РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Институт экологии растений и животных

В.В. Корона
А.Г. Васильев

СТРОЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ:
ОСНОВЫ МОДУЛЬНОЙ ТЕОРИИ

Екатеринбург
2000

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Уральское Отделение
Институт экологии растений и животных

В.В. Корона, А.Г. Васильев

Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории

Екатеринбург
2000

Материалы монографии подготовлены в ходе исследований, проведенных при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (Грант № 00-04-48440)

ISBN 5-88464-037-4

УДК 575.21:581.454
ББК 28.04:28.56
К 684

Ответственный редактор д.б.н. **С.Г. Шиятов**

Рецензент д.б.н. **Г.И. Таршис**

К 684 **Корона В.В., Васильев А.Г.** Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории — Екатеринбург, Изд-во «Екатеринбург», 2000. — 224 с.

Предложена новая теория явления, впервые описанного Н.П. Кренке как «феногенетическая изменчивость» листьев растений. Закономерное усложнение листа рассматривается как процесс пошаговой реализации программы его развития, а возникновение видового морфологического разнообразия — как результат случайных остановок этого процесса на промежуточных этапах онтогенеза. Построена модель клеточного автомата, позволяющая имитировать на модульном уровне организации развитие системы жилкования у листьев различных систематических групп растений. Анализ условий и особенностей реализации модели открывает возможность выделения ведущих морфогенетических механизмов, определяющих конкретный облик листовых пластинок и прогнозирования наиболее вероятных направлений морфологической изменчивости. Методика анализа морфологического разнообразия листьев может быть использована при решении задач, связанных с оценкой генетической структуры и эколого-физиологического состояния растительных популяций. Работа адресована в первую очередь ботаникам-морфологам, систематикам, флористам и всем тем, кто сталкивается в своей профессиональной деятельности с бесконечным разнообразием листьев растений.

Табл. 14. Рис. 46. Библиограф. 307 назв.

ISBN 5-88464-037-4

© Авторы, 2000
© Оформление. Издательство «Екатеринбург», 2000

ПРЕДИСЛОВИЕ

Один из авторов этой работы — ботаник, а другой — зоолог. Что же нас объединяет? В ответ мы процитируем слова К. Уоддингтона, основные идеи которого были восприняты еще в студенческие годы и остаются ориентиром до настоящего времени: «В современной биологии, в которой доминирует быстро прогрессирующая биохимия, часто упускают из виду структуры, слишком крупные для того, чтобы их можно было исследовать чисто биохимическими методами; дифференцированные структуры до сих пор представляют собой наиболее характерные и наименее понятные элементы живых существ. Некоторые думают, что в настоящее время лучше всего было бы оставить изучение этих структур в надежде, что успехи биохимии случайно дадут ключ к их разгадке; но для других исследователей, и для меня в их числе, эта область имеет особую притягательную силу, ибо здесь проходит граница, за которой лежат неисследованные просторы; здесь наша задача — не просто дополнить уже существующую карту, но создать основу новой географии, причем с самого начала» (Уоддингтон, 1964, стр. 7).

Нас объединяет общий интерес к проблемам биологии развития, где имеется возможность «вычерчивания» еще никем не виданных «эпигенетических ландшафтов». Долгое время каждый из нас занимался этим самостоятельно, на своих объектах, пока не обнаружилось, что независимо выработанные приемы и методы анализа являются взаимодополнительными. Это побудило продемонстрировать их применение на одном объекте — роициссусе (*Rhoicissus rhomboidea*), именуемом в обиходе «комнатным виноградом». Редкое учреждение обходится без этого растения в своем интерьере, что превращает его в удобный и доступный объект исследования. Анализу строения листьев роициссуса, выступающего в роли своеобразной «морфогенетической дрозофилы», посвящены наиболее важные, в методическом отношении, шестая и седьмая главы, открывающие вторую часть работы.

В шестой главе представлена точка зрения «ботаника» — морфолога. Морфология растений — малоизвестный раздел ботанической науки даже среди флористов и систематиков, поэтому, пользуясь преимуществом своего положения, автор предпослал методической главе обширное методологическое введение, составляющее всю первую часть работы. Необходимость такого пространного введения в проблему обусловлена необходимостью формирования у читателя определенного ракурса восприятия. Это связано с тем, что история и теория морфологии растений как науки в настоящее время прочно забыты, а многие морфологическое представления, подобно радуге, можно воспринять только с определенной точки зрения.

Седьмая глава целиком написана «зоологом», но, несмотря на ограниченный объем, едва ли не превосходит весь предшествующий текст по фактическому содержанию. Это действует «эффект микроскопа». Сужая поле зрения, автор пропорционально увеличивает «разрешающую силу» взгляда, что позволяет на выборке листьев одного вида получить надежные количественные доказательства их модульного строения с применением разнообразных методик статистического анализа.

Итогом объединенных усилий является восьмая глава, в которой предлагается усовершенствованная модель роста клеточного автомата. В роли «клетки» выступает модуль, а правилами его роста служат известные правила роста и дифференцировки клеток эмбриональной ткани. В девятой главе, очень кратко и схематично, рассмотрены некоторые типы пространственных структур, порождаемые этим автоматом и реальные схемы жилкования листьев отдельных видов растений. Совпадение реальных и модельных размещений жилок вплоть до 4-го порядка свидетельствует, что наша модель изоморфно отображает реальные факторы формообразования листа.

Полученный результат еще не позволяет судить об эпигенетическом ландшафте, скрытом за морфологическим разнообразием листьев различных видов растений, а лишь ведет к нему, но сразу по двум направлениям.

Авторы благодарны **Российскому фонду фундаментальных исследований (Грант РФФИ № 00-04-48440)** за поддержку проведенных исследований, результаты которых изложены в книге.

Мы благодарим за ценные советы и замечания чл.-корр. РАН С.А. Мамаева, чл.-корр. РАН А.В. Яблокова, чл.-корр. РАН В.М. Захарова, д.б.н. А.К. Махнева, д.б.н. Н.В. Глотова, д.б.н. Н.С. Ростову. Мы благодарны к.б.н. М.С. Князеву и к.б.н. П.В. Куликову за большую помощь в сборе и определении материала. Мы также признательны нашим коллегам Е.Ю. Захаровой, С.В. Никулиной и С.С. Трофимовой за неоценимую помощь при подготовке и оформлении рукописи к публикации.

ЗАРОЖДЕНИЕ КОНЦЕПЦИИ МОДУЛЬНОГО СТРОЕНИЯ РАСТЕНИЙ

1.1. Проблема

В последние годы в работах ботаников все чаще встречаются выражения типа «модульная теория», «модульная структура», «принципы модульной организации» и т.п., что дает повод говорить о быстром распространении новой концепции строения растений. Первая в России конференция на тему «Сущность модульной организации» состоялась в ноябре 1997 года на Биологическом факультете МГУ, и большая часть представленных докладов была опубликована в специальном тематическом выпуске — первом номере Журнала общей биологии за 1999 г. В предисловии к публикациям дана краткая характеристика этой «непростой проблемы, далеко выходящей по методологическому значению за рамки одного направления науки», отмечен параллелизм ее разработки в нашей стране и за рубежом (при часто опережающем вкладе отечественных исследователей) и выражена надежда, «что эта традиция не прервется» (Сущность модульной организации, 1999, с. 5).

Понимая эти слова как призыв к продолжению обсуждения «непростой проблемы», которая, «оставаясь весьма далекой от практического применения..., развивается медленно...» (Сущность..., 1999, с. 5), мы решили обратиться к истории формирования представлений о «сущности модульной организации» в морфологии растений, поскольку сложившаяся традиция восприятия во многом предопределяет направление дальнейших исследований. Можно ожидать, что осознание этой традиции внесет необходимые коррективы в понимание существующих проблем и будет способствовать ускоренному развитию модульной теории. Отсутствие устоявшихся представлений о природе модуля позволяет начать ревизию с самых глубоких основ.

1.2. Морфологическая концепция И.В. Гете

Модульная теория строения растений при всей своей видимой новизне не является какой-то принципиально новой биологической концепцией. Она представляет собой современный этап развития гетевской морфологии растений — науки о превращении органических форм. Появление этой науки связано с применением в описательной ботанике одного из общенаучных методов, называемого в настоящее время структурным. Весьма показательно, что структурный подход первоначально именовался морфологическим, о чем ныне почти забыто. Впрочем, такова история развития почти любого метода. Пер-

воначально она напоминает прямолинейное равномерное движение, которое сменяется перемещением «по спирали», а затем переходит в топтание на месте и даже в движение вспять. Все эти этапы становления прошел морфологический метод, ныне возрождающийся в ботанике в виде модульной теории. Поэтому для уяснения смысла этой теории обратимся к основам гетевской морфологии.

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). В истории науки он известен как основатель «морфологии растений» (Даннеман, 1932; Лункевич, 1960), а не как автор этого термина, о чем иногда упоминается в сносках, в учебной литературе.

Причина почти полного забвения морфологического подхода в морфологии растений объясняется, на наш взгляд, не столько тем, что Гете родился после Линнея, и к моменту, когда он приступил к пропаганде своих идей, у ботаников уже сформировались необычайно прочные стереотипы мышления, сколько концептуальной новизной и «технологической незавершенностью» 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 судят 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 применяет-

ся 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.

Морфологическая концепция Гете заставляет задуматься над вопросом: как определяются границы морфологического элемента? Ведь части слова, выделяемые в качестве морфологических элементов, не имеют видимых границ. Границы морфологических элементов являются не вещественными, а операциональными: 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, составляя 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 можно назвать «биологическими флексиями». «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» (Гете, 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 происхождение остальных органов растения. Гете предвидел и будущую возможность формального (математического) описания процесса происхождения морфологического разнообразия. «Мы убеждены, — говорил 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» (Гете, 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.

Исходный морфологический элемент тела растения Гете называл его листом, но понимал под этим не соответствующий аппендикулярный орган, а некую абстрактно мыслимую единицу, конкретными воплощениями которой служили различные формы листьев. Такое понимание природы морфологического элемента было заимствовано, вероятно, из химии. Метаморфозы листа порождают все органы растения, подобно тому, как превращения столь же абстрактно мыслимых химических элементов порождают бесконечное разнообразие минералов.

Переводя эти представления на современный язык, можно сказать, что Гете предлагал выделять инвариантную структуру объекта исследования, вариантами воплощения которой служили, по его мнению, те или иные части растительного организма. В этом убеждают его рассуждения о «перворастении» как о модели, способной имитировать строение существующих и потенциально возможных форм. «Перво-

растение 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» (Гете, 1957, с. 58).

Последняя фраза свидетельствует, что Гете ясно осознавал универсальность разработанного им морфологического метода и не ограничивал его применение одним только царством растений. С помощью этого метода осуществлялось умозрительное конструирование системы из элементов, поэтому гетевская морфология получила наименование конструкционной. Приемы и методы конструкционной морфологии являются, по существу, приемами системного анализа. Не случайно нынешние историки науки (Беднарчик, 1973) называют имя Гете в числе основателей не столько морфологии растений, сколько всей современной естественно-научной методологии.

Конструкционные идеи Гете хотя и опередили свое время, но не более чем на несколько десятилетий. Уже в конце XIX в. они были восприняты многими представителями естественных наук, а в начале XX в. и отдельными гуманитариями. Примером дальнейшего развития этих идей в ботанике служат работы Ш. Годишо по теории фитона, К. Шульца по теории анафита, Г. Шово по теории филлоризы (Первухина, 1970), а в филологии — исследование В.Я. Проппа «Морфология сказки» (1969). В этом исследовании автор прямо указывает, что анализ строения волшебных сказок и классификация их структурных элементов (сюжетных ходов и персонажей) опирается на естественно-научную методологию, разработанную Гете и давно применяемую в ботанике.

Поступательное развитие гетевской морфологии растений было недолгим и уже к концу XIX в. практически прекратилось. Внутренняя причина этого, как отмечалось выше, состояла в незавершенности метода, отсутствии методик и прописей, по которым любой желающий, глубоко не задумываясь, мог бы выделять морфологические элементы и правила их преобразования. А без этого морфологический анализ по методу Гете требовал от последователей почти такой же изобретательности, какую проявил его создатель.

Кроме того, отпугивал непривычно высокий уровень абстракции. Далеко не все еще были убеждены в реальности существования вида, а Гете уже предлагал, по существу, выделять таксономические категории даже не внутривидового, а «внутриорганизменного» ранга. Последнее вызывало особое недоумение, поскольку умозрительными или умопо-

стигаемыми, но принципиально ненаблюдаемыми, считали таксоны только надорганизменного уровня, а для исследования невидимой «внутренности» предметов использовали инструментальные методы — анатомирование и микроскопирование. Применение умозрительных операций преобразования для выделения гетевских морфологических элементов дало повод назвать конструкционную морфологию идеалистической (Бляхер, 1961). Многие годы это определение воспринималось как негативная характеристика морфологической науки, в то время как систематика, которая только и делает, что соединяет и разделяет таксоны на основе идеальных отношений (отношений сходства и различия), никогда не получала подобной оценки.

Вскоре появилась и внешняя причина — эволюционная теория Ч. Дарвина (1939), распространение которой вызвало смену научной парадигмы (Кун, 1975). Не все сторонники этой теории ограничивали область ее применения сферой науки — некоторые видели в ней «нечто большее». Особенно выразительно писал по этому поводу Тейяр де Шарден: «Эволюция — что это? Теория? Система? Гипотеза? Нет, но зато нечто большее: общее условие, которому должны отныне удовлетворять, чтобы быть осмысленными и истинными, все теории, гипотезы, системы. Свет, освещающий все факты, изгиб, который принимают все линии — вот что такое эволюция» (Тейяр де Шарден, 1965).

Используя шарденовское образное сравнение, можно сказать, что морфология растений приобрела в этот период эволюционный «изгиб», сохраняющийся по сей день. Например, В. Циммерман, крупнейший морфолог начала XX в., рассматривал свою кормусную теорию как вклад в решение филогенетических проблем (Zimmermann, 1965), хотя исследовал, подобно Гете, отдельные операции преобразования формы тела растения, такие как уплощение, срастание, перевершинивание и т.п. В этом же ключе интерпретировал результаты своих исследований В. Новак, автор теломной теории строения и развития тела растений (Новак, 1967, 1971).

Подводя предварительный итог, можно сказать, что Гете наметил одно из направлений развития ботанической науки, опираясь на современную ему теорию химического строения вещества и морфологическую теорию строения слов. Это направление он назвал морфологией растений. Но концептуальные основы морфологии растений не были, да и не могли быть ясно сформулированы в то время. Понятие инвариантной структуры еще не вошло в методологический инструментарий большинства исследователей. В результате, под влиянием эволюционной теории Дарвина, конструкционная морфология растений оказалась прочно забыта. Концепция морфологического элемента,

зародившаяся в ботанике в конце XVIII в., остановилась в своем развитии. «Эволюционная морфология пожрала конструкционную», говорил по этому поводу А.А. Любищев (1962, с. 193).

Но вот во второй половине XX в. благодаря усилиям логиков и методологов науки выяснилось, что основания гетевской морфологии совпадают с принципами системных исследований. Это позволяет вернуться к разработке концепции морфологических элементов в ботанике, имея перед глазами идеал, уже достигнутый в химии — периодическую систему химических элементов.

1.3. 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 вариантом структурного подхода, но предназначен для изучения другого класса систем.

Напомним, что Линней был естественным историком, а в задачу естественной истории входило описание и наименование объектов живой природы (Бобров, 1970; Станков, 1958; Фуко, 1977). Современные систематики видят особую заслугу Линнея в разработке бинарной номенклатуры и кратких диагнозов растений (Культиасов, Павлов, 1972). Чтобы понять, почему именно эта сторона его деятельности получила такую высокую оценку, ее следует рассматривать на фоне предшествующего, «подготовительного» периода развития этой науки.

Средневековые ученые не отделяли «вещи» от «слов», которыми они назывались. «Слова и вещи» составляли единое целое (Фуко, 1977). Господствовало убеждение, основанное на представлениях о магической функции языка, что знание правильного «имени» предмета есть способ воздействия на него. Кроме того, Парацельс, авторитетнейший ученый этого периода, утверждал, что Бог создал мир для человека и поэтому пометил все вещи в нем особыми знаками, указывающими на их предназначение. Задача ученого состояла в расшифровке и толковании этих знаков.

О каких же знаках шла речь? Речь шла о знаках сходства, поскольку предполагалось, что сходные предметы обладают сходными качествами. Выделялись различные типы или «фигуры сходства». Сходными признавались предметы не только подобные внешне, но и занимающие сходное положение. Например, камень, погруженный в воду, как бы приобретал свойства воды — он становился более легким, влажным и холодным. Сходными признавались и объекты, контрастные по какому-либо признаку, например, черные и белые зерна (негативное сходство) или подобные по вызываемому ощущению (огонь

и крапива). Наиболее широкие возможности для конструирования знаков сходства открывало ситуативное сближение. Цветок, например, сорванный в день праздника, становился знаком этого праздника.

При описании отдельного растения в долиннеевский период приводились его наименования на старых и новых языках, излагались легенды и мифы, с ним связанные, воспоминания о нем путешественников, кулинарные или медицинские рецепты по его применению, перечислялись гербы и монеты с его изображением и т.п. Линней покончил с этой практикой. Вместо пространных описаний он предложил краткие диагнозы, смысл которых — отделение предмета исследования от «словесной шелухи», причем не только от «исторических наслоений», но и от всего того, что мешало увидеть структуру объекта. Какую же структуру выявлял Линней? Выражаясь современным языком, можно сказать, что он 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 изменяется до неузнаваемости.

Гештальт-качества, следовательно, передаются не всеми имеющимися признаками объекта, а только некоторыми, но какими именно — остается неизвестным. Современная теория распознавания образов только приближается к их выделению. На практике эта задача решается эмпирически. В криминалистике, например, известен такой прием как конструирование 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 всегда связана со слабой профессиональной подготовкой — чаще она обусловлена отсутствием взаимно однозначного соответствия между бессознательно выделяемыми элементами перцептивной структуры объекта и сознательно задаваемыми разграничительными признаками. Для распознавания образа мы используемся одни признаки, а для его описания — другие.

Сходная ситуация возникает в систематике. В каждом природном объекте можно выделить бесконечное количество самых разнообразных признаков, но неизвестно, какие из них будут наиболее значимы для

его распознавания. Разрабатывая методику описания внешнего строения растений, Линней пытался, выражаясь современным языком, выделить морфологические признаки, совпадающие с гештальт-качествами объекта (признаками его 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 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 существенную часть» — тычинку, различая классы растений по: 1) числу тычинок, 2) их фигуре (округлой или плоской форме пыльника), 3) супротивному или циклическому расположению, 4) пропорции коротких и длинных нитей (Линней, 1804).

По этой же схеме он описывал строение листа. Листья различались по: 1) 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. Словесных описаний и даже жестов не всегда бывает достаточно для точной передачи умозрительных образов.

Отсутствие ответа на главный вопрос линнеевского метода: как соотносятся между собой морфологические признаки и элементы визуальной структуры объекта, вызывает, с одной стороны, критику существующих классификаций с самых различных сторон (Антонов, 1999; Беклемишев, 1994; Красилов, 1975; Любищев, 1966, 1968, 1972, 1982), а с другой — стимулирует совершенствование существующей системы морфологического описания и разработку новых приемов и методов морфологического анализа (Нухимовский, 1997; Шварц, 1980; Шрейдер, 1983; Sokal, Sneath, 1963).

Одновременно с этим начинает осознаваться необходимость стандартизации приемов распознавания образов, применяемых в систематике. Это означает, что в конце XX в. ботаники начинают задумываться над вопросом, поставленным физиками в его начале: как сказываются на результатах наблюдения те искажения, которые вносит процесс взаимодействия между объектом и измерительным прибором? «Измерительным прибором» в данном случае является систематик. Поскольку его органы чувств — это пока единственные «приборы», применяемый в описательной ботанике, то возникает проблема их «поверки» и «калибровки». Для повышения «качества изображения» уже недостаточно увеличивать тщательность наблюдений. Необходимо отлаживать всю цепочку, особенно «встроенные» в сознание наблюдателя и потому не подвластные его воле механизмы распознавания образов.

Наука о распознавании образов — иконика — относится к числу зарождающихся. Пока не вполне понятно даже то, как формируется перцептивная инвариантa образа, позволяющая узнавать его при предъявлении в разных проекциях и отличать от проекций иных образов. Но в перспективе, надо надеяться, достижения иконики найдут применение в описательной ботанике, как уже вошли в практику систематики физико-химические методы исследования. И тогда будущий морфосистематик, подобно своим специализированным коллегам — кариосистематикам, иммуносистематикам, геносистематикам и т.п., сможет ответить на вопрос, со структурами какого класса систем он работает и как они связаны с признаками «естественных порядков».

1.4. Составные части морфологии растений

В свете вышеизложенного становится понятно, что у современной морфологии растений две составные части. Первая из них — линнеевская, или описательная, морфология. Она возникла как бы на пересечении ботаники и иконики (хотя последней как науки о распознавании образов в тот период еще не существовало). Поэтому Линней и не мог объяснить, как он выделяет признаки «естественных

порядков». И сейчас еще непонятно, как это следует делать. Установлено только, что распознавание образов опирается на признаки перцептивной структуры объекта, которые лишь отчасти совпадают с признаками его собственной организации. Вторая — гетевская, или конструкционная, морфология, которая также возникла как бы на пересечении двух или даже трех наук — ботаники, лингвистики и химии, причем методологические принципы двух последних были адаптированы к задачам изучения строения растений. Задача состояла в выделении собственных морфологических элементов тела растения, а не тех, которые видит внешний наблюдатель. Решение этой задачи требовало понимания природы растения и механизмов его формообразования.

Суммируя вышесказанное, происхождение и состав морфологии растений отобразим следующей схемой:

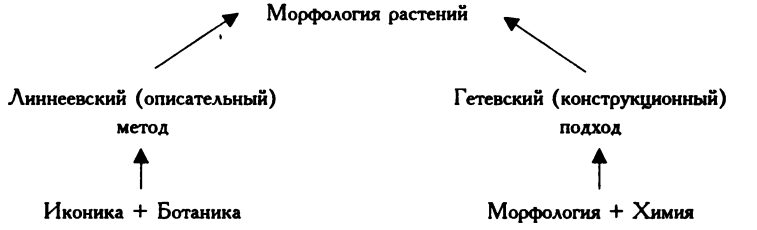


Схема показывает, что под именем «морфология растений» скрываются две различные науки, у каждой из которых свой метод и свои истоки, из которых только один — общий. В этом отношении они напоминают сводных сестер, у которых разные «матери» (иконика и морфология), но один «отец» (ботаника). В практике исследовательской работы оба подхода постоянно соседствуют, и между ними нет резкой границы.

1.5. Заключение

Составной характер методологической основы современной морфологии растений предопределяет возникновение двух различных направлений развития модульной теории. Доминирование линнеевского понимания морфологии как вспомогательной науки, находящейся на службе у систематики, провоцирует переосмысление концепции модульного строения растений в русле известных представлений о метамерном строении живых систем (Гатцук, 1974; Догель, 1954; Заморский, 1980; Серебрякова, 1977; Шафранова, 1980, 1981; Боркин и др., 1977). Слово «модуль» становится общим именем для любых зрительно различимых частей организма и систем надорганизменного уровня. Движение в этом

направлении уже началось (Антонова и Лагунова, 1999; Марфенин, 1993, 1999; Нотов, 1999; Хохряков, 1997; Шафранова и Гатцук, 1994).

Наряду с этим, следует ожидать переосмысления понятия «модуль» в духе гетевской морфологии как элемента собственной структуры организма. Речь идет о возвращении практики умозрительного членения тела растения на части, опирающейся на новую методологическую основу. Эту основу закладывает современная генетика, концептуально расчленяющая органическую форму на генотип и фенотип.

Не всем пока ясен смысл этого нового концептуального расчленения изучаемой системы. Многие воспринимают его по аналогии с прежним анатомическим членением объекта исследования и полагают, что генотип — это нечто внутреннее, скрытое от глаз, а фенотип — внешнее, доступное непосредственному наблюдению. С этим связано убеждение, что «генотипические» признаки более значимы в биологии, чем фенотипические, поэтому многие современные систематики стремятся выделять дискриминирующие признаки на молекулярно-генетическом уровне.

Но стоит задуматься над вопросом: а где физически проходит граница между генотипом и фенотипом, как возможность уточнения фенотипической систематики с помощью генотипических признаков становится сомнительной. Если проводить границу между генотипом и фенотипом по поверхности генома, то собственно генотипом следует считать ДНК, а уже матричная РНК будет первичным фенотипом, белковые молекулы, синтезируемые с ее помощью — вторичным и т.д. Фенотип оказывается «многослойным», переходы от одного «слоя» к другому становятся все более сложными, причем известны механизмы только двух первых переходов — транскрипции и трансляции. Формирование следующего уровня фенотипической организации пока не имеет собственного наименования. Кроме того, на каждом из этих уровней процессы эволюции идут по своим правилам (Кимура, 1985).

Очевидно, что граница между генотипом и фенотипом является концептуальной, и все признаки на всех уровнях биологической организации (в том числе и признаки строения генома) — фенотипические. Различия между фенотипическими признаками молекулярного и морфологического уровней организации сводятся лишь к набору подготовительных операций их визуализации. Морфологические признаки доступны непосредственному наблюдению, а выделение фенотипических признаков на молекулярном уровне организации более трудоемко и требует дорогостоящего оборудования. Поэтому к ним относятся более уважительно. Но увеличивает ли необходимость предварительного секвенирования фрагмента митохондриальной ДНК значимость этого молекулярно-морфологического признака для феносистематики?

Не углубляясь далее в необъятную сферу систематики, вернемся к обсуждению проблемы границы между генотипом и фенотипом. Концептуальная природа этой границы не означает, что ее невозможно визуализировать. Давно известно, что связующим звеном между генотипом и фенотипом является программа развития. Она и служит границей между молекулярным и морфологическим уровнями организации. Другими словами, это операциональная граница (она же — связующее звено), представляет собой не физический барьер, а набор операций, преобразующих элементы одного уровня организации в элементы другого уровня. Учитывая иерархичность организации биологических систем, программу развития как общую операциональную границу, можно представить не как одно «связующее звено», а как целую «цепь», состоящую их таких «звеньев».

Какое же визуальное отображение получает эта «цепь»? Ее вещественным выражением служит набор структурных уровней, а отдельное «звено» овеществляется в виде конструкционного элемента соответствующего уровня.

Выше говорилось о двух наиболее изученных наборах операций порождения элементов новых уровней организации — процессах транскрипции и трансляции (операции порождения элементов нового уровня являются одновременно операциями преобразования элементов предшествующего уровня организации в элементы последующего уровня). К этому можно добавить процесс репликации, порождающий (воспроизводящий) исходный геном и процесс самосборки, определяющий возникновение макромолекулярных комплексов. О процессах порождения морфологических элементов на более высоких уровнях биологической организации практически ничего не известно. Более того, само выделение этих уровней остается дискуссионным. Нет согласия по такому вопросу как степень автономности клеточных органелл, поэтому не все авторы выделяют их в качестве самостоятельного структурного уровня. Не универсальна и формообразовательная функция клеток, на что указывает существование видоспецифических неклеточных форм, таких как талломы сифоновых водорослей или плодовые тела грибов. Далека от завершения типология тканей и органов.

В этой связи появление модульной теории представляет собой попытку переосмысления строения биологических систем в духе современного расчленения органических форм на генотип и фенотип. Новое концептуальное расчленение можно назвать морфологическим (в смысле гетевской морфологии). В рамках этого подхода элементы системы выделяются не инструментально, а операционально, что корректирует прежнее, сугубо анатомическое членение. На молекуляр-

ном уровне организации живых систем их анатомия, в сущности, совпадает с морфологией, а инструментальное расчленение не отличается от операционального. С повышением уровня организации различия между этими подходами становятся все более заметными, что требует осознанного их применения.

У многоклеточных организмов помимо клеток и тканей имеются и другие структурно-функциональные блоки, о чем говорил еще В.Н. Беклемишев (1925, 1964). Все эти блоки, как известные, так и неизвестные, можно назвать модулями, поскольку каждый из них состоит из повторяющихся элементов, из которых складываются, в свою очередь, элементы более высокого уровня. Конструкционный модуль, в нашем понимании — это общее наименование всех структурно-функциональных единиц развивающейся системы на всех уровнях ее организации. Единица именуется модулем независимо от того, получает она самостоятельное морфологическое проявление или нет. Естественную иерархию модулей задает последовательная реализация программы развития.

Переосмысление строения органических форм в русле модульной теории не сводится к переименованию в модули уже известных конструкционных блоков, а состоит в выделении на операциональной основе еще неизвестных уровней модульной организации. Конструкционные элементы этих уровней в дальнейшем будут получать самостоятельные наименования.

ОСНОВЫ СТРУКТУРНОГО АНАЛИЗА

2.1. Концептуальные основы

Линнеевская система морфологического описания и гетевский морфологический метод опираются, как было показано выше, на естественно-научную методологию, поэтому сохраняют свое практическое значение до настоящего времени. В наиболее концентрированном виде эта методология обсуждается в рамках структурного (системно-структурного) подхода (Малиновский, 1970). Этот подход не представляет единого целого, а разбивается на несколько направлений (Анохин, 1980; Тахтаджян, 1972; Урманцев, 1972, 1974, 1978). Его применение отражает ориентацию исследователей на решение проблем самоорганизации, сложности, управления и связи в системах самых различных классов (Вернадский, 1981; Винер, 1968; Шмальгаузен, 1938; Шварц, 1980; Levins, 1973). Наиболее близкий нам вариант структурного подхода изложен в работе Ю.А. Шрейдера и А.А. Шарова (1982). Остановимся кратко на его отличительных особенностях.

Шрейдер противопоставляет системный и «несистемный» подходы, называя последний теоретико-множественным. Противопоставление позволяет более выпукло показать их различия. Конспективно перечислим основные оппозиции.

1. При теоретико-множественном подходе элементы первичны и обладают реальностью, не зависящей от их группировки во множество. В системе наоборот: целое «предшествует» своим компонентам. В этом случае нельзя сказать, что целое складывается из элементов или что элементы складываются в целое. Нужно сказать, что целое представляется собранием компонентов (частей), причем, такое представление не вполне детерминировано свойствами системы — оно может зависеть и от наблюдателя, выбирающего удобный способ представления. Элементы — лишь эпифеномены реальности целого.

2. В теории множеств можно без всякого ограничения соединять объекты произвольной природы во множества. В теории систем совокупности создаются как естественные классы, образованные из элементов общей природы.

Разумно ввести различие внешних и внутренних систем. Внутренней системой называется данное в опыте целостное образование, к которому можно применять процедуры членения. Внешней системой называется класс объектов общей природы. Обычно компонентами внешней системы служат внутренние системы. Любую внутреннюю систему можно интерпретировать как класс мыслимых состояний некоторой внутренней системы.

3. В теории множеств исходным понятием является понятие отдельного элемента. Это предполагает, что рассматриваемые элементы заранее индивидуализированы. В теории систем, напротив, элемент предстоит выделить на объекте, и эта процедура отождествления составляет важный этап в процессе исследования. Дело не сводится к тому, чтобы непрерывное множество состояний заменить достаточно адекватным дискретным множеством. В достаточно аморфной ситуации необходимо выделить четко обнаруживаемые и различимые состояния, адекватно описывающие поведение системы.

4. Организация каких-либо элементов во множество есть обычно акт внешний по отношению к этому множеству. Системный подход придает решающее значение внутренней организации системы. Членение этой системы на подсистемы определяется не произволом наблюдателя, а внутренними ее свойствами. Членение системы возможно определяется тем, что ее структуру можно описать не статистически, а комбинаторно обозримо.

5. При теоретико-множественном описании наличие у объекта естественно возникающих весов трактуется как проявление вероятностной картины мира, как реализация случайного процесса. В случае естественных систем вероятностная картина мира не соответствует сути дела. Известно много случаев членения естественных систем, при котором полученные элементы могут быть упорядочены по убывающей численности. Такие распределения, называемые ранговыми, характерны для распределений элементов естественных систем.

Добавим от себя, что указанные подходы реализуются на практике как две последовательные фазы научного анализа, поэтому их противопоставление достаточно условно. Необходимость привлечения особого внимания к структурному подходу вызвана тем, что его применение осуществляется, как правило, бессознательно. Исследователь не всегда ясно представляет, как именно он получает структурные элементы, с которыми в дальнейшем оперирует как с теоретико-множественными.

Со структурным подходом непосредственно связано операциональное мышление, которое выражается в последовательном применении правил конструирования структуры из элементов, предварительно выделенных на этой же структуре. Операциональное мышление присуще рациональному, научному мышлению в целом, и обычно эти слова упоминаются как синонимы. Но операциональное мышление занимает в системе научного мышления особое место, которое Н. Мулуд определяет следующим образом: «Между интуитивными, познающими функциями мышления и собственно логическими и символическими операциональные функции образуют как бы переходную сту-

пень, естественное связующее звено. В самом деле, сфера операционального есть сфера правил, благодаря которым мышление контролирует и предвосхищает свои собственные реализации. В промежутке, открывающемся вследствие мыслительной деятельности, между реальным объектом и объектом построенным, располагается область, охватывающая возможные формы и формальные последствия. Таким образом, операциональное мышление, прибегающее к модели возможного практического выражения, помещается между сферой интуиции, которая представляет нам вполне осуществленное содержание, и сферой логических формулировок, которое упорядочивает чистые формы безотносительно к их возможной реализации» (Мулуд, 1973, с. 191).

Структурный подход придает особое значение языку, но не как «знаку вещей», а как особой символической структуре, внутренне присущей любой развивающейся системе. Признание того факта, что язык свойственен не только социальному, но и молекулярно-генетическому уровню организации биологических систем, заставляет рассматривать языковые явления как естественные события, свойственные самой жизни. Лингвистические аспекты функционирования биологических систем прослеживаются, начиная от механизмов разворачивания зародыша в многоклеточный организм до механизмов разворачивания воображения под действием воспринимаемых нами слов. «Для биолога, — пишет К. Уоддингтон, — язык есть набор символов, организованных с помощью грамматики генерации; эта грамматика позволяет сформулировать более или менее точные команды к действию, направленному на то, чтобы повлиять на окружающие единицы, которые посылают и воспринимают команды... Язык в этом смысле — не просто средство передачи праздной информации, и я полагаю, что он может стать образцом для теории Общей Биологии» (Waddington, 1972, p. 109).

Еще более вдохновляющие идеи о языке как средстве «распаковки семантического континуума» высказывал В.В. Налимов (1979).

Структурный метод ориентирован на выявление структуры в специфическом структуралистском понимании этой категории — как совокупности отношений, инвариантных при некоторых преобразованиях. Понятие структуры характеризует не просто устойчивый «скелет» какого-либо объекта, а совокупность правил, по которым из одного объекта можно получить второй, третий и т.д. путем перестановки его элементов и с помощью других преобразований. Выявление единых структурных закономерностей некоторого множества объектов достигается здесь не за счет отбрасывания их различий, а рассмотрением этих различий как превращающихся друг в друга конкретных вариантов единого абстрактного инварианта. Правила дедуктивного выведения и превращения вариан-

тов черпаются из ряда разделов дискретной, «качественной» математики — теории групп, теории графов, комбинаторики и др.

Поскольку при таком подходе центр тяжести падает на операции преобразования, применяемые к объектам самой различной природы, характерной чертой структурного метода является перенос внимания с элементов и их «природных» свойств на отношения между элементами и зависящие от них реляционные, т.е. системоприобретенные свойства. В структурализме это формулируется как примат отношений над элементами в системе.

Последовательная реализация структурного метода включает выполнение следующих процедур.

1. Выделение первичного множества объектов, в которых можно предполагать наличие единой структуры.

2. Расчленение объекта как системы на элементарные фрагменты, в которых типичные, повторяющиеся отношения связывают разнородные пары объектов.

3. Выявление в каждом элементе существенных для данного отношения реляционных свойств.

4. Раскрытие отношений преобразования между элементами, их систематизация и построение абстрактной структуры путем непосредственного синтезирования, формально-логического или математического моделирования.

5. Выведение из полученной структуры всех теоретически возможных следствий и проверка их на практике.

Осуществление этих процедур предполагает наложение определенных ограничений на объект (например, это может быть отвлечение от развития, от субстрата элементов и т.д.), за счет чего и удается выявить абстрактную структуру как совокупность скрытых внутренних отношений, на пересечении которых находятся элементы — носители реляционных свойств. Если эти процедуры выполнены в логически завершенном виде, то к полученной структуре могут быть применены логико-математические операции, дающие возможность достаточно строгого дедуктивного построения теории (Структура, 1976).

2.2. Элементы и отношения

Структурный элемент не существует вне системы определяющих его связей (отношений). Более того, именно система связей задает тип структурного элемента. Легче всего этот тезис проиллюстрировать на примере химических элементов.

Во-первых, химический элемент — это не атом, а одно из свойств атома.

Во-вторых, данное свойство не проявляется непосредственно, само по себе, а обнаруживается только при определенного рода взаимодействиях, именуемых химическими реакциями. Химические элементы, иначе говоря, это химические свойства атомов.

В-третьих, химические свойства определяются, в свою очередь, строением электронных оболочек атома, т.е. структурными элементами предшествующего уровня организации.

По этой причине химические элементы нельзя представить «в натуральном виде», как набор коллекционных образцов, а только в виде таблицы символов. Коллекционировать можно лишь химические соединения. При этом химическое соединение атомов даже одного и того же элемента может разительно отличаться по свойствам. Хрестоматийный пример — углерод, приобретающий, в зависимости от пространственной упаковки атомов, форму алмаза или графита.

Этот же пример показывает, что помимо химических, у атомов имеются еще и стереометрические характеристики, обусловленные их размерами и определяющие тип пространственной упаковки. Е.С. Федоров показал, что число типов правильных пространственных упаковок (кристаллических решеток) ограничено числом групп пространственной симметрии и равно 231. Кристаллические решетки атомов также можно упорядочить в систему, но не периодическую, а комбинативную.

Примечательно, что концепция химического элемента зародилась еще в средние века, и большая их часть была обнаружена до формулировки атомной теории. Более того — периодическая система химических элементов Д.И. Менделеева была построена до разработки планетарной модели атома. Это показывает, что выделение структурных элементов и даже их классификация возможны до выявления реальных физических носителей изучаемых свойств.

2.3. Проблема классификации

Биологические систематики всегда стремились к построению естественной системы. Еще Линней полагал, что обнаружил естественную систему растений (Бобров, 1970; Линней, 1804–1805; Станков, 1955, 1958). Но критерии естественности неоднократно менялись в истории и то, что прежде признавалось естественным, ныне воспринимается как искусственное. В настоящее время широко распространено убеждение, что естественными следует считать только филогенетические системы (Культиасов и Павлов, 1972; Майр, 1947).

О критериях естественности, насколько нам известно, впервые задумался Любищев (1923), предлагая искать их в образцах естественных систем более продвинутых наук, таких как физика, химия, математи-

ка, кристаллография. В качестве одного из образцов он проанализировал, в частности, строение периодической системы химических элементов и пришел к выводу, что естественными в будущем будут называть параметрические системы. В таких системах объекты классификации упорядочены не по сходству или истории происхождения, а по набору определяющих параметров.

Любопытно, что сходные идеи высказывал А. Пуанкаре (1983), обсуждая проблему устойчивости классификаций. Самой устойчивой, полагал он, будет такая система, в которой объекты упорядочены как точки в системе координат. Добавление новых объектов в такую классификацию не изменяет положения уже имеющихся.

Если довести до логического конца идею Любищева о параметрической форме естественной системы, сформулированную им на примере периодической системы химических элементов, то становится очевидно: к ожидаемому идеалу в биологии можно приблизиться только в том случае, если объектами классификации будут не организмы, а отдельные их свойства, т. е. структурные (биологические) элементы. Другими словами, параметрическая естественная система возможна не в систематике, а в морфологии растений и объектами классификации будут не таксоны, а морфологические элементы.

Естественная (параметрическая) система морфологических элементов, если таковая будет построена, не заменит и не отменит известные фенетические и филогенетические классификации, а будет находиться с ними примерно в таком же соотношении, в каком находятся периодическая система химических элементов и минералогические коллекции.

2.4. Приемы отыскания природных алгоритмов развития

Новое концептуальное расчленение живых систем на генотип и фенотип означает, что ведущая роль в процессе индивидуального формообразования принадлежит генетической программе развития. Из этого следует, что в описание процесса онтогенеза следует включать описание реализации этой программы. Описание работы программы развития возможно различными способами и на различных уровнях ее реализации. Оно не сводится к регистрации изменений, происходящих во время органогенеза на морфологическом, гистогенеза на тканевом или репрессии и дерепрессии генов на молекулярном уровнях организации, а состоит в определении характера и последовательности операций, обеспечивающих преобразование конструкционных элементов предшествующего уровня организации в конструкционные элементы последующего уровня. В теории управления такие задачи называются задачами на отыскание алгоритма (Криницкий, 1983). В нашем случае речь идет об отыскании естественных алгоритмов развития листьев растений.

На молекулярном уровне организации живых систем начальные, наиболее универсальные алгоритмы развития уже выявлены — расшифрованы механизмы репликации нуклеиновых кислот и синтеза белковых молекул. Следующий этап работы в этом направлении состоит в выделении более специфичных алгоритмов развития на более высоких уровнях организации. Как возможно отыскание подобных алгоритмов на морфологическом уровне организации?

Мы исходим, во-первых, из того, что на каждом структурном уровне реализуется своя система операций преобразования, относительно независимая от элементов и операций предшествующего уровня. Во-вторых, набор этих операций ограничен и составляет нечто вроде группы в математическом смысле этого слова. Это означает, что имеются прямые и обратные операции, а изменение порядка их выполнения не всегда изменяет результат. Например, на биохимическом уровне организации живых систем все превращения молекул сводятся к шести основным типам: 1) окислению и восстановлению, 2) гидратации и дегидратации, 3) отщеплению молекулы водорода с образованием двойной связи и присоединению по двойной связи, 4) повороту функциональной группы относительно центральной оси молекулы вправо или влево, 5) переносу функциональной группы с одного места на другое, 6) разрыву и воссоединению углерод-углеродных связей. Никаких других операций преобразования в организме с молекулами не происходит, но и этого достаточно, чтобы сформировать из молекул макромолекулярные комплексы — элементы следующего уровня организации.

Вероятно, число операций преобразования на морфологическом уровне столь же ограничено, т.е. существует определенная «технология морфологической изменчивости». Речь идет об ограниченности набора операций именно в технологическом смысле. Технология плотника, например, сводится к трем операциям. Это воздействия, изменяющие а) размеры бруска, б) его целостность и в) связность (просверливание или пробивание отверстий), а технология пекаря — к одной (термическое воздействие на тесто).

Выделение операций преобразования представляет большие трудности, поскольку нам не известна природа морфогенетических механизмов, осуществляющих наблюдаемые действия. Поэтому выделение указанных операций равнозначно выдвижению гипотез об устройстве и работе этих механизмов.

Значительно более сложной задачей является определение последовательности операций, ведущей к конкретной, видоспецифичной форме. Чтобы убедиться в том, насколько сложна эта задача, достаточно, как предлагает М. Аптер (1970), попытаться сложить бумажную птичку,

не пользуясь списком инструкций, как сгибать бумагу, а рассматривая другую, уже готовую. Список инструкций, в данном случае — это искомый алгоритм развития, а бумажная птичка — конечная форма.

Задача кажется невыполнимой, если перед нами одна бумажная птичка. Но если их несколько и все они находятся в разных стадиях сборки, то решение очевидно. Этих «птичек» надо расположить в порядке возрастания сложности. Сопоставление двух соседних позволит выделить отдельные операции преобразования, а их последовательность покажет порядок выполнения операций (алгоритм).

