, то одинаковость следует отнести к сфере номотетики, ориентированной на поиск разного рода регулярностей в эмпирическом многообразии. Номотетика преобладает в тех областях биологии, где используются типологические подходы, классифицирование, мысленное (в т.ч. математическое) моделирование и эксперимент (морфология, физиология, генетика, эмбриология и др.).

Одинаковость как аспект сходства подразумевает, что сравниваемые предметы соотносятся с некоторым общим *умозримым содержанием*, которое обосновывает их качественную определённость, то есть отвечает на вопрос “*Что* эти предметы суть?” и служит основанием для отнесения предметов к одному *классу*. Под классом в логике понимается совокупность предметов (элементов класса), характеризующихся одним или несколькими общими свойствами (Кондаков, 1971). Говоря формально, класс может быть задан на основе любых произвольно взятых характеристик, однако в подавляющем большинстве интересующих нас ситуаций набор общих классообразующих свойств полагается неслучайным. Если рассматривать одинаковость с точки зрения теории множеств, то она соответствует отношению эквивалентности, которое характеризуется рефлексивностью, симметричностью и транзитивностью (Шрейдер, 1971).

Это *общее содержание* часто вводится через восходящее к Аристотелю представление о *сущности* (Шаталкин, 1993; Любарский, 1996, и др.), которая проявляется в элементах клас-

са через *существенные* признаки; мне представляется, однако, что здесь правильнее будет говорить лишь о *чтойности* (to ti ēn einai Аристотеля, quidditas Фомы Аквинского (Жильсон, 1999) как об одном из аспектов сущности (ousia) в понимании Аристотеля (Лосев, 1993, с. 535-600). Дело в том, что сущность по Аристотелю не может быть общей – она единична и уникальна; чтойность же – это та сторона сущности, которая представима как общее во многом, и которой, следовательно, можно дать определение (“суть бытия [чтойность] каждой вещи, обозначение которой есть её определение, также называется её сущностью” – “Метафизика” 1017b 21 (Аристотель, 1975)).

Одинаковость выступает как общность чтойности. Чтойность есть внеонтологичный предмет умозрения, который в различных контекстах может быть истолкован по-разному:

1. Чтойность, поскольку она удерживается мышлением, представляется как *содержание* (интенционал) *разделительного понятия*, объёмом (экстенционалом) которого будет соответствующий класс. Разделительные понятия, в отличие от собирательных, характеризуются тем, что их содержание относится к каждому отдельному предмету, а не к их совокупности, взятой как целое. Для таких понятий справедлив закон обратного отношения объёма и содержания.

2. Чтойность, рассматриваемая с точки зрения возможности интенционального (то есть содержательного) определения класса, есть *род* (по Бозэцию (1990, с. 38) “род есть то, что называется о многих и различных по виду вещах в [ответ на вопрос] “что это?””). Род может быть подвержен *делению* на более частные взаимоисключающие чтойности – *виды*, различаемые посредством особых видообразующих характеристик – *видовых отличий*; иначе говоря, род выступает как *общее* основание (материя) для *определения* (актуализации) видов. Сам же род может определяться как вид по отношению к более общему роду.

Важно отметить, что одинаковость с необходимостью подразумевает отсыл к некоторому высшему роду, который обосновывает саму возможность сравнимости предметов. Этот род вводит наиболее фундаментальные атрибуты чтойности, которые полагаются основой для конституирования самих элементов класса. Среди этих атрибутов можно, следуя С. В. Чебанову (1996, с. 22 – 24), отметить такие как:

- *Степень дискретности*. Сравнимые предметы могут быть представлены как дискретные (например, особи), непрерывные, но допускающие дискретизацию (биоценозы), или континуальные объекты (различные процессы, волны, поля).

- *Временная организация*. Предметы полагаются как статические объекты, которые могут наблюдаться здесь и теперь, или же как динамические объекты, реконструируемые на основе ряда последовательных наблюдений. Для того, чтобы обеспечить сравнимость динамических объектов, во многих ситуациях необходимо разделять их на *семафоронты* (Hennig, 1950) – отрезки временных рядов, полагаемые самотождественными, поскольку в их пределах можно пренебречь динамикой (таковы, например, метамеры или стадии жизненного цикла).

Особого внимания заслуживают динамические объекты, актуальная структура которых полагается как композиция предшествующих состояний (их динамику, таким образом, можно

наблюдать *hic et nunc*): именно к ним относятся растения и другие модульные организмы с характерной для них *темпофиксацией* (Шафранова, 1990; Нотов, 1999). Прошлые состояния таких объектов актуально включены в их настоящее, а потому любая регулярность, воспроизводимая в этом временном ряду, находит выражение в *симметрии части и целого* (автомодельной симметрии по С.В. Чебанову (1984)), или, иными словами, во фрактальности их структуры (псевдоциклическое сходство тому пример). Несамотождественность таких объектов может быть представлена лишь посредством *дополнительности* чтойностей (Кузнецова, 1992).

3. Чтойность, полагаемая как инвариант в многообразии, есть *архетип*, состоящий из частей – *меронов* (Мейен, 1978); класс при этом трактуется как *таксон*, то есть набор вариантов актуализации архетипа. Архетип задаётся либо как целое, членимое на мероны (причём границы между ними могут быть проведены множеством способов) – либо как умозримая конструкция, собранная из заранее выявленных и различённых меронов по некоторым правилам (таким, например, как свободная комбинативность, симметрия и др.) (Чебанов, 1996). Части сравниваемых объектов *гомологичны*, если они полагаются как варианты актуализации одного мерона. Если мерон задаёт некоторое правило преобразования одних вариантов в другие, то разнообразие гомологичных частей может быть представлено как *рефрен*.

Работа с классами и определяющими их чтойностями, и, следовательно, с одинаковостью, не требует принятия каких бы то ни было допущений о существовании мира действительного или же конструирования мира возможного. Чтойность есть предмет умозрения, трансцендентный миру; иначе говоря, то общее в вещах, что делает их элементами класса, есть идеальное отношение между ними, которое хоть и допускает, но не предполагает с необходимостью, что эти вещи должны быть связаны между собой какими-либо реальными отношениями. Разумеется, в научном исследовании, как и в любой практической ситуации, всегда присутствует тот или иной образ мира как всеобщей связности вещей, который, однако, внеположен работе с чтойностями и классами.

Одинаковость устанавливается гипотетико-дедуктивным методом: общность чтойности полагается как гипотеза, которая может быть опровергнута. При этом исследователь выступает с позиции субъекта, трансцендентного миру; он наблюдает мир со стороны, но сам не вовлечён в отношения между вещами, в происходящие в нём события. Такая исследовательская позиция следует парадигме экспериментального естествознания Нового времени, идущей от Галилея и Декарта. Вопрос об онтологическом статусе общей чтойности ставится при этом в рамках оппозиции номинализма и реализма, однако в рамках этой научной парадигмы он не может быть разрешён. Онтологизированная чтойность обычно трактуется в ней как *закон природы*. Выбор в пользу номиналистского (например, трактовка сходства листовых пластинок и морозных узоров как чисто умозрительной соотнесённости этих объектов) или реалистского (интерпретация их сходства как проявления общих *законов* морфогенеза) делается на мировоззренческих (то есть вненаучных) основаниях.

РАВНОЦЕННОСТЬ

Сравнение живых существ едва ли удовлетворит биолога, если оно сведётся только к подведению их разнообразия под общий закон или только к их отнесению к общему месту в жизненном мире. Дело в том, что ни одинаковость, ни похожесть вовсе не специфичны для живых существ; с равным успехом эти отношения могут быть установлены и для объектов неживой природы. Биологу же интересно осмыслить сходство именно как проявление жизни или, иными словами, понять *биологический смысл* этого отношения. Равноценность и есть тот аспект сходства, который подразумевает общность биологического смысла.

На практике биологический смысл эксплицируется через адаптивные и/или функциональные интерпретации наблюдаемого разнообразия. Соответственно, равноценность может быть представлена как общность функционального и/или адаптивного значения тех или иных структур и процессов. Но как можно установить эту общность? Как функция или адаптация может быть одной и той же? Для того, чтобы ответить на эти вопросы, попробуем прояснить предпосылки функциональных и адаптивных интерпретаций в биологии. Слово “биологический” в последующем тексте будет употребляться как синоним “функционального и/или адаптивного”; словом “орган” будем называть любой предмет (будь то собственно орган или любой иной фрагмент тела, органоид клетки, организм, консорция и т.д.).

Функциональные и адаптивные интерпретации телеологичны: они ставят вопрос о цели или назначении некоторого органа (“Для чего нужен данный орган?”). В качестве ответа на него обычно указывается ближайший эффект или набор эффектов, связанных с наличием данной структуры (“Сердце нужно для того, чтобы перекачивать кровь”). При этом далеко не во всяком действии органа или организма усматривается функция или адаптация (сердце, например, не только качает кровь, но и производит механические колебания стенок артерий, звуки ударов и электрические импульсы, а также просто занимает место в грудной клетке); признание за некоторым эффектом биологического значения означает, что эффект представляет *ценность* для выживания данного существа (или для его репродукции, то есть выживания вида). Важно подчеркнуть, что описание деятельности органа или организма, представляющее его как работающую конструкцию, само по себе ещё не есть его биологическая интерпретация; последняя ориентирована не на познание структур и эффектов, а на обоснование их *ценности*.

Очевидно, однако, что одна и та же структура или её эффекты может быть жизненно важна в одной ситуации и совершенно бесполезна в другой; её ценность проявляется лишь при встрече живого существа с препятствиями, угрожающими его жизни и/или репродукции. Так, адаптивное значение некоторой структуры выясняется при попадании существа под действие экстремальных значений некоторого экологического фактора или при нехватке необходимого ему ресурса (и, соответственно, конкуренции за него); при функциональных интерпретациях ценность органа или процесса устанавливается по отношению к патогенным воздействиям на организм (патологическим состояниям организма), при (в) которых деятельность органа либо затормаживается или останавливается, либо, наоборот, гиперактивируется. Единственной строгой мерой биологической ценности некоторой структуры будет её селективная ценность, то есть вероятность выживания существ, имеющих данную структуру, в данной ситуации.

Таким образом, сравнение значения структур и их эффектов возможно только по отношению к одной и той же ситуации. Но очевидно, что “одних и тех же” ситуаций не бывает: ситуации можно сопоставлять лишь с некоторой долей условности на основе экстремальных значений одних и тех же характеристик, значимых для жизни существа (скажем, низкий уровень атмосферных осадков или высокая концентрация глюкозы в плазме крови). Эти экстремальные значения, выступающие как препятствия для выживания существа или его репродукции, и служат маркерами ситуаций, позволяющими оценивать биологическую значимость сравниваемых структур. Итак, *равноценность* структур или их эффектов (то есть общность их функционального и/или адаптивного значения) может быть эксплицирована как *общность препятствий* (экстремальных характеристик ситуации), при столкновении с которыми данные структуры или их эффекты оказываются значимыми для выживания существа или вида. С этой точки зрения смена функций – это всегда смена ситуаций: один из эффектов данного органа утрачивает свою прежнюю значимость вместе с прежними препятствиями, в то время как другой эффект оказывается полезным для преодоления препятствий новых, а потому воспринимается как новая функция.

Отношение равноценности рефлексивно и симметрично, но, вообще говоря, не транзитивно, так как биологическое значение структуры или эффекта может многообразным (членики сосудов вторичной ксилемы равноценны трахеидам, поскольку осуществляют проведение воды, а трахеиды равноценны волокнам, поскольку выполняют опорную функцию – но это не значит, что членики сосудов равноценны волокнам).

Биологи склонны давать адаптивные и/или функциональные интерпретации всем характеристикам своих объектов, но лишь в редких случаях обращаются к их опытной проверке. Подобная практика подразумевает, что *все* органические структуры и процессы имеют функциональное и/или адаптивное значение. Такая предпосылка, которую можно назвать презумпцией наличия биологической ценности, позволяет в *любом* сходстве *априорно* видеть аналогию, то есть объяснять его общностью биологического значения. Коварство этой презумпции (как и всех трактовок, основанных на ней) состоит в том, что она нефальсифицируема, поскольку *отсутствие* биологического значения некоторого органа невозможно доказать строго<sup>16</sup>. Функциональные и адаптивные интерпретации, таким образом, ориентированы не на доказательность, а на *убедительность* для научного сообщества, а потому, подобно другим метафизическим (в смысле К. Поппера (1983)) положениям, объясняющим *всё*, легко становятся “прибежищем невежества”.

С точки зрения позитивной науки, более конструктивно было бы исходить из презумпции *отсутствия* биологической ценности (т.е. считать, что наблюдаемая структура или процесс *не имеют* биологического значения, если не доказано обратное), поскольку она допускает возможность своей фальсификации. Для биологов, однако, такая установка кажется непри-

---

<sup>16</sup> Действительно, утверждение “Любая структура имеет биологическую ценность” равносильно тому, что “Для любой структуры существуют ситуации, в которых она значима для выживания”. Чтобы его опровергнуть, надо доказать, что “Для некоторых структур не существует ситуаций, в которых они были бы значимы для выживания”. Но для того, чтобы доказать несуществование таких ситуаций, надо проверить все ситуации, какие были, есть и будут в мире, на возможность выживания в них. Задача, очевидно, невыполнимая.

емлемой; и нам интересно разобраться, почему это так. На мой взгляд, за презумпцией *наличия* биологической ценности стоит фундаментальная для биологии ориентация на работу с изучаемым предметом не только как с физическим объектом, но и как с *телом* живого существа.

Дело в том, что один и то же предмет можно полагать и как объект, и как тело – в зависимости от способа “имения дела” с ним. Объект – это такой предмет, который дан субъекту в ясном и отчётливом представлении; это – чистое “что”, про которое бессмысленно спрашивать, *чьё* оно и *кто* тот субъект, которому оно дано. Тело же, в отличие от объекта, всегда чьё-то: оно моё или чужое, лапа *льва* или ствол *берёзы*. Тело, таким образом, может быть понято только как предмет обладания (хотя, конечно, не всякий предмет обладания будет телом).

Для того, чтобы обладать предметом, необходимо прилагать *усилия* для его приобретения и удержания; с другой стороны, обладание распознаётся лишь по тому сопротивлению, которое обладатель окажет при попытке завладеть его предметом. Следовательно, чтобы понять предмет как чьё-то тело, надо распознать те усилия, которые препятствуют превращению его в объект, будь то объект умозрения или объект практического манипулирования. Но для этого сам исследователь, будучи телесным живым существом, должен прямо или опосредованно вступить в это силовое взаимодействие, *столкнуться* с ним. Собственная его телесность оказывается необходимым условием для распознавания телесности чужой.

Телам живых существ свойственен свой особый модус обладания: утрата тела означает смерть обладателя. Тем самым живое тело выступает как поле усилий по поддержанию жизни и противостоянию смерти. Мы приходим к представлению о борьбе за существование как важнейшем атрибуте жизни (заметим, что определения жизни как борьбы, т.е. силового противостояния смерти, стали общим местом ещё до Дарвина – в первой половине XIX века их приводили Кс. Биша, Ж. Кювье, И. В. Гёте, Ю. Либих (Jacob 1970)). Эта идея лежит в основе самого проекта нынешней биологии, возникшего в начале XIX века вместе с появлением в европейской культуре представления о жизни как о едином предмете познания и практики.

Вопрос о биологической ценности некоторой органической структуры возникает в связи с вычлениением этой структуры из своего естественного окружения – живого тела или ландшафта – и представления её как некоторой отдельности (будь то любая черта строения тела, органоид клетки, орган, организм, консорция и т.д.). При этом даже умозрительное различие трактуется как силовой жест исследователя. Функциональные или адаптивные интерпретации эксплицируют те естественные отношения данной структуры с окружением, с которыми сталкивается вычлениющий её исследователь, или, иными словами, то сопротивление, которое оказывает живое существо этому его жесту. Но именно это сопротивление позволяет понять место вычлениваемой отдельности в объёмлющем её теле или ландшафте.

Если при рассмотрении похожести мы говорили об освоении мест в жизненном мире исследователя, то в данном случае речь идёт о попытке реконструкции мест в чужом жизненном мире – в теле и умельте (Uexküll, 1973) живого существа. Устанавливая биологическую ценность структуры или её эффекта, мы находим место приложения усилий существа, направленных на поддержание жизни и, в то же время, – полагаем возможность (нашего) дейст-

вия, способного вызвать смерть особи или вымирание вида. Тем самым и исследователь, и живое существо вовлекаются в поле отношений власти, под которой, следуя М. Фуко (1996, с. 192), мы понимаем “множественность отношений силы, которые имманентны области, где они осуществляются, и которые конститутивны для её организации”.

Предлагая адаптивные и функциональные интерпретации различным структурам и процессам, исследователь топографирует способы удержания тела живого существа, составляя для него своего рода политическую карту; убедительность этой карты определяется вовлечённостью существа, исследователя и его коллег в поле одних и тех же “микротехник власти” – то есть способов обладания, практикуемых в данном социуме. Презумпция наличия биологической ценности, таким образом, сопряжена с притязаниями исследователя на полную обладания интересующим его телом. Те структуры или процессы, биологическое значение которых остаётся неясным, ускользают из игры властных отношений: знание объективных характеристик предмета оказывается недостаточным для понимания его телесности.

## ЧТО ТАКОЕ СХОДСТВО?

Сходство можно понимать как метафору, которая сопрягает похожесть, одинаковость и равноценность как три способа полагания общего смысла, выявляемого при сравнении интересующих нас предметов. Как я попытался показать, каждый из способов полагания с необходимостью отсылает к своему *горизонту*, то есть когерентному (внутренне согласованному) набору подразумеваемых смыслов. Эти горизонты сопоставлены в таблице 1. Я не буду здесь подробно комментировать эту таблицу; отмечу лишь явную симметрию горизонтов похожести и равноценности (если похожесть обращена к освоению мест в жизненном мире исследователя, то равноценность – к реконструкции мест в умельте исследуемого существа) и обособленное положение одинаковости. Связано это с различиями в соотносённости исследователя и изучаемого предмета: если похожесть и равноценность подразумевают присутствие того и другого в мире (их имманентность миру), то одинаковость исходит из от

Таблица 1. Специфика способов полагания отношений сходства

	Похожесть	Одинаковость	Равноценность
Общее основание сравнимости предметов	жизненный мир	высший род	экстремальная ситуация
Общий смысл, выявляемый при сравнении	место в мире	чтойность	жизненное усилие
Репрезентант общего смысла	образец	воспроизводимое явление	препятствие для выживания
Сравниваемый предмет	диковина	объект	тело
Статус исследователя	первопроходец	субъект	телесное живое существо
Соотнесённость мира и исследователя	имманентность	трансцендентность	имманентность
Подразумеваемая трактовка признака	маркер смежности с окружением	актуализированный мерон	маркер предела жизнеспособности
Задача, решаемая посредством признака	диагностика места	определение класса	реконструкция умвельта
Ситуация обнаружения сходства	событие (встреча с диковиной)	факт	акт (столкновение с препятствием)
Способ постижения общего смысла	чувственное восприятие (зрение)	умозрение	действие (сопротивление жесту)
Способ “имения дела” с предметом	освоение	представление	обладание
Трактовка обоснованности выявляемых отношений	добротность	доказательность	убедительность

Фальсифицируемость гипотез	-	+	-
Рефлексивность	-	+	+
Симметричность	-	+	+
Транзитивность	-	+	-
Оппозиция, в рамках которой ставится вопрос об онтологии сходства	искусственность/ естественность	номинализм/ реализм (эссенциализм)	живое/мёртвое
Способ онтологизации отношений сходства	общий порядок вещей, этиология (родство)	общий закон природы	общая стратегия (способ) выживания
Исследовательская традиция	естественная история (Линней)	экспериментальн. естествознание (Галилей, Декарт)	биология s. stricto (Ламарк, Кювье)

странённости познающего субъекта от познаваемого объекта и от мира в целом (трансцендентность миру).

Можно предположить, что предпосылки всех коллизий, имеющих отношение к сходству и сравнению живых существ, могут быть эксплицированы через комбинации похожести, одинаковости и равноценности. В подавляющем большинстве конкретных ситуаций исследователи имеют дело с композицией всех трёх способов полагания, и возникающие при этом смысловые подмены в каждом конкретном случае требуют специального анализа. Что касается терминов, имеющих общебиологическое хождение, то они, как правило, сопрягают только два способа полагания, причём один из которых обычно выступает как первичный, другой – как вторичный (то есть служащий интерпретацией первичного).

Таблица 2. Сочетания способов полагания сходства в различных исследовательских ситуациях

<i>первичные способы полагания</i>	<i>вторичные способы полагания</i>		
	похожесть	одинаковость	равноценность
похожесть	<b>физиономическое сходство</b>	сходство и родство: гомофилия vs гомоплазия	миметическое сходство: мимикрия, покровительственная окраска
одинаковость	стилистическое сходство	<b>гомология s. stricto</b>	сходство как общность нормы: аналогия
равноценность	сходство габитуса как отражение общности условий обитания	“орудийное” сходство: общность конструкционного решения задачи	<b>общая биологическая задача</b>

Таблица 3. Сочетания способов полагания непроявленности структур и эффектов в различных исследовательских ситуациях

<i>первичные спо-</i>	<i>вторичные способы полагания</i>
-----------------------	------------------------------------

<i>собы полага- ния</i>	похожесть	одинаковость	равноценность
похожесть	<b>неразличённость</b>	редукция: постге- нитальное срастание	неспецифичность
одинаковость	упрощение: конге- нитальное срастание	<b>отсутствие</b>	абберация
равноценность	атавистичность	рудиментарность	<b>невостребованность</b>

Иллюстрацией сказанному служат таблицы 2 и 3; в них приведена типология исследовательских коллизий, в которых речь идёт о сходстве (Табл. 2) и о непроявленности (Табл. 3) сравниваемых предметов. Таблицы эти устроены как веерные матрицы (Кордонский, Чебанов, 1996).

В строках обеих таблиц даётся первичный, а в столбцах – вторичный способ полагания (например, “аналогия” в таблице 2 – это пример одинаковости, трактуемой как равноценность). Важно отметить, что в таблицах указаны не типы сходства или непроявленности как таковые, а типы *ситуаций*, в которых определённым образом сочетаются разные способы полагания сходства; соответственно, в ячейках таблиц приведены лишь примеры таких сочетаний в их более или менее чистом виде.

Каждая из клеток этих таблиц (кроме ячеек диагонального ряда) указывает на “внутреннее устройство” той или иной “вечной проблемы”. Я, однако, далёк от мысли, что различение способов полагания сходства поставит точку в дискуссиях – хотя бы потому, что исследователь-эксперт далеко не всегда согласится подвергнуть свой сокровенный опыт той радикальной рефлексии, которую требует феноменологическая редукция. “Вечность” проблем, по большому счёту, обусловлена проблематичностью самого проекта современной биологии, имплицитно сочетающей в себе глубоко различные исследовательские традиции (Таблица 1). Видимо, с жизнью нельзя иметь дело иначе, и наиболее позитивное содержание “вечных проблем” – это сама их неразрешимость.

В заключение мне хочется поблагодарить Е.В. Мавродиева, А.А. Нотова, А.Е. Пожидаева и С.В. Чебанова за обсуждение и конструктивную критику настоящей работы.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аристотель. Метафизика // Аристотель. Сочинения в четырёх томах. Том 1. М.: Мысль, 1975. С. 63 – 367.
- Аристотель. Физика // Аристотель. Сочинения в четырёх томах. Том 3. М.: Мысль, 1981. С. 59 – 262.
- Боэций. Комментарий к Порфирию // Боэций. “Утешение философией” и другие трактаты. М.: Наука, 1990. С. 5 – 144.
- Гуссерль Э. Картезианские размышления. СПб.: Наука, 1998. 315 с.
- Дюбуа Ж., Ф. Мэнге, Ф. Эделин, Ф. Пир, Ж.-М. Клинкаенберг, А. Тринон. Общая риторика. М.: Прогресс, 1986. 392 с.
- Жильсон Э. Избранное. Том 1. Томизм. Введение в философию св. Фомы Аквинского. М.; СПб.: Университетская книга, 1999. 496 с.
- Кондаков Н.И. Логический словарь. М.: Наука, 1971. 638 с.
- Кордонский С.Г., С.В. Чебанов. Веерные матрицы как модель представления данных. В кн: Чебанов С.В. Логические основания лингвистической типологии. Вильнюс: Vlani, 1996. С. 80.

- Кузнецова Т.В. О комплиментарных подходах в морфологии соцветий // Ботан. журн. 1992. Т. 77. № 12. С. 7 – 24.
- Лосев А.Ф. Бытие – имя – космос. М.: Мысль, 1993. 958 с.
- Любарский Г.Ю. Архетип, стиль и ранг в биологической систематике. М.: КМК, 1996. 436 с.
- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. 1978. Т. 39. № 4. С. 495 – 508.
- Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60. № 1. С. 60 – 79.
- Поппер К. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс, 1983. 606 с.
- Чебанов С.В. Представления о форме в естествознании и основания общей морфологии // *Organilise vormi teoria. X teoreetilise bioloogia kevadkool*. 1984. Tartu. С. 25 – 40.
- Чебанов С.В. Логические основания лингвистической типологии. Вильнюс: Vlani, 1996. 92 с.
- Шаталкин А.И. Аристотель и систематика. К вопросу об основаниях типологии // Журн. общ. биологии. 1993. Т. 54. № 2. С. 243 – 252.
- Шафранова Л.М. Растение как жизненная форма (К вопросу о содержании понятия “растение”) // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 1. С. 72-89.
- Шрейдер Ю.А. Равенство, сходство, порядок. М.: Наука, 1971. 254 с.
- Фуко М. Воля к знанию. В кн.: Воля к истине: по ту сторону знания, власти и сексуальности. М.: Касталь, 1996. С. 99 – 268.
- Hennig W. Grundzüge einer Theorie der phylogenetischen Systematik. Berlin: Deutscher Zentralverlag, 1950. 370 S.
- Jacob F. La logique du vivant. Paris: Gallimard, 1970. 354 p.
- Uexküll J., von. Theoretische Biologie. Frankfurt/M.: Suhrkamp. 1973. 378 S.

## РЕЗЮМЕ

С позиций феноменологии исследованы предпосылки различных случаев обращения к сходству в биологии. Сходство понимается как общность смысла, обнаруживаемая при сравнении предметов. Выделены три аспекта сходства (похожесть, одинаковость и равноценность), каждый из которых имеет свой способ полагания и свой специфический горизонт, то есть согласованный комплекс необходимых подразумеваемых. На основе комбинирования этих трёх аспектов предложена типология исследовательских коллизий, в которых речь идёт о сходстве сравниваемых предметов.

## SUMMARY

Pre-conditions of the different similarity events taken place in biology were studied using a phenomenological approach. Similarity is understood as common character of the sense found out by comparison of objects. Three aspects of similarity (resemblance, sameness, and equivalence) are distinguished; each aspect is characterized by its supposition modus and by its specific horizon (i.e. a coherent complex of necessary implications) as well. Typology of scientific collisions about similarity of the objects under comparison is proposed.

## К вопросу о природе почечных покровов у ивовых

*А.А. Паутов<sup>1</sup>, Ю.О. Сапач<sup>1</sup>, О.В. Яковлева<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Санкт-Петербургский государственный университет, Биолого-почвенный факультет, кафедра ботаники. 199034 Санкт-Петербург, Университетская набережная, д. 7/9.

<sup>2</sup>Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН. 197376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова 2.

### **Nature of the bud covers in Salicaceae**

*A.A. Pautov<sup>1</sup>, J.O. Sapach<sup>1</sup>, O.V. Yakovleva<sup>2</sup>*

<sup>1</sup>Department of Botany, Faculty of Biology and Soil Science, St.Petersburg State University, Universitetskaya emb. 7/9, 199034 St.Petersburg, Russia.

<sup>2</sup>V.L. Komarov Botanical Institute RAS. Prof. Popov str. 2, 197376 St. Petersburg, Russia.

Согласно существующим представлениям, покровы боковых почек ивовых возникли в результате срастания двух предлистьев (Troll, 1954; Kimura, 1967; Скворцов, 1968). Данный взгляд основан на том, что в пазухе почечной чешуи ряда представителей рода *Salix* L. располагается не одна, а две почки. Нами были обнаружены пары таких почек и в пазухах первых чешуй тополей, что свидетельствует об идентичности чешуй ив и тополей. Для выяснения их природы было сопоставлено строение узла листьев срединной формации и почечных покровов у *Populus tremula* L. и *P. alba* L.

Узел листьев срединной формации 3-пучковый, 3-лакунный. Перед вхождением в стелу его боковые пучки сливаются с пучками прилистников. Пазушная почка расположена напротив центральной лакуны. Ее след находится в тесном контакте с центральным пучком листового следа. Строение узла почечных покровов не стабильно. Можно построить структурный ряд. Первые члены этого ряда имеют 2-пучковый, 2-лакунный узел. У следующих членов, кроме двух латеральных, формируется несколько центральных пучков. Некоторые из центральных пучков прерываются в коре, другие примыкают к стеле, не образуя листовых лакун. Наконец, у последних членов этого ряда узел 3-лакунный. В кору у них входит большое число пучков. Они сливаются в три пучка, которые и входят в стелу.

Лист срединной формации проходит в своем развитии стадию трехчленного зачатка. Из средней части зачатка образуется пластинка и черешок, из боковых -- прилистники. Покровы почек развиваются как цельные образования. Можно предположить, что степень участия 3-х частей листового зачатка в таких образованиях разная. У первых членов ряда в максимальной степени редуцирована средняя часть. Это проявляется в полной редукации ее листового следа, отсутствии связанной с ним пазушной почки, занимающей центральное положение. Имеющиеся следы соответствуют следам прилистников. У последующих членов ряда роль центральной части постепенно нарастает. Появляются пучки ее листового следа, которые у последних членов ряда, как и у листьев срединной формации, входят в три лакуны. Закладывается единственная пазушная почка.

Закономерное преобразование строения узла позволяет заключить, что каждый из почечных покровов (чешуи и переходные органы) гомологичен одному листовому органу. Две почки в пазухе чешуи можно рассматривать как коллатеральные. Узел чешуи 2-лакунный. Напротив этих лакун и расположены данные почки.

# Гомологизация слоев спородермы сложноцветных

С. В. Полева

Московский Государственный университет, Биологический факультет, кафедра высших растений. 117899 Москва, Воробьевы горы. e-mail: polevova@herba.msu.ru

## Establishment of homologies within the sporoderma layers in Asteraceae

S.V. Polevova

Department of Higher Plants, Biological Faculty, Moscow State University.

Vorobyovy gory, 117899 Moscow, Russia. e-mail: polevova@herba.msu.ru

Пыльцевые зерна сложноцветных представляют исключительный интерес в связи со сложностью организации их спородермы. При неизменности 3-бороздно-орового типа пыльцы –поражает многообразие скульптуры и ультраструктуры эктэскины. В работах по ультраструктуре спородермы сложноцветных (Skvarla & Turner, 1966; Skvarla et al., 1977; Бовина, Полева, 1998) описано несколько типов строения спородермы, настолько сильно отличающихся друг от друга, что возникают проблемы сравнения и гомологизации слоев эктэскины.

Наиболее типичным для строения спородермы цветковых растений считается столбиковая эктэскина. Она включает в себя подстилающий слой, столбиковый слой и покров (рис.1). Среди перечисленных слоев наибольшими возможностями варьирования обладают покров и, значительно менее, столбиковый слой. В основном это касается числа и размеров столбиков и многообразия скульптурных элементов экскины. Кроме различных надпокровных образований покров может быть сплошным (покровные пыльцевые зерна) или пронизанным в той или иной степени перфорациями (полупокровные пыльцевые зерна). Таким образом выстраивается типичный редуцированный ряд от покровных через полупокровные к полной редукции эктэскины у некоторых высоко специализированных растений (водных, паразитических и др.).

У сложноцветных эктэскина очень мощно развита и значительно более сложно устроена. Наиболее контрастными по ультратонкому строению эктэскины являются Anthemoid-pattern (Skvarla & Turner, 1966) = Dealbata - тип (Бовина, Полева, 1998) и Helianthoid-pattern (Skvarla & Turner, 1966) = Jacea - тип (Бовина, Полева, 1998) (Рис.2 и рис.3). В терминах

### Строение эктэскины

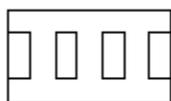


Рис. 1

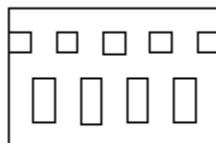


Рис. 2

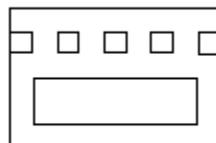


Рис. 3

подстилающего, столбикового слоев и покрова эти типы строения спородермы можно описать двумя способами.

Для Helianthoid-pattern все 3 слоя идентифицируются без проблем с той лишь разницей, что подстилающий слой соприкасается со столбиками только в области апертур. Между подстилающим слоем и столбиковым располагается обширная полость (каватная пыльца). Эктэскина Anthemoid-pattern состоит из двух расположенных друг над другом столбиковых слоев. При этом различаются наружный и внутренний столбиковые слои. Вот здесь и начинаются трудности. В области соединения наружных и внутренних столбиков облик самих столбиков значительно меняется. Внутренние столбики в верхней части сильно ветвятся, что можно интерпретировать как внутренний покров. Наружные столбики в основании много анастомозируют, то есть образуют своеобразный подстилающий слой. Однако ветвление внутренних

столбиков настолько слабее чем нижней части наружных, что многие исследователи предпочитают называть внутренним покровом только нижнюю, анастомозирующую часть наружных столбиков (internal tectum), а внутренние столбики считать только ветвящимися в верхней части (Skvarla & Turner, 1966; Skvarla et al., 1977). При этом сопоставление описанных типов строения спородермы остается неясным и требует дополнительных пояснений.

Наиболее полным (без утрат) считается Anthemoid-pattern спородермы. В нем различаются подстилающий слой, столбики и сложный покров (complex tectum (Praglowksi & Grafstrom, 1980)). Сложный покров устроен аналогично типичной эктэктине и подразделяется на зоны. Наружная зона – более или менее покровная, средняя – столбиковидная и внутренняя – как правило, сетчатая. Helianthoid-pattern строения эктэктини предполагается потерявшим столбики и, таким образом, состоит из подстилающего слоя и сложного покрова, разделенных более или менее широкой полостью (cavus). Сложный покров устроен аналогично предыдущему типу. В таком описании в явном виде указаны соответствия слоев эктэктини разных типов строения спородермы.

Строение сложного покрова также может варьировать, как по мощности развития, так и по деталям строения. Самый тонкий сложный покров представлен у пыльцевых зерен мутизиновых. Здесь он выглядит как простой “столбиковый слой”. Особенно мощно сложный покров развит у цикориевых и мордовниковых. Однако везде в нем можно выделить три зоны, из которых только внутренняя может варьировать на качественном уровне. Внутренняя зона сложного покрова может представлять собой то более, то менее рыхлую сеть, а может состоять из слившихся в разной степени оснований столбиков покрова, в пределе она может выглядеть вполне гомогенным и непрерывным слоем. Последнее особенно характерно для пыльцевых зерен столбиковый слой, которых значительно видоизменен: столбики редкие, короткие, искривленные (например у палинотипа *Centaurea* (Бовина, Полевава, 1998)).

Поскольку вся эктэктини закладывается в процессе развития пыльцевого зерна одновременно как единая структура, то выбор способа описания ультраструктуры спородермы может быть продиктован только соображениями краткости описаний и простоты их сравнения. Использование понятия сложный покров помогает увидеть аналогии в принципиальной схеме строения оболочки пыльцевых зерен сложноцветных. “Столбиковая эктэктини” повторяется в спородерме сложноцветных дважды: сначала как у всех цветковых, а затем в построении сложного покрова. Такое дублирование позволяет развивать каватные пыльцевые зерна, у которых по крайней мере часть гармомегатной функции ложится не на апертуры, а на внеапертурные участки.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бовина И.Ю., Полевава С.В. Палиноморфологические исследования некоторых видов рода *Centaurea* (Asteraceae) // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 42 – 51.
- Praglowksi J., Grafstrom E. The pollen morphology of the tribe *Calenduleae* with reference to taxonomy // Bot. Notiser. 1980. Vol.133. P. 177 – 188.
- Skvarla J. J., Turner B. L. Systematic implications from electron microscopic studies of Compositae pollen – a review // Ann. Missouri Bot. Gard. 1966. Vol. 53. P. 220 – 256.
- Skvarla J. J., Turner B. L., Patel V. C., Tomb A. C. Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families // The Biology and Chemistry of the Compositae. Vol. 1. London: Academic Press, 1977. P. 141 – 248.

# Структура многообразия морфологических признаков и способы ее интерпретации

**А.Е. Пожидаев**

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН. 193376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова 2

Pattern of the variety of morphological characters and ways of its interpretation.

*A.E. Pozhidaev*

V.L. Komarov Botanical Institute RAS. Prof. Popov str. 2, 197376 St. Petersburg, Russia.

Согласно теории естественного отбора (наиболее разработанной на сегодняшний день и внутренне непротиворечивой теории о причинах эволюции) источником возникновения новых признаков считается ненаправленный мутационный процесс, в силу чего набор признаков, закрепленных в генотипе, полагается случайным и уникальным. Из числа этих признаков в процессе борьбы за существование идет естественный отбор тех вариантов, которые наиболее приспособлены к данным условиям среды обитания. Вымирание всех промежуточных между этими состояниями форм приводит к расхождению (дивергенции) признаков.

Совокупность всех вариантов морфологического признака будем называть его многообразием, а тот способ упорядочивания, который обнаруживается при сравнении всех этих вариантов - структурой многообразия. Способ объяснения причин и механизм возникновения биологического многообразия, предлагаемый теорией естественного отбора, позволяет высказать предположение о теоретически ожидаемых свойствах и структуре многообразия отдельных морфологических признаков. Эти признаки должны быть таксоноспецифичны (как следствие наследования уникальных черт в генеалогических линиях таксонов), а структура их многообразия должна быть дискретна или близка к таковой (как следствие вымирания промежуточных форм) и неупорядочена или упорядочиваема иерархически (как следствие дивергенции). К тому же признаки должны обладать функциональным и адаптивным значением (в силу действия естественного отбора). Согласно теории естественного отбора, признаков со свойствами, существенно отличающимися от описанных, не бывает. Например, случаи отсутствия дискретности, т.е. четких различий между признаками, рассматриваются как результат незавершенности процессов видообразования, или свидетельство недостаточной изученности группы. Считается, что такое многообразие может быть адекватно упорядочено и описано с помощью иерархической классификации.

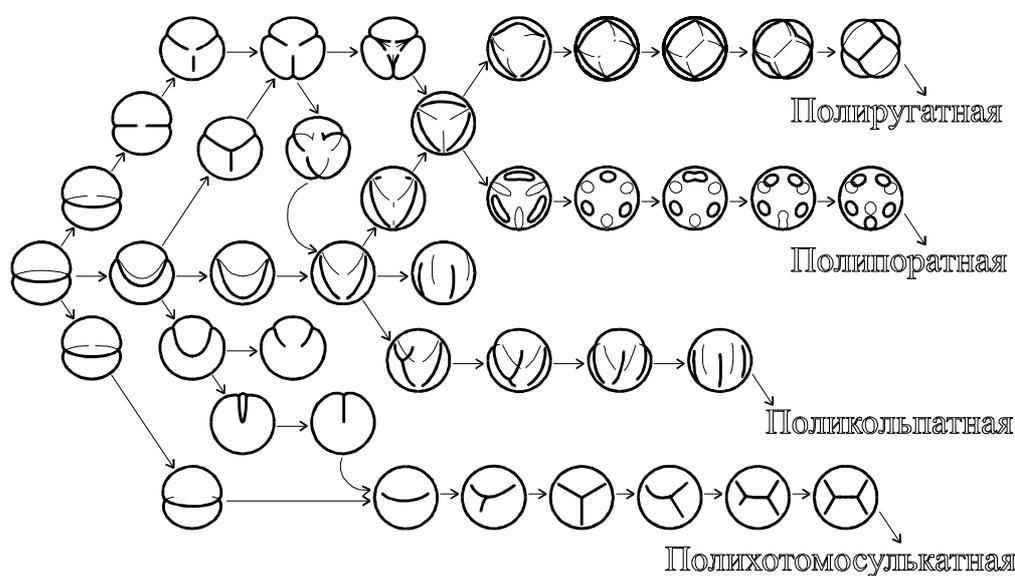
Заключение о свойствах структуры многообразия допускает экспериментальную проверку: структура может быть установлена для любого достаточно полно изученного многообразия. Если окажется, что признак имеет многообразие с существенно иными свойствами, то значит, для объяснения его возникновения требуется другая теория.

**РЕЗУЛЬТАТЫ**

Изучали геометрические признаки апертур пыльцевых зерен цветковых растений: число апертур и их расположение на поверхности пыльцевого зерна (Pozhidaev, 1998; 2000a; 2000b). Регистрировали все формы расположения апертур, независимо от частоты их встречаемости в исследуемых образцах. Было обнаружено, что во многих образцах, кроме обычных, наиболее часто встречаемых симметричных форм пыльцы с “правильным” расположением апертур, имеются разнообразные редкие отклоняющиеся формы с “неправильным” и часто менее симметричным их расположением. Эти отклоняющиеся формы обычно малочисленны, иногда единичны и многими авторами рассматриваются как случайные уродства, а их форма редко фиксируется в исследованиях.

Рис. 1. Схема многообразия форм пыльцы современных цветковых (показано расположение экзоапертур)

Было обнаружено, что частота встречаемости отклоняющихся форм обычно низка и



редко превышает 10 –15%, хотя в некоторых образцах общая частота всех отклонений достигает до 80 – 90%. Могут варьировать и пропорции отдельных форм в различных образцах пыльцы одного и того же вида. Оказалось также, что форма, являющаяся редким отклонением в одних таксонах самого разного ранга (от рода до подкласса), может быть обычной в других. Каких-либо таксономических, географических или статистических закономерностей в распределении отклоняющихся форм обнаружено не было.

Отклонения с совершенно одинаковым расположением апертур были обнаружены в очень далеких таксонах, даже в разных классах цветковых. Кроме того, оказалось, что, несмотря на разнообразие этих отклоняющихся форм, все они, вместе с обычными формами, могут быть упорядочены таким образом, что образуют некоторые ряды. В этих рядах при переходе от формы к форме положение апертур плавно меняется и ряд может быть описан как постепенная трансформация одной формы в другую. При сопоставлении рядов из разных таксонов оказалось, что они значительно перекрываются, и форма, конечная в одном ряду, может быть исходной в другом. За счет этого перекрывания все ряды удастся объединить в одну ветвящуюся последовательность. В этой последовательности отклоняющаяся форма с единственной меридиональной кольцевой бороздой, делящей зерно на две равные половинки, может быть постепенно трансформирована в любую обычную форму пыльцы с меридиональным (кольчатая пыльца), глобальным (ругатная и поратная пыльца) или полярным (сулькатная пыльца) расположением апертур (Рис.1), а отклонения оказываются промежуточными состояниями между ними.

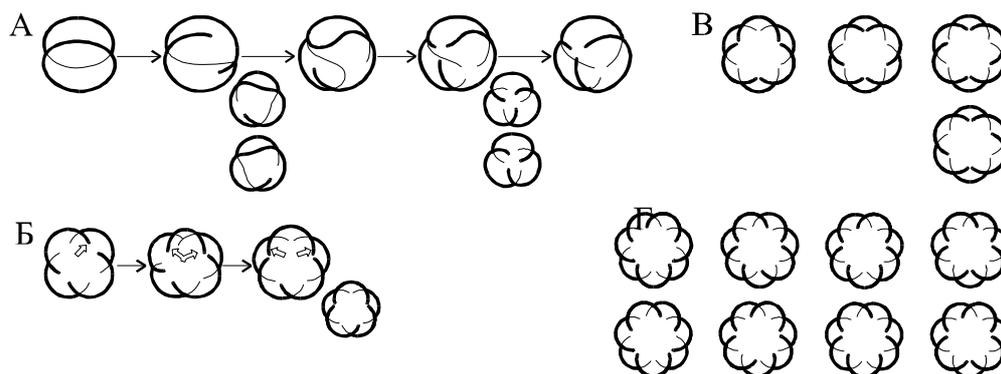


Рис. 2. А. Трансформация кольцеапертурной формы в 3-бороздную; промежуточные формы имеют зеркальные варианты (уменьшенные изображения рядом)  
 Б. Трансформация 4-бороздной формы в 5-бороздную, которая имеет зеркальный вариант (уменьшенное изображение рядом)  
 В. Изомеры 6-бороздной пыльцы, один из которых имеет зеркальный вариант (нижний ряд)  
 Г. Возможные изомеры 7-бороздной пыльцы и их зеркальные варианты (нижний ряд)

Таким образом, все формы современной пыльцы (как обычные, так и отклоняющиеся) оказались членами одной и той же последовательности, подчиняющейся некоторым, достаточно простым геометрическим закономерностям, не зависящим от систематического положения, географии или экологии. Степень изменчивости не обнаруживает связи с таксономическим уровнем сравниваемых групп. Некоторые особи, виды или роды могут демонстрировать больший размах варьирования форм пыльцы чем, например, семейства или порядки.

Анализ геометрических закономерностей рядов позволил предположить возможность существования изомеров многобороздной пыльцы и зеркально-симметричных форм, многие из которых затем были найдены в различных таксонах двудольных (Pozhidaev, 2000a). Изомерные варианты пыльцы возникают в рассматриваемых рядах благодаря тому, что симметрия исходной формы позволяет одной и той же трансформации происходить несколькими способами. В результате изомерные формы могут иметь одинаковое число однотипных апертур, но различаться деталями их расположения (Рис. 2). В случае, если симметрия исходной формы позволяет трансформировать ее двумя зеркально-симметричными способами, возникают зеркальные варианты (Рис. 2).

Для объяснения причин возникновения отклоняющихся форм и их рядов было сделано следующее предположение. Возможно, что эти ряды отражают некие пространственные изменения в цитоплазме будущей микроспоры, которые могут иметь место в раннем посттетрадном периоде сразу после окончания мейоза и должны обычно заканчиваться до начала закладки слоев экзины, предопределяя обычное расположение апертур. В случае, если по каким-то причинам формирование слоев экзины начинается до окончания этих процессов, возникающие формы будут фиксировать в расположении апертур промежуточные стадии этих трансформаций, приводя к появлению рядов. Некоторые особенности строения отклоняющейся пыльцы со сложными апертурами подтверждают это предположение (Pozhidaev, 1998). Существование предсказуемых зеркально-симметричных и изомерных форм пыльцы, по-видимому, также может служить косвенным свидетельством реальности предполагаемого механизма детерминации расположения апертур пыльцевого зерна.

Исследование пыльцевых зерен рода *Krameria* (Krameriaceae) позволило описать еще одно свойство закономерностей исследуемого многообразия. Большинство видов этого рода в

норме имеют пыльцу с хорошо развитыми эндоапелтурами и без каких-либо экзоапелтур. Такое строение апелтур уникально среди цветковых, пыльца которых обычно имеет либо только экзоапелтуры, либо экзо- и эндоапелтуры одновременно, хорошо различающиеся своей геометрией. Эндоапелтура нескольких видов *Krameria* имеет вид кольца, которое делит пыльцевое зерно на две равные половины (подобно экзоапелтуре исходной отклоняющейся формы в последовательности, приведенной на Рис. 1). У этих видов были обнаружены ряды отклоняющихся форм, в которых эндоапелтура претерпевает трансформации, полностью аналогичные трансформациям экзоапелтур, описанных в самых различных таксонах. Хорошо известно, что экзо- и эндоапелтуры формируются, соответственно, в экт- и эндекзине – слоях пыльцевой оболочки, которые хорошо различаются по своему строению, взаиморасположению, времени закладки в онтогенезе, химическому составу и, следовательно, не могут рассматриваться как гомологичные структуры. Таким образом, совпадение рядов экт- и эндоапелтур в таксономически очень далеких группах позволяет говорить о закономерном сходстве негомологических структур в неродственных таксонах.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Итак, описанное многообразие форм современной пыльцы оказалось непрерывным и закономерным; обнаруженные закономерности не зависят от родства и не принадлежат определенному слою пыльцевой оболочки. Тот факт, что форма, являющаяся редким отклонением в одних таксонах, может являться обычной в других, вероятно, говорит об отсутствии адаптивных преимуществ у различных форм и позволяет предполагать, что признаки формы пыльцы нефункциональны и неадаптивны. Следует признать, что с позиций теории естественного отбора многообразие морфологического признака не может иметь такого парадоксального набора свойств. Такое сочетание свойств рассматриваемого многообразия имеет ряд следствий.