Сходная ситуация складывается при анализе строения листьев растений. У многих видов они заметно различаются по степени структурной сложности. Можно сказать, что они находятся «в разных стадиях сборки». Это результат остановки программы развития на одном из промежуточных этапов формирования пространственной структуры. Для животных организмов такие остановки убийственны, а для растений, особенно если это листья — совершенно обычны. Это вызвано тем, что функциональная зрелость листа не зависит от степени его морфологического развития (уровня сложности на морфологическом уровне), а определяется активностью хлоропластов, т.е. задается еще на уровне клеточных органелл. В результате, листья в пределах отдельного побега могут существенно различаться по степени своей «морфологической завершенности», но сохранять способность к полноценному выполнению своей главной фотосинтетической функции. Это превращает листья растений в уникальный морфогенетический объект, позволяющий наблюдать глубинные процессы развития, оставаясь как бы «на поверхности» исследуемой системы.

Итак, для изучения программы развития листа на морфологическом уровне его организации необходимо:

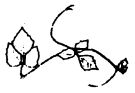
- выделить первичное множество объектов, отличающихся по морфологической завершенности;
- упорядочить полученное разнообразие по степени сложности;
- сопоставляя соседние члены ряда, выделить набор и последовательность операций преобразования.

Легко заметить, что указанный порядок действий совпадает с рассмотренными выше процедурами структурного анализа.

2.5. Системный и типологический подходы в морфологии

Более 20 лет назад С.В. Мейен (1978), обсуждая соотношения и связи различных разделов биологии, предложил провокационную формулу:

МОРФОЛОГИЯ + СИСТЕМАТИКА = ТИПОЛОГИЯ



Дискуссии не последовало, поскольку типологические представления вот уже более ста лет считаются устаревшими, а их основания остаются прочно забытыми. Но типологический метод продолжает применяться на практике, хотя и неосознанно. К этому обстоятельству и пытался привлечь внимание Сергей Викторович, полагая, что осознание типологической основы этих наук будет способствовать более плодотворному их взаимодействию. Нам представляется, что обсуждение намеченной проблемы стоит продолжить. Ограничимся ответом на один вопрос: как соотносятся между собой два подхода — типологический и системный.

История развития типологии до и после Дарвина обстоятельно изложена И.И. Канаевым (1966), поэтому перейдем непосредственно к современной ситуации. Морфологи и систематики (часто противопоставляемые друг другу как типологи и эволюционисты), имеют дело с одним и тем же разнообразием органических форм, но разграничивают его различными способами, поэтому получают, в итоге, различные классы систем. Процесс группировки начинается с организменного уровня, но далее систематик движется «вширь», а морфолог — «вглубь». Систематик отыскивает географические, физиологические, этологические и другие барьеры, препятствующие расселению и/или скрещиванию особей и называет выделяемые группы организмов популяциями, объединяемые далее в таксономические категории все более высокого ранга — виды, роды, семейства и т.д.

Морфолог (типолог) тоже начинает с отыскания естественных границ, но устанавливает их по морфо-функциональным признакам строения особи, расчленяя ее на «составные части». В зоологии эти «части» именуются «системами органов», а ботаники говорят о «частях тела» растения. В сравнительной анатомии животных изучают кровеносную, нервную, пищеварительную, выделительную и т.п. системы, а в общей ботанике к основным частям тела растения относят корень, стебель, лист, цветок. Сходство «систем» и «частей» усиливается тем, что части тела растения функционально подобны некоторым системам органов животного: корни и листья можно отнести к пищеварительной и выделительной системам растения, а цветки — к половой системе. Различия между «частями тела» и «системами органов» сводятся к условиям их «произрастания» и способу наблюдения. Растения растут во внешней среде, поэтому их «части» видны непосредственно, а системы органов «прорастают» внутри организма, поэтому открываются зрению после препарирования. Впрочем, корневую систему тоже приходится предварительно извлекать из почвы. Суммируя, можно сказать, что классификационные построения в систематике и морфологии типологически подобны.

Наблюдаемое сходство обусловлено особенностями нашего восприятия и в частности, «встроенного» в наше сознание механизма распознавания образов. Распознавание любого объекта становится возможным после того, как в сознании сформируется его инвариантный образ. Этот образ представляет собой как бы набор «родовых признаков» исходного объекта, а сам объект превращается в один из «видов» того же «рода». Дальнейшее повышение уровня инвариантности способствует объединению «родов» в «семейства» и т.д. Другими словами, классификационные отношения типа «род — виды» возникают спонтанно и бессознательно при зрительном контакте с объектом любой природы. Далее в систематике они используются для построения иерархических систем, а в морфологии — для выделения общих и отличительных особенностей систем органов.

Примечательно, что в обоих случаях иерархические классификации переосмысляются как филогенетические (эволюционные), хотя, казалось бы, о какой «эволюции» отдельной системы органов или части тела растения может идти речь, если понимать этот термин в дарвинском смысле. Эволюционируют виды, а не особи и тем более — не органы. Правильнее сказать, что системы органов (или части тела растения) трансформируются в процессе эволюции. Но обсуждается именно эволюция, а тот факт, что это слово выступает синонимом термина «трансформация», внимания не привлекает. Синонимизация указанных терминов в систематики и морфологии обусловлена тем, что основания этих наук остаются типологическими, а их «эволюционизация» — поверхностной.

Сейчас это не кажется большим недостатком, как в период победного шествия дарвинской эволюционной теории и ее дериватов (Тимофеев-Ресовский и др., 1969; Глотов, 1975). Можно уже признать, что существующая «эволюционная морфология растений» (Тахтаджян, 1964), «эволюционна» только по замыслу, для воплощения которого требуется большая подготовительная работа. Прежде всего, необходимо воссоздание «сравнительной морфологии растений» по образцу «сравнительной анатомии животных». Для этого следует с той же тщательностью и широтой охвата, как это было проделано по отношению к цветку, продолжить изучение листа, стебля (побега) и корня растения как «систем органов». Не ограничивает же себя сравнительная анатомия животных преимущественным изучением какой-то одной системы.

Далее, следует заметить, что синонимизация понятий эволюция и трансформация — не случайность, а интуитивное понимание того,

что трансформации не только отображают процесс эволюции, но и являются способом его осуществления. Изучение трансформаций органов на морфологическом уровне имеет тот же смысл, что и мутаций на молекулярном — в обоих случаях выявляются специфические для этих уровней наборы операций преобразования и соответствующие механизмы (алгоритмы) формообразования.

Итак, представление об инвариантной структуре, доступной восприятию только как разнообразие вариантов ее воплощения, отображает врожденный механизм распознавания образов, поэтому существует и в морфологии и в систематике растений. Но в морфологии оно присутствует в виде концепции идеального типа, архетипа или плана строения организма или отдельного органа, а в систематике проявляется как иерархическая организация таксонов, доступных визуализации только на уровне конкретных представителей. Любая иерархическая система, следовательно, типологична в своей основе, а проблема состоит не в преодолении типологии, а в осознанном ее применении.

Примером того, насколько «филогенетическая» систематика далека от этого, могут служить постоянные попытки коррекции классификаций путем совмещения в одном классификационном пространстве исторических, генеалогических и экологических отношений. В результате возникают дисконгруэнтные размещения таксонов, что вполне естественно, поскольку различные по своей природе связи не могут совпадать по всем пунктам. Но несовпадение геометрической формы классификационных схем еще не свидетельствует о несовместимости систем. Классификационные системы — это не геометрические фигуры, они совмещаются не наложением, а с помощью правил перехода. Но вопрос о правилах перехода от одной классификационной системы к другой пока даже не обсуждается.

В свете вышеизложенного становится очевидно, что типологический метод является предшественником современного системно-структурного. Инвариантная структура объекта исследования — это новое название того, что раньше именовалось «идеальным планом строения». Действительно новым оказывается представление о возможности расчленения одной и той же системы на элементы по различным концептуальным базисам, что означает возможность выделения множества «идеальных планов» ее строения. Систематики выделяют «план», обеспечивающий надежное распознавание образа, а морфологи — отображающий наиболее существенные биологические свойства.

Далеко не все типологические проблемы получили системно-структурную интерпретацию. В частности, нет четкого разграничения между объектом и его модельным представлением. Впрочем, эти понятия не разграничены и в сознании многих современных исследователей. Наивные представления о глазе как органе зрения, а не части системы, конструирующей визуальные образы по неизвестным нам правилам, остается широко распространенным. Не всегда осознается огромное преимущество самой несовершенной модели явления, построенной «искусственно» (т.е. сознательно и потому, доступной коррекции) перед бессознательно создаваемыми моделями «объективной реальности».

Любопытное замечание в этой связи высказал Любищев (1982), предложивший различать уровни и степени реальности подобно тому, как мы различаем краски по цвету и его интенсивности. В этом случае вместо дихотомического членения на реально существующие и воображаемые объекты, мы получаем все возможные количественные и качественные переходы между ними.

Итак, типологический подход по отношению к системно-структурному выступает как предсистемный или протоструктурный. Неудивительно, что на него, как на невидимый фундамент, продолжают опираться морфология и систематика. С другой стороны, так называемый системно-структурный подход можно назвать современной типологией. В этом контексте формулу Мейена можно трактовать не только как указание на типологическую основу морфологии и систематики, но и как призыв к доведению этой основы до уровня современной естественно-научной методологии.

МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА

3.1. Традиционная методика описания внешнего строения

«Растение, — писал Теофраст, — это нечто многообразное, сложное и трудно поддающееся общим определениям: доказательством этого является то, что у растения нет ни одной части, которую можно считать общей для всех растений <...> ни корень, ни стебель, ни разветвление, ни ветки, ни листья, ни цветы... не являются принадлежностью всех растений» (Теофраст, 1951, с. 14).

Трудности, о которых пишет «отец ботаники», лишь отчасти связаны с отсутствием у растений единых, однотипных, повторяющихся органов. В основном эти трудности обусловлены отсутствием эталона для сравнения. Невозможно рассмотреть предмет, если неизвестно, что именно требуется в нем увидеть. У Теофраста еще не было такого эталона. Его предложил Линней спустя почти два тысячелетия. Можно сказать, что линнеевская методика морфологического описания — это своеобразный фильтр, через который становится виден эталонный образ.

Человек обладает природной способностью к «смотрению», а «видению» должен обучаться. Каких высот можно достичь на этом пути, показывает феномен чтения: мы смотрим на последовательность типографских знаков, а видим совсем другую картину. Ботаническое зрение, приобретаемое в процессе специального обучения, ближе к феномену чтения. Вне предварительно усвоенной концепции строения растений ботаник не видит растительных форм. Какие же формы листьев открыты взору морфолога линнеевской школы?

Символом европейской средневековой культуры может служить химера, украшающая Собор Парижской Богоматери. Появление образа химеры свидетельствует о своеобразной шизофреничности (разорванности) восприятия. Средневековое сознание допускает как бы независимое существование частей тела и свободное их комбинирование. Линнеевская система морфологического описания опирается на это же основание. Рассмотрим ее применение на примере описания формы листа.

Единый образ листа Линней мысленно расчленил на четыре составляющие — форму контура, форму верхушки, форму основания и форму края листовой пластинки. Для каждой из этих «форм» были созданы определительные таблицы, включающие набор эталонных образцов. Образцами для описания формы контура листа служили простейшие геометрические фигуры — круг, овал, треугольник или природные объекты характерной конфигурации — сердце, яйцо, копье. Образцами для описания формы края листа — привычные окружающие предметы, такие

как зубной ряд, пила, плетеная ограда, что получило отражение в соответствующей терминологии: край листа именовался зубчатым, пильчатым или городчатым. Подобным способом создавалась терминология для описания «формы верхушки» и «формы основания» листа.

По числу листовых пластинок на черешке (одна или несколько) листья разделялись на простые и сложные. Простые листья, в свою очередь, подразделялись на простые цельные и простые расчлененные. Если глубина расчленения достигала главной жилки, то лист назывался рассеченным. В зависимости от глубины разрезов, части листовой пластинки именовали лопастями, долями или сегментами.

У сложных листьев дополнительно указывали пространственное расположение листочков. Эталонами для сравнения служили ладонь с растопыренными пальцами и птичье перо. Листья назывались, соответственно, пальчатосложными и перистосложными.

Эти же эталоны использовались для характеристики размещения разрезов на расчлененных и рассеченных листьях. По размещению разрезов листья разделялись на пальчаторассеченные и перисторассеченные.

Линней не изобретал новых терминов, а сознательно использовал для сравнения наиболее известные предметы из ближайшего окружения. Тем самым он словно поддерживал своеобразное равновесие, как бы компенсируя визуальное членение одних форм звуковым повтором других, что превращало окружающую действительность в замкнутый круг сходств. Возможно, это было бессознательное следование эстетическим критериям своего времени, подготовившим появление стиховой рифмы — приема сближения слов, различных по значению, но сходных по звучанию.

При описании строения листа в последнее время все чаще указывают систему его жилкования. Пожалуй, это наиболее значительное дополнение линневской системы описания за последние десятилетия. По общему рисунку расположения главных («магистральных») жилок листья разделяются на пальчатожилковатые и перистожилковатые (или пальчатонервные и перистонервные). Далее системы жилкования различаются по признаку: а) достигают или нет ветвящиеся жилки края листа и б) если достигают, то оканчиваются в зубчиках (или даже выступают за край листа в виде остей или щетинок) или дуговидно загибаются вверх. Первый случай именуется кладодромным жилкованием, а два варианта второго — краспедодромным (краебежным) и брохидодромным (петлевидным) соответственно. Строение системы жилкования представляется довольно сложным, поэтому мало кто из морфологов и систематиков пытается ее описывать (Жизнь растений..., 1980, с. 21). Обычно ограничиваются общей характеристикой расположения магистральных жилок.

Очевидное достоинство линнеевской системы морфологического описания состоит в том, что с ее помощью бесконечное разнообразие листьев можно свести к ограниченному набору признаков. По этой причине она сохраняется в современной описательной ботанике практически без изменений.

3.2. Успехи изучения морфологической изменчивости

3.2.1. Причины изменчивости

Все наиболее крупные достижения в биологии связаны с изучением изменчивости живых систем. Наиболее известные примеры — законы Г. Менделя, объясняющие закономерную изменчивость в серии поколений и теория эволюции Ч. Дарвина, объясняющая «направленную» изменчивость во времени. Листья растений чрезвычайно разнообразны по форме и строению, поэтому их постоянно используют для иллюстрации различных форм и направлений изменчивости. Отражает ли это разнообразие именно те направления изменчивости, для демонстрации которых оно привлекается?

Листья различных видов растений заметно отличаются друг от друга. Видовые различия принято объяснять «эволюционными причинами», например, адаптацией ко вполне определенным, специфическим условиям существования. Но такие объяснения носят слишком общий характер. Что именно произошло в процессе эволюции, скажем, сложноцветных, в результате чего у ромашки сформировались сильно рассеченные листья, а у близкого вида — поповника (принимаемого неспециалистами за ромашку) — цельные? Дарвинская теория эволюции не может ответить на этот вопрос, поскольку предназначена для объяснения происхождения видов, а не конкретной формы отдельных индивидов.

Листья растений одного вида иногда заметно различаются между собой в пределах отдельного побега. Это явление называют гетерофиллией (разнолистностью). Можно задать «онтогенетический» вопрос: какие факторы онтогенеза побега придают соседним листьям такие различия? А можно подойти к этой же проблеме с другой, «экологической» стороны и отыскивать внешние факторы, влияющие на форму листа.

Хрестоматийный пример, привлекаемый для объяснения гетерофиллии — стрелолист (*Sagittaria sagittifolia*). Верхние листья этого растения — цельные, треугольной формы, а нижние, погруженные в воду, рассечены на узкие, лентовидные доли. Этот пример, иллюстрирующий влияние условий среды на строение листьев, казалось бы, дает ответ на «экологический» вопрос, но далеко не исчерпывающий.

Он не объясняет происхождения разнолистности на побегах, целиком находящихся в воздушной среде. А «онтогенетических» вопросов никто и не задает, поскольку «механика» индивидуального развития остается загадкой. Существующие в этой области концептуальные построения (Белоусов, 1971, 1987; Светлов, 1978), даже новейшие из них (Лутова, Проворов, Тиходеев и др., 2000), далеки от уровня, позволяющего объяснить происхождение формы отдельного листа.

Помимо исторических и эколого-физиологических причин имеется еще одна группа факторов, определяющих листовое разнообразие. На них впервые указал Любищев (1968), отмечая необъяснимое сходство листьев растений и морозных узоров на стекле. Сходство объектов возникает независимо от их химического состава, механизмов индивидуального и исторического развития и т.п. Такие сходства, не обусловленные гомологией и филогенезом, получили название негомофилетических (Мейен, 1984). Негомофилетические сходства свидетельствуют о существовании достаточно общих факторов формообразования, действующих на любые объекты независимо от их субстрата и создающих свои собственные направления изменчивости форм. Эти факторы получили название «структурных» или «системных», но их природа остается неизвестной.

Итак, существующий уровень понимания процессов индивидуального и исторического развития растений, а также «системных закономерностей» не позволяет объяснить особенности строения листьев на уровне конкретных, видоспецифичных форм. Проблема факторов формообразования, определяющих закономерности индивидуальной и исторической изменчивости листьев остается открытой.

3.2.2. Н.П. Кренке: феногенетическая изменчивость

В период с 1933 по 1935 гг. известный отечественный ботаник Н.П. Кренке собственноручно набирал книгу «Феногенетическая изменчивость», чем объясняется двойная дата ее публикации (Кренке, 1933–1935). Это самая малопонятная из работ, поскольку явление, в ней обсуждаемое, не имеет удовлетворительного объяснения до настоящего времени. Назовем это явление, вслед за автором, «феногенетической изменчивостью» листьев растений.

Кренке сконцентрировал внимание на одном из наиболее выразительных признаков морфологического строения листа — его расчлененности и пытался понять закономерности изменчивости этого показателя. Расчленение он представлял себе как сложный процесс, контролируемый группой факторов. Эти факторы, по его мнению,

определяли а) глубину надреза, б) его положение на листовой пластинке, в) последовательность появления надрезов и г) их кратность.

Глубина надреза измерялась традиционно, от края листа до главной жилки. Положение надреза определялось по размещению на сторонах листа. Различалось левостороннее, правостороннее и симметричное расположение надрезов. Последовательность появления надрезов характеризовалась по отношению к верхушке листа. Если расчленение начиналось от верхушки, оно называлось акропетальным, а если от основания, то базипетальным. Кратность расчленения определялась по числу повторений сходных последовательностей (циклов) расчленения.

Полным циклом расчленения именовалась такая последовательность событий, в результате которой из одного материнского листа возникало два или более дочерних. Исходные и конечные члены этого ряда, материнские и дочерние листья, именовались цикловыми членами, а промежуточные формы, расчлененные наполовину — полуцикловыми членами. Если дочерние листья и далее продолжали расчленяться по той же схеме, то говорилось о переходе ко второму циклу расчленения и т.д.

Методика описания факторов расчленения листьев, разработанная Кренке, как бы совмещала в себе подходы Линнея и Гете. Линнеевские признаки рассматривались как динамические характеристики формы, как операции ее преобразования. В будущем предполагалось формализовать эти операции и определить их естественную последовательность.

На рис. 3.1 приведен пример одного из рядов феногенетической изменчивости листьев, построенный Кренке. Это ряд листьев малины. На одном хорошо развитом побеге насчитывается от 30 до 40 листьев различной степени сложности. Сложные непарноперистые нижние листья обычно содержат пять—семь листочков, а самые верхние — только три. Между ними располагаются промежуточные формы, различающиеся по глубине расчленения листовой пластинки. Как правило, на верхнем листочке у тройчатых листьев имеется только один надрез с правой или левой стороны. Глубина этого надреза тем больше, чем дальше от верхушки побега располагается соответствующий лист. Когда глубина разреза достигает главной жилки, верхний листочек разделяется на два сегмента, а тройчатый лист превращается в «четверчатый».

На рис. 3.1 представлен более редкий вариант, когда на верхнем листочке тройчатого листа появляются два примерно одинаковых по глубине надреза, расположенных симметрично. Дальнейшее одновременное увеличение их глубины приводит к превращению трехлисточ-

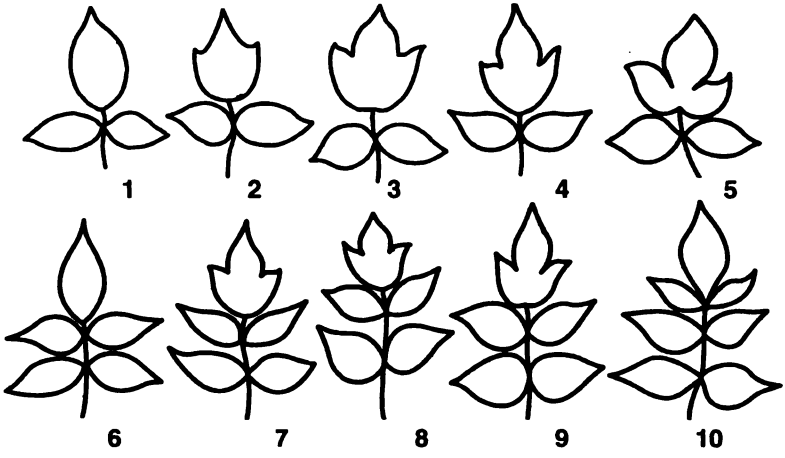


Рис. 3.1. Рацемический ряд листьев малины (Rubus idaeus L.). Цит. по: Кренке, 1933—1935. Пояснения в тексте

ковой формы в пятилисточковую. Так завершается первый цикл расчленения, представленный верхней пятеркой листьев, помеченных цифрами от 1 до 5. Второй цикл начинается с появления таких же надрезов на верхнем листочке пятилисточкового листа и завершается формированием семилисточкового листа (помечены цифрами от 6 до 10). Всего, следовательно, мы видим два полных цикла расчленения. Оба цикла протекают однотипно. На верхнем листочке становятся заметны зубцы несколько более крупные, чем обычные зубчики на краю листовой пластинки, затем эти зубцы увеличиваются в размерах и отделяются, как лопасти, все более глубокими разрезами, наконец, эти лопасти полностью отчленяются в виде самостоятельных листочков. Эту последовательность, при желании, можно проиллюстрировать более дробно или ограничиться изображением цикловых членов.

Не на каждом побеге малины можно найти такой правильный ряд расчленения листьев, хотя их общее число, как отмечалось выше, в три-четыре раза превосходит количество форм, представленных на рис. 3.1. Причина этого не только в том, что расчленение верхнего листочка не всегда симметрично а асимметричных вариантов строения во много раз больше. Глубина расчленения изменяется еще более хаотично. Два последовательно расположенных листа могут не различаться по глубине расчленения или эти различия не плавные, а скачкообразные, и,

кроме того, происходящие в направлении, противоположном ожидаемому. В результате, на одном побеге можно заметить только общую тенденцию усложнения строения листа, а не закономерный феногенетический ряд. Вместо него видны отдельные фрагменты, одни из которых многократно повторяются, другие отсутствуют, третьи переставлены местами и все — в большей или меньшей степени асимметричны по расположению и глубине надрезов. Поэтому вероятность случайного появления в природе правильных левосторонних, правосторонних или симметричных рядов феногенетической изменчивости чрезвычайно мала.

Но главная проблема заключается не в редкости феногенетических рядов, а в смысле наблюдаемой закономерности. Превращение менее сложных листьев в более сложные путем расчленения выглядит убедительно, пока не становится ясно, что никакого расчленения не происходит. Листья закладываются в почках со всеми разрезами фиксированной глубины, а далее только разворачиваются, увеличиваясь в размерах. Оказывается, мы наблюдаем не реальные превращения формы листа в онтогенезе, а некую умозрительную последовательность, составленную из листьев различной степени расчлененности. В чем же смысл изучения умозрительно выделяемых закономерностей?

На этот вопрос можно дать три ответа. Первый состоит в том, что никакого смысла такая работа не имеет. Из бесконечного разнообразия листьев мы может составить бесконечное количество самых разнообразных рядов, иллюстрирующих любую наперед заданную закономерность. Такие ответы отличают ботаников линнеевской школы, не допускающей никакой другой изменчивости природных форм кроме комбинативной, и сторонников теоретико-множественного подхода, воспринимающих лист как априори заданный дискретный элемент.

Противоположного мнения придерживаются морфологи, сторонники системно-структурного подхода. В рядах феногенетической изменчивости они видят прекрасную иллюстрацию известного тезиса Гете: «форма — это превращение», который в несколько видоизмененном виде («форма — это процесс») любил повторять В.Н. Беклемишев (1925, 1964, 1994). Ряды расчленения, выделенные Кренке — это новые классы биологических систем. Элементами этих систем являются отдельные листья, но они воспринимаются уже не как априори заданные, а как апостериори возникающие элементы. Лист, как апостериорный элемент, воплощает в себе одну из последовательных фаз единого формообразовательного процесса. Они представляют собой как бы случайные «срезы» этого процесса, сделанные в разное время и под различными «углами». Поэтому картина морфопроцесса то повторяется, то искажается, но в целом, во всех случаях (на всех побегах малины) просматривается одна

и та же тенденция. Поэтому глубокий смысл изучения феногенетической изменчивости состоит в расшифровке механизмов формообразования. Возможность искусственной группировки в ряды относится к очевидным достоинствам метода, поскольку позволяет сконцентрировать внимание на каком-либо определенном аспекте изменчивости формы листа — глубине разреза, размере вычленяемого листочка, кривизне его контура и т.п. Так можно сформулировать второй ответ.

Сам Кренке отчетливо ощущал принципиальную новизну открытого им явления, но затруднялся определить его природу. Ряды симметрично расчлененных листьев он называл «рацемическими», подчеркивая, тем самым, что изменчивость органических форм подобна изменчивости химических соединений. (Смесь, содержащую в равных пропорциях правовращающие и левовращающие молекулы, химики называют рацематом.) Этот же термин служил намеком на то, что признаки правизны и левизны определяются, возможно, какими-то элементарными факторами.

Основные его усилия были направлены на выделение все новых и новых феногенетических рядов у самых различных видов растений. В итоге, он обнаружил еще один феномен: ряд расчленения, начинающийся на листьях одного вида, часто как бы продолжается на листьях другого. Это явление получило название «правила родственных отклонений».

Например, типичные листья клеверов (*Trifolium*) — тройчатые, а листья близких к ним люпинастров (*Lupinaster*) рассечены на пять—семь листочков. Существующий разрыв в числе листочков сложного листа легко заполнить, исследуя популяционное разнообразие любого вида клевера. Среди типичных тройчатых форм всегда обнаруживаются листья, рассеченные на четыре, пять и даже шесть листочков. Они являются как бы переходными формами от клевера к люпинастру. Но и люпинастры не последние в этой серии. Ее продолжением могут служить листья люпина (*Lupinus polyphyllus*), рассеченные на 8—14 листочков, а самые сложные из них содержат до 17—18 листочков. «Пробел» между люпиномы и люпинастрами легко перекрывается с обеих сторон. У проростков люпина листья рассечены только на 5—6 листочков, а у отдельных клонов люпинастра мы наблюдали листья, рассеченные на 9—11 листочков. Таким образом, представители одного семейства бобовых образуют, на уровне различных видов, единый ряд расчленения листа.

В этот период была уже известна работа Н.И. Вавилова «Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости» (1920). С помощью этого закона можно объяснить повторяемость одних и тех же

вариантов расчленения листьев в различных систематических группах, но не «правило родственных отклонений». Наличие этого «правила» означает, что, помимо дивергирующих, имеются еще и транзитивные признаки: в процессе эволюции виды дивергентно расходятся по одним признакам и остаются на одной линии — по другим.

В дальнейшем обнаружилось, что продолжением закономерного феногенетического ряда могут служить листья не только близких, но и удаленных в систематическом отношении видов растений, что еще более затрудняло эволюционно-генетическую интерпретацию. Открывающаяся картина становилась все менее понятной. С одной стороны, поставленная Гете задача была, казалось бы, решена — все разнообразие форм листьев можно было формально вывести, варьируя значения таких параметров как глубина надрезов, их положение и последовательность появления на листовой пластинке. С другой стороны, выяснялось, что в систематическом разнообразии растений проступает какая-то другая система. Соотношение систематического и феногенетического разнообразия листьев напоминает соотношение лицевой и обратной стороны ковра. С «лицевой» стороны этого «ковра» видны причудливые узоры (таксономическое разнообразие), а с «оборотной» — закономерные ряды феногенетической изменчивости, пронизывающие таксоны разного ранга и на различных уровнях.

Научные интересы Кренке не распространялись на область систематики, а ограничивались практической сферой морфологии, физиологии, генетики и селекции растений. Поэтому в конечном итоге он предложил «онтогенетическое» объяснение феногенетической изменчивости, известное как «теория циклического старения и омоложения растений» (Кренке, 1940). В основу этой теории положено следующее наблюдение. Расчлененность листьев в пределах отдельного побега обычно наибольшая в его средней части и наименьшая у основания и вершины. Если степень расчлененности листа рассматривать как показатель возраста побега, то из этого следует: по мере роста побега происходит его «старение», которое сменяется последующим «омоложением». Руководствуясь этой логикой, Кренке выдвинул свою «теорию», которую часто рассматривают как основной результат его научной деятельности. Эту «теорию» можно назвать третьим, «практическим» ответом на вопрос о смысле изучения феногенетической изменчивости.

Но совсем не эта «теория» является главным итогом изучения феногенетических закономерностей расчленения листьев растений. Этот итог — номотетическая система С.В. Мейена.

3.2.3. С.В. Мейен: номотетическая система

Проблема феногенетической изменчивости заинтересовала палеоботаника С.В. Мейена в связи с тем, что описанные Кренке варианты расчленения листьев встречались и среди ископаемых растений, причем не только цветковых, но и папоротникообразных, глоссоптеридиевых и других. Повторяемость одних и тех же модусов расчленения листоорганов в геологическом времени, на протяжении которого неоднократно сменялись целые флоры показывает, что феногенетическая изменчивость является более универсальным явлением, чем это представлялось ранее. Новый взгляд на происхождение закономерных рядов расчленения листьев он представил в работе «Plant morphology in its nomothetical aspects» (Meyen, 1973). Название работы можно перевести как «Номотетические аспекты морфологии растений». Эта, по существу, небольшая монография (55 страниц журнального формата) проиллюстрирована всего одним рисунком. Воспроизведем его с двумя подписями, первая из которых — авторская, а вторая принадлежит составителям учебного пособия «Эволюционное учение», предназначенного для студентов университетов (Яблоков, Юсуфов, 1976).

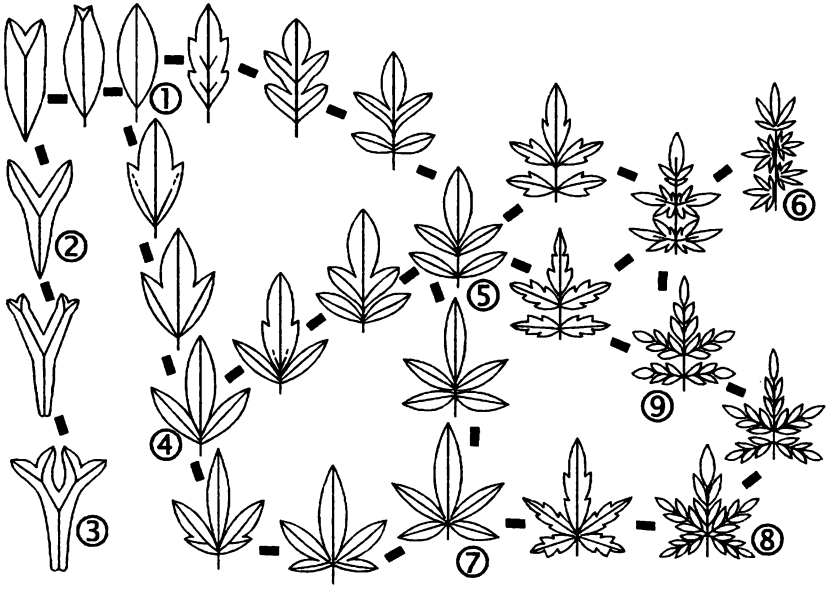


Рис. 3.2. Схема С.В. Мейена. Пояснения в тексте

1. Авторская подпись: «Fig. 1. Scheme of segmentation of leaves (and other flattened parts of plant body). The scheme does not show segmentation exceeding second order, dissymmetry of parts, and combination of furcation with other modi of segmentation. For further explanation see Chapter II». Цит. по: Meyen, 1973. <Схема расчленения листьев (и других уплощенных частей тела растения). На схеме не указаны членения следующего порядка, диссимметрия частей и сочетания фуркации (вильчатого модуса расчленения) с другими модусами. Дополнительные объяснения в главе 2>.

2. Подпись составителей: «Рис. 89. Схема взаимоотношений всех возможных вариантов формы листовой пластинки растений. Пример ограничений в эволюции, накладываемых структурно-механическими «запретами» (ориг. рис. С.В. Мейена) I—IX — последовательный порядок вариантов формы» (Цит. по: Яблоков, Юсуфов, 1976. С. 295).

В авторской подписи к этому рисунку предлагается за дополнительными разъяснениями обратиться к тексту работы. Без дополнительных объяснений действительно непонятно, о чем идет речь. Не пересказывая содержания, перечислим основные идеи.

Первую идею, проиллюстрированную графически, можно сформулировать так: если взять три основных модуса расчленения — вильчатый, пальчатый и перистый — и представить себе их свободное комбинирование, то независимо от природы расчленяемых объектов будет возникать один и тот же набор форм. Другими словами, сходные формы листьев в различных систематических группах растений возникают в результате дискретного проявления и свободного комбинирования одних и тех же факторов формообразования. Природа этих факторов остается неизвестной, поэтому они именуются, по традиции, модусами расчленения.

На рисунке представлены схемы трех модусов расчленения, но далеко не все их сочетания, поскольку варьирование градаций даже одного из них задает практически бесконечное разнообразие форм. Варьирование значений одного параметра, например, глубины разреза, создает один ряд форм, в сочетании с другим параметром каждая из форм исходного ряда разворачивается в свой собственный ряд, и возникает столбец из рядов на плоскости, а комбинация трех параметров задает трехмерное пространство потенциально возможных форм. Поэтому не рассматриваются комбинации вильчатого модуса расчленения с пальчатым и перистым, а также членения следующего порядка, диссимметрия и т.п., что еще более увеличило бы размерность системы.

Но и этой предельно упрощенной схемы достаточно для графической иллюстрации второй важной идеи — комбинативной замкнутости вариантов строения листа, что создает из них единую сеть. Цифрами на этой схеме обозначены наиболее распространенные варианты расчленения листьев (а не «последовательный порядок вариантов формы», как утверждают составители). Автор специально подчеркивает отсутствие определенного порядка перехода от одной формы к другой, соединяя их не стрелочками, указывающими направление, а знаками, лишенными этого значения — черточками. В тексте работы прямо говорится, что «переходы» от одного морфотипа к другому в различных систематических группах растений происходят в различных направлениях. Из этого вытекает важный вывод — бессмысленность поиска единственного филогенетического предка в системах такого рода.

Речь идет о бесперспективности поисков исходного варианта строения не только для листовых пластинок, сетевидно переплетенное разнообразие которых позволяет выдвинуть на роль предковой формы любую из них, но и во всех тех случаях, когда разнообразие форм и направлений изменчивости создается свободной комбинаторикой факторов формообразования. А это свойственно подавляющему большинству структур (признаков), по которым судят о степени эволюционной «продвинутости» объекта.

Целый раздел работы посвящен обсуждению «правила родственных отклонений», которое Мейен предлагает назвать «правилом Кренке». Именно это «правило» позволяет понять и свободную комбинаторику формообразующих факторов, и варьирующую степень их реализации, создающую «переходные формы». Действие этих факторов не зависит от «субстрата формы», и они не являются факторами эволюции, поэтому результат нельзя назвать ни номогенетическим, ни селектогенетическим. Наблюдаемые закономерности, по мысли Мейена, являются номотетическими, поэтому данное слово вынесено в заглавие работы.

В этой же работе содержится еще одна идея, дальнейшее развитие которой привело к концепции мерона. Термин «мерон» еще не употребляется, а вместо него почти на каждой странице встречается выражение «полиморфное множество признаков». Речь идет о том, что если в качестве признака рассматривается строение какого-либо органа или его части, то мы всегда сталкиваемся с разнообразием форм, напоминающим разнообразие листьев растений в пределах таксона. В одних случаях это одна форма и редкие варианты ее строения, в других — довольно протяженный отрезок феногенетического ряда, а в третьих — система, изоморфная той, которая представлена на авторском рисунке.

Мерон можно изобразить как структуру, состоящую из «ядра» и «периферии», причем в «ядро» входят типичные формы, а на «периферии» остаются редкие, отклоняющиеся варианты строения. Если построить частотное распределение элементов этой структуры, то получится «холм», на вершине которого окажутся типичные, а на склонах — более редкие формы. В таком ракурсе очевидно, что мейенская концепция мерона изоморфна концепции эпигенетического ландшафта Уоддингтона (1970).

К сожалению, Сергей Викторович не успел оставить законченного изложения своей концепции мерона и мерономической изменчивости, дополняющей традиционные представления о таксоне и его эволюционных преобразованиях. Много позднее его идеи в этой области частично систематизировал Ю.В. Чайковский (1990). К сожалению, тираж книги «Элементы эволюционной диатропики» превратил ее в библиографическую редкость в момент издания.

Итак, авторский рисунок Мейена, как мы видим, является концентрированным графическим выражением некоторых важных идей, остающихся малодоступными и до настоящего времени.

Подпись к этому же рисунку, сделанная составителями пособия, не является переводом авторской, а его содержание трактуется намного уже. В основу интерпретации положена популярная в тот период идея, допускающая существование «запретов» в эволюции. «Такие системы запретов, — пишут они, конкретизируя это понятие, — бывают связаны с некоторыми физико-химическими или структурно-механическими свойствами живых организмов» (Яблоков, Юсуфов, 1976, с. 294) и далее приводят пример реализации «системы структурно-механических запретов» на природном разнообразии форм листьев: «Необходимость снабжения листа зеленого растения питательными веществами, оттока синтезированных продуктов в другие части растения, а также необходимость механической поддержки листовой пластинки определяет систему структурно-механических запретов в эволюции формы листовой пластинки, включающую все возможные варианты формы листа как органа фотосинтеза (рис. 89)» (Яблоков, Юсуфов, 1976, с. 294—295).

Однако фотосинтетическая функция не накладывает никаких специальных ограничений на форму листовой пластинки. Эту функцию выполняют хлоропласты, внутриклеточную активность которых ограничивают два фактора — низкая концентрация CO_2 и низкая интенсивность освещения. С увеличением внутриклеточных и межклеточных расстояний от поверхности листовой пластинки до поверхности хлоропласта концентрация диоксида углерода еще более

снижается, поскольку возрастает сопротивление диффузии, и столь же заметно (пропорционально квадрату расстояния) снижается интенсивность освещения. Поэтому оптимизация фотосинтетической функции на уровне клеточных органелл достигается одним способом — размещением их тонким слоем в одной плоскости. Следовательно, к форме листа со стороны фотосинтетической функции выдвигается только одно требование: листовая пластинка должна быть по возможности плоской.

Если это требование не выполняется, то ничего катастрофического не происходит. Фотосинтетическая функция способна к саморегуляции сразу на нескольких уровнях своей организации. Хлоропласты — относительно самостоятельные клеточные органеллы. Они ведут себя в клетке примерно так, как сине-зеленые водоросли в водоеме — стремятся расположиться ближе к поверхности. У вальковатых (бочонковидных и шаровидных) листьев толстянковых хлорофиллоносная паренхима располагается тонким слоем на их внешней поверхности, а внутренние клетки преобразуются в запасающую ткань. Подобное явление наблюдается и у кактусов, листья которых превратились в колючки, а функцию фототрофной ассимиляции выполняет внешняя поверхность тела. Она преобразована в хлорофиллоносную паренхиму на глубину, примерно равную толщине типичного мезофитного листа. На большей глубине (или в листьях большей толщины) хлоропласты просто не могут сформироваться — некоторые стадии их морфогенеза являются фотозависимыми.

Более тонкая адаптация фотосинтетической функции к различию концентраций CO_2 и разнообразию условий освещения и других факторов внешней среды осуществляется на биохимическом, цитологическом и органном уровнях. При низких концентрациях диоксида углерода и воды в клетке меняется соотношение карбоксилирующих ферментов. Вместо обычной рибулозобисфосфат-карбоксилазы все большую роль начинает играть фосфоенолпируват-карбоксилаза, первичными продуктами которой являются уже не сахара, а четырехуглеродные бикарбоновые кислоты. Меняется, как говорят в таких случаях, тип (или путь) фотосинтеза. Традиционный С-3 путь дополняется С-4 путем.

В ответ на изменение условий освещения растение реагирует изменением площади ассимилирующей поверхности, которая может создаваться либо большим количеством мелких листьев, либо малым количеством крупных. Кратковременные вариации освещенности могут вызывать изменения пространственной ориентации листовой пластинки,

а в онтогенетическом аспекте на этот фактор она реагирует дифференцировкой хлорофиллоносной паренхимы на столбчатую и губчатую (Мокроносов, 1978).

Все вышеописанные адаптации отображаются в морфологическом строении листа настолько косвенно и опосредовано, что объяснить с их помощью появление закономерных рядов феногенетической изменчивости в различных систематических группах растений не представляется возможным.

Не накладывает на форму листа никаких ограничений и его проводящая система, называемая системой жилкования. Она выполняет транспортную функцию, сопряженную с фотосинтетической. Хлоропласт как относительно самостоятельный организм производит столько продуктов, сколько может потребить, а избыток ассимилятов вызывает ингибирование его активности. Поэтому для осуществления фотосинтетической функции в интересах всего растения необходимо организовать отток продуктов фотосинтеза. Для этого и создается транспортная система листа.

В общем случае, оптимизация транспортной системы достигается с помощью пространственного размещения магистралей и организации движения по ним. Движение по проводящим пучкам листа организовано в обоих направлениях. По элементам ксилемы осуществляется поступление воды и неорганических соединений, а по элементам флоэмы идет отток продуктов фотосинтеза. А вот размещение магистралей на нем не отвечает принципу оптимальности. Согласно этому принципу, магистрали должны дихотомически ветвиться с первого же шага, а дихотомическое ветвление крупных жилок у листьев цветковых — редкое исключение. Как правило, подобным образом ветвятся только самые мелкие жилки листовой пластинки.

Если бы эволюция проводящей системы листа отвечала принципу оптимальности, а картина расчленения листовой пластинки совпадала с картиной ветвления главных жилок, то у наиболее продвинутых систематических групп растений встречались бы сходные по строению листья. Они напоминали бы дихотомически ветвящиеся пространственные конструкции, которые, как показывает палеоботаническая летопись, являются исходными, а не конечными формами в происхождении современного морфологического разнообразия листьев.

Итак, как ни соблазнительна идея существования структурно-механических запретов, определяющих форму листа, нынешнего уровня понимания фотосинтетической и транспортной функций недостаточно для объяснения особенностей его расчленения.

ОЦЕНКА СООТВЕТСТВИЯ СПОСОБА ОПИСАНИЯ ПРИРОДЕ ОБЪЕКТА

4.1. Подвижность границ. Простые и сложные листья

Линнеевская система описания настолько привычна, что забывается условность и приблизительность морфологической картины, рисуемой с ее помощью. Например, само разделение листьев на цельные и расчлененные, с одной стороны, и простые и сложные — с другой, довольно условно, поскольку границы между этими группами весьма подвижны. Все переходы от цельных к расчлененным и далее к сложным листьям нередко можно наблюдать на отдельном побеге, но иногда для этого требуется выборка в объеме листового разнообразия вида или даже целого семейства.

4.1.1. Лютик золотистый. Переход от простых цельных к рассеченным листьям в пределах побега

У лютика золотистого (*Ranunculus auricomus* L.) переходы от цельных к расчлененным листьям наблюдаются в пределах одного побега. На рис. 4.1 представлены два образца, на которых хорошо заметно, что самые первые листья у этих растений — простые, цельные, с зубчатым краем, последующие рассечены на лопасти и доли, а самые верхние — на сегменты (разрезы доходят до основания листовой пластинки). Рисунки сделаны по фотографиям, взятым из работы Эрика Юлина, посвященной изучению внутривидового разнообразия лютика золотистого в Швеции (Julin, 1965). Систематики разделяют данный вид на множество мелких подвидов. Первый экземпляр, в частности, относится к подвиду *R. auricomus ssp. papilionaceus*. Судя по названию, линнеевские принципы описания и наименования продолжают действовать: автора явно впечатлило сходство формы рассеченного листа с расправившей крылья бабочкой.

4.1.2. Гипотетический переход. Листья сирени

Даже в тех случаях, когда листья одного вида описываются как простые цельные, среди них всегда обнаруживаются, хотя бы изредка, более или менее расчлененные формы. Наглядный пример из этой серии — листья сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris*).

Это растение больше известно своими мелкими четырехлепестковыми цветками, среди которых, если повезет, можно найти «счастливый» — пятилепестковый. Листья этого вида обычно не рас-

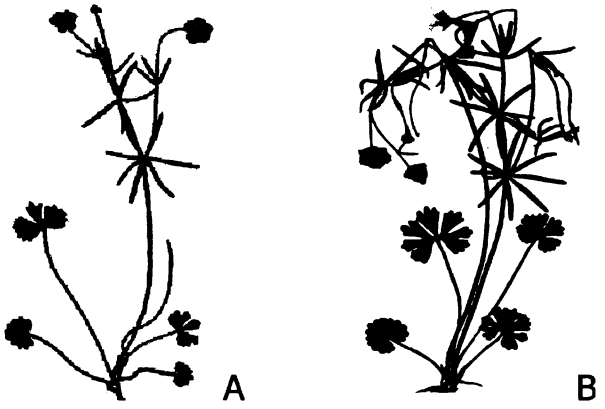


Рис. 4.1. Лютик золотистый (Ranunculus auricomus). Примеры перехода от простых цельных к рассеченным листьям в пределах побега. A — R. auricomus ssp. papilionaceus, B — R. auricomus ssp. metabolus. Рис. по фото Э. Юлина (Julin, 1965)

сматривают столь же пристально. Но если обратить на них такое же внимание, то среди листьев с гладким краем почти всегда можно обнаружить несколько зубчатых и даже лопастных форм. Некоторые образцы представлены на рис. 4.2.

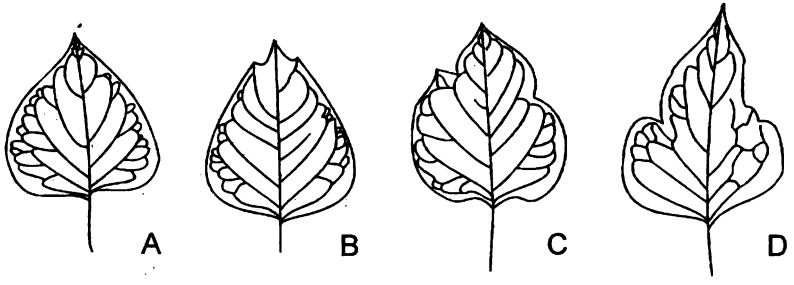


Рис. 4.2. Варианты строения листьев сирени (Syringa vulgaris). Прорисованы жилки, видимые невооруженным глазом. A — типичная сердцевидная форма с гладким краем, B — зубчатая форма, C — «лопастно-зубчатая» форма, D — лопастная форма. Пояснение в тексте

Наши многолетние наблюдения над кустами сирени в городской черте Екатеринбурга и его окрестностях показали, что частоты встречаемости зубчатых и лопастных форм листьев существенно варьируют год от года. В отдельные периоды эти формы встречаются единично, а в другие их количество многократно возрастает и может достигать нескольких процентов от общего количества листьев в пределах кроны отдельного растения. Особенно высока частота встречаемости отклоняющихся форм листьев в нижней, ювенильной части кроны.

Среди атипичных листьев сирени значительную часть составляют зубчатые формы. Они отличаются от обычных листьев не размерами, а наличием игловидных зубчиков на периметре. Как правило, число таких зубчиков невелико, не более трех-четырех штук на одной листовой пластинке. В специальной выборке зубчатых листьев объемом 500 экземпляров был обнаружен только один пятизубчатый лист, а более половины составляли «однозубчатые» формы (помимо центрального зубчика, на левой или правой стороне листовой пластинки находился один игловидный зубчик).

Анализ этой же выборки показал, что игловидные зубчики чаще встречаются в верхней части листовой пластинки и значительно реже — в нижней. В зависимости от положения закономерно меняется форма зубчика. Игловидная на верхушке листовой пластинки, она превращается в треугольную в ее средней части и прямоугольную при основании. Можно сказать, что при основании видны не зубчики, а разрезы на периметре листовой пластинки.

Наблюдаемое изменение формы зубчика обусловлено механизмом его возникновения. У листа сирени хорошо видны на просвет боковые жилки 1-го порядка, а в нижней части листа — боковые жилки 2-го порядка, отходящие от самых нижних жилок 1-го порядка. Как правило, концы этих жилок, не доходя до края листа, загибаются вверх, образуя петлю. В некоторых листьях одна из этих петель «разгибается» и ее кончик выходит за край листа в виде зубчика. Если «разгибаются» длинные боковые жилки 1-го порядка, то появляются игловидные и треугольные зубчики, а если более короткие жилки 2-го порядка, не доходящие до края листа даже в разогнутом состоянии, то при основании листовой пластинки между ними появляются только разрезы.

О причинах «разгибания» жилок можно только гадать, поскольку механические свойства развивающихся тканей остаются неизученными (Раздорский, 1955; Adler, 1977), но сама форма петли наводит на мысль, что для ее возникновения требуется какое-то «замыкающее усилие». Если этого «усилия» оказывается недостаточно, то петли не образуется, и мы видим прямую жилку, зубчиком выступающую за край листа.

Реже встречаются как называемые лопастные формы. Эти формы заметно крупнее типичных листьев сирени. Создается впечатление, что лопасти порождает какой-то другой морфогенетический механизм. На это указывает тот факт, что в разрезах даже между самыми глубокими лопастями петли не размыкаются, а как бы раздвигаются, причем сам разрез больше похож на вдавливание. С внешней стороны возникновение разреза между лопастями выглядит так, словно растущий мезофилл наталкивается на какое-то препятствие и «обтекает» его. Возможно, появление зубчиков связано с какими-то нарушениями в ходе развития системы жилкования, а лопастей — с нарушениями развития мезофилла.

На отдельной листовой пластинке могут встречаться и лопасти и зубчики. Если их разрезы совпадают, то появляются фигурные вырезы. На рис. 4.2, *С* показан образец «лопастно-зубчатой» формы листа сирени, на правой стороне которой виден намечающийся разрез (вдавливание) между лопастями, не размыкающий петель, а на левой — фигурный вырез.

Итак, природное разнообразие листьев сирени обыкновенной разделяется на две группы. Первую, наиболее многочисленную, составляют типичные цельные листья с гладким краем, а вторую, более редкую — зубчатые, «лопастно-зубчатые» и лопастные формы. Низкая частота встречаемости представителей второй группы не означает, однако, что им не следует придавать никакого систематического значения. Напротив, существование этих форм служит прямым свидетельством «семейного сходства» маслинных, к которым относится сирень.

Помимо сирени, к известным представителям этого семейства относятся жасмин (*Jasminum*), культивируемый как декоративное комнатное растение, и ясень (*Fraxinus*), используемый для озеленения городских садов и парков. Сложные листья жасмина состоят из трехпяти простых цельных листочков с гладким краем, напоминающих по размерам и форме мелкие листья сирени. Сложные листья ясеня содержат от пяти до десяти простых листочков, еще более мелких и узких, отличающихся зубчатым или пильчато-зубчатым краем.

Зубчатые листья сирени в этом контексте можно рассматривать как переходные формы к сложным листьям, типичным для других видов этого же семейства. Речь идет о конструкционном, а не филогенетическом переходе. О способе формирования простых листьев сирени ничего не известно, поэтому появление среди них зубчатых форм может быть и атавизмом, и указанием будущего направления эволюции. Но учитывая известную инерционность онтогенеза в эволюции (Alberch, 1982; Meynard Smith et al., 1985), можно высказать предположение, что его новое направление не будет заметно отклоняться от прежнего, поэтому новые формы окажутся сходны с предшествующими.

Если допустить, что цельный лист с гладким краем — исходная форма листа сирени, то появление на нем зубчиков можно рассматривать как начало превращения в зубчатую форму. Будущую форму легко представить, размыкая петли и распрямляя соответствующие жилки в листовой пластинке. Можно пойти дальше и сконструировать лопастно-зубчатую форму, размыкая петли и раздвигая разрезы между ними. Гипотетическое превращение цельного листа в лопастно-зубчатый поэтапно показано на рис. 4.3.

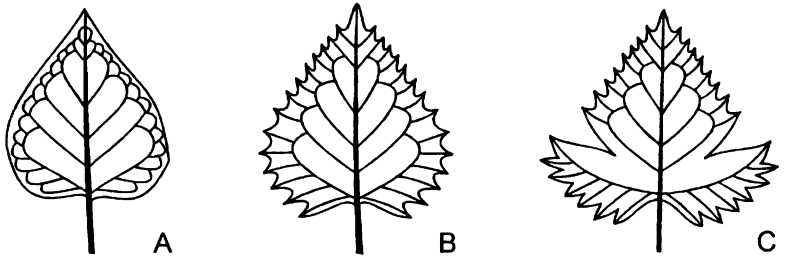


Рис. 4.3. Гипотетическое превращение цельного листа в рассеченный. А — исходная форма, В — зубчатая форма, С — лопастно-зубчатая форма. Пояснение в тексте

В качестве образца исходной формы выбран лист сирени. Реальная структура этого листа сильно идеализирована, во-первых, выделением боковых жилок только двух порядков — 1-го и 2-го, во-вторых, симметричным их размещением в плоскости листа и, в-третьих, формированием правильных петель. На рис. 4.3, *А* прорисовано шесть пар первичных петель (образованных боковыми жилками 1-го порядка) и 12 пар вторичных (образованных боковыми жилками второго порядка).

Зубчатая форма, в данном случае, возникает благодаря размыканию всех вторичных петель и двух верхних, самых мелких, первичных. В результате внутри листовой пластинки остаются четыре пары первичных петель на ее периметре появляются зубчики. Эти зубчики отличаются по своему происхождению (генезису): верхние две пары образованы разомкнутыми жилками 1-го порядка, а остальные — жилками 2-го порядка, поэтому их можно назвать гетерогенными.

Лопастная форма возникает благодаря размыканию самой нижней пары из оставшихся петель и появлению глубоких разрезов между ними. В результате зубчатый лист превращается в (трех)лопастно-зубчатый. Легко представить дальнейшее появление пяти-, семи- и девятилопастных форм благодаря последовательному размыканию остальных

трех петель. Если глубина разрезов достигнет главной жилки, а последняя перейдет к растяжению, то лопасти превратятся в отдельные листочки, и простой лопастной лист станет сложным.

Основная задача гипотетической реконструкции состоит не в том, чтобы составить «фоторобот» возможного филогенетического предка или потомка листа сирени. Мы стремились лишь подчеркнуть, что даже у таких типично простых и цельных форм, каковыми являются листья сирени, можно обнаружить «расшатанность» морфотипа в направлении, ведущем к сложным листьям.

4.2. Условность определений. Пальчатый лист

Условность определения «рассеченная» или «расчлененная» по отношению к листовой пластинке общеизвестна, но столь же условны и такие характеристики ее формы как «пальчатая» или «перистая», применяемые для описания пространственного размещения ее частей. Поэтому, прежде чем обсуждать возможности превращения пальчатых форм в перистые или наоборот, рассмотрим реальный порядок расположения элементов в пальчатых листьях.

4.2.1. Лист винограда

Стандартными примерами пальчатых форм издавна служат листья винограда и хмеля (рис. 4.4). У каждого из них по пять хорошо выраженных лопастей. Как размещаются эти лопасти? На первый взгляд может показаться, что лопасти расходятся радиально. У листа винограда, в частности, из точки прикрепления черешка к листовой пластинке радиально расходятся пять магистральных жилок, каждая из которых пересекает лопасть и оканчивается в ее верхушке (рис. 4.4, *А*).

Но если взглянуть на эту ситуацию не со стороны лопастей, а со стороны жилок, то становится очевидно: «магистральные» жилки неравноценны. Только центральную можно рассматривать как «главную магистраль», а остальные являются ее ответвлениями.

Прежде чем двигаться дальше, введем для наглядности позиционную систему нумерации жилок, позволяющую присвоить каждой из них не только номер, но и адрес. Будем исходить из того, что у листа имеется только одна главная жилка, а остальные являются боковыми. Поскольку листья различаются числом и расположением боковых жилок, то порядок главной будем считать нулевым, а непосредственно отходящие от нее боковые жилки назовем жилками 1-го порядка. Соответственно, жилки, непосредственно отходящие от жилок 1-го порядка, будут называться жилками 2-го порядка и т.д.

В позиционной записи жилки 1-го порядка нумеруются цифровым рядом 0.1, 0.2, 0.3 ..., где первая цифра показывает порядок главной жилки, а вторая — порядковый номер отходящей от нее жилки 1-го порядка. Первая позиционная формула (0.1) читается так: первая жилка 1-го порядка, отходящая от главной жилки (жилки нулевого порядка), вторая позиционная формула (0.2): вторая жилка 1-го порядка, отходящая от жилки нулевого порядка и т.п. Поскольку все жилки 1-го порядка отходят от главной жилки, то первую (нулевую) позицию можно опустить, оставляя только точку, разделяющую позиции. В этом случае, нумерация жилок 1-го порядка принимает вид: .1, .2, .3, ... и соответственно сокращаются позиционные формулы для жилок второго порядка: .1.1, .1.2, .1.3 ..., для жилок третьего: .1.1.1, .1.1.2, .1.1.3 ... и т.д. Итак, число значений в позиционной формуле указывает порядок жилки, последняя позиция — ее порядковый номер, а последовательность позиций — адрес.

Пронумеруем по этой системе все боковые оси листа винограда. Учитывая высокую степень симметрии листа, ограничимся нумерацией краевых элементов только на правой его стороне.

От главной жилки отходят шесть пар боковых жилок 1-го порядка. На рис. 4.4, *А* они пронумерованы снизу вверх, с правой стороны. Самая нижняя пара боковых жилок из этого ряда является «магистральной» для верхней пары боковых лопастей.

Можно сказать, что из шести пар боковых жилок 1-го порядка верхние пять пар остаются в границах верхней лопасти и оканчиваются зубчиками на ее периметре, а нижняя пара как бы выходит за ее пределы и образует самостоятельную, верхнюю пару боковых лопастей. Поэтому назовем самые нижние боковые жилки 1-го порядка лопастеобразующими.

В пределах верхней лопасти можно наблюдать очень плавный переход от, условно говоря, «зубчикообразующих» жилок к лопастеобразующим. Длина боковых жилок 1-го порядка и величина зубчиков на их кончиках монотонно возрастают (считая от верхушки листа), пока между предпоследней и последней парой на листовой пластинке не появляется надрез. Он и создает верхнюю пару боковых лопастей, позволяя назвать проходящие по ним жилки «магистральными».

По этой же схеме формируются остальные лопасти. От нижней боковой жилки 1-го порядка отходят (с нижней стороны) пять боковых жилок 2-го порядка, из которых самая нижняя (позиционный номер .1.1) является лопастеобразующей. Она является «магистральной» для нижней пары боковых лопастей. Но это еще не последняя «магистраль». Последней является самая нижняя жилка 3-го порядка (позиционный но-

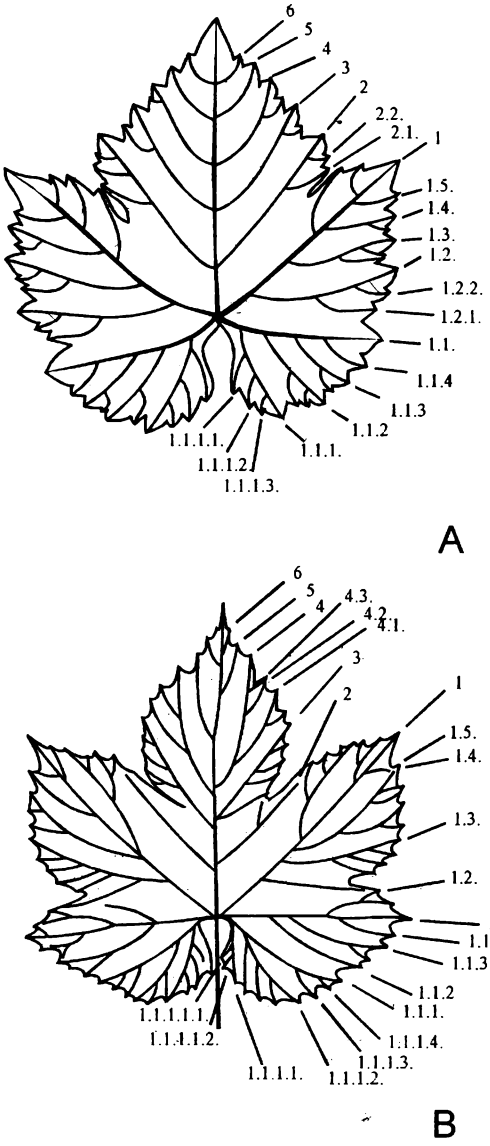


Рис. 4.4. Пальчато-лопастные формы листьев. А — виноград (Vitis vinifera), В — хмель (Humulus lupulus)

мер .1.1.1) из числа отходящих от нижней жилки 2-го порядка. От нее отчленяются уже действительно три самые последние жилки 4-го порядка, каждая из которых оканчивается зубчиком.

Эта же тенденция прослеживается и внутри каждой лопасти. Боковые жилки 2-го порядка закладываются с нижней стороны не только у самой нижней, но и у расположенных выше боковых жилок 1-го порядка, хотя и не в таком количестве.

Итак, от главной «магистрали» отходят боковые ответвления 1-го, 2-го, 3-го и 4-го порядков, из которых только последнее не является лопастеобразующим. Следовательно, у данного листа винограда имеются потенциальные возможности для формирования не двух, а трех пар боковых лопастей. Но последняя (самая нижняя) пара не достигает необходимого уровня структурной сложности и потому не вычленяется как самостоятельная лопасть.

В пределах каждой лопасти жилки одного порядка располагаются почти параллельно, создавая отдельный сектор. Четыре порядка боковых жилок разбивают листовую пластинку на четыре пары секторов. (Учитывая симметрию строения листовой пластинки, в дальнейшем будем говорить только о правой ее половине.) У каждого сектора можно выделить одну образующую его жилку и несколько отходящих от нее заполняющих. Образующей первого сектора является главная жилка листа (центральная ось), от которой отходит шесть осей 1-го порядка. Нижняя из этих осей является образующей для второго сектора и т.д. Порядок образующей (секторообразующей) жилки всегда на единицу меньше, чем порядок жилок, заполняющих данный сектор.

Число жилок закономерно уменьшается от первого сектора к четвертому. В первом секторе шесть боковых 1-го порядка, во втором — пять боковых жилок 2-го порядка, в третьем — четыре боковые жилки 3-го порядка и в четвертом — три боковые жилки 4-го порядка. Принимая во внимание наблюдаемую закономерность, можно высказать предположение, что формирование секториальной системы не завершено. Следует ожидать появления пятого сектора с двумя боковыми жилками 5-го порядка и шестого с единственной жилкой 6-го порядка.

В пределах наиболее крупных секторов среди жилок одного порядка начинают появляться жилки следующего порядка, а у лопастеобразующей жилки 1-го порядка жилки 2-го порядка отчленяются не только в нижнем, но и в верхнем положении. По-видимому, это происходит благодаря надрезу на листовой пластинке, отделяющему последнюю жилку в секторе от предшествующих. Создается впечатление, что разрез между жилками освобождает их от взаимного ингибирования. Со стороны разреза перед ними открывается новое свобод-

ное пространство, которое они начинают заполнять, каждая со своей стороны, боковыми ответвлениями следующего порядка.

Итак, отвлекаясь от второстепенных деталей, систему жилкования листа винограда можно представить как секториальную. От центральной оси, под острым углом, параллельно друг дугу, отходят боковые оси 1-го порядка. От самой нижней пары этих осей, примерно под таким же острым углом, параллельно друг другу, отходят боковые оси 2-го порядка и т.д. Эта структура закономерно трансформируется с началом расчленения листовой пластинки. Расчленение превращает каждую нижнюю жилку предшествующего сектора и способствует ее дополнительному усложнению — в зоне разреза у них формируются боковые жилки следующего порядка.

Таким образом, все боковые лопасти листа, начиная с верхней, оказываются последовательно связаны с боковыми жилками все более высокого порядка. Ограничиваясь картиной размещения только лопастеобразующих жилок, можно сказать, что они находятся в иерархическом соподчинении.

Такая картина соподчинения элементов не является специфичной для листа. Подобные конструкции весьма обычны для генеративной сферы растения, для зоны соцветия. Инфлоресценции подобного типа издавна называют завитками. Систему жилкования листа винограда по аналогии можно назвать многоэтажным завитком.

Мы преднамеренно с такими подробностями остановились на соотношении схемы расчленения листа со схемой его жилкования, чтобы привлечь внимание к очевидному парадоксу: схемы ветвления вегетативных и генеративных органов растения чрезвычайно напоминают друг друга, поскольку обусловлены, по всей вероятности, сходными причинами, но существующая система описания не позволяет этого заметить.

Весьма показательно, что еще в курсе общей ботаники Ван-Тигема, как общее место, высказана мысль о ведущей роли системы жилкования для определения формы листа: «Расположение главных жилок в пластинке, так называемая нервация или жилкование, очень разнообразно, но все разнообразие его может быть сведено к четырем главным типам, а так как жилкованием всегда обусловливается общее очертание пластинки, то, следовательно, и разнообразие этой последней сводится к четырем типам» (Ван-Тигем, 1901, с. 295). Далее приведена классификация листовых пластинок, сводящая разнообразие их форм к четырем типам размещения главных жилок — однонервному, параллельнонервному, пальчатонервному и перистонервному. В более современных учебниках ботаники листья по-прежнему подразделяются на пальчатожилковатые (или пальчатонервные) и перисто-

жилковатые (перистонервные), но о ведущем значении жилкования для определения формы листа уже ничего не говорится, отмечается только сходство картины расчленения и размещения главных жилок на нем (Жизнь растений, 1980). В самом современном учебнике ботаники нет и этого. При описании проводящих пучков листа вскользь упоминается об их сетчатом расположении у двудольных и преимущественно параллельном — у однодольных (Рейвн и др., 1990, с. 54).

4.2.2. Лист хмеля

Второй пример пальчатой формы, представленный на рис. 4, *В* — лист хмеля. Видовое название этого растения (*lupulus*) дано, как гласит легенда, за сходство формы листа с отпечатком волчьей лапы. У этого листа хорошо заметны пять лопастей, образованных более глубокими вырезами на листовой пластинке, чем у рассмотренного ранее листа винограда, но общий план строения точно такой же. На уровне системы жилкования отчетливо заметна уже знакомая нам секториальная структура, причем практически совпадают и углы отхождения боковых осей каждого последующего порядка при основании листа, и общее их количество в пределах каждого сектора. Основные различия сводятся к следующим.

Во-первых, наблюдается более интенсивное развитие жилок в пределах лопасти, что приводит, в отдельных случаях, к появлению новых жилок не одного, а двух последующих порядков. Возможно, это связано с большей глубиной межлопастных разрезов, способствующих дополнительному ветвлению прилегающих к ним жилок. В результате, число зубчиков на периметре листовой пластинки заметно увеличивается, хотя нередко бывает так, что две соседние жилки оканчиваются в одном зубчике. Например, на правой половине верхней лопасти, в четвертом (от верхушки) зубчике сходятся две жилки 2-го порядка (.4.2 и .4.3).

Во-вторых, величина угла ответвления жилок не остается постоянной, а уменьшается от основания листа к верхушке, и это же наблюдается в пределах каждой лопасти. В результате кончики лопастей листа хмеля становятся более остроконечными, чем у листа винограда.

В-третьих, число секторов у листа хмеля возрастает с четырех до пяти пар. Возможно, это обусловлено вышеуказанной тенденцией уменьшения углов ответвления жилок. Верхушки имеющихся лопастей «сжимаются», освобождая место при основании листа для формирования новой, пятой пары секторов. Тем самым, на листе хмеля мы находим подтверждение тенденции увеличения числа секторов и одновременного уменьшения числа жилок в них до естественного предела — единственной жилки 6-го порядка в шестом секторе.

И четвертое: разрезы на листовой пластинке хмеля глубже, чем у листа винограда, поэтому и степень симметризации лопастеобразующих жилок выше и число порядков отчленяющихся от них боковых жилок. У листа винограда отчленяются жилки только одного, а у листа хмеля — двух последующих порядков. Например, в пределах верхней лопасти листа винограда от жилок 1-го порядка отчленяются жилки только 2-го порядка, а в листе хмеля — 2-го и 3-го.

Приведенные примеры показывают, что у растений из различных систематических групп встречаются сходные по строению листья, причем совпадают не столько планы строения, выделяемые по размещению лопастей, сколько схемы жилкования.

4.3. Размытость понятий. Перистая форма

4.3.1. Пиннация

Изучение схемы модусов расчленения листьев, которую построил С.В. Мейен, вызывает двойственное чувство. С одной стороны, невозможно не восхищаться искусством автора, сумевшего так компактно представить картину изменчивости листоорганов, открывающуюся в толще геологического времени. А с другой стороны, закрадывается сомнение: сохранились ли все главные особенности при такой высокой степени сжатия информации? Не изменится ли смысл изображения, если представить эту же картину более детально?

Комментируя схему, Мейен предлагает рассмотреть несколько конкретных примеров, взятых из работ таких авторитетных исследователей как Бовер, Гебель, Гейденгайн, Кренке, Троль и собственных наблюдений: «...let us see some concrete examples, taken from works by Bower (1923–1928), Goebel (1928–1933), Heidenhain (1932), Krenke (1933–1935), Troll (1933, 1937, 1939), and from the present author's observations» (Meyen, 1973, p. 210). Последуем этому совету и выделим участок схемы, изображающий переход от простого цельного к перистому листу (рис. 4.5).

Все разнообразие переходов между различными формами листьев Мейен сводит к четырем основным типам. Если за исходный пункт выбрать простой цельный лист, то его превращение в перистый называется пиннацией, в пальчатый — пальмацией и в вильчатый — фуркацией. Обратный переход к простому листу — симплификация. Неявно подразумевается, что «расчленение» — это некая однотипно выполняемая операция, а модусы расчленения — своего рода шаблоны, по которым наносятся разрезы.

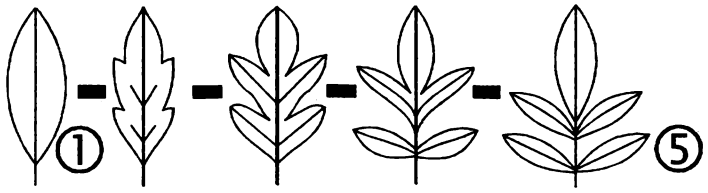


Рис. 4.5. Пиннация. Переход от простого к перистому листу. Цит. по: Meyen, 1973. Пояснение в тексте

Автор приводит несколько примеров указанного перехода и так комментирует их: «Series simple leaf — pinnate leaf (text — Fig. 1, I–V). The series within a species is described in: *Drynaria quercifolia* (L.) Bory, *Gazania longiscapa* DC, *Arctotis stoechadifolia* Berger, *Leontodon autumnalis* L., *Taraxacum officinale* Wigg., *Catananche coerulea* L., *Solanum dulcamara* L., *S.tuberosum* L., *Scabiosa columbaria* L., *Knautia arvensis* Coult., *Rubus caesius* L., *Oenanthe pimpinelloides* L., *Francoa ramosa* D. Don, *Prunus avium* L., *Pyrus malus* L., *Salix caprea* L., *Dahlia variabilis*, *Pistacea vera* (L.) Mill., *P.mutica* Fisch., *Lepidium perfoliatum* L., *Acer negundo* L., *Clematis vitalba*, *Aegopodium podograria* L., *Fraxinus excelsior* L., *Fagus silvatica* L., in various species of *Crepis*, *Sonchus*, *Hakea*, and many others. The same transition within a genus, and more so within a family, is so common that further examples are nearly unnecessary» (Meyen, 1973, p. 210–211).

Рассмотрим переходы к перистой форме у некоторых представителей из этого списка, полагаясь не на общее впечатление, а учитывая конкретные особенности строения листа. Выберем такие наиболее известные и распространенные виды растений, как одуванчик, картофель, короставник (кнауция), клен и сныть.

4.3.2. Одуванчик

Листья одуванчика мало кто называет перистыми. Чаще всего их характеризуют как прерывистые. Степень расчлененности (прерывистости) листьев этого вида закономерно изменяется в онтогенезе растения. Первые листья в розетке обычно рассечены значительно слабее последующих, а самый первый ювенильный лист часто бывает простым цельным, с едва заметными зубчиками на периметре. Его отличают небольшие размеры, он формируется ранней весной, вскоре желтеет и отмирает.

Следующий лист, как правило, значительно крупнее и степень его расчлененности заметно выше. Можно сказать, что зубчики на его периметре становятся все более заметными или вырезы между ними все более глубокими.

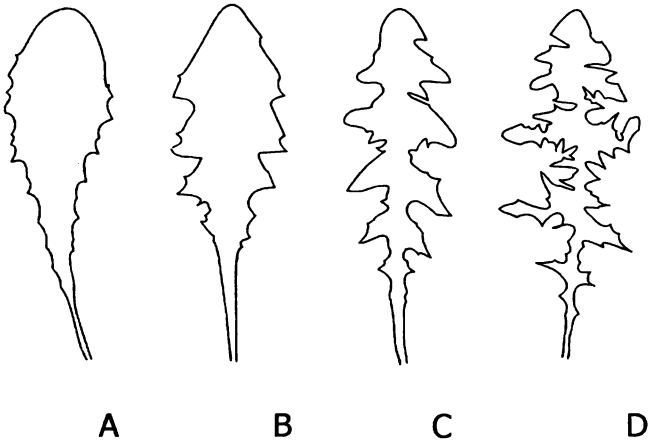


Рис. 4.6. Пиннация на примере листа одуванчика (Taraxacum officinale)

Поскольку одуванчик — апомикт, постольку в отдельных клонах массово встречаются редкие в исходной популяции признаки. Один из них — ювенильные формы листьев, отличающиеся малой степенью расчлененности. У растений из таких клонов они выполняют функцию зрелых листьев, достигая соответствующих размеров и продолжительности жизни. Одна из подобных форм открывает ряд расчленения листа одуванчика (рис. 4.6, *A*).

Следующая за ней форма — типичный лист одуванчика, вырезы на краях которого доходят примерно до середины на каждой половинке листовой пластинки (рис. 4.6, *B*). Своеобразная форма этих вырезов создает характерный контур листа. Этот контур придает ему сходство с пирамидой из поставленных друг на друга трапеций и увенчанную треугольником. Если бы все листья одуванчика имели такой контур, то вместо версии о «расчленении», вполне могла бы возникнуть версия о «составлении» как главном механизме происхождения формы.

Дальнейшее повышение расчлененности листовой пластинки (увеличение глубины разрезов до главной жилки) приводит к тому, что трапециевидные и треугольные ее части все более деформируются, а на них появляются «разрезы второго порядка» (рис. 4.6, *C*). В итоге, как показывает последний образец из этой серии, листья приобретают вид каких-то хаотично рассечённых форм (рис. 4.6, *D*).

Представленный выше переход к перистым формам на примере листьев одуванчика больше напоминает не «рассечение» листовой

пластинки, а процесс последовательного «отсекания» от нее все новых и новых частей. Это представление поддерживает и то, что все «рассеченные» формы легко можно вписать в исходную цельную или вывести из нее операцией «отсекания».

Эта гипотетическая операция отличается от подобного же умозрительного «рассечения» листовой пластинки тем, что мыслится как нанесение сразу двух разрезов, сходящихся в одной точке. В результате, образуются те самые треугольные вырезы, которые наблюдаются на умеренно расчлененных листьях одуванчика. «Отсекание» возможно и с помощью одного разреза, если он достаточно криволинеен (имеет малый радиус кривизны).

Основное отличие между предполагаемыми операциями состоит в том, что при «рассечении» листа его общий контур соответственно увеличивается, а площадь не меняется, при «отсекании» площадь уменьшается, а общий (огибающий) контур остается прежним. Преобразования формы листа в результате «отсекания» встречается не реже, чем различного рода «рассечения» листовой пластинки.

Если представить себе, что традиционно понимаемое «расчленение» листа представляет собой сложное преобразование, включающее в себя две операции — «рассечение» листовой пластинки и «отсекание» ее частей, то число модусов расчленения необходимо удвоить, а в каждом направлении превращений формы различать ведущую операцию. Например, представленное на схеме преобразование простого листа в перистый можно назвать рассекающей пиннацией, а его видоспецифический вариант, наблюдаемый на листьях одуванчика — отсекающей пиннацией.

К сожалению, «отсекание» — это не единственная воображаемая операция, с помощью которой можно «уточнять» и «конкретизировать» схему модусов расчленения листовых пластинок и направлений морфологической изменчивости. На примере того же ряда листьев можно представить себе, что наблюдается не все более глубокое «рассечение» листовой пластинки, а идет процесс иного рода — ее «растворение», оставляющий от исходной формы только невидимый прежде внутренний каркас. Нечто подобное происходит с листьями некоторых полупогруженных в воду растений, утрачивающих мезофилл и сохраняющих только систему жилкования (нижние листья *Botrychium*'ов, например). В данном случае, «растворение» листа происходит в воздушной среде, поэтому до полного обнажения всех жилок дело не доходит.

Альтернативой концепции «растворения» мезофилла может служить модель его «усыхания» по типу мелеющего водоема: сначала сокращается водное зеркало, а затем становятся видимы все неровности дна. Рассматривая самый изрезанный лист одуванчика, легко представить, что это вид сверху на заполненный водой овраг.

Выбор любой из этих гипотез в качестве основной остается делом вкуса, а не логической необходимости, пока мы рассуждаем о превращениях формы листа в понятиях, не имеющих прямого отношения к реальному механизму формообразования.

4.3.3. Картофель

Переходы от простого к перистому листу у картофеля можно наблюдать в пределах отдельного растения. Его первые ювенильные листья, подобно ювенильным листья одуванчика, простые, а последующие все более сложные. Отдельные сорта картофеля также различаются по степени сложности листа, как это наблюдается у клонов одуванчика. Но в остальном различия в строении листьев у этих видов существенней, чем сходство.

Листья картофеля сразу формируются как сложные, но эта сложность проявляется постепенно, что и создает иллюзию перехода от простой к перистой форме. Если листья одного побега выстроить по степени сложности (числу листочков на рахисе — главной жилке листа), то получится примерно такой ряд, который представлен на рис. 4.7.

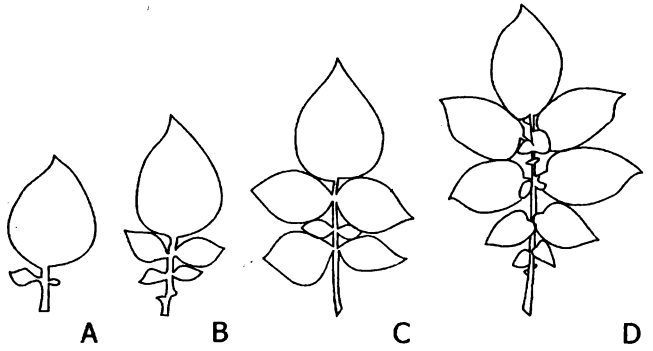


Рис. 4.7. Пиннация на примере листьев картофеля (Solanum tuberosum). Пояснение в тексте

Последний член этого ряда — еще не самый сложный лист картофеля, который можно найти на побеге, а первый — не самый простой. Но и этого достаточно, чтобы уловить основную тенденцию усложнения. Схематично ее можно назвать базипетальной последовательностью формирования и разворачивания пространственной конструкции. Первым закладывается самый верхний листочек сложного листа, и если только он и разворачивается, то вся конструкция вы-

глядит как простой цельный лист. Но чаще закладываются сразу два или три верхних листочка (центральный и один или два ближайших боковых), а разворачивается только центральный. В этом случае виден один простой цельный лист, на черешке которого заметны значительно более мелкие листочки, больше похожие на прилистники. Такова наиболее обычная форма простого листа картофеля, открывающая ряд его усложнения (рис. 4.7, *А*).

Если закладываются и одновременно разворачиваются пять листочков (центральный и две пары боковых), то появляется типичный перистый лист. Он изображен вторым членом этого ряда. У данной формы центральный листочек еще значительно крупнее боковых (рис. 4.7, *В*).

Следующий шаг усложнения пространственной конструкции состоит в заложении еще одной, третьей пары боковых листочков на рахисе. Но эта пара закладывается не после второй пары, а между первой и второй, заполняя появившийся интервал. Мы поместили эту форму в качестве третьего члена этого ряда (рис. 4.7, *С*).

Дальнейшее формирование листа происходит по схеме, совмещающей начальные и последующие этапы его усложнения. Новые листочки закладываются как ниже уже имеющихся, так и в промежутках между ними. Назовем боковые листочки, закладывающиеся последовательно, от верхушки рахиса к основанию, «основной» серией, а появляющиеся в промежутке между ними — «промежуточной». Основная серия всегда одна, а промежуточных закладок может быть несколько. Листочки каждой последующей промежуточной серии заметно меньше предшествующих, и эти пропорции обычно сохраняются. Но если их размеры увеличиваются, то они становятся неотличимы от основных листочков.

Создается впечатление, что все новые промежуточные листочки появляются затем, чтобы заполнять возрастающие по мере роста листа интервалы на рахисе между листочками основной серии. Такая картина формирования данного типа сложного листа наводит на мысль, что имеется некая критическая величина размера рахиса. Превышение этой величины между двумя любыми соседними листочками включает механизм развития нового листочка. Таким образом, между площадью ассимилирующей поверхности листа и длиной рахиса как бы автоматически поддерживается постоянное соотношение.

Наблюдаемую картину усложнения листа картофеля только с очень большой натяжкой можно считать примером перехода от простой к перистой форме. Вместо подразумеваемого «расчленения» цельной листовой пластинки на части происходит новообразование частей сложного листа — формирование все новых и новых боковых листочков, причем их последовательность только на первых шагах является базипетальной, а

в дальнейшем определяется локальной ситуацией — величиной свободного отрезка рахиса на том или ином участке листа.

Ни одна из рассмотренных ранее операций преобразования не пригодна для описания этого процесса. Остается вновь сослаться на модель пересыхающего водоема, представив, что на этот раз, что по мере обмеления сначала становятся видны самые крупные острова архипелага, а затем, в промежутках между ними, все более мелкие.

Если исходить из того, что выражение «модусы расчленения» — это самое общее определение способов преобразования листа, то в своем конкретном выражении они подразделяются на «модусы рассечения», «модусы отсекания» и «модусы обмеления». Но и это далеко не все «модусы».

4.3.4. Короставник

Листья кнауции являются, пожалуй, наиболее подходящим объектом для демонстрации существования еще одного «модуса», обеспечивающего пиннацию — «модуса разворачивания» (рис. 4.8).

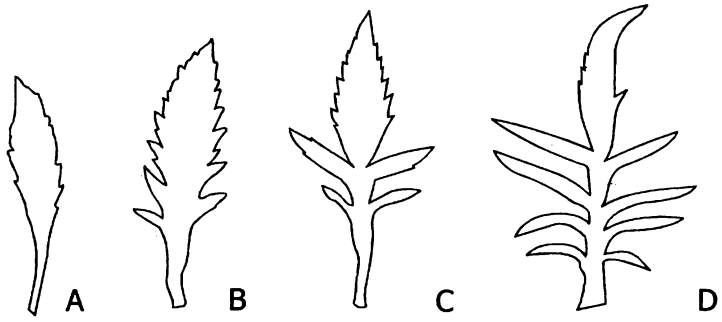


Рис. 4.8. Пиннация на примере листьев короставника (Knautia arvensis). Пояснение в тексте

Переходы от простых листьев к перистым у этого вида можно наблюдать на отдельном растении. Нижние (ювенильные) листья у побегов кнауции — простые, цельные, а последующие все более рассеченные. Но даже у самых простых листьев имеются крупные зубчики на краю листовой пластинки (рис. 4.8, *A*). У листьев следующего, более высокого яруса эти зубчики становятся еще крупнее, причем их размеры плавно возрастают от верхушки листа к его основанию (рис. 4.8, *B*). А у листьев средних ярусов в нижней части листовой пластинки появляются

глубокие разрезы между зубцами. В результате, верхняя половина листа еще остается крупнозубчатой, а нижняя уже рассекается на узкие доли (рис. 4.8, C). У самых верхних листьев на такие доли рассечена почти вся листовая пластинка, за исключением верхушки (рис. 4.8, *D*).

Наблюдаемая картина позволяет сделать вывод: любой лист кнауции исходно является сложным, но у ювенильных форм разделение на доли отсутствует, поэтому они представляются простыми. Переход от простой к перистой форме и обратно происходит в пределах одного типа пространственной конструкции, за счет ее «сворачивания» и «разворачивания» по типу веера.

4.3.5. Клен

В качестве одного из видов, для которого характерны переходы от простых к перистым формам листьев, Мейен упоминает, помимо ясеня, еще и клен ясенелистный. У листьев данного вида эти переходы можно наблюдать в кроне отдельного дерева. В нижней части кроны (при основании однолетних побегов) сложные листья расчленены на три—пять листочков, а в верхней — на семь—девять и более. Но пиннация в этом спектре изменчивости составляет лишь одно из периферийных направлений. Генеральная линия изменения формы листа имеет более сложный вид и только на первый взгляд сводится к отдельным модусам расчленения или их комбинации.

На рис. 4.9 изображен начальный отрезок этой «линии». Для упрощения картины представлены симметричные листья сходного размера, различающиеся только двумя значениями глубины расчленения листочков — полным и половинным. Расчленение листовой пластинки на половину глубины условно принято за шаг развития (усложнения) пространственной структуры листа.

Первые два члена этого ряда — простой цельный лист и простой трехлопастной — можно обнаружить среди проростков первого года жизни, а тройчатые листья встречаются уже и в кроне многолетних деревьев, особенно часто при основании однолетних побегов.

Про тройчатый лист невозможно сказать, продуктом какого модуса расчленения он является — перистого или пальчатого. Логически допустимы оба варианта, а «правильный ответ» можно узнать, если имеется продолжение ряда расчленения. Имеющееся продолжение показывает, что фактически реализуются, относительно самостоятельно и независимо, оба логически допустимых варианта — «пальчатый» и «перистый» пути развития. Следующий, четвертый член ряда встречается в двух формах, одну из которых (4a) назовем «перистой», а другую (4b) — «пальчатой».