1. Классификация. Здесь и далее под типологией понимается подход, при котором объект представляется как состоящий из множества *дискретных* единиц (видов, органов, структур, понятий и т.д.), выявляемых на основе их сходств и различий таким образом, чтобы они сохраняли свою тождественность при дальнейших процедурах (группировке, выделении, сравнении). Мы отдаем себе отчет в том, что данное понимание типологии отличается от того, которое получило широкое распространение в отечественной биологии после работ С.В. Мейена. Впрочем, типология Мейена строится на том же основании (Мейен, 1978). адекватность которого для биологических объектов не была доказана.

Иерархическая классификация является способом типологического описания, который стал основным методом упорядочивания морфологических данных в биологии благодаря своей точности, экономичности, удобству, а также сохранению тождественности его результатов при дальнейших процедурах. Возможность применения этого способа основывается на двух условиях. Первое: варьирующий объект должен быть представлен как множество, состоящее из дискретных единиц (дискретизирован); особое свойство этих единиц – их самотождественность. Второе: многообразие этих единиц должно быть упорядочено таким образом, что формы с одинаковыми признаками будут объединены в хорошо различающиеся группы (классы в логическом смысле). К полученным группам снова может быть применена процедура разделения по сходным признакам, что приводит к установлению иерархии. Для нас важно, что процедура разделения на дискретные элементы (дискретизация) является первой и неизбежной стадией такого описания. То есть дискретность появляется автоматически, ее возникновение является свойством самого типологического описания.

В связи с этим особый интерес представляет непрерывность многообразия форм пыльцы. Очевидно, что непрерывное многообразие не может быть представлено как множество, состоящее из отдельных форм, а, следовательно, его невозможно адекватно описать с по-

мощью классификации. Действительно, непрерывное многообразие может быть поделено на дискретные формы бесконечным числом способов, каждый из которых одинаково условен и приводит к потере части многообразия (переходных форм), а также полностью искажает представления об его исходной непрерывной структуре. В связи с этим очевидны ограничения применимости типологического описания. Эта процедура приложима только к заведомо дискретному многообразию, так как, с одной стороны, при данном способе формализации данных дискретность возникает автоматически, вне зависимости от свойств описываемого многообразия, с другой стороны, непрерывное многообразие в принципе не может быть дискретизировано без потерь. Если не учитывать это ограничение, то многообразие с любой структурой будет описано как имеющее дискретную иерархическую или случайную структуру. Тем самым свойства описания будут приписаны самому многообразию и мы внесем искажения на самом исходном этапе описания данных, что неминуемо окажет влияние на всю их дальнейшую интерпретацию.

Типологическое описание приводит к редукции многообразия до разнообразия. В русском языке разница в употреблении слов 'разнообразие' и 'многообразие' не велика. Она становится более явной, если сравнить их эквиваленты, например, в английском, где обычно говорят не о 'biovariety', а о 'biodiversity'. В случае, когда мы пользуемся понятием 'diversity' (разнообразие), представление о расхождении различий, дивергировании, т.е. исходной дискретности такого разнообразия, вложено в него уже на уровне словообразования. Использование этого понятия как наиболее общего равносильно признанию того, что многообразие, значительно отличающегося от дискретного, не бывает. Слово же 'variety' (многообразие) не подразумевает существования какой-либо определенной структуры и позволяет избежать смысловой заданности, предопределяющей способы дальнейшей интерпретации.

Тем не менее, исторически сложилось так, что дискретность, которая, как мы пытаемся показать, вполне может задаваться свойствами способа описания, стала восприниматься как основное и вполне очевидное свойство живого. Иерархическая классификация как элемент типологического мировоззрения возникла вне всякой связи с задачами описания биологического многообразия, задолго до возникновения биологии как науки. Типологические представления были заимствованы К. Линнеем из томистской схоластики, берущей начало в аристотелевской логике. Хотя схоластика концентрировалась более на анализе умопостигаемых сущностей, чем чувственно воспринимаемых вещей, исторически именно логика Аристотеля – Аквината утвердилась как основа научного метода мышления. Поэтому воспринимается вполне естественно, что теория биологии исходно строилась на заимствовании типологической концепции, а сам способ типологического описания был воспринят биологией без каких-либо ограничений его применимости. К тому же дискретность видов не противоречила ни опыту обыденного сознания (все имеет различия), ни религиозным догматам (креационизм объясняет дискретность актом творения неизменных видов), ни понятийной природе человеческого мышления и способу организации научного знания, типологичных по сути (различать необходимо, чтобы называть; называть необходимо, чтобы использовать, описывать, предсказывать и т.д.).

Практически это означает, что среди всех признаков биологического объекта, достаточно произвольно выбираются признаки, удобные для деления многообразия на систему дискретных, хорошо различимых групп и подгрупп, которые не имеют между собой переходных форм и могут быть в дальнейшем иерархически классифицированы. То есть описываются признаки с дискретной структурой, которые можно использовать как различия. Эти признаки и рассматриваются как диагностические (наиболее существенные), остальные, не позволяющие дискретизировать многообразие (т.е. с другой, не дискретной структурой) не учитываются или их структура искусственно искажается.

По-видимому, следствием именно этого несоответствия между реальными и описанными свойствами многообразия является парадокс, нередкий в таксономической и морфоло-

гической практике: чем более детальную классификацию мы разрабатываем, тем менее различимые группы и менее удобную систему терминологии мы получаем.

2. Гомология. Явление метаморфоза (Гёте, 1957) показало более сложную структуру многообразия морфологических признаков, вводя понимание морфологического типа как упорядоченного комплекса форм, для описания которого недостаточно простого указания сходств и различий. Действительно, морфологический ряд в целом может не иметь ни одного признака, общего для всех форм, несмотря на некоторое сходство соседних форм ряда. Это потребовало введения понятия гомологии (Э. Жоффруа Сент-Илер, Р. Оуэн), как критерия того, что структуры со сходными (или несходными) признаками принадлежат (или нет) к одному морфологическому типу, чтобы различать метаморфозы разных структур (типов).

Хотя идея метаморфоза, по нашему мнению, была одной из первых попыток отразить недискретизируемость биологического многообразия, такой подход еще не позволяет избежать процедуры типологизации, а только переводит ее с уровня признака на уровень структуры или органа. Таким образом, понятие гомологии возникло в типологическом контексте и, соответственно, только в этом контексте и может применяться, то есть к объектам, для которых точно установлено, что их многообразие действительно имеет дискретную структуру. Попытки его применения в нетипологическом контексте приведет к неоднозначным результатам. Иными словами, возможность гомологизации (отождествления) будет в той же степени условна, в какой степени условна сама дискретизация (установления самотождественных единиц).

3. Филогения. Теория видообразования исходно строилась не на анализе структуры биологического многообразия, а на признании дискретной природы видов, которую, в противовес креационистской точке зрения, она пыталась объяснить естественными причинами (Тимирязев, 1937). (Хотя, заметим, что понятие вида (что?) является таким же наследием креационизма, как и убежденность в реальности акта творения (как?)). Возникновение дискретных признаков было объяснено как следствие элиминации промежуточных, менее приспособленных вариантов под действием естественного отбора. Это предположение сомкнуло способ описания (классификацию) и способ объяснения возникновения биоразнообразия (дивергенцию). Тем самым были абсолютизированы границы между классами иерархической системы, а биологическому объекту окончательно было приписано свойство дискретности (в наличии которого, строго говоря, следовало сначала убедиться). В результате ранги иерархической классификации стали рассматриваться как таксоны, реальность которых определяется родством, а их взаимоотношения, которые могут изображаться в виде логического дихотомического древа – как ветви древа филогенетического. Представления о возникновении биологического многообразия были сведены к дивергенции таксонов, а эволюция – к филогенезу. Однако, так как дискретность есть результат, который может возникать благодаря свойствам применяемого нами способа описания (т.е. быть следствием формальных причин), то мы не застрахованы от того, что та упорядоченность, которой мы и даем филогенетическую интерпретацию, исходно привносится в описываемые данные типологическим подходом, а не природой вещей.

Так как в непрерывном многообразии нет отдельных форм, между которыми можно было бы установить отношения временной последовательности (предок-потомок), то его возникновение не может быть развернуто во времени. То есть, несмотря на то, что описанное многообразие может быть представлено как ветвящийся граф, он не может рассматриваться как картина дивергенции признака, отражающая процесс возникновения одной формы из другой. Поэтому мы не можем извлекать никакой филогенетической информации и говорить, например, о примитивности или продвинутой каких-либо форм. Об исходной форме мы можем говорить только в геометрическом, но не в историческом смысле. Кроме того, в рассмотренной последовательности (Рис. 1) есть циклы (когда к одной и той же форме можно прийти разными путями), что также невозможно в дивергентной схеме.

Итак, для описания свойств непрерывного многообразия и объяснения причин его возникновения не могут применяться понятия и подходы, которые были разработаны исходя из дискретной структуры, каковыми, как мы пытаемся показать, являются понятия вида (таксона), гомологии и филогении.

4. Закономерность. Совпадение рядов экто- и эндопертур в таксономически очень различных группах дает парадоксальный, с типологической точки зрения, пример закономерного сходства негомологических структур в неродственных таксонах, которое не может объясняться ни случайностью, ни родством таксонов, ни гомологией структур. В этом случае мы, по-видимому, наблюдаем закономерности формы как таковой, не являющиеся атрибутом ни таксона, ни структуры. Эта ситуация, по нашему мнению, позволяет предположить, что биологическое многообразие в целом может не иметь дискретной природы (в противном случае придется объяснить выделенность исследуемого многообразия), т.е. может быть описано типологически (быть дискретизировано) только условно. Это объясняет, почему оказываются условны как таксоны и отношения их родства, так и морфологические структуры и отношения их гомологии, выделяемые с помощью одной и той же процедуры дискретизации.

Обнаруженные ряды демонстрируют более общее сходство генетической информации в неродственных таксонах, чем это ожидается с филогенетической точки зрения и более общий случай параллелизма, чем предсказывает закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова (1935). Возникновение различных форм пыльцы в этом случае может быть объяснено не генетическими различиями между таксонами, а различием в способах регуляции экспрессии сходной генетической информации в морфогенезе.

Многообразие, таким образом, может рассматриваться как реализация собственных свойств формы, свойств геометрии, которые разворачиваются закономерным образом. Это может объяснить, почему многообразие является закономерным и почему для его описания так эффективна геометрия.

5. Описание. Для объяснения возникновения закономерного многообразия вполне достаточно существования самих этих закономерностей, то есть нет необходимости рассматривать какие-либо дополнительные предположения о причинах многообразия и вводить, например, представления о постепенном изменении генома (исторический аспект) или об отборе более приспособленных форм (функциональный аспект). Это приводит к более простому объяснению причин многообразия и значительно сокращает число необходимых понятий, так как многие явления, для объяснения которых с филогенетической точки зрения требуется введение действующих причин (т.е. дополнительных сущностей, избыточно усложняющих понятийную систему), могут быть объяснены формальными причинами, т.е. оказываются проявлениями свойств самого многообразия. Так, обнаружение отдельных форм признака, неожиданное, если не иметь представления о его потенциальном многообразии, может быть описано как ненаправленная мутационная изменчивость. Закрепление одной из потенциально возможных, но редких форм в качестве основной может выглядеть как сальтация. Проявление одной и той же формы в разных таксонах может быть описано как параллелизм или конвергенция, мимикрия, атавизм, рудимент. Появление разных частей многообразия в разных таксонах может описываться как проявление транзитивного полиморфизма (Мейен, 1978) или результат неравномерной эволюции. Большая часть изменчивости, закрепляемая при сортовыведении, отражает, по-видимому, эти потенциальные свойства многообразия. Все эти коллизии возникают из-за того, что отдельные варианты признака из разных таксонов сравниваются между собой как независимые друг от друга и вне всякой связи со всем их многообразием. Таким образом, излишность первичного допущения о дискретном характере биологического многообразия, то есть несоответствие свойств описания и свойств описываемого объекта, неизбежно приводит к лавинообразному увеличению излишних сущностей, компенсирующих данное несоответствие. Исключая, по возможности, из описания процедуру дискретизации, получаем представление о совершенно новых свойствах живых объектов.

6. Новизна. Описание причины возникновения многообразия как результата развертывания его закономерностей, по-видимому, еще не может рассматриваться как удовлетворительное объяснение этого явления, т.к. сводит его к преформации, разворачиванию предсуществующих закономерностей, делая картину эволюции гораздо более статичной и оставляя открытым, например, вопрос о причине возникновения самих закономерностей. Такой подход не оставляет места для описания возникновения истинного изменения, которым является только возникновение нового (например, новых закономерностей).

В настоящее время нет данных, которые позволяли бы однозначно решить вопрос о том, обязано ли биологическое многообразие своим появлением возникновению нового, или его возникновение может быть полностью сведено к развертыванию закономерностей. Однако, существование новизны в таких явлениях как, например, человеческое творчество говорит о том, что мы не можем отрицать возможность его существования в живой природе.

Задача описания причины появления нового наталкивается на ряд непреодолимых пока логических трудностей, связанных с отсутствием у нового свойства тождественности. Действительно, отождествление подразумевает сличение с уже имеющимся образцом, которого у нового быть не может. В основу же научного подхода заложена именно логика тождественного, призванная обеспечить непротиворечивость знания в целях его воспроизводимости и проверяемости. Поэтому такая логика приводит к противоречивости представления о новизне. Однако эта противоречивость может быть не свойством новизны самой по себе, а результатом нашей попытки приписать ей свойство тождественности, отсутствие которого обнаруживается нами как противоречивость. Поэтому новое может быть нетождественным и непротиворечивым одновременно, т.е. лежать вне плоскости данной оппозиции.

Возникновение нового остается непознаваемо, как акт творения. Но это не возвращает нас к креационистской постановке проблемы многообразия, так как нет основания все случаи появления новизны рассматривать как результат божественного творения (пример исключения – то же человеческое творчество). Всякое творение приводит к появлению новизны, но не всякая новизна должна быть результатом творческого акта.

7. Еще раз об описании. Рассматривая те способы интерпретации, которые используют креационизм и филогенетика для объяснения возникновения многообразия, можно заметить, что, несмотря на различия этих теорий, они в равной степени эксплуатируют аналогии, основанные на чувственном человеческом опыте. В этом смысле оба подхода антропоморфны. Креационизм, говоря о божественном творении, использует аналогию с человеческим творчеством, а филогенетика, рассматривая возникновение многообразия, – аналогию с размножением. Используются и другие аналогии с повседневным опытом: естественный отбор по аналогии с искусственным отбором, гомология (структур) по аналогии родством (таксонов), прогресс эволюционный по аналогии с техническим прогрессом..

Имея дело с живой природой, мы сталкиваемся с областью, содержательное описание свойств которой (например, новизны) невозможно с помощью антропоморфных подходов и лежит за гранью чувственного опыта и выработанных на его основе познавательных схем.

## ЛИТЕРАТУРА

- Гете И.В.* Метаморфоз растений // Избранные сочинения по естествознанию. Л.: Изд. АН СССР, 1957. С. 20 – 57.
- Вавилов Н. И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Теоретические основы селекции растений. М.; Л., 1935. Т. 1. С. 75 – 128.
- Тимирязев К.А.* Ч. Дарвин // Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. М.; Л.: Изд. АН СССР, 1939. С. 1 – 18.
- Мейен С.В.* Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии 1978. Т. 39. № 4. С. 495 – 508.

- Pozhidaev A.E.* Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 1998. V. 104. № 1. P. 67 – 83.
- Pozhidaev A.E.* Hypothetical way of pollen aperture patterning. 2. Formation of polycolpate patterns and pseudoaperture geometry // *Rev. Palaeobot. Palynol.* 2000a. V. 109. P. 235 – 254.
- Pozhidaev A. E.* Pollen variety and aperture patterning // *M. M. Harley and S. Blackmore (editors). Pollen and Spores: Morphology and Biology. Royal Botanic Gardens: Kew, 2000b. P. 205 – 225.*

#### РЕЗЮМЕ

**Рассмотрены признаки формы пыльцевого зерна, определяемые числом и расположением апертур. Обнаружено, что многообразие всех форм пыльцы современных цветковых может быть упорядочено в виде единого непрерывного ветвящегося ряда, подчиняющегося простым геометрическим закономерностям, которые не зависят от таксономического положения. Вводится понятие структуры многообразия как упорядоченности, которая обнаруживается при сравнении всех вариантов признака. Рассматриваются свойства структуры многообразия форм пыльцы – его непрерывность, закономерность и нетаксоноспецифичность. Эти свойства структуры противоречат теоретически ожидаемым свойствам многообразия, которое с филогенетической точки зрения должно быть дискретным, неупорядоченным и таксоноспецифичным. Анализ этих свойств структуры многообразия показывает, что их возникновение не может быть объяснено исходя из типологических представлений: такое многообразие не может быть классифицировано и описано как разнообразие. Поэтому его возникновение не может быть результатом дивергенции, естественного отбора и филогенеза.**

#### SUMMARY

The characteristics of the pollen grain shape, depended on number and arrangement of apertures have been considered. It has been found that the variety of all pollen forms within contemporary Angiosperms can be arranged into the branched series of continuous and regular pattern that is independently of the taxonomic position. Concept of the variety pattern as a result of the comparison of all variants of a character is proposed. The properties of pattern of the pollen form variety (its continuity, regularity and the absent of taxonomic specificity) are considered. These properties of the variety pattern do not correspond to the properties (discreteness, irregularity, and taxonomic specificity) which are theoretically expected from phylogenetic point of view. The analysis of these properties shows that appearance of such a kind of variety cannot be explained from typological concept: this variety cannot be classified and described as a diversity. Consequently, its origin cannot result from divergence, natural selection and phylogenesis.

# Апология сравнительного метода: первые 9 уроков общенаучной типологии

А.С. Раутиан

Палеонтологический институт РАН, 117647 Москва, ул. Профсоюзная 123

**Apologia of comparative method: nine initial lessons of general scientific typology**

*A.S. Rautian*

Paleontological Institute RAS, Profsoiuznaia str. 123, 117647 Moscow, Russia

1. **Типологию** с точки зрения специфического для нее метода исследования можно назвать *учением о сравнительном методе*. Большая часть естествоиспытателей считает эксперимент (изощенный опыт) высшим достижением научного метода, а опыт - непосредственным (эмпиризм) или опосредованным чувствами (феноменология) источником всех позитивных знаний о внешнем мире (позитивизм). Отсюда опытная наука - "domina omnium scientiarum", владычица всех наук (Р. Бэкон, цит. по: Тимирязев, 1939б, с. 25). Поэтому типологию часто рассматривают как науку второго сорта, а применение сравнительного метода - как начальный и преходящий этап научного исследования.

2. **Наука** имеет дело лишь с актуально или потенциально повторяющимися событиями – феноменами (Оствальд, 1903, Томсон, 1970; Фейнман, 1987). Грамматически это выражается в названиях таксонов: их пишут с заглавной буквы как имена собственные, но обозначают ими собирательные понятия. "Для ученого статистическая повторяемость событий уже сама по себе есть внешний признак стоящего за ним реального фактора. Реальность – это то, что воспроизводится. И его установка – поиск типичного, регулярного, статистически достоверного" (Шрейдер, 1979, с. 4, курсив наш – А.Р.); "ищи повторяющиеся (воспроизводимые) явления"... "ищи механизм, гарантирующий воспроизводимость" (там же, с. 6). Постоянства и единообразия естествознание представляло как законы (Данилевский, 1995).

Следовательно, наука начинается там, где обнаруживают сходство и дают сходному общее собирательное имя. Но чтобы сходство обнаружить надо сперва различить феномены – выделить их. Акт различения лежит в основе самой возможности коллекционирования предметов или (в памяти) любых их феноменологических проявлений. *Коллекционирование необходимо, но лишь подготовительный этап научной работы*. В основе как различения, так и отождествления (мысленного уподобления) феноменов равно лежит метод сравнения, который только и позволяет судить о воспроизводимости феноменов. Отсюда вывод: *только сравнительный метод способен непосредственно давать научно значимые результаты, являясь таким образом ничем не заменимым фундаментом научного метода вообще. Прочие методы лишены собственной познавательной ценности в рамках науки*.

3. С онтологической точки зрения повторяемость означает устойчивость феноменов и стоящих за ними явлений в одном из двух смыслов:

3.1. **Устойчивость структуры индивидуальных объектов**. В этом, например, заключается главное достоинство объектов морфологических наук. С точки зрения объектов исследования *морфологию* можно определить как *учение о наиболее устойчивых структурах, которые вследствие этого сравнительно легко сохраняются* (консервируются) *естественным и искусственным путем*. Благодаря этому такие структуры можно собирать, хранить и накапливать, т.е. коллекционировать, что, в свою очередь, позволяет многократно обращаться к изучению аутентичных образцов. Это (а вовсе не эксперимент) – самый точный способ воспроизведения опыта. Мы можем изучать коллекционные образцы, которые некогда держал в

руках, например, Ж. де Кювье. На этом основан *метод типов* в биологической номенклатуре, который гораздо сложнее применить в географии, стратиграфии или геоботанике.

3.2. Каждый отдельный феномен может быть более или менее эфемерен, но процесс, ведущий к образованию данной *системы* (класса) феноменов *общего рода* (Урманцев, 1978, 1988), может быть весьма устойчив. В этом случае место прекратившего свое существование феномена занимает, хотя и не тот же самый, но аналогичный и доступный изучению феномен. Типичный пример – физиологические функции (включая онтогенез как целое), которые, по определению, циклически воспроизводятся, но по завершении данный функциональный цикл исчезает и не может быть ретроспективно реконструирован ровно в меру своей цикличности – возвращения его субъекта в исходное состояние. Такой процесс самоуничтожения следов своей деятельности С.В.Мейен (1984) назвал темподесиненцией в противоположность темпофиксации – необратимому процессу накопления последствий (следов) прежних событий.

Отсюда вывод: *объекты научного исследования суть более или менее устойчивые феномены, а необходимым свойством его предметной области является структурированность*. Не случайно наше представление о разнообразии феноменов возрастает всякий раз, как нам удастся регистрировать феномены на все более коротких интервалах времени. Это позволяет применить к ним сравнительный, а вместе с ним и научный метод.

4. **Дискретность** – *есть выражение устойчивости*. Этот афоризм Р.Л.Берг (1993) служит операциональным определением *принципа порогового реагирования*, сформулированного У.Р. Эшби (1959, 1962). Не- удивительно, что при этом наука сталкивается с дискретностью на каждом шагу: в ее основе лежит не только (как мы надеемся) природа вещей, но и способности нашего суждения о них. Отсюда такая высокая эффективность *корпускулярного подхода*. Например, *принцип корпускулярного строения вещества и квантования энергии* Р. Фейнман (1987) считал главным эмпирическим обобщением науки вообще. Однако с эпистемологической точки зрения это обобщение не является *фальсифицируемым* (по К. Попперу, 1983) - *опровержимым в рамках сравнительного, а следовательно, и научного метода*. Отсюда вывод: *корпускулярный подход безальтернативен в рамках науки*. В рамках же гносеологии в целом он является презумпцией (Расницын, 1988; Расницын, Длусский, 1988). Принципиальная однородность строения предметной области знания не может быть обнаружена при помощи сравнительного, а следовательно, и научного метода. Например, нелокализованная в общем случае (в соответствии с общей теорией относительности: Эйнштейн, 1935; Борн, 1964; Эйнштейн, Инфельд, 1966) в пространстве энергия может быть обнаружена лишь при помощи внесения пробного заряда, т.е. создания структуры в форме градиента энергии.

5. **Понятие устойчивости** – принципиально противоречиво: свойство качественной неизменности (например, массы-энергии) грамотно называть сохранением, а не устойчивостью. Именно законы сохранения лежат в фундаменте современной *естественно-научной картины мира* (Томсон, 1970; Фейнман, 1987). Собственно понятие устойчивости предполагает логически противоположное, но строго дополнительное *понятие движения* (динамики), понимаемое как всякое изменение, а в этом смысле – и обновление.

В рамках сравнительного, а, следовательно, и научного метода представление об устойчивости в общем случае не может быть заменено представлением о сохранении. Только **движение** в широком смысле (включая движение мысли) *обеспечивает* взаимодействие, без которого немислимо обнаружение и *различимость* (в том числе пространственно-временных координат) *тел, а тем самым – множественность и воспроизводимость феноменов*. Третье начало термодинамики (запрет на достижение абсолютного нуля) равносильно запрету на существование тел, лишенных движения. Законы сохранения касаются лишь определенных свойств феноменов, каждое из которых, как об этом писал еще Аристотель (1981), всегда связаны с субстанцией (материальным носителем свойства), но само по себе – не субстанционально. Неспроста, выражение "сохранение феномена" выглядит косноязычно. *Воспроизводимость феномена – свидетельство его фундаментального несохранения (эфемерности)*.

*Жизненный опыт учит: что сохраняемо – то онтологично, но не феноменально. Недаром все, что фундаментально сохраняется, существует в нескольких структурных формах (например, масса-энергия), каждая из которых в отдельности свойством сохранения не обладает. Этот вывод подтверждает множественность законов сохранения, для всего феноменально-го, вытекающий из теоремы Э.Нетер (Шмутцер, 1974), при отсутствии таковых для целостных феноменов. Таким образом, всеобщее движение не только предмет, но и необходимое условие эффективности сравнительного, а, следовательно, и научного метода.*

*Честь обнаружения логических противоречий между представлениями о сохранении вплоть до неделимости единого, с одной стороны, движением и множеством – с другой и внутренней противоречивости (недостовренности) знаний, основанных на ограниченном опыте (феноменологии), принадлежит элеатам и сформулирована в форме апорий Зенона. Кстати, Аристотель считал, что эти апории, большая часть (36 из 45) которых в наше время утрачена (Комарова, 1988; Овчинников, 1996), являются истинным основанием диалектики как учения о внутренней противоречивости суждений о свойствах всего истинно сущего. Отсюда вывод: представление о материи и движении можно рассматривать как продукт онтологизации эпистемологических суждений о, соответственно, устойчивости и динамике, которые, в свою очередь, являются продуктами рефлексивной экспликации условий применимости сравнительного, а следовательно, и научного метода.*

**6. Сравнение** – логический метод (прием) познания (Кондаков, 1975, с. 567), лежащий в основе суждений о различии и сходстве объектов (предметов или явлений). Осуществляется сравнение путем фактического или мысленного сопоставления объектов по их свойствам, выраженным в признаках, с целью выявления (экспликации) их отношений (сродства) (Декандоль, 1839; Бэр, 1959; Линней, 1989, с. 125) как элементов в системе (множестве, категории, группе, классе, таксоне) объектов общего рода (Урманцев, 1978, 1988). Отсюда два следствия:

6.1. Сравнение – логическая основа научного метода, а следовательно – и примат рационального в научном познании (Декарт, 1950) над эмпирическим (Бэкон, 1935) и даже феноменологическим (Кант, 1994).

6.2. Характернейшей чертой научной деятельности является стремление к возможно более полной рефлексии по поводу производимых действий, как мыслительных, так и с внешними объектами. Следовательно, для дискурсивной экспликации (без которой немислима глубокая рефлексия, имеющая интерперсональное значение) каждый предмет сравнения должен быть представлен как объект-система (Урманцев, 1988), а именно – как система его свойств, выраженных в признаках. Отсюда **примат системно-структурного и таксономического (типологического) подходов**, например, над корпускулярным (в частности, атомистическим), поскольку сравнение – основа научного метода – имманентно связано с системным представлением объектов научного исследования, а это представление, в свою очередь, может быть адекватно объекту исследования в меру структурности его свойств. **Структура** же, по определению, ансамбль связей и/или отношений между элементами целого, обеспечивающий его устойчивость и себестождественность, несмотря на определенного рода внешние воздействия и/или внутренние возмущения (Кондаков, 1975), называемые малыми.

7. **Коренное противоречие корпускулярного подхода** заключается в принципиальной неделимости (внутренней однородности) избирательно (анизотропно) взаимодействующих корпускул. Легко убедиться, что это частный случай **противоречия целого и его элементов**. Действительно, в целостности "абсолютно целого" невозможно убедиться опытным путем. Нечто принципиально нераздельное ни при каких обстоятельствах грамотно называть единым и однородным, но не целостным. Именно поэтому проблема целостности и устойчивости атомов возникла лишь после обнаружения принципиальной делимости их структуры на естественные элементы. Таким образом, логически противоположные понятия – целостность и

блочность (мозаичность) конструкции – оказываются строго дополнительными: каждое из них имплицитно подразумевает противоположное.

*С точки зрения системного подхода все сущее (действительное) делимо по крайней мере на свойства. Абсурду неограниченной делимости такого подхода, в соответствии с обобщенным принципом дополнительности Н. Бора (1961, 1962), противостоит атомистический подход. Снятие этого взаимного противоречия в современном атомизме достигается ценой отказа от абсолютной неделимости. Говорят лишь о неделимости без потери качественной специфики (онтологический подход) и условности разбиения целого на свойства (эпистемологический подход). При этом, впрочем, необходимо помнить, что условность разбиения на свойства вовсе не обязано свидетельствовать об условности самих свойств.*

8. Основу научного метода составляет осознанное сравнение более или менее однородных в том или ином отношении феноменов. Следовательно, *формальная сравнимость любых объект-систем, доказываемая в общей теории систем Ю.А. Урманцева (1988) – ОТС(У), явно или неявно принимаемая в любом исследовании (сравнение не требует предварительного доказательства сравнимости сравниваемого), соответствует онтологической презумпции целостности Природы и эпистемологической презумпции единства научного знания – научной картины мира.*

9. Самой общей формой фиксации результатов сравнительного, а следовательно, и всякого научного исследования является классификация, или система. Действительно, любое научное знание представляет определенного рода логическую систему понятий, связанных синтаксисом, правила которого задает классификация смысловых полей этих понятий. Отсюда такие выражения как "О двух системах мира" (Г.Галилей, 1964), "Система Природы" (Linne, 1758), "Система мира" (П.С.Лаплас, 1982). Самой общей системой такого рода является естественнонаучная картина мира (Г. Герц, 1959; М. Планк, 1975). Таким образом, известный афоризм А.А. Любищева (1982) о том, что классификация (систематика) "есть начало и конец, альфа и омега любой науки" в действительности касается не только результата - классификации, но сравнительного метода, с помощью которого она была построена. Этот имплицитный подтекст любинцевского афоризма дорог тем, что подчеркивает принципиальную неспособность всех иных методов как вместе, так и порознь создать классификацию.

## ЛИТЕРАТУРА

- Аристотель. Соч. Т. 3. М.: Мысль, 1981. 613 с.
- Берг Р.Л. Генетика и эволюция. Новосибирск: ВО Наука, 1993. 284 с.
- Бор Н. Атомная физика и человеческое познание. М.: изд. Ин. Лит., 1961. 151 с.
- Бор Н. О единстве человеческих знаний // Успехи физических наук. 1962. Т. 76. № 1. С. 21 – 24.
- Борн М. Эйнштейновская теория относительности. М.: Мир, 1964. 452 с.
- Бэкон Ф. Новый органон. Л.: ОГИЗ Соцэкгиз, 1935. 383 с.
- Бэр К.М. Неизданные рукописи // Анналы биологии. Т. 1. М.: Изд. МОИП, 1959. С. 363 – 409.
- Галилей Г. Избранные труды. Т. 1. М.: Наука, 1964. 463 с.
- Герц Г. Принципы механики, изложенные в новой связи. М.: Изд-во АН СССР, 1959. 374 с.
- Данилевский Н.Я. Россия и Европа. СПб: Глаголь, 1995. 513 с.
- Декардоль А. Введение в изучение ботаники. Т. 1. М., 1839. XXIII+541 с.
- Декарт Р. Избранные произведения. М.;Л.: Госполитиздат, 1950.
- Кант И. Критика чистого разума. М.: Мысль, 1994. 592 с.
- Комарова В.Я. Учение Зенона Элейского. Л.: Изд-во ЛГУ, 1988. 264 с.
- Кондаков Н.И. Логический словарь-справочник. М.: Наука, 1975. 720 с.
- Лаплас П.С. Изложение системы Мира. М.: Наука, 1982. 376 с.
- Линней К. Философия ботаники. М.: Наука. 1989, 456 с.

- Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. Сб. статей. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Мейен С.В. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М.: Наука, 1984. С. 7 – 32.
- Овчинников Н.Ф. Принципы теоретизации знания. М.: МП "Агро-принт", 1996. 215 с.
- Планк М. Избранные труды. М.: Наука, 1975. 788 с.
- Поппер К. Логика и рост научного знания. М.: Прогресс, 1983. 605 с.
- Расницын А.Н. Филогенетика // Современная палеонтология. Т. 2. М.: Недра, 1988. С. 480 – 497.
- Расницын А.П., Длусский Г.М. Принципы и методы реконструкции филогенезов // Меловой биоценотический кризис и эволюция насекомых. М.: Наука, 1988. С. 5 – 15.
- Тимирязев К.А. Соч. Т. VI. М.: Сельхозгиз. 1939. 470 с.
- Томсон Д. Дух науки. М.: Знание. 1970. 175 с.
- Урманцев Ю.А. Что может дать биологу представление объекта как системы в системе объектов того же рода? // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 5. С. 699 – 718.
- Урманцев Ю.А. Эволюционика или общая теория развития систем природы, общества и мышления. Пущино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1988. 79 с.
- Фейнман Р. Характер физических законов. М.: Наука, 1987. 160 с.
- Шмутцер Э. Симметрия и законы сохранения в физике. М.: Мир, 1974. 159 с.
- Шрейдер Ю.А. Эвристика, или 44 способа познать мир // Химия и жизнь. 1979. № 1. С. 2 – 7.
- Эйнштейн А. Общая теория относительности // Г.А. Лоренц, А.Пуанкаре, А.Эйнштейн, Г.Минковский. Принцип относительности. Л.: ОНТИ НКП СССР, 1935. С. 215-242.
- Эйнштейн А., Инфельд Л. Эволюция физики. М.: Молодая гвардия, 1966. 267 с.
- Эшби У.Р. Введение в кибернетику. М.: Иностран. лит., 1959. 432 с.
- Эшби У.Р. Конструкция мозга. М.: Иностран. лит., 1962. 398 с.
- Linne K. Systema Naturae per Regna tria Naturae... Editio decima, reformata. Holmiae, 1758. Т. 1. 1759. Т. 2.

#### РЕЗЮМЕ

С точки зрения присущего ей метода типология представляет собой учение о сравнительном методе. Наука имеет дело лишь с воспроизводимыми феноменами. Различение и отождествление (мысленное уподобление) феноменов, без которых немислимо суждение о их воспроизводимости, можно осуществить только при помощи метода сравнения. Следовательно: 1) только сравнительный метод способен непосредственно давать научно значимые результаты; 2) типология является фундаментом научного метода. Воспроизводимость - свидетельство устойчивости данного класса феноменов. Следовательно, наука имеет дело лишь с более или менее устойчивыми объектами.

#### SUMMARY

Typology is methodologically the doctrine of the comparative method. The science deals with reproduced phenomena only. The recognition and identification (mental likening) of phenomena, which is sine qua non of the judgement of their reproducibility, can be performed by the comparative method only. Consequently, (1) only the comparative method is capable of producing direct scientifically significant results and (2) the typology is the foundation of the scientific method. Reproducibility is evidence of stability of a phenomenon. Consequently, the science only deals with more or less stable objects.

# Апология сравнительного метода: о природе

## типологического знания

А.С. Раутиан

Палеонтологический институт РАН, 117647, Москва, ул. Профсоюзная, 123.

### **Apologia of comparative method: on nature of the typological knowledge**

A.S. Rautian

Paleontological Institute RAS, Profsoiuznaia str. 123, 117647 Moscow, Russia

**Основную задачу типологии** удачно сформулировал С.В. Мейен (1978, с. 497; 1984, с. 12). Она должна ответить на вопрос "КТО?" или "ЧТО?" относительно каждого из множества (категории, см. Красилов, 1975) объектов данной *предметной* (Мейен, Шрейдер, 1976; Мейен, 1977) *тематической* (Холтон, 1981) *области знания*. Содержательно ответить на этот вопрос можно единственным способом: посредством указания "на что это похоже?" (Селье, 1987, с. 119), **КАКОЙ** он, этот объект, по сравнению с другими объектами того же рода, той же предметной области знания. "*Вопросы "ЧТО" и "КАКОЙ"* тесно связаны (в английском языке им соответствует одно вопросительное местоимение WHAT)". Полный ответ на оба вопроса дает исчерпывающие "сведения о разнообразии объектов. Для дисциплины, изучающей...разнообразие в обоих аспектах...", С.В. Мейен предложил "воспользоваться старым термином "типология" (Мейен и др., 1977)" (Мейен, 1978, с. 497, выделения наши – А.Р.), а Ю.В. Чайковский (1990) – новым термином "диатропика", который пока не очень прижился.

С.В. Мейен предложил использовать термин "**таксономия**" для обозначения *учения о классификации любых объектов-систем, рассматриваемых в качестве самостоятельных целых* (Мейен, Шрейдер, 1976; Мейен, 1977–1984). При классификации таксономия выделяет классы (виды, типы, категории) объектов (Мейен, 1977), "*рассматривает процедуры распределения объектов (индивидов) на группы (таксоны)*" (Мейен, 1978, с. 506), распределяет, образно говоря, "объекты "по кучкам" (Шарапов, 1977, цит. по: Мейен, 1978, с. 496). Таксономия дает ответ на первый и основной вопрос типологии: "КТО?", или "ЧТО?"

Ответ на второй, вспомогательный ее вопрос ("КАКОЙ?") – равносильен *классификации свойств, выраженных в признаках, и их ансамблей – архетипов, которые эти свойства образуют в объект-системах данной предметной области*. Этот второй аспект типологии С.В. Мейен назвал **мерономией** (Мейен, Шрейдер, 1976; Мейен, 1977–1984, 1989).

**Разнообразие:** *различие в свойствах между объектами какого-либо большого множества – системы объект-систем общего рода, объединенных на основании некоторого фундаментального сходства* (Чайковский, 1986). *Сравнительное исследование разнообразий является предметом типологии. Таким образом, посредством сравнения мир постигается как связанное разнообразие и структурированное целое.*

**Типологию** с точки зрения специфического для нее метода исследования можно назвать *учением о сравнительном методе*. Сравнение – единственный специфический для типологии метод исследования. Поскольку все остальные науки используют сравнительный метод, постольку *типология представляет собой всеобщий аспект, проникающий во все без исключения области знания, а не его часть.*

**Таксон.** *Наука не интересуется единичными событиями как таковыми. Поэтому объект-системы сравнивают с целью выявления (экспликация) их отношений как подсистем – таксонов в системе объектов общего рода. Таксон – это система объект-систем общего ро-*

да, получившая собственное имя (Томсон, 1970). "Чтобы приобрести знание...необходимо соединить между собой точное и определенное понятие с определенным названием. Пренебрежение этим приведет к тому, что множество вещей нас подавит и всякий обмен сведениями прекратится из-за отсутствия общего языка. Таким образом возникли естественные науки, объединяющие в физике и химии элементы природы, а в зоологии, ботанике и минералогии – три царства Природы" (Линней, 1973, с. 274). Объем и ранг характеризуют, соответственно, количество и разнообразие отнесенных к данному таксону объектов. Это его экстенциональные характеристики. Содержание – интенционал понятия о таксоне можно выразить только через понятия мерономии, отвечая на вопрос КАКОВЫ члены таксона (Мейен, Шрейдер, 1976).

**Мерон.** *Наука не работает со свойствами и признаками единичных событий.* Она проявляет интерес к признаку постольку, поскольку он характеризует (может характеризовать) ряд повторяющихся (по крайней мере по данному признаку) объект-систем. Похожие друг на друга свойства разных объект-систем, выражаемые в данном сравнительном исследовании общим (инвариантным повторяющимся) признаком или ансамблем признаков С.В.Мейен назвал мероном (Мейен, Шрейдер, 1976; Мейен, 1977-1988). Мерон – система элементов общего рода, моделирующая, сходные свойства членов некоторого таксона. Сходство мерона и таксона как систем объектов/элементов общего рода подметил еще В.Уэвелл (1867), хотя он и не пользовался этой терминологией (Любищев, 1982; Мейен, 1984).

**Архетип** – система свойств, присущих членам (объект-системам) некоторого таксона, служащая моделью членов этого таксона и выражающая его интенционал (Owen, 1843 – 1866; Мейен, 1977 – 1988). Сравнение таксонов равносильно сравнению их архетипов, выражающих содержание понятий о каждом из них (Мейен, Шрейдер, 1976). В каждом акте сравнения архетип присутствует в качестве третьего члена – *tertium comparationis*, отражая выбранную для данного сравнения точку зрения.

**Типология – ядро научного знания.** *Главным долгом науки перед обществом, ее внешней задачей, является прогноз – предсказание будущего на основе предыдущего опыта* (Оствальд, 1903; Томсон, 1970; Пуанкаре, 1983; Фейнман, 1987; Ньютон, 1989). "Происхождение науки... носит печать непосредственной утилитарности" (Тимирязев, 1939, с. 16). Решение этой задачи возможно только посредством сравнительного, т.е. типологического метода. Типология начинается любое научное исследование, формулируя понятия, из которых затем выводится здание теории, на основе которой предсказывают будущее посредством индуктивного метода (метода типологических экстраполяций), завершая данное научное исследование. "*Типологические экстраполяции* опираются на...эмпирически установленную корреляцию признаков" (принцип корреляций Ж. де Кювье, 1937), образующих "синдромы или плеяды" (Мейен, 1978, с. 502, курсив автора цитаты; см.: *метод корреляционных плеяд* П.В.Терентьева, 1959, 1960), которые и отражены в архетипах.

"Не будет преувеличением сказать, что значительная часть естествознания – это установление таксонов, выведение архетипов и проведение типологических экстраполяций. Законы естествознания можно представить как архетипы некоторого класса природных объектов (предметов или явлений – прим. А.Р.), а наиболее общие законы – как архетипы, свойственные любым объектам... На это соответствие физических законов и устойчивости признаков биологических таксонов (именно устойчивые, повторяющиеся признаки структуры составляют ядро любого архетипа) обратил внимание еще В. Виндельбанд" (1904, с. 321, цит. по: Мейен, 1984, с. 10).

Таким образом, все познавательные средства сверх сравнительных, строго говоря, являются дополнительными, причем ценность их целиком зависит от качества предшествующей и последующей типологической работы. Безграмотное применение сравнительного метода обесценивает любые опытные данные. Только типология способна самостоятельно осуществ-

лять все присущие науке функции, без нее все прочие познавательные средства как таковые бессильны дать какой-либо научно значимый результат.

**Сравнение** – логический метод (прием) познания (Кондаков, 1975, с. 567), лежащий в основе суждений о различии и сходстве объектов (предметов или явлений). Осуществляется сравнение путем фактического или мысленного сопоставления объектов по их свойствам, выраженным в признаках, с целью выявления (экспликации) их отношений (сродства) (Декандоль, 1839; Бэр, 1959; Линней, 1989, с. 125) как элементов в системе (множестве, категории, группе, классе, таксоне) объектов-систем общего рода (Урманцев, 1978, 1988).

**Свойство** – это то, что присуще объекту как таковому, отличает его или, напротив, делает похожим на другие объекты. Объект как познавательно неисчерпаемая реальность потенциально обладает бесчисленным множеством свойств (Кондаков, 1975), и членить его на свойства можно бесчисленным числом способов, но ни одним из них нельзя расчленить до конца. Уже вычлененные в объекте свойства влияют на вычленение всех последующих, т.к. уже осуществленные членения запрещают логически альтернативные способы членения. При всей субъективности членения, которая находится в прямой зависимости от степени целостности объекта, свойства полагаются объективными его качествами – частями и/или аспектами. Проявляются (обнаруживаются) свойства в процессе взаимодействия объектов (Кондаков, 1975), включая познающий субъект, и потому не могут быть выявлены априори.

**Признак** – субъективное выражение субъективно вычлененного, но полагаемого объективным свойством. Охарактеризовать одно и то же свойство можно разными способами, при помощи разных признаков. О размере можно судить по длине, ширине, весу; относительные размеры (пропорции) можно оценить при помощи индексов – отношений промеров. Но охарактеризовать свойство как познавательно неисчерпаемую реальность полностью невозможно. Диагностическая ценность разных признаков, выражающих одно свойство, может быть различна: при равном весе может различаться длина тела. Поэтому в практике сравнения можно использовать одновременно несколько признаков для выражения одного свойства.

Любые количественные характеристики, выраженные в определенных единицах измерения, индексы и т.п. всегда являются признаками, но не свойствами. Организм имеет вес и пропорции тела, но не имеет веса в граммах и отношений своих промеров. Одно и то же слово в зависимости от контекста может выражать то признак, то свойство, что нередко ведет к недоразумениям. Организм имеет не только размер, но и вес. Однако, если по весу оценивается размер, то вес будет признаком, т.к. вес не исчерпывает размерных характеристик организма как его свойства.

Объект характеризуют всегда конечным числом признаков. Признак познавательно исчерпаем, в противном случае он не достаточно точно сформулирован. Но даже такие простые свойства как вес познавательно неисчерпаемы по крайней мере в силу конечной точности любых измерений. Уже из бесконечности числа свойств и конечного числа признаков вытекает неопределенность их связи. Поскольку к выделенным уже свойствам всегда можно добавить еще одно, каждый признак потенциально выражает множество свойств. При разных принципах членения объекта на свойства один и тот же признак (например, вес в граммах) может характеризовать разные свойства (вес и/или размер).

Непосредственно сравнение осуществляется по признакам. Однако они имеют содержательный (а не только формальный) смысл постольку, поскольку за признаками стоят реальности – свойства объектов. Свойство во всем разнообразии своей реальности не может повториться у двух разных объектов, хотя их свойства могут быть более или менее похожи. Однако признаки, выражающие нетождественные, но похожие свойства разных объектов, могут быть тождественны. В этом случае говорят о сходстве и даже тождестве объектов по данному свойству. Это, по существу жаргонное, выражение имеет сугубо операциональный (только в рамках данной задачи) смысл и выражает субъективную уверенность исследователя в том, что выбранные им признаки с точки зрения целей сравнительного исследования в достаточной

мере выражают сходство соответствующих свойств. Если же выяснится, что цели исследования не позволяют пренебречь различиями в свойствах объектов, придется пересмотреть выражающие их признаки (Линней, 1989).

**Модальность признака.** Иногда для облегчения изложения результатов сравнительного исследования удобно использовать слово "признак" в качестве родового понятия (например, конечности позвоночных), а конкретное выражение признака в качестве видового понятия (например, плавники, ноги, крылья) – в качестве его модальности. **В естественных языках акт сравнения получает выражение** в оборотах речи, содержащих уподобление одного предмета другому (Ожегов, 1984, с. 659), сравнительных степенях прилагательных и наречий, а в логических языках – в предикатах порядка.

**Примат сходства.** *"Познание любого предмета или явления начинается с того, что мы его отличаем от всех других предметов"* (Кондаков, 1975, с. 567). Однако факт выделения объекта среди прочих как таковой не позволяет сделать никакого полезного вывода, кроме самого этого факта. Сходство является основой сближения и объединения явлений в группы (Канаев, 1963, с. 41). *Делать выводы или умозаключения по аналогии, формулировать на их основе обобщения и понятия* (Томсон, 1970) *позволяют лишь суждения о сходстве, возникающие в результате сравнения.*

**Аналогия** – *сходство нетождественных объектов по некоторым свойствам* (Кондаков, 1975, с. 36). **Метафора** – это риторическая фигура, которая *путем аналогии наводит на мысль о существовании общего правила, присущего единичным объектам определенного рода* (Кондаков, 1975, с. 200). "Любые обобщения находятся в зависимости от установления аналогии между объектами... Способность образовать хорошую метафору есть способность распознать сходство... *Теоретическая наука* – это в основе своей упорядоченное использование метафоры" (Селье, 1987, с. 256).