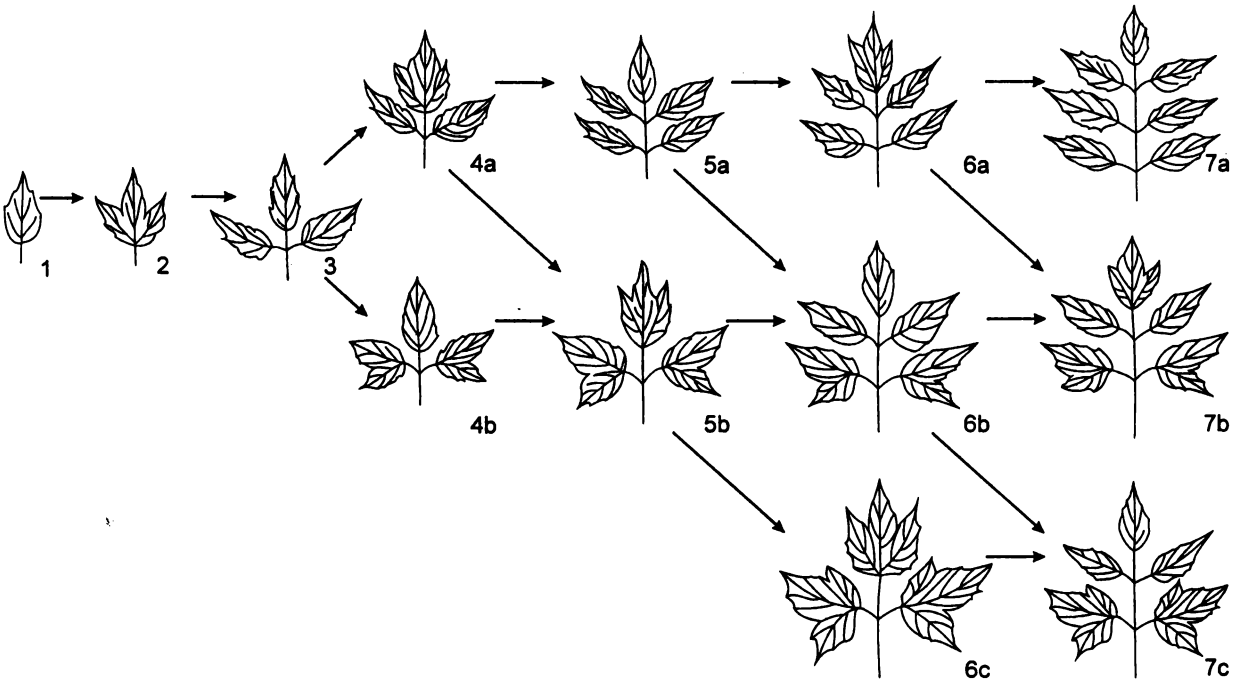


Рис. 4.9. Варианты строения листьев клена ясенелистного (Acer negundo L.). Цифрами указаны условные шаги развития, буквами — линии развития. Пояснение в тексте

«Перистая» форма возникает в результате расчленения верхнего листочка тройчатого листа. Первоначально этот листочек становится трехлопастным, а затем — тройчатым. В результате, трехлисточковый лист клена превращается в пятилисточковый (форма 5a). Если пятилисточковый лист и далее продолжает расчленяться по этой схеме (форма 6a), то он превращается в семилисточковый (форма 7a).

«Пальчатая» форма берет начало от этого же тройчатого листа, но появляется путем расчленения его боковых листочков (форма 4b). Независимость «пальчатого» модуса от «перистого» проявляется в том, что оба способа расчленения свободно комбинируются между собой. У формы 4b, в частности, далее может начинаться расчленение только верхнего листочка (форма 5b), порождающее параллельную серию (формы 6b и 7b), либо продолжается расчленение боковых листочков. Но дальнейшее их расчленение продолжается с верхней стороны, превращая эти листочки в трехлопастные (форма 6c) Можно сказать, что листья становятся дважды-перистыми. Последнюю форму (7c) можно получить как из предшествующей (6c), так и расположенной выше формы (6b).

Итак, происхождение разнообразия листьев клена формально можно представить как результат комбинации двух модусов расчленения — перистого и пальчатого. Если говорить о «переходе» более сложным формам, то он идет «по диагонали»: на один шаг в сторону пальчатых форм приходится три шага в сторону перистых, поэтому наблюдаемая трансформация в целом воспринимается как пиннация, а не пальмация.

Но если учитывать еще и частоту встречаемости различных вариантов строения листа, то окажется, что представление о свободе комбинирования — большая условность. Оказывается, «ясенелистные» формы крайне редки, а доминируют варианты, сочетающие в себе «пальчатость» и «перистость» в определенной пропорции. Устойчивость этой пропорции указывает на какой-то иной способ формирования сложного листа, не сводимый к комбинации известных модусов расчленения.

4.3.6. Сныть

Приблизительность представлений о модусах расчленения как способах формообразования особенно очевидна на примере усложнения листа сныти (рис. 4.10).

Первый лист сныти — мелкий, округлой формы. Его диаметр не превышает 1,5—2 см. Это простой цельный лист с зубчатым краем. Размеры зубчиков, по сравнению с размерами листовой пластинки, довольно крупные, их число варьирует в интервале от 10 до 15 штук и более. Иногда намечается расчленение листовой пластинки на три лопасти. Один из типичных экземпляров представлен в качестве первого члена ряда (рис. 4.10, *A*).

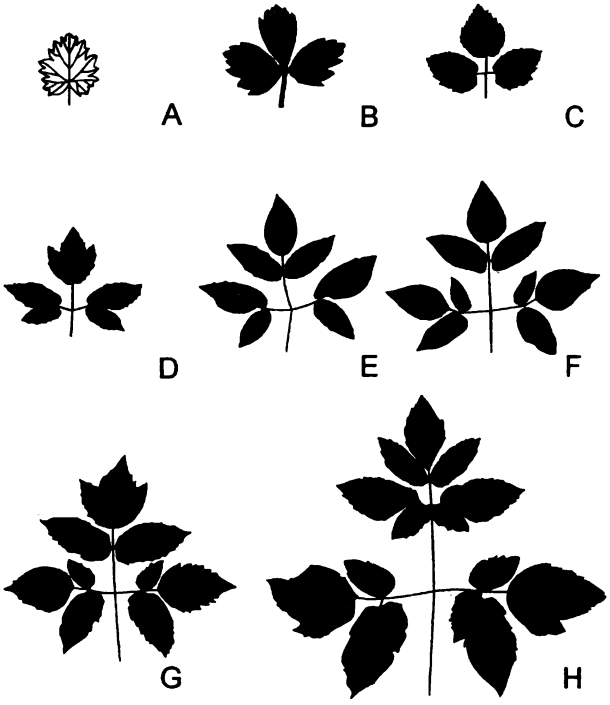


Рис. 4.10. Последовательное усложнение листа сныти (Aegopodium podagraria L.). Первые члены ряда относительно увеличены, последние — уменьшены. Пояснение в тексте

Второй член ряда — чуть более крупный лист, пластинка которого рассечена до основания на три сегмента. Можно сказать, что намеченное расчленение состоялось. Число зубчиков остается прежним или незначительно возрастает (до 20 штук), а их форма становится более остроугольной (рис. 4.10, *B*). Первые две указанные формы листьев обнаруживаются среди однолетних проростков. У растений из многолетних клонов они практически не встречаются.

Третий член ряда — типичный тройчатый лист сныти из прикорневой розетки. Можно сказать, что заметно возросли его линейные размеры, а главное — глубина расчленения. Из простого он превратился в сложный. Благодаря появлению черешочков сегменты рассеченного листа стали листочками сложного. Размеры зубчиков практически не изменились, но их общее число возросло десятикратно, и на фоне

значительно более крупной листовой пластинки они уже не выглядят самостоятельными элементами, а воспринимаются как ее пильчато-зубчатый край (рис. 4.10, *C*).

Обычно эта форма листа сныти и рассматривается в качестве исходной, с которой начинается усложнение ее строения. Первый шаг усложнения состоит в том, что тройчатый лист начинает расчленяться. На центральном (верхнем) и боковых листочках появляются надрезы, глубина которых все более возрастает. На верхнем листочке разрезы появляются симметрично, а на боковых — с нижней стороны.

Четвертый член ряда представляет собой как бы промежуточную форму первого этапа расчленения тройчатого листа, когда глубина разрезов достигла половины ширины листовой пластинки у каждого листочка. Эта форма листа сныти полностью совпадает с вариантом строения листа клена, полученного комбинацией «перистого» и «пальчатого» модусов расчленения (рис. 4.10, *D*).

Пятый член ряда представляет собой «законченный вариант» намеченной последовательности расчленения. Все разрезы доведены до главных жилок, и все материнские листочки расчленились на дочерние. Верхний материнский листочек расчленился на три дочерних, а каждый боковой — на два. Трехлисточковый лист сныти превратился в семилисточковый. Семилисточковая форма также практически совпадает с одним из наиболее распространенных вариантов строения листа клена (рис. 4.10, *E*).

Примечателен не только сам факт совпадения формы листа у представителей двух таких довольно отдаленных в систематическом отношении групп растений как зонтичные и кленовые, но и очевидное сходство последовательности индивидуального формообразования. Сильно упрощая, можно сказать, что наблюдается одна и та же «пропорция» в реализации модусов «перистого» и «пальчатого» расчленения листа, которая у сныти выдерживается более строго, поэтому листовое разнообразие укладывается в один ряд, а у клена — менее строго, поэтому для систематизации разнообразия его листьев требуется двумерная таблица. (Вообще говоря, для систематизации листового разнообразия в обоих случаях требуется многомерное пространство, поскольку помимо симметричных форм встречается гораздо больше асимметричных (диссимметричных), а также вариантов с измененной (инвертированной) последовательностью расчленения верхнего и боковых листочков и другими отклонениями от описанной схемы).

Шестой член ряда показывает, что процесс усложнения листа сныти на этом не закончился. Материнские боковые листочки от-

членяют еще по одному дочернему в верхнем положении, в результате чего семилисточковый лист превращается в трижды-тройчатый девятилисточковый (рис. 4.10, *F*). Про эту форму, как и про тройчатый лист, невозможно сказать, каким модусом расчленения она образована — пальчатым или перистым. Но более существенна, в данном случае, даже не устойчивость сочетания условных модусов, а определенная последовательность расчленения.

Седьмой и восьмой члены ряда показывают, что трижды-тройчатый лист является, в свою очередь, исходной формой для следующего цикла расчленения. Расчленение начинается с верхушки, с самого верхнего листочка (седьмой член) и завершается тем, что трехлисточковая верхушка превращается в семилисточковую (восьмой член). Боковые листочки также расчленяются, но с отставанием на полшага (рис. 4.10, *G*, *H*).

Итак, листья клена и сныти можно назвать перистыми только в самом первом приближении. Реальная последовательность их усложнения обусловлена каким-то другим механизмом, сходным у этих видов, но явно отличающимся от механизмов «расчленения» листьев одуванчика, картофеля и короставника.

4.4. Заключение

Анализ линнеевской системы морфологического описания показывает, что в ее основе лежит неявно подразумеваемая концепция визуальной структуры. Этим обусловлено главное ее достоинство — простота понимания и применения как специалистами, так и неспециалистами, поскольку механизмы визуального восприятия и распознавания образов являются у тех и других врожденными. С этим же связана ничем не ограниченная широта охвата: используя линнеевские принципы, можно классифицировать объекты любой природы.

Свойства указанных достоинств таковы, что в своем продолжении они превращаются в недостатки. Не случайно в известной шуточной классификации наук предлагается подразделять их на физику и коллекционирование марок. Линнеевская классификация листовых пластинок по форме контура, наличию или отсутствию зубчиков на периметре и т.п. принципиально ничем не отличается от принятого в филателии разделения почтовых марок на квадратные и прямоугольные, с зубчатым краем и беззубцовки и т.д. Линнеевская система, следовательно, неспецифична в отношении признаков, привлекаемых для описания объекта.

Неспецифичность остается достоинством, пока эта система применяется по своему прямому предназначению — для описания объектов классификации, но превращается в недостаток, когда ее используют для решения других задач, таких, например, как характеристика морфологической изменчивости листьев. Линнеевский метод исходит из комбинативного понимания природы объектов классификации, их «составленности» из отдельных, относительно самостоятельных частей. Поэтому единственная форма изменчивости, которая может быть адекватно описана в рамках этой системы — комбинативная изменчивость.

Комбинативная изменчивость биологических систем хорошо известна, но проявляется она только на молекулярном уровне их организации, где элементы реально дискретны и относительно независимы. А реальная дискретность частей на морфологическом уровне всегда условна, поэтому о комбинативной морфологической изменчивости можно говорить лишь в переносном смысле или на том высоком уровне абстракции, который обозначил Мейен, рассматривая не конкретные формы, а формальные операции их преобразования.

Приведенные примеры реализации перистого модуса расчленения показывают, что пока намечены самые общие контуры номотетической системы листьев растений, а вся работа по конкретизации путей становления и развития морфологического разнообразия этого класса объектов еще впереди.

Столь же очевидно, что оставаясь в рамках линнеевской системы морфологического описания, невозможно подойти к пониманию закономерностей морфологической изменчивости листьев ближе, чем это сделали Кренке и Мейен. Из этого следует, что необходимо не столько дальнейшее совершенствование имеющейся системы описания, сколько переход к новой, более отвечающей природе объекта исследования.

СТРОЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА С МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ТОЧКИ ЗРЕНИЯ

5.1. Программированность морфогенеза

Любая система описания представляет собой, в конечном итоге, систему «наведения на резкость», позволяющую увидеть в наиболее выгодном ракурсе те признаки, по которым осуществляется сопоставление объектов классификации. Выбор наиболее значимых признаков всегда опирается на явно или неявно сформулированное понимание природы объекта исследования. Мы рассматриваем растительные организмы как развивающиеся системы, а их форму — как процесс, поэтому морфогенетический подход к описанию морфологической изменчивости нам представляется наиболее адекватным.

В основе этого подхода лежит представление о существовании программы развития организма и как следствие — программированности его морфогенеза. В пользу этого свидетельствует относительная независимость онтогенеза от внешних условий. И хотя выражение «программа развития» вошло в научный обиход одновременно с появлением первых микрокалькуляторов, идею развития по определенной программе и сейчас, в эпоху компьютеров, нельзя назвать тривиальной. Никакого переосмысления особенностей онтогенеза растений в рамках этих представлений пока не произошло. Поэтому, не претендуя на исчерпывающее изложение концепции программированного морфогенеза, обсудим только один вопрос: какую последовательность листьев на растении следует рассматривать в качестве онтогенетической серии? От полученного ответа зависит методика сбора исходного материала, последующий его анализ и способ интерпретации полученных результатов.

5.2. Календарный и биологический возраст растения

В современной теории строения тела растения основной его единицей считается побег. Понятие «основная единица» неявно предполагает, что при дальнейшем членении появляются ее «производные». Поэтому при разделении побега на междоузлия или на стебель и листья последние мыслятся не как новые единицы строения, а как его более мелкие, искусственные части.

Побег нарастает верхушкой, на которой закладываются все новые и новые листовые зачатки. Онтогенетической серией листьев, на этом основании, принято считать их последовательность вдоль побега. Такова наиболее распространенная точка зрения, согласно которой лист — это «часть» побега, по которой особенно удобно судить о его возрасте.

В результате такого членения на основные и соподчиненные единицы сформировались довольно своеобразные взгляды на соотношение календарного и биологического возраста растения. Эти взгляды можно объединить в следующие три группы.

Представители первой группы измеряют биологическое время растения числом листовых зачатков, заложившихся за вегетационный сезон. Строение и особенности функционирования листа во внимание не принимаются. Принято считать, что чем больше листовых зачатков появилось на побеге за данный отрезок календарного времени, тем быстрее течет биологическое время и наоборот. О соотношении календарного и биологического времени судят по интервалам календарного времени между моментами заложения двух последовательно расположенных листовых зачатков. Эти интервалы называются пластохронами (Erickson, 1976). Как правило, величина пластохрона возрастает в процессе онтогенеза побега, т.е. биологическое время растения как бы замедляется. Если представить себе, что наблюдатель живет в масштабе биологического времени побега, то к концу вегетации ему будет казаться, что календарное время все более ускоряет свой бег. Это же ощущение с возрастом испытывает каждый человек, поэтому высказанные выше соображения представляются вполне разумными.

Но не все ботаники согласны с этой точкой зрения, не говоря о физиологах растений (Мокроносов, 1978). Они принимают во внимание то, что игнорируют представители первой группы: строение и особенности функционирования листа, которые закономерно изменяются в онтогенезе побега. У многих растений нижние листья уже к середине вегетационного сезона желтеют и отмирают, а верхние еще не успевают развернуться. Это указывает на относительную независимость онтогенеза листа от онтогенеза побега. Поэтому возраст листа предлагается отличать от возраста побега, подразделяя тот и другой на календарный и биологический. Календарный возраст листа определяется как отрезок времени между заложением и отмиранием, а биологический — как сумма его текущего возраста и предшествующего времени жизни побега. Биологически самыми старыми оказываются самые верхние листья побега, даже если они еще только разворачиваются. В этом случае онтогенетической серией листьев, как и прежде, называется их последовательность вдоль побега, но с учетом собственного времени жизни каждого из них делается вывод, что биологически более старые листья являются физиологически более молодыми. Возрастные состояния листа и побега изменяются как бы в противоположных направлениях.

Третью, также достаточно популярную схему соотношения между календарным и биологическим временем растения предложил Кренке.

Рассматривая расчлененность листовой пластинки как показатель ее возраста и учитывая закономерное возрастание этого показателя к середине побега, а затем убывание, он выдвинул «теорию циклического старения и омоложения растений» (Кренке, 1940). По смыслу этой «теории» получается, что биологическое время первоначально течет в том же направлении, что и календарное, а с какого-то момента поворачивает вспять. И хотя никаких примеров обратного течения времени (кроме сказочных) не известно, понятие «омоложение» продолжает широко использоваться в ботанической литературе для описания возрастных изменений растения (Жукова, 1995).

Логическая несообразность и фантастичность представлений о соотношении календарного и биологического времени растения обусловлена двумя причинами. Первая из них состоит в том, что особенности развития растения пытаются объяснить с помощью той же концептуальной основы, которая применяется для описания его строения. Вторая причина — неотрефлексированность представлений о биологическом времени растения. Его течение воспринимается антропоморфно, без учета различий в строении и развитии животных и растительных организмов. (Возможно, это зеркальное отражение соответствующих культурных стереотипов, трактующих биологическое время человека фитоморфно, как «расцвет» и последующее «увядание»).

В рамках концепции программированного морфогенеза особенности течения биологического времени растения и его соотношения с календарным выглядят хотя и не простыми, но и не настолько запутанными, чтобы в этом невозможно было разобраться. Если развитие осуществляется по программе, то логично предположить, что она разделяется на подпрограммы, контролирующие формирование отдельных тканей и органов. Например, в пределах программы развития побега имеются подпрограммы развития клубней, листьев, цветков и т.п.

Отдельная подпрограмма по отношению к органу выступает как относительно самостоятельная программа его развития. Развитие листа, например, осуществляется по его собственной программе, которая является одной из подпрограмм в программе развития побега. Программа развития листа, в свою очередь, подразделяется на подпрограммы дифференцировки отдельных его тканей и т.д.

Течение биологического времени для всего растительного организма определяется степенью реализации общей программы, а для отдельного органа — степенью реализации соответствующей подпрограммы. Процессы реализации этих подпрограмм различаются по темпам, поэтому развитие каждого органа происходит в своем собственном масштабе биологического времени. Другими словами, у растения можно

выделить столько шкал биологического времени, сколько имеется частных программ и подпрограмм дифференцировки тканей и органов. Естественно, это разнообразие шкал находится в самых различных соотношениях друг с другом и шкалой календарного времени.

Для подпрограммы, периодически включающейся на протяжении жизни побега и формирующей какой-либо его орган, например, лист, понятие «онтогенетическая серия» можно понимать в двух смыслах. С точки зрения растения, таковой является последовательность их появления на побеге, а с точки зрения листа — последовательность, отображающая этапы его онтогенеза. Назовем первую — побеговой онтогенетической серией, а вторую — листовой онтогенетической серией.

Листовые онтогенетические серии издавна изучаются органографическими методами (Ashby, 1948; Hagemann, 1970). Установлено, что все структурные особенности листа — число и расположение лопастей и зубчиков, магистральных жилок и т.п. — формируются еще в почке, в процессе дифференцировки листового примордия, а после ее «раскрывания» листовая пластинка только растет и расправляется за счет увеличения числа и объема клеток.

А что может дать изучение побеговой серии листьев? Принято считать, что разнообразие листьев вдоль побега отображает разнообразие внешних и внутренних факторов их формирования. Каждый лист закладывается и разворачивается в постоянно меняющихся условиях внешней среды (освещенность, фотопериод, влажность и т.п.), на новом гормональном фоне и в новой системе донорно-акцепторных отношений (одни листья обеспечивают развитие вегетативной сферы, а другие — генеративной). Случайные и закономерные, хаотичные и периодические сочетания этих факторов оказывают стимулирующее или тормозящее воздействие на заложение очередного листа и определяют его конкретную форму. Исследование побеговой серии листьев может служить, в лучшем случае, интегральным показателем действия перечисленных факторов.

Поэтому те, кого интересует онтогенез листа, изучают его органографически — на серии срезов листового примордия, а те, кого интересует влияние внешних и внутренних факторов на этот процесс, изучают изменчивость листьев в побеговой серии.

Но если взглянуть на эту ситуацию с точки зрения программированного морфогенеза, то оказывается, что побеговую серию листьев тоже можно использовать для исследования особенностей индивидуального формообразования этих органов. Следует только преобразовать ее в онтогенетический ряд листьев. Прежде чем излагать методику этого преобразования, остановимся на теории.

5.3. Способы измерения биологического времени листа и побега

5.3.1. Физиологические и морфологические времена побега

Биологическое время побега можно измерять тремя способами: а) порядком включения различных подпрограмм, б) числом включений одной из них, функционирующей периодически на протяжении всего периода его жизни, или в) степенью реализации какой-либо подпрограммы, действующей на протяжении этого же периода. Все эти способы давно применяются на практике, хотя и не всегда называются приемами измерения биологического времени.

Примером применения первого способа служит выделение спектра возрастных состояний растения. С физиологической точки зрения, наиболее надежно выделяются только два возрастных состояния — ювенильное и зрелое. Они различаются по возможности перехода к цветению и плодоношению. У растения в ювенильном состоянии никакими воздействиями невозможно индуцировать цветение, а в зрелом для этого часто ничего и не требуется. Вероятно, с возрастом происходит переход на следующий этап программы развития (или переключение на другую подпрограмму), с которым связано формирование генеративных органов. Вопрос о существовании особого этапа программы развития, контролирующего старение и отмирание растительного организма, остается дискуссионным.

Некоторые ботаники выделяют гораздо больше возрастных состояний, ориентируясь, в первую очередь, на изменение общего габитуса растения в процессе индивидуального развития (Работнов, 1950; Уранов, 1960). Исследования в этом направлении продолжаются уже не одно десятилетие (Ценопопуляции растений, 1976, 1977, 1988), но вопрос о связи этих состояний с физиологическими процессами или какими-то более дробными этапам программы развития пока не обсуждается.

Примером второго способа определения биологического возраста побега служит подсчет количества листовых ярусов или пластохронов. Развитие всех листьев происходит по одной и той же подпрограмме, входящей в состав общей программы развития растения. Число обращений к этой подпрограмме (или число ее «включений») является показателем биологического времени.

Определение возраста побега по числу листовых ярусов является биологическим аналогом определения его возраста в календарном масштабе времени. Различие только в том, что вместо внешней шкалы используется «внутренняя» — собственный периодический процесс.

Значения биологического возраста, измеряемые с помощью возрастных состояний и собственных периодических процессов, могут не со-

впадать. Если искусственно изменить привычный фотопериод или обрывать появляющиеся бутоны, то растение будет продолжать вегетировать, увеличивать число листовых ярусов, но оставаться в ювенильном состоянии. Можно сказать, что по одной шкале биологического времени (пластохронной) оно стареет, а по второй (шкале возрастных состояний) — остается молодым. Нечто подобное, хотя и в значительно меньших масштабах, постоянно наблюдается в природе. У человека это называется несовпадением календарного и биологического возраста и объясняется неравномерностью старения различных органов.

Третий способ определения биологического возраста состоит в выборе какой-либо части организма, по монотонному клинальному или периодическому изменению которой можно судить о времени его жизни. Обычно данный прием используется для датировки времени жизни многолетних растений.

Итак, различные результаты, получаемые при определении возраста побега разными способами, указывают на сложность структуры его биологического времени. Применяемые методы позволяют выделить в этой структуре две составляющие, одну из которых назовем физиологической, а другую — морфологической. Физиологическая составляющая биологического времени побега (или его физиологическое время) определяется по состоянию флоральной меристемы, а морфологическая (морфологическое время) — по числу листовых ярусов.

5.3.2. Физиологические и морфологические времена листа

Биологический возраст листа также можно определять различными способами. Подобно биологическому возрасту побега он подразделяется на физиологический и морфологический. Физиологическое состояние листа оценивается по уровню протекания физиологических процессов, главный из которых — фотосинтетическая функция. У молодого разворачивающегося листа скорость фотосинтеза день ото дня увеличивается, у полностью развернутого поддерживается на определенном уровне, а у желтеющего — снижается. Физиологические изменения в онтогенезе отдельного листа качественно подобны изменению физиологических функций в онтогенезе организма животного.

Но листья на побеге различаются между собой не только физиологическим, но и морфологическим возрастом, однако общепринятых методик его оценки не существует. Какие же морфологические признаки могут служить показателями морфологического возраста? Исходя из того, что лист — это пространственная конструкция, для ее описания можно применить совокупность метрических, геометрических и структурных признаков.

Метрическими признаками являются размеры листа. Размеры биологических систем, как известно, закономерно изменяются в процессе онтогенеза, поэтому данный показатель часто применяется для оценки уровня развития. Проблема заключается только в том, какой размерный признак листа лучше использовать для характеристики степени развития. Теоретически возможно использование пяти размерных характеристик — трех основных (длины, ширины, толщины) и двух производных (площади и объема). Исходя из биологического смысла листа как органа фотосинтеза, наиболее адекватным показателем его размера следует считать площадь ассимилирующей поверхности (площадь листовой пластинки).

Геометрические признаки листа — это признаки его формы. Один из них — геометрическая форма контура. Данный показатель также закономерно изменяется в процессе онтогенеза. Но точное описание контурных проекций даже простых, нерасчлененных листьев остается сложной задачей, поэтому геометрические признаки редко привлекаются для оценки уровня морфологического развития.

Структурными характеристиками листа являются два показателя — число визуально различимых частей и пространственное их расположение. В качестве визуально различимых частей листа можно рассматривать его зубчики, лопасти, жилки и любые другие дискретные элементы. Число элементов является простейшей количественной характеристикой любой структуры, а их расположение относится к категории признаков пространственной организации. Число элементов листа и пространственное их расположения обычно связаны, поэтому мы рассматриваем их как один показатель, именуемый в дальнейшем пространственной структурой.

Мы преднамеренно остановились так подробно на этой совокупности морфологических признаков, поскольку в описательной ботанике на это обычно не обращают внимания. А одновременное изучение размерогенеза, формогенеза и структурогенеза не может привести к построению единой теории формообразования. Невозможно построить единую теорию бега, включающую бег времени, бег мыслей и бег трусцой на том лишь основании, что во всем этом может участвовать один и тот же человек. В научных теориях рассматриваются качественно однородные события (системы одного класса).

Интересно отметить, в этой связи, что основу линнеевской системы морфологического описания составляют структурные признаки. Само разделение листьев на простые и сложные является структурной характеристикой. Оно подразумевает восприятие объекта как системы (структуры), в пределах которой выделяется несколько подсистем (элементов).

Число элементов — простейшая количественная характеристика структуры. Подразумеваемый в линнеевской морфологии элемент — листовая пластинка на отдельном черешке. Если имеется только один такой элемент, то лист именуется простым, а если несколько — то сложным. Линней не ставил задачи точного количественного описания структуры листа, поэтому не называл числа листочков сложного листа. Исключение составляли те случаи, когда их число было невелико или определялось с одного взгляда (например, тройчатый лист).

Несколько более детально характеризуется пространственное расположение элементов. Принято различать три основных модуса расчленения листа (они же «модусы» расположения его элементов) — вильчатый, пальчатый и перистый. О том, насколько приблизительны эти характеристики, говорилось выше.

Структурные признаки листа, насколько нам известно, не используются для определения его биологического (морфологического) возраста. В сознании ботаников продолжает господствовать «побегоцентрическая» концепция растения, согласно которой строение листа является показателем не его собственного возраста, а возраста побега.

Метрические, геометрические и структурные характеристики морфологического строения листа относятся к различным категориям признаков. Принципиально важно, что признаки каждой категории изменяются независимо друг от друга. Например, у одного и того же вида растений нередко встречаются листья одинаковой формы, но существенно отличающиеся по размеру и наоборот, листья одного размера (одинаковой площади) часто отличаются по геометрической форме контура.

Структурные характеристики листа столь же слабо связаны с показателями и его формы, и размера. Особенно примечательно в этом отношении явление гетерофиллии. Так называется бросающаяся в глаза разнолистность побега.

Строго говоря, все растения — гетерофиллы, поскольку не бывает совершенно одинаковых листьев: они отличаются если не размерами, то формой контура, картиной жилкования и т.п. На этом основании, казалось бы, давно должны были сформироваться представления о размерной, геометрической, венационной гетерофиллии и т.д. Но по настоящему впечатляют только структурные различия. Поэтому гетерофиллия, о которой обычно идет речь, — это структурная гетерофиллия. Листья такого побега отличаются друг от друга не столько размерами и формой (хотя и это имеет место), сколько пространственной структурой — числом и расположением лопастей и зубчиков простого или листочков сложного листа.

Относительная независимость изменения метрических (размерных), геометрических (признаков формы контура) и структурных признаков позволяет говорить о трех сторонах морфогенеза листа или даже различать в нем три одновременно протекающих, но относительно самостоятельных процесса — размерогенез, формогенез и структурогенез. А поскольку каждый из этих процессов протекает в своем темпе, то морфологическое время листа можно подразделить на размерное, геометрическое и структурное.

Из этого следует, что в зависимости от того, какая сторона процесса морфогенеза признается ведущей, по морфологическим признакам возможно построение трех типов онтогенетических листовых серий — размерогенетической, формогенетической и структурогенетической. Размерогенетическая листовая серия позволяет судить о закономерностях изменения размеров в процессе индивидуального развития листа, формогенетическая — о закономерностях изменения геометрической формы и структурогенетическая — о закономерностях изменения числа и расположения его частей.

5.3.3. О соотношении биологических времен листа и побега. Принципы построения онтогенетических листовых серий

Биологическое время побега, как говорилось выше, подразделяется на физиологическое, определяемое по состоянию флоральной меристемы и морфологическое, измеряемое числом пластохронов (листовых ярусов), а биологическое время листа имеет еще более сложную структуру. Оно также подразделяется на физиологическое, определяемое по способности к осуществлению фотосинтетической функции и морфологическое, измеряемое по совокупности размерных, геометрических и структурных признаков. Для каждого из этих биологических времен имеется своя шкала, что позволяет выделить не одно, а четыре основных соотношения между ними. При этом течение физиологического времени выражается одновершинной кривой (значения физиологических функций листа в онтогенезе обычно возрастают и снижаются), а морфологические признаки обычно достигают определенного значения и далее остаются на этом уровне. В целом можно сказать, что при сопоставлении однородных шкал биологического времени наблюдаемые зависимости не будут иметь экстремумов, а при сопоставлении разнородных — будут. Перечислим основные соотношения.

1. Зависимость физиологического времени листа от физиологического времени побега. Одновершинность кривой, изображающей течение физиологического времени, позволяет формально представить его как простую синусоидальную величину. Амплитуда этой вели-

чины характеризует уровень физиологической активности, фаза — ее начало, а частота — длительность. Форму указанной зависимости качественно можно представить как сложное гармоническое колебание, возникающее в результате суперпозиции двух синусоидальных величин, одна из которых отображает побег, а другая — лист.

2. Зависимость физиологического времени листа от морфологического времени побега. Речь идет о зависимости уровня физиологической активности листа от номера яруса. Если физиологическая активность оценивается по фотосинтетической функции, то наибольшая ее интенсивность обнаруживается у листьев верхних ярусов.

3. Зависимость морфологического времени листа от физиологического времени побега. Эту зависимость выражают различия во внешнем строении листа, возникающие при переходе его из вегетативной в генеративную сферу растения. Особенно заметны эти различия у фрондозных (олиственных) соцветий.

4. Зависимость морфологического времени листа от морфологического времени побега. Многие морфологические признаки листа (размеры, геометрическая форма, структура) в зависимости от номера яруса изменяются по одновершинной кривой. Например, рассеченность листа вдоль побега первоначально возрастает, а затем снижается. Такую форму имеют кривые, отображающие изменение физиологических функций в онтогенезе. Это и ввело Кренке в заблуждение. Что же выражает эта зависимость?

С морфогенетической точки зрения, мы наблюдаем различную степень реализации одной и той же программы развития листа. С увеличением номера яруса число шагов первоначально возрастает, а затем начинает снижаться. Но это «шаги» по одному и тому же пути, порождающие сначала усложняющийся, а затем «упрощающийся» ряд пространственных конструкций. Так называемые «упрощенные» верхние листья на побеге являются, с точки зрения программы развития листа, «недоразвитыми». Они построены за то же самое число шагов, что и нижние листья, поэтому так структурно на них похожи. Но поскольку их формирование происходило в новых условиях, они отличаются от нижних по размерам и форме. Итак, побеговая серия листьев выражает варьирующую степень реализации программы развития листа, зафиксированную в виде серии пространственных конструкций, остановленных на различных стадиях своей структурной дифференцировки.

В свете вышеизложенного становится очевидно, как следует поступить, чтобы преобразовать побеговую серию листьев в онтогенетическую: их следует упорядочить по степени структурной сложности.

Для этого требуется, во-первых, выбрать единицу измерения структурной сложности. Традиционно сложность определяется по числу лопастей простого листа или листочков сложного листа. Кренке детализировал этот показатель, различая листовые пластинки по глубине расчленения. Ниже будет показано, что возможно использование и других единиц.

Во-вторых, следует упорядочить исходный материал в той последовательности, которая отвечает естественному порядку изменения изучаемого признака. Общее число элементов в процессе развития возрастает, поэтому естественной последовательностью будет размещение листьев побеговой серии в порядке возрастания структурной сложности.

В-третьих, необходимо маркировать последовательность усложнения пространственной структуры с максимальной полнотой. Побеговой серии с одного растения для этого может оказаться недостаточно. Два последовательно расположенных листа не обязательно будут отображать в своей структуре два последовательных этапа реализации программы развития. Для получения необходимого разнообразия, в отдельных случаях, может потребоваться обширная популяционная выборка.

Применение методики преобразования побеговой серии листьев в онтогенетическую, как и любой другой методики, требует навыка и не может быть полностью формализовано в настоящее время. Причина этого в том, что само понятие «сложность» (системы) вошло в научный обиход относительно недавно (Levins, 1973). Это понятие еще не превратилось в термин с фиксированным значением, но можно надеяться, что и в морфологии растений изучение структурной сложности со временем дополнит изучение алгоритмической. Система может казаться очень сложной, но порождаться с помощью простого алгоритма и наоборот. В идеале, применяемый критерий оценки видимой структурной сложности листа должен быть производным от алгоритма порождения этой структуры. Поэтому при разработке критерия оценки сложности пространственной структуры листа желательно сразу ориентироваться на этот идеал.

Итак, онтогенетической серией листьев мы считаем их последовательность, отображающую с необходимой полнотой последовательные этапы индивидуального формообразования. Индивидуальное формообразование (морфогенез) подразделяется на три относительно самостоятельных и независимых процесса — размерогенез, формогенез и структурогенез. Ведущим в концептуальном плане является процесс развития пространственной структуры, поскольку морфологическое строение пространственной конструкции определяется, в конечном итоге, числом и расположением структурных элементов,

исходно обладающих определенными размерами и формой. Поэтому методика сбора материала, его последующий анализ и последующая интерпретация результатов направлены на то, чтобы раскрыть структурогенетические аспекты формообразования.

При сборе материала мы стремимся охватить с максимальной полнотой структурное разнообразие листьев в пределах изучаемого вида растений. Критерием полноты охвата служит возможность построения непрерывного структурного ряда по заранее выбранному критерию структурной сложности. Анализ материала направлен на выявление отдельных операций преобразования, позволяющих перейти от предшествующего члена структурного ряда к последующему.

5.4. Заключение

После того, как идея полихронности биологического времени, вытекающая из концепции программированного морфогенеза, была сформулирована и детализирована до основных соотношений между биологическими временами листа и побега, мы обнаружили, что изучение биологических основ эстетики (Тернер, Пеппель, 1995) опирается на сходные постулаты:

1. Понимание действительности в самой своей основе невозможно без понимания времени.

2. Время не является неделимым — оно составное.

3. Время представляет собой иерархию все более и более сложных временных протяженностей (temporalities).

4. Становление наиболее сложных временных протяженностей — это часть общей эволюции Вселенной; в каком-то смысле эта эволюция и состоит в эволюции времени.

5. Иерархичность времени, каким мы его знаем, отражает и воплощает различные фазы его эволюции.

Это постулаты новой научной парадигмы, разработанной Международным обществом по изучению времени (Fraser, 1975). Примечательно не только сходство основных постулатов, но и совпадение сроков разработки этой парадигмы с периодом становления концепции программированного морфогенеза. По-видимому, потребность нового осмысления времени возникла одновременно в различных разделах науки. Но реализация этой потребности происходила параллельно и независимо, на что указывает различие концептуальных базисов.

Новая парадигма представляет собой обобщение некоторых психофизических закономерностей. Было обнаружено, в частности, что наши звуковые ощущения существенно зависят от величины интер-

вала между двумя последовательными сигналами. Если этот интервал очень краток, то звуки сливаются в восприятии; при некотором возрастании его величины слушатель слышит уже два звука, но еще не может определить их последовательность; при дальнейшем возрастании интервала он уже способен определить порядок следования сигналов, но еще не успевает реагировать на них; и на уровень привычных причинно-следственных отношений выходит при таких значениях временных интервалов, когда становится возможен диалог. Указанные особенности структурирования действительности свойственны и другим органам чувств и сознанию в целом.

Сходство морфогенетических и психофизических представлений о свойствах времени лишний раз подчеркивает важность изучения темпоральной организации живых систем. Очевидно, изучение возрастных состояний растений на современном этапе уже нельзя проводить без учета иерархичности и полихронности биологического времени. Это означает, что оценку общей возрастности растения следует дополнить характеристиками биологического возраста отдельных органов.

Биологический возраст растения в настоящее время определяется по общему габитусу и зрелости его генеративной сферы, по способности к образованию плодов и семян. Предлагаемая методика может быть использована для определения «возрастных состояний» листьев. В перспективе это позволит детализировать представления о возрасте и возрастности как отдельной особи, так и популяции.

НА ПУТИ К БАЗОВОЙ МОДЕЛИ

6.1. Модельный объект

6.1.1. Роициссус («комнатный виноград»)

Хрестоматийный пример менделевского гороха показывает, насколько важен выбор наиболее подходящего объекта исследования. Таким «горохом», в нашем случае, является *Rhoicissus rhomboidea* — распространенное комнатное растение, применяемое для создания гирлянд и зеленых занавесей. В обиходе его иногда называют просто «циссусом» (по первоначальному, еще линнеевскому наименованию рода *Cissus*) или «комнатным виноградом», поскольку оно относится к семейству виноградовых. Тонкий, слегка вьющийся стебель этого растения покрыт сложными листьями, каждый из которых состоит из трех листочков ромбовидной формы. Выбор «комнатного винограда» в качестве модельного объекта исследования обусловлен не только доступностью, но и сравнительной простотой строения листочков его сложного листа. Анализ закономерного усложнения пространственной организации этих листочков позволяет подойти к базовой модели развития листовых пластинок кратчайшим путем.

6.1.2. Листовое разнообразие. Предварительная характеристика

На первый взгляд, все листья роицциссуса представляются однотипными, но более детальный анализ позволяет обнаружить среди них ряд устойчиво повторяющихся вариантов строения. Этот анализ представлен в следующей главе, а в текущей мы ограничимся самым общим описанием разнообразия листьев этого вида. В первом приближении, в этом разнообразии можно выделить основные и промежуточные формы листьев (рис. 6.1).

Основные формы отличаются от промежуточных расположением зубчиков на верхнем (центральном) листочке сложного листа. У основных форм зубчики на верхнем листочке располагаются симметрично, а у промежуточных — асимметрично.

Среди основных форм, в свою очередь, можно выделить два морфотипа, отличающиеся числом зубчиков на верхнем листочке. У первого морфотипа на этом листочке имеется две пары боковых зубчиков, а у второго — три пары.

Итак, выделяя основные и промежуточные формы среди сложных листьев роицциссуса, мы учитываем число и расположение зубчиков только

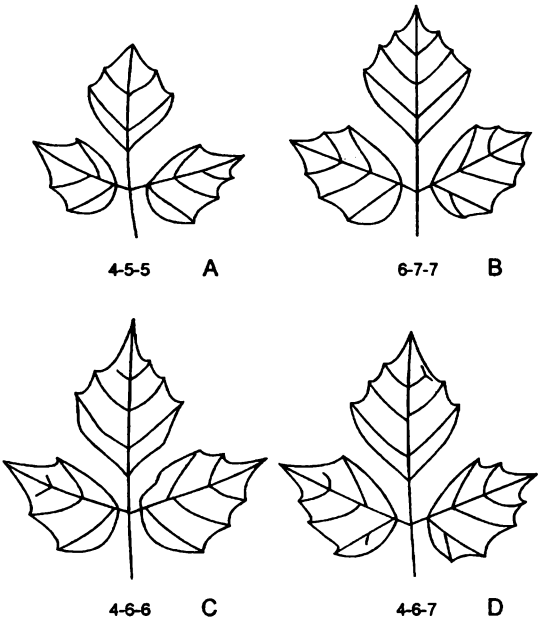


Рис. 6.1. Основные и некоторые промежуточные формы листьев роицциссуса (Rhoicissus rhomboidea).
A — морфотип 1, B — морфотип 2; C, D — промежуточные формы. Цифрами обозначена структурная сложность отдельных листочков

верхнего листочка, а особенности строения боковых листочков во внимание не принимаются. Подчеркнем, что это очень грубая, предварительная классификация морфологического разнообразия листьев этого вида, не включающая многие редкие варианты строения.

6.1.3. Двеллярная структура

Структурную сложность листа мы определяем по числу жилок и зубчиков следующим образом. Счетными единицами являются только те жилки, которые оканчиваются зубчиком или те зубчики, внутри которых проходят жилки. Назовем эти элементы «жилко-зубчиками» или «зубо-жилками», а соответствующий аспект организации листа — «зубо-жильной» структурой. Следуя традиции латинизации ботанической терминологии, переименуем эту структуру в денто-венальную,

а составляющие ее элементы назовем двэлами (денто-венальными элементами). Записывать это слово будем в «русифицированной» транскрипции, через «е». В дальнейшем, говоря о жилках или зубчиках как структурных элементах листа, мы подразумеваем под этим жилко-зубчики, или двелы.

Необходимость выделения двеллярной структуры вызвана тем, что между схемой жилкования и схемой размещения зубчиков нет полного соответствия. Не все визуально различимые жилки оканчиваются зубчиком. Некоторые либо не доходят до края листа, либо, приблизившись к нему, поворачивают в сторону (рис. 6.1, *C*, *D*). Жилка ведет себя то как река, иссыхающая в песках, то как поток, ветвящийся или меняющий направление после столкновения с препятствием.