## ЛИТЕРАТУРА

- Бэр К.М. Неизданные рукописи // *Анналы биологии*. Т. 1. М.: Изд. МОИП, 1959. С. 363 – 409.
- Виндельбанд В. Прелюдии. СПб: Изд. Д.Е. Жуковского, 1904. 374 с.
- Декандоль А. Введение в изучение ботаники. Т. 1. М., 1839. XXIII+541 с.
- Канаев И.И. Очерки по истории сравнительной анатомии до Дарвина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 299 с.
- Кондаков Н.И. Логический словарь-справочник. М.: Наука, 1975. 720 с.
- Красилов В.А. Современные проблемы соотношения филогении и систематики // *Итоги науки и техники. Сер. Зоология позвоночных*. Т. 7. Проблемы теории эволюции. М.: Изд. ВИНТИ, 1975. С. 118 –147.
- Кювье Ж. Рассуждение о переворотах на поверхности Земного шара. М; Л.: Биомедгиз, 368 с.
- Линней К. Виды растений. Предисловие // *Жизнь науки*. М.: Наука, 1973. С. 274-277.
- Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 456 с.
- Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. Сб. статей. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Мейен С.В. Таксономия и мерономия // *Вопросы методологии в геологических науках*. Киев: Наукова думка, 1977. С. 25 – 33.
- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // *Журн. общ. биол.* 1978. Т. 39. N 4. С. 495 – 508.
- Мейен С.В. О наиболее общих принципах исторических реконструкций в геологии // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* 1978ю № 11. С. 79 – 91.
- Мейен С.В. Принципы исторических реконструкций в биологии // *Системность и эволюция*. М.: Наука, 1984. С. 7 – 32.
- Мейен С.В. Введение в теорию стратиграфии. М.: Наука, 1989. 216 с.

- Мейен С.В., Шрейдер Ю.А. Методологические аспекты теории классификации // *Вопр. философии*. 1976. № 12. С. 67 – 79.
- Мейен С.В., Соколов Б.С., Шрейдер Ю.А. Классическая и неклассическая биология. Феномен Любищева // *Вестн. АН СССР*. № 10. С. 112 – 124.
- Ньютон И. Математические начала натуральной философии. М.: Наука, 1989. 688 с.
- Ожегов С.И. Словарь русского языка. М.: Русский язык, 1984. 797 с.
- Оствальд В. Философия природы. СПб: Брокгауз-Ефрон, 1903. 326 с.
- Пуанкаре А. О науке. М.: Наука, 1983. 559 с.
- Селье Г. От мечты к открытию. Как стать ученым. М.: Прогресс, 1987. 368 с.
- Терентьев П.В. Метод корреляционных плеяд // *Вестн. ЛГУ*. 1959. № 9. С. 137 – 141.
- Терентьев П.В. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд // *Применение математических методов в биологии*. Л.: Изд-во ЛГУ, 1960. С. 27 – 36.
- Тимирязев К.А. Соч. Т. VI. М.: Сельхозгиз, 1939. 470 с.
- Томсон Д. Дух науки. М.: Знание, 1970. 175 с.
- Урманцев Ю.А. Что может дать биологу представление объекта как системы в системе объектов того же рода? // *Журн. общ. биол.* 1978. Т. 39. № 5. С. 699 – 718.
- Урманцев Ю.А. Эволюционика или общая теория развития систем природы, общества и мышления. Пушкино: ОНТИ НЦБИ АН СССР, 1988. 79 с.
- Уэвелл У. История индуктивных наук. Т. 1. СПб: Изд-во Русск. книжный торг, 1867. 431 с.
- Фейнман Р. Характер физических законов. М.: Наука, 1987. 160 с.
- Холтон Дж. Тематический анализ науки. М.: Прогресс, 1971. 381 с.
- Чайковский Ю.В. Грамматика науки // *Вестн. АН СССР*. 1986. № 3. С. 47 – 58.
- Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990. 270 с.
- Owen R. Lectures on comparative anatomy and physiology of invertebrate animals. London. 1843. 634 p.
- Owen R. Report on the archetype and homologies of the vertebrate skeleton // Report 16th Meeting British Assoc. Advanc. Sci. Southampton (1846). London. 1847. P. 169 – 340.
- Owen R. On the Archetype and homologies of vertebrate skeleton. London, 1848. 174 p.
- Owen R. Principes d'osteologie comparée ou recherches sur l'archetype et les homologies du squelette vertébré. Paris, 1855. 440 p.
- Owen R. On the Anatomy of Vertebrates. V. 2. London: Longmans, Green. 1866, 265 p.

### *РЕЗЮМЕ*

**Основная задача типологии** - ответить на вопрос "КТО?", или "ЧТО?" относительно каждого из множества объектов данной предметной области знания. Содержательный ответ на него можно дать лишь, отвечая на вспомогательный вопрос: КАКОВ каждый из объектов по сравнению с другими объектами того же рода. На первый вопрос отвечает таксономия, на второй – мерономия. Объекты типологии должны быть представлены как объект-системы, состоящие из свойств, выраженных в признаках. Сравнение – единственный и специфический для типологии метод исследования и одновременно фундамент научного метода вообще.

### **SUMMARY**

The main task of the typology is to answer the question *WHO?*, or *WHAT?* with respect to each object of a set of objects a scientific field deals with. A contentive answer to the question can be given only by answering a supplementary question: *WHAT* is each object in comparison with other objects of the same kind. The first question is answered by the taxonomy; the second, by the meronomy. The objects of the typology should be presented as the objects of a systems consisting of properties described by characters. The comparison is the unique scientific method specific of the typology and, at the same time, the foundation of the scientific method on the whole.

## О гомологизации семенных покровов представителей семейства *Celastraceae* R. Br.

И.А. Савинов

Главный ботанический сад РАН, 127276 Москва, ул. Ботаническая 4.

e-mail: dendros@aha.ru

*On homologization of the seed envelopes in representatives of the family Celastraceae*

**I.A. Savinov**

Main Botanical garden RAS, Botanicheskaya str. 4, 127276 Moscow, Russia

Семейство *Celastraceae* s.l. характеризуется тем, что многие его представители обладают сочными покровами семян (присемянниками, ариллусами), отмеченными еще Линнеем и Гертнером. Наряду с этим, ряд видов бересклетовых имеют крыловидные выросты на семенах или мясистую саркотесту. Эти образования сыграли ведущую роль в эволюции способов диссеминации представителей этой группы (зоохория, анемохория, гидрохория), однако их природа и связи друг с другом до сих пор являются дискуссионными.

Это создает определенные трудности при решении вопросов систематики этой группы цветковых растений, описании отдельных видов, их практическом использовании. Актуальная задача, таким образом, заключается в унификации терминологии, используемой при их характеристике, и выявлении взаимных гомологий этих образований.

Мы полагаем, что целесообразно рассматривать три категории семенных покровов представителей семейства *Celastraceae*:

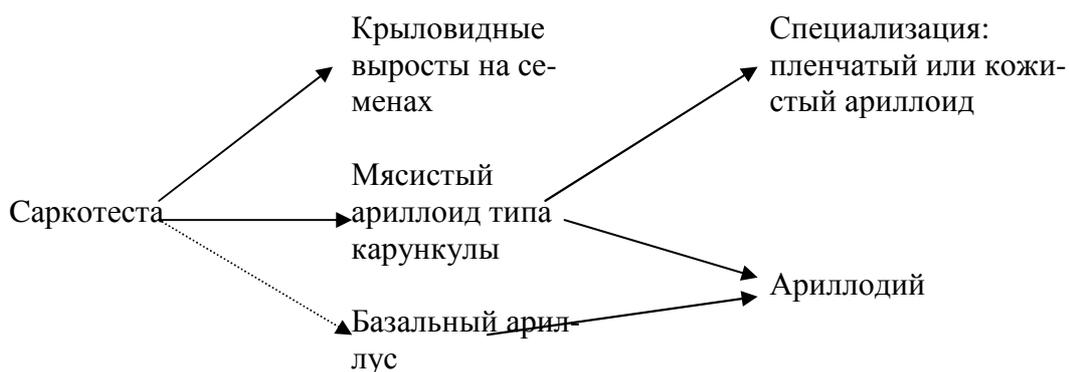
1. Саркотеста - мясистые наружные слои спермодермы как приспособление к эндозоохории. У бересклетовых имеет три способа образования: 1) как производное внешнего слоя тесты (экзотесты) - у *Perrottetia*; 2) как производное мезотесты (*Microtropis japonica* H. Hallier); 3) весь наружный интегумент (теста) с усилением механической функции экзотегмена (*Salacia*, *Cheiloclinium*).

2. Присемянники - различные по происхождению и строению мясистые, реже пленчатые или кожистые, симметричные или асимметричные, выросты на семенах, служащие главным образом для эпи- и синзоохории. Разнообразие присемянников заставляет нас разработать критерии их морфологического описания. Итак, по степени обрамления семени они делятся на цельные (почти целиком облегают семя) (многие виды *Euonymus*, *Celastrus*), волосовидно-раздельные (*Sarawakodendron*) и воротничковые (частичные). Последние в свою очередь делятся на валиковидные, или базальные (присемянник занимает не более 1/8 длины семени) (*Maytenus*, *Polycardia echinata*), гребешковидные (боковое расположение по отношению к оси семени) (*Euonymus semenovii* Regel & Herd.), чашевидные (1/2 длины семени) (*Gymnosporia*, *Euonymus verrucosa* Scop.) и купуловидные (2/3 и более длины семени) (*Pachistima myrsinites* Rafin.). В настоящее время ботаниками выявлено 3 разновидности присемянников: 1) ариллусы - чаще всего базальные, мясистые выросты фуникулуса семезачатка; лишенные каких бы то ни было вместилищ и васкулярной системы (*Maytenus*, *Euonymus koopmannii* Lauche); 2) ариллоиды с двумя разновидностями - карункулой и строфиолью. У бересклетовых достоверно известна карункула как экзостомный вырост наружного интегумента в микропилярной части семени. Она обычно имеет мелкие вместилища - полости и дериваты проводящих пучков. Ариллоиды частично или полностью обрамляют семя (многие виды *Euonymus*, *Celastrus*); 3) ариллоидии - имеют смешанное происхождение, т.е. сочетают в себе фуникулярный ариллус с микропилярным ариллоидом (*Sarawakodendron filamentosum* Ding Hou). Видимо, характерен и для некоторых видов бересклета.

3. Крыловидные выросты на семенах, служащие для анемохории, имеют разнообразную форму и локализацию: вдоль всей окружности семени (кольцевидные), вдоль рафе или антирафе, в области халазы или у рубчика. У бересклетовых можно встретить широкие крылья вокруг всего семени (*Lophopetalum*), только на апикальном конце (*Kokoona*, *Catha edulis* Forsk., *Canotia holacantha* Torr., представители подсемейства Hippocrateoideae), причем обычно их образование происходит от фуникулуса и края микропиле.

От всех названных образований следует отличать так называемую "пульпу", часто имеющую разное происхождение: 1) как мясистая, периферическая часть спермодермы (саркотеста), 2) различные семенные придатки типа плацентарных разрастаний. Следует отметить, что "пульпа" разных видов *Salacia* на самом деле представляет собой саркотесту.

Переходя к вопросу о возможных направлениях эволюции этих образований, следует вспомнить знаменитую Дуриан-теорию английского ботаника Корнера (1949; 1953) – одно из важнейших достижений теоретической морфологии растений XX века. Корнер рассматривает семена с ариллусами как черту большей частью примитивных семенных растений. В дальнейшем путем иссушения и уплощения ариллуса возникают крыловидные выросты на семенах. Мы все же склонны присоединиться к точке зрения Ван дер Пейла (1955), считающего саркотесту первичным образованием на семенах, и приводим следующую схему возможных преобразований различных семенных покровов у бересклетовых:



Итак, несмотря на ряд существенных различий, все эти образования возникают в ходе развития семезачатка из разных его структур. Их нужно рассматривать как видоизменения экологического характера, представляющие результат специализации покровов семезачатка, связанную с агентами распространения семян.

# О гомологах в побеговых системах *Veronica L.* (*Scrophulariaceae*)

**Н.П. Савиных**

Вятский государственный педагогический университет, 610007 Киров, ул. Ленина 198

**On homologues in the shoot systems of *Veronica L.* (*Scrophulariaceae*)**

*N.P. Savinykh*

Vyatka State Teachers' Training University, Lenin str. 198, 610007 Kirov, Russia

При биоморфологическом анализе побеговых систем видов рода *Veronica L.* выделены следующие модули:

1. Одноосный (Гатцук, 1994) побег. Для удобства описания в его состав включены боковые соцветия. Это - моноподиальные и монокарпические побеги. Моноподиальные побеги – удлиненные: олигоциклические олигокарпические плагиотропные (*V. officinalis L.*), дициклические ди-монокарпические анизотропные полегающие (*V. umbrosa Bieb.*) с зонами вегетативной, вегетативно-генеративной, вторичного вегетативного нарастания; дициклические или озимые монокарпические (однажды цветущие) анизотропные полегающие (*V. chamaedrys L.*) с зонами возобновления, средней торможения, соцветия и вторичного вегетативного нарастания. Нарастание побегов у *V. officinalis* и *V. filiformis Sm.*, как у многих древесных, завершается прекращением деятельности апикальной меристемы, израстанием побега. Побеги остальных видов отмирают с дистального конца с живой верхушечной почкой.

Монокарпические побеги – анизотропные приподнимающиеся или ортотропные; олигоциклические (*V. incana L.*) и моноциклические (*V. pinnata L.*); удлиненные (*V. longifolia L.*), полурозеточные (*V. gentianoides Vahl.*), с розеточной ортотропной частью (*V. schmidtiana Regel.*). В их строении выделяется больше, чем у моноподиальных, зон: нижняя, средняя и верхняя зоны торможения, возобновления, обогащения, соцветия, у полурозеточных – скрытогенеративная зона.

Побеги формирования, побеги ветвления и дополнения у кустарников и кустарничков (в понимании М.Т. Мазуренко, 1986) также являются одноосными побегами.

Одноосный побег возникает регулярно, циклически повторяется во времени. Это - элементарная биоморфологическая единица побеговых систем покрытосеменных. Его можно использовать для характеристики особей на уровне органов, систем органов, организма в целом, сравнения изменений побегов на разных этапах онтогенеза особи, описания побеговых систем разных биоморф, оценки степени специализации побегов и их частей, сравнения биоморф на уровне органов с включением в сравнительно-морфологический анализ временного параметра. Поэтому одноосный побег можно признать в качестве универсального модуля побеговых систем цветковых растений.

2. Комплекс сохраняющегося одноосного побега (Гатцук, 1994) – модуль второго уровня сложности. У кустарника *Hebe andersonii Lindl.* это - система побега формирования или система побега ветвления 3-4-х порядков ветвления. Подобные системы побегов развиваются у многолетника *V. officinalis* в течение 4-5-и лет, а у вегетативного однолетника *V. beccabunga L.* - одного вегетационного периода

У аэроксильных полукустарничков и стержнекорневых трав с полегающими удлиненными ди- монокарпическими моноподиальными побегами (*V. multifida L.*) этот комплекс представлен системой побегов 2-3-х порядков ветвления, существует почти год. Исходный побег отмирает с дистального конца до близлежащего бокового побега во время цветения последнего. Это аналогично отмиранию центральных осей у кустарников при появлении боковых побегов (Казарян, 1959, 1965) и связано, по-видимому, с внутренними корреляциями в организме.

У однолетника вегетативного происхождения *V. anagallis-aquatica L.*-гидрофита к концу вегетационного периода за счет непрерывного цветения, образования сериальных ком-

плексов и включения зоны соцветия в зону обогащения на основе исходного побега формируется множественная фрондозная гомеотетическая кисть.

У многолетних трав с анизотропными приподнимающимися и ортотропными монокарпическими побегами строение этих комплексов зависит от сложности соцветия и времени появления побегов возобновления. При образовании сложных соцветий и появлении побегов возобновления во время цветения (*V. teucrium L.*) на основе одноосного побега формируется дизъюнктивная система монокарпического побега

(Мамедова, 1985). Такие системы существуют в течение нескольких месяцев: от образования побегов возобновления до отмирания дистальных участков монокарпических побегов.

На основе побегов с простыми терминальными соцветиями, в зависимости от типа ветвления формируются системы монокарпического побега с базитонным (*V. longifolia*), мезотонным (*V. serpyllifolia L.*) и акротонным (*V. telephiifolia L.*) ветвлением. В двух последних случаях плагиотропные базальные участки побегов включаются в нижнюю зону торможения. Эти летне-осенние приросты монокарпических побегов в следующем году становятся побегами возобновления. В онтогенезе разных видов вероник, как и у некоторых видов *Gesneriaceae* (Мамедова, 1985), наблюдаются все переходы побегов обогащения в побеги возобновления.

У плотнокустовых трав и моноцентрических полукустарничков не развиваются побеги обогащения и сложные соцветия. Одновременно увеличилась емкость почки, возникли почечные чешуи, значительная часть побега закладывается во внутрпочечной фазе его развития. Модуль этого уровня у таких растений – монокарпический побег.

3. Комплекс побеговой оси одного видимого порядка (Гатцук, 1994) – модуль следующего уровня сложности. У рыхлокустовых трав это - корневище в виде симподия-монохазия из резидов монокарпических побегов прошлых лет. У длиннокорневищных трав – парциальный куст, модификация системы побега ветвления кустарничков на новом уровне организации биоморф. У многоствольных деревьев – крона (Антонова, 1999), у одноствольного дерева – ветвь от ствола (Антонова, 1999), у кустарников – система побега формирования.

Вышеперечисленные модули, особенно 2 и 3, выполняют разную роль в сложении биоморф. Комплекс побеговой оси одного видимого порядка определяет основу и составляет сущность биоморф. Считаем возможным признать побеговые системы этого уровня в качестве основных модулей, определив последние как элементарную биоморфологическую единицу особи, формирующуюся на основе целого универсального модуля или его части и закономерно повторяющуюся в строении зрелых генеративных особей.

В связи с этим многолетние растения - мультимодульные организмы. Вегетативные однолетники, однолетники, моноцентрические травы образованы одним основным модулем.

Комплекс сохраняющегося одноосного побега у длиннопобеговых длиннокорневищных и моноцентрических трав функционально приближается к универсальному, а у ползучих и стелющихся биоморф является основным модулем.

Универсальные и основные модули разных биоморф, являясь гомологами, служат основой для сравнения жизненных форм, особенно в пределах крупных таксонов.

# Гомологические ряды в наследственной изменчивости побегообразования *Veronica* L. (Scrophulariaceae)

**Н.П. Савиных**

Вятский государственный педагогический университет, 610007 Киров, ул. Ленина 198

## Homologous series of hereditary variation of the shoot formation in *Veronica* L. (Scrophulariaceae)

*N.P. Savinykh*

Vyatka State Teachers' Training University, Lenin str.198, 610007 Kirov, Russia

Основой параллелизмов в эволюции организмов является генотипическая изменчивость особей со сходным набором генов (Вавилов, 1968). По мнению И.Г. Серебрякова (1962), эколого-морфологические ряды жизненных форм можно рассматривать как параллельные гомологические ряды наследственных признаков в сфере вегетативных органов покрытосеменных растений. Эти ряды обусловлены, главным образом, закономерной изменчивостью побегов и их систем.

Анализ биоморф 140 видов *Veronica* L. на уровне секций и 33 видов близкого рода *Hebe* Commers ex Juss. показал, что константные признаки (признаки радикала по Н.И. Вавилову (1968)) в этих родах – открытость побегов (апикальная меристема побега никогда не преобразуется в цветок); супротивное листорасположение на вегетативном участке или, по крайней мере, в основании побега; простые листья с разной степенью расчлененности листовой пластинки; парциальные соцветия – простые брактеозные кисти; ряд генеративных признаков (зигоморфные цветки, двойной околоцветник, синкарпный гинецей, плод коробочка).

К числу же варьируемых признаков относятся такие, как положение побегов в пространстве; способ нарастания; тип пазушных почек на верхушках побегов; тип производных листовых зачатков на верхушках генеративных побегов; степень выраженности междоузлий; число цветков в парциальных соцветиях. Эти варьирующие признаки по-разному сочетаются в разных таксонах, что обуславливает наличие признаков более высокого ранга, в основном определяющих тип биоморфы: терминальных соцветий, монокарпических (однажды цветущих, дифференцированных на структурно-функциональные зоны и неравнодолговечные участки) побегов, розеточных частей побегов во всех секциях вероник, представленных главным образом многолетниками (за исключением *Pseudo-Lysimachium* Koch., *Stenocarpon* Boriss., а также видов *Hebe*, среди которых есть монокарпики–однолетники).

Естественный отбор и внешние условия содействуют выявлению признаков и возникновению параллельных рядов экотипов у разных видов и родов (Вавилов, 1968), в том числе и в роде *Veronica*. Так, изменения соцветий у однолетних и многолетних видов *Veronica* происходят однотипно: путем редукции паракладиев, пазушных соцветий и числа цветков в них, терминальной аббревиации (Тахтаджян, 1964), т.е. усечения терминального соцветия и образования ложнотерминального.

Терминальные простые кисти возникали в истории рода *Veronica*, по-видимому, неоднократно и разными путями. Уже у исходных биоморф - раньше монокарпических побегов (в секциях *Pseudo-Lysimachium* и *Veronicastrum* Koch.) в результате терминальной девиации (Тахтаджян, 1964) побега формирования или побега ветвления. Флоральная зона в этих случаях смещалась на дистальный конец побега (Parkin, 1914), редуцировались боковые цветоносы (Croizat, 1943), прицветники в виде листьев срединной формации преобразовывались в брактеи. В секции *Veronica* ложнотерминальные кисти могли появиться в ходе преобразования монокарпического побега с интеркалярной двойной фрондозной кистью путем терминальной аббревиации; прекращения роста несущей оси после образования соцветия (Parkin, 1914); омоложения соцветий за счет почек, образованных более молодыми меристемами (Нечаева, 1957; Нечаева и др., 1969, 1973); смены способа нарастания систем побегов (Савиных, 1981). Эти же преобразования, по-видимому, имели место при возникновении однолетников: *V. anagallis-aquatica* subsp. *anagalloides* (Guss.) A. Jelen. и подсекции *Peregrinae* A. Jelen. секции *Alsinebe* Griseb.

Формирование однолетников в секциях *Alsinoïdes* Koch. и *Diplophyllum* (Lem.) Walp. происходило в результате аббревиации онтогенеза многолетних исходных видов (Тахтаджян, 1964) и акселерации в генеративной сфере (Gould, 1977). Образованием первой кисти заканчивался онтогенез ползучего вегетативного однолетника с интеркалярными простыми кистями, прекращался рост несущей оси, и возникали однолетники с терминальными кистями.

Монокарпические побеги свойственны многолетникам всех рассматриваемых групп. Формирование этих побегов у вероник могло идти, по крайней мере, двумя путями, различными по времени и характеру преобразований. Первый путь – формирование терминальных соцветий у исходных кустарников, обладавших латеральными соцветиями, при освоении открытых мест обитания. Монокарпические побеги, как однажды цветущие, сформировались в этом случае раньше, чем появились травянистые биоморфы. Эти побеги могли быть моно- и дициклическими (как у многих современных *Hebe*), побегами ветвления или побегами дополнения. Важнейшее значение при возникновении трав в этой линии эволюции имели модусы: геофилия и базальная девиация (изменения метамеров в основании побегов), приведшие к возникновению гипогенных корневищ и геофильных частей побегов (у *V. spuria* L.); интенсификация цикла развития и базальная аббревиация (укорочение базальных частей побегов), приведшие к возникновению моноциклических или озимых монокарпических побегов. Интенсификация жизненного цикла побегов дополнения проиллюстрирована на примере различных родов и видов кустарников и кустарничков в работах М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова (1976 и др.), Л.Е. Гатцук и др. (1974).

Монокарпические побеги с терминальными соцветиями в секции *Veronicastrum* возникали, видимо, такими же путями, но лишь при изменении кустарничков из секции *Veronica* или имевших общее происхождение с нею.

Второй путь возникновения монокарпических побегов – преобразование системы побега ветвления кустарничка в монокарпический побег непосредственно при формировании трав. Этот путь демонстрируют виды секции *Veronica*: *V. officinalis* L., *V. multifida* L., *V. umbrosa* Vieb., *V. chamaedrys* L., *V. prostrata* L., *V. jacquinii* Baumg., *V. teucrium* L. При сравнении побеговых систем, формирующихся в течение моноподиального нарастания исходного побега, у этих видов прослеживается постепенный переход от системы побега, подобной системе побега формирования кустарников до типичного, дифференцированного на зоны, однажды цветущего монокарпического побега. Основные модусы вероятных морфологических изменений: терминальная аббревиация в онтогенезе побега; интенсификация цикла развития побегов и смены осей; базальная девиация: образование побегов переходного типа, а позднее – гипогенных корневищ (*V. chamaedrys*); стелющихся надземных побегов осенней генерации, а позднее – эпигенных корневищ в ряду *V. prostrata* – *V. jacquinii*; геофилия: втягивающая деятельность главного корня, образование побегов переходного типа, а позднее – гипогенных корневищ у *V. chamaedrys*.

Розеточные биоморфы есть во всех рассматриваемых таксонах: у 28 из 184 видов вероник, у 25 из 139 многолетников, у 3 однолетников, в 5 из 9 секций. Побеги в этом случае развиваются по двум моделям побегообразования: симподиальной полурозеточной (*V. incana* L., *V. gentianoides* Vahl.) и двум вариантам симподиальной розеточной:

А. С ортотропной розеточной частью побега. Ветвление акротонное. Нарастание базисимподиальное в отличие от первой модели розеточная часть отмирает осенью вместе с соцветием. Зона возобновления - гипогеогенное корневище (*V. aphylla* L., *V. schmidtiana* Regel);

Б. С плагиотропными побегами; ветвление рассеянное; нарастание мезо- акросимподиальное (*V. bombycina* Boiss. et Kotschy, *V. telephiifolia* Vahl.).

Формирование розеточных растений в роде *Veronica* могло идти в два этапа. На первом этапе при формировании нагорно-степной и высокогорной флор в Юго-Восточной и Центральной Азии от длиннопобеговых исходных форм в секциях *Pseudo-Lysimachium* и *Veronica* возникли полурозеточные растения. Это было обусловлено аридным режимом, который установился в Центральной Азии с мелового периода (Попов, 1938; Вульф, 1944; Камелин, 1973; Пахомов, 1982). Приспособление растений к аридному климату в этих районах шло по пути ксерофитизации и криофилизации (Агаханянц, 1981).

Изменения исходных форм в ксерофильной линии эволюции было обусловлено торможением интеркалярного роста междоузлий базальных участков побега (базальная девиация). В результате сформировались полукустарнички с полициклическими полурозеточными побегами, которые стали исходными формами для видов подсекции *Pseudo-Lysimachium* (Кагарлицкая, 1981).

От видов секции *Veronica* таким же путем могла возникнуть исходная жизненная форма с терминальными соцветиями для видов подсекций *Fruticulosae* Benth. и *Veronicastrum* секции *Veronicastrum*.

В это же время в криофильной линии эволюции при освоении высокогорий Китая на основе моноподиальной длиннопобеговой плагиотропной модели побегообразования у травянистого ползучего хамефита с удлинненными побегами и интеркалярными соцветиями из секции *Veronica* могла сформироваться симподиальная розеточная модель побегообразования с ортотропной розеточной частью. Основные модусы этих изменений - базальная девиация и геофилия, выразившиеся в образовании гипогеогенных корневищ, и терминальная девиация в форме торможения интеркалярного роста междоузлий в зонах соцветия и вторичного вегетативного нарастания. Биоморфа с побегами, развивающимися по этой модели, была широко распространена по территории земного шара. В высокогорьях Китая на ее основе сформировались виды подсекции *Pyroliformis* A. Jelen.

Второй этап формирования розеточных растений в роде *Veronica* связан с альпийским орогенезом. В сходных с высокогорьями Китая условиях Западной Европы от трав, побеги которых развивались по симподиальной розеточной модели с ортотропной розеточной частью, возникли современные *V. aphylla*, а на востоке - *V. granoliflora* Gaertner, встречающаяся лишь на Камчатке, Курильских и Алеутских островах. При освоении высокогорий Кавказа в процесс видообразования вовлекались ксерофилизированные полурозеточные биоморфы. На их основе возникли травы подсекции *Veronicastrum* с симподиальной полурозеточной моделью побегообразования.

Возникновение подвидов *V. spicata* L., которые Н.Н. Цвелев (1982) возводит в ранг вида, связано с плейстоценовыми оледенениями и обусловленными ими миграциями растений

(Еленевский, 1978; Цвелев, 1982). Видообразование в этом случае идет за счет изменения опушения и строения генеративных структур, но без смены модели побегообразования и строения побегов. В это же время в секции *Pseudo-Lysimachium*, по-видимому, от более ксерофильных предков оформилась современная *V. schmidtiana*, побеги которой развиваются по симподиальной розеточной модели с ортотропной розеточной частью.

Формирование однолетников было возможно в трех линиях эволюции биоморф в результате аббревиации онтогенеза многолетних видов и акселерации в генеративной сфере. В мезофильной линии (на лесных опушках, местах пожаров и палов) от ползучих травянистых многолетников могли возникнуть однолетники-монокарпики, подобные тропическому сорняку *V. javanica* Blume. У них еще сохранялось исходное соцветие – двойная фрондозная интеркалярная кисть. Позднее такие растения могли освоить внелесные территории: субальпийские луга, агроценозы, войдя в группу сорных растений. Также, но на основе ползучего вегетативного однолетника с простыми фрондозными интеркалярными кистями могли сформироваться однолетники типа *V. persica* Poiret. В ходе дальнейшей эволюции репродуктивной сферы на основе этой биоморфы произошли современные однолетние виды секций *Alsinoides* и *Diplophyllum*.

В ксерофильных группировках растительности и в нарушенных местообитаниях от столонообразующих трав, особенно подсекции *Serpyllifoliae* (Rompp) A. Jelen., могли возникнуть однолетники-монокарпики секции *Alsinebe*.

В гигрофильной линии появляются однолетники секции *Beccabunga* (Hill) Griseb. и *V. peregrina* L. из секции *Alsinebe*, сходная с видами первой секции местообитанием, числом хромосом, строением и способом вскрывания коробочек.

Преобразования побеговых систем (преимущественно главного побега) у однолетников секции *Alsinebe* были обусловлены теми же модусами, что и побегов у многолетних трав. В результате терминальной аббревиации происходило ограничение моноподиального нарастания и образование ложнотерминальных соцветий – изменение соцветия по пути первого псевдоцикла (по Maresquell & Sell, 1965; Sell, 1969). Базальная аббревиация, эфемеризация и эмбрионизация (Хохряков, 1978) привели к образованию растений с короткой вегетативной частью (подсекция *Acinifolia* (E. Lehm.) Stroh). Базальная девиация в виде нерастяжения междоузлий первых метамеров обусловила образование полурозеточных однолетников с базальной розеточной частью, а терминальная девиация этого же типа привела к образованию полурозеточных однолетников с верхней розеточной частью. Нерастяжение междоузлий в соцветиях привело к возникновению фрондозных щитковидных соцветий: гетеротетических (*V. campylopoda* Boiss.) и гомеотетических (*V. rubrifolia* Boiss.) метелок, двойных (*V. praecox* All., *V. ferganica* M. Pop.) и простых (отдельные особи *V. ferganica*) кистей.

Описанные выше изменения, обусловившие многочисленные параллелизмы у вероник, характеризующиеся сходными фенотипами у близкородственных видов, можно рассматривать как гомологические ряды в наследственной изменчивости побегообразования. Эти ряды следующие:

А. Растения с удлинненными побегами – растения с полурозеточными побегами – растения с розеточными побегами (многолетники различных секций, однолетники);

Б. Побеги с латеральными соцветиями – побеги с терминальными соцветиями (многолетники различных секций);

В. Побеги с латеральными соцветиями – побеги с ложнотерминальными соцветиями (многолетники различных секций, однолетники);

Г. Многолетники – однолетники-монокарпики (возникновение однолетников в различных линиях эволюции, *V. anagallis-aquatica*)

## ЛИТЕРАТУРА

Агаханянц О.Е. Аридные горы СССР. Природа и географические модели флорогенеза. М. 1981. 270 с.

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости //Классики советской генетики. Л. 1968. С. 9-50.

Вульф Е.В. Историческая география растений. М.-Л. 1944. 546 с.

Гатцук Л.Е., Дервиз–Соколова Т.Г., Иванова И.В., Шафранова Л.М. Пути перехода от кустарниковых форм к травянистым в некоторых таксонах покрытосеменных //Проблемы филогении высших растений. М., 1974. С.16 – 36.

Еленевский А.Г. Систематика и география вероник СССР и прилежащих стран. М. 1978. 258 с.

Кагарлицкая Т.Н. Онтогенез и эволюция жизненных форм вероник секции *Pseudo-Lysimachium* Koch: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. М., 1981. 16 с.

Камелин Р.В. Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. Л. 1973. 355 с.

Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. К биолого-морфологической характеристике кустарничков таежной зоны восточной Сибири // Биология и продуктивность растительного покрова Северо-Востока. Владивосток. 1976. С. 3-48.

Нечаева Н.Т. Ритм развития весенних однолетников-эфемеров в пустынях Туркменистана // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1957. Т. 62. Вып 1. С. 73 – 79.

Нечаева Н.Т., Василевская В.К., Антонова К.Т. Экологическая классификация однолетних растений Каракумов // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 11. С. 1689 – 1704.

Нечаева Н.Т., Василевская В.К., Антонова К.Т. Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М. 1973. 241 с.

Пахомов М.М. Палеогеография гор Востока Средней Азии в позднем кайнозое и вопросы флорогенеза: Автореф. дис. ... докт. геогр. наук. М. 1982. 48с.

Попов М.Г. Основные периоды формообразования и иммиграций во флоре Средней Азии в век антофитов и реликтовые типы этой флоры // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1938. Т. 47. Вып.1. С. 95 –105.

Савиных Н.П. Эволюционные преобразования побеговых систем при формировании трав сезонного климата (на примере секции *Veronica* рода *Veronica* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1981. Т. 86. Вып. 5. С. 89 – 98.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М. 1962. 378с.

Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М. - Л., 1964. 236 с.

Хохряков А.П. Эмбрионизация в эволюции растений // Журн. Общ. биол. 1978. Т. 39. № 5. С. 671 – 684.

Цвелев Н.Н. Вероники (*Veronica* L.) из родства *V. spicata* L. и некоторые вопросы филогении этого рода // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 86. Вып. 6. С. 82 – 92.

Croizat L. The concept of inflorescence // Bull. Torrey Bot. Club. 1943. Vol. 70.

Gould S.I. Ontogeny and phylogeny. - Cambr. Mass., 1977. 501 p.

Maresquelle H.I., Sell I. Les problèmes physiologiques de la floraison descendante. // Bull. Soc. Fr. physiol. veget. 1965. T. 11. № 1. P. 94 – 98.

Parkin I. The evolution of the inflorescence // J. Linn. Soc. 1914. Bot. Vol. 42. № 287. P. 511 – 563.

Sell I. Les complexes inflorescentielles de quelques Acanthacées. Étude particulière des phénomènes de condensation, de racémisation, d'homogénéisation et de troncation // Ann. Sci. Nat. Bot. 1969. T. 10. Ser. 12. P. 225 – 350.

## SUMMARY

Some constant and varying features of the shoot system structure in *Veronica* L. were distinguished. Parallel variations of biormorphs in that genus, and some trends of their evolution (such as the formation of terminal bunches, monocarpical shoots, rosette parts of shoots, annuals) were determined established. Series of shoot changes: elongated – semirosette – rosette; shoots with lateral inflorescence – shoots with terminal inflorescence; and biormorph: perennials – annuals were distinguished. These series were regarded as homologous series of hereditary variation of the shoot formation..

## РЕЗЮМЕ

В строении побеговых систем *Veronica* L. выделены константные и варьирующие признаки. Установлены параллельные изменения биоморф, тенденции их возникновения: образование терминальных кистей, монокарпических побегов, розеточных частей побегов, однолетников. Определены ряды изменений побегов: удлиненные – полурозеточные – розеточные; побеги с латеральными соцветиями – побеги с терминальными соцветиями; и биоморф: многолетники – однолетники. Эти ряды оценены как гомологические ряды в наследственной изменчивости побегообразования.

# Математические принципы трехмерной организации эпителиальных пластов

**Г.А. Савостьянов**

Институт Эволюционной Физиологии и Биохимии им. И.М. Сеченова РАН, 194223 Санкт-Петербург, Пр. Мориса Тореза 44.  
E-mail: gensav@iephb.ru

## Mathematical principles of spatial organization of epithelial sheets

*G.A. Savostyanov*

I.M. Sechenov Institute for Evolutionary Physiology and Biochemistry RAS,  
Maurice Thorez pr. 44, 194223 St. Petersburg, Russia. E-mail: gensav@iephb.ru

## ВВЕДЕНИЕ

Существующие представления о тканевой структуре носят в основном плоскостной характер, а их трехмерное строение в норме и патологии остается практически неизвестным. Это объясняется, во-первых, характером господствующей в гистологии методики изучения тонких (практически двумерных) срезов, не позволяющих судить о трехмерной организации тканей, и, во-вторых, недостаточным развитием современной формализованной теории строения биологических тканей (Lewis, 1946; Смолянинов, 1980; Dormer, 1980; Маресин, 1990; и др.).

До последнего времени эта теория применительно к эпителиям основывалась на двух постулатах. Первый является очевидным и состоит в утверждении, что клетки пласта упакованы плотно и без промежутков. Согласно второму, число клеточных граней, сходящихся в точках пересечения, одинаково для всего пласта и всегда равно только трем. Этот постулат известен как эмпирическое правило Томпсона, выведенное на основании изучения растительных и некоторых простейших животных тканей. Топологическим следствием этого жесткого ограничения является вывод о том, что как для однослойных, так и для многослойных пластов возможно лишь по одному варианту правильных моделей тканевой структуры. Клетки этих моделей не различаются по типам дифференцировки и имеют форму соответственно только шести- и четырнадцатигранников. Таким образом, в существующем виде эта теория не отражает всего многообразия пространственной организации клеточных пластов, не прогнозирует их развития и не ориентирует исследователей на целенаправленный поиск предсказываемых вариантов тканевой архитектуры. А именно таким требованиям должна отвечать теоретическая гистология (Беклемишев, 1925; Любищев, 1982; и др.).

В этих условиях возможна и известна лишь эмпирическая методика реконструкции трехмерной структуры тканей по серийным срезам. Поскольку эта методика не предполагает никакого знания о тканевом строении на каждом последующем уровне, для осуществления реконструкции требуется максимальное число срезов и сложная процедура их совмещения. Разрешающая способность этой методики даже при использовании такой современной техники, как конфокальная микроскопия и компьютерная обработка изображений (Russ, 1995; Carragher, Smith, 1996; и др.), остается низкой. Это делает ее пригодной для реконструкции лишь органов, но не внутренней структуры тканей. В итоге отсутствие знаний о пространственной организации клеточных пластов в норме тормозит изучение закономерностей их

трансформации при метаплазии и дисплазии и затрудняет понимание сути злокачественного роста.

## ПРЕДСТАВЛЕНИЯ О МОДУЛЬНОМ СТРОЕНИИ ТКАНЕЙ

Для преодоления существующих затруднений нами разработан новый высокорезультативный подход к изучению трехмерной структуры эпителиев. Этот подход основан на развитии концепции модульного строения тканей, где модуль – это элементарная морфофункциональная тканевая (не органная!) единица. Эти единицы возникают в результате разделения функций между клетками. Мы разработали формализованную теорию такого разделения, пригодную для количественного описания состава и структуры мономерных гистионов (Савостьянов, 1976, 1989). В рамках этой теории оказалось возможным построить их естественную классификацию в виде периодической таблицы. Ее формальной основой является такая известная математическая структура, как треугольник Паскаля. Мы придали параметрам этой таблицы биологический смысл и показали их пригодность для измерения прогрессивного развития (Савостьянов, 1977, 1989).

Сопоставление структуры теоретических гистионов и реальных бластомеров показало их хорошее соответствие. Это позволило заключить, что гистионы представляют собой самостоятельный и пока упускаемый из виду уровень биологической организации, расположенный между уровнями клеток и тканей. Сами же ткани можно рассматривать как результат полимеризации гистионов (Савостьянов, 1991). В зависимости от состава и структуры гистионов такие полимеры должны представлять собой одно-, двух- и трехмерные координационные решетки (отметим, что именно в таком порядке и шло эволюционное становление многоклеточности (Захваткин, 1949)). Зная состав и структуру гистионов, а также правила их полимеризации, можно вычислять пространственную организацию клеточных пластов, строить семейства их трехмерных моделей и прогнозировать тканевое развитие.

## ДВУМЕРНЫЕ МОДЕЛИ КЛЕТОЧНЫХ ПЛАСТОВ

Поскольку направления и степень дифференцировки клеток в гистионах могут быть различными, клеточный состав и смежность (т.е. число партнеров каждой клетки) также могут различаться. Отсюда следует, что правильные модели клеточных пластов могут быть построены из разнотипных клеток различной смежности (Савостьянов, 1989, 1991, 2001). Соответственно и число пересекающихся клеточных граней, оставаясь одинаковым для всего пласта, может принимать различные значения. Это означает, что правило Томпсона является важным, но частным случаем.

Отказ от фиксированного числа сходящихся клеточных граней позволил сформулировать более реалистичный и полный набор постулатов в следующем виде: (1) Свойственный мономерному гистиону клеточный состав, численные соотношения и смежность клеток сохраняются и у полимера. (2) Эпителиальные клетки контактируют друг с другом непосредственно и упакованы без промежутков. (3) Каждой гранью клетки контактируют только с одним партнером. (4) Клетки пласта стремятся минимизировать свою поверхность и принять форму правильных многогранников. (5) Все точки пересечения клеточных граней в пласте должны быть эквивалентными, т.е. в каждой точке должно сходиться одно и то же число граней. (6) Смежность клеток монослоя на всех уровнях (базальном, срединном и апикальном) одинакова и не меняется с ростом высоты клеток.

Эти постулаты позволили расширить семейство правильных двумерных топологических и геометрических моделей однослойных эпителиев. В частности, поскольку четыре первых правила этого набора совпадают с правилами известных в математике одиннадцати так

называемых правильных паркетов (описанных еще Кеплером), их можно интерпретировать как математические модели клеточных пластов. Такая интерпретация означает, что однослойные пласты могут реализовывать не один (как это считалось до сих пор), а по меньшей мере одиннадцать топологических вариантов периодических клеточных мозаик. Клетки этих мозаик имеют пять различных форм в виде трех-, четырех-, шести-, восьми- и двенадцатиугольников. При этом в точках пересечения сходятся от трех до шести клеточных граней.

Из этих моделей также следует, что важными новыми свойствами пластов, связанными с их гистионным строением, являются трансляционная симметрия и стехиометрия состава, а также вытекающий из этих свойств закон постоянства междугранных углов (Савостьянов, 1989, 1991, 1998). По этим свойствам можно определять состав и структуру тканевых гистионов. Делается это так, как принято в кристаллографии: выделяют элементарную ячейку полимера и определяют состав и связность ее клеток.

Кроме топологии, эти пласты характеризуются различным клеточным составом, могущим принимать значения  $A$ ,  $AB$ ,  $ABC$ ,  $AB_2$ ,  $AB_3$  и т.д., где  $A$ ,  $B$  и  $C$  – клетки различных типов (скажем, реснитчатые, опорные, слизистые и т.д.). Это означает, что пласт может быть представлен клетками одного типа (мезотелий), двух типов (реснитчатые и опорные клетки в реснитчатом эпителии), трех типов и т.д. В связи с этим возникает вопрос: какое максимальное число разнотипных клеток может входить в пласт при условии, что все они контактируют между собой? Формально говоря, эти вопросы сводятся к решению известной в теории графов задачи о раскраске карты (Grunbaum, Shepard, 1987). Можно показать, что для одномерных (нитевидных) клеточных тяжей это число равно трем, а для однослойных пластов из трех-, четырех- и шестигранных клеток оно равно четырем, пяти и семи соответственно (Савостьянов, 1976, 1991).

Экспериментальная проверка теоретических моделей и целенаправленный анализ данных литературы привели к тому, что девять из одиннадцати предсказанных вариантов уже найдены в реальных тканях различных животных, а обнаружение еще двух прогнозируется (Савостьянов, 1991; 2001; Савостьянов и др., 1999). Таким образом, впервые была показана возможность предсказания новых вариантов тканевых структур. Наше собственное количественное исследование эктодермы зародышей амфибий в развитии показало также, что для однослойных эпителиев действительно характерны такие новые свойства, как цветная трансляционная симметрия и стехиометрия состава, что свидетельствует о модульном строении тканей (Савостьянов, 1991; Савостьянов, Грэфнер, 1993). Эти результаты являются приоритетными.

## **ТРЕХМЕРНЫЕ МОДЕЛИ КЛЕТОЧНЫХ ПЛАСТОВ**

Полученное семейство двумерных моделей послужило основанием для перехода к описанию трехмерной организации многорядных и многослойных тканей. Это становится возможным при дальнейшем развитии набора постулатов и, в частности, при отказе от требования об одинаковости числа пересекающихся клеточных граней, а также отмене третьего и пятого ограничений. Такая отмена позволила расширить семейство двумерных и открыла новый способ синтеза трехмерных тканевых моделей. В основе такого синтеза лежит обнаруженная нами способность вышеупомянутых двумерных моделей к линейному непрерывному взаимопревращению с соблюдением закона постоянства междугранных углов (Савостьянов, 1998 2001). В этом случае синтез семейства идеализированных трехмерных моделей эпителиальных пластов сводится к следующему:

1. Приняв в качестве исходной одну из двумерных моделей, постепенно уменьшаем площадь клеток какого-либо типа путем изменения величины и (в пределе) числа клеточных граней. Освобождающееся при этом пространство занимают возрастающие в размерах остающиеся клетки так, что площадь пласта не меняется. Вытесняя таким образом из него из-

бранную популяцию клеток, превращаем одни варианты двумерных моделей в другие. Процесс их превращения дает последовательный набор промежуточных клеточных мозаик. Этот набор можно интерпретировать как серию сечений многослойного пласта, характеризующих смежность его клеток на различных уровнях.

2. По множеству картин таких сечений восстанавливаем форму и взаиморасположение клеток пласта в пространстве, тем самым строим его трехмерную модель.

3. Проводим ее верификацию. Методически подход к верификации заключается в сравнении теоретических сечений моделей с набором серийных тангенциальных срезов реальных тканей, целенаправленном поиске предсказываемых моделями структур и выборе той из моделей, которая в наибольшей степени соответствует реальности.

В процессе теоретической проработки этого подхода было найдено, что практически все двумерные модели могут трансформироваться друг в друга. На этой базе построены различные семейства трехмерных моделей тканевой архитектуры и показано, что они хорошо отражают пространственную организацию покровных и сенсорных эпителиальных пластов в норме и патологии (Грефнер и др., 1997; Савостьянов, Грефнер, 1998; Савостьянов и др., 2000). При этом оказалось, что их конструкции состоят из небольшого набора стандартных блоков (слайсов), встречающихся в различных комбинациях. Эти комбинации и порождают вычисляемое множество вариантов пространственной организации клеточных пластов, составляющих репертуар развития эпителиев в онто- и филогенезе (Савостьянов, 1994, 1998, 2001). Всем этим моделям также свойственна трансляционная симметрия и стехоиметрия состава.

Разработанный подход к реконструкции трехмерной структуры тканей с помощью моделей позволил также найти комплекс новых информативных признаков для однозначной характеристики топологии клеточных пластов. Этот комплекс включает в себя следующие признаки: 1) клеточный состав, 2) численные соотношения клеток, 3) смежность клеток, т.е. число соседей каждой клетки (в том числе доли гомогенных и гетерогенных соседств), 4) число пересекающихся клеточных граней (в том числе доли пересечений с различным числом граней). Эти признаки пригодны также для диагностики.

Проведенное экспериментальное испытание такого подхода при изучении трехмерной структуры нормальных многослойных тканей показало, что он позволяет вычислять и прогнозировать новые варианты трехмерной тканевой организации и ориентировать на их целенаправленный поиск. При этом учет теоретически предсказываемых параметров симметрии и анизотропии тканей существенно облегчает анализ гистологических данных (Савостьянов, Грефнер, 1998; Савостьянов и др., 2000). Это радикально повышает разрешающую способность реконструкции трехмерной гистоархитектоники реальных эпителиев и требует для ее осуществления значительно меньше срезов.

## **РАЗВИТИЕ ТКАНЕЙ**

В рамках принятых представлений изменения тканей в развитии сводятся к превращению описанных моделей друг в друга. При этом такие превращения должны протекать по типу "фазовых переходов" (Савостьянов, 1991). Они могут заключаться в изменении смежности, состава, численных соотношений клеток или всего сразу. И в самом деле, полученные нами экспериментальные результаты показывают, что подобные превращения действительно имеют место (Савостьянов, Грефнер, 1993). Описаны они и в литературе (Honda et al., 1986). Это дает основание предположить, что изменения архитектоники эпителиев при метаплазии, дисплазии и канцерогенезе также можно сопоставить с фазовыми переходами. Данные, полученные нами при исследовании новообразований эктодермы зародышей лягушки, хорошо согласуются с таким предположением (Грефнер и др., 1997).

Таким образом, полученные результаты развивают представления о теоретической морфологии, заложенные еще Сент-Илером, Геккелем, Вирховым, Беклемишевым, Любищевым и другими морфологами с теоретическим складом ума. Эти результаты составляют основу вычислительной структурной гистологии и патологии. Они открывают принципиальную возможность компьютерного синтеза моделей тканевой структуры (подобно тому, как это уже происходит в компьютерной химии) и прогнозирования ее изменений в нормальном развитии и патологии.

Дальнейшая разработка подхода может привести к тому, что полученное с помощью моделей точное знание тканевой структуры в норме позволит понять суть топологических перестроек тканей при метаплазии, дисплазии и злокачественном росте. Кроме того, предлагаемая новая теория строения тканей и семейства тканевых моделей позволят компактно и наглядно описать обширный гистологический материал. Этим они смогут сделать более легким и осмысленным освоение курса гистологии и патологии студентами медицинских, биологических, ветеринарных и сельскохозяйственных специальностей.

В целом полученные результаты позволяют сделать следующие заключения:

1. Представления о модульном строении тканей являются теоретической основой для построения семейства трехмерных моделей эпителиальных пластов. Эти модели отражают геометрию и топологию реальных тканей и облегчают ее реконструкцию по минимуму срезов.

2. Эти модели и реальные пласты состоят из сравнительно небольшого числа стандартных блоков – слайсов. Такие слайсы могут реализовываться как самостоятельно, так и входить в состав более сложных моделей.

3. Комбинирование этих слайсов может порождать множество вариантов тканевых архитектур, и это множество в принципе может быть ограниченным и вычислимым. Это говорит о возможности создания вычислительной гистологии, способной находить множество всех возможных тканевых архитектур и, тем самым, прогнозировать направления тканевого развития.

4. Ограниченность этого множества может быть причиной того, что одни и те же конструкции могут реализовываться в самых разных эпителиях. В этом и может состоять объяснение гистологических параллелизмов, диапазон которых также может поддаваться прогнозированию.

## ЛИТЕРАТУРА

- Беклемишев В.И. Морфологические проблемы животных структур (к критике некоторых из основных понятий гистологии) // Известия Биологического НИИ при Пермском ун-те, Пермь, 1925. Т. 3. Прил. 1. С. 1 – 67.
- Грефнер Н.М., Савостьянов Г.А., Худолей В.В. Изучение клеточных мозаик новообразований эктодермы зародыша *Rana temporaria* L. с помощью сканирующей электронной микроскопии // Экспериментальная онкология, 1997. Т. 19. № 4. С. 289 – 295.
- Захваткин А.А. Сравнительная эмбриология низших беспозвоночных. М.: Сов. наука, 1949. 395 с.
- Любищев А.А. Понятие сравнительной анатомии. // Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. С. 199 – 218.
- Маресин В. М. Пространственная организация эмбриогенеза. М.: Наука, 1990. 169 С.
- Савостьянов Г.А. Аксиоматический подход к изучению процедуры специализации и интеграции как основы становления многоклеточности // Цитология, 1976. Т. 18. № 5. С. 611 – 619.
- Савостьянов Г.А. О некоторых элементарных актах и законах биологического развития. Элементы структурной биологии // Журн. общей биол., 1977. Т. 38. № 2. С. 167 – 181.

- Савостьянов Г.А. Опыт построения дедуктивной теории специализации и интеграции клеток в фило-, онто- и патогенезе // *Арх. анат.*, 1989. Т. 96. № 2. С. 78 – 93.
- Савостьянов Г.А. Теория клеточных мозаик плоских эпителиев // *Архив анат.* 1991. Т. 100. № 6. С. 5 – 27.
- Савостьянов Г.А. Модель пространственной организации двурядного эпителия // *Журн. эвол. биохим. и физиол.* 1994. Т. 30. № 5. С. 625 – 631.
- Савостьянов Г.А. Моделирование трехмерной структуры эпителиев, построенных из двух-, трех- и четырехклеточных модулей // *Морфология*, 1998. Т. 113. № 2. С. 7 – 20.
- Савостьянов Г. А. Принципы пространственной организации клеточных пластов // *Биофизика*, 2001. Т. 46 (в печати).
- Савостьянов Г.А. Теория пространственной организации эпителиальных пластов (на примере нейроэпителиев) // *Морфология*, 2001. Т. 118 (в печати).
- Савостьянов Г.А., Грефнер Н.М. Трансляционная симметрия клеточных мозаик эктодермы зародыша амфибий как проявление их модульного строения // *Известия РАН, сер. биол.*, 1993. Вып. 6. С. 805 – 813.
- Савостьянов Г.А., Грефнер Н.М. Трехмерная гистоархитектоника эпидермиса личинки травяной лягушки // *Онтогенез*, 1998. Т. 29. № 1. С. 31 – 37.
- Савостьянов Г.А., Грефнер Н.М., Савостьянова Е.Г. Моделирование и реконструкция трехмерной структуры эпителиев. Трехмерная гистология. 1999. <http://members.tripod.com/~Gensav/index.htm>
- Савостьянов Г.А., Грефнер Н.М., Голубева Т.Б., Савостьянова Е.Г. Трехмерная организация сенсорного эпителия улитки птиц состава  $AB_3$  // *Морфология*, 2000. Т. 117. № 2. С. 62 – 68.
- Смолянинов В.В. Математические модели биологических тканей. М.: Наука, 1980. 368 с.
- Carragher B., Smith P.R. Advances in computational image processing for Microscopy // *J. Structural Biology*, 1996. Vol. 116. № 1. P. 2 – 8.
- Dormer K.J. Fundamental tissue geometry for biologist. London, Cambridge: University Press, 1980. 150 p.
- Honda H., Yamanaka H., Egushi G. Transformation of a polygonal cellular pattern during sexual maturation of the avian oviduct epithelium: computer simulation // *J. Embryol. Exper. Morphol.*, 1986. Vol. 98. № 1. P. 1 – 19.
- Grunbaum B. & Shepard G.C. Tilings and Patterns. New York: W.N. Freeman and Co., 1987. 700 P.
- Lewis F.T. The shape of cell as a mathematical problem // *Amer. scientist*, 1946. Vol. 34. № 3. P. 359 – 369.
- Russ J.C. The image processing. Boca Raton, Ann Arbor, London, Tokyo: CRC Press, 1995. 674 p.
- Thompson D'Arcy W. On growth and form. Cambridge: Univ. Press, 1942. 1116 p

## РЕЗЮМЕ

Впервые описаны принципы пространственной организации клеточных пластов и предложен новый высокорезультативный подход к изучению их гистоархитектоники. Этот подход основан на концепции модульного строения тканей и заключается в построении семейства топологических и геометрических моделей тканевой структуры и их экспериментальной апробации. Этот подход позволяет предсказывать и затем обнаруживать неизвестные ранее топологические варианты гистоархитектоники эпителиев и прогнозировать их изменения в развитии и патологии. С его помощью описаны такие неизвестные ранее свойства эпителиальных пластов, как трансляционная симметрия и стехиометрия состава. Кроме того, этот подход дал возможность найти новые информативные признаки для однозначной характеристики топологии клеточных пластов. В итоге подход позволяет проводить точную реконструкцию структу-

ры тканей в норме и патологии, используя минимальное число срезов. В целом описанный подход может явиться основой структурной гистологии как части современной структурной биологии.

## **SUMMARY**

**Novel principles of spatial epithelial sheet organization are presented in this paper for the first time. A highly efficient approach has been suggested to the study of the sheet histoarchitecture. The approach is based on the concept of modular tissue structure and consists of deducing and experimentally verifying a family of topological and geometrical models tissue structure. The approach offers possibilities for deducing the law of 3-D organization of tissues and finding earlier unknown variants of epithelial sheet topologies as well as for forecasting their changes both in normal and pathological morphogenesis. This allows a researcher to describe few previously unknown characters of epithelial sheets (such as translational symmetry and composition stoichiometry). In addition the approach let us to find new informative attributes for unequivocal characteristic in epithelia topology. In sum, the approach permits a reaeacher reconstruct exactly normal and pathological 3-D tissue structures based on the minimal number of sections. In general, the approach forms a basis of structural histology as a new part of modern structural biology.**

# Строение годичных побегов Первоцветных южного Подмосковья в связи с проблемой гомологизации структур

**И.Б. Седых**

Московский педагогический государственный университет, 129278 Москва, ул. Кибальчича 6, корп. 5

## The annotinous shoot structure in some species of Primulaceae from south of Moscow region in connection with problem of the structure homology

*I.B. Sedykh*

Moscow Pedagogical State University. Kibalchich str. 6, bl. 5, 129278 Moscow, Russia

Растение – это организм, который имеет модульное строение (Шафранова, 1980, Шафранова, Гатцук, 1994). Модуль здесь понимается как повторяющийся элемент структуры организма. Гомологизация частей такого сложного с точки зрения организации объекта как растение представляет собой неординарную и весьма трудную задачу.

Для того, чтобы провести сравнение подобного рода, в качестве примера были выбраны четыре вида сем. Primulaceae, наиболее распространенные на юге Подмосковья: *Primula veris* L., *Trientalis europea* L., *Lysimachia vulgaris* L., *L. nummularia* L. Все указанные виды - многолетние вегетативно-подвижные травянистые растения. Вегетативное размножение происходит за счет реализации пазушных почек побегов предыдущего года.

*Lysimachia nummularia* - наземно-ползучее растение, безрозеточные плагиотропные побеги которого нарастают в течение сезона моноподиально. В системе годичного побега можно выделить флоральную зону, образованную пазушными одиночными цветками и следующую за ней вегетативную часть, скелетный побег которой нарастает моноподиально вплоть до времени гибели термальной почки в конце ноября-декабре. Вегетативные пазушные почки здесь могут формировать и побеги возобновления и побеги обогащения в зависимости от условий роста особи. Цветки располагаются в пазухах листьев, начиная со 2-4 метамера и образуют флоральную зону, которая охватывает от 2 до 5 узлов. Побеги уходят под снег с зелеными листьями. Подснежный рост пазушных почек не отмечен. К середине февраля-марта листья гибнут и побег втягивается корнями в почву. Таким образом, *Lysimachia nummularia* имеет надземные, безрозеточные, плагиотропные годичные побеги, флоральная зона которых расположена почти в их основании.

Годичный побег *Lysimachia vulgaris* образован длинным гипогеем корневидным с чешуевидными листьями и ортотропной надземной частью. Морфологически и функционально можно выделить часть корневища переходную к надземному побегу. Здесь в пазухах чешуевидных листьев образуются побеги возобновления. В редких случаях они возникают на удлиненной части корневища. Ортотропная часть побега несет зеленые листья с вегетативно-генеративными пазушными почками. Пазушные почки развиваются в побеги обогащения, которые образуют флоральную зону в верхней части побега. Ее можно описать как соцветие: это полителическая кисть, в нижней части фрондозная, в верхней брактеозная. Образована системой паракладиев, представленных побегами обогащения. Флоральная единица – открытая ярусная кисть. При травмах оси 1-го порядка почки нижних ассимилирующих листьев также развивают побеги обогащения, идентичные ранее упомянутым.

Итак, *Lysimachia vulgaris* – длиннокорневидное безрозеточное травянистое растение, годичный побег которого образован подземной плагиотропной и надземной ортотропной частями. Надземный побег можно полностью отождествить с флоральной зоной, если учитывать характер пазушных почек.

Годичный побег *Trientalis europea* также представлен плагиотропным столоном и клубеньком, которые располагаются в подстилке, и надземной ортотропной частью. Столон и клубенек несут чешуевидные листья, в пазухах которых развиваются побеги возобновления. Чаще это происходит в области клубенька, реже – на столоне. Ортотропный побег в нижней части несет 1-3 маленьких, в верхней части – 4-8 крупных ассимилирующих листьев. В пазухах нижних листьев располагаются вегетативные почки, которые очень редко образуют побеги обогащения, в верхних – генеративные почки. Здесь формируется открытая флоральная зона, представленная одиночными пазушными цветками.

Таким образом, *Trientalis europea* столонообразующее травянистое растение, годичный побег которого образован плагиотропной и ортотропной частями, причем надземная часть несет верхушечную розетку листьев.

Годичный побег *Primula veris* образован двумя розеточными элементарными побегами, которые последовательно образуются с весны предыдущего года до весны следующего сезона (соответственно "летне-осенний" или "весенний" розеточные побеги). Годичный побег в течение указанного времени нарастает моноподиально и завершается образованием терминального соцветия. По нашему мнению соцветие здесь – брактеозная укороченная открытая кисть, расположенная на цветоносе. Побег возобновления развивается из пазушной почки верхнего листа "весеннего" побега. Пазушные почки ниже расположенных листьев этой и всех листьев "летне-осенней" розетки могут образовывать побеги обогащения. На "летне-осенней" части побега при травмах терминальной почки могут возникать и побеги обогащения и побеги возобновления в зависимости от условий местообитания.

*Primula veris* – это короткокорневищное розеточное растение, годичный побег которого образован двумя элементарными розеточными побегами, которые в течение сезона развиваются надземно, а затем втягиваются в почву.

При макроморфологическом анализе годичные побеги можно сопоставлять по разным признакам. Это позволяет делать модульная организация растения как системы. Попытаемся сравнить побеги упомянутых видов по двум признакам: (а) с учетом порядка заложения метамеров в сезонном развитии (сходство по положению) и (б) по характеру почек, расположенных на разных частях растения (сходство по преобладающей функции).

За точку отсчета в первом случае принимаем базальный метамер. По последовательности заложения метамеров в сезонном развитии можно выстроить следующие ряды сравнения:

- осень: осенняя часть "летне-осеннего" побега *Primula veris* – клубенек *Trientalis europea* – часть корневища, переходная к ортотропному побегу *Lysimachia vulgaris* – вегетативная часть побега 1-го и 1+n-го порядка *Lysimachia nummularia*. Все части сформированы в предыдущем сезоне.
- весна: "весенний" побег с соцветием *Primula veris* – ортотропный побег *Trientalis europea* – ортотропный побег *Lysimachia vulgaris* – первые междоузлия годичного побега и флоральная зона *Lysimachia nummularia*.
- лето: летняя часть "летне-осеннего" побега *Primula veris* – корневище *Lysimachia vulgaris* – столон *Trientalis europea* – вегетативная часть, следующая за флоральной зоной *Lysimachia nummularia*.

Сравнение по второму признаку можно сделать по трем направлениям:

- а) по вегетативным частям с почками возобновления;
- б) по вегетативным частям с почками обогащения;
- в) по положению почек, которые формируют флоральную зону.

Соответственно получаем следующие ряды:

- а) верхний метамер "весеннего" побега *Primula veris* – столон и клубенек *Trientalis europea* – надземная часть побега *Lysimachia vulgaris* – флоральная зона побега *Lysimachia nummularia*;

б) "летне-осенний" и нижние метамеры "весеннего" побега *Primula veris* – зона с мелкими ассимилирующими листьями ортотропного побега *Trientalis europea* – вся надземная часть *Lysimachia vulgaris* – вегетативная часть побега, следующая за флоральной зоной *Lysimachia nummularia*;

д) соцветие *Primula veris* – верхняя розеточная часть побега *Trientalis europea* – надземная часть *Lysimachia vulgaris* – флоральная зона *Lysimachia nummularia*.

Учитывая иерархичность модульной организации растения (Гатцук, 1994), возможны и другие точки отсчета для сравнения его структур. Если попытаться сравнить несколько годовичных побегов разных видов, то видно, что одна часть какого-либо побега может совпадать либо с разными структурами побегов других видов, либо с разными частями одной и той же структуры. При сравнении нескольких систем побегов также может происходить "перекрывание" структур, сравниваемых по разным критериям. В случае тех видов, какие были рассмотрены выше, можно отметить, что гомологизировать годовичные побеги по выбранным критериям не удастся. Полученные ряды сравнения можно рассматривать только как аналогии, причем аналогия здесь принимается в широком смысле без учета смысла этого термина как сходства по положению.

# Проблема гомологии в растительном мире: растение как объект гомологизации

*Л.М. Шафранова*

125475 Москва, ул. Зеленоградская 37, кв. 91

Homology problem in plant world: plant as an object of homologization

*L.M. Shafranova*

Zelenogradskaja str. 37, app. 91, 125475 Moscow, Russia

Гомология – одно из важнейших общебиологических понятий. Понятие и термин “гомология” как противопоставление аналогии ввел в науку Р. Оуэн, который различал три вида гомологий: специальная, или частная гомология, общая гомология и сериальная гомология, или гомодинамия (Канаев, 1966).

Появление теории Дарвина (1859) подвело под понятие гомологии эволюционную основу. Гомологичное сходство частей разных организмов стали объяснять происхождением этих организмов от общего предка. Критерии гомологии, независимые от представлений о филогенетическом родстве, были предложены А. Ремане (Remane, 1961). Основных критериев три: положения, специального качества и переходных форм (непрерывности). А. Ремане выделяет также три вспомогательных критерия, которые основаны на наличии или отсутствии сходных признаков у близкородственных и неродственных организмов.

Представления о гомологии сложились на материале высших животных (в современном понимании – унитарных организмов), и лишь потом были перенесены в ботанику, объектами которой – организмы модульные (Tomlinson, 1984a). За введенными Томлинсоном понятиями стоят чрезвычайно глубокие различия в типе организации и образе жизни, детально рассмотренные А.А. Нотовым (1999) и Н.Н. Марфениным (1999). Добавим к этому, что унитарные организмы получают необходимую для жизни энергию посредством голозойного питания, а модульные – в рассеянном состоянии через наружную поверхность тела (Шафранова, 1990). Модульный организм представляет собой четырехмерную (пространство-время) динамическую систему однотипных структур (модулей) разных рангов. Целостность растительного организма, значительно различающаяся у растений разных жизненных форм, всегда существенно ниже, чем у животных. Независимость частей растения такова, что растительный организм нельзя считать “неделимым” (“индивидуумом” в собственном смысле слова), но он морфологически непрерывен и обособлен от других организмов, поэтому для его обозначения более уместно употреблять слово “особь”. Следует отметить также, что то, что принято называть “органами” растения, принципиально отличается от органов унитарных животных (в частности, внутренним органам животных у растений соответствуют системы тканей – Шафранова, 1990, Нотов, 1999). Представляется очевидным, что у растений как процедура гомологизации, так и применение критериев гомологии должны быть существенно иными, чем у унитарных животных (Hagemann, 1975; Tomlinson, 1984a,b; Шафранова, 1993). Так, положение того или иного органа у растений – не “точный адрес”, как у животного, а скорее способ расположения однотипных частей (Eckart (1964) говорит об “относительном сходстве” положения). Характеристика “специального качества” какого-либо органа может включать особенности положения его составных частей.

Из сказанного ясно, что проблема гомологии в масштабе всего органического мира требует более общего подхода, не ограниченного рамками зооцентризма. Такой подход предложил С.В. Мейен (1978), который рассматривает процедуру гомологизации как процесс классификации частей. Классы частей он называет меронами. Подход С.И. Мейена допускает

выделение и классификацию меронов по разным признакам и, следовательно, возможность разных гомологизаций для одного и того же множества объектов; соответственно одни и те же объекты в рамках разных гомологизаций могут быть и гомологичны, и не гомологичны друг другу (такую возможность для растений как модульных организмов допускает и R. Sattler (1984)).

Попробуем применить принципы С.В. Мейена к растительным объектам и расклассифицировать тело растения (для простоты – цветкового), последовательно используя традиционный морфо-функциональный подход. В соответствии с ним тело цветкового растения разделяется на основные вегетативные (“железная триада” – корень, стебель, лист) и репродуктивные (цветок, плод) органы, которые, в свою очередь, подразделяются на составные части; они могут рассматриваться как органы 2-го и 3-го порядка (Серебрякова, 1984). Такая классификация статична и не учитывает динамичности растения, работает преимущественно со структурами ограниченного роста (цветок, плод, лист), а по отношению к длительно нарастающим структурам (стеблю, корню) рассматривает их сиюминутное состояние. Это позволяет устанавливать гомологии, применяя критерии Ремане с указанными выше оговорками. Результат – выявление классических случаев аналогии (сходная функциональная специализация негомологичных органов – клубни, колючки разной морфологической природы) и гомологии структур, различающихся по функциям и внешнему облику (листья и почечные чешуи и т.д.), а также дает возможность упорядочить многообразие репродуктивных органов. Eckart (1964) наглядно демонстрирует возможность использования критериев гомологии в систематике растений. В сущности, современные классификационные системы высших растений, отражающие представления их авторов о филогенетических связях тех или иных групп, основаны в первую очередь на признаках репродуктивных структур и лишь в меньшей степени – вегетативных.

Морфолого-функциональная классификация частей тела растения по существу не затрагивает структуры открытого роста – побеги и корни и их системы, которые составляют значительную массу вегетативного тела и обеспечивают свойства растения как модульного организма. Очевидно, что в соответствии с идеями и подходами С.В. Мейена следует провести мерономическую процедуру в отношении вегетативного тела растения, а именно – создать классификацию модулей как его частей. Следует отметить, что выделять в составе вегетативного тела растения повторяющиеся структурные единицы разных рангов начал ещё в начале 50-х годов И.Г. Серебряков. С позиций сегодняшнего дня его работы можно рассматривать как первый опыт системного анализа вегетативных структур растения с учетом их динамичности и фактора времени. Методы и подходы И.Г. Серебрякова были использованы в многочисленных работах его учеников и последователей, изучивших несколько сотен видов растений разного систематического положения, относящихся к разным жизненным формам, произрастающих в разных природных зонах и эколого-фитоценологических условиях. В результате были выявлены новые структурно-биологические единицы (следует особо отметить разработанную М.Т. Мазуренко и А.П. Хохряковым (1977) классификацию побегов, слагающих многолетние побеговые системы деревянистых растений, а также работы В.Л. Бологовой (1987) и Н.П. Савиных (2000), выделивших структурно-биологические единицы, отграничиваемые временными рамками).

На основе обобщения накопленного материала Л.Е. Гатцук (1974, 1994) предложила классификацию соподчиненных структурно-биологических единиц побеговых и корневых систем, которую автор считает универсальной для высших растений. Эта классификация соответствует нашим задачам, поскольку является наиболее полной: ее объект – растение в целом, а не только какие-либо его части или отрезки жизни (как, например, классификация В.Тролля, охватывающая только соцветия).

В сокращенном виде система, предложенная Л.Е. Гатцук, выглядит так:

- **фитомер**, или элементарный метamer (модуль самого низкого ранга; состоит из листа, пазушной почки, узла и нижележащего междоузлия);
- **элементарный побег** (совокупность элементарных метамеров; развивается из почки за один период видимого роста);
- **одноосный побег** (совокупность элементарных побегов; образован работой одной верхушечной меристемы за весь период ее деятельности).

Далее следуют разветвленные системы побегов и корней и побегово-корневые системы разных рангов, в том числе включающие в качестве частных случаев выделенные еще И.Г.Серебряковым скелетную ось и парциальный куст. Высшие структурные единицы этой системы:

- **растительный организм** (о содержании этого понятия см. выше) и **генета** (включая всех вегетативно возникших потомков растительного организма).

Из приведенного фрагмента видно, что составные части вегетативного тела растения – модули – представляют собой сериальные гомологи разных рангов, которые образуют иерархическую систему. Процесс выделения модулей в пределах одного организма, таким образом, можно расценивать как процедуру сериальной гомологизации. В то же время система Л.Е. Гатцук – несомненно результат мерономической процедуры классификации частей; это дает возможность сравнивать однотипные части (модули, или сериальные гомологи одного ранга) у разных организмов, т.е. проводить специальную (частную) гомологизацию. Посмотрим на результаты этих действий.

Прежде всего следует отметить, что структурно-биологические единицы в классификации Л.Е. Гатцук выделяются по морфологическим признакам. Поскольку внешняя форма каждой части и растения в целом, характеризуемая этими признаками, есть интегральный результат всех процессов, которые в них совершаются, то за каждой морфологической единицей данной системы стоят:

- соответствующая **единица морфогенеза** (процесс развития данной морфологической единицы из очага меристемы, складывающийся из морфогенезов соподчиненных структур более низких рангов);
- соответствующая **программа развития**, определяющая ход этого морфогенеза и действующая на генетико-биохимическом уровне;
- соответствующая **единица биологического времени**, отграничивающая начало и конец формирования и в целом жизни данной структуры.

Очевидно, что указанные категории объектов (морфогенезы, программы развития, биологическое время) также организованы в иерархические системы, причем объекты одного ранга в этих системах можно рассматривать как гомологичные друг другу. На все эти сложные взаимосвязи накладывается воздействие внешних условий. Как можно предполагать, они влияют на программу развития, а через нее – на морфогенез, который реагирует в соответствии с нормой реакции; это и определяет внешний облик и динамику как растения в целом, так и его частей. Вегетативное тело растения, таким образом, выступает как объект многомерной системы гомологизаций, проводимых на разных уровнях и в разных аспектах. Только такой многосторонний подход дает возможность понять жизнь конкретного растения в ее внешних (морфологических) проявлениях.

Разумеется, можно сравнивать сериальные гомологи одних и тех же рангов, а также соответствующие им морфогенезы, программы развития и отрезки биологического времени не только в пределах одного организма, но и у разных организмов, что соответствует процедуре специальной гомологизации. В зависимости от поставленных задач и выбора объектов это позволяет решать разнообразные как практические, так и теоретические проблемы разного уровня. Конкретные примеры и результаты можно видеть в работах И.Г. Серебрякова (1952, 1962 и др.); разработка структурного подхода к анализу разных жизненных форм в онтогенезе, выявление конкретных механизмов воздействия экологических факторов на расте-

ние и его жизненную форму, пути перестроек жизненных форм в ходе эволюции; М.Т. Мазуренко и А.П. Хохрякова (1977, 1981 и др.): пути адаптаций деревянистых растений к ухудшающимся экологическим условиям, таксонообразование на этой основе, направления эволюционных перестроек жизненных форм в конкретных таксонах; Т.И. Серебряковой (1977, 1981 и др.): соотношение жизненных форм и программ развития (моделей побегообразования) у травянистых многолетников как внутри таксонов низкого ранга (род), так и у неродственных таксонов; Н.П. Савиных (2000), решающей многие из перечисленных проблем на материале одного рода и мн. др.

Схема Л.Е. Гатцук также возникла в результате морфологических сопоставлений такого рода. Если мысленно приложить эту схему к живым объектам (учитывая, что она мыслилась и создавалась как универсальная), то становится очевидным, что сходные конструктивные элементы разных рангов можно найти у растений разных таксонов и жизненных форм, разной зональной и эколого-фитоценотической приуроченности, спорофитов и гаметофитов. Анализ конкретных примеров наглядно демонстрирует, что: 1) растения решают свои жизненные проблемы разного масштаба посредством непрерывного образования конструктивных элементов; 2) сходные конструктивные элементы образуются в ограниченном наборе ограниченным числом способов; 3) поскольку сходные конструктивные элементы могут образовываться на больших таксономических дистанциях, конструктивное сходство может не быть унаследованным; 4) образование **сходных** конструктивных элементов дает возможность решать **разные** жизненные проблемы; таким образом, конструктивное сходство нельзя однозначно считать функционально или экологически обусловленным. Все это дает основания считать конструктивное (конструкционное, по Т.В. Кузнецовой, 1987) сходство особым типом сходства (о таких возможностях ранее упоминали А.А. Любищев (1973), С.В. Мейен (1978) и др., хотя и в других выражениях). Как представляется, основой существования конструктивного сходства является: 1) ограниченность числа форм конструкций, которые могут существовать в нашем трехмерном мире; 2) ограниченность числа путей построения каждой формы; 3) ограниченность возможностей продуктивного выбора в жизненно важных ситуациях (примером чего может служить “выбор” листостебельности во всех группах высших растений). Можно достаточно обоснованно предполагать, что именно конструктивное сходство является одним из источников параллелизмов, широко распространенных в растительном мире. На организменном уровне оно служит основой для образования сходных жизненных форм (как о многообразии жизненных форм, так и о его ограниченности свидетельствует любая классификационная система жизненных форм независимо от принципов, на которых она основана). На больших таксономических дистанциях конструктивное сходство обычно расценивается как аналогия, на “средних” – как параллелизм, обусловленный конвергенцией, на “близких” – как унаследованное сходство (каковым оно действительно может быть).

Обсуждение процедуры гомологизации как классификации частей заставляет вернуться к вопросу о целом. Схема Л.Е. Гатцук наглядно демонстрирует положение, вытекающее из самого содержания понятия модульности: на уровне высших структурных рангов сходство между растительным организмом и его частями становится весьма значительным; в сущности, у растений некоторых жизненных форм организм отличается от своих частей только пространственной обособленностью от других организмов. В результате особь растения может приобретать черты популяции (Шорина, 1981; Паленова, 1993). К тому же благодаря широко распространенной партикуляции растительный организм в ходе собственного онтогенеза может превращаться в часть популяции. Таким образом, у растений границы между особью, ее частями и популяцией оказываются размытыми. Это наглядно демонстрирует, что процедура гомологизации как классификации частей у растений может проводиться на любом уровне выделения целого, в том числе и надорганизменном.

## ЛИТЕРАТУРА

- Бологова В.Л. Функциональные и динамические аспекты макроморфологической структуры растительного организма на примере ежи сборной. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М., 1989. 24 с.
- Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлл.МОИП, Отд.биол. 1974. Т.79. № 1. С.100 –113.
- Гатцук Л.Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. М.: Прометей, 1994. С.18-19.
- Канаев И.И. Очерки из истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. М.-Л.: Наука, 1966. 210 с.
- Кузнецова Т.В. О типах сходства в ботанической морфологии // 5 всесоюзная Школа по теоретической морфологии растений. Львов, 1987. С. 50 – 55.
- Любищев А.А. Морозные узоры на стеклах // Знание – сила. 1973. №7. С. 23 – 26.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Структура и морфогенез кустарников. М., Наука, 1977. 160 с.
- Мазуренко М.Т., Хохряков А.П. Биоморфологическая изменчивость и ее взаимосвязь с таксонообразованием у растений (на примере семейства вересковых) // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., Наука, 1981. С.12 – 30.
- Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн.общ.биол. 1999. Т.60. № 1. С. 6 – 16.
- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн.общ.биол. 1978. Т.39. № 4. С.495 – 508.
- Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн.общ.биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 60 – 79.
- Паленова М.М. Особенности популяционной жизни некоторых ползучих трав. Автореферат дисс. ... кандидата биологических наук. М., 1993. 16 с.
- Савиных Н.П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств. Автореферат дисс. ...доктора биологических наук. М., 2000. 32 с.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
- Серебрякова Т.И. Об основных “архитектурных моделях” травянистых многолетников и медузах их преобразования // Бюлл. МОИП, Отд.биол. 1977. Т. 82. № 5. С. 112 – 128.
- Серебрякова Т.И. Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С.161 – 179.
- Серебрякова Т.И., Гупало П.И. Является ли семя органом растения? // Биология в школе. 1984. №3. С. 5 – 11.
- Шафранова Л.М. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия “растение”. // Журн.общ.биол. 1990. Т.51. № 1. С. 72 – 90.
- Шафранова Л.М. Растение как объект гомологизации // Жизненные формы: онтогенез и структура. М.: Прометей, 1993. С. 212 – 222.
- Шорина Н.И. Строение зарослей папоротника-орляка в связи с его морфологией // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М.: Наука, 1981. С. 213 – 232.
- Eckart Th. Das Homologieproblem und Fälle strittiger Homologien // Phytomorphology. 1964. V.14. №.1 – 4. P. 79 – 92.
- Hagemann W. Eine mögliche Strategie der vergleichenden Morphologie zur phylogenetischen Rekonstruktion // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr. 1975. Bd 96. Hf. 1 – 4. S. 107 – 124.

Remane A. Gedanken zum Problem: Homologie und Analogie, Praeadaptation und Parellelität // Zool. Anzeiger. 1961. Bd 166. Hf. 9 – 12. S. 447 – 465.

Sattler R. Homology – a continuing challenge // Systematic botany. 1984. V. 9. № 4. P. 382 – 394.

Tomlinson P.B. Introduction. Homology in modular organisms – concepts and consequences // Systematic botany. 1984. V. 9. № 4. P. 373 – 382.

## РЕЗЮМЕ

Попытка выявить гомологичные структуры вегетативного тела растений приводит к выводу о наличии у растений особого типа сходства – конструктивного (конструкционного – Кузнецова, 1987), которое не может быть сведено ни к наследуемому, ни к функциональному сходству, хотя способность образовывать те или иные конструкции может использоваться организмом при решении различных жизненных проблем, а также передаваться по наследству. Основой конструктивного сходства, как можно предполагать, является 1) ограниченность числа форм конструкций, которые могут быть осуществлены в нашем трехмерном мире; 2) ограниченность числа способов их построения и 3) ограниченность числа продуктивных решений жизненно важных проблем.

## SUMMARY

Revealing of the homologous structures in the vegetative plant body results in recognition of special kind of similarity – constructive similarity. Constructive similarity can be reduced neither to inherited similarity, nor to functional one, although a capacity of the organism for formation of different constructions can be heritable and useful for solution of a variety of vital problems. Constructive similarity is presumably based on (1) limited number of constructions which can exist in three-dimensional world; (2) limited number of combinations of the constructive elements; and (3) limited number of productive solutions for the problems of living importance.

# Гомологии в модульной организации спорофитов папоротниковидных и семенных растений

Н.И. Шорина

Московский педагогический государственный университет,

Москва 129278. ул. Кибальчича 6, корп. 5.

## Homologies in modular structure of sporophytes within ferns and seed plants

*N.I. Shorina*

Moscow Pedagogical State University,

Kibalchich str. 6, bl. 5, 129278 Moscow, Russia

Современная концепция модульного строения растений (Бигон и др., 1989) открывает новые перспективы решения проблемы гомологизации органов, особенно при сопоставлении филогенетически далеких систематических групп. Если понимать под гомологизацией классификацию частей (компонентов, элементов), как это делает С.В. Мейен (1978), то анализ модулей в качестве конструктивных частей тела растений расширяет возможности сравнительной морфологии и прежде всего биоморфологии, т.е. учения о жизненных формах. Сравнение модулей разного иерархического уровня позволяет выявить конструктивные особенности сходных жизненных форм в неродственных таксонах, понять биоморфологические механизмы возникновения конвергенций и параллелизмов.

Под модулями понимают некие единицы строения, порождающие новые и новые модули, напоминающие исходные. Модулярные организмы состоят из набора основных конструктивных элементов, число которых чрезвычайно изменчиво, а развитие модульных организмов не предопределено четкой программой и зависит от взаимодействия с окружающей средой (Бигон и др. 1989). Модульность растений отражает их способность к неограниченному росту, множественность, повторяемость и смену их органов. Следствием всех этих признаков растений является метамерность их побегов и систем побегов, т.е. повторяемость элементов по продольной оси органов. Метамерия растений иерархична, и тело растений представляет собой систему соподчиненных метамеров разного иерархического уровня (Гатцук, 1974а,б). В побеговых системах семенных растений выделяют не менее шести уровней метамеров: метамер в узком смысле, элементарный побег, моноподиальный побег, система моноподиальных побегов, парциальный куст, система парциальных кустов. Эта иерархия метамеров характеризует как органы растений, т.е. побеги (1-3 уровни), так и целые растения, т.е. организмы (4-7 уровни). Последние уровни особенно ценны для характеристики внешнего облика (габитуса), или жизненной формы. Н.П. Савиных (2000) рассматривает эти категории метамеров в качестве модулей и различает универсальные модули, характеризующие структуру растений на протяжении всего их онтогенеза, и основные модули, определяющие биоморфы взрослых растений. Классификации метамеров и модулей достаточно детально разработаны для семенных растений, но для высших споровых, в том числе папоротниковидных, этот аспект морфологии почти не затронут.

Известно, что папоротниковидные отличаются от семенных растений отсутствием аксиллярного комплекса, включающего пазушную почку и кроющий лист, взаимосвязанные единством и непрерывностью проводящих тканей материнского и дочернего побегов (Серебряков, 1952). В этой связи папоротниковидные обладают специфическими способами ветвления побегов: филлогенным (Goebel, 1928), когда боковые почки закладываются на основаниях (филлоподиях) вайи (листьев), и акрогенным (Troll, 1937), когда боковые почки возникают на осях корневищ вблизи их верхушек. При акрогенном ветвлении почки закладываются более или менее

регулярно, при филлогенном – эпизодически. Акрогенно почки закладываются или вообще вне связи с вайями (в этих случаях ветвление считают верхушечным, или дихотомическим – Романова, 1997), или в разном по отношению к ним положении: впереди, напротив, позади вайи, иногда в середине междоузлия, но никогда в пазухах. Способы ветвления папоротников сопряжены с особенностями их жизненных форм: акрогенно ветвящиеся папоротники безрозеточные, филлогенно ветвящиеся – образуют розетки. Папоротниковидные, как и прочие кормофиты, несомненно обладают модульной организацией, но структура их модулей и метамеров отличается от таковой семенных растений.

Мы исследовали биоморфологию 14 видов папоротников из 13 родов и 8 семейств подкласса Polypodiidae, обитающих на территории России и сопредельных стран. Была изучена модульная организация спорофитов этих видов и сделана попытка гомологизировать ее с таковой у семенных растений. Тождество метамеров и модулей устанавливалось на основе критериев гомологий, предложенных А. Ремане (1961) – сходство положения, специфические свойства, наличие переходных форм.

У филлогенно ветвящихся папоротников (виды *Athyrium*, *Dryopteris*, *Polystichum*, *Diplazium*, *Osmundastrum*, *Blechnum*, *Matteuccia*, *Onoclea*, *Camptosorus*) модуль первого иерархического уровня, гомологичный метамеру в узком смысле семенных растений представлен вайей с придаточным корнем (или корнями) и очень коротким участком оси корневища. Существует мнение, что элементарный элемент структуры спорофита папоротников – филлориза, т.е. лист с корнями (Мейер, 1958), поскольку формирование вайи и придаточного корня на ней происходит в онтогенезе почти синхронно. Таким образом, элементарные метамеры папоротниковидных и семенных растений отличны по своей морфологии: первые включают два вегетативных органа (лист и корень), вторые представляют часть одного органа (побега), состоящую из листа, узла, пазушной почки и нижележащего междоузлия. Метамеры в узком смысле филлогенно ветвящихся папоротников довольно разнообразны и могут быть представлены только вайей с придаточным корнем (*Polystichum*), а могут, кроме того, иметь на филлоподии боковые почки (одну или две) (*Dryopteris*, *Blechnum*). Часто сформированные почки отсутствуют, но имеются топографически фиксированные группы клеток, способных к пролиферации (так называемые остаточные меристемы – Wardlaw, 1952) – *Osmundastrum*, *Matteuccia*, *Onoclea*. Различаются метамеры также по функциям и морфологии вайи: чаще вайи бывают мономорфными (трофоспорофиллы – L), реже – диморфными (споро- – S и трофофиллы – T) и триморфными (споро-, трофо- и катафиллы – N). Время от времени вайи абортируются, и от них сохраняется только филлоподий.

Акрогенно ветвящиеся папоротники (виды *Gymnocarpium*, *Phegopteris*, *Thelypteris*, *Polypodium*, *Lepisorus*, *Pyrrosia*, *Pteridium*) по сравнению с филлогенно ветвящимися обладают метамерами в узком смысле, более похожими на таковые у семенных растений. Модули первого иерархического уровня у акрогенно ветвящихся папоротников представлены узлом и нижележащим междоузлием корневища, отходящей от узла вайей, кладогенными придаточными корнями и иногда почкой, находящейся, как выше отмечено, в разном положении по отношению к вайе. Соотношение метамеров с почкой и без нее в разных родах различно: у *Gymnocarpium* – 1:2-4(8); у *Polypodium* – 1:2(4); у *Lepisorus* – 1:2(3); у *Pyrrosia* – 1:0, т.е. каждый метамер имеет на узле боковую почку, лежащую напротив вайи. Таким образом, у *Pyrrosia* метамер в узком смысле наиболее схож с таковым у семенных растений. Здесь мы сталкиваемся, вероятно, с результатом параллелизма морфологической эволюции в разных филумах царства растений.

С другой стороны, среди акрогенно ветвящихся папоротников есть такие, структуру которых рассматривают как альтернативную по отношению к кормофитам (Hagemann, 1964). Речь идет о лидирующих (скелетных) корневищах *Pteridium*, на которых вообще не формируются листья, но ежегодно акрогенно закладывается по одной боковой ветви. В этих случаях элементарный модуль, представляющий собой ежегодный прирост корневища в длину, гомологичен

элементарному побегу (т.е. второму уровню иерархии метамеров у семенных растений). Такой модуль представлен участком оси корневища с одной боковой ветвью.

Метамеры второго иерархического уровня семенных растений, т.е. элементарные побеги, гомологичны у филлогенно ветвящихся папоротников годичным приростам их корневищ в длину и могут включать разные наборы и разную последовательность метамеров в узком смысле: 3-5L (*Athyrium*), 6-10 T, 1-2S (*Blechnum*), 4-5N, 1-4S, 4-6T (*Osmundastrum*), 1-2N, 2-3T, 1-2S, (*Onoclea*), 4-6N, 3-9T, 1-3S (*Matteuccia*).

Акрогенно ветвящиеся папоротники обладают двумя типами почек – зачатками корневищ и улитками вай (Шорина, 1987). Годичные приросты в длину их корневищ обычно имеют от 2 до 4-5 метамеров в узком смысле, причем развитие оси корневища на год опережает разворачивание вай улитки, которые трогаются в рост и формируют фотосинтезирующие пластинки на прошлогодних участках корневищ. Таким образом, гомологи элементарных побегов семенных растений у акрогенно ветвящихся папоротников представлены двумя морфологически и функционально разными структурами: 1) годичным приростом в длину корневища, 2) совокупностью фотосинтезирующих вай на его прошлогоднем участке. Любопытно, что у некоторых папоротников (например, видов *Nephrolepis*) длительный (до нескольких месяцев) рост вай происходит ритмично, что отражается на величине перьев. При ослаблении роста размер перьев уменьшается, при усилении – увеличивается. В результате на вайе можно наблюдать приросты (аналоги элементарных побегов), границы которых обозначены более короткими перьями.

Третий уровень иерархии метамеров семенных растений – моноподиальный побег гомологичен у папоротников одноосным корневищам, формирующимся в результате деятельности верхушечных меристем. Этот тип модулей папоротниковидных морфологически разнообразен. Они могут быть представлены у филлогенно ветвящихся папоротников короткими длительно живущими корневищами (крупными и мелкими, вертикальными, горизонтальными и анизотропными), а также длинными относительно недолговечными (столоновидными). У акрогенно ветвящихся папоротников модули третьего иерархического уровня представляют собой преимущественно длинные корневища (*Gymnocarpium*, *Phegopteris*, *Thelypteris*). Слабо выраженная специализация корневищ на длинные и короткие имеет место у *Pteridium*, который имеет, как уже отмечено, длинные безлистные корневища, а также короткие недолговечные вайеносные. Морфология моноподиальных побегов определяет в большой степени габитус (жизненную форму) спорофитов папоротников и, следовательно, модуль третьего иерархического уровня может быть оценен не только как универсальный (имеется на всем протяжении онтогенеза), но и как основной (характеризует биоморфу зрелого спорофита). Гомология модулей третьего уровня у семенных растений и папоротников наиболее четко выражена. Четвертый уровень модульной организации папоротников (т.е. системы их моноподиальных корневищ) определяет, в зависимости от направления роста, числа и степени специализации корневищ, фитоценотипически значимые признаки биоморф спорофитов. К таковым относятся: моно-, поли- и ацентричность биоморф, степень их вегетативной подвижности, длительность существования центров фитоценотической активности, степень напряженности создаваемых ими фитогенных полей. У папоротников, как и у семенных растений имеются моноцентрические вегетативно неподвижные вертикально розеточные жизненные формы (*Athyrium filix-femina* (L.) Roth, *Polystichum*, *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm.) биоформологически гомологичные плотнодерновинным семенным растениям; неявнополицентрические слабо вегетативно подвижные биоморфы (виды *Dryopteris*, *Osmundastrum*, *Blechnum*) по модульной организации тождественные рыхлодерновинным жизненным формам покрытосеменных растений; явнополицентрические вегетативно подвижные биоморфы – *Matteuccia*, *Onoclea*, где гомологами парциальных кустов и их систем (пятый и шестой уровни иерархии модулей семенных растений) являются вертикальные (розеточные) корневища; ацентрические вегетативно подвижные биоморфы, свойственные длиннокорневищным акрогенно ветвящимся па-

поротникам (*Gymnocarpium*, *Phegopteris*, *Pteridium*), биоморфологические гомологи цветковых – вегетативно подвижные биоморфы с эпигеогенными длинными корневищами, типа *Trifolium repens* L..

#### ЛИТЕРАТУРА

- Бигон М., Харпер Дж., Таусенд К. Экология. Особи, популяции, сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1. С. 176 – 233.
- Гатцук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюлл. МОИП. Отдел. биологич. 1974а. Т. 79. № 1. С. 100 – 113.
- Гатцук Л.Е. К методам описания и определения жизненных форм в сезонном климате // Бюлл. МОИП. Отдел. биологич. 1974б. Т. 79. № 3. С. 84 – 100.
- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журнал общ. биологии. 1978. Т. 39. № 4. С. 495 – 508.
- Мейер К.И. Морфогения высших растений. М.: Изд. МГУ, 1958. С. 73 – 79.
- Романова М.А. Дифференциация тканей корневища *Gymnocarpium dryopteris* (Athyriaceae) // Бот. журнал. 1997. Т. 82. № 3. С. 75 – 84.
- Савиных Н.П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств. Автореф. докт. диссерт. М., 2000. 32 с.
- Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.
- Шорина Н.И. Особенности морфологии и роста акрогенно ветвящихся папоротников // Ритм развития и морфология высших растений. М.: Изд. МГПИ, 1987. С. 52 – 59.
- Goebel K. Organographie der Pflanzen. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1928. Bd 1. S. 74 – 116.
- Hagemann W. Sind Farne Kormophyten? Eine Alternative zur Telomtheorie // Plant. Syst. and Evol. 1976. Bd. 124.
- Remane A. Gedanken zum Problem Homologie und Analogie, Praeadaptation und Parallelität // Zool. Anz. 1961. Bd. 166. N 9/12. S. 477 – 485.
- Troll W. Vergleichende Morphologie der Höheren Pflanzen. Berlin: Verlag von Gebrüder Borntraeger, 1937. S. 288 – 304, 499 – 511.
- Wardlow C.W. Phylogeny and morphogenesis. London: Macmillan & Co., 1952. 306 p.

#### РЕЗЮМЕ

Модульная организация спорофитов папоротников биоморфологически гомологична таковой у семенных растений. Чем ниже иерарический уровень метамеров, тем больше структурных отличий модулей папоротниковидных и семенных растений. Сходные биоморфы папоротниковидных и семенных растений возникали в процессе эволюции параллельно на разной структурной основе. Универсальным модулем спорофитов папоротниковидных является моноподиальное корневище, основная модульная система моноподиальных корневищ разной степени специализации.

#### SUMMARY

Modular organization of ferns sporophytes is biomorphologically homologous to that of seed plants. The module structure in ferns differs more considerably from that of the seed plants for the metamers of lower hierarchical levels than modules of higher levels do. Similar biomorphs arose in ferns and seed plants independently on different structural bases. An universal sporophyte module in ferns is monopodial rhizome, the basic modular system is formed by the monopodial rhizomes of different specialization levels.

## О проблеме морфологической интерпретации трехлопастной структуры при основании цветоножки у *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers.