Обсуждая наблюдаемую картину в понятиях генетики развития, можно сказать, что признак «жилка листа» отличает постоянная пенетрантность и варьирующая краевая экспрессивность. Жилка всегда присутствует на ожидаемом участке листовой пластинки, но ее краевое проявление в виде зубчика не всегда реализуется. Выделяя жилку, оканчивающуюся зубчиком, в качестве основного элемента пространственной структуры листа, мы устанавливаем, таким образом, своеобразный фильтр, через который становятся видны признаки, проявленные с максимальной «экспрессией».

6.1.4. Особенности строения промежуточных форм

Пример промежуточной формы, представленной на рис. 6.1, *C*, показывает, что ее центральный листочек заметно асимметричен. На его левой половинке имеется только два боковых зубчика, а на правой — три. Но хорошо различимых жилок ровно три пары, т.е. на уровне системы жилкования конструкция вполне симметрична. Асимметрия обусловлена отсутствием краевого проявления у верхней левой жилки центрального листочка, что связано с «незавершенностью» ее формирования.

Еще более сильно выражена асимметрия строения боковых листочков этого же листа. У левого из них имеется четыре зубчика, а у правого — шесть. Но схемы жилкования у того и другого совершенно одинаковы. Листочки отличаются только степенью развития верхней пары боковых жилок. На левом эта пара как бы недоразвита, т.е она еще не получила краевого проявления в виде зубчиков. Легко представить, что при полной экспрессии жилок этого листа общее число зубчиков на нем возросло бы до шести.

Аналогичные отклонения от строгой симметрии наблюдаются у второй промежуточной формы, представленной на рис. 6.1, *D*. Ее центральный листочек тоже асимметричен, но вместе они составля-

ют симметричную пару. Половинки центрального листочка как бы поменялись местами: на его левой стороне сейчас три зубчика, а на правой — два. На этот раз не получает краевого проявления правая верхняя боковая жилка. Не доходя до края листа, она словно упирается в невидимое препятствие и разветвляется на две, распространяющиеся далее в противоположных направлениях. Но ее нельзя назвать «недоразвитой» — суммарная длина жилки вполне достаточна для формирования зубчика.

Боковые листочки у этой формы сложнее, чем у предшествующей, и асимметрия их строения выражена сильнее. На левом из них пять зубчиков, а на правом — семь. Но схемы жилкования боковых листочков не отличаются. Меньшее число зубчиков на левом листочке связано с тем, что соответствующие жилки либо не доходят до края листа (как самая нижняя), либо, подходя к самому краю, поворачивают в сторону (как самая верхняя).

Итак, анализ строения промежуточных форм позволяет сказать, что формирование двеллярного элемента происходит в два этапа. На первом возникает необходимое условие для его проявления (жилка), а на втором — достаточное (зубчик). На том основании, что промежуточные формы листьев роициссуса совпадают по схеме жилкования и отличаются по степени «зубчикования» (по степени краевого проявления жилок), развитие двеллярной структуры можно подразделить на два процесса — ведущий (жилкование) и ведомый («зубчикование»).

6.1.5. Структурная сложность листа. Количественная оценка

Одной из характеристик строения листа роициссуса служит его сложность, определяемая по числу зубчиков. Число зубчиков отдельного листочка является показателем локальной сложности, а всего листа — показателем общей или суммарной сложности. У первого морфотипа показатели локальной структурной сложности составляют триаду значений 4-5-5. Средний член этой триады показывает число зубчиков на верхнем листочке, а боковые — на боковых (на правом и левом соответственно). Аналогично построены остальные триады (рис. 6.1).

Как правило, сложность боковых листочков сложного листа равна сложности верхнего или отличается от нее не более чем на один два зубчика. Поэтому значения суммарной структурной сложности у одного морфотипа могут отличаться. Минимально возможная суммарная структурная сложность первого морфотипа (в указанном диапазоне вариантов строения верхнего и боковых листочков) — 13 двел, а максимально возможная для второго морфотипа — 21 двел.

Суммарная структурная сложность промежуточных форм заполняет весь диапазон от 13 до 21 двела. Поэтому правильнее будет назвать эти формы переходными, поскольку они как бы соединяют между собой первый и второй морфотипы. Если учитывать у переходных форм последовательность вычленения каждого зубчика, то можно указать порядок превращения первого морфотипа во второй.

6.1.6. Структурная сложность и размер листа

Второй морфотип не только сложнее, но и несколько крупнее первого. Это проявление известного феномена — возрастания размеров листьев по мере увеличения их структурной сложности. Подобная зависимость наблюдается и у боковых листочков отдельного листа. Как правило, крупнее из них тот, структурная сложность которого выше. Указанная зависимость обусловлена двумя причинами: а) дискретностью процесса формообразования и б) относительным постоянством размера отдельного морфологического элемента. Поэтому добавление каждого нового элемента в пространственную конструкцию изменяет ее размеры на одну и ту же величину.

Положительная корреляция между показателями размера и степени структурной сложности наблюдается у листьев, развивающихся на одном побеге, в одно время и при сходных условиях. При сопоставлении разновозрастных листьев с разных побегов можно наблюдать все возможные соотношения между указанными показателями. Поэтому дискретность формообразования (называемая также «ритмичностью» или «квантированностью» морфогенеза) постоянно отмечается у самых различных объектов (Магомедмирзаев, 1972, 1990). В основе дискретности развития лежат известные пороговые реакции тканей (Lewis et al., 1977). Возможно, возникновение этого феномена как-то связано и с диссипативными структурами, о которых так много говорится в последнее время (Николис, Пригожин, 1979; Хакен, 1980; Zeeman, 1976)

6.2. Классификация морфологического разнообразия

6.2.1. Разнообразие верхних листочков сложного листа

Примеры основных и промежуточных форм листьев роициссуса, представленные на рис. 6.1, подобраны таким образом, чтобы с максимальной полнотой отобразить разнообразие строения верхнего и боковых листочков. Это разнообразие создается различиями в количестве и расположении зубчиков, а при совпадении количества — только различиями их расположения.

Разнообразие верхних листочков не исчерпывается приведенными примерами. Если известные варианты строения разместить по степени сложности двеллярной структуры с учетом правостороннего (D) и левостороннего (S) расположения зубчиков, то все наблюдаемое разнообразие упорядочивается в закономерный ряд. Этот ряд схематично представлен на рис. 6.2.

Помимо верхних листочков с двумя и тремя парами зубчиков, среди разнообразия сложных листьев роициссуса встречаются листочки с четырьмя парами зубчиков. Принимая во внимание только общее число зубчиков на верхнем листочке, можно сказать, что это третий морфотип. Он связан со вторым переходными формами.

Однако верхний листочек третьего морфотипа отличается от двух предшествующих не только числом, но и расположением жилок. Во-первых, четвертая пара жилок закладывается не на верхушке листочка, а при его основании, во-вторых, новые жилки ответвляются не от центральной оси, а от нижней пары уже имеющихся боковых жилок.

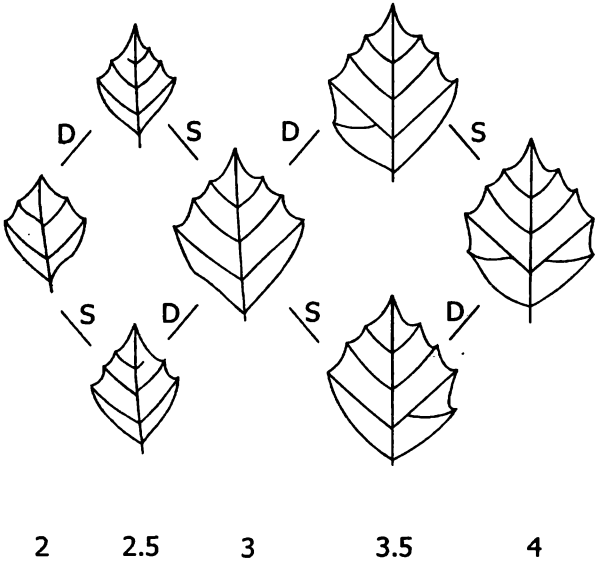


Рис. 6.2. Морфологическое разнообразие верхних листочков тройчатого листа роициссуса. Цифрами отмечена суммарная структурная сложность листочков (в двелах), буквами — направление вычленения новых элементов. D — правостороннее вычленение, S — левостороннее вычленение

Схема показывает, что три основные и четыре промежуточные формы образуют единую систему, связанную закономерными переходами. От верхнего листочка первого морфотипа (сложность которого равна пяти двелам) можно перейти ко второму (сложность семь двел) через любую из промежуточных форм (сложностью шесть двел каждая).

Промежуточные формы позволяют представить, в чем именно заключается эти переходы. Первый переход осуществляется в два этапа и состоит в вычленении новых структурных элементов на верхушке листочка. На первом этапе вычленяется один новый элемент с левой или правой стороны листочка. Это приводит к образованию первой пары промежуточных (переходных) D- и S-форм. На втором у каждой из этих форм симметрично вычленяется еще один новый элемент, что превращает ее в основную форму.

Второй переход (от второго к третьему морфотипу) также осуществляется в два этапа, но вычленение новых элементов происходит на этот раз при основании листочка.

Итак, переход от морфотипа к морфотипу — это процесс пошагового усложнения структуры, который выглядит как процесс пульсирующей асимметризации. На первом этапе формируются диссиметричные формы, которые на втором симметризуются.

6.2.2. Симметрия строения и стабильность развития

Порядок усложнения листа может существенно влиять на частоту встречаемости основных и промежуточных форм, если симметрия его строения отображает устойчивость развития. В этом случае частота встречаемости основных (симметричных) форм, как более устойчивых, будет выше, а промежуточных (асимметричных), как менее устойчивых — ниже. Распределение частот из одновершинного превратится в полимодальное, а одновершинной останется только огибающая кривая.

В последние годы, благодаря работам В.М. Захарова и его сотрудников (Захаров, 1981, 1982, 1987), «здоровье среды» все чаще оценивается по стабильности развития населяющих ее организмов. Показателем стабильности развития служит степень флуктуирующей асимметрии билатерально-симметричных структур. У растительных организмов такими структурами (тест-объектами) являются, как правило, листья (Кряжева, Чистякова, Захаров, 1996). Предполагается, что чем сильнее выражена асимметрия их строения, тем менее стабильно их развитие, а, значит, и менее благоприятны условия существования. К настоящему времени накоплен огромный эмпирический материал, показывающий, что степень флуктуирующей асимметрии возрастает в неблагоприятных условиях (Захаров, Кларк, 1993), но форма зависи-

мости между показателями симметрии строения и стабильности развития остается неизвестной. Неявно постулируется, что эта связь постоянна и неизменна, но способов ее проверки не предлагается.

Анализ частот встречаемости симметричных и асимметричных форм листьев, упорядоченных по степени структурной сложности, является искомым способом проверки. Очевидно, чем сильнее выражена полимодальность кривой распределения этих частот, тем больше сила связи между симметрией строения и стабильностью развития, а если полимодальность не выражена, то связь между этими параметрами очень слабая или вообще отсутствует.

Полимодальные распределения давно известны в ботанике. Такую форму имеют распределения числа краевых цветков в корзинках сложноцветных (Шмидт, 1961). Опыт анализа этих счетных признаков показал, что разности значений между соседними экстремумами (локальным минимумом и ближайшим локальным максимумом) варьируют в широких пределах. У одного и того же вида одни исследователи обнаруживают отчетливо выраженное полимодальное распределение значений этого признака, а другие — сильно сглаженное или даже обычное одновершинное (Шмидт, 1968). Причины указанных колебаний амплитуды полимодальной кривой распределения краевых цветков остаются неизвестными, но можно предположить, что они будут наблюдаться и при исследовании частот распределения симметричных и асимметричных листьев, благодаря варьированию силы связи между симметрией строения и стабильностью развития.

Не исключено, что у листьев одного и того же вида растений сила этой связи изменяется со временем, кроме того, она заметно различается у представителей разных видов. У вяза (*Ulmus*), например, все листья исходно асимметричны, а у некоторых видов бегоний (*Begonia*) асимметрия достигает такой степени, что листовая пластинка закручивается в спираль. Поэтому повышение диапазона флуктуирующей асимметрии в одних случаях служит значимым показателем снижения стабильности развития, а в других может быть обусловлено другими причинами, не имеющими к устойчивости онтогенеза прямого отношения. Из этого следует, что прежде чем использовать листья какого-либо вида растений в качестве тест-объекта для оценки «здоровья среды», необходимо предварительно определить, есть ли связь между признаками билатерально-симметричного строения и стабильностью развития. Критерием наличия такой связи будет полимодальная кривая распределения этих листьев, упорядоченных по степени структурной сложности в один ряд закономерно чередующихся симметричных и асимметричных форм.

6.2.3. Разнообразие боковых листочков сложного листа

Возвращаясь из области возможной «практической проверки» постулатов, на которые опирается методика измерения флуктуирующей асимметрии, к нашей теме, заметим, что разнообразие боковых листочков тройчатого листа роициссуса также не ограничивается рассмотренными выше примерами. По общему уровню сложности (общему количеству зубчиков без учета их расположения) выделяются четыре основные формы — четырехзубчатые, пятизубчатые, шестизубчатые и семизубчатые боковые листочки. А с учетом расположения зубчиков, среди пяти- и шестизубчатых листьев встречается еще по одной более редкой форме. Указанные варианты строения боковых листочков представлены на рис. 6.3.

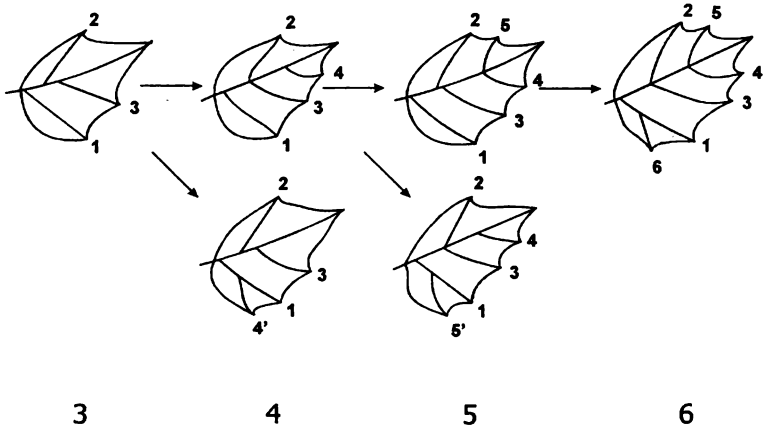


Рис. 6.3. Варианты строения боковых листочков тройчатосложного листа роициссуса. Крупными цифрами обозначена суммарная структурная сложность листочка, мелкими — последовательность формирования двеллярной структуры

6.2.4. Морфологическое разнообразие сложных листьев. Комбинативная система

Если ограничить число вариантов строения верхнего и боковых листочков сложного листа роициссуса рассмотренными выше примерами, то каждый лист можно представить как простую композицию из указанных форм, а происхождение их разнообразия — как результат комбинаторики.

На комбинаторное составление сложного листа из отдельных листочков накладываются всего два не очень жестких ограничения. Во-первых, суммарная сложность каждого из боковых листочков должна быть равна сложности центрального или отличаться от нее в меньшую сторону на один или два двела. Во-вторых, боковые листочки одного листа также должны иметь равную степень сложности или отличаться друг от друга не более чем на один—два двела.

Руководствуясь этими условиями, легко составить все потенциально возможное разнообразие листьев роициссуса. Фрагмент этого разнообразия, полученного комбинаторикой вариантов строения верхнего и боковых листочков, схематично представлен на рис. 6.4.

В комбинативной системе каждый вариант строения листа представлен триадным значением — тройкой цифр, указывающих структурную сложность составляющих его листочков. Значение центрального и крайних членов этой тройки соответствует сложности верхнего и боковых листочков. Например, триада 4-5-4 означает, что у этого листа на верхнем листочке пять зубчиков, а на боковых — по четыре.

13	14	15		23
4-5-4	4-5-5	5-5-5		
	5-5-4	4-5-6		
	4-6-4	4-6-5		
				7-9-7

Рис. 6.4. Комбинативная система листьев роициссуса (фрагмент). Верхний ряд — суммарные значения структурной сложности листа в двелах. Дополнительные пояснения в тексте

Триадные значения упорядочены построчно, в порядке возрастания суммарной структурной сложности. Верхняя строка показывает величину этой сложности в двелах. Поскольку сложность верхнего листочка колеблется в интервале от пяти до девяти двел, а боковых — от четырех до семи, то суммарная структурная сложность тройчатого листа будет изменяться в диапазоне от 13 (4+5+4) до 23 (7+9+7) двел.

Крайним точкам этого диапазона отвечают единственно возможные варианты строения. Это первый морфотип с одинаковыми боковыми листочками, минимальными по степени сложности, и третий с одинаковыми, максимально сложными боковыми листочками.

Каждому из промежуточных «строчных» значений сложности отвечают несколько вариантов строения листьев. Например, второму значению (14 двел) отвечают уже три варианта, схематично представленные триадами 4-5-5, 5-5-4 и 4-6-4. Первые две из этих триад описывают варианты строения первого морфотипа. Они отличаются от крайнего, минимально возможного варианта только тем, что у одного из боковых листочков появляется дополнительный зубчик. Третье триадное значение описывает строение формы, переходной между первым и вторым морфотипами. У этой формы асимметричный верхний листочек и одинаковые, минимально сложные боковые. Сходная картина изменчивости строения свойственна листьям, отвечающим остальным промежуточным суммарным значениям структурной сложности.

6.2.5. Структурный тип и варианты его строения

При анализе строения листьев, обладающих одинаковой структурной сложностью, мы ограничились описанием различий, обусловленных разносложностью боковых листочков и порядком их расположения. Этого достаточно, чтобы привлечь внимание к принципиально важному моменту — структурной изомерии равносложных листьев.

В первой, предварительной классификации, структурной изомерии не придавалось особого значения. Выделяя в природном разнообразии основные и промежуточные (переходные) формы листьев, мы руководствовались, по существу, эстетическим критерием. Практически удобно различать морфотипы на основании симметрии или асимметрии расположения зубчиков на верхнем листочке, но не известно, значимы или нет эти нарушения симметрии строения для самого листа.

Упорядочивая листья по степени структурной сложности, мы изменяем критерии классификации. Ведущим параметром становится не расположение элементов, а их число. В результате, устанавливаются новые границы классификационных единиц, внутри которых оказываются прежние основные и промежуточные формы. Эти формы представляют собой структурные изомеры равносложных листьев.

Комбинативная система интересна не тем, что высвечивает всю условность и субъективность прежней классификации (она сама является искусственным построением), а принципиально новым смыслом, которым наделяется в ней классификационный объект. Этот смысл — идея структурного типа и вариантов его воплощения.

В данном случае структурный тип задан числом, указывающим значение суммарной структурной сложности листа, а вариантами его воплощения являются структурные изомеры — конкретные формы листьев роициссуса. Структурный тип не имеет самостоятельного

(индивидуального) морфологического проявления. Его конкретной формой является множество отдельных вариантов воплощения. Не являются исключением и структурные типы, задаваемые минимальным (13 двел) и максимально возможным (23 двела) в нашей выборке значениями структурной сложности. Единичность имеющихся вариантов воплощения обусловлена ограничениями, наложенными на структурную сложность составляющих элементов.

Итак, в исходной классификации листья упорядочены по расположению элементов, а в комбинативной системе — по их числу. Если мы совместим эти не противоречащие друг другу способы классификации, то получим сложно переплетенную сеть всех возможных форм.

6.3. Происхождение и развитие листового разнообразия

6.3.1. Тенденции развития

Комбинативная система листьев роициссуса включает только ту часть их разнообразия, которая размещается в интервале структурной сложности от нижней границы в 13 двел и до верхней в 23 двела. А какое строение имеют листья, сложность которых выходит за указанные пределы? Ответ на этот вопрос можно получить двумя способами: увеличить объемы выборки, в надежде отыскать желаемые формы, либо вывести их теоретически, руководствуясь наблюдаемыми тенденциями развития. Выберем второй способ и реконструируем потенциально возможные формы листьев роициссуса, экстраполируя основные тенденции их развития в сторону меньших и больших значений.

Первая, наиболее очевидная тенденция — последовательное усложнение двеллярной структуры. Усложнение выражается в том, что на одном из листочков сложного листа закладывается жилка, которая получает затем краевое проявление в виде зубчика. Будем рассматривать появление зубчика как морфологическое выражение одного шага развития двеллярной структуры.

Выше уже отмечалось, что превращение пятизубчатого верхнего листочка (первая морфа) в семизубчатый (вторая морфа) происходит за два шага. Аналогично (за два шага) формируется третья морфа, только новая пара жилок закладывается на нижней стороне верхнего листочка. Увеличение структурной сложности бокового листочка также осуществляется за счет очередного заложения новых жилок на нижней и/или верхней его сторонах.

Вторая, менее очевидная тенденция — расчленение листовой пластинки на части по мере усложнения двеллярной структуры.

Косвенным указанием на расчленение как на процесс, порождающий сложный лист роициссуса из простого, служит форма смежных краев верхнего и боковых листочков. Их очертания повторяют друг друга, как трансатлантические побережья материков. Создается впечатление, что это раздвинутые края одного разреза.

Помимо косвенных, тому имеются и прямые свидетельства. Первые ювенильные листья роициссуса, а также листья, формирующиеся из спящих почек при основании побега, являются, как правило, простыми цельными и только изредка — рассеченными на отдельные листочки. Простые листья роициссуса по размеру, форме и структурной сложности ближе к отдельным листочкам типичного тройчатого листа. В виде цельной листовой пластинки иногда встречается даже первая морфа. Примеры простых и сложных листьев роициссуса равной двеллярной сложности представлены на рис. 6.5.

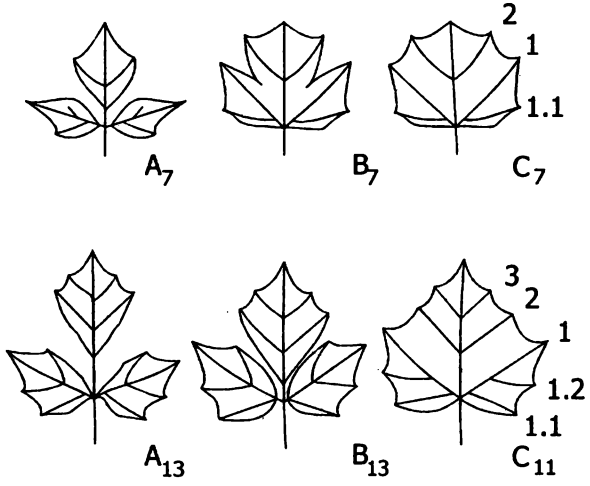


Рис. 6.5. Варианты строения простых цельных и рассеченных (сложных) листьев роициссуса.
Ювенильные формы: A_7 — простой лист, B_7 — переходная форма, C_7 — сложный лист. Первый морфотип: A_{13} — типичный сложный лист, B_{13} — гипотетическая промежуточная форма, C_{11} — простой лист. Индексы показывает сложность двеллярной структуры, а цифры у кончиков жилок — их номер и порядок. Дополнительные пояснения в тексте

Сопоставление простых и сложных листьев роициссуса позволяет сделать вывод, что сложные возникли из простых путем расчленения. На это указывает сходство двеллярной структуры тех и других. У простых листьев она реализована в пределах одной листовой пластинки, а у сложных распределена между тремя листочками сложного листа.

У ювенильного листа суммарная сложность цельных (A_7) и рассеченных (C_7) форм одинакова. У цельной (семизубчатой) формы от центральной его оси отходят две пары боковых жилок 1-го порядка — верхняя и нижняя, а от нижней пары — еще одна пара боковых жилок 2-го порядка. Превращение одной в другую позволяет понять условный вариант строения (B_7). На него нанесены пунктирные линии, показывающие, как была «раскроена» цельная листовая пластинка на отдельные листочки. Разрезы начинаются между первым и вторым боковыми зубчиками и ведут к основанию листовой пластинки. Верхняя пара боковых жилок 1-го порядка отходит к верхнему листочку, а нижняя пара боковых жилок 1-го порядка и отходящая от нее пара боковых жилок 2-го порядка — к боковым листочкам.

У первого морфотипа сложность расчлененного листа (A_{13}) превышает сложность цельного (C_{11}), поскольку при отчленении нижней пары боковых осей 1-го порядка от них одновременно отчленяются в верхнем положении пара боковых осей 2-го порядка. Подобное происходит и при расчленении цельной листовой пластинки ювенильного листа, но на его мелких боковых листочках эти оси не успевают получить краевое проявление в виде зубчиков.

В наблюдаемой картине расчленения листовой пластинки выделим три операции преобразования. Назовем первую из них «разрезанием», вторую — «раздвиганием», а третью — «растяжением». Выделение трех операций связано с тем, что одного «разрезания» недостаточно для превращения простого листа в сложный. Чтобы полученные сегменты превратить в самостоятельные листочки, их необходимо пространственно отделить друг от друга и наделить черешочками.

Операция «разрезание» выражается в появлении «разреза» на листовой пластинке, глубина которого может варьировать. С внешней стороны это очень похоже на разрезание ножницами листа бумаги. «Раздвигание» состоит в отодвигании мезофилла от линии разреза. Последующее «растяжение» еще больше раздвигает края разреза за счет увеличения длины открытых им жилок. Возрастание длины жилок происходит благодаря так называемому интеркалярному (вставочному) росту. Предполагаемый механизм наблюдаемого в процессе эволюции превращения пальчатых форм листьев в перистые А.Л. Тахтаджян назвал интеркаляцией рахиса (Тахтаджян,

1964). Мы будем называть интеркаляцией увеличение длины любой жилки, понимая под этим не онтогенетическое или эволюционное, а конструкционное преобразование.

О реальных механизмах осуществления указанных операций ничего не известно, но само их выделение позволяет лучше понять свойства системы. Наблюдение над процессом интеркаляции, в частности, наводит на мысль, что рахис (главная жилка листа) обладает естественной склонностью к растяжению, но этому препятствует окружающий ее мезофилл. Пока он не надрезан до самой жилки, никакой интеркаляции не происходит. С внешней стороны картина напоминает ситуацию со сжатой пружиной, вшитой в ткань. Чтобы пружина распрямилась, ткань на ней надо надрезать с обеих сторон.

А наблюдение над процессом «раздвигания» краев разреза указывают на особые свойства мезофилла. Он ведет себя как вязкая жидкость, обладающая заметным поверхностным натяжением. Поэтому его края словно провисают между выступающими кончиками жилок, отступая от линии разреза.

Что же касается процесса «разрезания», то механизмы его осуществления являются, по всей видимости, сугубо морфогенетическими, а вероятную причину подсказывает факт совпадения размеров простых листьев роициссуса с размерами отдельных листочков его сложных листьев. Подобное совпадение отличает не только роициссус, но и листья многих других видов растений. Исходя из этого, можно высказать предположение, что существует какой-то механизм контроля размера листа, а способом этого контроля служит расчленение листовой пластинки.

Вероятной причиной расчленения является превышение значений каких-то пороговых характеристик этой пространственной конструкции. Такими характеристиками могут быть как абсолютные показатели ее строения (длина проводящей системы, например), так и относительные (типа отношения объема клеточной массы к ее поверхности, определяющего эффективность диффузии). По-видимому, все эти показатели так или иначе связаны с размерами листовой пластинки, поэтому она расчленяется по мере роста. В результате, оптимальные значения характеристик, определяющих устойчивость и эффективность функционирования системы, восстанавливаются. Поэтому у сравнительно мелких и менее сложных листьев роициссуса листовая пластинка еще цельная, а у более крупных и сложных она уже рассечена на отдельные листочки.

Итак, простые и сложные листья роициссуса можно рассматривать как варианты воплощения одной и той же двеллярной структуры.

Идентичность двеллярной структуры служит основанием для выявления некоторых неочевидных гомологий в строении листьев. В частности, боковые листочки тройчатого листа гомологичны нижней паре боковых осей простого. Следовательно, центральная жилка бокового листочка — это не аналог центральной оси листа, а ответвление от нее — нижняя боковая ось. Это позволяет при описании осевого строения простых и сложных листьев использовать единую систему обозначений. Назовем все боковые оси, отходящие от центральной, осями 1-го порядка, а боковые оси, отходящие от осей 1-го порядка — осями 2-го порядка. Образец нумерации осей различных порядков приведен на рис. 6.5. Нумерация ведется от основания листа. Перед номером оси 2-го порядка указан номер оси 1-го порядка, от которой она отходит.

6.3.2. Пересечение нижней границы. Экстраполяция путем редукции

Экстраполяция двеллярной структуры листа роициссуса в сторону меньших значений не представляет больших трудностей. Исходя из того, что у верхнего листочка первого морфотипа имеется, помимо центрального, две пары боковых зубчиков, а у верхнего второй — три пары, легко представить еще более простой верхний листочек, у которого всего одна пара боковых зубчиков. Так устроен, в частности, верхний листочек расчлененного ювенильного листа. Отступая по этому пути еще на шаг, получаем верхний листочек без боковых жилок, с гладким краем и единственным верхним зубчиком (рис. 6.6).

Аналогично выводится простейшая форма бокового листочка. У минимально сложных, всегда асимметричных боковых листочков имеются три боковые жилки (одна верхняя и две нижних), которые располагаются в очередной последовательности. А на боковых листочках расчлененного ювенильного листа находится только одна боковая жилка, расположенная на его нижней стороне. Если же имеется и вторая боковая жилка, то располагается она на верхней стороне и часто не получает краевого проявления. Эти примеры позволяют указать следующий порядок усложнения строения бокового листочка: первой появляется боковая жилка (жилка 2-го порядка) на его нижней стороне, затем новая боковая жилка появляется на верхней и далее — вновь на нижней стороне. Удаляя эти жилки в обратной последовательности, получаем ту же форму — простой цельный листочек с гладким краем и единственным зубчиком (рис. 6.6).

Комбинация простейших форм верхнего и боковых листочков дает тройчатый лист роициссуса. Но поскольку малосложные листья редко

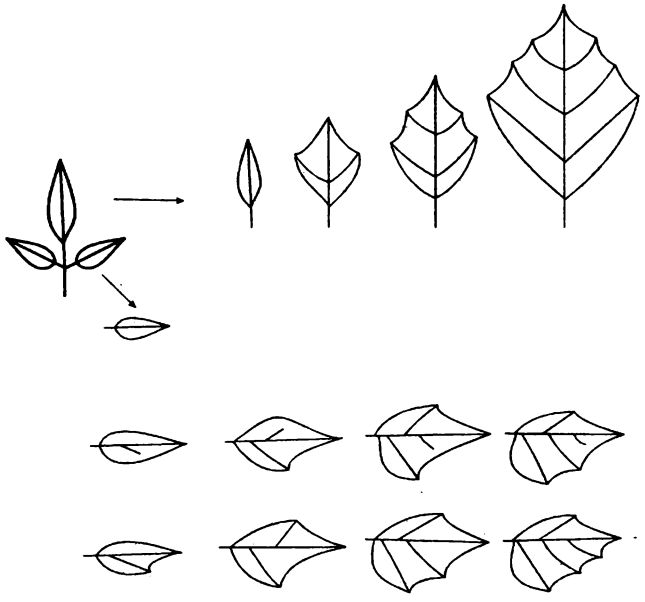


Рис. 6.6. Реконструкция простейших форм листа роициссуса. Пояснение в тексте

расчленяются на отдельные листочки, гипотетическую простейшую форму можно представить в виде трехзубчатого или даже «однозубчатого» простого цельного листа небольших размеров.

6.3.3. Порождение разнообразия

Реконструкция простейшей исходной (в конструкционном плане) формы листа роициссуса позволяет по-новому взглянуть на первоначально выделенные основные формы. Если руководствоваться не частотой встречаемости природных форм листьев, а конструкционными закономерностями их развития, то самым первым морфотипом логично считать простейшую пространственную конструкцию. Кроме того, учитывая постоянно восстанавливаемую симметрию ее строения, в качестве одного полного шага развития можно выбрать формирование одной пары боковых жилок на центральной оси. В таком случае, простой цельный однозубчатый лист следует считать представителем нулевого морфотипа, поскольку от его центральной оси не отходит ни одной пары боковых жилок 1-го порядка, а первым морфотипом будет

трехзубчатый лист. Варианты строения каждого морфотипа могут отличаться глубиной расчленения листовой пластинки. В число представителей первого морфотипа войдет не только трехзубчатый, но и простой трехлопастной лист, а также тройчатосложный лист, расчлененный на отдельные простые цельные однозубчатые листочки.

Второй морфотип отличается от первого тем, что у него отчленяются от центральной оси две пары боковых осей 1-го порядка. Разнообразие вариантов строения листа в пределах второго морфотипа создается уже двумя способами.

Первый, прежний способ — варьирование глубины расчленения листовой пластинки. Ювенильные формы, как было показано выше, существуют в виде простых цельных или расчлененных на отдельные листочки сложных листьев. Теоретически можно представить еще и весь спектр переходных «полусложных» форм, а также предельные варианты расчленения сложных листьев. Расчленение листовой пластинки как бы выявляет ее осевую структуру. У роициссуса это достигается расчленением листовой пластинки на отдельные однозубчатые листочки.

Второй, новый способ — варьирование числа боковых осей 2-го порядка, отчленяющихся от боковых осей 1-го. У первого морфотипа боковых осей 2-го порядка еще не было, а у второго они уже появляются. Например, второй морфотип без осей 2-го порядка представляет собой пятизубчатый лист. Это минимально сложный вариант его строения. Пример более сложного варианта — рассмотренный ранее ювенильный семизубчатый лист. Дополнительная пара зубчиков возникла в результате отчленения от нижней пары боковых осей 1-го порядка еще одной нижней пары боковых осей, но уже 2-го порядка. Встречаются и еще более сложные — девятизубчатые ювенильные листья, возникающие в результате отчленения от нижней пары боковых осей 1-го порядка двух новых пар боковых осей 2-го порядка.

Итак, морфологическое разнообразие листьев роициссуса создается двумя способами. Первый — варьирование числа боковых осей 1-го порядка. Анализ разнообразия вариантов, упорядоченных по степени структурной сложности, показывает, что оно увеличивается путем акропетальной достройки двеллярной структуры: каждая новая пара осей закладывается выше предшествующей.

Число пар боковых осей 1-го порядка служит главным дискриминирующим признаком при выделении (распознавании) основных форм (морфотипов). В пределах теоретически возможного ряда основных форм, предварительно выделенные нами морфотипы являются не первым и вторым, а третьим и четвертым. К четвертому морфотипу относится и сложный лист, у верхнего листочка которого имеется четыре пары

зубчиков, поскольку новая пара жилок (и зубчиков) закладывается на нижней стороне этого листочка, а не отчленяется от центральной оси. Ювенильные листья представляют собой варианты строения второго морфотипа. Если появление каждого нового морфотипа рассматривать как один шаг развития, то программу развития листа роициссуса можно подразделить на четыре шага. Наиболее распространенные морфотипы показывают, что формирование двеллярной структуры листа останавливается чаще всего на третьем или четвертом шаге.

Второй, менее распространенный, но более впечатляющий способ порождения листового разнообразия — варьирование глубины расчленения листовой пластинки. Этот способ реализуется на уровне отдельных морфотипов и характерен для первых шагов их развития. Поэтому в виде цельных и расчлененных форм встречаются только ювенильные листья, а среди зрелых листьев роициссуса простых цельных форм практически не встречается.

Такова очень грубая, качественная картина, не учитывающая: а) асимметрии заложения осей 1-го порядка б) асимметрии заложения осей 2-го порядка, в) асимметрии расчленения, г) изменения порядка (последовательности) заложения осей, д) изменения порядка и глубины расчленения и т.п. Если учитывать еще и эти переменные, то размерность классификационного пространства существенно возрастает, и набор потенциально возможных форм листа роициссуса становится необозримым.

6.3.4. Пересечение верхней границы. Экстраполяция путем компликации

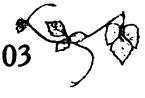
Прогнозирование вариантов строения листьев роициссуса более сложных, чем имеющиеся, представляет значительные трудности. Это обусловлено тем, что основные переменные, задающие реальное пространство возможных форм, связаны между собой. При конструировании простейших морфотипов этой связью можно было пренебречь, поскольку в той части пространства форм, где они помещаются, разнообразие невелико. Усложненные морфотипы, напротив, находятся в практически бесконечной сфере потенциально возможных форм. Поэтому для отыскания ближайших прототипов следует предварительно ответить на три вопроса: а) в какой последовательности происходит заложение жилок одного порядка, б) как изменяется соотношение числа боковых осей различных порядков при увеличении их количества (в нашем случае — числа боковых осей 2-го порядка при увеличении числа боковых осей 1-го) и в) как соотносится усложнение двеллярной структуры с ее расчленением (необходимо выяснить, в частности, сохраняется или изменяется порядок расчленения по мере усложнения, а если изменяется, то в каком направлении).

Порядок заложения жилок в отдельном листочке зависит от его положения в листе. Заложение боковой жилки на одной из сторон верхнего листочка сопровождается, на следующем шаге, заложением новой жилки на противоположной стороне. Можно сказать, что в процессе развития верхнего листочка происходит последовательная симметризация его структуры.

Иная картина наблюдается при усложнении строения боковых листочков. У типичного четырехзубчатого листочка имеются три боковые жилки, две из которых всегда находятся на его нижней стороне, а одна — на верхней. Жилки располагаются в очередной последовательности, отображая порядок формирования двеллярной структуры. Первой закладывается нижняя боковая жилка, второй — верхняя, третьей — опять нижняя. Дальнейшее усложнение происходит со сдвигом указанной последовательности заложения. Следующая (четвертая) боковая жилка закладывается не на верхней, а вновь на нижней половинке бокового листочка. Это нарушение ожидаемой последовательности заложения регистрируется как изменение порядка нумерации (рис. 6.3).

Итак, боковые жилки на верхнем листочке — это жилки 1-го порядка. Порядок их заложения остается одним и тем же, независимо от уровня сложности структуры. А боковые жилки на боковом листочке — это жилки 2-го порядка, и в последовательности их заложения наблюдается «ритмический перебой». Поэтому прямая экстраполяция процесса усложнения листа роициссуса возможна только на морфотипическом уровне. Формально увеличивая число пар боковых осей 1-го порядка, мы будем получать все более протяженный ряд морфотипов. Для реконструкции вариантов строения одного и того же морфотипа на уровне боковых осей 2-го порядка, необходимо установить причину наблюдаемого «сбоя». Выяснение указанных причин является одновременно ответом на второй вопрос: как соотносятся между собой боковые оси различных порядков?

Причина отмеченного «перебоя» обусловлена тем, что в процессе развития возрастает степень симметрии не только верхнего, но и боковых листочков. На этих листочках в очередной последовательности закладываются только две первые боковые жилки — нижняя и верхняя, а третья (нижняя) образует уже почти симметричную пару со второй. Тем самым, строение бокового листочка приближается к строению верхнего. Наблюдаемый «перебой ритма» отображает момент перехода от очередного порядка заложения боковых жилок к симметричному, парному. Непарной у бокового листочка остается одна, самая первая нижняя жилка. В результате, на фоне квазисимметричного расположения второй и третьей жилок четвертая снова закладывается как нижняя.



Помимо нарушения последовательности заложения жилок в пределах одного порядка, более существенными являются «нарушения», состоящие во «внеочередном» заложении жилок последующих порядков. Эти «нарушения» происходят у верхнего и боковых листочков при сходной степени сложности двеллярной структуры. Превращение семизубчатого верхнего листочка (три пары жилок 1-го порядка) в девятизубчатый, как было показано выше, происходит не путем достройки сверху еще одной пары боковых жилок 1-го порядка, а в результате отчленения от нижней пары этих жилок еще одной пары жилок 2-го порядка.

Сходные соотношения наблюдаются при формировании жилок на боковых листочках сложного листа роициссуса. Редкие варианты его строения, как показывает рис. 6.3, появляются не только в результате изменения направления отчленения новой жилки (появление ее на нижней, а не на верхней стороне бокового листочка), но и в результате нарушения очередности вычленения. Боковая жилка 3-го порядка появляется в том случае, если число боковых жилок 2-го порядка на нижней стороне листочка достигает трех, а в отдельных случаях — только двух.

Систематизируя эти наблюдения, можно сделать вывод: если на центральной или любой другой оси уже имеются три пары жилок одного порядка, то затем вычленяются жилки следующего порядка. Таково соотношение между боковыми жилками различных порядков в двеллярной структуре листа роициссуса.

Сохранение этого соотношения позволяет рассматривать три последовательно расположенные жилки как показатель некой пороговой величины, задающей предел однородного усложнения двеллярной структуры. Превышение этого значения изменяет «род» (порядок) элементов — влечет за собой появление жилок следующего порядка.

Если представить себе, что данное соотношение будет сохраняться в процессе дальнейшего усложнения листьев этого вида, то мы получаем формальное основание для конструирования более сложных двеллярных структур. А если дополнительно предположить, что это же соотношение служит сигналом к расчленению листовой пластинки на отдельные листочки, то получаем ответ и на третий вопрос. Этот ответ может звучать так: как только сложность какого-либо фрагмента двеллярной структуры на листовой пластинке достигает четырех элементов, три из которых являются осями предшествующего порядка, а четвертый — последующего, этот фрагмент отчленяется от нее в виде самостоятельного листочка. Гипотетический морфотип листа роициссуса, отвечающий этим условиям, представлен на рис. 6.7.

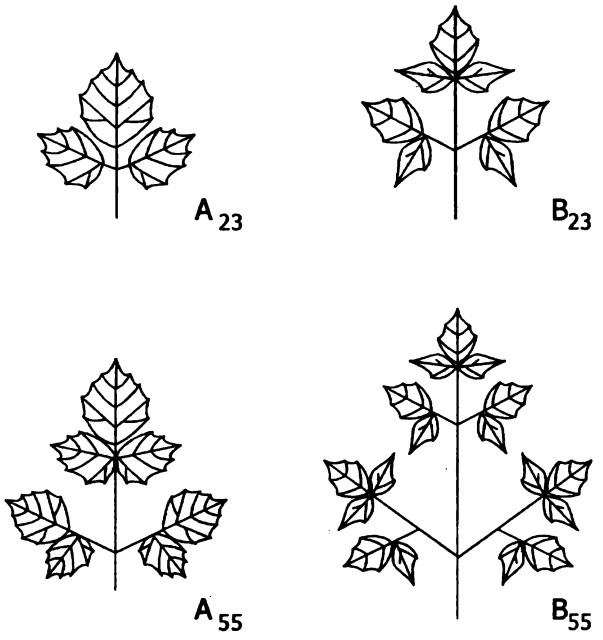


Рис. 6.7. Переход от реальной к потенциально возможной форме листа роицциссуса.
«Цельная» (A_{23}) и «расчлененная» (B_{23}) формы четвертого морфотипа, A_{55}, B_{55} — цельная и расчлененная формы пятого морфотипа. Пояснение в тексте

Принимая во внимание тот факт, что среди ювенильных листьев роицциссуса встречаются как простые цельные, так и расчлененные формы, представим, что и более сложные морфотипы могут существовать в этих же формах. Критерием «цельности» и «расчлененности», в данном случае, служит не слитность или раздельность листочков сложного листа, а величина фрагмента двеллярной структуры, превышение которой вызывает ее отчленение. У реальных листьев, как говорилось выше, эта величина равна трем последовательно расположенным осям одного порядка. Этому условию отвечает пространственная конструкция, представленная на рис. 6.7 (A_{23}). Это четвертый морфотип (четвертый член усложняющегося морфотипического ряда), поскольку от его центральной оси отходят четыре пары боковых осей 1-го порядка. Нижняя пара этих осей отделилась от предшествующих и превратилась в самостоятельные листочки.