Д.Д. Соколов-В, М.В. Ремизова

Московский государственный университет, Биологический факультет, кафедра высших растений, 117899 Москва, Воробьевы горы. E-mail: sokoloff@dds.srcc.msu.su

**On a problem of morphological interpretation of a three-lobed structure at the pedicel basis in *Tofieldia pusilla* (Michx.) Pers.**

*D.D. Sokoloff-V & M.V. Remizova*

Department of Higher Plants, Biological Faculty, Moscow State University,

Vorobyovy gory, 117899 Moscow, Russia. E-mail: sokoloff@dds.srcc.msu.su

Полученные в последние годы молекулярные данные заставили задуматься о существенном пересмотре системы однодольных растений (обзор см. Chase et al., 2000). Понятно, что многие результаты являются пока предварительными и, возможно, не найдут подтверждения в свете дальнейших исследований. Тем не менее, отдельные факты установлены уже относительно определенно, и с ними нельзя не считаться. Одним из таких фактов является сближение рода *Tofieldia* Huds. не с лилейными в самом широком смысле, а с *Alismatidae* и *Araceae* s.str. Не исключено, что нам придется смириться с тем, что род *Tofieldia* нельзя относить не только к семейству *Liliaceae*, куда его помещал А. Engler и многие другие ботаники, но даже и к *Melanthiaceae* (Takhtajan, 1997). Возможно, что подкласс *Alismatidae* следует понимать шире, включая в него как *Araceae*, так и самостоятельное семейство *Tofieldiaceae* (Шипунов, 1999).

Очевидно, что изучение морфологии *Tofieldia* и, в частности, ее сравнение как с лилейными, так и с *Alismatidae* представляет интерес для систематики. Остановившись на этом вопросе, отмечают обычно, что цветок *Tofieldia* имеет обычный для лилейных план строения, отличаясь от цветка большинства лилейных (в широком, энглеровском понимании) апокарпным гинецеем с открытыми сидящими на ножках плодолистиками (Тахтаджян, 1982). Однако цветки и соцветия *Tofieldia* обладают и некоторыми другими интересными особенностями.

Соцветие *Tofieldia* описывают как простую кисть или колос. У видов секции *Tofieldia* цветки расположены в пазухах прицветников и несут при основании трехлопастной чашевидный орган, который часто описывают как прицветничек (напр., Цвелев, 1979). Для секции *Unibracteatae* характерно отсутствие прицветничка и наличие лишь трехлопастного прицветника у основания цветоножки (Леонова, 1966, Цвелев, 1979). Изучение соцветия *T. pusilla* (секция *Unibracteatae*) показывает, однако, что трехлопастной “прицветник” этого вида очень похож на трехлопастной “прицветничек” видов типовой секции. Существует большой соблазн признать эти структуры гомологичными, но, приняв такое решение, мы становимся перед фактом редукции у *T. pusilla* прицветника при сохранении прицветничка, что является весьма необычным вариантом строения соцветия. С другой стороны, трактовка трехлопастных структур на цветоножках видов *Tofieldia* как прицветничков плохо согласуется с рядом фактов (см. напр. Leinfellner, 1963). Во-первых, прицветнички (и предлистья) однодольных если и бывают лопастными, то обычно имеют две лопасти. Во-вторых, и это главное, лопасти “прицветничка” чередуются с наружными листочками околоцветника и противостоят внутренним листочкам (Eichler, 1875, Leinfellner, 1963). Поскольку медиальная лопасть “прицветничка” находится в переднем положении, а две другие – в заднем, оказывается, что медиальный листочек околоцветника наружного круга расположен у *Tofieldia* в заднем положении, а не в переднем,

как у подавляющего большинства однодольных с трехчленными цветками. Другими словами, на диаграмме цветков *Tofieldia* (в том числе и *T. pusilla*) выглядит перевернутым по сравнению с диаграммой цветка лилейного. Можно сказать также, что положение лопастей “прицветничка” на диаграмме цветка *Tofieldia* соответствует положению листочков околоцветника наружного круга у лилейных. Следовательно, возникает соблазн считать трехлопастную структуру наружным кругом околоцветника (см. Leinfellner, 1963), который тогда, в отличие от околоцветника лилейных, придется описывать как трехкруговой, а не двухкруговой. Однако этой трактовке, кажется, противоречит тот факт, что у *T. pusilla* выше трехлопастной структуры расположено удлиненное междоузлие (трудно допустить, что круги околоцветника разделены удлиненным междоузлием). Наконец, можно представить себе, что трехлопастная структура представляет собой результат срастания кроющих листьев трех редуцировавшихся цветков. В этом случае, однако, трудно объяснить, почему у *T. pusilla* кроющие листья исчезнувших цветков сохранились, а кроющий лист сохранившегося цветка исчез.

Таким образом, можно сделать вывод, что трехлопастная структура при основании цветоножки у *T. pusilla* не поддается однозначной морфологической интерпретации. Ее можно описывать как прицветник, прицветничек, результат срастания кроющих листьев трех редуцированных пазушных цветков и как структуру, имеющую отношение непосредственно к цветку. Не исключено, что возможны и другие точки зрения. Подобного рода “морфологическая неясность” нехарактерна для семейств, сближаемых с лилейными (Endress, 1995), зато весьма обычна в подклассе *Alismatidae*, что породило множество точек зрения относительно природы цветка и его частей в разных группах подкласса (см. Posluszny & Charlton, 1993).

# Фракталы, самоподобие, структуры

**Д.Д. Соколов-IV**

Московский государственный университет, Физический факультет, 119899 Москва

*Fractals, selfsimilarity, structures*

**D.D. Sokoloff-IV**

Department of Physics, Moscow State University, 119899 Moscow, Russia

Комментаторы "Путешествий Гулливера" Свифта (см. напр., Франковский, 1928) отмечают, что между мирами лиллипутов, обычных людей и великанов Бробдингнега педантично выдержано геометрическое подобие с масштабным коэффициентом 12. Свифт внимательно следил за современной ему наукой и, возможно, знал сформулированную столетием раньше идею Галилея о том, что законы природы не инвариантны относительно масштабных преобразований. В самом деле, масса тела пропорциональна  $L^3$ , где  $L$  – характерный линейный размер тела, тогда как прочность костей пропорциональна  $L^2$ . Поэтому скелет великана в  $12^2=144$  раза относительно менее прочен, чем скелет лиллипута, так что при достаточно большом  $L$  великана раздавит вес своего тела (ср., напр., Галилей, 1948, стр. 245). Однако Свифт (1955) проницательно описывает и принципиально иную возможность геометрической организации сообщества живых существ:

*"Натуралистами открыты  
У паразитов паразиты,  
И произвел переполох  
Тот факт, что блохи есть у блох.  
И обнаружил микроскоп,  
Что на клопе бывает клоп,  
Питающийся паразитом,  
На нем другой - ad infinitum"*  
(О поэзии. Рапсодия, 326 – 333, пер. С.Я.Маршака)

Такая структура, воспроизводящая много ярусов подобных блоков все уменьшающегося размера, называется самоподобной. Свойства самоподобных фигур существенно отличаются от свойств кривых, поверхностей, пространственных областей, других привычных геометрических фигур. Математики научились изучать самоподобные объекты в середине прошлого века, и результаты их работы широко представлены в курсах математического анализа. Однако по дурной математической традиции эти результаты принято излагать как негативные примеры неспрямляемых кривых, неквадрируемых поверхностей и других отталкивающих объектов.

Важный шаг к количественному описанию самоподобных объектов сделал Г. Минковский, более известный как один из авторов математического аппарата специальной теории относительности. Он указал, как можно единообразным образом ввести понятия длины кривой, площади поверхности и объема пространственной области. Пусть  $A$  – какая-то фигура в пространстве. Окружим все ее точки шариками малого радиуса  $\epsilon$ , так что объединение этих шариков образует новую фигуру  $A_\epsilon$ , которая называется  $\epsilon$ -окрестностью фигуры  $A$ .

Вычислим теперь объем  $V(\epsilon)$  фигуры  $A_\epsilon$ . Нетрудно проверить, что если  $A$  состоит из  $N$  точек, то  $V(\epsilon) \approx N\epsilon^3$ . Для отрезка кривой длины  $L$  получится  $V(\epsilon) \approx 2\pi L\epsilon^2$ . Для области на поверхности, площадь которой равна  $S$ ,  $V(\epsilon) \approx 2S\epsilon$ . Наконец, для пространственной области объема  $V$  получим  $V(\epsilon) \approx V\epsilon^0$ .

Минковский предложил считать эти соотношения подобия определениями длины кривой, площади поверхности и объема. Внимательный анализ показывает, что определения Минковского слегка отличаются от тех, которые изучаются в курсе математического анализа, но очень удобны во многих задачах.

В курсе математики учат, что не всякая кривая имеет длину, не всякая поверхность имеет площадь, а не всякое тело – объем. Великий математик Ф. Хаусдорф в 1918 г. обратил внимание на то, что стандартные примеры кривых без длины, поверхностей без площади и тел без объема представляют собой фигуры, для которых

$$V(\varepsilon) \approx M\varepsilon^\alpha, \quad (1)$$

однако  $\alpha$  не равно ни 3, как для точки, ни 2, как для линии, ни 1, как для поверхности, ни 0, как для пространственной области. Он предложил ввести понятие дробной размерности,

$$\dim A = 3 - \alpha, \quad (2)$$

а  $M$  считать мерой (т.е. обобщением длины, площади, объема), которые благодарные потомки назвали хаусдорфовой размерностью и мерой Хаусдорфа. Мера Хаусдорфа измеряется в  $\text{см}^{\dim A}$  и при целой хаусдорфовой размерности совпадает с длиной, площадью и объемом, понимаемыми по Минковскому. Хаусдорфову размерность удобно определять, строя график функции  $V(\varepsilon)$  в координатах  $\ln V - \ln \varepsilon$ . Тогда степенная зависимость (1) соответствует прямолинейному участку графика, его наклон дает размерность, а точка пересечения с вертикальной осью – меру.

Итак, мерзкие кривые без длины, поверхности без площади, области без объема на самом деле – просто фигуры с нецелой размерностью. Еще один известный математик, О. Гёльдер, показал, что дробная размерность тесно связана с плохой дифференцируемостью функции, которая задает, скажем, плохую кривую. Напомним, что производная функции  $f(x)$  это предел отношения  $\Delta f/\Delta x$  при  $\Delta x \rightarrow 0$ . Если этот предел не существует (скажем, бесконечен), то функция не дифференцируема, но может существовать предел

$$f^{(\mu)}(x) = \lim_{\Delta x \rightarrow 0} \Delta f / \Delta x^\mu,$$

который называется дробной производной, или показателем Гёльдера порядка  $\mu$ . Дробная размерность прямо выражается через этот показатель.

Строго говоря, понятие дробной размерности применимо не только к самоподобным объектам, но оно осмыслено именно для них, причем сама размерность определяется характером подобия, а соображения Галилея оказываются неприменимыми просто потому, что у нашей фигуры нет, скажем, площади.

В первой половине XX века было обнаружено, что объекты с дробной размерностью встречаются в повседневной жизни. Более того, знание их геометрии имеет определенное, хотя и специфическое, хозяйственное значение. Во время мировой войны выдающийся английский гидромеханик Ричардсон как образцовый гражданин стремился внести посильный вклад в оборону страны. Однако военное ведомство сомневалось в его способностях, так что поручило ему задачу, которая казалась по плечу любому – вычислить по географическим картам длину береговой линии Англии. Ричардсон подошел серьезно к важному правительственному заданию и через продолжительное время порадовал заказчика сообщением, что береговая линия Англии не имеет длины, а является объектом дробной размерности. Ответ заказчика на этот отчет история не сохранила в связи с соображениями общественной морали. Менее известный, но гораздо более важный пример объекта с дробной размерностью представляет со-

бой траектория броуновской частицы, или более научно – винеровского процесса, которая имеет  $1/2$  гёльдеровской производной и, соответственно, дробную размерность.

Ричардсон пользовался несколько иным определением дробной размерности и меры, чем те, которые даются соотношениями (1, 2) (см., напр., Зельдович, Соколов, 1985, Мун, 1990). Сейчас математики построили целый набор различных размерностей самоподобных объектов.

Упомянутые и многие другие классики науки, принимавшие участие в развитии теории объектов с дробной размерностью, допустили одну небольшую, но очень важную оплошность – они не придумали красивого названия своей деятельности и не описали его в форме, хорошо доступной для потребителя. Это сделал уже в наши дни Б.Мандельброт, который ввел для объектов с дробной размерностью название фрактала и написал хорошим языком несколько книг (Mandelbrot, 1975, 1977, 1982, 1988) на эту тему, что принесло ему мировую известность, несопоставимую с известностью Хаусдорфа. Пример Мандельброта вызывает понятное чувство неприятия у профессиональных математиков. Однако в некотором смысле он представляет собой знаковое событие для нашего времени: из-за несоразмерного внимания к технической стороне вопроса и игнорирования интересов читателя работы математиков давно уже стали непонятны не только для неспециалистов, но и для математиков, специализирующихся в смежных областях. Поэтому своевременно появившаяся работа популяризатора может стать эпохальным явлением. Представляется, что именно эта особенность предопределила несомненный кризис современной математики, выражающейся в неспособности предложить синтез идей и осмысление задач, подобный тому, который на пороге XX века предложил Гильберт (ср. Садовничий, 2000).

Концепция фракталов произвела огромное впечатление на научный мир. Фракталы стали привлекать для описания самых разнообразных явлений. Например, строение легких, способных организовывать эффективный обмен между кровью и воздухом в силу огромной площади, на которой происходит обмен, при ограниченном общем объеме, стали характеризовать как фрактальное. Однако постепенно энтузиазм сменяется более трезвой оценкой ситуации. Конечно, во всяком реальном теле закон (1) может поддерживаться только для какого-то ограниченного диапазона изменения  $\varepsilon$ , причем обычно этот диапазон не так и велик, чтобы настаивать на фрактальной природе объекта (см., напр., Avnir et al., 1998). Более важно другое соображение. Пусть мы в результате серьезных усилий показали, например, что фрактальная размерность легкого равна данному дробному числу. Спрашивается, насколько это приблизило нас к пониманию биологического смысла явления? В самом деле, для чего нужно знать, что береговая линия Англии имеет размерность 1.3 (Федер, 1991)? (Конечно, фрактальная размерность действительно очень полезна, скажем, в том случае, когда нужно сравнить свойства реального объекта и его компьютерной симуляции (напр., Anufriev & Sokoloff, 1994).

В стандартных книгах по теории фракталов обычно не приводят примеров из ботаники. Однако рассматривание картинок из атласа высших растений (см., например, Rothmaler, 1987) убеждает в том, что границы, скажем, листьев бывают ничуть не менее изрезаны, чем береговая линия Англии, и для количественной характеристики этой изрезанности могла бы пригодиться фрактальная размерность. Конечно, только опыт работы может сказать, насколько такой признак полезен для целей систематики. Другой пример из области ботаники связан с понятием псевдоцикла, возникновения очень сходных, но не гомологичных явлений различных масштабов в серии сопоставимых друг с другом растений (см., напр., Kusnetzova, 1988). Например, соцветие может приобрести большое сходство с отдельным цветком. Нетрудно убедиться, что именно таким образом, с помощью ряда фигур, все усложняющихся и обретающих новые структурные ярусы, подобные ярусам предыдущего масштаба, и строят примеры фракталов в математике. Конечно, в ботанических примерах количество таких ярусов невелико и обычно не превосходит 3 – 4, а в математических работах говорят о бесконечно

увеличивающемся количестве ярусов. Физик скажет, что их должно быть ну хотя бы штук десять. Конечно, полезно понимать, что понятие псевдоцикла вписывается в какой-то общенаучный контекст, но даст ли здесь теория фракталов нечто большее может показать только опыт конкретных исследований.

В целом кажется, что концепция фракталов действительно открыла новые горизонты в понимании природы, однако роль конкретная роль геометрии фракталов в науке достаточно ограничена. Сегодня математика знает многие другие пути описания необычных пространственных структур, которые вполне могут представлять интерес для биологии. Другой вопрос, что, говоря современным языком, степень раскрученности этих представлений совершенно несопоставима с раскрученностью теории фракталов. Чтобы не быть голословным, приведем один из возможных примеров (Zeldovich et al., 1990).

Рассмотрим популяцию бактерий, которая в начальный момент  $t=0$  распределена в пространстве с концентрацией  $\varphi_0(x)$ . Пусть условия жизни этих бактерий пространственно неоднородны так, что их скорость размножения представляет собой гауссову случайную величину  $U(x)$  (точнее, гауссово случайное поле с достаточно быстрым убыванием пространственных корреляций) с нулевым средним и дисперсией  $\sigma^2$ . Если пренебречь всеми другими факторами, то концентрация бактерий в последующие моменты времени растет экспоненциально со временем и равна, очевидно,

$$\varphi(x, t) = \varphi_0(x)\exp(U(x)t). \quad (3)$$

На первый взгляд кажется, что средняя концентрация тоже должна расти экспоненциально со скоростью порядка  $\sigma$ . Поразительно, что на самом деле средняя концентрация бактерий растет гораздо быстрее:

$$\langle \varphi(x, t) \rangle = \varphi_0(x)\exp(\sigma^2 t^2/2). \quad (4)$$

Хотя (4) получается из (3) с помощью непосредственного подсчета по формуле, дающей определение средней концентрации, этот результат нарушает все стандартные представления здравого смысла и статистической физики. Разгадка парадокса состоит в том, что гауссова величина  $U$  может принимать значения, сколь угодно превосходящие  $\sigma$ , правда, с очень малой вероятностью. Максимумы величины  $U$  образуют очень редкие максимумы в пространстве. Чем дальше такой максимум отстоит от точки, в которой находится наблюдатель, тем большее значение в нем может принять скорость роста  $U$  и тем быстрее в этой точке растет концентрация бактерий. Скорость роста средней концентрации определяется очень и очень удаленными максимумами  $U$ .

Если ввести в рассмотрение еще один фактор – диффузию бактерий с коэффициентом диффузии  $v$ , то задача сведется к исследованию поведения решений уравнения

$$\partial\varphi/\partial t = U\varphi + v \Delta\varphi, \quad (5)$$

которое хорошо изучено в математике и физике, поскольку оно очень похоже на главное уравнение квантовой механики – уравнение Шрёдингера.

Специалисты, изучавшие уравнение (5), первоначально рассматривали микробиологическую фразеологию как средство сделать математические выкладки более понятными. Однако анализ ссылок на этот круг работ показывает, что микробиологи отнеслись к выводам вполне серьезно. Более того, поведение величины  $\varphi$  до неприятности напоминает поведение людей в начальный период развития капитализма, описанное, скажем, в работах Ф.Броделя. Сначала отдельные максимумы  $U$  образуют зоны влияния, в которых концентрация  $\varphi$  определяется диффузией из области близкого максимума. Позже различные зоны влияния соприка-

саются друг с другом и начинается конкуренция, в результате которой зона влияния более сильного максимума поглощает зону конкурента. В целом картина действительно очень напоминает картину смены Амстердама, Лондона, Нью-Йорка в качестве центров мировой экономической жизни.

Рассмотренный пример допускает самые разнообразные обобщения. Например, можно сделать случайную скорость размножения меняющейся не только в пространстве, но и во времени. Чем более сложной становится модель, тем большим становится карикатурное сходство с описанием человеческой жизни, так что хочется спросить, неужели люди в своем поведении действительно не выходят за рамки примитивного уравнения (5)?

Работа поддержана грантом РФФИ 00-02-16271а.

## ЛИТЕРАТУРА

- Галилей Г. Диалог о двух системах мира. М. – Л.: ОГИЗ, 1948. 354 с.
- Зельдович Я.Б., Соколов Д.Д., Фракталы, подобие, промежуточная асимптотика, Успехи физ. наук. 1985. Т. 146, № 3. С. 493 – 506.
- Мун Ф. Хаотические колебания. М.: Мир, 1990. 311 с.
- Свифт Дж. Памфлеты. М.: Худож. лит., 1955. 334 с.
- Садовничий В.А. Математическое образование: настоящее и будущее. М.: МГУ, 2000. 25 с.
- Федер Е. Фракталы. М.: Мир, 1991. 260 с.
- Франковский А. Примечания // Свифт Дж. Путешествия Гулливера. Л.: Academia, 1928. С. 629 – 654.
- Anufriev A. & Sokoloff D. Fractal properties of geodynamo models // *Geophys. Astrophys. Fluid Dyn.* 1994. V. 74, № 1 – 4. P. 207 – 223.
- Avnir D., Biham O., Lidar D. & O. Malcai. Is the geometry of nature fractal? // *Science*. 1998. V. 279. P. 39 – 40.
- Kuznetzova T.V. Angiosperm inflorescences and different types of their structural organization. *Flora*. 1988. Bd 181, Hf. 1. 1 – 17.
- Mandelbrot B.B. *Les Objets Fractals: Forme, Hasard et Dimension*. Paris: Flammarion, 1975. 412 p.
- Mandelbrot B.B. *Fractals: Form, Chance and Dimension*. San Francisco: W.H.Freeman, 1977. 376 p.
- Mandelbrot B.B. *The Fractal Geometry of Nature*, New York: W.H.Freeman, 1982. 456 p.
- Mandelbrot B.B. *Fractals and Multifractals: Noise, Turbulence and Galaxies*. New York: Springer, 1988. 386 p.
- Rothmaler W. *Exkursionsflora*. Bd. 3. Berlin: Volk und Wissen, 1987. 752 S.
- Zeldovich Ya.B., Ruzmaikin A.A., Sokoloff D.D. *The Almighty Chance*. Singapur: World Sci., 1990. 316 p.

## РЕЗЮМЕ

Во второй половине XX века концепция фракталов привела к существенному изменению взгляда на возможные пространственные конфигурации окружающих нас тел и их структуру. Соответствующие геометрические образы были сконструированы математиками около столетия назад (в особенности Ф. Хаусдорфом), но только недавно они стали достоянием широкого круга естествоиспытателей. Несомненно родство между понятиями фрактальной геометрии и некоторыми представлениями (например, концепция псевдоциклов), возникшими в ходе развития ботаники. В статье обсуждаются возможные перспективы применения понятий фрактальной геометрии в ботанике.

## SUMMARY

In the second half of XX century development of fractal geometry lead to a new vision of possible spatial forms of natural objects as well as its structure. Corresponding geometrical idea have been introduced by mathematician about hundred year ago (especially by F.Hausdorf), however they became to be

well-known for naturalists nowadays only. The concept of fractal is obviously connected with some concepts suggested in modern botany (say, the concept of pseudocycle). Some possible applications of fractal geometry in botany are discussed.

# Проблемы гомологии вегетативных органов высших растений в свете теломной теории В. Циммермана

*Соловьева М.П.*

Московский Педагогический Государственный университет  
129278 Москва, ул. Кибальчича 6, корп. 5

## **Problems of homology of the vegetative organs in higher plants in the light of W. Zimmerman's telom theory**

*Solovieva M.P.*

Moscow Pedagogical State University  
Kibalchich st. 6, bl. 5, 129278 Moscow, Russia

Согласно определению, данному энциклопедическим словарем, гомологичные органы – это органы, возникшие из сходных зачатков у организмов разных систематических групп, сходные по основному плану строения и развития; они могут выполнять либо одинаковые, либо неодинаковые функции. Подобное определение вряд ли можно считать полным и неоспоримым. Этим объясняется наличие разнообразных взглядов, трактующих это понятие с позиций как биологических, так и философских. Остается дискуссионным вопрос об объеме этого понятия – следует ли его трактовать широко, сопоставляя между собой органы растений разных крупных (в ранге отдела) таксонов или рассматривать гомологичные органы в пределах только одного отдела. На решение этого вопроса в значительной степени проливает свет теломная теория, сформулированная В. Циммерманом в 1936 г. в фундаментальном труде “Филогения растений” и в новом расширенном изложении в работе “Теломная теория” (*Die Telomtheorie*), опубликованном в 1965 г. Созданию теломной теории Циммермана предшествовал ряд теорий об исходных формах высших растений, выдвинутых учеными XIX в. – начала XX в. Эти теории базировались на весьма скудных палеонтологических данных и носили скорее умозрительный характер. Наиболее значительными из них были работы Потонье, Линье, Бауэра. Однако по выражению самого Циммермана в них отсутствовала филогенетическая идея, так как они не вскрывали ход развития органов в процессе эволюции высших растений.

Теломная теория Циммермана освещает три кардинальных вопроса: 1) исходная форма; 2) возникновение исходной формы; 3) дальнейшее развитие исходной формы с образованием основных органов кормофитов.

Первый вопрос. Филогенетически исходная форма была представлена первичным теломным состоянием (*Urtelomstände*). Тело первичных наземных растений состояло из осевых структур, которые дихотомически ветвились во взаимно перпендикулярных плоскостях. Конечные веточки Циммерман назвал теломами в узком смысле этого слова, а промежуточные – мезомами. Под землей располагались подземные теломы, которым в 1951 г. А.Л. Тахтаджян дал название ризоомиды, т.е., корневищеподобные. На них возникали ризоиды. Поскольку мезомы когда-то проходили стадию теломов, Циммерман вводит понятие телом в широком смысле слова. Теломы с поверхности были покрыты типичной эпидермой, под ней располагалась паренхима коры, а центр занимала стела, построенная по типу протостелы с хорошо выраженной ксилемой и слабо дифференцированной флоэмой. Надземные теломы подразделялись по функциям на вегетативные, которые Циммерман назвал филлоидами, и спороносные

– спорангии. Вегетативные и спороносные теломы были еще слабо дифференцированы морфологически и анатомически, а в основании имели сходное анатомическое строение. У *Horneophyton* в центре спорангия располагалась колонка, которая представляла собой продолжение флоэмы (ксилема выклинивалась). Внутренние клетки коры претерпевали мейотическое деление, продуцируя тетрады спор, а внешняя часть коры выполняла функцию многослойной стенки спорангия. Характерно, что у большинства образцов колонка, а иногда сам спорангий, ветвились дихотомически, как вегетативные теломы. Таким образом, вегетативные и спороносные теломы были органами исходно гомологичными. Возникнув одновременно, они шли в своем дальнейшем развитии независимыми путями. Совокупность теломов Циммерман называет синтеломами; они могли быть вегетативными, спороносными и смешанными, если они возникли из вегетативных и спороносных теломов. Вся система в целом составляла Archisyn-telome. Эти посылки В. Циммерман сопровождает обширным фактическим палеоботаническим материалом.

Второй вопрос – о возникновении первичных структур – носит умозрительный характер. В качестве предковой формы Циммерман рассматривает гетеротрихальные зеленые водоросли. Превращение их в теломы сопровождалось двумя процессами: 1) разрастанием оси путем периклиналильных делений в апексе и 2) образованием боковых ответвлений, т.е., началом ветвления оси.

Третий, самый главный вопрос посвящен дальнейшему развитию первичных теломных состояний, приведшему к образованию органов высших растений. В основе формирования органов лежал ряд филогенетических элементарных процессов, которые могли сочетаться в разных комбинациях или протекать независимо. Основными из них являются следующие элементарные процессы:

1. Übergipfelung – перевершинивание осей, при котором одна из продихотомировавших веточек растет быстрее и образует главную ось, а другие занимают боковое положение. Этот процесс имел место при формировании листьев – вай папоротников; при этом главная ось превращалась в рахис, а боковые – в перышки. Этот процесс явился также предпосылкой для возникновения крупных ветвящихся форм растений с главной ведущей осью.

2. Planation – планация, расположение теломов в одной плоскости в ходе последовательных дихотомических ветвлений. Этот процесс явился предпосылкой для образования листьев.

3. Verwachsung – срастание теломов. Этот процесс следует рассматривать как финал филогенетического процесса, а в ходе онто- и морфогенеза имело место нерасхождение теломов при их ветвлении. Сочетание процесса срастания с планацией приводило к формированию листьев или спорофиллов. Если при этом происходило перевершинивание, возникали листья папоротников и древних голосеменных, а без перевершинивания – листья членистых и цельные листья голосеменных. Срастание без планации явилось основой для возникновения стеблей. Процесс слияния теломов захватывал и анатомическую структуру, что приводило к объединению протостел в более сложные структуры. Так происходило формирование актино-стелы *Asteroxylon*. Срастание спороносных теломов без планации могло привести к образованию синангиев типа *Jarravia*.

4. Reduktion – редукция, уменьшение числа порядков ветвления боковых осей. Этот процесс имел место при формировании в ходе эволюции листьев членистых, ранних (пермских) хвойных, гинкговых и плауновидных. Редукционные процессы спороносных органов могли приводить к сокращению числа спорангиев или семязачатков на спорангиофорах и к “перемещению” спорангиев на стебли.

В результате вышеописанных процессов из теломов или систем теломов (синтеломов)

сформировались основные органы высших растений – листья, стебли, корни, спорангиофоры. Знаменательно, что Циммерман не обсуждает вопрос о происхождении корней, так как в своих обоснованиях он базировался на огромном палеоботаническом материале, а данные об эволюции корней отсутствуют.

Подводя итог этой главы, Циммерман подчеркивает, что понятие “телом” (или “теломное состояние”) имеет временные границы, нижнюю и верхнюю. Водоросли, даже с осевой структурой, еще не имели теломов, так как они были лишены проводящей системы, а после того, как теломы в ходе элементарных процессов претерпевали изменения и превращались в органы, они переставали быть теломами. Эта временная граница приходится на силур – девон; в карбоне растения теломного состояния полностью исчезают. Таким образом, нельзя говорить о наличии теломов у современных растений, т.е., нельзя проводить гомологию между теломами и органами высших растений.

По мнению ведущих палеоботаников и систематиков, от риниофитов эволюция пошла по нескольким направлениям; в результате возникли самостоятельные группы, которые следует рассматривать в ранге отделов. Дальнейшая эволюция в пределах каждого отдела шла своим, независимым путем. Это распространяется на ход онтогенеза растений и морфогенеза органов, что нашло отражение в специфичности каждой группы.

Подтверждением этому могут служить такие органы, как лист и корень. Являются ли листья разных отделов гомологичными органами? С точки зрения крайних теломистов и прежде всего самого Циммермана, листья всех групп высших растений имеют единое – теломное – происхождение. Однако у разных групп эволюция листа сопровождалась разными процессами, в результате чего сформировались макро- и микрофиллы. Но большинство морфологов рассматривают листья папоротникообразных, членистых, праголосеменных, голосеменных и покрытосеменных как листья теломного происхождения, подвергшиеся различным модификациям. Что же касается плауновилных и псилотовых, то их листья имеют энационное происхождение, т.е., не гомологичны листьям теломного происхождения. Однако все они подходят под общее определение листа по своей морфологии, топографии и функциям. По-видимому, разный ход морфогенеза, а возможно, разное эволюционное происхождение имеют корни высших растений. К сожалению, имеется очень мало данных по заложению и ранним этапам формирования корней у архегониат. Но уже выявлено своеобразие корней плаунов, которые возникают из апекса стебля при дихотомировании, т.е., гомологичны стеблям.

Поэтому мы считаем, что проводить гомологию между органами различных отделов не вполне корректно. По-видимому, логичнее обсуждать вопросы гомологии между органами растений в пределах одного отдела, подвергая анализу как нынеживущие, так и вымершие организмы. Чем древнее группа, тем чаще в ее недрах проявляется генетическая незакрепленность органов. Наглядным примером могут служить результаты наблюдений К.И. Мейера за поведением листьев у одного из видов *Adiantum*. В некоторых случаях рахис листа углублялся в почву, а затем на поверхности почвы формировался укороченный побег с розеткой листьев. Таким образом проявляется генетическое родство листа, корня и стебля. Исследование хода онтогенеза некоторых видов папоротников на самых ранних этапах, начиная с деления зиготы, также подтверждает единство их происхождения.

Аналогичные наблюдения имеют место у плауновидных. В частности, при повреждении побегов у слагинелл ризофоры могут менять тропизм, выходя на поверхность почвы, а на их вершинах начинают формироваться листья, т.е., они превращаются в олиственные побеги. До сего времени дискутируется вопрос о происхождении ризофор. Одни авторы рассматривают их как видоизмененные корни, другие – как сохранившиеся ризоомиды, третьи – как специализированные стигмарии. Палеонтологический материал вымерших плауновидных отчетливо демонстрирует ход морфогенеза побегов и стигмарий у рода *Stigmara*. В мегаспоран-

гиях найдены зародыши разных стадий развития, у которых отчетливо видна их биполярность: стебель – стигмария, т.е., генетическое родство этих органов, что хорошо согласуется с поведением ризофор у селлагинелл.

Циммерман в “Теломной теории” довольно подробно останавливается на биполярности зародышей на самых ранних этапах их формирования. Он рассматривает разные варианты положения осей корня и стебля по отношению к оси архегония (полюс побега может быть обращен к шейке архегония, к брюшке архегония или поперек долевой оси архегония). При этом Циммерман подчеркивает, что это многообразие, нестабильность полярности были изначально у предковых форм, а в дальнейшем закрепились в разных систематических группах. Циммерман указывает еще на одну очень важную широко распространенную стадию, проходящую развивающимся зародышем – стадию четверок эмбрионов, когда одна пара эмбрионов определяется как стебель + лист, а вторая как корень + гаустория. Эта стадия хорошо прослеживается у папоротников, что также подчеркивает родство трех вегетативных органов – корня, стебля, листа. При изучении морфогенеза органов следует оперировать равноценным материалом, сопоставляя между собой самые ранние его этапы, начиная с делящейся зиготы. К сожалению, имеющийся в литературе материал в большинстве случаев отражает разные стадии морфогенеза органов, что нередко приводит к неправильным выводам о природе органов. Если совершенно очевидно, что корни у исследованных видов плаунов не придаточные, а апигенные (по Н.С. Воронину), то природа корней селлагинелл остается неясной. Это же относится и к корням папоротников.

Все высказанные соображения позволяют заключить, что при решении вопроса о гомологии органов авторам, во-первых следует четко сформулировать свою концепцию относительно этого понятия, а во-вторых, как можно полнее использовать комплексный подход.

## РЕЗЮМЕ

Представления о гомологии между основными органами у представителей разных отделов высших растений остаются не менее противоречивыми, чем раньше. Согласно теломной теории Циммермана, исходной формой высших растений была дихотомически ветвящаяся осевая структура, дифференцированная на эпидермис, основную паренхиму и протоксилемный проводящий пучок; она получила название телом. Теломы, с функциональной точки зрения, подразделялись на вегетативные и спорогенные. Основные органы высших растений, как то стебли, корни, листья и спорангиофоры, были образованы путём комбинирования теломов, обусловленных несколькими элементарными процессами. Большинство морфологов, однако, не считают синтеломные листья папоротников, хвощей и семенных растений гомологами энционных листьев плаунов и псилотовых, а тем более – листьев мхов. Поскольку эволюция крупных таксонов шла независимыми параллельными путями, проводить гомологию между органами различных отделов не вполне корректно. Вопросы гомологии между органами растений имеет смысл обсуждать лишь в пределах каждого отдела, используя для этого комплексный подход, принимающий во внимание процессы онтогенеза растения, морфогенез его органов и палеонтологические данные.

## SUMMARY

The issue concerning homology between bodies of higher plants is now so controversial one as before. In the context of Zimmerman's telom theory, initial form of higher plants was a dichotomically

branching axial structure differentiated into epidermis, main parenchyma and protoxylic conducting fascicle called telom. From the functional viewpoint, teloms were divided into vegetative and sporogenous ones. Due to their diverse combinations caused by a number of elementary processes, basic organs of higher plants, e.g., stems, roots, leaves, sporangiophores, had been formed. Thus, initially all these organs are homologous. However, most of morphologists interpret syntelom leaves of ferns, horsetails and seed plants to be not homologous to enation leaves of lycopodiaceae and psilotes, all the more to leaves of mosses. Since evolution of large taxons proceeded along their independent parallel ways, it is reasonable to consider the issue concerning homology of organs within the range of an individual taxon using in this case a combined approach with regard to plant ontogeny process, morphogeny of organs and paleontological data.

# Гомологии фруктификаций покрытосеменных в связи с некоторыми вопросами их категоризации и эволюции

Э.С. Терехин

Ботанический институт РАН, 197376 Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова 2

Homologies of the angiosperm fructifications and some problems of their categorization and evolution

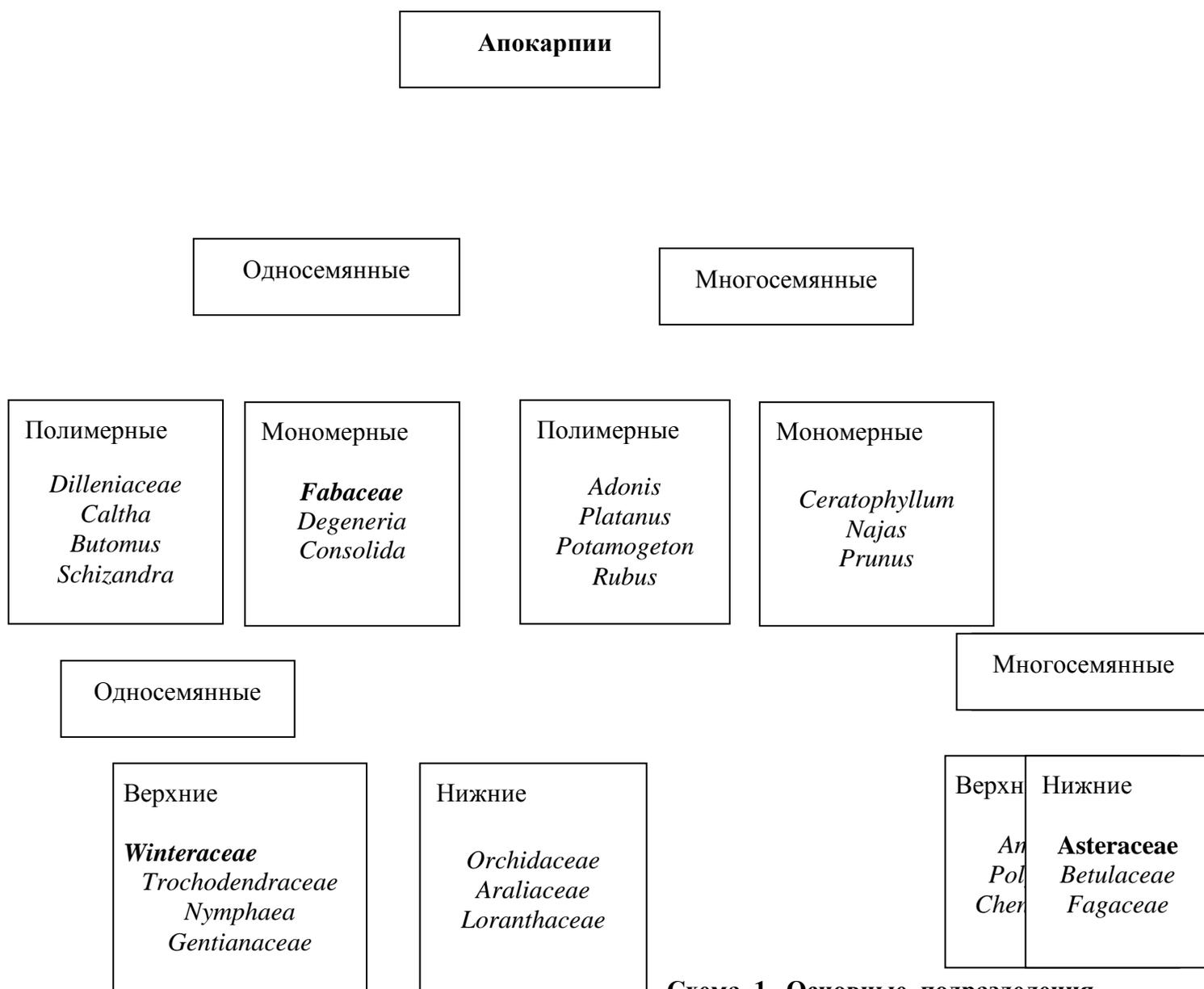
*E.S. Teryokhin*

Komarov Botanical Institute, Prof. Popov str. 2, 197376 St.Petersburg, Russia

Развитие карпологии в течение уже более двух столетий не привело к согласию научного сообщества по основным фундаментальным вопросам этой науки. Оценивая современное состояние исследований, В.Н. Тихомиров (1989) подчеркнул, что в карпологии до сих пор нет четкого и общепринятого определения основного понятия "плод", отсутствуют удовлетворительные принципы выделения типов плодов, не разработано их приемлемой классификации. При этом следует заметить, что распространённые представления о типах гинецея (Схема 1) как основе классификации плодов (Eames, 1961; Roth, 1977; Артющенко, Федоров, 1986; Левина, 1987, Takhtajan, 1991 и др. ) подвергаются серьезной критике ( van der Pijl, 1969; Терехин и др., 1993) или даже полному отрицанию (Spjut, 1994); решающее значение последний автор придаёт тем особенностям классифицируемых структур, которые связаны с экологическими функциями диссеминации. R.W. Spjut и J.W. Thieret (1989), тщательно изучившие историю классификаций сложных категорий плодов, развившихся на основе многочленного апокарпного гинецея ("multiple fruits") или на основе нескольких цветков, образующих функционально и морфологически целостную фруктификацию ("compound fruits"), заключили, что эта проблема пребывает в состоянии номенклатурного хаоса.

В.Н. Тихомиров (1989) и Э.С. Терехин с соавт. (1993), исследуя проблему категоризации плодов и иных фруктификаций покрытосеменных, пришли к выводу, что представление об этих образованиях в рамках традиционной схемы "плод – соплодие" не может достаточно полно отразить разнообразие плодов и иных фруктификаций у покрытосеменных .

Мы видим, что поиски новых подходов к решению фундаментальных основ карпологии совершенно необходимы. Сегодня можно выделить два таких подхода. Одним из них могло бы стать более тща-



**Схема 1. Основные подразделения морфологической классификации плодов по Р.Е. Левиной (1987, с сокращениями)**

тельное исследование гомологий тех образований, которые мы по привычке и не всегда правильно называем плодами. Очевидно, что речь идет не только о плодах, но и о плодоподобных фруктификациях, в основе которых могут лежать и некоторые высокоинтегрированные типы унигинециальных и мультигинециальных соплодий. Другой же подход видится в более полном исследовании эколого-функциональных (а не только морфологических) аспектов разного рода фруктификаций.

Расхождения карпологов в представлениях о морфологической сущности плодов (точнее, о морфологической сущности структур, из которых образуются плоды) четко сфор-

мулировала I. Roth (1977). Она приводит следующий ряд точек зрения на природу плода, упорядоченных в соответствии с нарастающей сложностью структур, участвующих в их образовании: 1. Плод как зрелая завязь; 2. Плод как зрелый гинецей; 3. Плод как преобразованный цветок в период созревания семян; 4. Плод как сложная структура, происходящая из агрегации нескольких цветков. Очевидно, что при подобных расхождениях во взглядах вопрос о гомологиях основных групп фруктификаций является первостепенно важным для выяснения реального разнообразия этих образований у покрытосеменных, способов и путей их эволюционного становления, решения проблемы их категоризации.

Представления о плоде как о "зрелой завязи" высказывали еще патриархи карпологии С. Linnaeus (1751) и J. Gärtner (1788); его разделяли и некоторые карпологи прошлого века, особенно J. Lindley (1832). В настоящее время эта идея остается, видимо, уделом теоретической карпологии (van der Pijl, 1969; Esau, 1977; Тихомиров, 1989; Рейвн и др., 1990; Терехин и др., 1993), чему есть довольно четкое объяснение. Дело в том, что современная монофилетическая система покрытосеменных (Takhtajan, 1996) строилась в значительной степени на основании результатов исследования гинецея. Именно поэтому, возможно, в современной карпологии преобладает идея плода как зрелого гинецея, развиваемая в основном сторонниками эвантовой гипотезы филогении цветковых. Согласно этой гипотезе, наиболее примитивным типом плода является плод, состоящий из многосемянных отдельных листовок апокарпного гинецея. Такой тип плода был назван "многостовкой" (Гоби, 1921; Takhtajan, 1991). Именно Х. Гоби (1921) очень изящно заменил первоначально разделяемую им идею плода как "зрелой завязи" на идею плода как "зрелого гинецея". Однако, как правильно подчеркнул В.Н. Тихомиров (1989), многочленное соцветие апокарпного гинецея является тем маргинальным покровом покрытосеменных, который, по крайней мере в некоторых случаях, возникает как агрегация плодов в одном соцветии. Справедливые аргументы В.Н. Тихомирова приводят к мысли, что традиционное название "плод – соцветие" не отражает всего разнообразия фруктификаций, особенно цветка. Для таких унигинециальных соцветий (подобных *Fragaria*, *Rosa* и др.), которые в процессе диссеминации дей-

начально разделяемую им гинецея". Однако, как правильно подчеркнул В.Н. Тихомиров (1989), многочленное соцветие апокарпного гинецея является тем маргинальным покровом покрытосеменных, который, по крайней мере в некоторых случаях, возникает как агрегация плодов в одном соцветии. Справедливые аргументы В.Н. Тихомирова приводят к мысли, что традиционное название "плод – соцветие" не отражает всего разнообразия фруктификаций, особенно цветка. Для таких унигинециальных соцветий (подобных *Fragaria*, *Rosa* и др.), которые в процессе диссеминации дей-

плодий (подобных *Fragaria*, *Rosa* и др.), которые в процессе диссеминации дей-

<b>Образования, служащие для рассеивания или распространения семян</b>		
--	--	--

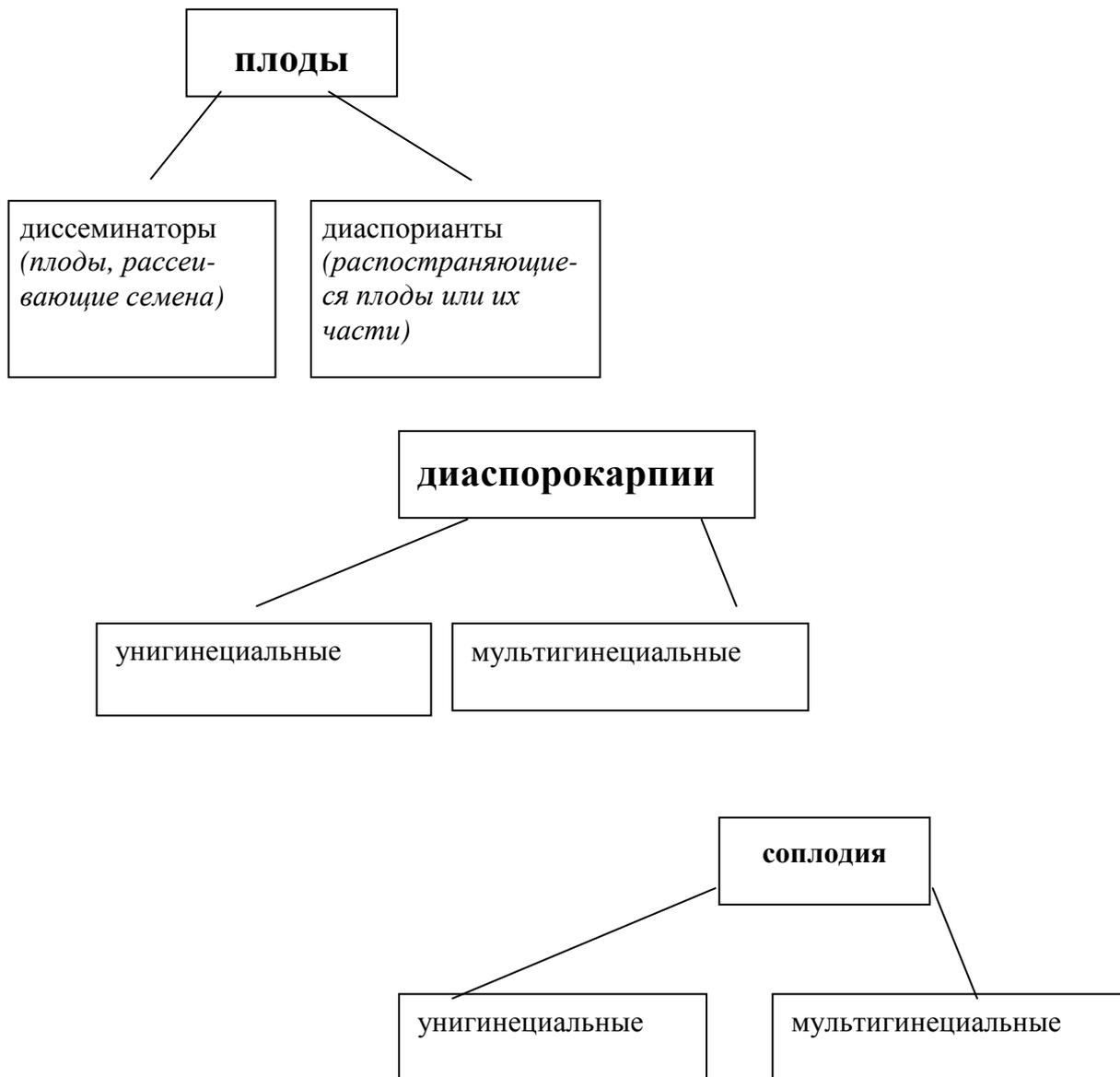


Схема 2. Принципы классификации фруктификаций покрытосеменных (по Э.С. Терехину и др. (1993) с сокращениями).

ют совокупно, как единое образование, В.Н. Тихомиров предложил новый (но, в сущности, уже занятый) термин "антокарпий".

На наш взгляд, на стадии плодоношения можно различать не две, а три категории генеративных образований, способствующих распространению семян:

1). Плод – преобразованная в процессе развития завязь, функционирующая в период цветения и на стадии плодоношения как целостная биологическая единица, образование, служащее для рассеивания или распространения семян.

2). Соплодие – уни- или мультигинициальная агрегация плодов, функционирующих дискретно на всех стадиях развития. Интегративность этих образований обычно обусловлена общей функцией первичной аттракции насекомых-опылителей у соцветий.

3). Диаспорокарпий (плодоний) – образование, развивающееся из совокупности завязей одного или смежных цветков, служащее для распространения семян и функционирующее дискретно (на основе отдельных пестиков) в период цветения, и как целостная биологическая единица – в период плодоношения (Терехин и др., 1993). Мы предлагаем различать унигинициальные и мультигинициальные диаспорокарпии (Схема 2; Таблица 1).

В новейшей карпологии можно видеть две очевидные тенденции. Одна из них связана с тем, что все большее внимание уделяется роли функциональных процессов в категоризации и эволюции плодов (Левина, 1987; Тихомиров, 1989; Takhtajan, 1991; Терехин и др., 1993; Spjut, 1994). При этом открываются два интересных аспекта. Если J. van der Pijl (1969) уделял основное внимание исследованию экологической роли агентов диссеминации и их воздействия на распространение плодов, семян и иных диаспор и, тем самым, на их морфологическую эволюцию, то перечисленные выше авторы подчеркивали значение экологических функций самих генеративных структур, участвующих в диссеминации. Так, по мнению В.Н. Тихомирова (1989), изменение функций в связи с плодоношением изменяет и морфологию плодов. Согласно А. Takhtajan (1991) трансформация, например, синкарпной многолисточковой в яблоко была связана с переходом к эндозоохории. R.W. Spjut (1994), как уже было упомянуто, вообще приводит только функциональное определение плода ("propagative unit") как единицы размножения (и распространения), состоящей из одного или большего числа зрелых семязачатков и их мегаспорофиллов, или комплексов "мегаспорофилл-чешуя" (включая прикрепленные чешуи, брактееи, модифицированные ветви, околоцветник или части соцветия) в стробиле, шишке, гинееце, в сросшихся гинеецах или гинеецах, которые диспергируют из растения или прорастают на нём.

Вторая тенденция заключается во все большем отходе от концепции, что тип гинееца существенно определяет тип плода. Эта тенденция уже явно проявилась в работах Э.С. Терехина с соавт. (1993) и R.W. Spjut (1994) и, в меньшей степени, у В.Н. Тихомирова (1989).

Обсуждаемые нами системы не дают возможности сколько-нибудь четкой гомологизации структур у плодов и иных фруктификаций, поскольку приведенные в них категории содержат много таких особенностей, которые тем или другим образом "затушевывают" основные процессы морфогенеза, не позволяя выявить действительные гомологии. Таковы, например, содержащиеся в системе Р.Е. Левиной (1987) признаки многосемянности и односе-

мянности, сухости и сочности плодов, вскрываемости, невскриваемости и распадемости плодов при созревании.

В настоящее время применение термина "гомология" было существенно расширено распространением этого понятия на хромосомы, группы генов и на процессы, происходящие в геномах (Gilbert et al., 1996). Мы считаем поэтому необходимым уточнить наше понимание гомологии.

R. Owen (1847), который ввёл термины "гомология" и "аналогия" в сравнительную анатомию животных, определяет их следующим образом: "'Analogue" – a part or organ in one animal which has the same function as another part or organ in a different animal. "Homologue" – the same organ in different animals under every variety of form and function"(Owen, 1847, p. 175).

Своеобразие растений заключается в том, что у них в жизненном цикле всегда существуют два явных или скрытых поколения. Еще W. Hofmeister (1851), исследовав жизненные циклы, обосновал их гомологичность во всех основных отделах растительного царства и показал, в частности, что зародышевый мешок покрытосеменных гомологичен женскому гаметофиту голосеменных и всех других архегониатных растений. В дальнейшем было установлено, что в процессе эволюции происходит все более раннее "половое созревание" женского гаметофита, т.е. что соответствующие морфогенетические функции в результате редукции архегониев переходят к их онтогенетически более ранним структурам (Battaglia, 1951; Герасимова-Навашина, 1958; Терехин, 1991). Следует заметить при этом, что гомология в этом случае была установлена не только по онтогенетическому происхождению, но и в результате анализа участия структур в морфогенезе. "Усиление" гомологии за счет сходства морфогенетических функций гомологичных структур свидетельствует о переходе последних на уровень гомойологии, то есть сходства структур не только по их происхождению, но и по развитию и строению.

Главной структурой, участвующей в образовании плодов, являются плодолистики (карпели), гомологичные мегаспорофиллам. Они, однако, отличаются от мегаспорофиллов в других отделах растительного царства тем, что всегда образуют более или менее замкнутую семенную камеру путем смыкания краев плодолистика или срастания их в синкарпном пестике (Eames, 1961). Степень гомологии фруктификаций может изменяться в связи с участием в их образовании структур, ассоциированных с плодолистиками (околоцветник, гипантий, собственно цветоложе, брактеи, редуцированные или модифицированные оси соцветия). В этих случаях плоды и сравниваемые с ними плодоподобные фруктификации могут утрачивать гомологичность частично или полностью (например, цинарродий *Rosa*, где перикарп образован разросшимся гипантием, а "плодики" в образовании стенки плода не участвуют).

Изучение гомологий способствует прежде всего выявлению эволюционно первичных и вторичных образований. Вероятно, не вызывает сомнений вопрос о первичности происхождения плодов из свободных карпелей, собранных, подобно мегаспорофиллам, в стробиле, или их сросшейся совокупности в паракарпном гинецее (Козо-Полянский, 1922; Eames, 1961; Левина, 1987). Исследование гомологий между собственно плодами и иными фруктификациями важно также для выявления реального разнообразия этих образований и путей их эволюции. Дело ведь не только в том, от каких предшественников и в каких направлениях шёл филогенез, но и в том, каким именно образом происходило становление и удержание в течение долгого времени определенных эволюционных тенденций. Основная трудность состоит в выявлении экологических факторов, обуславливающих эти тенденции.

Для более четкого выявления гомологий плодов и иных фруктификаций мы создали упрощенную систему категорий таких образований, в которой оставили лишь главные морфологические параметры исследуемых структур, исключив в этом случае такие "вторичные" признаки, как число семян или косточек, консистенцию перикарпа или способы вскрывания плодов (Таблица 2).

То, что называют в разных классификациях "плодами", имея в виду целостную структуру с общей функцией диссеминации, может иметь разную организацию и разное онтогенетическое происхождение, т.е. формироваться из разных структур или при разных долях их участия. Разумеется, во всех сложных конструкциях присутствует постоянный компонент – плодолистики или пестики. Однако в ряде случаев плодолистики ("плодики") не образуют перикарп и занимают в общей, подчас сложной структуре крайне незначительное место, ни морфологически, ни функционально не влияя на характер диссеминации (*Rosa*,



Таблица 2. Категоризация диаспорокарпиев

<b>ДИАСПОРОКАРПИИ</b>											
<b>УНИГИНЕЦИАЛЬНЫЕ</b>					<b>МУЛЬТИГИНЕЦИАЛЬНЫЕ</b>						
С сухими плодами на мясистом или губчатом плодоложе			С мясистыми плодами на сухом плодоложе		Сухие				Мясистые		
плодоложе выпуклое	плодоложе плоское	плодоложе вогнутое	плоды ягодовидные	плоды костянковидные (сорозы)	из листовквидных плодов	из коробчатых плодов	из ореховидных плодов	из семянквидных плодов	на разросшейся оси соцветия	на вогнутом плодоложе (сиконии)	
									с погружёнными завязями	сорозы	
<i>Fragaria</i>	<i>Nelumbo</i>	<i>Rosa</i>	<i>Annona</i>	<i>Rubus</i>	<i>Banksia</i>	<i>Liquidambar</i>	<i>Ficus</i>	<i>Xanthium</i> <i>Casuarina</i>	<i>Artocarpus</i> <i>Helosia</i>	<i>Morus</i>	<i>Ficus</i> <i>Palmeria</i>

*Ficus*). Более того, в некоторых случаях и структуры семязачатка (семени) полностью элиминируются из плодов (например, у *Balanophora* или *Viscum*).

Рассмотрим гомологии некоторых категорий фруктификаций более подробно.

Каждый отдельный свободный монокарпеллярный плод унигинициального соплодия *Geum* вполне гомологичен одиночным монокарпеллярным плодам Fabaceae, псевдомонокарпеллярным плодам *Triticum*, бессемянным монокарпеллярным плодам *Balanophora* и всем "верхним" плодам, образованным синкарпными, лизикарпными или паракарпными пестиками. Паракарпные плоды, правда, выпадают из этого ряда. Они гомологичны, но не гомойологичны вышеупомянутым категориям, поскольку существенно отклоняются в некоторых процессах их формирования (Левина, 1987; Терехин и др., 1993). Таким образом, можно сделать вывод о полной гомологичности категорий монокарпеллярных (апокарпных) и "верхних" (синкарпных) плодов.

Категория нижних синкарпных плодов представлена более сложными образованиями, в которых доля участия плодолистиков в образовании плодов изменяется в довольно широких пределах. Пожалуй, наиболее изученный пример таких плодов – яблоко. Согласно I. Roth (1977), плод *Malus* образован слиянием 5 карпелей с трубкой околоцветника, образующей его наружную мясистую часть; при этом доля участия собственно перикарпа в образовании стенки плода не очень велика. По R.W. Spjut (1994), наружная часть перикарпа *Malus* представляет собой саркокарп, образованный гипантием. На этом примере, не обсуждая разнообразия "нижних" синкарпных плодов в целом, мы можем видеть, что собственно "верхние" синкарпные плоды лишь частично гомологичны "нижним". Или, иначе говоря, "нижние" синкарпные плоды имеют двойственную гомологию: они гомологичны как плодоложу и околоцветнику, так и "верхнему" синкарпному плоду. В этом случае можно говорить о частичной (или неполной) гомологии "нижних" и "верхних" плодов.

Иная картина складывается при изучении диаспорокарпиев. Напомним, что под диаспорокарпиями мы понимаем такие плодоподобные фруктификации, которые состоят из совокупности плодов одного или нескольких цветков, в которых каждая завязь опыляется, оплодотворяется и развивается самостоятельно, но их совокупность, объединенная общей структурой из частей разного происхождения и с разной организацией, функционирует в процессе диссеминации как единое целое. Диаспорокарпий, имея общую совокупную функцию, осуществляет ее подобно настоящему плоду.

**Таблица 2. Основные морфогенетические категории плодов и плодоподобных фруктификаций (для анализа гомологий)**

**I категория. Монокарпелютные (вкл. псевдомонокарпелютные) плоды. Субкатегории:**

- 1 – одиночный апокарпный плод (*Fabaceae*)
- 2 – отдельный (свободный) апокарпный плод в многочисленном унигинициальном собрании (*Geum* и др.)
- 3 – бессемянный "нижний" плод (*Balanophora, Langsdorffia*)

**II категория. "Верхние" (по: Левина, 1987) синкарпные плоды ("перикарпные", по: van der Pijl, 1969; "простые", по: Spjut, 1994). Субкатегории:**

- 1 – гемисинкарпии (*Potamogeton crispus*)
- 2 – эусинкарпии (*Actinidia, Euphrasia, Pyrola, Tulipa* и др.)
- 3 – лизикарпии (*Polygonum, Utricularia* и др.)
- 4 – паракрпии (*Gesneriaceae* и др.)

**III категория. "Нижние" (по: Левина, 1987) синкарпные плоды. Субкатегории:**

- 1 – эусинкарпии (*Malus, Corylus, Crataegus, Viburnum* и др.)
- 2 – бессемянные синкарпии (*Viscum*)
- 3 – лизикарпии (*Loranthaceae* и др.)
- 4 – паракрпии (*Asteraceae, Orchidaceae* и др.)

**IV категория. Унигинициальные диаспорокарпии (по: Терехин и др., 1993). Субкатегории:**

- 1 – с "верхними" не погруженными в ткани плодоложа плодами:
  - а – на торе (земляничина *Fragaria*, сорозы *Rubus*)
  - б – на вогнутом плодоложе (цинарродии *Rosa, Calycanthus*)
- 2 – с погруженными плодами (*Annona*)

**V категория. Мультигинициальные диаспорокарпии (по: Терехин и др., 1993).**

**Субкатегории:**

- 1 – с непогруженными плодами
  - а – на оси соцветия (сорозы *Morus*)
  - б – на вогнутом "плодоложе" (сиконии *Ficus carica*)
- 2 – со сросшимися погруженными плодами (*Artocarpus, Bdallophyton, Maclura* и некоторые др.)

Мы приведем краткие комментарии к основным типам унигинициальных диаспорокарпиев, имея в виду оригинальность этих плодopodobных фруктификаций. Плодopodobная фруктификация (унигинициальный диаспорокарпий) земляничины (*Fragaria*) имеет аттрактивное приспособление для зоохоров в виде разрастающегося мясисто-сочного торуса с привлекательной окраской, запахом и вкусом. Мельчайшие плоды-орехи являются лишь как бы сопутствующими торусу включениями: они не участвуют в аттрактивной функции и диспергируют только вместе с ним. Очевидно, что земляничина не гомологична собственно плодам.

Кувшиноподобный яркоокрашенный и мясистый гипантий *Rosa*, заключающий в себе свободное собрание ореховидных плодов, также является целостной аттрактивной и диссеминирующей структурой, образованной разросшимся цветоложем (гипантием) с воз-

можным участием базальных частей околоцветника. Гипантий *Rosa* обеспечивает совокупное эндозоохорное распространение заключенных в него плодов. Плодоподобные фруктификации этих растений принципиально не гомологичны плодам. К другой группе, унигинециальных диаспорокарпиев, относятся сорозы, например, видов *Rubus* и *Annona*. У этих растений высокоинтегрированные унигинециальные соплодия тоже образуют при созревании структурную общность, которая выполняет функцию совокупной дисперсии. Здесь плоды не замещены иными структурами, но они могут функционировать только в своей совокупности, в чем не последнюю роль играет их общая аттрактивность. Подобная структура морфологически гомологична соплодию, но не отдельному плоду, из совокупности которых и состоит этот диаспорокарпий.

Сиконий *Ficus* также характеризуется совокупным распространением его плодов, заключенных в своеобразную кувшиноподобную структуру. "Перикарп" сикония инжира и других видов *Ficus* развивается из соцветия, у которого срастаются редуцированные мясистые веточки, образующие полость, подобную цинарродию *Rosa*. Это удивительный пример имитации, "навязанный" природой. Некоторые карпологи относят эту фруктификацию к соплодиям (Левина, 1987), другие (Spjut, 1994) – включают её в категорию сложных плодов ("compound fruits"), у которых собственно плоды заключены в цветоложе или в цветоножку. Мы не можем согласиться ни с той, ни с другой точкой зрения. Сиконий *Ficus* – это не плод и не соплодие, а особое морфофункциональное образование, которое мы называем мультигинециальным диаспорокарпием. Мало кто знает, кстати, что когда сиконий полностью созревает и лопается, меняется и состав его зоохоров-диаспориантов: ими становятся птицы, которые активно поедают привлекательные и великолепные на вкус костянки этого растения.

Существуют еще две оригинальные группы мультигинециальных диаспорокарпиев: одна в форме сорозов (*Morus*, *Laportea*), а другая – с погруженными завязями (*Bdallophyton*, *Artocarpus*, *Maclura*, *Procris*, *Sarcophyte* и др.). Сочные съедобные образования наглядно представлены сорозами *Morus* (Таблица 1). Это, пожалуй, наиболее типичный пример мультигинециального диаспорокарпия.

Группа сухих мультигинециальных диаспорокарпиев включает несколько подгрупп. Приведем лишь некоторые примеры. Фруктификация *Xanthium* представляет собой соплодие-корзинку с одревесневшими сомкнутыми обертками, покрытыми цепкими шипиками. Такие корзинки отрываются целиком и распространяются эпизоохорно. Определенные черты диаспорокарпия имеют *Banksia* и *Liquidambar*, у которых все соплодие участвует в регуляции диссеминации, что, видимо, обусловлено срастанием и одревеснением его сомкнутых структур. Морфологические соплодия *Fagus*, *Castanea*, *Quercus* и *Corylus*,

образованные из ореховидного плода (или плодов) и плюски, сформированной прицветниками (*Corylus*) или сращением укороченных осей редуцированного соцветия – также можно, по-видимому, отнести к ряду сухих диаспорокарпиев, имея в виду, что именно плюска участвует в регуляции дисперсии отдельных плодов. Очевидно, что все перечисленные выше примеры диаспорокарпиев не вполне гомологичны или совсем не гомологичны плодам.

Карпологам, по-видимому, предстоит пересмотреть определение понятия "плод". Оно может быть более узким и сугубо морфологическим, вроде "плод как зрелый цветок" (Левина, 1987; Takhtajan, 1991), или морфофункциональным и более широким, как это предложил R.W. Spjut (1994). Однако во всех случаях понятие "плод" не может быть распространено на голосеменные растения, поскольку плодолистик (карпель) представляет собой всегда сомкнутый мегаспорофилл, в отличие от открытых или преобразованных в осеподобную структуру мегаспорофиллов голосемянных растений. Единственная аналогия плоду среди голосемянных растений – костянкovidный "плод" *Juniperus*, образованный из шишки сросшимися брактями.

Результаты настоящего исследования свидетельствуют, по-видимому, о необходимости пересмотра статуса разных видов фруктификаций покрытосеменных и о необходимости новых подходов к их категоризации и классификации. Уже сегодня видно, что результаты карпологических исследований не во всех случаях совпадают с современными представлениями о монофилетической эволюции покрытосеменных в рамках галлировской концепции филогении покрытосеменных. Широкое распространение редукций, делеций, слияний (срастаний) и возникновение новых инициалей в сериях меристических структур, свидетельствует о большом эволюционном потенциале адаптивной эволюции, зачастую происходящей параллельными линиями. Именно изучение гомологий и параллелизмов в адаптивной эволюции плодов и иных фруктификаций при обязательном эколого-морфологическом подходе к их исследованию будет способствовать более глубокому проникновению в тайны филогенетической эволюции покрытосеменных.

## ЛИТЕРАТУРА

- Артюшенко З.Т., А.А.Федоров. Плод. Атлас по описательной морфологии высших растений. Л.: Наука, 1986. 391с.
- Герасимова-Навашина Е.Н. О гаметофите и об основных чертах развития и функционирования воспроизводящих элементов у покрытосеменных растений // Проблемы ботаники. Л.: Наука, 1958. Вып. 3. С. 125 – 167.
- Гоби Х. Генетическая классификация плодов // Записки Лаб. семеноведения. 1921. Вып. 4, № 4. С. 5 – 30.
- Левина Р.Е. Морфология и экология плодов. Л.: Наука, 1987. 164 с.
- Рейвн П.Р., Эверт, С.Айкхорн. Современная ботаника. Т. 2. М.: Мир, 1990. 344 с.

- Терехин Э.С. Проблемы эволюции онтогенеза семенных растений. СПб.: Тр. Ботанического ин-та РАН (вып. 2). 1991 С. 1 – 68.
- Терехин Э.С., Г.В. Шибакина, Н.Б. Серафимович, Т.И. Кравцова. О принципах эколого-морфологической классификации плодов и подобных плодам образований // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб.: Тр. Ботанического ин-та РАН (вып. 8). 1993. С.76 – 100.
- Тихомиров В.Н. О плодах и соплодиях // Бюлл. МОИП, Отд. биол. 1989. Т. 94. № 3. С. 59 – 65.
- Эсау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980. 558 с.
- Battaglia E. The male and female gametophytes of Angiosperms. An interpretation // Phytomorphology. 1951. V. 1. № 2. P. 86 – 116.
- Gärtner J. De fructibus et semenibus plantarum. Stuttgart: Academia Carolina. 1788. V. 1. 384 p.
- Gilbert F.S., Opitz J.M., Raff K.A. Resynthesizing evolutionary and developmental biology // Developmental Biol. 1996. V. 173. № 2. P. 357 – 372.
- Hofmeister W. Vergleichende Untersuchungen der Keimung, Entfaltung und Fruchtbildung hoherer Kryptogamen und Samenbildung der Coniferen. Leipzig, 1851. 179 S.
- Lindley J. An introduction to botany. London: Longman etc., 1832. 558 p.
- Linnaeus C. Philosophia botanica. Stockholm: Kiesewetter, 1751. 362 p.
- Owen R. Report on the Archetype and Homologies of the Vertebrate Skeleton // Rep. 16th Meeting Brit. Assoc. Advances Sci. London: Murray, 1847. P.169 – 340.
- Pijl van der L. Principles of dispersal in higher plants. Berlin: Springer Verlag, 1969. 154 p.
- Roth I. Fruits of Angiosperms. Berlin: Gebrüder Borntraeger, 1977. 675 p.
- Spjut R.W. A systematic treatment of fruit types // Mem. New York Bot. Gard. 1994. V. 70. 181 p.
- Spjut R.W. & J.W. Thieret. Confusion between multiple and aggregate fruits // Botanical Rev. 1989. V. 53. P. 53 – 72.
- Takhtajan A. Evolutionary trends in flowering plants. New-York: Columbia Univ. Press, 1991. 235 p.
- Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New-York: Columbia Univ. Press, 1996.

## РЕЗЮМЕ

**В соответствии с принципами морфогенетической и эколого-функциональной классификации фруктификаций покрытосеменных выделены их следующие категории: монокарпелатные (вкл. псевдомонокарпелатные) апокарпные плоды, унигинициальные соплодия, "верхние" и "нижние" синкарпные плоды, унигинициальные и мультигинициальные диаспорокарпии (т.е. соплодия, интегрированные до целостной морфофункциональной структуры). Вместо двух традиционных форм фруктификаций (плод–соплодие) рассматривается реальное разнообразие структур, участвующих в распространении семян. Более широкое, чем плод, понятие "фруктификация" должно определяться на основе не только морфологических, но и эколого-функциональных критериев. Фруктификации покрытосеменных включают структуры, которые могут быть гомологичными, частично гомологичными и негомологичными собственно плодам.**

## SUMMARY

**The traditional concepts of fruit and infructescence cannot reflect a real diversity of the dissemination structures within Angiospermae; the "fructification" seems to be a more adequate concept for that purpose based both on morphological criteria, and on ecofunctional ones. A range of the fructification types (monocarpelate and pseudomonocarpelate fruits, unigynecial infructescences, inferior and superior syncarpous fruits, unigynecial and multi-gynecial diasporocarps (i.e. infructescences integrated into indivisible morpho-functional**

**structure)) is distinguished. The fructifications of the different angiosperm taxa are both completely or partially homologous to the fruits in traditional sense, or non-homologous to those.**

# Молекулярно-генетические основы структурного разнообразия цветков

О.Н.Тиходеев

Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра генетики и селекции, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб. 7/9. E-mail: [ont@LL2011.spb.edu](mailto:ont@LL2011.spb.edu)

## Molecular genetic basis of flower structural heterogeneity

*O.N.Tikhodeyev*

Department of Genetics and Breeding, St. Petersburg State University, Universitetskaya emb. 7/9, 199034 St. Petersburg, Russia. E-mail: [ont@LL2011.spb.edu](mailto:ont@LL2011.spb.edu)

## ВВЕДЕНИЕ

За последние 25 лет биология претерпела поистине огромные изменения. Это связано с утвердившимся пониманием того, что каждое проявление жизни, каким бы сложным оно ни казалось, в конечном итоге является результатом функционирования определенных молекул. Именно поэтому большинство направлений современной биологии опирается на молекулярно-генетические подходы, т.е. на изучение роли конкретных молекул в составе того или иного организма. Таким образом, биология перешла от описания живой природы к выявлению реальных причинно-следственных закономерностей, лежащих в основе различных сторон жизнедеятельности. При этом традиционные биологические вопросы "как выглядит объект?" и "что с ним происходит?" сменились на совершенно новые: "почему он выглядит именно так?" и "как он функционирует?"

В результате этих изменений целый ряд исходно разрозненных биологических дисциплин (включая эмбриологию, анатомию и морфологию, биохимию, физиологию и генетику) оказались объединенными в единое стратегическое направление, получившее название "биология развития". Благодаря такому синтезу уже сегодня решена центральная проблема развития: как из зиготы возникает многоклеточный организм, обладающий сложнейшей системой взаимосвязанных тканей и органов? Ответом на данный вопрос стала концепция *дифференциальной экспрессии генов*, в соответствии с которой в различных клетках развивающегося организма экспрессируются разные гены (Корочкин, 1999; Лутова и др., 2000). Именно это явление служит причиной всех структурных и функциональных различий, постепенно возникающих между клетками развивающегося организма.

Концепция дифференциальной экспрессии генов справедлива для всех без исключения организмов, в том числе и для покрытосеменных растений. Более того, она экспериментально подтверждена для всех этапов развития цветкового растения, будь то формирование зародыша, рост побега или созревание плода (Theissen and Saedler, 1998; Лутова и др., 2000). При этом наиболее впечатляющие успехи достигнуты в области морфогенеза цветка.

Цветок представляет собой видоизмененный укороченный побег, служащий для генеративного размножения (Тахтаджян, 1964; Батыгина, 1994; Theissen et al, 2000). В различных таксономических группах покрытосеменных структура цветка варьирует в очень широких пределах (Тахтаджян, 1964; 1966). Тем не менее, все известное разнообразие цветков можно свести к многочисленным вариациям одного и того же плана строения, включающего элементы 4-х типов: чашелистики, лепестки, тычинки и плодолистики. В "идеальном цветке" перечисленные элементы расположены в виде четырех концентрических "кругов". Первый (т.е. наружный) круг представлен чашелистиками, второй – лепестками, третий – тычинками и, наконец, самый внутренний – плодолистиками, которые могут срастаться в один пестик. При этом любые известные типы цветков можно представить как производные "идеального" за счет варьирования всего по нескольким признакам:

- наличие или отсутствие элементов определенного типа,
- число, форма, размер и окраска определенных элементов,
- наличие или отсутствие срастания между элементами,
- наличие или отсутствие переходов между типами структур,
- превращение некоторых элементов цветка в новые специализированные структуры (например, в нектарники) и, наконец,
- тип симметрии цветка.

В соответствии с современными представлениями, развитие цветка является сложным многоступенчатым процессом, в котором каждый из этапов осуществляется при участии особых молекул. При дефектности или отсутствии молекул какого-то типа (т.е. у мутантов по соответствующему гену) один из этапов развития нарушен, в результате чего формируются цветки со строго определенной аномалией. Поэтому, изучая мутанты такого рода, можно выявить биологические функции молекул, обеспечивающих развитие цветка. Этот подход широко применяется уже более 10 лет в отношении двух таксономически далеких видов двудольных: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. и *Antirrhinum majus* L. (Coen et al., 1991; Coen and Meyerowitz, 1991; Weigel and Meyerowitz, 1994; Ma, 1994; Лутова и др., 2000). Полученные данные позволили выявить молекулярно-генетические механизмы развития цветка, универсальные для всех покрытосеменных.

#### ГЕНЕТИЧЕСКИЙ КОНТРОЛЬ РАЗВИТИЯ ЦВЕТКА У *ARABIDOPSIS THALIANA*

*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. (семейство Brassicaceae) – это маленькое однолетнее растение с очень коротким жизненным циклом: в оптимальных условиях он составляет всего около 3-х месяцев. Вскоре после прорастания семени формируется прикорневая розетка, состоящая обычно из 8 – 10 листьев. Вслед за этим апикальная меристема побега преобразуется из вегетативной в генеративную, в результате чего происходит развитие соцветия. В свою очередь, на формирующемся соцветии закладываются вторичные меристемы, судьба которых может быть различной. Так, нижние вторичные меристемы не меняют своей программы развития, а потому дают начало паракладиям. Между тем, аналогичные меристемы, расположенные выше по соцветию, обеспечивают образование отдельных цветков. Таким образом, каждый цветок возникает из особой меристемы, претерпевшей (по сравнению с исходной апикальной меристемой побега) два последовательных переключения программы развития.

Каждое из этих переключений контролируется многочисленными генами (Martinez-Zapater et al., 1994; Okada and Shimura, 1994; Yanofsky, 1995; Amasino, 1996; Лутова и др., 2000). Данный вывод убедительно подтверждается тем, что для многих мутантов характерны значительные нарушения в переходе от одной программы развития меристемы к другой. В частности, у мутантов по гену TFL (от terminal flower) меристема соцветия очень быстро превращается в цветочную, в результате чего прикорневая розетка продуцирует короткий неветвящийся генеративный побег, часто увенчанный только одним цветком. Еще более резкие нарушения характерны для мутантов по гену EMF (от embryonic flower). В этом случае апикальная меристема проростка почти сразу преобразуется в цветочную, что приводит к очень быстрому зацветанию с выпадением стадий розетки и соцветия. Между тем, у мутантов по гену LFY (от leafy) затруднено превращение вторичных меристем соцветия в цветочные. В результате этого дефекта не формируются нормальные цветки: вместо них на соцветии возникают боковые побеги. В целом же у *Arabidopsis thaliana* выявлено более 50 генов, контролирующих судьбу апикальных или вторичных меристем.

Сформированная цветочная меристема продуцирует серию однотипных зачатков, которые в дальнейшем дифференцируются в чашелистики, лепестки, тычинки и плодолистки. Именно на этих этапах определяется конкретная структура цветка. Как и у большинства представителей семейства Brassicaceae, нормальный цветок *Arabidopsis thaliana* описывается формулой  $*K_{2+2}C_{2 \times 2}A_{2+2 \times 2}G_{(2)}$ . Однако получено много мутантов с различны-

ми нарушениями данной формулы. При этом особого внимания заслуживают мутанты, у которых одни элементы цветка замещены на другие (Haughn and Sommerwille, 1988; Bowman et al., 1989; Coen and Meyerowitz, 1991; Weigel and Meyerowitz, 1994). Такие мутанты принято называть *гомеозисными*.

У мутантов по гену AP3 (от *apetala*) вместо лепестков образуются дополнительные чашелистики, а вместо тычинок – еще один круг плодолистиков. Такие же аномалии цветка характерны и для мутантов по гену PI (от *pistillata*). Совсем иначе выглядят цветки у мутантов по гену AP2: в этом случае вместо лепестков развиваются отдельные тычинки, а наружный круг элементов представлен уродливыми плодолистиками. Наконец, у мутантов по гену AG (от *agamous*) вместо плодолистиков и тычинок образуются, соответственно, чашелистики и лепестки.

Важно отметить, что у каждого гомеозисного мутанта нарушается программа развития двух соседних кругов элементов цветка. Между тем остальные два круга элементов не испытывают каких-либо изменений. Эти факты позволили сформулировать следующие принципы развития элементов цветка (Coen and Meyerowitz, 1991; Weigel and Meyerowitz, 1994):

1. Вся цветочная меристема “подразделена” на три концентрические зоны, различающиеся между собой по наличию регуляторных молекул. Именно эти молекулы определяют судьбу формирующегося зачатка.
2. Наружная зона меристемы содержит регуляторные молекулы А, обеспечивающие формирование чашелистиков. Структура этих молекул кодируется геном AP2.
3. Внутренняя зона меристемы содержит регуляторные молекулы С, отвечающие за развитие плодолистиков. Данные молекулы кодируются геном AG.
4. Регуляторные молекулы А и С не только являются функциональными антагонистами, но и препятствуют распространению друг друга на всю цветочную меристему.
5. В промежуточной зоне меристемы функционирует еще один тип регуляторных молекул – В. Взаимодействуя с молекулами А, они переключают программу развития зачатка, в результате чего формируется не чашелистик, а лепесток. Вместе с тем, взаимодействие между молекулами В и С приводит к образованию не плодолистика, а тычинки. При этом каждая регуляторная молекула В состоит из двух различных субъединиц, структура которых кодируется генами AP3 и PI.

Таким образом, в норме цветочная меристема подразделяется на 4 концентрических “круга” (рис. 1-А). В первом из них функционируют молекулы А, поэтому здесь развиваются чашелистики. В следующем круге присутствует уже два типа регуляторных молекул (А и В), что приводит к образованию лепестков. В третьем круге, благодаря наличию молекул В и С, происходит формирование тычинок. Наконец, в четвертом (т.е. центральном) круге функционируют только молекулы С, а потому здесь развиваются плодолистки.

Очевидно, что данная схема развития (ее часто называют “*модель ABC*”) полностью вписывается в концепцию дифференциальной экспрессии генов. Более того, эта схема позволяет объяснить строение не только нормальных, но и мутантных цветков *Arabidopsis thaliana*. Так, для мутантов по гену AP3 или PI характерна дефектность регуляторных молекул В, в результате чего в цветочной меристеме функционируют только молекулы А и С (рис. 1-Б). При этом зачатки и первого, и второго кругов развиваются по одной и той же программе, образуя в сумме 8 чашелистиков. Аналогично, и в третьем, и в четвертом кругах происходит формирование плодолистиков. В итоге возникает мутантный цветок, не имеющий ни лепестков, ни тычинок.

У мутантов по гену AP2 наблюдается более сложная ситуация. Для них характерна дефектность молекул А, в результате чего регуляторные молекулы С распространяются на всю цветочную меристему (рис. 1-В). В соответствии с этим и в первом, и в четвертом кругах функционируют только молекулы С, что приводит к развитию здесь плодолистиков. Между тем, из зачатков второго и третьего круга (в них присутствуют молекулы В и С) формируются исключительно тычинки. Таким образом, у рассматриваемых мутантов

образуются аномальные цветки с симметрично расположенными кругами элементов: плодолистки–тычинки–тычинки– плодолистки.

Симметричное расположение кругов характерно и для мутантов по гену AG (рис. 1-Г). Однако из-за дефектности молекул С такие цветки лишены плодолистиков и тычинок, а содержат лишь чашелистики и лепестки. Кроме того, данный молекулярный дефект вызывает еще одну интересную аномалию: цветочная меристема не утрачивает свою активность и после закладки всех 4-х кругов элементов. Поэтому в центре рассматриваемого цветка происходит закладка все новых и новых зачатков.

Почему же судьба развивающегося зачатка определяется всего лишь несколькими генами? Этот вопрос был успешно решен благодаря клонированию генов AP2, AP3, PI и AG. Оказалось, что каждый из них действительно кодирует регуляторный белок, относящийся к *транскрипционным факторам* (Yanofsky et al., 1990; Coen and Meyerowitz, 1991; Weigel and Meyerowitz, 1994; Лутова и др., 2000). Такие белки являются ключевыми молекулами, обеспечивающими дифференциальную экспрессию генов. Как правило, конкретный транскрипционный фактор способен связываться с промоторами многих генов, изменяя интенсивность их экспрессии. Поэтому дефектность даже одного транскрипционного фактора может приводить к весьма серьезным последствиям, вплоть до полного изменения программы развития.

Рассмотрим эту ситуацию на примере мутанта по гену PI. Соответствующий белок функционирует в составе регуляторной молекулы В и запускает транскрипцию комплекса генов, контролирующего формирование тычинок и лепестков. При этом сам ген PI экспрессируется лишь в промежуточной зоне цветочной меристемы, что обусловлено предшествующими этапами ее развития. Таким образом, у нормальных растений *Arabidopsis thaliana* формирование тычинок и лепестков возможно лишь в промежуточной зоне цветка. Между тем, для рассматриваемого мутанта характерна дефектность регуляторных молекул В, в результате чего активация данной программы оказывается невозможной. Впрочем, в этой зоне меристемы продолжается экспрессия тех генов, что активируются другими транскрипционными факторами. В частности, в зачатках второго круга экспрессируются различные гены, запускаемые регуляторными молекулами А и обеспечивающие формирование чашелистиков. Именно по этой причине у мутанта по гену PI изменена программа развития лепестков: вместо них возникают чашелистики. Аналогично, из зачатков третьего круга образуются плодолистки, а не тычинки.

Итак, благодаря транскрипционным факторам А, В и С, исходно одинаковые зачатки дифференцируются в различные элементы цветка: чашелистики, лепестки, тычинки и плодолистки. Что же будет с этими зачатками при дефектности всех трех транскрипционных факторов? Очевидно, что такая ситуация наблюдается у растений, одновременно мутантных по генам AG, AP2 и AP3 (или PI). Как показал анализ этих тройных мутантов, при дефектности всех трех транскрипционных факторов возникают аномальные цветки, напоминающие прикорневую розетку листьев. Действительно, каждый подобный цветок состоит из однотипных зеленых элементов, имеющих ярко выраженную палисадную ткань, характерное для листьев жилкование, а также многочисленные трихомы (Weigel, Meyerowitz, 1994). Это наглядно свидетельствует о том, что все элементы цветка *Arabidopsis thaliana* являются гомологичными структурами и представляют собой модифицированные листья.

Гипотеза о листовом происхождении элементов цветка была предложена еще великим Гете (Goethe, 1790). Он полагал, что судьба формирующегося зачатка определяется “растительными соками”, закономерно изменяющими свой состав в зависимости от зоны меристемы. Однако, несмотря на множество косвенных подтверждений, эта гипотеза оставалась недоказанной вплоть до конца XX столетия. И лишь создание модели ABC позволило с уверенностью говорить о гомологии и листовом происхождении всех элементов в составе любого цветка.

## МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МЕЖВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ ЦВЕТКОВ

Детальный генетический анализ развития цветка был проведен не только на *Arabidopsis thaliana*, но и на другом модельном объекте – *Antirrhinum majus* (Carpenter and Coen, 1990; Schwartz-Sommer et al., 1990; Coen et al., 1991). Несмотря на далекое таксономическое положение этих видов, для них получены весьма похожие результаты. В частности, для *Antirrhinum majus* независимо сформулирована та же модель ABC, что и в случае *Arabidopsis thaliana* (Coen et al., 1991). Более того, у этих видов обнаружена высокая гомология по соответствующим друг другу транскрипционным факторам (Weigel and Meyerowitz, 1994; Theissen et al., 2000; Лутова и др., 2000).

В настоящее время модель ABC подтверждена для многих видов цветковых растений, включая *Petunia hybrida* (Kramer et al., 1998), *Nicotiana tabacum* (Kang et al., 1995), *Cucumis sativus* (Perl-Treves et al., 1998), *Rumex acetosa* (Ainsworth et al., 1995), *Silene latifolia* (Hardenack et al., 1994), *Papaver nudicaule* (Kramer and Irish, 1999), *Oryza sativa* (Greco et al., 1997), *Zea mays* (Cacharron et al., 1995), *Tulipa gesneriana* (van Tunen et al., 1993), *Lilium regale* (Theissen et al., 2000) и ряд других. Эти данные свидетельствуют о том, что процесс развития цветка происходит у всех покрытосеменных по одному и тому же молекулярному механизму.

Между тем, цветки покрытосеменных характеризуются огромным разнообразием. Это связано с тем, что модель ABC подвержена некоторым незначительным модификациям (Kramer et al., 1998; Kramer and Irish, 1999; Theissen et al., 2000). В частности, у представителей семейства Liliaceae зона действия транскрипционного фактора В расширилась вплоть до наружного края меристемы (рис. 2-Б). Поэтому зачатки двух первых кругов оказываются в одних и тех же условиях и развиваются по одинаковой программе, образуя простой, а не двойной околоцветник (Theissen et al., 2000).

У представителей семейства Piperaceae околоцветник часто полностью отсутствует, что связано со следующими причинами (Kramer et al., 1998). Во-первых, в формирующейся меристеме отсутствует транскрипционный фактор А. Во-вторых, как и в случае с Liliaceae, транскрипционный фактор В расширяет свою зону функционирования вплоть до наружного края меристемы. Поэтому соответствующий цветок обычно содержит только тычинки и плодолистики (рис. 2-В).

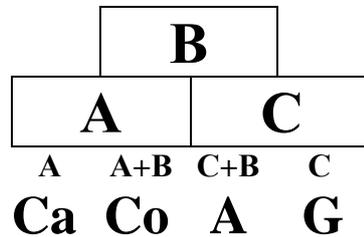
Довольно многие покрытосеменные способны к образованию однополых цветков: женских, т.е. не имеющих тычинок, и мужских, т.е. лишенных плодолистиков. При этом и те, и другие цветки первоначально закладываются как обоеполые (Bracale et al., 1991; Grant et al., 1994; Ainsworth et al., 1995). Однако, на следующих этапах развития происходит локальная блокировка морфогенеза, затрагивающая или только третий, или только четвертый круг зачатков (рис. 2-Г,Д). В том случае, если эти зачатки очень рано останавливаются в своем развитии, из соответствующего круга меристемы не образуется никаких элементов цветка (Grant et al., 1994). Впрочем, в некоторых случаях развитие подобных зачатков блокируется на более поздних этапах, а потому сформировавшийся цветок содержит стерильные плодолистики или тычинки (Bracale et al., 1991).

Одним из факторов разнообразия цветков служит число тех или иных элементов. Судя по данным генетического анализа, этот параметр может заметно варьировать без изменения общего плана цветка. Так, у *Arabidopsis thaliana* получен целый ряд интересных мутантов с увеличением числа элементов одновременно в нескольких кругах (Crone and Lord, 1993; Weigel and Clark, 1996; Huang and Ma, 1997). Это свидетельствует о том, что число элементов каждого круга определяется особыми программами, накладывающимися на модель ABC. Аналогично контролируются признаки “степень срастания элементов” (Aida et al., 1997; Levin et al., 1998) и “тип симметрии цветка” (Keeble et al., 1910; Coen, 1991).

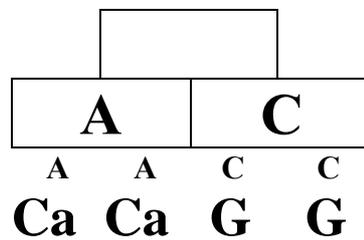
Итак, все известные типы цветков можно свести к разнообразным вариациям одной и той же базовой модели. При этом каждый из элементов любого цветка формируется из

листоподобного зачатка в результате взаимодействия трех ключевых транскрипционных факторов: А, В и С. Такие факторы весьма консервативны даже у таксономически далеких видов. Поэтому, используя клонированные гены AP2, AP3, PI и AG (они кодируют структуру транскрипционных факторов А, В и С у *Arabidopsis thaliana*), можно выделить соответствующую-

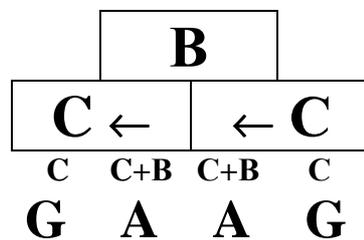
А. Нормальный цветок



Б. Мутант по гену AP3 или PI



В. Мутант по гену AP2



Г. Мутант по гену AG

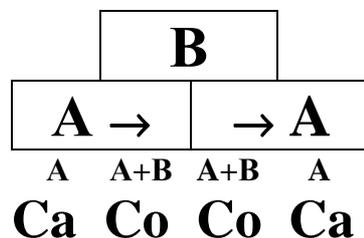
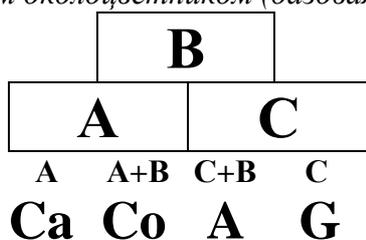


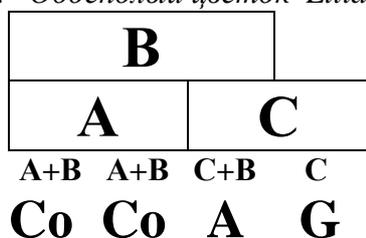
Рис. 1. Распределение регуляторных молекул А, В и С в цветочной меристеме нормальных и мутантных растений *Arabidopsis thaliana*

Левый край рисунка соответствует наружному краю цветочной меристемы, правый – ее центральной зоне. Прочие пояснения – в тексте.

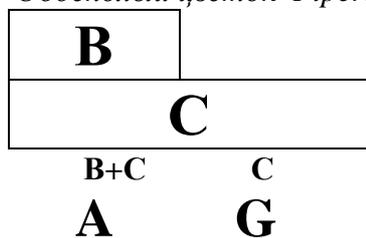
А. Обоеполюй цветок с двойным околоцветником (базовая модель ABC)



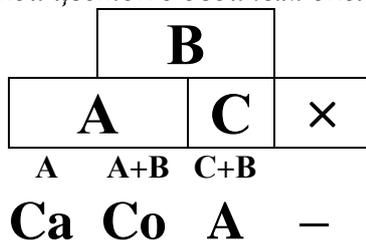
Б. Обоеполюй цветок *Liliaceae*



В. Обоеполюй цветок *Piperaceae*



Г. Мужской цветок с двойным околоцветником



Д. Женский цветок с двойным околоцветником

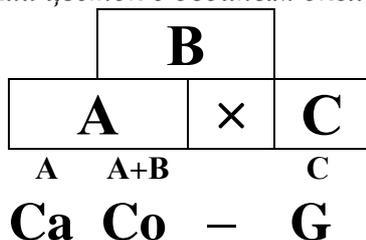


Рис. 2. Некоторые модификации модели ABC. Левый край рисунка соответствует наружному краю цветочной меристемы, правый – ее центральной зоне. “×” означает остановку развития зачатков. Прочие пояснения – в тексте.

щие им гомологи для любого вида покрытосеменных. К настоящему времени эта работа проведена не только для многих двудольных и однодольных, но и для некоторых голосеменных и даже папоротников (Kramer et al., 1998; Kramer and Irish, 1999; Theissen et al., 2000). В свою очередь, данный подход позволяет изучать особенности функционирования транскрипционных факторов А, В и С у представителей самых разных таксонов. Очевидно, что это открывает совершенно новые возможности в изучении эволюции высших растений.

## ЛИТЕРАТУРА

- Батыгина Т.Б. (ред.) Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции (в 3 томах). СПб.: Мир и семья, 1994. Т.1. 508 с.
- Корочкин Л.И. Введение в генетику развития. М.: Наука, 1999. 253 с.
- Лутова Л.А., Проворов Н.А., Тиходеев О.Н., Тихонович И.А., Ходжайова Л.Т., Шишкова С.О. Генетика развития растений. С-Пб.: Наука, 2000. 539 с.
- Тахтаджян А.Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.-Л.: Наука, 1964. 236 с.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М.-Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Aida M., Ishida T., Fukaki H., Fujisawa H., Tanaka M. Genes involved in organ separation in *Arabidopsis*: an analysis of cup-shaped cotyledon mutant // *Plant Cell*. 1997. V. 9. p. 841 – 857.
- Ainsworth C., Thangavelu M., Crossley S., Buchanan-Wollaston V., Parker J. Male and female flowers from the dioecious plant *Rumex acetosa* show different patterns of MADS-box gene expression // *Plant Cell*. 1995. V. 7. P. 1583 – 1598.
- Amasino R.M. Control of flowering time in plants // *Current Opinion in Genetics and Development*. 1996. V. 6. P. 480 – 487.
- Bowman J.L., Smyth D.R. and Meyerowitz E.M. Genes directing flower development in *Arabidopsis* // *Plant Cell*. 1989. V. 1. P. 37 – 52.
- Bracale M., Caporali E., Galli M.G., Longo C., Marziani-Longo G., Rossi G., Spada A., Soave C., Falavigna A., Raffaldi F., Maestri E., Restivo F.M., Tassi F. Sex determination and differentiation in *Asparagus officinalis* // *Plant Science*. 1991. V. 80. P. 67 – 77.
- Cacharron J., Fisher A., Saedler H., Theissen G. Expression patterns of MADS-box genes in maize as studied by in situ hybridization // *Maize Genetics Coop Newsletters*. 1995. V. 69. P. 37 – 38.
- Carpenter R., Coen E.S. Floral homeotic mutations produced by transposon-mutagenesis in *Antirrhinum majus* // *Genes and Development*. 1990. V. 4. P. 1483 – 1493.
- Coen E.S. The role of homeotic genes in flower development and evolution // *Annual Reviews in Plant Physiology and Plant Molecular Biology*. 1991. V. 42. P. 241 – 279.
- Coen E.S., Doyle S., Romero J.M., Elliott R., Magrath R. and Carpenter R. Homeotic genes controlling flower development in *Antirrhinum* // *Development*. 1991. Suppl. 1. P. 149 – 155.
- Coen E.S., Meyerowitz E.M. The war of the whorls: genetic interaction controlling flower development // *Nature*. 1991. V. 353. P. 31 – 37.
- Crone W., Lord E.M. Floral development in the organ number mutant *clavata1-1* of *Arabidopsis thaliana* (Brassicaceae) // *Amer. Journ. Bot.* 1993. V.80. P.1419 – 1426.
- Goethe J.W. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu Erklären. Gotha: C.W.Ettinger, 1790. Translated by A.Arber. Goethe's Botany. *Chronicals of Botany*. 1946. V. 10. P. 63 – 126.
- Grant S., Hunkirchen B. and Saedler H. Developmental differences between male and female flowers in the dioecious plant white campion // *Plant Journal*. 1994. V. 6. P. 471 – 480.