Допустим, критическая величина уменьшилась до двух последовательно расположенных осей. Согласно новому условию, четвертый морфотип является «цельной» формой, поскольку число последовательно расположенных осей в пределах каждого листочка у него превышает критическое — оно равно трем, а не двум. Следовательно, эта форма должна расчленяться, чтобы вернуться к критическим величинам. На рис. 6.7 (B_{23}) представлена «расчлененная» форма четвертого морфотипа. Индекс показывает, что суммарная структурная сложность не изменилась. Число двеллярных элементов осталось прежним. Изменилось только их распределение по новым, более многочисленным листочкам. Верхний девятизубчиковый листочек расчленился на три, а каждый из семизубчиковых боковых — на два более мелких листочка. Общее число листочков возросло до семи, а их структурная сложность уменьшалась до уровня, характерного для самых мелких ювенильных листьев роициссуса.

Представим, что каждый из этих «ювенильных» листьев превратился в «зрелый», т.е. повысил свою сложность до уровня, превышающего критический. Порядок усложнения указан на рассмотренной ранее схеме редукции к простейшему морфотипу (рис. 6.6), а также на рис. 6.2 и 6.3. В итоге, получаем уже новый, пятый морфотип, поскольку в процессе усложнения верхнего листочка у него возникла новая пара боковых жилок 1-го порядка на верхушке центральной оси. Свою сложность увеличили и остальные листочки, превратившись в семи- и девятизубчиковые (рис. 6.7, A_{55}). А это, по условию, уже предельная сложность, поэтому их следует рассматривать как «цельные» формы. Поэтому можно представить, что они будут расчленяться и далее. Если это произойдет, то появится сложный лист, состоящий из 17-ти мелких листочков (рис. 6.7, B_{55}). Действуя таким образом, порождение все более сложных морфотипов листа роициссуса можно продолжать до бесконечности.

6.4. Заключение

Анализ морфологического строения листьев роициссуса показывает, что в их разнообразии присутствует определенная упорядоченность. Эта упорядоченность — следствие процесса индивидуального формообразования. Главная особенность этого процесса — пошаговая реализация программы развития с периодическими остановками на промежуточных этапах. Поэтому морфологическое разнообразие листьев можно упорядочить в единый ряд, отображающий указанную пошаговую последовательность.

Пошаговая реализация программы развития листа сопровождается закономерным усложнением его морфологического строения. Если в качестве показателя структурной сложности выбрать число боковых осей, получающих краевое проявление в виде зубчиков на краю листовой пластинки, а в качестве показателя одного шага развития структуры — отчленение от главной жилки листа новой пары боковых осей, то мы получим набор признаков, позволяющих представить наблюдаемые процессы развития в количественном виде. Выборка, полученная случайным образом, дает набор морфотипов, строение которых указывает, на каких шагах происходят «остановки» процесса реализации программы развития. Типичные морфотипы можно рассматривать как маркеры наиболее частых «остановок» и одновременно — тех отрезков морфогенетической траектории, которые успевают реализоваться по этой программе.

В процессе индивидуального формообразования листа роициссуса остановки процесса реализации программы его развития происходят чаще всего на третьем и четвертом шагах, поэтому в морфологическом разнообразии листьев этого вида преобладают два основных морфотипа. Изредка наблюдаются остановки развития на более ранних этапах, отвечающих второму шагу формообразования. На морфологическом уровне это выглядит как появление атипичных простых цельных листьев, но их сложность совпадает со сложностью отдельных листочков типичного тройчатого листа. Всего, следовательно, на морфологическом разнообразии листьев роициссуса можно проследить процесс реализации программы развития на протяжении трех последовательных шагов.

Анализ пространственных конструкций, формирующихся на протяжении указанных шагов, позволяет указать три основных фактора, порождающих морфологическое разнообразие листьев роициссуса: усложнение пространственной структуры, ее расчленение и нарушение билатеральной симметрии. Морфологическим показателем порога расчленения листа роициссуса является величина фрагмента двеллярной структуры, численно равная трем последовательно расположенным осям одного порядка. Руководствуясь указанной величиной порога расчленения пространственной конструкции на фоне ее усложнения, можно представить происхождение морфотипически все более сложных листьев этого вида.

Но полученная модель является очень жесткой. В ней присутствует только один варьирующий параметр — величина двеллярной структуры, превышение которой вызывает ее расчленение. Для придания этой модели большей гибкости следует установить, чем определяется последовательность заложения осей одного порядка и каковы условия перехода к формированию осей следующего порядка.

ВНУТРИИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ ЛИСТА РОИЦИССУСА

7.1. Проблема, цели и задачи

Многие ботанические объекты оказываются удобными моделями при разработке популяционно-морфологических, популяционно-генетических и феногенетических проблем в первую очередь благодаря явлению метамерии (Мамаев, Махнев, 1982; Семериков, 1986; Магомедмирзаев, 1990). Листья являются типичными метамерами — гомологичными повторяющимися элементами растения. Метамеры одного и того же растения, построенные на основе одного генотипа, но реализующиеся при разной констелляции факторов среды, позволяют приблизиться к оценке соотношения роли генотипа и среды в развитии растения. С.А. Мамаев (1973) выделяет в этой связи особую форму внутрииндивидуальной изменчивости — эндогенную изменчивость растений, основанную на метамерии. Неудивительно поэтому, что анализ внутрииндивидуальной изменчивости наиболее распространен на метамерных органах растений — листьях (Кренке, 1933—1935, 1940; Мамаев, 1973; Мамаев, Махнев, 1982, 1988; Семериков, 1986; Махнев, 1987; Корона, 1987; Магомедмирзаев, 1990).

Важно в этой связи подчеркуть, что существующий в настоящее время мощный аппарат статистического анализа, который специально разработан для изучения популяций и популяционной (групповой) изменчивости, возможно применить и к изучению закономерностей внутрииндивидуальной изменчивости растений. В этом смысле метамеры одного и того же растения можно уподобить «особям» популяции (например, «теневые» и «световые» листья являются аналогами особей, живущих и развивающихся в контрастных биотопах), а сравнение групп метамеров разных особей растений (разных генотипов) — межпопуляционному сравнению. Такой взгляд на соотношение внутрииндивидуальной и индивидуальной изменчивости позволяет приблизиться к выявлению паратипической и генотипической компонент изменчивости. Одновременно появляется возможность решения целого ряда феногенетических проблем. Применение технологии популяционного анализа к изучению групповой внутрииндивидуальной изменчивости листьев растений позволит, на наш взгляд, решить не только многие до сих пор нерешенные проблемы феногенетики, экологической морфологии и физиологии развития растений, но и приблизиться к общебиологическому пониманию самого явления изменчивости.

Наряду с метамерной изменчивостью, структура листа растений в значительной степени проявляет антимерную изменчивость, или флуктуирующую асимметрию (Захаров, 1987; Кряжева и др., 1996). В то же время известно, что подавляющее большинство элементов билатеральных антимерных структур животных, подверженных флуктуирующей асимметрии, одновременно имеют пороговую природу варьирования (Berry, Searle, 1963; Grüneberg, 1963; Blow, Boyd, 1992; Васильев, 1988). У листьев растений, исходя из закономерностей их внутрииндивидуальной изменчивости, билатеральные антимерные структуры также имеют пороговую природу изменчивости (о предпосылках этого сказано в главе 6). В этой связи при анализе внутрииндивидуальных проявлений антимерной и метамерной изменчивости листьев возможно выделение фенов — устойчивых альтернативных состояний признаков структуры листа, исходя из тех же самых соображений, что и при анализе аналогичных билатеральных проявлений дискретных вариаций неметрических признаков у животных (Васильев и др., 2000).

В качестве модельного объекта для изучения внутрииндивидуальной изменчивости и флуктуирующей асимметрии структуры, формы и размеров листьев нами был выбран роициссус ромбовидный *Rhoicissus rhomboidea* (рис. 7.1).

Роициссус ромбовидный, как уже было продемонстрировано в предыдущей главе, имеет характерные выступающие за край листовой пластинки жилки, внешне напоминающие небольшие «ости», которые формируют краевые зубчики (эти структурные элементы было предложено называть «двелы» от словосочетания денто-венальные элементы, см. раздел 6.1.3). На основе теоретического изучения двеллярной структуры листа были раскрыты общие структурные аспекты ее разнообразия. Однако, поскольку для дальнейшего понимания природы структурных преобразований двеллярной структуры необходим количественный анализ с использованием большого числа метамеров, нами на примере роициссуса ромбовидного было проведено детальное статистическое изучение закономерностей внутрииндивидуальной изменчивости количественных и качественных признаков листа, включая анализ проявлений антимерной изменчивости.

Отмечалось, что боковые жилки ответвляются от осевых достаточно симметрично, однако не редки и случаи асимметричного их проявления на левой и правой сторонах центрального субметамера (центрального листочка), а также левых и правых боковых субметамеров (боковых листочков). Выступающие жилки — двелы, которые позиционно являются строгими антимерами, могут реализовываться в четырех билатеральных композициях: симметрично выступать за край листа с обеих сторон (+/+),

асимметрично проявиться только слева (+/−) или справа (−/+), симметрично не проявляться на обеих сторонах (−/−).

Реализация выступающих жилок, как это хорошо понятно из рассуждений, приведенных в данной книге, с одной стороны является результатом достаточно строго детерминированной последовательности пошаговых структурных трансформаций, однако, с другой стороны, сам факт проявления конкретного двела (выступающей жилки, сопровождающейся зубчиком) у данного субметамера и листа в целом представляет собой случайный эффект и должен определяться стохастическими законами. Ниже мы проиллюстрируем это утверждение конкретными данными. Двел может проявиться на той или иной стороне метамера, а может и не проявиться, хотя, на первый взгляд имеются все основания для его формирования.

Проявившаяся выступающая жилка, как уже говорилось в предыдущей главе, может варьировать от малых до больших размеров. Нет сомнения, что в основе своей изменчивости двелы имеют количественную природу, однако на их проявление накладываются пороговые ограничения, обусловленные законами механики развития — эпигенетическими процессами морфогенеза. Преодолевая некий пороговый уровень в своем варьировании, жилка получает возможность реализации в определенном структурном узле данного метамера и сопровождается формированием зубчика. Таким образом, несмотря на строго закономерный и в целом детерминированный план структурной трансформации жилок листа, у каждого метамера, в силу стохастических, эндогенных и экзогенных процессов, сопровождающих развитие, имеется вероятность случайной реализации элементов структуры — отдельных жилок. Следует, однако, подчеркнуть, что после прохождения определенного шага в ряду структурной трансформации определенные элементы структуры уже не варьируют и становятся константной частью системы двелов субметамеров листа. Это происходит аналогично тому, как при варьировании, например, структуры меланинового рисунка надкрылий у жуков после преодоления некоего порогового уровня пигментации определенные элементы структуры фиксируются и становятся константной частью рисунка (Васильев, 1988).

По нашему мнению проявившаяся выступающая жилка или непроявление данной жилки вполне могут быть отнесены к категории **фена — устойчивого состояния порогового неметрического признака** (Васильев, 1988). Была проведена фенетическая классификация центрального и боковых субметамеров (листочков), при которой регистрировали наличие лишь одного из альтернативных состояний (фенов) — проявившихся выступающих жилок (двелов) по 10 определенным структурным узлам (неметрическим признакам) листьев (рис. 7.1).

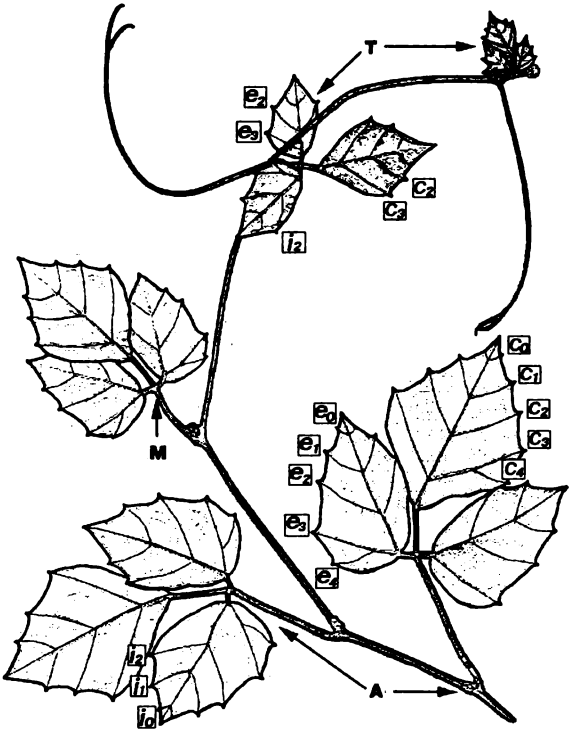


Рис. 7.1. Фены субметамеров листа Rhoicissus rhomboidea (фены центрального субметамера: c0-c3; фены бокового субметамера: e0-e3 и i0-i3). A-, T-, M-метамеры («экоморфы») листа, M — переходная форма между A- и T-листьями

Общие цели данного этапа исследований заключались в том, чтобы статистически на сравнительно большом материале изучить закономерности внутрииндивидуальной изменчивости структуры листа роицисуса ромбовидного, в том числе фенов жилкования и их композиций, соотнести уровни флуктуирующей асимметрии его структурных элементов и использовать это явление при поиске набора альтернативных (дискретных) подпрограмм морфогенеза листьев-метамеров. Для этого важно было заранее провести дискриминантный морфометрический анализ разных типов метамеров, сравнить у них встречаемость гомологичных фенов-антимеров и оценить, является ли формирование фенов и их композиций у роицисуса стохастическим процессом.

7.2. Разнообразие листьев

Мы намеренно не будем рассматривать все разнообразие элементов побега, которое формируется у роициссуса. Рассмотрим лишь явление гетерофиллии, которое известно весьма давно. Прежде всего отметим, что у роициссуса, как уже говорилось, существует несколько характерных и устойчиво воспроизводящихся форм листьев (их можно рассматривать в качестве своеобразных «экоморф» листа, рис. 7.1). Наиболее характерны для этого вида две формы: **A** (от слова assimilate — ассимилировать) — крупные теневые («трофические») метамеры, которые формируются в начале побега и, по-видимому, берут на себя большую часть ассимиляционной функции в самом начале его роста; **T** (от слова tendril или усик) — мелкие ксероморфные метамеры, в пазухах которых формируется дополнительный элемент — усик. Появление усика маркирует листья типа **T**. С помощью усика осуществляется прикрепление растущего побега к субстрату, и, засыхая, усик обеспечивает растению жесткую опору. Обычно метамеры формы **T** начинают формироваться во второй половине побега после того, как будут сформированы метамеры **A**. На наш взгляд, «экоморфы» **A** и **T** обеспечивают разные экологические функции и являются своеобразными ростовыми «модификациями» аналогично тому как это происходит, например, у стрелолиста. В принципе можно предполагать существование двух программ развития, онтогенетической реализацией которых и являются две описанные формы. Это накладывает отпечаток на их морфологию. Несколько забегая вперед, отметим, что по нашим данным лист типа **A** в среднем на 25% крупнее, чем лист типа **T**, причем черешок листа **A** в среднем на две трети длиннее, чем у экоморфы **T**, маркированной наличием усика (табл. 7.1). Возможно, резкое укорочение черешка представляет собой ростовую и «ресурсную» компенсацию за формирование дополнительной структуры — усика.

Известен и иной вариант развития листа, когда из спящей пазушной почки появляется новый побег. Такие листья, приуроченные к месту появления и ответвления нового побега, мы обозначили символом **E** (от слова escape — уход, побег).

Еще один путь развития метамеров листа у роициссуса ромбовидного представлен особыми листьями, которые чаще появляются на побегах, формирующихся из спящих пазушных почек в одревеснешей стволовой части, и образуют самые простые в общем структурном ряду цельные листовые пластинки, которые не подразделены на листочки — субметамеры. Этот вариант развития можно обозначить символом **S** (от simple — простой). Такие листья возникают редко, а побеги, на которых они формируются, растут весьма медленно.

На одном и том же растении роициссуса сравнивали три типа листьев. Два из них представляют собой упомянутые выше типы метамеров или экоморфы **A** и **T**, а третий тип — **M** (от слова medium — промежуточный) представлен переходным пограничным листом, разделяющим на побеге оба типа (**A** и **T**) и еще не совмещенным в узле с усиком (рис. 7.1). Дополнительно в некоторых случаях в сравнение включали и листья типа **E** (маркированные появлением нового побега).

Методически установить принадлежность к тому или иному типу метамера было возможно лишь при сборе, измерении и фенетической классификации листьев, последовательно расположенных вдоль побега. Лишь в этом случае можно было строго определить как один тип метамеров замещается другим. Отдельные, случайно изолированные от побега листья не включали в измерение и классификацию, так как невозможно было строго определить тип метамера. Следует подчеркнуть, что побеги были взяты с одного и того же растения, поэтому речь действительно идет о внутрииндивидуальной изменчивости структуры метамеров.

Согдасно представлениям Д.А. Сабинина (1963), процесс эмбриональной детерминации листа происходит достаточно рано, еще на уровне еще третьего пластохрона по отношению к последнему реализующемуся листу или иному элементу побега. Известно, что по крайней мере еще два листа сформируются «по инерции», если удалить точку нарастания побега. Однако мы не ставили перед собой задачу каузальности физиологии развития листа роициссуса, принимая развитие различных типов метамеров как проявление сложных естественных онтогенетических процессов, формирующих и реализующих разнообразие листьев. Поскольку морфологически все названные типы метамеров сравнительно легко диагностируются, то эколого-физиологические и иные пороговые стимулы и причины возможного переключения с одной подпрограммы развития листа на другую, которые несомненно можно определить в специальных экспериментах, нами не изучались.

7.3. Дискриминантный анализ формы и размеров листьев роициссуса

Прежде чем провести сравнение различных типов метамеров по встречаемости фенов жилок на субметамерах, а также оценить у них уровень показателя флуктуирующей асимметрии, следует установить, различаются ли выделенные нами типы метамеров по форме и структуре листа и в какой степени устойчиво их морфометрическое своеобразие. Другими словами, необходимо было выяснить, существуют ли реально разные типы метамеров и в какой мере они дифференцированы по форме и размерам. С этой целью провели дискриминантный анализ формы и разме-

ров четырех наиболее часто встречающихся типов метамеров: **А, Т, М** и **Е**-форм. К сожалению, S-метамеры из-за чрезвычайной редкости не были включены в анализ. С каждого метамера были сняты следующие промеры: длина листовой пластинки центрального субметамера (ДЦС), длина листовой пластинки левого бокового субметамера (ДБСЛ), длина листовой пластинки правого бокового субметамера (ДБСП), длина листовой пластинки и черешка центрального субметамера до места пересечения с черешками боковых субметамеров (ДЦСБ), длина предшествующего метамеру междоузлия (ДМ), индекс относительной разности длин прилежащего и предшествовавшего междоузлия к их полусумме (ИПР). Последний показатель характеризует относительное удлинение или укорочение прилегающих к листу междоузлий по отношению к предыдущим междоузлиям. Если показатель увеличивается от листа к листу, то расстояние между метамерами возрастает. В этом случае, говоря аллегорически, растение «большими шагами» от метамера к метамеру преодолевает пространство. Уменьшение показателя и смена положительного знака на отрицательный указывает, что растение замедляет прирост побега. Измерения проводили на твердой ровной поверхности с помощью линейки с точностью до 1 мм. Полученные статистические величины для каждого типа метамеров приведены в таблице (табл. 7.1).

Таблица 7.1. Морфометрическая характеристика листьев Rhoicissus rhomboidea, относящихся к морфологическим типам А-, Т-, М- и Е-метамеров (M±m)

Показатель	Сравниваемые типы листьев-метамеров			
	А-метамеры	М-метамеры	Т-метамеры	Е-метамеры
Длина листовой пластинки центрального субметамера (ДЦС)	66,85±1,56 n = 60	62,43±1,64 n = 14	45,76±1,04 n = 115	54,56±2,27 n = 16
Длина листовой пластинки и черешочка центрального субметамера до места пересечения с черешочками боковых субметамеров (ДЦСБ)	86,72±2,18 n = 60	78,93±2,10 n = 14	54,84±1,34 n = 115	69,88±3,75 n = 16
Общая длина центрального субметамера с черешком (ОДЦС)	142,23±3,44 n = 60	113,43±3,55 n = 14	71,95±1,87 n = 115	98,38±6,72 n = 16
Длина предшествующего метамеру междоузлия (ДМ)	50,16±2,87 n = 79	71,48±7,91 n = 21	69,45±2,29 n = 160	82,35±8,33 n = 23
Длина листовой пластинки левого бокового субметамера (ДБСЛ)	51,93±1,38 n = 29	43,86±2,62 n = 7	34,53±0,94 n = 60	40,62±2,41 n = 13
Длина листовой пластинки правого бокового субметамера (ДБСП)	51,59±2,31 n = 29	45,71±2,24 n = 7	34,53±0,91 n = 60	39,08±2,76 n = 13
Индекс отношения разности длин прилежащего и предшествовавщего междоузлия к их полусумме (ИПР)	0,062±0,027 n = 59	0,099±0,042 n = 20	–0,003±0,011 n = 159	0,006±0,044 n = 20

Дискриминантный анализ формы и размеров листьев четырех указанных выше типов метамеров роициссуса ромбовидного по семи признакам выявил две первые статистически значимые дискриминантные канонические функции, на которые приходится 96,9% объясненной межгрупповой дисперсии (табл. 7.2). Межгрупповые различия вдоль третьей дискриминантной функции оказались статистически недостоверными.

Таблица 7.2. Стандартизованные коэффициенты дискриминантных канонических функций и оценка значимости межгрупповых различий вдоль дискриминантных осей

Показатели	Дискриминантные канонические функции		
	DCF 1	DCF 2	DCF 3
ДЦС*	–0,5871	–1,6027	1,3541
ДЦСБ	0,1067	2,4067	0,1321
ОДЦС	0,8885	–0,3320	–0,2354
ДМ	–0,2801	0,7828	0,0732
ДБСЛ	0,4519	0,5279	–2,8220
ДБСП	0,1722	–0,7770	1,7010
ИПР	–0,0313	–0,5826	0,1524
Собственные числа	1,84836	0,43442	0,07218
Дисперсия, %	78,49	18,45	3,06
Критерий χ^2	132,21	38,53	6,24
Число степеней свободы	21	12	5
Уровень значимости	$p << 0,001$	$p = 0,0001$	$p = 0,2838$

*Примечание: * — наименования промеров приведены в таблице 7.1.*

Наибольший вклад в межгрупповые различия вдоль первой дискриминантной оси вносят все параметры, характеризующие общие размеры листьев (табл. 7.2, 7.3), тогда как вдоль второй дискриминантной оси наибольшую роль в различении выборок играет длина предшествующего данному метамеру междоузлия (табл. 7.2, 7.3). Особенно отчетливо это видно в таблице, где приводятся коэффициенты корреляции Пирсона между значениями изученных переменных и соответствующими значениями дискриминантных канонических функций отдельных метамеров (табл. 7.3). Наибольшая связь первой дискриминантной оси (DCF 1) обнаружена с общей длиной центрального субметамера ($r = 0,93$), а DCF 2 теснее всего коррелирует с длиной междоузлия ($r = 0,67$). Показатель ИПР практически не вносит вклада в различение сравниваемых групп метамеров. Связь переменных с DCF 3 мы не рассматриваем, так как межгрупповые различия вдоль этой оси в данном случае статистически недостоверны. Следовательно можно заключить, что наибольшее своеобразие четырех сравниваемых типов метамеров наблюдается по признакам, характеризующим их общие размеры (объясненная дисперсия вдоль

Таблица 7.3. Коэффициенты корреляции переменных, характеризующих форму и размеры листьев-метамеров роицциссуса ромбовидного с первыми тремя дискриминантными каноническими функциями

Показатели	Дискриминантные канонические функции		
	DCF 1	DCF 2	DCF 3
ДЦС*	0,69	0,18	0,32
ДЦСБ	0,75	0,33	0,31
ОДЦС	0,93	0,21	0,16
ДМ	–0,14	0,67	0,15
ДБСЛ	0,75	0,14	0,00
ДБСП	0,75	0,06	0,32
ИПР	0,14	–0,02	0,09

*Примечание: * — наименования промеров приведены в таблице 7.1.*

DCF 1 составляет 78,49%), а также длину предшествующих метамерам междоузлий (дисперсия вдоль DCF 2 — 18,45%).

Сравнение значений центроидов выборок разных типов метамеров роицциссуса вдоль первых двух значимых дискриминантных осей показало (табл. 7.4), что вдоль первой оси наибольшие межгрупповые различия наблюдаются между А- и Т-метамерами, а вдоль второй — между этими типами метамеров с одной стороны и Е-метамерами с другой. М-метамеры занимают промежуточное положение между сравниваемыми типами метамеров как вдоль первой, так и вдоль второй дискриминантных канонических функций. Практически почти все типы метамеров достоверно отличаются друг от друга по форме и размерам (табл. 7.5). Различия оказались статистически недостоверными лишь в одном случае: при сравнении М- и Е-метамеров ($\rho = 0,061$). Однако и в этом случае различия достаточно велики и лишь из-за сравнительно небольших объемов сравниваемых выборок не достигают первого уровня значимости.

Таблица 7.4. Сравнение значений выборочных центроидов листьев-метамеров роицциссуса ромбовидного

Типы листьев-метамеров	Дискриминантные канонические функции		
	DCF 1	DCF 2	DCF 3
А-метамеры	2,352	–0,311	–0,122
М-метамеры	0,616	0,249	0,924
Е-метамеры	0,076	1,851	–0,160
Т-метамеры	–0,939	–0,237	–0,040

Таблица 7.5. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) между сравниваемыми выборками разных типов листьев-метамеров роициссуса ромбовидного (треугольная матрица над диагональю) и их значимость (треугольная матрица под диагональю)

Типы листьев-метамеров	А-метамеры	М-метамеры	Е-метамеры	Т-метамеры
А-метамеры	–	4,616	10,286	11,316
М-метамеры	$p = 0,010$	–	4,208	3,739
Е-метамеры	$p << 0,001$	$p = 0,061$	–	5,636
Т-метамеры	$p << 0,001$	$p = 0,014$	$p << 0,001$	–

Показательны и результаты оценки правильности отнесения тех или иных метамеров к своему собственному типу (группе) на основе применения дискриминантных ключей, представляющих собой линейные комбинации с учетом константных значений и нестандартизованных коэффициентов дискриминантных канонических функций (табл. 7.6).

Таблица 7.6. Оценка корректности классификации листьев-метамеров при дискриминантном анализе

Тип листьев-метамеров	Доля корректного отнесения к своей группе, %	А-метамеры	Т-метамеры	М-метамеры	Е-метамеры
А-метамеры	80,95	17	3	1	0
М-метамеры	42,86	3	1	3	0
Е-метамеры	50,00	1	4	0	5
Т-метамеры	96,55	2	56	0	0
Всего	84,38	23	64	4	5

Классификация метамеров показала, что с высокой точностью определяются Т- и А-метамеры, для которых ошибочная классификация составила соответственно 3,45% и 9,05%. С заметно большим числом «ошибок» отнесения метамеров к тому или иному типу классифицируются Е- и М-метамеры. Например, в случае классификации Е-метамеров, почти половина объектов была отнесена к Т-метамерам. Эти объекты характеризуются тем, что у них в узле, наряду с формированием нового побега, формировался и усик. Неудивительно, поэтому, что их фенотип напоминал типичные Т-метамеры, маркированные наличием усика. М-метамеры занимают промежуточное положение между типичными А- и Т-метамерами на побеге и еще «не

имеют» усика, поэтому не удивительно и то, что большая часть М-метамеров была проклассифицирована как А-метамеры. В среднем, как видно из таблицы 7.6, правильная классификация наблюдалась в 84,38% случаев, то есть принадлежность объектов к своему типу при классификации определяется с достаточно высокой надежностью.

Таким образом, проведенный нами анализ показал, что все типы метамеров устойчиво отличаются друг от друга по размерам и форме, а, следовательно, могут рассматриваться как различные фенотипические классы, развитие которых детерминировано вполне определенной подпрограммой или особенностями морфогенеза данного растения. Следует заметить, что Эрнст Майр, анализируя проявления фенотипического разнообразия такого же рода у животных, определил устойчивые модификации развития по аналогии с явлением генетического полиморфизма как «полифенизм» (Майр, 1968). Типичный случай полифенизма по Э. Майру представляет собой формирование разных «каст» у перепончатокрылых насекомых, в частности, у муравьев. Представители разных «каст» в генетическом отношении являются в значительной степени однородными, однако фенотипически могут существенно различаться по форме и размерам, а также по экологической роли в муравейнике. Возвращаясь к проанализированному нами разнообразию фенотипических реализаций листьев-метамеров, можно с уверенностью утверждать, что все они, являясь метамерами одного и того же растения, в генетическом отношении почти идентичны (возможно присутствие лишь некоторого числа соматических мутаций и аберраций), а морфологически различные фенотипически устойчивые классы — типы листьев-метамеров роициссуса являются морфогенетическими модификациями и могут также рассматриваться как пример «полифенизма». Важно отметить, что номер метамера на побеге и параболические кривые роста последовательности листьев на побеге, хорошо известные еще И.В. Гете в XVIII в. и подробно проиллюстрированные Н.П. Кренке (1933–1935), в данном случае не играют большой роли, так как в ходе дискриминантного анализа выбираются наименее варьирующие признаки и их сочетания, которые устойчиво характеризуют форму (пропорции) листа.

Не исключены самые разные вероятные причины, приводящие к эффектам переключения развития роициссуса с одной на другую подпрограмму морфогенеза листа. Во-первых, устойчивые различия между данными типами метамеров могут быть следствием компенсаторных перестроек из-за появления дополнительных структур — усиков или новых побегов в месте расположения листа на побеге, то есть ресурсных нехваток. Во-вторых, могут существовать прямые экологические причины,

вызывающие такую перестройку: недостаток влаги, режим освещения, температурный режим, а также их сочетания. В-третьих, нельзя исключить и влияния комплекса сезонных причин, обусловленных влиянием фотопериода (Сабинин, 1963). Блестяще сформулированное Д.А. Сабининым (1963) представление о сигмоидальной кривой роста и ритмике развития листа на побеге мало подходит к объяснению рассмотренного нами случая, так как подобные эффекты у роициссуса наблюдаются и в чреде метамеров одного типа. Мы неоднократно наблюдали растения, которые практически не имели листьев Т-типа, но у доминирующих листьев А-формы наблюдалась обычная волнообразная вариация размеров, а ортотропные побеги имели хорошо выраженную параболическую кривую размеров в последовательном ряду метамеров.

Можно, наконец, весьма осторожно предположить, что переключения морфогенеза листа с одной подпрограммы развития на другую могут быть связаны с перестройками генома за счет перестановки мобильно диспергированных генетических элементов — МДГЭ, или транспозонов. Роль транспозонов строго доказана для переключения программ синтеза пигментов зерен кукурузы, а также окраски листьев многих растений. В настоящее время известно много исследований, указывающих на связь транспозонов с изменениями морфологических структур у животных. Однако для того, чтобы обосновать и доказать причастность МДГЭ к переключениям подпрограмм морфогенеза растений и, в частности, роициссуса, необходимы, вне всякого сомнения, более веские аргументы, в том числе, специальные молекулярно-генетические исследования.

7.4. Стохастический характер формирования фенов и их композиций у роициссуса

Известно, что Б.Л. Астауров, изучая в 20-е годы проявление мутации tetraptera (появление асимметричных трехкрылых и симметричных четырехкрылых мух *Drosophila melanogaster*), установил, что мутация проявляется независимо на разных сторонах особи, и ее проявление носит стохастический характер. По этой причине для билатеральных структур им была статистически обоснована необходимость брать в расчет проявление признака на сторону (половину) особи, а не на особь в целом (Астауров, 1974). Исходя из этого, им проводился расчет средней вероятности проявления билатерального признака на одну сторону. По Б.Л. Астаурову, если вероятность среднего одностороннего проявления возвести в квадрат, то, фактически, наложение правостороннего и левостороннего проявления признака дает вероятность симметричного проявления признака на обеих сторонах тела. Используя такой подход, можно было определить, как такая теоретическая вероятность симметричного

проявления признака соотносится с реальным эмпирическим его симметричным проявлением. Если вероятности совпадают, то можно говорить о случайном (стохастическом) характере комбинирования вероятностей проявления признака на обеих сторонах.

Ранее нами уже предполагалось, что наряду с общим закономерным процессом трансформации структуры жилкования листа роициссуса ромбовидного от простого к сложному, которая отражает общие закономерности усложнения конструкции листа в морфогенезе, должна проявляться и стохастическая компонента формирования отдельных элементов структуры — фенов жилок. Представляло, поэтому, большой интерес оценить проявляются ли фены признаков жилкования листа и их композиции стохастически или их появление неслучайно и жестко детерминировано.

Вслед за Б.Л. Астауровым нами был проведен расчет встречаемости фенов жилкования роициссуса на сторону листа-метамера, а не на лист. Следует обратить внимание на то, что, если для центрального листочка-субметамера проявление фенов на его левой и правой сторонах очевидно, то для боковых субметамеров требуется некоторое пояснение учета проявления фенов на сторонах. Боковые листочки асимметричны из-за своих конструкционных особенностей, поэтому, поскольку в целом они являются антимерами листа-метамера, их элементарными антимерными структурами или двелами-антимерами следует считать позиционно (топологически) симметричные выступающие и/или не проявившиеся жилки. Таким образом, для боковых субметамеров, в силу их конструкционной направленной асимметричности, и двелы наружного по отношению к всему метамеру края субметамера, и двелы внутреннего (ближнего к центральному субметамеру) края будут являться равноправными антимерными структурами (рис. 7.1). Поэтому, если у центрального субметамера имеются только наружные фены: *c1*, *c2*, *c3*, *c4* (*c* — от central — центральный), то у бокового субметамера используются две категории фенов: наружные — *e* от external или наружный (*e1*, *e2*, *e3*, *e4*) и внутренние — *i* от internal или внутренний (*i1*, *i2*).

Итак, например, подсчитав число обнаружений фена *c1* на левой, а затем на правой сторонах центрального субметамера, а затем разделив это число на общее число изученных сторон листа, мы получаем **вероятность** проявления данного фена на стороне листа. Фен *c1* встречается у А-метамеров с вероятностью 0,7895 (табл. 7.7). Возведя ее в квадрат мы получим вероятность симметричного проявления данного фена у центрального субметамера, согласно Б.Л. Астаурову (1974). В данном случае эта вероятность составит 0,6233. В свою очередь,

Таблица 7.7. Вероятности встречаемости фенов проявления и отсутствия выступающих жилок листа у роицциссуса ромбовидного

Фены	А-метамер			
Вероятность:	*c1*	*c2*	*c3*	*c4*
Проявления	0,7895	0,9737	1,0000	0,0526
Отсутствия	0,2105	0,0263	0,0000	0,9474
	e1	*e2*	*e3*	*e4*
Проявления	0,8447	1,0000	1,0000	0,4472
Отсутствия	0,1553	0,0000	0,0000	0,5528
	i1	*i2*		
Проявления	0,7469	0,9815		
Отсутствия	0,2531	0,0185		
	М-метамер			
	c1	*c2*	*c3*	*c4*
Проявления	0,7381	0,9286	1,0000	0,0476
Отсутствия	0,2619	0,0714	0,0000	0,9524
	e1	*e2*	*e3*	*e4*
Проявления	0,8696	0,9348	1,0000	0,4348
Отсутствия	0,1304	0,0652	0,0000	0,5652
	i1	*i2*		
Проявления	0,7174	1,0000		
Отсутствия	0,2826	0,0000		
	Т-метамер			
	c1	*c2*	*c3*	*c4*
Проявления	0,2768	0,9881	1,0000	0,0000
Отсутствия	0,7232	0,0119	0,0000	1,0000
	e1	*e2*	*e3*	*e4*
Проявления	0,2063	0,9943	1,0000	0,0315
Отсутствия	0,7937	0,0057	0,0000	0,9685
	i1	*i2*		
Проявления	0,0686	0,9857		
Отсутствия	0,9314	0,0143		

умножив полученную вероятность на число изученных метамеров, мы получим теоретическое число симметричных билатеральных композиций данного фена (0,6233·76) = 47,37. В том случае, если теоретическое число метамеров с симметричным проявлением фена не будет значимо отличаться от эмпирического числа симметричных по данному фену метамеров, то можно будет заключить, что проявление фенов носит стохастический, случайный характер (корреляция проявления фена данного признака на левой и правой сторонах близка к нулю). В нашем примере эмпирическое число симметричных по *c1* субметамеров составило 56, то есть было близко к их теоретическому числу. В данном случае различия между эмпирическим и теорети-

ческим числами симметричных по фену ***c1*** метамеров (56 и 47,37) статистически недостоверны ($\rho = 0{,}068$). Следовательно, можно предполагать, что данный фен формируется независимо на левой и правой сторонах центрального субметамера и его проявление, по-видимому, носит случайный, стохастический характер, хотя и имеется некоторая слабая тенденция к диссимметрии.

Поясним, что в том случае, когда эмпирическое число значимо выше, чем теоретическое, корреляция проявления признака на левой и правой сторонах имеет положительный знак, и наблюдается диссимметрия. В крайнем случае, если асимметричного выражения фена нет и наблюдаются либо симметричное проявление, либо симметричное непроявление фенов на сторонах листа, следует говорить о симметрии. При обратном соотношении, когда превалирует теоретическое число симметриков, будет наблюдаться отрицательная корреляция проявления фенов на сторонах листа и явление, известное как дисантисимметрия, или в своем крайнем выражении — антисимметрия.

Однако, если проделать аналогичные расчеты по этому фену для Т-метамера (табл. 7.7), то картина будет иной. При возведении в квадрат вероятности одностороннего проявления фена ***c1*** получим $0{,}2768^2 = 0{,}0766$, то есть вероятность симметричного проявления. Умножив эту вероятность на число изученных метамеров, получим теоретически возможное число метамеров с симметричным проявлением фена $(0{,}0766 \cdot 168) = 12{,}87$. Эмпирическое число симметриков на практике составило 25. Различия в данном случае оказались значимыми ($\rho = 0{,}018$). Так как эмпирическое число почти в два раза превышает теоретическое, то можно говорить о неслучайном симметричном проявлении фена ***c1*** у Т-метамеров. Диссимметрия в данном случае выражена в очень высокой степени. Если у сравнительно мелких Т-метамеров на одной из сторон листа формируется фен ***c1***, то он же «стремится» проявиться и на противоположной.

Можно в этой связи сформулировать следующую *гипотезу усиления диссимметризации* фена ***c1*** у Т-метамеров. Есть основания считать, что формирование листа типа Т и сопровождающего его усика протекает в биологически близкие временные периоды морфогенеза. Возможно также, что сроки начала одного процесса и завершения другого накладываются друг на друга. Известно, что у Т-метамеров резко укорачивается черешок и уменьшаются размеры листа. У данной категории листьев в процессе реализации двеллярной структуры обычно наблюдается остановка морфогенеза на шаге, предшествующем формированию одного или даже двух двелов центрального листочка (фены ***c1*** и ***c4***). При этом заметим, что, по нашим наблюдениям, фен ***c4*** ни

разу не проявился у более чем 200 изученных метамеров этого типа. С другой стороны, было обнаружено, что хотя приостановка морфогенеза двеллярной структуры боковых листочков выражена в меньшей степени, но и в этом случае резко снижается частота проявления фена *c1*, и крайне редко встречается фен *c4*. Трудно сомневаться в том, что фены *c1* и *c4* являются гомономными гомологами фенов *c1* и *c4*. Таким образом, следует общий вывод о том, что «соседство» Т-листьев с усиком сопровождается у данной категории листьев структурной и ростовой редукцией и, вероятно, ретардацией.

Поскольку у Т-листьев структура боковых листочков затронута эффектами ретардации в меньшей степени, чем центрального, то, вероятно, пространственное влияние, во-первых, имеет место, а, во-вторых, выражено больше вдоль осевой линии листа и, скорее всего, «нацелено» на апикальную часть листа, так как именно здесь двеллярная структура «останавливается» в развитии на последних структурных шагах. Жесткая связь двеллярной структуры и размеров листа давно и хорошо известна и, в частности, показана нами у роициссуса (коэффициент корреляции общей длины листа с черешком и числа двелов листа достоверно отличается от нуля: $r = 0{,}72$; $p < 0{,}001$). Так как двеллярная структура формируется еще в эмбриогенезе листа, а его рост протекает в постэмбриональной стадии, то трудно также сомневаться в том, что первичным является структурогенез. Заметим в этой связи, что в предыдущей главе (раздел 6.1.4) подчеркивалась «стимулирующая» роль жилки в формировании соответствующего зубчика. Вероятно, зубчик появляется лишь при достаточном размере жилки.

Считается, что усик является модифицированным побегом (видоизмененным соцветием). Усик имеет на апикальном конце развилку и удлиняется, по-видимому, лишь за счет интеркалярного роста, а не за счет апикальной части. Отсутствие центральной апикальной точки роста обрекает этот «побег» на последующее медленное усыхание и отмирание после фазы роста. Разумно предположить, что все эти эффекты замедления роста и недоразвития двеллярной структуры у Т-листьев сопряжены с некими, еще неизученными у данной формы, гормональными эффектами общего действия, «нацеленными» на ингибирование роста и развития усика.

Следует добавить к сказанному, что Т-метамеры, являясь из-за влияния общих с усиком факторов ретардации, вынужденно упрощенными, имеют, по-видимому, высокий структурный потенциал, поскольку расположены на побеге после достаточно сложных по структуре А-метамеров. Возможно, если бы в общем узле не формировался усик, структурная реализация у Т-листьев была бы полнее, и недостающие

двелы могли не только реализоваться, но и проявиться с высокой частотой. В то же время, за счет резкого укорочения черешка, у данных метамеров может иметься избыточный ресурс на потенциальное построение двелов. Все сказанное выше позволяет вполне обоснованно предположить, что высокий скрытый структурный и ресурсный потенциал Т-листьев, собственно, и приводит к избыточному проявлению фенов *c1* на обеих сторонах центрального листочка, то есть к усилению их **диссимметрии**.

Аналогичный расчет, произведенный по фену *c1* для М-метамеров, показал, что эмпирическая частота встреч симметричных билатеральных композиций фена *c1* близка к теоретической (соответственно, 13 и 11,44), и различия между ними статистически недостоверны ($\rho = 0{,}311$). В этом случае также, как и у А-метамера, диссимметрия не выражена, и реализация фена на разных сторонах листа осуществляется практически случайно и независимо. Используя такой подход, можно определять в какой степени на стохастические процессы накладываются детерминистические конструкционные ограничения и требования. Иными словами, проявление каких метамеров и их структурных модификаций связано с ограничениями (Мейен, 1973) и, напротив, становление каких метамеров избыточно и носит аттрактивный характер.

Можно пойти дальше и вычислить вероятность проявления односторонней композиции фенов признаков целого субметамера или даже метамера и, рассуждая так же, как в предыдущем случае, оценить стохастический характер формирования композиций фенов. Для этой цели мы можем предложить следующую схему несложных рассуждений и расчетов.

Понятно, что вероятность проявления альтернативного состояния фена (в форме его отсутствия) или «антивероятность» можно вычислить, вычитая из единицы вероятность исходной альтернативы, характеризующей реализованное в фенотипе проявление фена. Например, вероятность проявления фена *c1* у А-метамеров (см. табл. 7.7) составляет 0,7895, тогда «антивероятность» данного фена будет составлять $(1 - 0{,}7895) = 0{,}2105$. Взяв из таблицы 7.7 все подсчитанные вероятности проявления фенов, мы легко можем аналогичным образом вычислить все вероятности проявления альтернатив, то есть альтернативных состояний признака — фенов с проявлением и отсутствием жилки. Зная соответствующие вероятности и антивероятности для всех фенов, мы можем вычислить вероятности формирования композиций фенов разных признаков как у разных субметамеров, так и у метамера в целом. Ниже будет подробно описан этот процесс.

Фенетические формулы, для записи структурных композиций составляли следующим образом. Приведем конкретный пример: 123/1234-12&1234/1234-12. В данной формуле для уменьшения громоздкости не приводятся буквенные символы, а даны только цифровые обозначения позиции проявления фенов, разъединенные определенными знаками. Слева до знака «&» записана формула для левой стороны метамера, а справа от знака — для правой. Центральные субметамеры отделены от боковых «косой чертой» (/). У боковых субметамеров, как отмечалось выше учитываются фены наружной и внутренней по отношению к центральному субметамеру, сторон. Композиция фенов наружной стороны бокового субметамера записывается сразу после косой черты, а от композиции фенов внутренней стороны бокового субметамера отделяется знаком «дефис» (-). Из приведенной в качестве примера формулы следует, что в данном случае центральный субметамер имеет асимметричную композицию фенов: слева *c1,c2,c3*, а справа *c1,c2,c3,c4*, а боковые субметамеры симметричны по структуре выступающих жилок. У обоих боковых субметамеров на наружной стороне проявляются фены *c1,c2,c3,c4*, а на внутренней — *i1,i2* (изображение данной билатеральной композиции фенов можно видеть на рис. 7.1 у А-метамера, помеченного буквенно-цифровыми символами).

Пример самого простого строения листа записывается формулой: 3/3-&3/3-. Здесь после знака дефис отсутствуют цифры, характеризующие проявление фенов группы *i*, поскольку выступающие жилки на внутренней стороне боковых субметамеров с обеих сторон не проявились. Данная композиция представлена симметричным проявлением фена *c3* с обеих сторон центрального субметамера и фена *e3* на наружных сторонах боковых субметамеров.

Таблица 7.7 содержит необходимые данные для дальнейшего вычисления теоретических вероятностей проявления композиций фенов разных признаков жилкования листа. Например, для вычисления односторонней композиции фенов центрального субметамера: *c1c2c3* необходимо перемножить значения следующих вероятностей проявления и отсутствия фенов из таблицы. Вероятность проявления фена *c1* (0,7895) умножим на вероятность проявления фена *c2* (0,9837), произведение умножим на вероятность проявления фена *c3* (1,0000) и, наконец, общее произведение умножим на вероятность отсутствия фена *c4* (0,9474). Теоретическая вероятность встречаемости одностороннего проявления композиции *c1c2c3* в этом случае составит 0,7283. Если число изученных сторон метамеров (n = 152 см. табл. 7.9) умножить на эту вероятность, то теоретическое число сторон метамеров с композицией *c1c2c3* (или **123/**) будет равно 110,7. Реально встречено 110 метамеров, имеющих такую одностороннюю композицию (табл. 7.8). Видно, что теоретическая и эмпирическая частоты практически совпадают.

Таблица 7.8. Сравнение теоретических и эпирических частот встречаемости композиций фенов жилкования субметамеров листа у А-, М- и Т-метамеров роициссуса ромбовидного

Частоты	А-метамеры						
	Центральный субметамер						
Композиции фенов	3	23	234	123	1234	234 + 1234	
Теоретические	0,80	29,52	1,64	110,69	6,15	7,79	
Эмпирические	4,00	28,00	0,00	110,00	8,00	8,00	Итого:
Хи-квадрат	*12,85	0,08	*1,64	0,00	0,56	0,01	0,18
Боковой субметамер (наружная сторона)							
Композиции фенов	3	23	234	123	1234	234 + 1234	
Теоретические	0,00	13,82	11,18	75,18	60,82	72,00	
Эмпирические	0,00	21,00	4,00	67,00	68,00	72,00	Итого:
Хи-квадрат	*	3,73	*4,61	0,89	0,85	0,00	4,62
Боковой субметамер (внутренняя сторона)							
Композиции фенов	Нет	2	12				
Теоретические	0,75	39,74	117,29				
Эмпирические	3,00	38,00	119,00				Итого:
Хи-квадрат	*6,75	0,08	0,02				0,03
	М-метамеры						
	Центральный субметамер						
Композиции фенов	3	23	234	123	1234	234 + 1234	
Теоретические	0,75	9,73	0,49	27,41	1,37	1,86	
Эмпирические	3,00	8,00	0,00	29,00	2,00	2,00	Итого:
Хи-квадрат	*6,78	0,31	*0,49	0,09	*0,29	*0,01	0,13
Боковой субметамер (наружная сторона)							
Композиции фенов	3	23	234	123	1234	234 + 1234	
Теоретические	0,22	3,17	2,44	21,13	16,26	18,70	
Эмпирические	3,00	3,00	0,00	20,00	20,00	20,00	Итого:
Хи-квадрат	*35,13	*0,01	*2,44	0,06	0,86	0,09	0,89
Боковой субметамер (внутренняя сторона)							
Композиции фенов	Нет	2	12				
Теоретические	0,00	13,00	33,00				
Эмпирические	4,00	9,00	33,00				Итого:
Хи-квадрат	*	1,23	0,00				1,72
	Т-метамеры						
	Центральный субметамер						
Композиции фенов	3	23	234	123	1234	234 + 1234	
Теоретические	2,89	240,11	0,00	91,89	0,00	0,00	
Эмпирические	4,00	239,00	0,00	93,00	0,00	0,00	Итого:
Хи-квадрат	*0,42	0,01	*	0,01	*	*	0,50
Боковой субметамер (наружная сторона)							
Композиции фенов	3	23	234	123	1234	234 + 1234	
Теоретические	1,54	266,73	8,68	69,33	2,26	10,94	
Эмпирические	2,00	273,00	2,00	63,00	9,00	11,00	Итого:
Хи-квадрат	*3,94	0,15	*5,14	0,58	*20,16	0,00	0,75
Боковой субметамер (внутренняя сторона)							
Композиции фенов	Нет	2	12				
Теоретические	4,66	321,34	23,66				
Эмпирические	5,00	321,00	24,00				Итого:
Хи-квадрат	0,03	0,00	0,00				0,03

*Примечание: * — если частоты не превышали 4, их объединяли с частотой смежного класса.*

Сравнение теоретических частот всех вариантов встречающихся при классификации односторонних композиций с эмпирическими было проведено по А-, М- и Т-метамерам отдельно для центрального субметамера и наружной и внутренней сторон боковых субметамеров. Оказалось, что аналогично ведут себя все односторонние композиции: теоретические и эмпирические частоты статистически не различаются, судя по суммарному для каждого сравнения значению критерия хи-квадрат (табл. 7.8). Это очень важное обстоятельство, так как прямо доказывает факт случайной, стохастической реализации композиций фенов жилкования у отдельно взятых субметамеров листа. Вероятность реализации той или иной композиции фенов неметрических признаков листа в данном случае представляет собой произведение вероятностей фенов проявления и отсутствия выступающих жилок. Если бы на процесс реализации накладывались те или иные детерминирующие факторы, то теоретические и эмпирические частоты не могли бы совпасть.

7.5. Оценка фенетических дистанций между сравниваемыми типами метамеров

Результаты классификации листьев-метамеров роициссуса ромбовидного по встречаемости фенов жилок у трех сравниваемых типов метамеров: А, М и Т приведены в таблице (табл. 7.9). Е-метамеры в этом отношении не изучали.

Таблица 7.9. Встречаемость фенов жилок у субметамеров разных типов листьев-метамеров роициссуса ромбовидного. K — число сторон листа, на которых обнаружен фен, N — число изученных левых и правых сторон листа

	Типы листьев-метамеров								
	А-метамеры			М-метамеры			Т-метамеры		
	Центральный субметамер								
Фены	K	N	%	K	N	%	K	N	%
c1	120	152	78,95	31	42	73,81	93	336	27,68
c2	148	152	97,37	39	42	92,86	332	336	98,81
c3	152	152	100,00	42	42	100,00	336	336	100,00
c4	8	152	5,26	2	42	4,76	0	336	0,00
Наружная сторона боковых субметамеров									
e1	136	161	84,47	40	46	86,96	72	349	20,63
e2	161	161	100,00	43	46	93,48	347	349	99,43
e3	161	161	100,00	46	46	100,00	349	349	100,00
e4	72	161	44,72	20	46	43,48	11	349	3,15
Внутренняя сторона боковых субметамеров									
i1	121	162	74,69	33	46	71,74	24	350	6,86
i2	159	162	98,15	46	46	100,00	345	350	98,57

Из таблицы хорошо видно, что сравниваемые формы листьев-метамеров различаются по частотам встречаемости фенов жилок. Наибольшие различия проявляются между А- и Т-метамерами. М-метамеры занимают, как это и предполагалось, промежуточное положение между ними. Тем не менее, М-метамеры имеют и специфические особенности: сравнительно низкий уровень встречаемости фенов: *c2* и *e2*. От А-метамеров они отличаются и отсутствием крайне редких фенов: *c0*, *e0* и *i0*, которые обнаружены лишь у самых крупных А-метамеров (их встречаемость, соответственно: *c0* = 1,33% (см. рис. 7.1), *e0* = 1,24%, *i0* = 1,24%). При прогнозировании дальнейших трансформаций структуры жилок эти редкие фены имеют большое значение, указывая потенциальный путь дальнейшего усложнения общего плана строения листа, однако в наших дальнейших построениях они не используются.

В первую очередь мы оценили у сравниваемых типов метамеров величины показателей разнообразия (μ) и доли редких фенов (h), предложенные Л.А. Животовским (1982, 1991).

Сравнение показало, что наибольший уровень фенетического разнообразия наблюдается у группы М-метамеров: $\mu = 1{,}930 \pm 0{,}003$, тогда как у Т- и А-метамеров он в целом заметно ниже и близок по величине (соответственно: $\mu = 1{,}337 \pm 0{,}002$ и $\mu = 1{,}462 \pm 0{,}003$). В то же время доля редких фенов жилок у М-метамеров является наименьшей: $h = 0{,}035 \pm 0{,}013$. Однако, величина этого показателя у Т- и А-метамеров в несколько раз выше и имеет близкие значения (соответственно: $h = 0{,}257 \pm 0{,}010$ и $h = 0{,}188 \pm 0{,}016$). В итоге можно заключить, что группа М-метамеров отличается от двух других большей фенетической выровненностью и разнообразием.

По аналогии с фенами неметрических пороговых признаков животных (Hartman, 1980; Васильев, 1988; Васильев и др., 2000) по частотам встречаемости фенов жилок листа можно оценить фенетические дистанции (MMD — mean measure of divergence), характеризующие меру эпигенетического своеобразия сравниваемых типов метамеров. Такая возможность вытекает из того, что частоты встречаемости фенов обычно весьма устойчивы, поскольку их устойчивость обусловлена существованием пороговых эпигенетических механизмов реализации в ходе морфогенеза. Поэтому, сравнивая частоты встречаемости фенов, мы имеем возможность сопоставить расстановку эпигенетических порогов при их реализации и, тем самым, косвенно сравнить эпигенетические особенности организации морфогенеза у данных типов метамеров.

Фенетические дистанции (MMD) по комплексу частот фенов рассчитывали между сравниваемыми типами метамеров по формуле, предложенной С. Хартманом (Hartman, 1980):

$$MMD = 1/r \sum_{i=1}^{r} \{(\Theta_{i1} - \Theta_{i2})^2 - [1/(n_{i1} + 0{,}5) + 1/(n_{i2} + 0{,}5)]\},$$

где $\Theta = 0{,}5 \arcsin[1 - 2k/(n+1)] + 0{,}5 \arcsin[1 - 2(k+1)/(n+1)]$ — преобразованные частоты встречаемости фенов, r — число признаков, k — частота фена, n_{i1}, n_{i2} — число изученных сторон метамеров.

Сравнивали частоты встречаемости, приведенные выше в таблице 7.9. Результаты расчетов и значения MMD приведены в таблице 7.10. Из таблицы видно, что наибольшие различия наблюдаются между А- и Т-метамерами. При фенетических сравнениях часто используют показатель уникальности выборок (MU — measure of uniqueness), предложенный Р. Берри (Berry, 1963; Sjøvold, 1973; Hartman, 1980). Мера уникальности обычно оценивается как сумма дистанций MMD данной выборки со всеми остальными. Мы используем несколько иную оценку уникальности — усредненную дистанцию данной выборки со всеми остальными (MMU — mean measure of uniqueness), которая может использоваться при сопоставлении результатов разных работ, где используется различное число выборок.

Таблица 7.10. Фенетические дистанции (MMD) по комплексу частот фенов жилкования листа между сравниваемыми типами метамеров роициссуса ромбовидного. Курсивом помечены значения усредненных на признак среднеквадратических отклонений (MSD — mean standard deviations)

Типы метамеров	А-метамеры	М-метамеры	Т-метамеры	Мера средней уникальности MMU
А-метамеры	–	1,0834	1,4404	1,2619
М-метамеры	0,0128	–	1,1648	1,1244
Т-метамеры	0,0041	0,0113	–	1,3026

В данном случае средняя мера уникальности Т- и А-метамеров приблизительно одинакова и выше, чем уникальность М-метамеров, что указывает на промежуточное положение последней группы метамеров. Значимость MMD-дистанций оценивается их отношением к MSD. Если это отношение равно или превышает 2, то различия между сравниваемыми выборками считаются достоверными. Видно, что все фенетические дистанции в данном случае высоко статистически достоверны (табл. 7.10).

Поскольку MMD являются усредненными дистанциями в расчете на признак, то вполне возможно сопоставлять друг с другом результаты различных исследований, причем на разных объектах. Мы прекрасно отдаем себе отчет в условности прямого сопоставления оценок,

полученных для популяций животных, с фенетическими оценками, полученными у растений, более того, при сравнении выборок разных типов метамеров одного и того же растения. Однако, на наш взгляд, такое сравнение может быть конструктивным. В этой связи следует заметить, что такой же, как у роициссуса, уровень фенетических различий по частотам фенов (табл. 7.8) наблюдался по нашим данным, например, при сравнении сильно дифференцированных подвидов лесных красных полевок (*Clethrionomys rutilus*) и спорных в таксономическом отношении, близких форм высокогорных полевок (*Alticola macrotis*, *Alticola lemminus*). По сравнению с уровнем характерных фенетических различий между линиями лабораторных мышей (Васильев и др., 2000) этот уровень несколько выше, что может косвенно указывать на существенные эпигенетические различия между подпрограммами развития сравниваемых типов метамеров роициссуса.

При получении оценок MMD часто наблюдаются отклонения от евклидовой метрики из-за смещений, заложенных в самой формуле (Hartman, 1980). Для того, чтобы уравнять оценки MMD, полученные при разных объемах выборок, в формуле имеется поправка, представляющая собой вычитание суммы обратных объемов выборок из квадратированной разности преобразованных частот встречаемости фенов для конкретного признака.

В силу того, что объемы выборок могут сильно варьировать, величина этой поправки может сильно влиять на получаемые оценки MMD. С целью преодоления этих отклонений от нормальной метрики и возможности визуализации отношений сравниваемых выборок на плоскости, мы провели многомерное неметрическое шкалирование матрицы фенетических дистанций. Результаты многомерного шкалирования показаны на рисунке (рис. 7.2, *А*). Из рисунка видно, что, действительно, наиболее удалены друг от друга Т- и А-метамеры. Это косвенно указывает на их эпигенетическое своеобразие. С другой стороны, центроид М-метамеров, приблизительно в равной степени удален от центроидов этих типов метамеров, однако, занимает не строго промежуточное положение между ними, а смещен вдоль шкалы второго измерения и тоже проявляет свою фенетическую специфику.

Для сравнения приведем результаты дискриминантного анализа формы и размеров листьев тех же трех типов метамеров и по тому же набору метрических признаков, которые использовали выше при дискриминировании четырех типов листьев. На рисунке (рис. 7.2, *Б*) показано взаимное размещение ординат центроидов выборок сравниваемых типов метамеров. Хорошо видно, что как и в предыдущем случае (рис. 7.2, *А*), в данном варианте сравнения (рис. 7.2, *Б*) наибольшие различия проявляются между

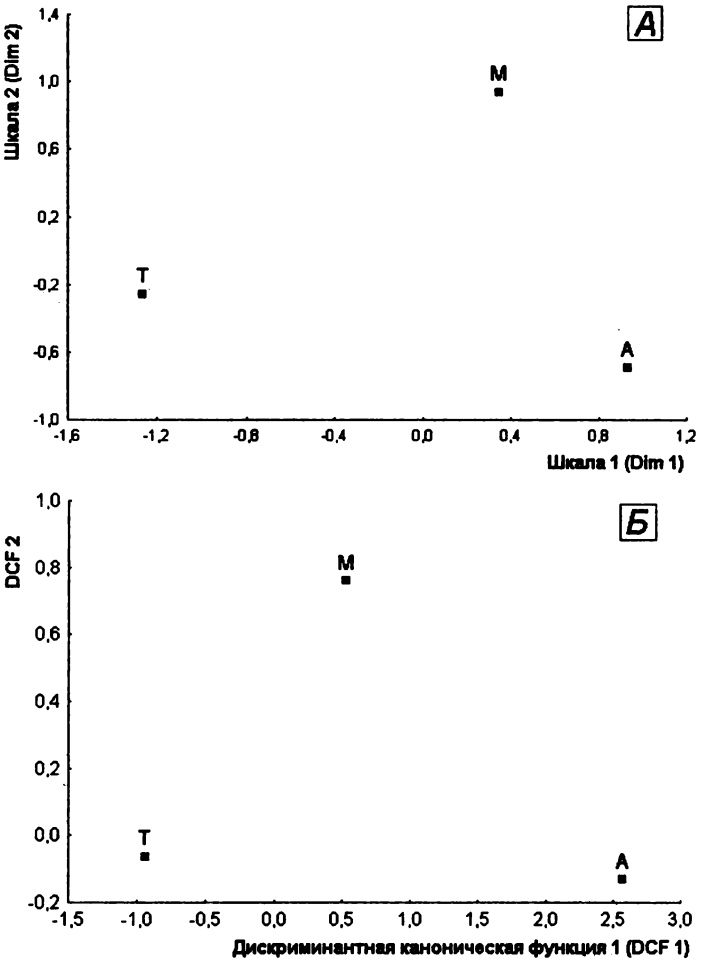


Рис. 7.2. А. Многомерное шкалирование матрицы фенетических дистанций (MMD), вычисленных по встречаемости 10 фенов неметрическим признаков, между выборками А-, М- и Т-листьев роициссуса ромбовидного. Б. Дискриминантный анализ формы и размеров А-, М- и Т-листьев роициссуса ромбовидного по комплексу метрических признаков.
Расположение центроидов выборок соответствующих типов листьев-метамеров на рисунках А и Б обозначено черными квадратами

А- и Т-метамерами вдоль первой оси и наблюдается смещение ординаты М-метамеров вдоль второй оси, что указывает на морфометрическое своеобразие этих типов листьев. Следовательно, существует принципиальное сходство между результатами ординации центроидов сравниваемых типов метамеров на плоскости, проведенной по комплексу качественных или альтернативных вариаций неметрических признаков (фенов) и при морфометрическом сравнении по комплексу промеров листьев, характеризующих изменчивость их формы и размеров.

Таким образом, в итоге проведенного сравнения можно говорить о том, что все сравниваемые типы листьев-метамеров существенно отличаются друг от друга не только по комплексу морфометрических признаков, но и в фенетическом отношении по частотам встречаемости фенов неметрических признаков жилкования листа. При этом несколько меньшее своеобразие по сравнению с Т- и А-метамерами проявляют М-метамеры. В то же время метамеры этого типа отличаются высоким фенетическим разнообразием и выровненностью по сравнению с двумя другими.

7.6. Анализ флуктуирующей асимметрии А, Т и М-метамеров

Случайный процесс реализации жилок на правой и левой сторонах метамера прямо иллюстрирует широко известное явление флуктуирующей асимметрии. В последние годы появилось много исследований, посвященных использованию феномена флуктуирующей асимметрии альтернативных и количественных признаков при экологическом мониторинге природных популяций (Palmer, Strobeck, 1986; Захаров, 1987; Parsons, 1990, 1992; Кряжева и др., 1996 и др.). Под флуктуирующей асимметрией билатеральных признаков обычно подразумевается случайный характер проявления признаков на разных сторонах тела особей или метамеров (Захаров, 1987). На экспериментальном и естественном материале было показано, что флуктуирующая асимметрия (ФА) может рассматриваться в качестве своеобразного индикатора неспецифической разбалансировки развития, характеризующего состояние популяции в целом. В.М. Захарову (1987) и многим его последователям удалось установить, что повышение флуктуирующей асимметрии на групповом уровне указывает на дестабилизацию процесса развития в популяции. Дестабилизация развития наблюдается обычно уже на относительно низком уровне средовых нарушений, которые еще не связаны с необратимыми изменениями в популяциях (Захаров, Кларк, 1993). Это позволяет использовать ФА как индикатор даже незначительных отклонений параметров среды от фонового состояния, которые еще не приводят к существенному снижению жизнеспособности особей.

Поскольку флуктуирующая асимметрия является мерой стресса развития (Захаров, 1987; Parsons, 1992), то рассматриваемый нами объект исследования — роициссус ромбовидный — в первую очередь представляет собой хорошую модель для изучения эффекта возможной дестабилизации развития при переходе из одной устойчивой фазы листа в другую, из одной подпрограммы реализации его структуры в другую. Априори можно было предположить, что при переходе из одной морфологической фазы листа в другую (от одной морфогенетической подпрограммы к другой) должны наблюдаться процессы разбалансировки развития, и у таких промежуточных листьев (**М**-метамеров) должна повышаться флуктуирующая асимметрия.

Для оценки флуктуирующей асимметрии использовали проявление фенов листа (проявление-непроявление выступающих жилок) на левой и правой сторонах центрального и боковых субметамеров. В качестве показателя флуктуирующей асимметрии использовали среднюю встречаемость асимметричных выражений признаков на лист в процентах от числа признаков — индекс нестабильности, FA_{nm} (Leary et al., 1985; Захаров, 1987).

Анализ показал, что у промежуточных листьев типа М флуктуирующая асимметрия (FA) действительно возросла по сравнению с метамерами А и Т (табл. 7.11). Уровень FA_{nm} у переходных листьев почти в два раза выше, чем у каждого из устойчивых А- и Т-состояний метамеров. Интересно, что FA_{nm} так же низок у листьев, расположенных в узлах, где начинают формироваться новые побеги — Е-метамеров, как и в узлах, где формируются усики. Интерпретация этих сдвигов представляется достаточно очевидной: при переходе из одного фенотипически устойчивого состояния в другое: от фазы А-метамеров к Т-метамерам, что связано с изменением программы развития, наблюдается ярко выраженная перестройка морфогенетической системы побега, которая сопровождается временной дестабилизацией развития в переходной зоне.

Примечательно, что параллельно с переходом от А-метамеров к Т-метамерам наблюдается уменьшение общего числа выступающих жилок и укорочение длины черешка (табл. 7.11). Интересно сопоставить значения по двум индексам нестабильности развития, вычисленным разными способами. FA_{nm}, как уже говорилось, представляет собой среднюю долю асимметричных проявлений фенов на признак (в процентах), а FA_{vn} — отношение взятой по модулю разности числа жилок на левой и правой сторонах метамера к полусумме числа жилок на обеих сторонах, выраженное в процентах. Первый индекс отражает уровень нестабильности формирования качественных, альтернативных вариаций признаков, а второй — меристических, счетных.

Таблица 7.11. Сравнительный анализ уровня флуктуирующей асимметрии, а также длины черешка и числа жилок у листьев Rhoicissus rhomboidea, относящихся к типам А-, М-, Т- и Е-метамеров

Показатель	Сравниваемые типы листьев			
	А-метамеры	М-метамеры	Т-метамеры	Е-метамеры
Индекс нестабильности развития (FA_{nm},%)	5,25 ± 0,75 n = 79	9,03 ± 1,38 n = 21	4,05 ± 0,41 n = 160	3,89 ± 1,12 n = 23
Индекс нестабильности закладки жилок (FA_{vn}, %)	7,39 ± 1,05 n = 79	12,14 ± 1,60 n = 19	7,57 ± 0,85 n = 151	5,41 ± 2,01 n = 20
Среднее число выступающих жилок (двелов) листа (ЧЖЛ)	15,30 ± 0,27 n = 79	14,43 ± 0,50 n = 21	10,78 ± 0,19 n = 160	11,96 ± 0,48 n = 23
Длина черешка метамера (ДЧМ)	75,38 ± 2,19 n = 60	51,00 ± 2,43 n = 14	26,19 ± 1,16 n = 115	43,81 ± 4,75 n = 16

Из таблицы 7.11 хорошо видно, что наблюдается заметный параллелизм изменения средних значений обоих индексов у разных типов метамеров. Однако, множественное сравнение, проведенное с помощью непараметрического аналога однофакторного дисперсионного анализа — теста Краскела–Уоллиса показало, что различия статистически значимы по индексу FA_{nm}: $H = 13{,}23$; $\rho = 0{,}004$, но незначимы по индексу FA_{vn}: $H = 6{,}35$; $\rho = 0{,}095$, хотя тенденция к повышению значения показателя у М-метамеров характерно для обоих индексов. Полученный результат весьма примечателен, так как достоверное повышение уровня флуктуирующей асимметрии у листьев, являющихся переходными между А- и Т-метамерами, косвенно доказывает реальность дестабилизации развития листьев при переходе от одной онтогенетической программы к другой. В том, что все изученные типы метамеров представляют собой фенотипический результат функционирования разных эпигенетических программ/подпрограмм трудно сомневаться. Во-первых, это вытекает из результатов дискриминантного анализа формы и размеров сравниваемых типов метамеров. Действительно, показано, что все типы метамеров имеют высоко устойчивые морфометрические особенности, по которым они легко распознаются и дискриминируются. Во-вторых, это следует из того, что практически идентичные отношения сходства-различия между сравниваемыми типами метамеров получены при многомерном анализе количественных (метрических), счетных (меристических) и качественных (неметрических) признаков листа роициссуса. Результаты дискриминантного анализа меристических признаков (числа жилок) в данной работе нами не приводятся.

Наибольшие вклады в дискриминацию разных типов метамеров внесли общая длина листа с черешком и длина междоузлия. Име-

ло смысл, поэтому, оценить зависимость между тремя переменными: общей длиной листа, длиной междоузлия и величиной FA_{nm} (флуктуирующей асимметрии) в виде поверхности, образуемой полиномом второго порядка (рис. 7.3). Величина флуктуирующей асимметрии возрастает в двух направлениях: а) при крайнем уменьшении общих размеров листьев и параллельном увеличении длины междоузлий (такие листья характерны для группы Т-метамеров); б) при достижении наибольших общих размеров листьев и параллельном укорочении длины междоузлий (такие листья характерны в группе А-метамеров). Удельный вес листьев из группы М-метамеров в общей выборке невелик и мало сказывается на общей форме полиномиальной зависимости.

$$z=-0,573+0,1*x-0,005*y-0*x^2-0,001*x*y+0,001*y^2$$

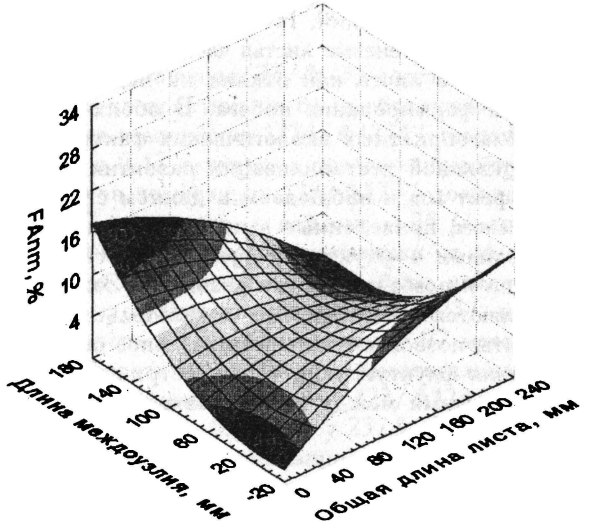


Рис. 7.3. Зависимость между общей длиной листа, длиной междоузлия и величиной FA_{nm}, % (меры флуктуирующей асимметрии), построенная в виде поверхности сглаживания, образуемой полиномом второго порядка

Имеются основания полагать, что увеличение уровня ФА при существенном укорочении листьев и удлинении междоузлий связано с возникновением неблагоприятных условий развития роициссуса (наряду с известными механическими причинами изменчивости

листьев ортотропных и плагиотропных побегов). Ранее нами было высказано предположение о том, что данные типы метамеров являются своеобразными «экоморфами». Т-метамеры можно рассматривать как ксероморфные образования, в узлах которых появляются усики. А-метамеры — трофические мезоморфные органы, которые в крайнем выражении возможно рассматривать как теневые листья, расположенные обычно в основании побега. Если рассуждать таким образом, то возрастание флуктуирующей асимметрии (дестабилизации развития листа), наблюдается по мере усиления вероятной засушливости, вызывающей ксероморфизацию листьев. Возможно, что сопутствующее этому резкое увеличение длины междоузлий является своеобразной адаптивной ростовой реакцией для «быстрого преодоления» растением зоны неблагоприятных условий. Такое же возрастание ФА наблюдается при увеличении абсолютных размеров листьев и резком уменьшении длины междоузлий. Не исключено, что это реакция на снижение освещенности (теневые листья часто имеют большие размеры) или увеличение роста листа как отклик на недостаток питания на начальной стадии формирования побега. В обоих случаях усиление воздействия неблагоприятных экологических факторов должно приводить к потенциальной дестабилизации развития листа. Возможно именно этот эффект мы и наблюдаем в данном случае (рис. 7.3).

Таким образом, приведенные выше данные хорошо согласуются с представлениями о флуктуирующей асимметрии как показателе дестабилизации и разбалансировки развития (Захаров, 1987) и, на наш взгляд, являются убедительным доказательством такой связи. Полученные факты позволяют дать рациональное объяснение резкому повышению уровня флуктуирующей асимметрии у листьев, которые являются пограничными между двумя разными устойчивыми фенотипическими стазисами.

7.7. Дискретные альтернативные пути реализации фенов жилкования и их композиций у листа роднисуса

В заключение вычислим теоретическую вероятность симметричного проявления нескольких наиболее распространенных композиций фенов — симметричных билатеральных композиций (табл. 7.12). Симметричная билатеральная композиция центрального субметамера 123/&123/ у А-метамеров имеет теоретическую вероятность проявления 0,5303. Умножив ее на число изученных субметамеров — 76, получим теоретическое число симметричных сочетаний равное 40,31. Реально встречено 47 случаев таких сочетаний, то есть наблюдается почти полное совпадение частот. Теоретическая частота встреча-

Таблица 7.12. Сравнение теоретических и эмпирических частот билатеральных симметричных композиций фенов листа Rhoicissus rhomboidea

Фены и их копозиции	А-метамеры		М-метамеры		Т-метамеры	
	Эмпир.	Теор.	Эмпир.	Теор.	Эмпир.	Теор.
c3	2	0,01	1	4,8	1	0,01
c2c3	11	2,87	1	1,13	97	85,79
c1c2c3	47	40,31	11	8,95	25	12,57
c1c2c3c4	2	0,12	0	0,02	0	0,00
Число метамеров	76*		21		168	

*Примечание: * — суммы эмпирических и теоретических частот в данном случае не должны совпадать ни друг с другом, ни с числом изученных метамеров, так как анализируются только симметричные сочетания (асимметричные билатеральные композиции и иные сочетания.*

емости симметричной композиции 23/&23/ составила у этого же типа метамера — 2,87, а на практике их было обнаружено 11 (в три раза чаще). Симметричная композиция 1234/&1234/ теоретически должна быть представлена в 0,12 случаях, а реально обнаружена у 2 метамеров. У Т-метамеров композиция 123/&123/ должна теоретически встретиться у 12,57 метамеров, а найдена у 25 (в два раза чаще). Композиция 1234/&1234/, которая теоретически не должна была быть обнаружена (вероятность близка к 0), не была найдена и на практике. Наконец, билатеральная композиция 23/&23/, имевшая теоретическую встречаемость 85,79, обнаружена у 97 метамеров. В случае М-метамеров теоретическая частота билатеральных симметричных композиций близка к эмпирической: у 123/&123/, соответственно, 8,95 и 11; у 1234/&1234/ — 0,02 и 0; у 23/&23/ — 1,13 и 1. Таким образом, часть симметричных композиций реализуется случайно, а у некоторых явно проявляется диссимметрия.

Интересно отметить, что если у листьев А при общем доминировании композиции *c1c2c3* ее проявление близко к случайному, то другая композиция (*c2c3*) на практике реализуется чаще, чем при случайном проявлении, если исходить из ее теоретической вероятности. Эта композиция доминирует у листьев типа Т, где так же случайно реализуется, как и композиция *c1c2c3* у листьев А. В свою очередь, композиция *c1c2c3* у листьев Т встречена в два раза чаще, чем при случайном исходе. Таким образом, если доминирующие композиции реализуются у этих листьев в соответствии с теоретической вероятностью, то у каждого типа листьев «чужой доминирующий тип» встречается значительно чаще, чем это теоретически должно быть.

Эти композиции-аттракторы скорее всего обусловлены «тяготением» соответствующего альтернативного (**дискретного**) пути развития, заложенного в развитии и того и другого типа метамеров. Используя терминологию К. Уоддингтона (1963), можно предположить, что если «свой» креод (путь, траектория развития) реализуется всегда нормально и в соответствии с заданной вероятностью, то «соседний» креод неизбежно оказывает некоторое влияние, и определенная часть композиций формируется зависимо от него. Это, по-видимому, ошибочные реализации программы развития. Непропорционально высокая доля асимметричных композиций у листьев промежуточного типа (М) сопровождается повышенным уровнем флуктуирующей асимметрии по совокупности признаков. Возможно, что повышение уровня флуктуирующей асимметрии в пограничной переходной пороговой зоне между двумя альтернативными путями развития листьев приводит к высокой вероятности переключения морфогенеза листа по иному пути. Разбалансировка развития за счет флуктуирующей асимметрии, возможно способствует процессам переключения развития, усиливая вероятность перескока из одного «креода» (пути развития) в другой. То, что это именно переключение развития на основе одного и того же генотипа вряд ли вызывает сомнение, так как мы изучали метамеры одного и того же растения. Переключение происходит фактически на уровне фенов: на одной стороне тела реализуется один дискретный вариант развития, а на другой — иной.

Напомним, что еще Б.Л. Астауров обнаружил, что во многих случаях билатеральные структуры реализуются независимо на разных сторонах тела. Интересный пример приведен в работе В.А. Струнникова и И.М. Вышинского (1991), где описывается мозаичная бабочка тутового шелкопряда, у которой меньшая по размерам правая сторона тела андрогенетического происхождения, а большая левая — гибридного. Гибридная сторона у этой бабочки существенно больше, чем инбредная. Авторы делают вывод о том, что несмотря на смешение гормонов в гемолимфе и общую нервную систему, рост органов правой и левой сторон организма протекает независимо, то есть под контролем генетической информации каждой из сторон тела. Поэтому не удивительно, что у многих М-метамеров, которые являются переходными между А- и Т-метамерами, на одной из сторон листа дискретно формируется характерный «А-тип», а на другой «Т-тип» его строения. Стохастические явления, лежащие в основе реализации фенов и их композиций (на уровне листочков-субметамеров), подтверждают выводы Б.Л. Астаурова (1974), а также В.А. Струнникова и И.М. Вышинского (1991) о том, что структурные дискретные элементы на левой и правой сторонах организма (в данном случае листа) могут формироваться относительно независимо.

Исследуя этот аспект проблемы, мы изучили структурные фенетические модели жилкования, проявляющиеся одновременно у одного и того же листа на левой и правой сторонах. Трудно сомневаться в том, что одновременная реализация на левой и правой сторонах разных структур (композиций фенов) является допустимым сбоем (ошибкой) нормального хода развития данного органа (листа), поскольку генотип и условия развития для левой и правой сторон метамера практически почти идентичны. Специальный анализ показал, что «люфт» встретившихся в выборке асимметричных билатеральных композиций фенов жилкования листа невелик, а структурные изменения в целом носят линейный характер. Для пояснения этих слов обратимся к рисунку (рис. 7.4). На рисунке изображены односторонние (латеральные) структурные модели, выявленных для каждого типа метамеров роициссуса латеральных композиций фенов центральных субметамеров (листочков). Все варианты структур, обнаруженных у одних и тех же листьев, но на разных сторонах, соединяли между собой стрелками (от простых вариантов к более сложным). Используя такой подход, можно достоточно эффективно обнаружить естественные морфогенетические пути формирования тех или иных билатеральных структур. Напомним, что одновременная реализация на левой и правой сторонах разных композиций фенов является естественным сбоем (ошибкой) нормального хода развития данного листа, поскольку генотип и условия развития для левой и правой сторон метамера почти идентичны. Асимметричные билатеральные композиции фенов позволяют, поэтому, построить естественные морфогенетические ряды допустимых в онтогенезе (не летальных) структурных трансформаций.

Хорошо видно, что в пределах каждого типа метамеров в результате выстроились линейные ряды структурных трансформаций от простых к более сложным. Наиболее протяженным и разветвленным является ряд у А-метамеров, а самым коротким — у Т-метамеров. М-метамеры имеют промежуточный ряд по числу и направлению структурных трансформаций. Интересно обратить внимание на то, что в пределах одного листочка допустимый «люфт» не превышает величины закладки или непроявления одного или, реже, двух двелов. Это обстоятельство, по-видимому, и определяет линейный характер дискретных структурных изменений (шагов) в выявленных морфогенетических рядах для данного субметамера. Тем не менее, комбинаторика проявления фенов у всех субметамеров листа в целом довольно велика. Анализ 530 листьев роициссуса ромбовидного выявил 108 разных билатеральных композиций фенов, то есть 108 различных двеллярных структур листа.

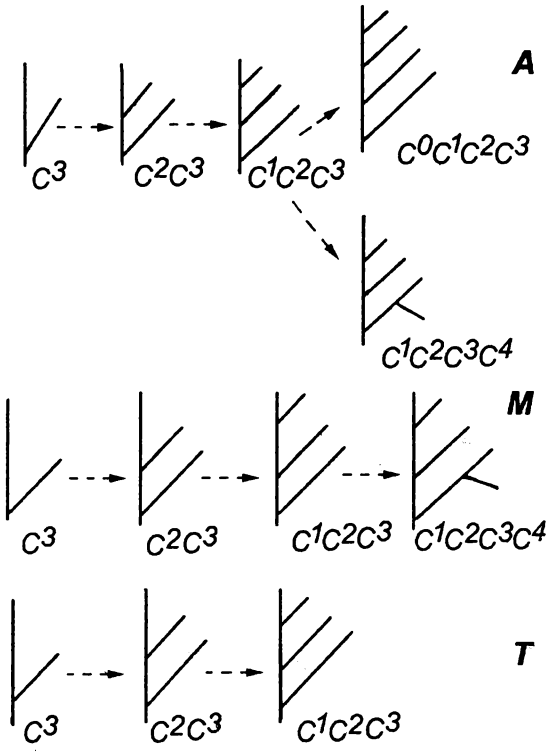


Рис. 7.4. Естественные морфогенетические ряды двеллярной структуры центрального листочка у трех характерных типов листьев роуциссуса ромбовидного (А-, Т- и М-метамеры, см. пояснения в тексте). Представлены латеральные (односторонние) структурные модели жилкования центрального листочка, соединенные стрелками в случаях, когда данные латеральные композиции фенов одновременно встретились на разных сторонах одного и того же центрального субметамера

Другой возможный подход к изучению дискретных путей морфогенеза структуры жилок у роициссуса основан на кластерном анализе корреляционных матриц, характеризующих связность проявления фенов жилкования. Такой вариант исследования позволяет оценить последовательность и относительную синхронность формирования гомологичных гомономных фенов у разных субметамеров данного растения. Для этой цели проявление фенов (в виде определенных жилок) кодировали цифрой «1», а непроявление — цифрой «0». Встречаемость антимерных фенов на левой и правой сторонах листа рассматривали в качестве разных (отдельных) переменных. После получения корреляционной матрицы, включающей все возможные попарные связи проявления фенов для всей выборки листьев, коэффициенты корреляции были заменены обратными величинами ($1 - r$), характеризующими меру различий между фенами по их сочетанной встречаемости. Затем методом Уорда был проведен кластерный анализ преобразованной корреляционной матрицы, итоги которого приведены на рисунке (рис. 7.5). Из рисунка видно, что в подавляющем большинстве случаев встречаемость одноименных фенов на левой и правой сторонах образует парные кластеры самого нижнего уровня иерархии. Это означает, что проявление одноименных фенов-антимеров на разных сторонах листа тесно коррелирует и осуществляется достаточно синхронно. Исключение составляют фены *i2*, которые у данного растения проявляются с выраженной тенденцией направленной асимметрии. Не менее интересен и факт агрегирования гомономных фенов, например, *c1*, *e1*, *i1*, в единые кластеры. Подобным образом объединяются в самостоятельные агрегации и фены: *c2* и *e2*, а также фены: *c4* и *e4*.

Примечательно, что существует некая отчетливая иерархия объединения фенов в кластеры, которая, несомненно, отражает, как это многократно отмечал У. Эчли (Atchley, 1987), степень синхронности формирования органов и структур в эмбриогенезе и морфогенезе. Двелы, обозначенные номером «3» (гомономные фены: *c3*, *e3*), встречаются, по-видимому, в 100% случаев. Такая высокая частота встречаемости скорее всего обусловлена тем, что данные двелы в морфогенезе общей двелярной структуры листа формируются раньше других и встраиваются в общий паттерн. Судя по частотам встречаемости, затем формируются жилки, фены которых помечены цифрой «2». Встречаемость этих фенов весьма высока и тоже близка к 1,0. Этими обстоятельствами и объясняется формирование отдельного сильно обособленного кластера, включающего гомономные фены, помеченные цифрой «2». Таким образом, если использовать результаты данного кластерного анализа и частотные характеристики встречаемости признаков для дальнейшего

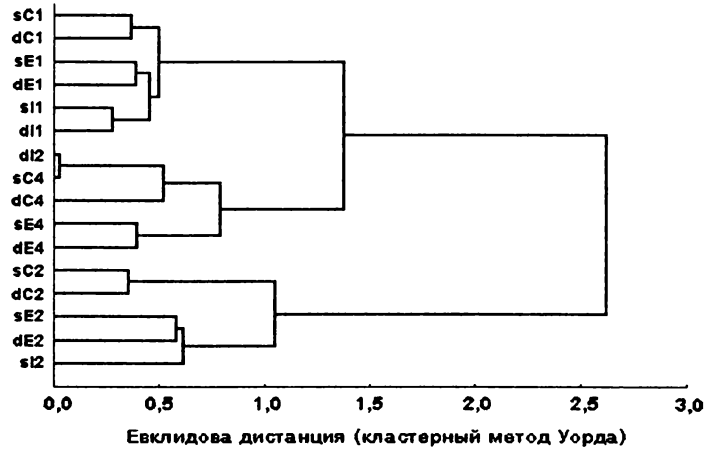


Рис. 7.5. Кластерный анализ матрицы обратных коэффициентов корреляций (1 — r) между переменными, характеризующими встречаемость фенов жилкования листьев роицциссуса ромбовидного, по методу Уорда. Фены кодированы буквенно-цифровыми символами. На первой позиции в записи расположены буквы, обозначающие принадлежность к левой (s) или правой (d) стороне листа. Буква, занимающая вторую позицию, кодирует принадлежность к субметамеру: (c) — центральному листочку; (e) — наружной и (i) — внутренней сторонам боковых листочков. Цифры от 1 до 4 обозначают позиционный номер гомологичных гомономных двелов по краю субметамера, считая от апикальной части листа к черешку. Детальные пояснения см. в тексте главы и на рис. 7.1.