- Greco R., Stagi L., Colombo L., Angenent G.C., Sari-Gorla M., Pe M.E. MADS box genes expressed in developing inflorescences of rice and sorghum // *Molecular and General Genetics*. 1997. V. 253. P. 615 – 623.
- Hardenack S., Ye D., Grant S. Comparison of MADS box gene expression in developing male and female flowers of the dioecious plant white campion // *Plant Cell*. 1994. V. 6. P. 1775 – 1787.
- Haughn G.W., Sommerwille C.R. Genetic control of morphogenesis in *Arabidopsis* // *Developmental Genetics*. 1988. V. 9. P. 73 – 89.
- Huang H., Ma H. FON1, an *Arabidopsis* gene that terminates floral meristem activity and controls flower organ number // *Plant Cell*. 1997. V. 9. P. 115 – 134.
- Kang H.-G., Noh Y.-S., Chung Y.-Y., Costa M.A., An K., An G. Phenotypic alterations of petal and sepal by ectopic expression of rice MADS box gene in tobacco // *Plant Molecular Biology*. 1995. V. 29. P. 1-10.
- Keeble F., Pellew C., Jones W.N. The inheritance of peloria and flower colour in foxgloves (*Digitalis purpurea*) // *New Phytology*. 1910. V. 9. P. 68 – 77.
- Kramer E.M., Dorit R.L., Irish V.F. Molecular evolution of genes controlling petal and stamen development: duplication and divergence within the APETALA3 and PISTILLATA MADS-box lineages // *Genetics*. 1998. V. 149. P. 765 – 783.
- Kramer E.M., Irish V.F. Evolution of genetic mechanisms controlling petal development // *Nature*. 1999. V. 399. P. 144 – 148.
- Levin J.Z., Fletcher J.C., Chen X., Meyerowitz E.M. A genetic screen for modifiers of UFO meristem activity identifies three novel FUSED FLORAL ORGANS genes required for early flower development in *Arabidopsis* // *Genetics*. 1998. V. 149. P. 579 – 595.
- Ma H. The unfolding drama of flower development: recent results from genetic and molecular analysis // *Genes and Development*. 1994. V. 8. P. 745–756.
- Martinez-Zapater J.M., Coupland G., Dean C., Koornneef M. The transition to flowering in *Arabidopsis* // In: *Arabidopsis* (eds. E.M.Meyerowitz and C.R.Sommerwille). Cold Spring Harbor, NY: Cold Spring Harbor Laboratory Press, 1994. P. 403 – 433.
- Okada K., Shimura Y. Genetic analyses of signalling in flower development using *Arabidopsis* // *Plant Molecular Biology*. 1994. V. 26. P. 1357 – 1377.
- Perl-Treves R., Kahana A., Rosenman N., Xiang Y., Silberstein L. Expression of multiple AGAMOUS-like genes in male and female flowers of cucumber (*Cucumis sativus* L.) // *Plant Cell Physiology*. 1998. V. 39. P. 701 – 710.
- Schwartz-Sommer Z., Huijser P., Nacken W., Seadler H., Sommer H. Genetic control of flower development: homeotic genes in *Antirrhinum majus* // *Science*. 1990. V. 250. P. 931 – 936.
- Theissen G., Seadler H. Molecular architects of plant body plans // *Progress in Botany*. 1998. V. 59. P. 227 – 256.
- Theissen G., Becker A., Di Rosa A., Kanno A., Kim J.T., Munster T., Winter K-U., Seadler H. A short history of MADS-box genes in plants // *Plant Molecular Biology*. 2000. V. 42. P. 115 – 149.
- van Tunen A.J., Eikelboom W., Angenent G.C. Floral organogenesis in *Tulipa* // *Flowering Newsletters*. 1993. V. 16. P. 33 – 37.
- Weigel D., Clark S.E. Sizing up the floral meristem // *Plant Physiology*. 1996. V. 112. P. 5 – 10.
- Weigel D., Meyerowitz E.M. The ABCs of floral homeotic genes // *Cell*. 1994. V. 78. P. 203 – 209.
- Yanofsky M.F., Ma H., Bowman J.L., Drews G.N., Feldman K.A., Meyerowitz E.M. AGAMOUS: an *Arabidopsis* homeotic gene whose product resembles transcriptional factor // *Nature*. 1990. V. 346. P. 35 – 39.

## РЕЗЮМЕ

Дан обзор современных представлений о молекулярно-генетических механизмах структурного разнообразия цветков. Основное внимание уделено ключевым положениям модели ABC и ее модификациям у различных видов покрытосеменных. В зависимости от конкретной модификации из развивающейся цветочной меристемы образуется соответствующий набор элементов цветка. Кратко рассмотрен вопрос и о генетическом контроле других признаков цветка, таких как тип симметрии и число элементов в пределах определенного круга.

## SUMMARY

Modern insights in the molecular genetic mechanisms of flower structural heterogeneity are reviewed. The main scope is directed to the ABC model of flower development and its certain modifications in different groups of angiosperms. Regarding to certain modification, the developing floral meristem is shown to produce corresponding set of flower elements. Genetic control of other characters of the flower such as the type of symmetry or number of the elements within certain whorl is also briefly reviewed.

# Роль морфологии в ботанике

А.К. Тимонин

Московский Государственный университет, биологический факультет, кафедра высших растений. 117899 Москва, Воробьевы горы

e-mail: [timonin@herba.msu.ru](mailto:timonin@herba.msu.ru)

## *Role of morphology in botany*

A.C. Timonin

Department of Higher Plants, Biological Faculty, Moscow State University.

Vorobyovy gory, 117899 Moscow, Russia. e-mail: [timonin@herba.msu.ru](mailto:timonin@herba.msu.ru)

Снижение престижа ботаники, четко проявившееся во второй половине XX в., с особой силой затронуло морфологию растений. Число активно работающих морфологов, особенно морфологов-теоретиков, в настоящее время попросту ничтожно сравнительно с численностью систематиков, физиологов растений, флористов или фитоценологов, причем это число проявляет устойчивую тенденцию снижаться. По существу на рубеже третьего тысячелетия морфология оказалась в положении маргинальной области ботаники, что заставляет задуматься о ее перспективах и роли в ансамбле других ботанических дисциплин.

## ПОЛОЖЕНИЕ МОРФОЛОГИИ В СОВРЕМЕННОЙ БОТАНИКЕ

Значение морфологии, как и любой другой частной ботанической дисциплины, обусловлено общей направленностью ботанических исследований, которая в свою очередь определена запросами общества, предъявляемыми к ботанике как науке. В последние полтора-два десятилетия огромную популярность приобрела проблематика “биоразнообразие”, но в действительности познание и осознание разнообразия растительного мира были главным содержанием ботаники во все время ее существования как науки. Это предопределило, во-первых, стойкий примат систематики над остальными разделами ботаники и, во-вторых, – не теряющую актуальность инвентаризацию региональных флор. Морфология же растений по большей части обслуживала и обслуживает потребности данных разделов ботаники.

Основной задачей *доэволюционной* систематики растений были группирование растений по общему сходству и выявление диагностических признаков создаваемых таксонов. В соответствии с общей теоретической установкой того времени идеалом таких признаков считали наиболее наглядные, непосредственно воспринимаемые исследователем особенности внешнего строения растений (Фуко, 1994). Решение этой задачи привело к появлению описательной морфологии, в рамках которой значительные результаты (например, Linnaeus, 1751 = Линней, 1989) были получены задолго до появления самого понятия “морфология”. Необходимость диагностирования растений и составления определительных ключей поддерживают существование описательной морфологии и поныне.

Хотя совершенствованию и детализации описательной терминологии, по-видимому, нет предела (сравн.: Linnaeus, 1751; Атлас., 1956; Анели, 1975), совершенно очевидно, что данный вид морфологии принципиально не может иметь исследовательской программы, достаточно привлекательной для сколько-нибудь значительного числа исследователей.

Парадигма *эволюционизма*, определяющая развитие ботаники с предпоследней четверти XIX в., сделала главной задачей систематики максимально полное отражение филогенеза. В течение нескольких десятилетий именно морфология была фактически единственным средством реконструкции филогенезов, что и предопределило “золотой век” эво-

люционной морфологии на рубеже XIX–XX веков, когда ее престиж не подлежал сомнению, а вырабатываемые морфологами представления получали почетный статус общебиологических законов эволюции (см. Северцов, 1939).

Гипотезы об эволюционных трансформациях разных структур, или семофилезах, составляют основное содержание и современных морфологических работ. Однако современная систематика все чаще обращается к иным средствам реконструкции филогенезов, в последнее время – к секвенированию определенных фрагментов ДНК. Более того, при решении вопросов реконструкции семофилезов в настоящее время вместо углубленного морфологического изучения соответствующих структур все чаще опираются на данные “молекулярной систематики”. Все это, естественно, снижает значимость морфологии и объективно лишает ее собственного теоретического содержания.

Очевидно, что положение морфологии как сугубо прикладной дисциплины, обслуживающей потребности систематики, неизбежно придает ей статус *метода* последней, роль которого будет зависеть от результативности остальных методов и – главное – от связанных с ними ожиданий научного сообщества. Сохранение морфологии как *теоретической дисциплины* возможно только при наличии у нее собственного предмета исследования, не связанного непосредственно с решением таксономических проблем.

Следует заметить, что И.В. Гёте, предлагая новую науку “морфологию”, имел в виду именно такую дисциплину, которая изучает законы преобразования формы как таковой и которую, следуя А.А. Любищеву (1982), можно назвать конструктивной морфологией.

## ПРЕДМЕТ ТЕОРЕТИЧЕСКОЙ МОРФОЛОГИИ

В современном эволюционизме признано, что абсолютно неопределенной безграничной изменчивости не существует, и любые преобразования форм происходят в определенных пределах. Однако признание этого положения странным образом сочетается со скепсисом в отношении существования сугубо морфологических законов и, соответственно, в отношении наличия самого предмета для самостоятельной теоретической дисциплины – конструктивной морфологии. Причина данного парадокса лежит, очевидно, в господствующей парадигме эволюционизма, заставляющей обращать внимание почти исключительно на гомологичные структуры. С Ч. Дарвина укоренилось убеждение в том, что морфология – это наука о гомологиях, понимаемых как общность происхождения сравниваемых структур. В рамках подобного подхода главную задачу исследователя составляет выявление у разных структур признаков, позволяющих установить их гомологичность. При этом выявляемое сходство гомологичных структур получает очевидное объяснение как сохранение черт предковых форм и может быть трактовано как проявление инерционности процессов развития (Раутиан, 1988), но не требует апелляции к имманентным законам преобразования формы.

Аналогии – в полном соответствии с парадигмой эволюционизма – привлекают внимание исследователей лишь в тех случаях, когда они могут быть спутаны с гомологиями и тем самым затруднить выяснение филогенеза. Со времен Ч. Дарвина аналогичные сходства принято объяснять сходными адаптациями или одинаковыми принципами функционирования аппаратов, обеспечивающих подчас весьма несхожие биологические процессы (Уголев, 1989). В последнее время для объяснения подобных сходств стали также использовать предположения о трансдукции генетического материала (напр., Хесин, 1985). Во всех случаях причины аналогичных сходств оказываются предметом (эко)физиологии или молекулярной биологии, но никак не особой теоретической морфологии.

Все прочие сходства считают поверхностными и не заслуживающими внимания. Однако именно таким “несущественным” сходствам обычно бывает труднее всего подобрать объяснения в духе привычных интерпретаций аналогий.

С.В. Мейен (Meуen, 1973) показал, что разнообразие форм ископаемых листьев можно свести к ограниченному числу типов, закономерно связанных между собой переходами. Это разнообразие весьма полно проявляется в разных таксонах и в разные геологические эпохи, что дало С.В. Мейену повод назвать сам феномен “рефреном”. Поскольку рефрены по расчленению листа проявляют таксоны, явно не связанные отношением предок–потомок и даже не находящиеся в близком родстве, то данное сходство трудно интерпретировать как проявление гомологии в строгом смысле слова, т.е. как результат унаследования от общего предка. Не исключено, что характер расчлененности листьев имеет адаптивное значение (хотя никаких убедительных свидетельств в пользу этого до сих пор нет), но то, что рефрены проявляются у растений из разных геологических эпох, заставляет серьезно сомневаться в их обусловленности адаптациями к одинаковым условиям внешней среды.

Загадочными остаются и причины псевдоциклической эволюции. В синфлоресценциях она выражается в т. наз. гомогенизации дистального участка синфлоресценции с одновременной редукцией терминальной флоральной единицы. При этом трансформированная синфлоресценция ни по интегрированности и компактности цветорасположения (что могло бы сказаться на ее заметности для опылителей), ни по числу цветков не имеет явно-го преимущества перед исходной синфлоресценцией (Кузнецова, 1986).<sup>17</sup>

В эволюции *Coniferae* купула, окружавшая унитегмальную семепочку, постепенно преобразовывалась в (наружный) интегумент, по мере формирования которого исходный (внутренний) интегумент редуцировался (Мейен, 1987). Этот процесс, продолжавшийся несколько десятков миллионов лет, завершился возникновением унитегмального семени. Такой ход эволюции чрезвычайно трудно трактовать в духе адаптационизма – тем более, что у современных этим *Coniferae* других семенных растений никакой субституции интегумента купулой, насколько известно, не было.

Синфлоресценции состоят из терминальной главной флоресценции и повторяющих ее строение паракладиев, составляющих 1 или несколько порядков ветвления (Troll, 1964). Сходные паракладиальные отношения возможно выявить и между элементами листа (Lindenmaуer, 1977). Очевидно, что паракладиальные отношения между элементами синфлоресценций и листьев нельзя считать ни проявлением гомологии, ни примером аналогии, вызванной сходными адаптациями к условиям существования. Скорее всего они суть отражение фрактального принципа организации модульных форм.

Пожалуй, наиболее ярко наличие специфических законов преобразования формы демонстрирует сравнение синфлоресценций с колониями гидроидных кишечнополостных, которое было хорошо знакомо биологам доэволюционного периода, но выпало из поля зрения биологов-эволюционистов, по-видимому, по причине плохого соответствия парадигме эволюционизма. Среди разветвленных колоний гидроидных можно найти аналоги монотельных и полительных синфлоресценций. Типы морфологической интеграции зооидов у колониальных гидроидов (Беклемишев, 1952) также имеют параллели среди редких форм синфлоресценций цветковых. Так, гармонически интегрирующиеся зооиды у “мозговиков” (*Meandrina* и др.) сливаются боками с образованием ряда ротовых отверстий, обрамленных 2 рядами щупалец и ведущих в общую гастральную полость; границы между отдельными зооидами совершенно не выражены. У видов *Cyclanthus* также происходит латеральное слияние цветков в початке, причем в обрамлении рядов тычинок возникает

---

<sup>17</sup> Анализировать эволюцию модульных объектов с неопределенным числом конструктивных единиц в понятиях поли- и/или олигомеризации, которые обычно “нагружены” адаптационистскими спекуляциями (Догель, 1954; Подлипаев и др., 1974), по-видимому, вообще бессмысленно (Кузнецова, 1998).

общая завязь, несущая отдельные рыльца по числу слившихся цветков (Goebel, 1928); границы между отдельными цветками не выражены, завязь по созревании вскрывается общей щелью.

У гидрокораллов зооиды при гармонической интеграции располагаются циклосистемами. В центре циклосистемы находится гастрозоид с редуцированными щупальцами и крупным ротовым отверстием, вокруг него – кольцо безротых дактилозоидов, подобных щупальцам. Вся циклосистема структурно и функционально подобна отдельному зооиду. По такому же принципу построен имитирующий отдельный цветок циатий *Euphorbia*: в центре располагается голый женский цветок, нацело лишенный андроцея, вокруг него в 5 монохазиях находятся мужские цветки, представленные каждый единственной тычинкой.

Примером монархической интеграции зооидов В.Н. Беклемишев считал гидроиды из отр. *Chondrophorida*, колонии которых, в его интерпретации, состоят из мощного центрального бесщупальцевого гастрозоида, несущего периферический венчик дактилозоидов.<sup>18</sup> Сходную конструкцию демонстрируют частные флоресценции *Petagnia*, состоящие из доминирующего бестычиночного центрального женского цветка, от завязи которого отрастают значительно более мелкие мужские цветки, не имеющие гинецея.

Перечисленные сходства в строении колоний гидроидных и синфлоресценций цветковых, очевидно, невозможно относить в разряд гомологий, поскольку расхождение животных и растений наверняка произошло на одноклеточном уровне организации, когда никакой общей структурной базы для формирования колоний и синфлоресценций не было. Биологическая роль и принципы функционирования колоний и синфлоресценций кардинально различаются, поэтому их неправомерно интерпретировать как аналогии, обусловленные одинаковыми адаптациями. Наконец, нет никаких убедительных свидетельств в пользу объяснения данных сходств латеральным переносом генетического материала.

Т.о., возможно найти такие морфологические проблемы, которые не связаны с непосредственным обслуживанием потребностей систематики и составляют предмет самостоятельной теоретической морфологии. Это – выявление и объяснение законов преобразования формы как таковой. Однако следует признать, что современная морфология в данной области находится пока на довольно примитивной стадии поиска и первичной инвентаризации таких законов и, по-видимому, еще очень далека от их понимания и каузального объяснения.

## **МОРФОЛОГИЯ КАК МЕТАНАУКА**

Ключевой процедурой морфологического исследования является гомологизация изучаемых объектов. Вопреки распространенному мнению, общность происхождения – это объяснение гомологического сходства, но никак не средство выявления гомологии (Гиляров, 1964). Для выявления последней необходимо иметь специальные критерии, разработка которых составляет значительную часть теоретической морфологии (Remane, 1952; Мамкаев, 1991). По существу этот раздел морфологии разрабатывает методику процедуры сравнения объектов для выявления их сущностных свойств и отсеивания случайных.

Любая наука основана на процедурах сравнения как на стадии индуктивной выработки теоретических представлений, так и на стадии их тестирования согласно гипотетико-дедуктивному методу. Однако в большинстве наук нет развитой методологии сравнительных процедур, и при сравнении исследователи руководствуются интуицией или соответствующей научной рутинной. По-видимому, только в морфологии разработка правил срав-

---

<sup>18</sup> В настоящее время зоологи предпочитают рассматривать *Chondrophorida* как одиночные полипоидные формы, в значительной степени опираясь на особенности их онтогенеза (Барнс и др., 1992). Любопытно, что М.М.Лодкина (1986), также опираясь на особенности генезиса, отстаивала мнение о том, что циатий представляет собой цветок, а не соцветие.

нения приобрела статус научной проблемы. Поэтому наработки морфологов в области процедуры гомологизации объектов могут иметь общенаучное методологическое значение. Как дисциплина, разрабатывающая правила сравнительных процедур, морфология выступает как метанаука по отношению к биологии в целом.

#### *ЛИТЕРАТУРА*

- Анели Н.А. Атлас эпидермы листа. Тбилиси: Мецниереба, 1975. 109 с.
- Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 303 с.
- Барнс Р., Кейлоу П., Олив П., Голдинг Д. Беспозвоночные. Новый обобщенный подход. М.: Мир, 1992. 583 с.
- Беклемишев В.Н. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.: Сов. Наука, 1952. 698 с.
- Гиляров М.С. Современные представления о гомологии // Успехи соврем. биол. 1964. Т. 57. № 2. С. 300–316.
- Догель В.А. Олигомеризация гомологических органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд-во Ленингр. Ун-та, 1954. 368 с.
- Кузнецова Т.В. О явлениях псевдоциклического сходства у высших растений // Ж. общ. биол. 1986. Т. 47. № 2. С. 218–233.
- Кузнецова Т.В. Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов // Ж. общ. биол. 1998. Т. 59. № 1. С. 74–103.
- Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 456 с.
- Лодкина М.М. Способ развития цизия молочайных – свидетельство его цветковой природы // Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: Наука, 1986. С. 43–44.
- Любичев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука, 1982. 278 с.
- Мамкаев Ю.В. Методы и закономерности эволюционной морфологии // Современная эволюционная морфология. Киев: Наук. Думка, 1991. С. 33–55.
- Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.
- Подлипаев С.А., Наумов А.Д., Боркин Л.Я. К определению понятий полимеризации и олигомеризации // Ж. общ. биол. 1974. Т. 35. № 1. С. 100–113.
- Раутиан А.С. Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // Современная палеонтология. Т.2. М.: Недра, 1988. С. 76–118.
- Северцов Н.А. Морфологические закономерности эволюции. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Уголев А.М. Принципы организации и эволюции биологических систем // Ж. эвол. биохим. и физиологии. 1989. Т. 25. № 2. С. 215–233.
- Фуко М. Слова и вещи. Археология гуманитарных наук. СПб: А-сad, 1994. 406 с.
- Хесин Р.Б. Непостоянство генома. М.: Наука, 1985. 472 с.
- Goebel K. Organographie der Pflanzen, insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Teil 1. Allgemeine Organographie. Jena: Fischer, 1928. 642 S.
- Lindenmayer A. Paracladial relationships in leaves // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1977. Bd. 90. Hf. 1-2. S. 287–301.
- Linnaeus C. Philosophia Botanica. Stockholmiae: Kiesewetter, 1751. 364 p.
- Meyen S.V. Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. 1973. V. 39. № 3. P. 205–260.
- Remane A. Die Grundlagen des natyrlischen System, der vergleichenden Anatomie und Phylogenetik. Leipzig: Geest & Portig, 1952. 400 S.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena: Fischer, 1964. 615 S.

## РЕЗЮМЕ

В настоящее время морфология растений рассматривается преимущественно как метод выявления их родственных отношений. Значение морфологии в этом качестве неизбежно уменьшается по мере разработки более точных филогенетических методов. Сохранение морфологии как теоретической дисциплины возможно только при наличии у нее собственного предмета исследования, не связанного непосредственно с решением таксономических проблем. Главный предмет морфологии составляют собственные закономерности трансформаций формы как таковой. Такие закономерности реализуются в явлениях сходства структур, которое не обусловлено ни наследованием признаков (гомологией), ни адаптациями к сходным условиям обитания (анalogией), ни трансдукцией генов. Кроме того, морфология выступает как общенаучная методология, разрабатывающая принципы сравнения, имеющие значение для любой области исследований.

## SUMMARY

Plant morphology is mostly held now to method for revealing plant phylogeny. Thereof, the morphology has been inevitably declining with raising more precise phylogenetic methods. Morphology can survive as theoretical branch if it tackles its specific subject. Some similar structures are evidenced to be neither inherited characters (homologues), nor adaptations for similar environments (analogues), nor displays of gene transduction; they are considered results of intrinsic regularities of form transformations *per se*. The regularities are recognized as main subject of theoretical plant morphology. Besides, the morphology is a methodology as it elaborates principles of comparison that base any scientific branch.

# Динамическая морфология Р. Саттлера

**А.К. Тимонин**

Московский Государственный университет, Биологический факультет,  
кафедра высших растений. 117899 Москва, Воробьевы горы  
e-mail: [timonin@herba.msu.ru](mailto:timonin@herba.msu.ru)

## **R. Sattler's dynamic morphology**

*A.C. Timonin*

Department of Higher Plants, Biological Faculty, Moscow State University.  
Vorobyovy gory, 117899 Moscow, Russia. e-mail: [timonin@herba.msu.ru](mailto:timonin@herba.msu.ru)

## ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ И ДИНАМИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ

В морфологии принято оперировать с четко очерченными типами структурных элементов, или меронами по С.В. Мейену (1977, 1978). Морфологическое исследование считают результативным в том случае, если удастся гомологизировать изучаемую структуру, т.е. установить ее принадлежность к определенному мерону. Непременным условием этого является априорное допущение о существовании четко разграниченных меронов и возможности однозначно отнести структуру к одному из них. Данное допущение составляет основу морфологии, названной R. Sattler (1966) типологической, или эссенциалистской.

Однако у высших растений встречаются структуры, сочетающие в разных пропорциях признаки различных меронов. Так, возможно построить достаточно полный ряд, начиная с типичного побега через филломорфные ветви и сложные листья до типичного листа (Sattler, 1966). Правда, членов такого ряда все же удастся отнести к одному из двух меронов – побегу или листу, – хотя и в качестве нетипичных его вариантов. В то же время существуют растения, структурные элементы тела которых даже с очень большой “натяжкой” невозможно отнести ни к осевым, ни к аппендикулярным органам: “филломорфы” некоторых видов *Streptocarpus* (Jong, Burt, 1975; Jong, 1978), представляющие собой ось, переходящую терминально в “листовую пластинку”, нарастающую благодаря деятельности интеркалярной меристемы проксимальнее пластинки и несущую на верхней стороне такие же филломорфы и соцветия; модули папоротников из сем. *Stromatopteridaceae* и *Psilotaceae*, базальная часть которых представляет собой бази- или мезотонно ветвящуюся ось, а дистальная – вполне типичную вайю (Bierhorst, 1971); модули ряда видов *Utricularia* (*Lentibulariaceae*), различающиеся только длительностью роста, степенью разветвленности и наличием ловчих пузырьков (Rutishauser, Sattler, 1989). Во всех этих случаях попытка использовать понятия эссенциалистской морфологии не только приводит к бесплодным дискуссиям об “истинной природе” конструктивных единиц тела растений, но и не позволяет понять специфику строения таких организмов, поскольку заставляет упорно искать у них несуществующие мероны (Sattler, 1966, 1984).

Эссенциалистская морфология, по мнению R. Sattler, является слишком предвзятым подходом к исследованию структуры растений, т.к. основана на априорном признании четко различающихся универсальных меронов и неизбежном “сведении” к ним наблюдаемых структур. Для адекватного понимания строения растений R. Sattler (1966) предлагает заменить однозначную гомологизацию структур количественной оценкой степени проявления у них тех или иных признаков, выраженной в баллах. Используя данную методику, можно описать следующим образом органы, которые морфологи эссенциалистского направления считают:

истинным листом у <i>Guarea</i>	a1	б1	в1	г10	д1	е10
филломорфной ветвью у <i>Phyllanthus</i>	a1	б10	в10	г1	д1	е10

листом у <i>Nymphaea</i>	а5	б5	в1	г1	д1	е1
--------------------------	----	----	----	----	----	----

где: а – симметрия органа (1 – дорсивентральная, 10 – радиальная), б – расположение проводящих пучков (1 – по дуге, 10 – кольцом), в – наличие пазушной почки (1 – есть, 10 – нет), г – характер роста (1 – детерминированный, 10 – недетерминированный), д – наличие отделительного слоя (1 – есть, 10 – нет), е – наличие вторичного утолщения (1 – есть, 10 – нет). Балл 1 получают признаки, свойственные типичному листу, балл 10 – признаки, характерные для типичного осевого органа, балл 5 – промежуточные значения признаков.

Т.о., на смену жесткой системе типов органов (= меронов) приходит лабильная балльная оценка признаков изучаемой структуры, что и составляет сущность динамической морфологии. Именно балльные оценки признаков структур, по мысли R. Sattler, позволяют адекватно описывать конструктивные единицы тела растения.

## ПРОБЛЕМА КОНГЕНИТАЛЬНОГО СРАСТАНИЯ

У высших растений часто встречаются структуры, состоящие из слитных элементов, предполагаемые гомологи которых у родственных форм разделены (конкаулесценция и рекаулесценция, синкарпия, спайнолистность околоцветника и др.). В рамках эссенциалистской морфологии слитные элементы принято считать сросшимися, хотя только в немногих случаях удается действительно наблюдать в онтогенезе срастание исходно разделенных элементов. В связи с этим к середине XIX века было выработано представление о 2 разных типах срастания – постгенитальном и конгенитальном (см.: Varab'yi, Vieth, 1979).

*Постгенитальное срастание* представляет собой реально наблюдаемый онтогенетический процесс срастания изначально разделенных элементов. Такое срастание особенно характерно для пликатной зоны плодолистика, где остается хорошо заметный шов между его сросшимися краями, а на срезах обычно гистологически ясно различимы слои клеток, представляющие бывшие эпидермы краев плодолистика. Подчеркивая данную особенность, R. Sattler (1978) предлагал заменить понятие “постгенитальное срастание” на “слияние поверхностей”.

*Конгенитальное срастание*, напротив, принципиально невозможно выявить при исследовании развития структуры, поскольку ее элементы растут совместно так, что она с самого начала развивается как единое целое. По мнению J.V. Payer (1857, цит. по: Varab'yi, Vieth, 1979), конгенитальное срастание представляет чисто сравнительно-морфологическое понятие, означающее постоянную слитность структур рассматриваемого объекта, гомологи которых у предполагаемого предка были разделены (см. также Vuchet, 1928). С позиций эволюционной морфологии такое слияние можно трактовать как завершающий этап прогрессирующего соединения структур в сеофилезе (резкие возражения против такой интерпретации см.: Sattler, 1978; Varab'yi, Vieth, 1979), которое уже не рекапитулирует в онтогенезе.

Существенно иного понимания конгенитального срастания придерживался P. Van Tieghem (1868, цит. по: Varab'yi, Vieth, 1979), различавший собственно срастание (*soudure*) и слияние (*concrecence*). *Soudure* означает срастание зачатков отдельно закладывающихся структур, между которыми не остается никаких следов бывших эпидерм. *Concrecence* представляет собой формирование общего основания отдельно закладывающихся на осевом органе структур, которое может быть результатом 3 процессов:

- 1) интеркалярного разрастания тканей осевого органа, несущего данные структуры;
- 2) расширения и соединения оснований таких структур с последующим интеркалярным ростом объединенного основания;
- 3) сочетания обоих процессов.

Однако достоверно разграничить интеркалярный рост тканей осевого органа и тканей общего основания срастающихся структур, по-видимому, невозможно (Bugnon, 1928b), и

можно, не погрешив против истины, считать *concrecence* просто проявлением интеркалярного роста.

Оба процесса – и *soudure*, и *concrecence* – вполне наблюдаемы в онтогенетическом исследовании и потому не соответствуют принципиально не наблюдаемому конгенитальному срастанию в понимании J.V. Payer.

Понятие конгенитального срастания как в версии J.V. Payer, так и в версии P. Van Tieghem, логически уязвимо. Принципиальная его ненаблюдаемость, постулированная первым автором, вызывает сомнения относительно применимости самого понятия “срастание” к соединенным структурам (Bugnon, 1928b). Вполне наблюдаемый интеркалярный рост, признаваемый вторым автором, разумеется, нельзя считать срастанием в точном значении этого слова (Barabj, Vieth, 1979). Поэтому были предложения либо вообще отказаться от представления о конгенитальном срастании и конгенитально сросшихся органах (Bugnon, 1928a), либо заменить его на нейтральное понятие “слитность” (Clos, 1879 – цит. по: Barabj, Vieth, 1979; Sattler, 1977, 1978; Guidès, 1979).

В рамках динамической морфологии следует вообще отказаться от априорного представления о конгенитальном объединении структур (как не имеющего эмпирического подтверждения) и исследовать реально наблюдаемые онтогенетические процессы, приводящие к появлению слитных структур. R. Sattler (1977) различает 3 типа таких процессов:

- 1) срастание поверхностями (*surface fusion*), что соответствует понятию постгенитального срастания;
- 2) гетеротопия, представляющая собой изменение положения закладки структуры, не имеющее ничего общего со срастанием. При этом конгенитально изменяется именно место закладки структуры, что можно выявить при сравнении ряда родственных форм. В этом смысле гетеротопия является эволюционной гипотезой;
- 3) интерпримордиальный рост, который может представлять:
  - а) сохранение меристематической активности между оформившимися зачатками;
  - б) слияние меристем полностью меристематических зачатков;
  - в) слияние краевых меристем;
  - г) возникновение краевой меристемы между зачатками;
  - д) слияние интеркалярных меристем, находящихся ниже оснований зачатков;
  - е) возникновение сразу единой интеркалярной меристемы под зачатками;
  - ж) возникновение единой интеркалярной меристемы под ранее возникшими в отдельных зачатках базальными меристемами;
  - з) возникновение интеркалярной меристемы между зачатками;
  - и) распространение интеркалярной меристемы.

Эти виды интерпримордиального роста представляют все переходы между процессами, одни из которых можно считать онтогенетическим (б, в, д) и эволюционным (а, г, е) срастанием, а другие – вообще невозможно связывать с каким бы то ни было срастанием (ж, з, и). Поэтому понятие “интерпримордиальный рост” включает более широкий круг явлений, чем понятие “конгенитальное срастание”, причем – что особенно важно – явлений, которые возможно выявлять при непосредственном изучении онтогенеза, что логически противоречит значению понятия конгенитального срастания.

Интерпримордиальный рост приводит к появлению не сросшихся основаниями структур, а структур *sui generis*. При этом органы как таковые остаются отдельными, но прикрепленными по краю новой структуры, и ни о какой слитности их, строго говоря, речи быть не может. Однако R. Sattler (1977) нелогично сохраняет понятие “слитность” структур, что, по-видимому, является следствием противоречивости всей идеологии динамической морфологии (см. ниже).

ДИНАМИЧЕСКАЯ МОРФОЛОГИЯ: PRO И CONTRA

Важную сторону научного исследования составляет определение границ применимости выявляемых законов, чему в современной биологии уделяют недостаточно внимания, хотя огромное разнообразие живых существ делает ее особенно актуальной именно в биологии. Предложение R. Sattler отказаться от априорного признания необходимости относить любую наблюдаемую структуру к определенному мерону по существу означает ограничение области применения выражаемого данным мероном закона устройства растительного организма. Такой подход позволяет избегать бесплодных дискуссий об “истинной природе” структур, которые объективно невозможно отнести ни к одному из общепринятых в ботанике меронов. Именно отказ от использования представлений о 3 основных органах растений позволил вполне осознать специфику нижнедевонских растений, охарактеризовать их разнообразие и понять место в филогенетической системе высших растений, для чего потребовалось установить новый мерон – телом – и законы его трансформации (см.: Zimmermann, 1959).

В то же время позиция R. Sattler глубоко противоречива. Замена процедуры гомологизации исследуемой структуры балльной оценкой степени проявления у нее тех или иных признаков возможна только в том случае, если существуют признанные эталоны проявления соответствующих признаков, при сравнении с которыми только и можно выставить балл. Такие эталонные проявления признака могут быть только у мерона, выявляемого в рамках типологической, или эссенциалистской морфологии.

Последовательное применение идеологии динамической морфологии, т.е. априорный отказ от попыток гомологизировать изучаемую структуру, не только лишает исследователя возможности описать ее посредством балльной оценки проявления признаков, но и заставляет *de facto* разрабатывать для каждого объекта собственную систему меронов. Это мало чем отличается от практики зоологов-анатомов XVIII века, которые разрабатывали системы анатомических терминов, различные для человека, лошади, собаки и т.д. (см.: Канаев, 1963).

Такая практика осуществима только при работе с очень ограниченным набором объектов, но попытки осознать биологическое разнообразие неизбежно приводили к необходимости сопоставлять разные системы меронов и выявлять тождественные мероны у разных объектов – в противном случае разнообразие становится попросту необозримым, а морфологические построения – неоперациональными. Именно поэтому на рубеже XVIII–XIX веков потребовалось “...установить новую науку, правда, не со стороны предмета, так как последний известен, но со стороны воззрения и метода, который должен придать самому учению самостоятельную форму” (v. Goethe, 1795 – цит. по: Канаев, 1955, с. 257), – науку, призванную разработать процедуры выявления и сравнения разных систем меронов.

Т.о., замена типологической, или эссенциалистской морфологии динамической морфологией представляется утопичной. Деятельность в рамках динамической морфологии невозможна без регулярной неявной апелляции к представлениям, выработанным в рамках эссенциалистской морфологии. Поэтому динамическую морфологию R. Sattler логично считать не альтернативой, а дополнением к типологической морфологии, которое заставляет задуматься о пределах экстраполяции выявляемых законов строения структур, выражаемых меронами.

## ЛИТЕРАТУРА

Канаев И.И. Гёте как морфолог // Зоол. ж. 1955. Т. 34. № 2. С. 248–258.

Канаев И.И. Очерки из истории сравнительной анатомии до Дарвина. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1963. 299 с.

Мейен С.В. Таксономия и мерономия // Вопросы методологии в геологических науках. Киев: Наук. Думка, 1977. С. 25–33.

- Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Ж. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 495–508.
- Barabé D., Vieth J. 1979. Le conception de fusion en morphologie végétale chez Payer et chez Van Tieghem // Acta biotheor. 1971. Т. 28. № 3. P. 204–216.
- Bierhorst D.W. Morphology of vascular plants. New York: McMillan Co, 1971. 968 p.
- Buchet S. La concrescence congénitale n'est pas une vue de l'esprit // Bull. Soc. Bot. France. 1928. Т. 75. № 7, 8. P. 733–740.
- Bugnon P. Les bases anatomiques de la théorie de la concrescence congénitale // Bull. Soc. Bot. France. 1928a. Т. 75. № 1, 2. P. 25–33.
- Bugnon P. La concrescence congénitale n'est pas encore devenue un fait indiscutable // Bull. Soc. Bot. France. 1928b. Т. 75. № 7, 8. P. 740–748.
- Гуйдès M. Morphology of seed plants. Vaduz: J. Kremer, 1979.
- Jong K. Phyllomorphic organization in rosulate *Streptocarpus* // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1978. V. 36. № 2. P. 369–396.
- Jong K., Burt B.L. The evolution of morphological novelty exemplified in the growth patterns of some Gesneriaceae // New Phytol. 1975. V. 75. P. 297–311.
- Rutishauser R., Sattler R. Complementary and heuristic value of contrasting models in structural botany. III. Case study on shoot-like “leaves” and leaf-like “shoots” in *Utricularia macrorhiza* and *U. purpurea* (Lentibulariaceae) // Bot. Jahrb. Syst., Pflanzengeogr. Pflanzengesch. 1989. Bd 111. Hf. 1. P. 121–137.
- Sattler R. Towards a more adequate approach to a comparative morphology // Phytomorphology. 1966. V. 16. P. 417–429.
- Sattler R. Kronröhrenentstehung bei *Solanum dulcamara* und ‘kongenitale Verwachsung’ // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1977. Bd 90. Hf. 1 – 2. S. 29–38.
- Sattler R. “Fusion” and “continuity” in floral morphology // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1978. V. 36. № 2. P. 397–405.
- Sattler R. Homology – a continuing challenge // Syst. Bot. 1984. V. 9. № 4. P. 382–394.
- Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Jena-Stuttgart: Fischer Verlag, 1959.

## РЕЗЮМЕ

Претензии динамической морфологии Р. Саттлера на роль альтернативы типологической (= эссенциалистской) морфологии представляются неуместными, поскольку принципы этой концепции глубоко противоречивы. При строгом и последовательном их применении *de facto* исключена возможность гомологизации любой структуры. Это противно самой природе морфологии, предназначение которой состоит в установлении соответствий между структурами у различных живых существ. Полуколичественную оценку структурных признаков нельзя противопоставлять гомологизации структур, так как сама эта оценка нуждается в регулярном обращении к тем структурным типам (= меронам по С.В. Мейену), которые могут быть установлены лишь типологической морфологией.

## SUMMARY

R. Sattler's dynamic morphology is irrelevantly proclaimed to be alternative to typological (= essentialistic) morphology because its principles are inconsistent. When strictly applied these principles make a person to reject *de facto* homologization of any structure. This undermines the very nature of morphology that is intended for revealing correspondences between structures within different living beings. When considered semi-quantitative evaluations of structural features display as opposed to structure homologization they are generally disabled because such

evaluations need regular appealing to structural types (= Meyen's merons) that are only established in typological morphology.

## О гомологии проводящих пучков стенки нижней завязи и гипантия миртовых

С.А. Волгин, А.В. Степанова

Львовский национальный университет им. И. Франко, биологический факультет, кафедра ботаники, Украина, 79005 Львов, ул. Грушевского 4. e-mail: [biolog@franko.lviv.ua](mailto:biolog@franko.lviv.ua)

Homology of vascular bundles in the wall of the inferior ovary and hypanthium in Myrtaceae

S.A. Volgin & A.V. Stepanova

Ivan Franko National University of Lvov, Biological faculty, Department of Botany, Grushevski str. 4, 79005 Lvov, Ukraine. e-mail: [biolog@franko.lviv.ua](mailto:biolog@franko.lviv.ua)

Длительная дискуссия об осевом или аппендикулярном происхождении стенки нижней завязи завершилась признанием факта, что данные о развитии цветка, как правило, свидетельствуют в пользу первой концепции (Payer, 1857), а васкулярная анатомия – в пользу второй (Puri, 1951). Единственным объектом, для которого оба метода давали безусловно одинаковые результаты, стала нижняя завязь осевого происхождения кактусовых (Vuxbaum, 1955; Volgin, 1988). В. Пури (Puri, 1952) показал, что отсутствие рекуррентных пучков как доказательство инвагинации цветоложа (Douglas, 1944) не обязательно свидетельствует в пользу аппендикулярной природы стенки завязи, а С.А. Волгин (Volgin, 1988) иллюстрировал возможность различных путей редукции нисходящих пучков в стенке завязи. Отсутствие безусловного консерватизма проводящей системы цветка (Carlquist, 1969; Schmid, 1972 c) склоняет большинство современных морфологов к признанию осевой природы стенки нижней завязи на основе наблюдаемых процессов изменения зачатка цветка (Endress, 1994). Природа стенки нижней завязи и гипантия в семействе миртовых была однозначно признана осевой по данным онтогении цветка (Payer, 1857; Mayr, 1969; Bunniger, 1972; Orlovich et al., 1996). Васкулярная анатомия цветка *Eugenia* и *Syzygium* (подсемейство Myrtoideae) не противоречит такой интерпретации, но и не подтверждает ее (Schmid, 1972 a, b).

Для проверки согласованности выводов о природе стенки нижней завязи, полученных с помощью двух методов исследования, нами изучена организация проводящей системы цветка восьми представителей обоих подсемейств миртовых: *Feijoa sellowiana* Berg., *Myrtus communis* L., *Psidium cuneifolium* Tenore, *Pimenta officinalis* Lindl. (подсемейство Myrtoideae); *Callistemon macropunctatus* Court., *Leptospermum grandiflorum* Lodd., *Melaleuca nesophila* F. Muel., *Angophora intermedia* DC. (подсемейство Leptospermoideae). Все пучки стенки завязи у исследованных видов, кроме *Leptospermum grandiflorum*, амфикибральные. В среднем слое стенки завязи проходят крупные проводящие пучки, число которых у исследованных Myrtoideae в основании завязи незначительно меньше суммы чашелистиков и лепестков и постепенно возрастает вследствие ветвления в тангенциальной плоскости, у *Melaleuca nesophila* и *Callistemon macropunctatus* их число соответствует числу чашелистиков и лепестков, а у *Angophora intermedia* и *Leptospermum grandiflorum* число крупных пучков в стенке нижней завязи неопределенно велико. В гипантии часть этих пучков продолжается в чашелистики как их срединные пучки, а другие разделяются на след лепестка и короткий ствол, который выше дает два боковых пучка соседних чашелистиков. Оставшиеся пучки, если таковые имеются, слепо оканчиваются в крыше завязи или расходятся на образование следов тычинок.

Дорзальные, вентральные и добавочные латеральные пучки плодолистиков соединяются с крупными пучками стенки завязи только в ее основании. У лептоспермовых в центре цветка между гнездами завязи находится конусовидное сплетение пучков, отходящих от крупных пучков ниже гнезд завязи. От периферической части этого сплетения отходят вентральные пучки плодолистиков. Центральные пучки сплетения слепо оканчиваются в центральной колонке и по своему положению соответствуют слепым нередуцированным пучкам верхушки цветоложа.

У *Feijoa sellowiana*, *Myrtus communis* и *Psidium cuneifolium* снаружи от кольца крупных жилок находится сеть мелких кортикальных пучков, которые в нижней своей части слепо оканчиваются, а в верхней – сливаются в чередующиеся с крупными пучками кортикальные тяжи, число которых приблизительно равно числу крупных пучков. Между кортикальными и крупными пучками среднего слоя стенки завязи на разном уровне существуют анастомозы. У этих же видов в крыше завязи обнаружено горизонтально-выпуклое сплетение мелких пучков, отходящих от крупных пучков стенки завязи к центру и слепо оканчивающихся во внутренней своей части. Это сплетение соответствует системе рекуррентных пучков в стадии редукции и подтверждает осевой характер стенки нижней завязи у данных видов.

Следы многочисленных тычинок у большинства видов образованы многократным расщеплением в гипантии стловых пучков, ответвляющихся от крупных жилок стенки завязи и анастомозирующих с кортикальными пучками. У *Melaleuca nesophila* следы тычинок отходят только от следов лепестков, а у *Leptospermum grandiflorum* следы трех противолепестковых тычинок соединены со следами соответствующих лепестков, а следы двух-трех противочашелистиковых тычинок – с срединным и боковыми пучками чашелистиков.

В цветках *Callistemon macropunctatus*, *Melaleuca nesophila* с почти верхней завязью и *Angophora intermedia* крупные пучки в основании стенки завязи и в гипантии соединены между собой несколькими горизонтальными, кольцевыми или прерывисто кольцевыми пучками. Похожие пучки описаны также для семейств Onagraceae, Lythraceae, Melastomataceae порядка миртоцветных (Sporne, 1976; De Vos, 1981). Таким образом, к списку из двадцати семейств двудольных (Saunders, 1933, Sporne, 1976), в цветке которых присутствуют кольцевые или частично кольцевые пучки, можно добавить также семейство Myrtaceae. Хотя опоясывающие пучки не являются атрибутами осевых органов (Sporne, 1976), целесообразно проверить их гомологию с остатками горизонтального сплетения пучков у Myrtoideae, по аналогии с кольцевыми анастомозами в цветке мезембриантовых (Volgin, 1998).

Таким образом, лишь невнимательное исследование васкулярной анатомии не позволило до сих пор обнаружить в проводящей системе цветка миртовых следы осевой природы стенки завязи. Наличие системы явно рекуррентных пучков у Myrtoideae и их возможных гомологов у Leptospermoideae подтверждает корректность как васкулярно-анатомического, так и онтогенетического методов определения природы стенки нижней завязи в семействе Myrtaceae.

# **О гомологии органов и проводящей системы цветка Аизооно- ВЫХ**

***М.С. Вовк***

Львовский национальный университет им. И. Франко, биологический факультет, кафедра ботаники, Украина, 79005 Львов, ул. Грушевского 4,

e-mail: [herbarium@franko.lviv.ua](mailto:herbarium@franko.lviv.ua)

## **On the homology of floral organs and vascular system in Aizoaceae**

*M.S. Wowk*

Ivan Franko National University of Lvov, Biological faculty, Department of Botany, Grushevski str. 4, 79005 Lvov, Ukraine. e-mail: [herbarium@franko.lviv.ua](mailto:herbarium@franko.lviv.ua)

Семейство Аизооновых (Aizoaceae Fenzl.) принадлежит к числу сложных в таксономическом отношении таксонов центросеменных и до сих пор остается малоизученным. Существующие системы Аизооновых долгое время носили искусственный характер, не были четко определены границы и объем семейства. Последней наиболее приемлемой системой Аизооновых стала система Хартманн (Hartmann, 1990), которая делит семейство на 5 подсемейств Aizooideae, Sesuvioideae, Tetragonioideae, Mesembryanthemoideae, Ruschioideae. Подсемейства Хартманн условно делит на 2 группы. К одной группе относятся виды первых трех подсемейств с простым околоцветником и основным хромосомным числом  $x=8$  (Bittrich, Hartmann, 1988). Во вторую – входят виды подсемейств Mesembryanthemoideae и Ruschioideae, имеющие кроме чашечки, многочисленные лепестки стаминодиальной природы, а основное хромосомное число  $x=9$ . Нет сомнения, что вторая группа является монофилетической (Bittrich, Hartmann, 1988). Поэтому некоторые ученые присваивают ей ранг семейства Mesembryanthemaceae (Ihlenfeldt, Straka, 1962). Если придерживаться этой линии, то первые три подсемейства автоматически становятся отдельным семейством. Но монофилия этой группы все еще остается сомнительной (Bittrich, 1990). Невыясненность отношений между многими родами и их группами в семействе Аизооновых объясняет целесообразность широкого понимания объема последнего (Hoffmann, 1973).

Недостаток данных анатомо-морфологического строения цветка Аизооновых усложняет эволюционную интерпретацию его признаков и обуславливает их неоднозначное использование для определения филогенетических связей семейства. Для создания более естественной системы семейства и определения его положения среди центросеменных необходимо определить эволюционно-морфологическую модель цветка путем изучения его васкулярной анатомии. Метод васкулярной анатомии в комплексе с существующими данными онтогенетических исследований (Ihlenfeldt, 1960, Hoffmann, 1973; Hartmann, 1988;

Straka, 1962) позволит определить черты примитивности в генеративной сфере и установить кодекс примитивности в пределах семейства. Эти данные позволят ввести в систематику Аизооновых новые критерии родства и уровня эволюционной специализации, а также уточнить значение уже существующих критериев.

Цветок представителей подсемейств Mesembryanthemoideae и Ruschioideae (далее – мезембриантемовые) имеет 4–5-членную чашечку, гомологичную простому околоцветнику первых трех подсемейств. Многочисленные лепестки мезембриантемовых имеют стаминодиальную природу. Характер иннервации лепестков и тычинок полностью подтверждает гомологичность этих органов (Волгин, 1990). Лепестки окружают очень многочисленный андроцей. Теория о пучковом строении андроеца мезембриантемовых (Payer, 1857; Ihlenfeldt, 1960) опровергается С.А. Волгиным (1990) на основе васкулярно-анатомического анализа исследованных им видов.

Гинецей синкарпный, состоит из 4 – 8 плодолистиков и в типе изомерен чашечке. Завязь нижняя или полунижняя, на верхушке которой прикрепляются свободные или объединенные в основании коротким столбиком стилодии. Происхождение нижней завязи иногда связывают с прирастанием к плодолистикам только оснований аппендикулярных органов (Friedrich, 1955), но чаще всего склоняются к теории осевой природы стенки нижней завязи (Leinfellner, 1952, Vuxbaum, 1953, Straka, 1955, Ihlenfeldt, 1960). Мысль о том, что стенка завязи цветка мезембриантемовых образована сросшимся с плодолистиками чашевидным цветоложем, высказал еще Пейе (Payer, 1857), и подтвердил результатами онтогенетических исследований Иленфельдт (Ihlenfeldt, 1960). Решение вопроса о природе нижней завязи требует предварительного анализа проводящей системы цветка. С.А. Волгин на примере двух видов показал, что проводящая система стенки завязи фактически составлена только пучками следов аппендикулярных органов и кортикальными пучками. Лишь нижний и верхний кольцевые анастомозы можно было бы считать остатками системы осевых пучков. Проводящая система центральной колонки не состоит лишь из следов семязачатков, но и не сводится только к производным боковых жилок плодолистиков (Волгин, 1990). Плацентарный пучок *Aptenia cordifolia* Schwantes, несущий следы семязачатков, свободен в верхней и нижней части, а с проводящей системой цветка соединяется лишь в средней части посредством объединения с латеральными пучками плодолистиков. У *Delosperma echinatum* Schwantes нижняя часть плацентарного пучка сильно развита, а верхняя неразличима из-за сильной редукции проводящей системы центральной колонки. Возможно, что колонка у мезембриантемовых возникла в результате срастания брюшных швов плодолистиков с коническим цветоложем между ними. Вероятно, срастание затронуло и проводящую систему, в которой исчезли границы между пучками плодолистиков и осевыми пучками. Сильная редукция проводящей системы оси цветка привела к тому, что она сейчас представлена только фрагментами: нижним кольцевым анастомозом и частью пучков центральной колонки. Вероятно, плацентарный пучок представляет собой новообразование, возникшее путем слияния следов семяпочек и осевых пучков цветоложа (Волгин, 1990).

Плацентация семязачатков – центрально-угловая или постенная (Eichler, 1878; Ihlenfeldt, 1960). Причем оба типа плацентации признаны гомологичными. Постенные плаценты возникают вследствие чашевидного разрастания цветоложа в области центральной колонки, которое можно наблюдать в онтогенезе (как и все промежуточные типы распо-

ложения плацент). Осевой характер плацент мезембриантемовых не признавался большинством морфологов (см. Ihlenfeldt, 1960). Но работами С.А. Волгина доказано, что плаценты у *Aptenia cordifolia* (центрально-угловая) и у *Delosperma echinatum* (постенная) действительно гомологичны (Волгин, 1990). У исследованного мною вида *Lampranthus haworthii* N.E. Brown плаценты в онтогенезе смещаются даже на заднюю стенку завязи, но васкулярно-анатомические данные свидетельствуют об их осевой природе. Дифференциальное разрастание тканей у двух последних видов привело к смещению плацент на дно и стенки завязи, но нехватило ткани оси цветка.

В онтогенезе можно наблюдать процесс становления эпигинии путем краевого разрастания зачатка цветка и все эволюционные деформации гинецея (Payer, 1857; Huber, 1924; Hagerup, 1936; Straka, 1955; Ihlenfeldt, 1960). Отсутствие петли пучков не опровергает гипотезу об инвагинации цветоложа (Puri, 1952; Volgin, 1988). Однако независимость смещения угловых плацент на боковые стенки завязи, положение нижнего кольцевого анастомоза и узла плодолистиков в основании гнезд свидетельствуют в пользу аппендикулярной природы стенки завязи мезембриантемовых (Волгин, 1990).

## К вопросу о гомологии гаусторий паразитических цветковых растений

**А.В. Жук**

Санкт-Петербургский государственный университет, Биолого-почвенный факультет, кафедра ботаники, 199034 Санкт-Петербург, Университетская наб. 7/9. E-mail: ZHUK@AZ3788.spb.edu

Homology of haustoria in parasitic flowering plants

**A. V. Zhuk**

Department of Botany, Faculty of Biology and Soil Science, St.Petersburg State University, Universitetskaya emb. 7/9, 199034 St.Petersburg, Russia. E-mail: ZHUK@AZ3788.spb.edu

Паразитизм представляет собой разновидность симбиотических взаимоотношений особей популяций различных видов и свойственен представителям всех царств органического мира. По оценке Э.С. Терехина (1973), из 200 000 видов цветковых растений 33 000 (16.5%) ведут паразитический образ жизни, используя в качестве своих хозяев высшие растения или грибы. Цифры эти далеки от точности, но все же отражают распространенность паразитизма в мире растений.

Цветковые растения-паразиты способны паразитировать только на представителях царства грибов или растений. Поэтому, основываясь на этом признаке, Э.С. Терехин (1977а, б) предлагает разделить все паразитические растения на две большие группы – ксенопаразиты и аллелопаразиты. Первые проходят свой жизненный цикл на растениях, вторые – на представителях царства грибов. Мы полностью согласны с таким подходом, но сами термины кажутся не совсем удачными. Под аллелопаразитизмом традиционно понимают взаимный паразитизм гриба и высшего растения, т.е. взаимоотношения, близкие к микоризе. Поэтому в эту группу попадают неодинаковые по своей биологии и экологии организмы. Мы предложили (Жук, 1992), называть паразитические растения, односторонне использующие факторы среды своих микосимбионтов, “микопаразитами”, противопоставляя им “фитопаразитов” – растения, паразитирующие на растениях.

Паразитический образ жизни наложил глубокий отпечаток на морфологические, анатомические, физиологические и в целом биологические и экологические особенности цветковых паразитов. Приобретение всех приспособлений, обеспечивающих им теперь возможность паразитического существования, и, напротив, утеря определенных черт адаптации свободноживущих организмов – результат длительного эволюционного процесса. Естественный отбор действует как отбор целых онтогенезов, а не отдельных его фаз (Шмальгаузен, 1938, 1983; Василевская, 1950, 1962; Жук, 1995). Поэтому признаки специализации к паразитизму могут быть отмечены на всех этапах индивидуального развития организмов, включая даже эмбриональные.

Особый интерес представляют гаустории – структуры, находящиеся на стебле или корне фитопаразитов и обеспечивающие им метаболическое взаимодействие с хозяином. Их принципиальная организация весьма схожа, но все-таки они неоднородны по многим признакам своего строения и особенностям развития. Наиболее четко различия проявляются в способе формирования гаусторий. У всех фитопаразитов, за исключением представителей семейств Cuscutaceae и Lauraceae (род *Cassyta*) гаустории имеют явное “корневое” происхождение и формируются тканями – производными апикальной меристемы главного зародышевого корня или радикулы зародыша. Такие растения называют “корневыми” паразитами, противопоставляя им “стеблевых” паразитов (виды родов *Cuscuta* и *Cassyta*). У последних гаустории развиваются за счет тканей стебля, и скорее всего, не связаны в своем происхождении с адвентивными корнями (Жук, 1997).

Начало детальному изучению этой наиболее интимной стороны жизнедеятельности

паразитов было положено исключительно интересными исследованиями конца XIX века. Это прежде всего работы L. Koch (1874, 1880) и G.J. Peirce (1893, 1894), касающиеся вопросов формирования, роста и проникновения гаусторий повилики в тело растения-хозяина. Из работ начала XX века, на наш взгляд, особого внимания заслуживают исследования D. Thoday, M. Gladys (1911), O. Gertz (1915, 1918) и J. Thomson (1925), которые в значительной мере углубили и уточнили взгляды G.J. Peirce на этот вопрос. В дальнейшем многие ученые (Еленев, 1952; Saraf, Menta, 1968; Kuijt, 1969, 1977; Dorr, 1969, 1972, 1973; Kuijt, Toth, 1976; Weber, 1976; Tsivion, 1978a,b; Антонова, 1978; Weber, Hildenbrand, 1978; Lee, Lee, 1989; Condon, Kuijt, 1994 и др.) посвятили целый ряд своих экспериментальных и обзорных работ изучению структуры и процессов развития гаустории у разных групп паразитических растений.

Однако и по сей день в этом сложном аспекте биологии паразитических растений остается много неясного. Вследствие недостаточной изученности строения и формирования гаустории в онтогенезе паразита и не вполне четкой формулировки некоторых терминов морфологии растений остается открытым вопрос об их эволюционном происхождении.

J. Peirce (1894) полагал, что у стеблевых паразитов (повиликовых) "гаустории образуются, как и типичные корни (выделено мной - А.Ж.) глубоко в коре, прорываются сквозь внешние кортикальные и эпидермальные ткани, внедряются в хозяина и, прикрепляясь к проводящим пучкам, высасывают через трахеиды и ситовидные трубки различные, содержащиеся в них растворы." (Стр. 59). Эта точка зрения стала довольно давно излагаться и в учебной литературе (Страсбургер, 1923; Раздорский, 1949; и др.).

Большинство современных исследователей также традиционно полагают, что присоски всех паразитических растений возникли в эволюции путем специализации системы придаточных корней (Kuijt, Toth, 1976; Терехин, 1977; Бейлин, 1968, 1986 и др.).

Значительно меньшее число авторов не отождествляло гаустории с видоизмененными придаточными корнями. А. Кернер (1903), описывая биологию паразитических растений, ни разу не упомянул о гаустории повилики как о преобразованном корне. Напротив, на приведенном им рисунке зоны контакта *Cuscuta europaea* L. с хозяином хорошо видно, что число слоев клеток изображенной там дефинитивной гаустории практически равно числу слоев клеток коровой паренхимы на противоположной стороне стебля паразита. Это, безусловно, свидетельствует о том, что процессы растяжения клеток преобладали над делением при формировании гаусторий у указанного вида. Еленев (1952), хотя и считал гаусторию гомологом корня, все же отмечал, что в онтогенезе паразита она формируется в основном из клеток наружных слоев первичной коры стебля, которые начинают быстро расти растяжением в момент установления контакта с вегетативными органами хозяина, что, на наш взгляд, и не может позволить усмотреть прямой гомологии с развитием типичного придаточного корня. В.Л. Комаров (1949), пожалуй, единственный категорически выступал против гомологизации гаусторий и придаточных корней. Он считал, что всасывающие органы повилики "возникают путем разрастания клеток эпидермиса и никакого отношения к корню не имеют" (Стр. 157). Что же касается корневых паразитов, то поскольку у них гаустории находятся на корнях, вопрос о их "корневой" природе ни у кого сомнений не вызывал.

Как известно, заложение придаточного корня у растений различных систематических групп, за редкими исключениями, начинается эндогенно и при этом всегда формируется собственная апикальная меристема, которая впоследствии дает клетки корня и корневого чехлика (Эзау, 1980). Таким образом, придаточные корни, действительно, активно проходят через слои кортикальных клеток и, прорвав эпидерму стебля или покровную ткань корня, выходят во внешнюю среду. Благодаря постоянной пролиферации клеток в меристеме, они обладают по сути дела неограниченным ростом. Такой характер роста является практически неизменным для всех высших растений (Баранова, 1951; Воронин, 1964), несмотря на значительное варьирование в строении и заложении этих структур, вы-

званное эволюционной и экологической специализацией.

Образование гаусторий происходит совершенно по-другому. В литературе нам пришлось только однажды встретить упоминание о наличии меристематической активности клеток перицикла у повилик при формировании гаустории (Мещеряков, 1954). К сожалению, А.А. Мещеряков не указал конкретный вид, у которого он наблюдал это явление, и не привел фотографии или рисунка среза стебля паразита. Поэтому, основываясь на отсутствии описания подобных наблюдений в других литературных источниках и данных собственных исследований, мы позволим себе усомниться в приведенных А.А. Мещеряковым (1954, с. 7) сведениях о наличии меристематического центра в перицикле, из которого, как пишет автор, "образуются зачатки будущих присосок, которые разрастаясь, прорывают наружные клетки коры и выходят на поверхность стебля".

Деление клеток коровой паренхимы стебля повилики на начальных стадиях развития гаустории отмечали G.J. Peirce (1893) у *Cuscuta americana* L. и J. Thomson (1925) у *C. reflexa* Roxb. Но в ходе этих делений лишь увеличивается число клеток будущей гаустории без образования апикальной меристемы, или меристемы эндофитного зачатка, которая могла бы функционировать при росте гаустории в тканях хозяина. Позднее К.В. Lee и С.Д. Lee (1989) в своем очень интересном исследовании *Cuscuta australis* R. Brown обнаружили наличие зачатка эндофитной системы гаустории, дифференцированного на три зоны – столбчатых (file cells), сжатых (compressed cells) и пальчатых (digitate cells) клеток. Однако приведенные в статье фотографии поперечных и продольных срезов стебля паразита в зоне контакта с хозяином не позволяют с уверенностью судить о наличии именно зачатка эндофитной системы гаустории, представляющего собой меристему. Скорее всего, авторы наблюдали пролиферационную активность клеток наружных слоев первичной коры, приводящую к незначительному увеличению числа клеток, впоследствии претерпевающих дифференциацию в гаусторию. Кроме того, все рисунки заключительной стадии развития "зачатка гаустории" свидетельствуют о существенном преобладании процессов растяжения клеток в ходе развития гаустории над делением.

Наши собственные данные по развитию гаусторий *Cuscuta europaea* L. демонстрируют неоднозначность трактовки происхождения гаусторий у стеблевых паразитов (Жук, 1997). Наиболее интересные, на наш взгляд, результаты получены при изучении аберрантных гаусторий, нередко встречающихся в природе у большинства видов повилик. Они формируются при недостаточно плотном соприкосновении органов вегетативного тела хозяина и стебля паразита (Рис. 1). При этом возникает группа выростов тканей стебля повилики, по своему происхождению и расположению идентичных начальным стадиям роста нормальной гаустории, но развивающихся вне тела хозяина. Изучение подобных образований позволяет проследить целый ряд морфогенетических реакций, индуцируемых только организмом паразита, практически полностью исключив при этом влияние со стороны хозяина (Рис. 2).

На основании данных, полученных при изучении анатомического строения зоны контакта *Cuscuta europaea* с различными хозяевами, а также при рассмотрении структуры аберрантных и нормальных гаусторий еще у пяти видов повилик, мы (Жук, 1997) вслед за Л.К. Еленевым (1952) разделяем процесс развития гаусторий и установления трофической связи повилик с хозяевами на четыре стадии, впервые предложенные им для *C. lehmanniana* Vunge. Далее мы приведем их краткое описание.

**Стадия подготовки к проникновению.** Начинается с закручивания стебля паразита вокруг стебля или других вегетативных или генеративных органов растения хозяина. К образованию гаусторий потенциально способны любые побеги повилики, кроме осей парциальных соцветий. Приблизительно через 10 – 12 часов после установления плотного контакта между паразитом и хозяином происходят необратимые изменения покровных тканей обоих растений в зоне взаимодействия. Одновременно с преобразованием покровов начинается рост растяжением группы клеток 3 – 7 слоев первичной коры стебля повилики (Рис. 2). Деление клеток стебля паразита в зоне образования гаустории происходит

обычно на последующих (второй, третьей и четвертой) стадиях роста, когда она уже внедрилась в хозяина. Таким образом, гаустория приобретает конечный рост, зависящий от числа слоев клеток коровой паренхимы стебля, участвующих в ее формировании. На наш взгляд, именно на этом этапе развития гаустории наиболее контрастно проявляются ее отличия от типичного плана строения придаточного корня.

**Стадия проникновения.** На этой стадии происходит внедрение гаустории паразита в ткани растения-хозяина. При этом клетки коровой паренхимы повелики, образующие гаусторию, еще больше растягиваются и прорывают собственные субэпидермальные слои или гиподерму (у видов, имеющих ее) и эпидерму, которые впоследствии частично облитерируются.

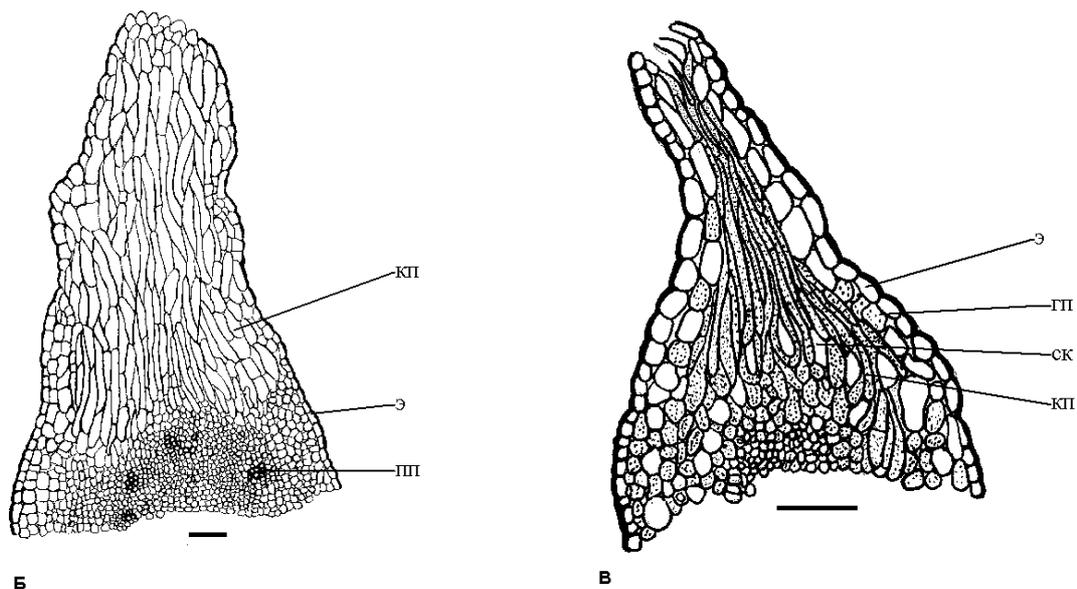
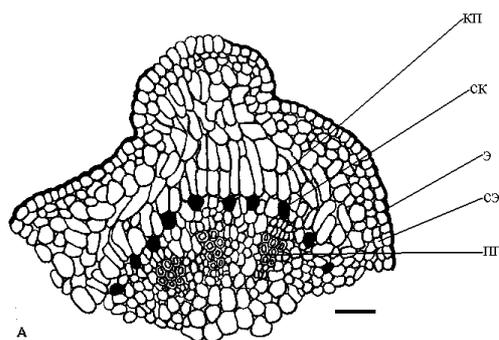


Рис. 2. Поперечные срезы aberrantных гаусторий *Cuscuta colorans* Maxim. (А), *Cuscuta europaea* (Б), *Cuscuta cesatiana* Bertol. (В).

кп – клетки коровой паренхимы, трансформирующиеся в гаусторию; ск – секреторные клетки; сэ – субэпидерма; пп- проводящий пучок; э – эпидерма; гп – гиподерма. Масштабная линейка – 100 мкм.



**Рис. 1.** Внешний вид стерильной гаустории *Cuscuta europaea*



**Стадия разрастания.** На этой стадии клетки гаустории устремляются в глубь пораженного органа хозяина, значительно увеличиваясь в длину за счет растяжения. Из всей массы клеток гаустории особо выделяются лидирующие, имеющие, как правило, наибольшее отношение длины к ширине и крупные ядра в апикальной области. Также совершенно обособлены клетки центральной части гаустории, из которых впоследствии будут дифференцироваться элементы ксилемы. Они имеют ровные радиальные стенки, нередко периклинально делятся и постепенно приобретают прозенхимный характер.

**Стадия созревания.** Четкую границу между стадиями разрастания и созревания провести невозможно. Развитие эндофитной системы паразита в теле пораженного растения происходит довольно быстро (36 – 48 часов). Параллельно с последними этапами роста начинается дифференцировка проводящих элементов, обеспечивающих прямую трофическую связь в системе паразит – хозяин.

Особое значение имеет основной тип организации проводящей системы растения-хозяина – кольцевой или пучковый. При кольцевом расположении проводящих тканей в стебле, благодаря чисто механическим взаимодействиям с цилиндром лигнифицированной ксилемы, формируется впервые описанная Л.К. Еленевым так называемая Т-образная структура гаустории (видимая в плоскости на поперечном срезе), представляющая собой в объеме стержень с сильно расширенным на конце вогнутым диском. Это происходит благодаря тому, что лидирующие и следующие за ними клетки гаустории, столкнувшись с цилиндром ксилемы, меняют на  $90^0$  направление роста и плотно прижимаются к нему своими вытянутыми радиальными стенками. Однако учитывая, что клеточный материал ограничен, значительного разрастания гаустории в стороны не происходит.

В случае пучкового строения лидирующие клетки, не встретив на своем пути плотного цилиндра ксилемы хозяина, устремляются по сердцевинному лучу, прорывают сердцевину и нередко подходят даже к проводящим пучкам, расположенным на противоположной стороне стебля, принимая форму клина или веера. Рост обоих описанных типов гаусторий быстро прекращается по мере расходования клеточного материала и далее начинается дифференциация проводящих элементов.

Сформированные таким образом гаустории не имеют своей апикальной меристемы, корневого чехлика, развиваются всегда из клеток наружных слоев коровой паренхимы и не связаны в образовании с перициклом, или, что должно быть более характерно для двудольных (Баранова, 1951), – с клетками лубяной паренхимы. Кроме того, при их росте процессы растяжения клеток преобладают над процессами деления, и, следовательно, число клеток коровой паренхимы стебля повилки, подвергающихся трансформации, определяет число клеток эндофитной системы паразита в теле хозяина. Таким образом, гаустория отличается ограниченным ростом. Апикальная часть гаустории, образованная лидирующими клетками, практически не имеет тканевой структуры. Она скорее напоминает совокупность отдельных гиф, растущих, как и гифы грибов, апикально.

Всем этим гаустории повилкиковых отличаются от придаточных корней. Эти различия во многом могут быть объяснены специфической биологией повилкиковых. При проникновении в организм хозяина наличие апикальной меристемы и других признаков корневой организации затруднило бы установление контакта с его проводящей системой. Здесь оказывается полезным использование принципов “пространства логических возможностей” и “запрещенных комбинаций”, продемонстрированных Г.А. Заварзиным (1974) для крупных систематических групп организмов по признакам способа питания и типу организации. Им была, в частности, показана невозможность комбинации осмотрофного питания и тканевого строения. Более того, из наблюдений в природе и экспериментальных работ известно, что в тканях другого организма корень обычного свободноживущего растения в случае спонтанного или искусственно индуцированного паразитизма (Molliard, 1914, цит. по Терехин, 1977) подвергается значительной трансформации и приобретает структуру, напоминающую гаусторию, по всей видимости, способствующую обеспечению оптимального поглощения питательных веществ.

Мы специально не исследовали гаустории корневых паразитов, однако имеющиеся в литературе данные позволяют сделать вывод, что, за исключением некоторых деталей своего строения, они отличаются от гаусторий повиликовых лишь тем, что формируются не из паренхимы стебля, а из клеток коровой паренхимы корня или недифференцированных клеток базального полюса проэмбрио у *Orobanchaceae*. Именно этот факт и используется сторонниками гомологизации гаусторий всех паразитических растений с придаточными корнями.

Однако понимание природы гаусториальных структур паразитических растений крайне затруднено недостаточно ясным определением основного понятия эволюционной морфологии – “гомологии”.

Как известно, этот термин был введен в науку Р. Оуэном (Owen, 1847), но не был им первоначально точно определен. Дословно “гомология” означает одноименный, похожий. Автор предлагал обозначать этим термином сходные органы независимо от выполняемой ими функции. Лишь спустя 19 лет он дал к нему разъяснение (Owen, 1866). Существование гомологичных органов он связывал с наличием единого плана строения (архетипа), лежащего в основе строения отдельных групп животных. Все это является развитием представлений Ж. Кювье, признаваемого практически всеми зоологами додарвиновского периода. Здесь же Р. Оуэн делит гомологию на общую и специальную. Специальная гомология подразумевает сходство между частями тел животных (рука человека и передняя нога лошади). Общая гомология определяет принадлежность органа к какому-то общему типу (рука человека – передняя конечность позвоночных).

После появления теории эволюционного развития Ч. Дарвина на передний план выходит идея родственных отношений между организмами. При этом термин “гомология” вбирает в себя новый смысл, отличный от первоначального толкования, связанного с идеей архетипа (Борхвардт, 1988; Беклемишев, 1994<sup>19</sup>). Появляются новые критерии, которые с точностью до наоборот меняют понимание явления гомологии. Так, прекрасный пример приводит В.Н. Беклемишев (1994) “...сохранив более или менее терминологию Оуэна и конкретное содержание его понятий, дарвинисты совершенно изменили самое содержание понятий: для Геккеля и Гегенбаура гомологичными являются те сходные органы, которые унаследованы сравниваемыми животными от общего предка, сходные органы не унаследованные от общего предка считаются аналогичными, т.е. сходство между ними объясняется воздействием функций или внешних условий” (стр.147).

Поэтому в дальнейшем многие исследователи пытаются уточнить границы и критерии гомологии. Это приводит к необходимости введения новых терминов и классификационных делений. Мы не ставим своей задачей перечислить даже десятую часть из них. Нам близка и понятна точка зрения А. Паншена (Panchen, 1977), который предложил различать гомологию анатомическую, онтогенетическую и филогенетическую. Причем это деление ни в коей мере не являлось развитием идей Р. Оуэна. Это была вынужденная мера конкретизации употребления донельзя “размытого” термина “гомология”. Мы полностью согласны с предложением В.Г. Борхвардта (1988) отказаться в такой ситуации вовсе от использования этого термина, с последующим введением новых терминов, описывающих целый спектр разноплановых явлений, скрывающихся сейчас под мало что значащим, но зато знакомым всем еще со школьной скамьи термином “гомология”. Однако вероятность этого кажется минимальной в силу уже сложившихся традиций.

В.Г. Борхвардт (1988, с. 5) сам пишет, что “превращению “гомологии” в догму способствовали, наверное, разные причины, и одна из них – это наличие у морфологов потребности выразить в общей форме определенные отношения между структурами разных организмов”. И если существует такая потребность, то вряд ли ее удовлетворит множество локальных терминов, имеющих отношение либо к строго ограниченным явлениям, либо к

---

<sup>19</sup> Цитирую по более позднему изданию. Многое из цитируемого можно найти в его труде “Морфологическая проблема животных структур” (1925).

отдельным группам организмов.

Все то, что было написано выше о гомологии, пока являлось только кратким изложением и анализом взглядов зоологов на эту, безусловно, общебиологическую проблему. Представления ботаников о гомологии имеют, на наш взгляд, свою специфику. Понятия “гомологичный” и “аналогичный” чаще всего употребляются нами в свете учения Гете о метаморфозах.

Совершенно очевидно, что Гете вводил термин “метаморфоз”, основываясь на представлениях Ж. Кювье об архетипах и удовлетворяя все ту же насущную потребность морфологов. Вот что пишет в своем замечательном учебнике по ботанике профессор А.Н. Бекетов (1880) “...понятие о главных членах основаны на том, что в природе существуют бесчисленные формы, из которых одни представляют между собою больше сходства, чем с другими, но и только. Мыслящий человек оценивает различные степени сходственности этих форм и получает генерические понятия разных порядков; понятие об основных членах растения принадлежит к числу таких генерических понятий. Никто однако же не в состоянии отрицать, что обобщения, подобные установлению главных членов, не имеют реальной основы действительных, конкретных факторов.

Наибольшая прочность этих понятий зависит именно оттого, что без них невозможны не только строго-логическое мышление, но даже и обыденная речь” (с. 382).

Таким образом, учение о метаморфозах<sup>20</sup> продолжает основываться на известной триаде органов. Поэтому авторы учебного пособия по метаморфозам вегетативных органов покрытосеменных И.П. Игнатъева и И.И. Андреева (1991, с. 5) не случайно дают следующие определение понятия “гомология” – “гомологичные органы различаются морфологически и часто выполняют различные функции, но имеют одинаковое происхождение, т.е. это видоизменение какого либо одного органа – стебля, листа, корня.”

Но наличием трех (стебель, лист, корень) или двух (корень и побег) органов нельзя исчерпать все многообразие структурных преобразований растений. Мы вынуждены сравнивать отдельные ткани, клеточные элементы тканей, структуры репродуктивной сферы (пыльца, зародышевый мешок, семя, и др.) и т.п. образования, явно не связанные в своем происхождении и не могущие быть морфологически или анатомически сопоставимыми с названными органами. Некоторые из них являются просто частями этих органов. Однако все они должны быть объектами сравнения, типификации и гомологизации. Л.М. Шафранова (1993), основываясь на представлениях С.В. Мейена о типификации, предлагает в качестве предмета гомологизации рассматривать не только части отдельных органов, но также и программы их развития.

Все это справедливо и применительно к гаусториям паразитических растений. Они являются, на наш взгляд, производными не органов, а тканей, и поэтому не могут быть в принципе гомологизированы с органом – корнем. Но мы все же попытаемся классифицировать признаки гаусторий, основываясь на представлениях Р. Оуэна (Owen, 1866) о разделении “гомологии” на “общую” и “специальную” и А. Паншена (Panchen, 1977), который предложил различать гомологию анатомическую, онтогенетическую и филогенетическую. При этом мы будем использовать критерии гомологии, разработанные А. Ремане

---

<sup>20</sup> Здесь мы должны заметить, что зоологи и ботаники под термином метаморфоз понимают совершенно различные явления. У растений этим термином определяются проявляющиеся в онтогенезе организма эволюционно возникающие отклонения от типичного строения основных органов (например, клубень – метаморфоз побега).

Под метаморфозом у животных понимают “глубокое преобразование строения организма в процессе которого личинка превращается во взрослую особь” (Биол. энциклоп. словарь, 1986, стр. 355.).

Э.С. Терехин (1968), Э.С. Терехин и З.И. Никитичева (1981) используют этот термин применительно к паразитическим цветковым растениям в соответствии с “зоологическим” определением.

(Remane, 1961) – критерий положения, специального качества и переходных форм.

Итак, перед нами стоят два вопроса. 1. Считать гомологичными гаустории корневых и стеблевых паразитов (частная гомология)? 2. Считать гомологичными гаустории обеих групп паразитических растений корню (общая гомология)?

Мы уже говорили, что гаустории большинства паразитических растений сходны анатомически и являются производными клеток коровой паренхимы. Это позволяет считать их гомологичными на анатомическом уровне (частная анатомическая гомология) (Таблица 1). В онтогенезе они развиваются у корневых паразитов на корне, а у стеблевых на стебле. Следовательно, они различаются по критерию положения. Поэтому мы не можем признать онтогенетическую гомологию этих структур (частная онтогенетическая гомология).

Корневые и стеблевые фитопаразиты относятся к совершенно различным систематическим группам двудольных цветковых растений и не могут быть родственными друг другу. Филогенетическая частная гомология, на наш взгляд, также отсутствует.

Общая гомология придаточного корня и гаусторий корневых и стеблевых паразитов на анатомическом уровне абсолютно не просматривается. Единые (гомологичные) в этом плане гаустории разных групп паразитов отличаются от корня отсутствием апикальной меристемы, тканевой структуры апекса, гифоподобным апикальным ростом лидирующих клеток. Здесь на первый план выходят критерии специального качества.

Таблица 1. Гомологизация гаусторий паразитических растений

ГОМОЛОГИЯ	СПЕЦИАЛЬНАЯ		ОБЩАЯ	
	Гаустории корневых паразитов	Гаустории стеблевых паразитов	Гаустория	Адвентив-ный корень
АНАТОМИЧЕС- КАЯ	есть		нет	
	Развивается из клеток паренхимы стебля или корня и имеют сходное строения вследствие выполнения сходных функций		Отсутствует меристема, ограниченный рост.  Гифободобная структура апекса	Апикальная меристема, неограниченный рост.  Тканевая структура апекса
ОНТОГЕНЕТИ- ЧЕСКАЯ	нет		нет	
	Развивается из клеток паренхимы корня	Развивается из клеток паренхимы стебля	Развиваются из наружных слоев коровой паренхимы	Закладываются эндогенно в перicycle, вторичной флоэме
ФИЛОГЕНЕТИ- ЧЕСКАЯ	нет		?	
	Представители этих групп паразитических растений не находятся в родственных отношениях		Не существует прямых доказательств видоизменения придаточных корней в гаустории.  Предки большинства групп паразитов неизвестны	

В онтогенетическом плане главным представляется критерий положения. Гаустории обеих групп паразитических растений не имеют эндогенной закладки и этим отличаются от типичного придаточного корня. Некоторые исследователи (Терехин, 1977а) указывают на то, что гаустория является видоизмененным *зачатком* корня. Но для доказательства этой гомологии необходимо наличие переходных структур, которые отсутствуют. Поэтому мы не считаем возможным гомологизировать гаусторию даже с зачатком придаточного корня. Правда, если эту мысль развивать дальше, то придется в конечном итоге все равно признать, что гаустория развивается из какой-то группы клеток. Поэтому, если спустится еще глубже, то и окажется, что на месте этого “зачатка” находится, как мы и считаем, именно коровая паренхима. С этим трудно спорить, но вряд ли тогда стоит здесь вообще

проводить типификацию.

Наиболее затруднительно проведение филогенетической гомологии. Пока у нас нет четких данных о предках большинства групп паразитических растений. Более того, у некоторых исследователей возникают совершенно обоснованные принципиальные возражения против самого этого принципа. Л.М. Шафранова (1993) пишет: “Критерием гомологичности структур не может быть принято филогенетическое родство, поскольку, наоборот, о таком родстве судят по наличию гомологического сходства” (стр.219). Нам также кажется проведение филогенетической общей гомологии весьма затруднительным и спорным.

Поэтому, учитывая полифункциональность тканей растительного организма, высокий уровень специализации онтогенеза паразитических цветковых растений и пока еще точно не установленные их родственные связи, чисто теоретически можно предположить, что их гаустория, пользуясь терминологией А.Л. Тахтаджяна (1954), представляет собой пример ранней девиации, в ходе которой исчезли все начальные стадии формирования типичного придаточного корня. Но подобные построения несут сугубо гипотетический характер и пока не имеют фактического подтверждения. Это позволяет нам высказать предположение, что гаустории паразитических растений все же являются новообразованиями, возникающими у них в ходе специализации к паразитическому образу жизни, и не имеют корневого происхождения.

Еще К. Линней (1989<sup>21</sup>, с. 143) писал, что “если не знаешь названий, то теряется и познание вещей”. “Гомологизация” гаустории и корня, на наш взгляд, не только не вносит ясности в происхождение этих структур, а напротив способна ввести в заблуждение неспециалиста. Человек, который специально не занимался паразитическими растениями, может себе представить, что гаустория, как и корень обладает, по сути, неограниченным апикальным ростом и обходит механические преграды в пораженном органе хозяина. Такой взгляд сформирует принципиально неверные представления о специфике взаимоотношений многих видов паразитов с их хозяевами (Жук, 1999).

Подавляющее большинство авторов учебных изданий, а особенно “практикумов” по анатомии и морфологии растений уже на протяжении более чем ста лет только комбинируют рисунки и схемы, перерисованные с аналогичных немецких изданий конца XIX века. При этом качество заметно уступает оригиналу, а сопровождающий эти иллюстрации текст, как правило, позаимствован из более поздних изданий других авторов, отличающихся совершенно иной идеологией. Последний пример такого рода демонстрирует С.А. Овеснов (2000). У студентов при знакомстве с подобной литературой формируется поверхностное представление об изучаемом материале. Как, например, можно читать о гаусториях повилки в главе “метаморфоз корня” и видеть рисунок А. Кернера или В.Л. Комарова, анализ которого собственно и не позволил им согласиться с гомологизацией корня и гаустории?

Таким образом, в результате анализа как собственного экспериментального, так и фактического, имеющегося в литературе материала, нам кажется совершенно очевидным, что никаких существенных искажений в представлении о гаусториях паразитов не произойдет, если мы их будем просто называть “гаусториями паразитического растения”.

## ЛИТЕРАТУРА

- Антонова Т.С. Развитие гаусторий заразики подсолнечной (*Orobanche cumana* Wallr.) и защитная реакция иммунных форм подсолнечника: Автореф. дис... канд. биол.наук. ЛГУ. Л., 1978. 20 с.
- Баранова Е.А. Закономерности образования придаточных корней у растений // Тр. Гл. бот. сада АН СССР. М., 1951. Вып. 2. С. 168 – 193.

---

<sup>21</sup> *Philosophia botanica*, 1751

- Биологический энциклопедический словарь. М.: "Советская энциклопедия", 1986. 831 с.
- Бекетов А.Н. Учебник ботаники. СПб.: Общ. польз., 1880. 600 с.
- Беклемишев В.Н. Методология систематики. М.: КМК, 1994. 250 с.
- Бейлин И.Г. Цветковые полупаразиты и паразиты. М.: Наука, 1968. 118 с.
- Бейлин И.Г. Паразитизм и эпифитотииология (на примере паразитов из высших растений). М.: Наука, 1986. 352 с.
- Борхвардт В.Г. Гомология: живое учение или догма // Вестн. СПбГУ. Сер. биол. 1988. № 24. С. 3 – 7.
- Василевская В.К. Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии // Проблемы ботаники. Т. 1. М. – Л.: Из-во АН СССР, 1950. С. 264 – 281.
- Василевская В.К. О некоторых корреляциях в строении растений // Тр. Петергофского биол. ин-та. 1962. Вып. 19. С. 3 – 16.
- Воронин Н.С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Уч. записки Калужского гос. пед. ин-та. Естественный факультет. Калуга. 1964. Вып. 13. С. 3 – 180.
- Еленев Л.К. О проникновении и росте гаустории у повилики Лемана // Тр. Узбек. гос. ун-та. Самарканд, 1952. Вып. 48. С. 67 – 78.
- Еленев Л.К. Биология повилики Лемана (*C. Lehmanniana*) и исследование некоторых методов борьбы с ней: Автореф. дис... канд. биол. наук. Ташкент, 1954. 14 с.
- Жук А.В. Паразитизм цветковых как одна из форм симбиотических взаимодействий с другими организмами // Вестн. СПбГУ. Сер. биол. 1992. № 10. С. 48 – 55.
- Жук А.В. Морфологическая специализация растений семейства повиликовых (*Cuscutaceae*) к паразитическому образу жизни // Актуальные вопросы экологической морфологии растений. Межвузовский сб. науч. труд. М., 1995. С. 46 – 52.
- Жук А.В. Морфогенез и происхождение гаусторий у видов рода *Cuscuta* (*Cuscutaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 86. № 5. С. 1 – 15.
- Жук А.В. Анатомические механизмы специфичности взаимодействия повиликовых со своими хозяевами // Тр. VI Междун. конф. по морфологии растений памяти И.Г. и Т.И. Серебряковых. М., 1999. С. 90 – 92.
- Заварзин Г.А. Фенотипическая систематика бактерий. Пространство логических возможностей. М.: Наука, 1974. 172 с.
- Игнатьева И.П., Андреева И.И. Метаморфозы вегетативных органов покрытосеменных. Уч. Пособие. Ч.1. М.: Из-во МСХА, 1991. 121 с.
- Кернер А. Жизнь растений. Т.1. СПб: Просвещение, 1903. 773 с.
- Комаров В.Л. Введение в ботанику. М.: Советская наука, 1949. 324 с.
- Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 456 с.
- Мещеряков А.А. Повилики – бич сельского хозяйства Туркменистана. Ашхабад, 1954. 36 с.
- Овеснов С.А. Морфология и анатомия вегетативных органов высших растений. Уч. Пособие. Пермь: Из-во Пермского ун-та, 2000. 221 с.
- Раздорский В.Ф. Анатомия растений М.: Советская наука, 1949. 524 с.
- Страсбургер Э. Учебник ботаники для высших учебных заведений. М.: 23-я Гос. Типография, 1923. 327 с.
- Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Л.: Из-во ЛГУ, 1954. 214 с.
- Терехин Э.С. Метаморфоз в онтогенезе покрытосеменных растений и паразитов // Докл. АН СССР. 1968. Т. 178. № 4. С. 957 – 959.
- Терехин Э.С. Паразитные цветковые растения: Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Наука, 1977а. 228 с.
- Терехин Э.С. Происхождение и эволюция основных типов и форм паразитизма цветковых растений // Бот. журн. 1977б. Т. 62. № 6. С. 777 – 792.
- Терехин Э.С., Никитичева З.И. Постсеменное развитие паразитных Angiospermae I. Метаморфоз // Бот. журн. 1968. Т.53. № 1. С. 39 – 57.
- Шафранова Л.М. Растения как объект гомологизации // Жизненные формы. Онтогенез и

- структура. М.: Прометей, 1993. С. 219 – 222.
- Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М. – Л.: Из-во АН СССР, 1938. 144 с.
- Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.: Наука, 1983. 350 с.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. Кн. 2. М.: Мир, 1980. 559 с.
- Condon J., Kuijt J. Anatomy and ultrastructure of the primary endophyte of *Ileostylus micranthus* (Loranthaceae) // Int. J. Plant Sci. 1994. V. 55. № 3. P. 350 – 364.
- Dorr I. Feinstruktur intrazellular wachsender *Cuscuta*-Hyphen // Protoplasma. 1969. V. 67. P. 123 – 137.
- Dorr I. Der Anschluss der *Cuscuta*-Hyphen an die Siebrohren ihrer Wirtpflanzen // Protoplasma. 1972. V. 75. P. 167 – 184.
- Dorr I. Translocation of nutrients between holoparasitic plants and their hosts. (A comparison of morphological aspects in three different objects: *Cuscuta*, *Orobanche*, *Xerocomus parasiticus*) // Proc. Res. Inst. Pomologie Sympos. Tranlocat. and Assimilat. 1973. № 3. P. 161 – 162.
- Gertz O. Über die Schutzmittel einiger Pflanzen gegen schmarotzende *Cuscuta* // Jahrb. wiss. Bot. 1915. Bd 56. S. 123 – 154.
- Gertz O. Über einige durch schmarotzende *Cuscuta* hervorrufende Gewebeveränderungen bei Wirtspflanzen // Ber. Deutsch Bot. Ges. 1918. Bd 36. Hf. 3. S.62-72.
- Koch L. Untersuchungen über die Entwicklung der Cuscuteen // Hanstein`s Botanische Abhandlungen. 1874. Bd 2. Hf. 3. S.1 – 137.
- Koch L. Die Klee- und Flachsseide. (*Cuscuta epithimum* und *C. epilinum*). Heidelberg, 1880. 192 S.
- Kuijt J. The biology of parasitic flowering plants. Berkeley – Los Angeles, 1969. 246 p.
- Kuijt J. Haustoria of phanerogamic parasites // Ann. Rew. Phytopathol. 1977. V. 15. P. 91 – 118.
- Kuijt J., Toth R. Ultrastructure of angiosperm haustoria - a review // Ann. Bot. 1976. V. 40. P. 1121 – 1130.
- Lee K.B., Lee C.D. The structure and development of the haustorium in *Cuscuta australis* // Can. J. Bot. 1989. V. 67. P. 2975 – 2982.
- Owen R. Lecture on comparative anatomy and physiology of invertebrate animals. London, 1843.
- Owen R. The anatomy of vertebrate. V. 1. Fishes and reptiles. London: Green, 1866. 265 p.
- Panchen A.L. The origin and early evolution of tetrapod vertebrate // Problems of vertebrate evolution. Linn. Soc. Sympos. Ser. N 4. London, 1977.
- Peirce G.J. On the structure of the haustoria of some phanerogamic parasites // Ann. Bot. 1893. V. 7. P. 291 – 328.
- Peirce G.J. A contribution to the physiology of the genus *Cuscuta* // Ann. Bot. 1894. V. 8. P. 53 – 118.
- Remane A. Gedanken zum Problem Homologie und Analogie, Preadaptation und Parallelität // Zool Anz. 1961. Bd 166. Hf. 9/12. S. 447 – 465.
- Saraf R.D., Menta A.G. Studies on primary phloem of *Cuscuta reflexa* Roxb. // J. Indian Bot. Soc. 1968. V. 47. P. 46 – 52.
- Thoday D., Gladys M. On the histological relation between *Cuscuta* and its hosts // Ann. Bot. 1911. V. 25. P. 655 – 682.
- Thompson J. Studies in irregular nutrition: the parasitism of *Cuscuta reflexa* Roxb. // Trans. Roy. Soc. Edinburgh, 1925. V. 54. P. 343 – 356.
- Tsivion Y. Physiological concepts of the association between parasitic angiosperms and their hosts – a review // Israel J. Bot. 1978a. V. 27. P. 103 – 121.
- Tsivion Y. Host tissue determination of xylem formation in the haustorium of *Cuscuta* // Israel J. Bot. 1978b. V. 27. P. 122 – 130.
- Weber H.C. Anatomische Studien an den Haustorien einiger parasitischer Scrophulariaceen Mit-

teleuropas // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1976. Bd 89. S. 57 – 84.  
Weber H.C., Hildenbrand M. Über die sogenannten Phloemtracheiden in den Kontaktorganen von *Cuscuta rheedii* Gmel. (Opiliaceae) und einigen anderen parasitischen Angiospermen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1978. Bd 91. S. 231 – 242.

#### РЕЗЮМЕ

Гаустории - специализированные структуры, которые находятся на стебле или корне растений-паразитов и обеспечивают им метаболическое взаимодействие с хозяином. Они неоднородны по многим признакам своего строения и особенностям развития. Вследствие недостаточной изученности строения и формирования гаустории в онтогенезе и недостаточно четкой формулировки одного из основных понятий морфологии растений – "гомология" – остается открытым вопрос и об их эволюционном происхождении. Проведенные нами исследования гаусторий Cuscutaceae и анализ литературных данных по другим группам паразитических растений позволили нам прийти к выводу о невозможности гомологизации гаусторий с придаточными корнями.

#### SUMMARY

Haustoria are specialized structures positioned on the stem or root of parasitic plants and facilitating its metabolic interaction with the host. Haustoria vary in a number of structural and ontogenetic characters. Because of the insufficient knowledge of the structure and development of haustoria and the vague interpretation of such a principal morphological concept as homology, the evolutionary origin of haustoria is still an open question. Our investigations of haustoria in Cuscutaceae and analysis of the published data on other groups of parasitic flowering plants have led us to a conclusion that the haustoria cannot be considered homologous with adventitious roots.