«зондирования» относительного времени морфогенетической закладки двух оставшихся групп гомономных фенов, то можно заключить, что у центрального листочка несколько раньше формируются двелы, маркированные цифрой «1», а затем цифрой «4». Для центрального листочка, поэтому, порядок формирования фенов в морфогенезе должен выглядеть следующим образом: *c3, c2, c1, c4*. Этот ряд вполне реально прослеживается на приведенной нами схеме естественной трансформации двеллярной структуры роицциссуса (рис. 7.4).

В итоге можно видеть, что формирование разных групп гомономных фенов происходит последовательно и квантованно. Это указывает на то, что «шаг» структурной трансформации жилкования проявляется почти одновременно у всех гомономных антимерных фенов, а также на то, что

каждый субметамер формирует одноименные гомономные структуры, подчиняясь единому ритму структурных преобразований всего метамера. Если фены *c1* закладываются у центрального субметамера, то их гомономные структурные гомологи — фены *e1* и *i1* почти синхронно достраиваются и у боковых субметамеров листа.

7.8. Заключение

На примере метамеров *Rhoicissus rhomboidea* изучены закономерности внутрииндивидуальной изменчивости структуры листа и проявления флуктуирующей асимметрии неметрических признаков как показателя дестабилизации развития листьев. Показано, что у роициссуса существует несколько характерных и устойчиво воспроизводящихся форм листьев (их можно рассматривать в качестве своеобразных «экоморф» листа). Многомерными статистическими методами выявлены дискретные альтернативные пути морфогенетической реализации у листьев этого вида, которые параллельно проявляются на уровне качественных структур (формирования элементарных жилок и их композиций), а также количественных признаков (формы и размеров) листьев. Выявленные пути развития листьев морфологически соответствуют описанным типам метамеров. Все типы метамеров устойчиво различаются друг от друга по размерам и форме, а, следовательно, могут рассматриваться как различные фенотипические классы, развитие которых детерминировано вполне определенной подпрограммой или особенностями морфогенеза данного растения. Фенетические дистанции (MMD), вычисленные между тремя выявленными типами по частотам встречаемости фенов жилкования листьев, достаточно велики, и указывают на существенные эпигенетические различия в развитии сравниваемых групп метамеров. В данном случае уровень фенетических различий сопоставим по своему масштабу с внутривидовыми или межлинейными различиями, выявленными у животных.

При корреляционном и кластерном анализе внутрииндивидуальной изменчивости листьев обнаружен единый ритм и порядок формирования позиционно гомологичных элементов структуры листа у его отдельных листочков (субметамеров). Формирование разных групп гомономных элементарных структур (жилок листа) происходит последовательно и квантованно. Доказана стохастическая природа реализации композиций жилок на уровне субметамеров листа.

Роициссус представляет собой хорошую модель для изучения эффекта возможной дестабилизации развития. Проверка гипотезы о том, что при переходе из одной устойчивой морфологической фазы листа в другую (от одной морфогенетической подпрограммы к другой) должны наблюдаться процессы разбалансировки развития, и у таких промежуточных листьев

должна повышаться флуктуирующая асимметрия, дала положительный ответ. Обнаружен непропорционально высокий уровень флуктуирующей асимметрии неметрических признаков промежуточного типа листьев в пограничной переходной пороговой зоне между двумя альтернативными путями развития. Приведенные выше данные хорошо согласуются с представлениями о флуктуирующей асимметрии как показателе дестабилизации и разбалансировки развития (Захаров, 1987) и, на наш взгляд, являются убедительным доказательством такой связи. Разбалансировка развития за счет флуктуирующей асимметрии, возможно, способствует процессам переключения развития, усиливая вероятность «перескока» из одного креода (альтернативного пути развития) в другой.

В свете полученных выше данных трудно сомневаться в существовании дискретных путей морфогенетической реализации у листьев роицисуса ромбовидного, которые параллельно проявляются на уровне качественных структур (фенов жилкования и их композиций), а также количественных признаков (формы и размеров) листьев. Единый ритм и порядок формирования позиционно гомологичных элементов структуры листа его субметамеров, выявленный при статистическом анализе внутрииндивидуальной изменчивости листьев роицисуса ромбовидного, служит количественным обоснованием представленной далее базовой модели.

МОДЕЛЬ

8.1. Морфогенетические основы возникновения модульной организации

8.1.1. О происхождении дискретности в непрерывной среде

Основная идея нашей работы состоит в том, что развитие пространственной организации листа в процессе органогенеза осуществляется в два этапа. На первом этапе из клеток эмбриональной ткани листового зачатка формируются модули, а на втором с помощью этих модулей создается специфическая пространственная структура. Модули представляют собой конструкционные элементы, занимающие промежуточное положение между элементами клеточного и морфологического уровней организации. «Промежуточность» их положения проявляется и структурно, и функционально. В структурном плане это уже не клетки, а их объединения — группы клеток, но меньшего размера, чем морфологически выделяемые части листа, а функционально эти объединения продвинуты по пути тканевой дифференцировки далее, чем эмбриональные клетки, но еще не настолько, чтобы различать в них мезофилл и проводящую ткань. Их можно назвать виртуальными конструкционными элементами, поскольку они действуют, подобно «факиру на час», только в момент формообразования, но именно благодаря этой роли непрерывный процесс клеточного деления и роста переводится в дискретный процесс формообразования.

Проблема возникновения дискретности в непрерывной среде относится к одной из ключевых в современном естествознании. В математике она обсуждается как «теория катастроф» (Zeeman,1976), в физике — как «теория диссипативных структур» (Николис, Пригожин, 1979, 1990), а в целом уже воспринимается как новое научное направление — «синергетика» (Хакен, 1980). В биологии эта проблема обсуждается в связи с «ритмичностью» роста растений (Сабинин, 1957) и «квантированностью» органогенеза (Шмидт, 1968; Магомедмирзаев, 1982, 1990). Рассмотрим общие условия возникновения дискретности биологических систем и ряд известных морфогенетических механизмов, способных реализовать эти условия.

Для осуществления квантования, в общем случае, необходимо два устройства — квантователь и оформитель (Смит, 1970). Квантователь разделяет непрерывный поток на порции, а оформитель придает этим порциям определенную форму. Примером искусственного квантования может служить работа автомата по продаже газированной

воды. Рабочим органом (квантователем) служит сифон, отмеряющий порции воды, а в роли ее уловителя (оформителя) выступает стакан.

Приведенный пример показывает, что квантователь и оформитель могут существовать как внешние устройства, не связанные с природой преобразуемого субстрата, но в ряде случаев они представляют собой его имманентные свойства. Для той же воды, например, таким «внутренне присущим» ей квантователем является сила поверхностного натяжения — она расчленяет тонкую струйку воды на капли.

Возникновение модульного уровня организации обусловлено, очевидно, какими-то имманентными свойствами элементов предшествующего, клеточного уровня организации. Какие же морфогенетические свойства клеток позволяют реализовать им функции квантователя и оформителя?

8.1.2. Квантователь. Модель французского флага

Модульный уровень организации представляет собой своеобразную надстройку над клеточным уровнем, поэтому для его возникновения необходимо, в качестве предварительного условия, поддержание определенного объема клеточной массы. М. Аптер предлагает следующую модель, позволяющую представить, как это может происходить. «Пусть одна из концевых клеток воспроизводится во внутреннем направлении каждый раз, когда получает от соседней клетки число, меньше определенного критического значения, и делает это непрерывно, пока получает это число. Если мы введем общее правило, что всякая клетка, помечающая себя +1, становится регулятором размера, то хотя наборы инструкций, данных всем клеткам, останутся одинаковыми, и каждая клетка, в принципе, может стать регулятором размера; тем не менее, регулятором во все моменты времени будет концевая клетка, а если ее отрезать, ее место автоматически займет следующая. Даже если убрать все клетки, кроме регулятора размера, то эта оставшаяся клетка воспроизведет нужное число новых клеток» (Аптер, 1970, с. 165).

Помимо выполнения предварительного условия — формирования заданного размера системы, далее необходимо разделять ее на части (квантование). Для объяснения этого феномена Л. Вольперт предложил модель, получившую название модель французского флага (Wolpert, 1969; Вольперт, 1970). Согласно этой модели, клеточная масса может расчленяться на фрагменты, более крупные, чем отдельные клетки, если выполняются следующие условия: а) система поляризована, б) в ней имеются два (или более) противоположно направленных градиента какого-либо фактора, в) каждая клетка способна к определенной пороговой реакции на соотношение этих градиентов.

Допустим, у нас есть полярная цепочка из девяти клеток, и мы хотим, чтобы она разделилась на три равные части, окрашенные в различные цвета. Зададим для каждой клетки следующие правила реализации фенотипа в зависимости от соотношения градиентов. (Цифра показывает условную величину значения градиента в клетке)

1. Если соотношение меньше 1/2, то клетка окрашивается в красный цвет (переходит в состояние К).

2. Если соотношение больше 1/2, но меньше чем 2/1, то клетка окрашивается в белый цвет (переходит в состояние Б).

3. Если соотношение больше 2/1, то клетка окрашивается в синий цвет (переходит в состояние С).

Приведенная ниже схема показывает, что если каждая клетка подчиняется установленным правилам, то цепочка разделяется на три части, окрашенные в цвета французского флага. За это сходство модель и получила свое название.

Апикальный градиент	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Базальный градиент	9	8	7	6	5	4	3	2	1
Отношение	1/9	2/8	3/7	4/6	5/5	6/4	7/3	8/2	9/1
Фенотип	К	К	К	Б	Б	Б	С	С	С

Замечательной особенностью этой модели является то, что указанный фенотип цепочки сохраняется независимо от числа и расположения составляющих ее клеток. Клетки можно добавлять, удалять или менять местами, но если правила реализации фенотипа остаются прежними, то система будет неизменно разбиваться на три равные части, окрашенные в той же последовательности.

Допустим, число клеток уменьшилось до шести, но пороги реакции (перехода в новое состояние) остались прежними. Схема показывает, что система сохраняет прежний фенотип, только величина окрашенных фрагментов пропорционально сокращается.

Апикальный градиент	1	2	3	4	5	6
Базальный градиент	6	5	4	3	2	1
Отношение	1/6	2/5	3/4	4/3	5/2	6/1
Фенотип	К	К	Б	Б	С	С

Если мы захотим изменить границы окрашенных участков, то должны будем задать новые правила реализации фенотипа — новые пороговые значения реакции клеток на соотношение градиентов.

Итак, модель французского флага (называемая также моделью регуляции пространственной структуры) позволяет понять, как на клеточном уровне создаются предпосылки для возникновения элементов, фенотипически более крупных, чем клетки.

8.1.3. Оформитель. Феномен контактного торможения

Для превращения окрашенной области в структурно и функционально значимый элемент необходимо каким-то образом закрепить ее границы. Это возможно различными способами, один из которых — контактное торможение (Abercrombie, 1973; Adler, 1977).

Модельному окрашиванию различных участков клеточной цепочки в различные цвета в реальности может соответствовать их тканевая дифференцировка. А клетки каждого типа ткани, как известно, способны к распознаванию своих и чужих. Клетки одного типа растут и делятся, пока не вступают в контакт с клетками другого типа. Это явление получило наименование контактного торможения. Контактное торможение может проявляться и между клетками одного типа, если они относятся к различным клеточным поколениям. Феномен контактного торможения, закрепляющий границы клеточных состояний, придает им статус новых конструкционных элементов. Г. Мейнхардт и А. Гирер рассматривают контактное торможение как ведущий фактор формирования пространственной структуры на клеточном уровне (Meinhardt, Gierer, 1974).

8.1.4. Происхождение листового модуля

В свете вышеизложенного происхождение модульной организации листа можно представить следующим образом. По-видимому, эмбриональные клетки листового зачатка не отличаются по своим морфогенетическим возможностям от эмбриональных клеток животного, т.е. обладают способностями к регуляции пространственной структуры и контактному торможению. Поэтому первые шаги развития унитарного и модулярного организмов протекают одинаково — формируется клеточная масса критического объема, превышение которого включает следующий этап дифференцировки пространственной структуры. В онтогенезе животного организма эта критическая масса, возникающая после первых делений зиготы, называется морула. Она представляет собой клеточный шар, включающий, в зависимости от вида, от нескольких десятков до нескольких сотен клеток. А в онтогенезе листа она представляет собой бугорок на конусе нарастания, появляющийся после первых делений инициальной клетки листового примордия. Этот бугорок, в нашем понимании, — исходный листовой модуль.

Дальнейшее развитие унитарного животного организма состоит в последующей топологической и функциональной дифференцировке морулы. Она превращается в бластулу, гаструлу и т.д. Развитие модулярной структуры идет иным путем. Функциональная дифференцировка модуля ограничивается тем, что у него появляется полярная

ось. А далее происходит увеличение количества модулей. У листового зачатка это выражается в том, что на исходном бугорке появляются, по мере его роста, новые бугорки и т.п. Эти бугорки, в нашем понимании, — модули следующего поколения. Как показывают органографические исследования (Ashby, 1948; Hagemann, 1970; Kuerbs, 1973), закладка новых бугорков (модулей все новых и новых поколений) может повторяться многократно. В результате возникает особая ситуация развития пространственной структуры листа: ее формирование определяют правила взаимодействия модулей.

Анализ литературных данных, посвященных описанию различных сторон клеточного роста (Иванов, 1974) и морфогенеза листа (Гамалей, Куликов, 1978), позволяет предположить, что полярные оси конструкционных модулей дифференцируются по мере увеличения числа и размеров клеток в элементы проводящей системы (клетки ксилемы). К моменту завершения развития пространственной организации листа от конструкционного модуля как самостоятельного морфогенетического элемента остается непрерывный след в виде жилки. Система жилкования листовой пластинки отображает, следовательно, порядок развития ее модульной структуры.

Если морфологической проблемой является выделение основных единиц строения, то морфогенетической — основных единиц развития (Уоддингтон, 1964). В настоящее время основной единицей строения принято считать клетку, а основной единицей развития — систему действия гена. Но использование указанных единиц в теории и практике морфогенетических исследований остается затруднительным. Число клеток в многоклеточном организме чрезвычайно велико (многие миллионы в одной листовой пластинке), поэтому невозможно учесть роль каждой из них в морфогенезе листа. В большинстве случаев невозможно проследить и цепочку событий, соединяющих ген с признаком. Переход на модульный уровень организации листа при исследовании механизмов его формообразования позволяет обойти некоторые из этих трудностей.

8.2. Клеточные автоматы

8.2.1. Основные понятия

Многообразие феноменов развития, обусловленных совместным действием генетических управляющих механизмов, наличием организационных центров, морфогенетических полей и полярности приводит к тому, что традиционные математические описания посредством непрерывных функций и дифференциальных уравнений оказываются малоудовлетворительными. Поэтому внимание исследователей в

последние годы все чаще обращается к разделам так называемой неколичественной математики — дискретным и реляционным методам, способным послужить основой для сведения воедино всех отмеченных выше феноменов развития, их описания и объяснения.

Наибольшее значение для понимания процессов возникновения специфической пространственной организации имеет теория автоматов и, в частности, один из ее разделов — теория клеточных автоматов (Burks, 1961; Schrandt, Ulamē, 1970). Клеточный автомат характеризуют следующие свойства (Хейес, 1984).

1. *Расположение клеток.* Различают одномерное, двумерное, трехмерное и расположения более высоких размерностей. В подавляющем большинстве случаев достаточно исследовать двумерное расположение на плоскости.

2. *Окрестность клетки.* Клетка задается в виде геометрической фигуры определенной формы — треугольной, четырехугольной, пятиугольной и т.п., но чаще всего рассматривают квадратные клетки на плоскости. Благодаря указанному способу геометрического представления автоматы и получили название клеточных.

Для квадратных клеток принято различать два типа окрестности: окрестность фон Неймана (Нейман, 1956), включающая четыре соседние клетки, примыкающие к исходной по сторонам, и окрестность Мура (Мур, 1956, 1966), включающая восемь соседних клеток — четыре примыкающие по сторонам, и четыре примыкающие по диагоналям. Окрестность является областью действия исходной клетки.

3. *Число состояний, которое может принимать клетка.* Дж. фон Нейман построил самовоспроизводящийся автомат, каждая клетка которого могла принимать одно из 29 состояний. Позднее было показано, что самовоспроизводящийся автомат можно получить, ограничив число состояний двумя — 0 и 1 («живой» и «мертвый»).

4. *Правила определения состояний на основе исходной конфигурации.* Правила определения состояний — первоисточник изменений в мире клеточных автоматов. Если k — число состояний, которое принимает каждая клетка, а n — число клеток, входящих в окрестность, то существует n^k возможных правил. Так, для двоичного автомата с окрестностью фон Неймана ($n = 4$) существует более чем 65 тыс. возможных правил; для окрестности Мура ($n = 8$) имеется 10^{88} правил. Систематически изучена к настоящему времени их ничтожно малая часть, поэтому наши представления о свойствах клеточных автоматов фрагментарны и приблизительны.

Конфигурации, порождаемые в процессе развития клеточного автомата, можно рассматривать как высказывания на некотором

формальном языке, построенные из последовательности символов с помощью грамматических правил (Wolfram, 1983). Такие конфигурации, порождаемые за конечное время, можно описать простым классом языков, известных под названием регулярных. Для любого из них можно найти простейшую грамматику, дающую описание конфигураций автомата, ее емкость может быть принята за меру сложности конфигураций.

8.2.2. Примеры клеточных автоматов

Наиболее простым примером клеточного автомата служит игра домино. Отдельные костяшки выступают в роли клеток, а их маркировка выражает состояния, которые могут принимать эти клетки. Правила игры обеспечивают возникновение специфических линейных и разветвленных пространственных конфигураций, внутренняя структура которых, порождаемая стохастическим процессом, имеет вероятностный характер. Окрестность автомата, представленного костяшкой домино — это вырожденная окрестность фон Неймана: из четырех возможных направлений развития реализуются, как правило, только два. При разветвлениях развитие идет по трем или четырем направлениям.

Другим примером клеточного автомата с частично вырожденной окрестностью фон Неймана служат шашки. Число состояний автомата может изменяться в процессе игры — шашка проходит в «дамки». Правила игры сформулированы таким образом, что число элементов в процессе развития конфигурации уменьшается, но сложность взаимодействия возрастает, поскольку «дамка» приобретает полную окрестность фон Неймана.

Еще одним примером роста клеточного автомата уже с полной окрестностью фон Неймана служит японская национальная игра го. Игроки попеременно выставляют «камни» своего цвета на пересечения линий расчерченной на квадраты доски. Задача состоит в том, чтобы построить жизнеспособную конфигурацию, захватывающую возможно большую территорию. Отдельный «камень» или составленная из них конфигурация выживают, если имеют хотя бы одно не закрытое противником направление роста.

Приведенные примеры показывают, что на бытовом уровне человек давно уже освоил простейшие клеточные автоматы, а в настоящее время находит им применение в сфере науки. Рассмотренная выше модель французского флага — пример неявного использования клеточных автоматов для имитации процессов роста и регуляции пространственной структуры биологических тканей. На этом уровне выражение «клеточный автомат», омонимичное с биологической точки зрения, превращается в синоним понятия «клетка».

Примером столь же неявного использования идеологии клеточных автоматов в биологии служит схема Дж. Боннера (1967), описывающая дифференцировку тканей растительного организма. Схема построена как блок-схема вычислительной программы (рис. 8.1).

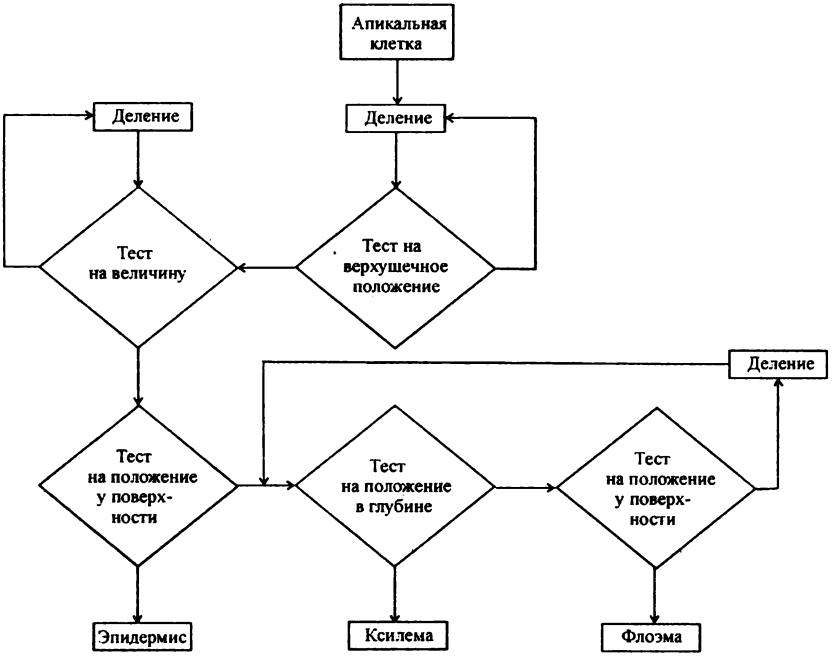


Рис. 8.1. Программа дифференцировки растительных тканей. Цит. по: Боннер, 1968. Пояснения в тексте

Согласно этой программе, верхушечная клетка делится на две, и каждая выясняет, является она верхушечной или нет. Та, которая осталась верхушечной, делится снова, а другая выполняет следующий пункт программы — растет и делится, пока не сформируется верхушечная почка заданных размеров. Клетки этой почки по результату соответствующих проб выясняют характер предстоящей специализации — клетки поверхностного слоя превращаются в эпителиальные, субэпидермальные клетки дифференцируются во флоэму, а центральные, расположенные в глубине клеточной массы — в ксилему. Клетки, расположенные между флоэмой и ксилемой, остаются камбиальными, т.е. продолжают делиться.

Боннер не использует терминологии из области клеточных автоматов, но и без этого очевидно, что число типов дифференцировки тканей — это число состояний, механизмом перехода из одного состояния в другое служат процессы индукции и репрессии генов, а управляющим сигналом, обеспечивающим эти переходы, — результаты тестирования клеточной окрестности. Одно из условий работы программы — постоянная проверка каждой клеткой своего окружения и дифференцировка (переход в то или иное состояние) в зависимости от результатов этого тестирования.

Единственным явным примером использования клеточных автоматов для моделирования процессов развития пространственных структур являются работы А. Линденмайера (Lindenmayer, 1978; Линденмайер, 1980). Конструкции этого автора представляют собой массивы растущих автоматов, в которых рост возможен всюду, а не только по краям, и размер не остается постоянным. Каждый автомат на протяжении данного отрезка времени может находиться в одном из конечного числа состояний. Для каждого такта времени следующее состояние вычисляется на основании предшествующего. Из данного состояния клетка может перейти в новое, разделиться на цепочку клеток или быть удалена. Добавление клеток к массиву и удаление из него возможно в любой точке.

Для записи конструкций Линденмайер использует одномерные строки символов, а для развернутого во времени описания — последовательность таких строк. Отдельная строка служит мгновенным описанием «организма», полученного с помощью **аксиомы**, **алфавита символов** и определенных **правил вывода**. Проиллюстрируем этот подход на примере описания развития пространственной структуры листовой пластинки, в которой строение части более или менее полно повторяет строение целого. Такие конструкции Линденмайер называет составными и предлагает для моделирования их развития использовать наборы циклически повторяющихся состояний. Для обозначения таких повторяющихся состояний используются локально-цепочечные формулы.

Рассмотрим развитие конфигурации «листовая пластинка», задаваемое следующей системой:

Аксиома: a;

Алфавит: a, b, c, d, e, f, g, h, i, k;

Правила вывода: $a \rightarrow bc$, $b \rightarrow kd$, $c \rightarrow ek$, $d \rightarrow gb$, $e \rightarrow cf$, $f \rightarrow ik$, $g \rightarrow hi$, $h \rightarrow de$, $i \rightarrow k$, $k \rightarrow k$.

Строки символов интерпретируются как клетки вдоль границы листа. Одни символы (a ... i) соответствуют лопастям, другие (k) — надрезам между лопастями. Эта система порождает следующую локально-цепочечную последовательность:

a → bc → kdek → kgbcfk → khikdekihk →
→ kdek kgbcfk kedk →
→ kgbcfk khikdekihk kfcbgk →
→ khikdekihk kdek kgbcfk kedk khikdekihk.

Формы листа, отвечающие трем последним строкам этой последовательности, приведены на рис. 8.2, а ее локально-цепочечная формула имеет вид:

$$S_n = S_{n-3} S_{n-2} S_{n-3}.$$

Другими словами, лист на n-й стадии (для $n \geq 6$) состоит из левой и правой лопасти, которые идентичны всему листу, каким он был три такта времени тому назад, и из средней лопасти, идентичной этому же листу два такта времени назад.

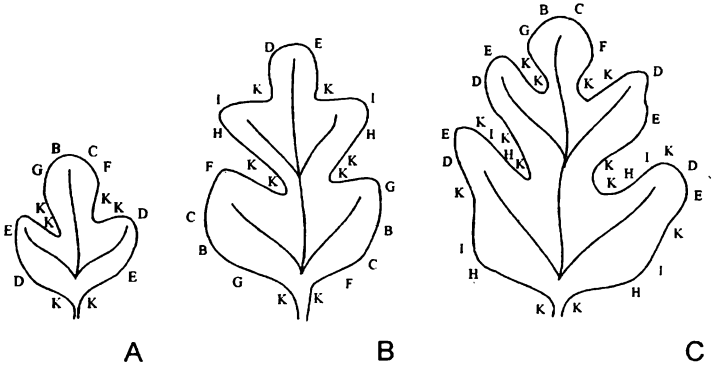


Рис. 8.2. Развитие составных структур на примере листа. Цит. по: Линденмайер, 1980. Пояснение в тексте

Системы Линденмайера ориентированы на изучение закономерностей развития живых систем путем выявления изоморфизмов между процессами формирования реальных пространственных структур и символьных конструкций. Но применяемые правила интерпретации оставляют большое место для произвола при оценке сходства. Приведенный пример, в частности, иллюстрирует принципы развития составных структур, а не развитие конкретной формы листа. Ведущий принцип в данном случае — рекуррентный характер роста. Этот тип роста отличает не только листья, но и многие другие органы (и системы органов) у растений и животных.

В заключение, процитируем весьма важный для описательной ботаники вывод, к которому пришел М. Маруяма, исследуя клеточные

автоматы и создаваемые ими конфигурации: «Количество информации, необходимое для описания получающейся структуры, гораздо больше количества информации, необходимого для задания правил работы и начального положения клеток» (Цит. по: Аптер, 1970, с. 189).

8.3. Развитие листа как рост клеточного автомата

8.3.1. Надставочный рост

В строении сложных и сильно рассеченных листьев нередко наблюдается повторяемость числа и расположения более мелких частей в пределах более крупных. По смыслу рассмотренной выше модели это указывает на рекуррентный характер их роста. Рекуррентность роста означает, что текущее состояние системы можно вывести из предшествующего, если известны правила вывода. Но если мы попытаемся построить модель роста листа, опираясь непосредственно на систему Линденмайера, то у нас ничего не получится. Правила вывода, указанные Линденмайером, это правила вывода одних символов из других, причем число символов произвольно, и столь же произвольно установлено соответствие между символом и участком периметра листовой пластинки. О конфигурации символа как единичного клеточного автомата вообще ничего не говорится, т.е. никакой окрестности фон Неймана или Мура у него не подразумевается. Как уже отмечалось выше, эта система предназначена для иллюстрации принципа рекуррентного роста, а не моделирования формы листа.

Что же необходимо сделать, чтобы построить работающую модель клеточного автомата, имитирующего процесс развития листа? Для это требуется а) определить конфигурацию исходного (аксиоматического) элемента б) сформулировать правила роста (изменения состояний) в его окрестности.

Определение конфигурации, как будет показано ниже, весьма существенно, если мы моделируем процесс развития пространственной структуры листа. Но еще более значимым является выбор системы правил. Правила роста клеточного автомата — это правила изменения его состояний. А для этого необходимо установить, хотя бы приблизительно, их число. Линденмайер формально задал для имитации процесса рекуррентного роста «листа» правила перехода для 10 состояний. А каково их реальное количество? Для ответа на этот вопрос рассмотрим строение реальных листьев.

На рис. 8.3, *А*, изображен типичный лист сон-травы (*Pulsatilla patens* L.) — весеннего эфемера, цветки которого почти повсеместно в средней полосе России называют «подснежниками». Это растение из сем.

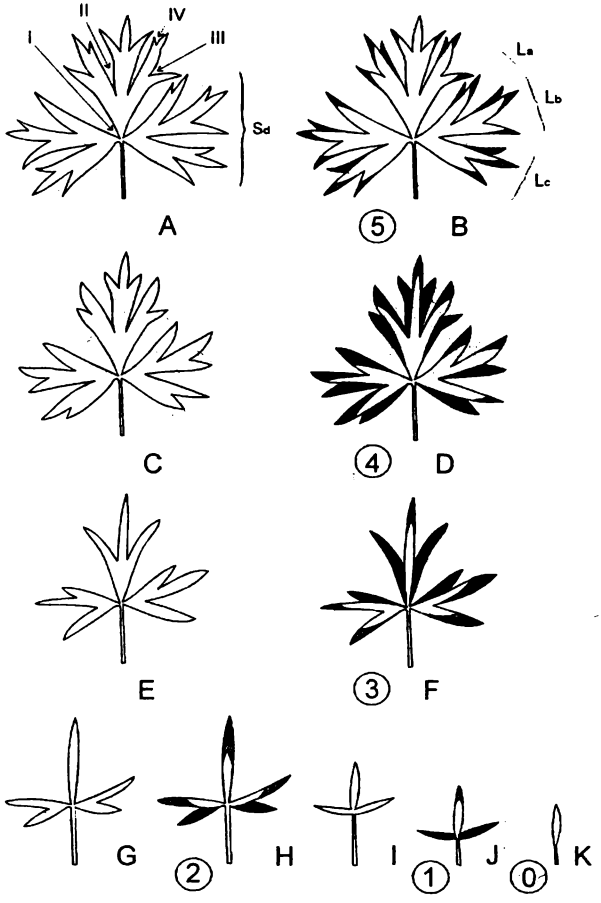


Рис. 8.3. Реконструкция «исходной формы» листа сон-травы (Pulsatilla patens L.) методом пошаговой размерной редукции. Римскими цифрами (I–IV) пронумерованы разрезы различной глубины, арабскими (1–5) — последовательность шагов надставочного роста. A — форма контура реального листа, B — новый контур этого же листа после редукции. Темная штриховка — удаленные элементы, светлая штриховка — редуцированные фрагменты, равные по размерам удаленным элементам. C–K — гипотетические промежуточные формы. Sd — правая доля, La, Lb, Lc — соответственно верхняя, средняя и нижняя лопасти правой доли. Дополнительные пояснения в тексте

Лютиковые (*Ranunculaceae*), поэтому его листья похожи, по общему плану строения, на листья многих других представителей этого семейства.

Отличительной особенностью листьев данного вида является не только сильная рассеченность листовой пластинки, но и своеобразная ступенчатость изменения глубины разреза. Все разрезы листовой пластинки можно подразделить по глубине на четыре группы. В первую группу войдут два самых глубоких разреза, разделяющих листовую пластинку на три доли — верхнюю и две боковые. Во вторую группу — шесть менее глубоких, разделяющих каждую долю на три лопасти. Верхняя доля расчленяется симметрично, а боковые — асимметрично. Нижние разрезы на боковых долях более глубокие, чем верхние, поэтому нижние боковые лопасти морфологически более самостоятельны. Третью группу составляют разрезы, разделяющие каждую лопасть на две неравные части — большую и меньшую. Эти части можно назвать мелкими лопастями или крупными зубцами. Наконец, в четвертую группу входят неглубокие разрезы, отделяющие от самых крупных зубцов мелкие зубчики.

Абсолютная и относительная длина разрезов каждой группы варьирует в широких пределах, но их средние значения не перекрываются. Если среднюю величину самых мелких разрезов принять за единицу, то последовательность средних значений в пределах листа образует, как правило, закономерный ряд: 1 : 2 : 4 : 8. Эти соотношения меняются от листа к листу, как правило, в результате варьирования размеров самых мелких зубчиков, а относительные размеры глубоких разрезов остаются более постоянными. Поэтому встречаются соотношения средних величин вида 1 : 3 : 6 : 12 и даже 1 : 4 : 8 : 16.

Наблюдаемая закономерность показывает, что: а) развитие пространственной структуры листа представляет собой дискретный процесс, протекающий за определенное число шагов, б) темпы изменения размеров элементов остаются постоянными на протяжении всего периода формирования структуры. Можно предположить, что конструкционные элементы, формирующиеся за один шаг «квантированного роста», тоже имеют одинаковые или сходные размеры.

Если к этому добавить очевидную рекуррентность развития данного типа листа (повторяющееся однотипное асимметричное членение частей), то по его текущему состоянию можно реконструировать предшествующее простым «вычитанием» последнего шага развития.

Мы исходим из того, что глубина разреза растет пропорционально числу шагов развития. Первыми появились разрезы первой группы, поэтому они самые глубокие, вторыми — второй и т.д. Последними появились самые мелкие разрезы (четвертая группа), величина

которых характеризует размеры элементов, сформированных на последнем шаге. Если удалить эти элементы, то останется конструкция, формирование которой завершилось на предшествующем этапе.

На рис. 8.3, *В* показано, как осуществляется это «вычитание». Удаляемые элементы, сформированные на последнем шаге развития, заштрихованы. Темной штриховкой обозначены элементы, с которыми связано появление новых, а более светлой — увеличение уже имеющихся разрезов. В результате получаем пространственную конструкцию (рис. 8.3, *С*), у которой остается только три группы разрезов, а ее число краевых элементов уменьшается с 24 до 18. Продолжая этот процесс до логического конца, выходим на простой цельный лист небольших размеров (рис. 8.3, *К*).

Итак, из рассеченной формы листа мы получили цельную, причем не слиянием по имеющимся разрезам, а «вычитанием». Рассматривая этот же процесс в обратной последовательности, можно сказать, что листья сон-травы формируются не путем рассечения, а в результате «прибавления» новых элементов к уже имеющимся. Назовем указанную последовательность формирования пространственной структуры «надставочным ростом». Это хотя и условное, но более адекватное наименование для процесса развития пространственной структуры листа, чем «расчленение».

Привлекая терминологию Кренке, выделим те же циклы, но уже не расчленения, а надставочного роста. Цикловыми членами этого ряда являются все «промежуточные» формы, включая исходную, а весь переход от цельной к рассеченной происходит, как показывает нумерация заштрихованных вариантов, за пять полных циклов.

Заштрихованные варианты показывают, что число различающихся состояний системы, выделяемых таким способом, на морфологическом уровне ее организации равно трем. Отсутствие штриховки отображает состояние покоя, а ее наличие служит показателем надставочного роста. Надставочный рост, в свою очередь, подразделяется на аксиальный и латеральный. Аксиальный увеличивает размеры имеющихся элементов, а латеральный приводит к отчленению новых. И то и другое можно трактовать как два состояния системы, одно из которых выражается в сохранении исходной ориентации надставочного роста, а другое — в ее изменении.

8.3.2. Исходная модель

На основе установленных закономерностей строения листа сон-травы построим «автоматную» модель его развития. Рассечение на три доли свидетельствует, что надставочный рост происходит в трех направ-

лениях. Поэтому выберем простейшую исходную конфигурацию для первой клетки — правильный четырехугольник. Представим, что его нижняя сторона служит «точкой прикрепления», поэтому рост возможен только по трем свободным сторонам. Чтобы не возникало в дальнейшем путаницы, клетку клеточного автомата будем в дальнейшем называть ячейкой роста и изображать в виде квадрата.

Развитие этого автомата происходит на плоской поверхности, в отдельные такты времени и подчиняется следующей системе правил:

1. За один шаг роста на всех свободных сторонах ячеек предшествующего поколения формируются ячейки следующего поколения.

2. Если возникает спорная точка роста, то она остается пустой (спорной называется такая точка, на заполнение которой претендуют одновременно две ячейки. Спорная ситуация возникает при соприкосновении ячеек углами или при сближении их на расстояние, равное одной ячейке).

На рис. 8.4 показано, какие пространственные конфигурации формируются по этим правилам и насколько они соответствуют строению реальных листьев. В левом ряду (*А*) представлена потактовая развертка процесса роста клеточного автомата до шестого шага.

Развитие начинается с одиночной квадратной ячейки. Ее появление условно принято за первый шаг формирования пространственной структуры, поэтому она пронумерована как ячейка первого поколения. По условию, ее нижняя сторона служит точкой прикрепления и закрыта для роста, а остальные три стороны свободны. Это первая конфигурация, начинающая серию. Стрелками указаны направления роста, по которым на следующем шаге ее достроят новые ячейки (ячейки второго поколения). Пространственную конструкцию, соответствующую этой конфигурации, изображает отрезок прямой линии, а примером воплощения этого структурного типа могут служить простые цельные листья с единственной, хорошо выраженной главной жилкой.

На втором шаге развития, после присоединения к исходной ячейке трех новых, их общее число увеличивается до четырех. Так формируется вторая конфигурация. Возможное воплощение данного структурного типа — тройчатый лист.

У новой конфигурации число свободных сторон возрастает до девяти, а число потенциально возможных направлений роста — только до пяти. Это следствие возникновения спорных точек, потому что ячейки второго поколения соприкасаются углами и направления роста смежных сторон, как показывают стрелки, пересекаются. Можно сказать, что у же на втором шаге развития пространственной структуры возникают стерические ограничения, снижающие число доступных направлений роста и предоп-

ределяющие их будущую ориентацию. Верхняя ячейка может расти только вверх, а боковые — вниз и в стороны. Развитие одной ячейки в двух направлениях представляет собой, на уровне структурного типа, ветвление оси. Можно сказать, что у третьего структурного типа на боковых осях 1-го порядка появляются оси 2-го порядка.

На третьем шаге развития по пяти свободным сторонам второй конфигурации присоединяются пять новых ячеек третьего поколения, и возникает третья конфигурация. Возможное воплощение структурного типа, отвечающего этой конфигурации — пятилопастной («пальчатый») лист.

Третья конфигурация включает уже девять ячеек, но три свободные стороны имеет только одна из них, самая верхняя, у боковых по две свободных стороны, а у нижних — по одной. Такое снижение числа свободных сторон (направлений дальнейшего роста) обусловлено нарастанием стерических ограничений. На этот раз боковые и нижние ячейки третьего поколения не только соприкасаются углами, но еще и расстояние между нижними ячейками сокращается до критического. Они отстоят друг от друга на одну ячейку, что исключает появление новых ячеек в этом промежутке. Всего у третьей конфигурации оказывается девять свободных сторон, по которым и присоединяются ячейки четвертого поколения.

Четвертая конфигурация состоит из 18 ячеек, а у соответствующего структурного типа появляется девять разветвлений. Каждая из трех исходных осей разветвляется на три, но центральная — симметрично, а боковые — асимметрично. К имеющемуся нижнему ответвлению от боковой оси добавляется, со сдвигом вдоль этой оси, верхнее.

Пространственная конструкция, формирующаяся на четвертом шаге роста клеточного автомата, чрезвычайно напоминает строение листьев многих видов растений. Сходство обусловлено полным совпадением размещения элементов у модельных и реальных пространственных конструкций. Особенно впечатляет совпадение реального и модельного размещения боковых осей 2-го порядка. У реальных листьев нижняя боковая ось 2-го порядка всегда крупнее верхней и размещаются они, как правило, со сдвигом, т.е. в очередной последовательности. Нижняя ось при этом располагается ближе к основанию листа. Модель поясняет, почему это происходит: нижняя ось и закладывается на один шаг раньше и растет на один такт дольше. Указанное сходство между модельными конфигурациями и схемами ветвления реальных листьев сохраняется и на двух последующих шагах роста клеточного автомата. Поэтому мы назвали данную модель клеточным автоматом «Лист».

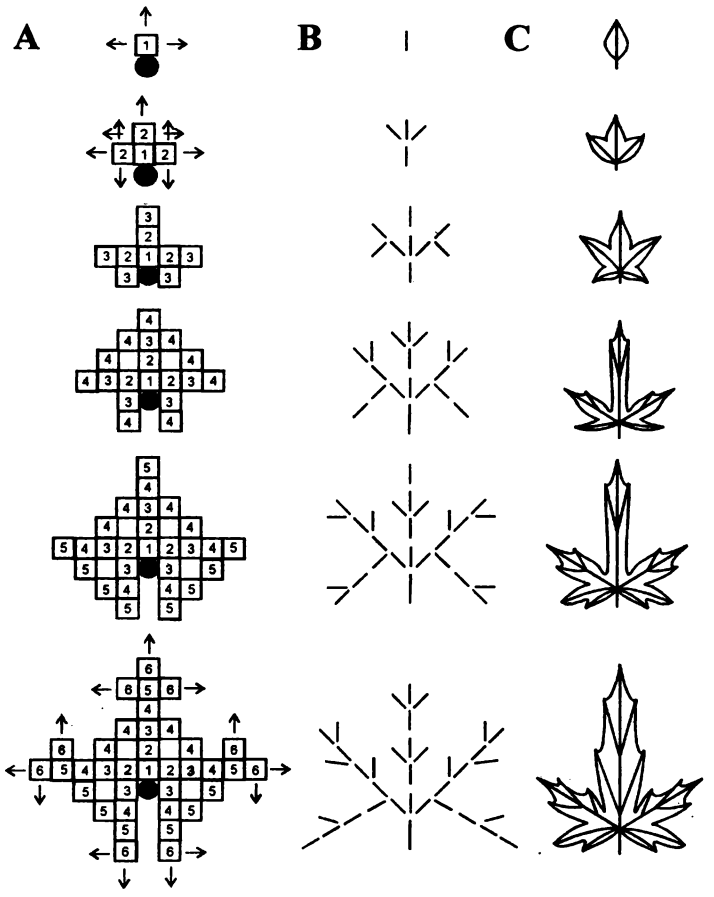


Рис. 8.4. Рост клеточного автомата «Лист» до шестого шага. А — пространственные конфигурации из квадратных ячеек на плоскости. Цифрами обозначены номера шагов, на которых сформировались соответствующие ячейки. Стрелками указаны направления надставочного роста. Спорные точки отмечены пересечением стрелок. В — плоские пространственные конструкции, отвечающие этим конфигурациям. Каждая отдельная ячейка представлена как отрезок кривой, а прямые углы между ними заменены на острые. С — условные формы листьев, пространственные структуры которых напоминают полученные конфигурации

8.3.3. Соотношение модели и реальности

Сходство модельных и реальных пространственных структур листьев растений представляется почти невероятным, учитывая тот достаточно общий биологический смысл, который заложен в систему правил роста клеточного автомата. Первое правило отображает генеративные свойства клеток, их способность к делению и порождению себе подобных, а второе — к межклеточному взаимодействию по типу контактного торможения. Оказывается, этого достаточно, чтобы даже в такой «квадратной» ситуации получились нетривиальные результаты.

Поскольку автомат «Лист» имитирует последовательное усложнение пространственной структуры листа, а это усложнение происходит на ранних этапах органогенеза, то для оценки соответствия модельных схем реальности рассмотрим порядок усложнения примордиев. Для этого обратимся к работе З. Кюрбса (Kuerbs, 1973), в которой приведены не только рисунки и микрофотографии листовых зачатков у различных видов лютиковых, но и схематично указан порядок усложнения.

Один из таких схематичных рядов представлен на рис. 8.5 в сопоставлении с ростом клеточного автомата. На схемах сохранена авторская нумерация осей, что позволяет сравнить последовательность усложнения пространственной конструкции, установленную органографическим методом, с модельной. На первой схеме этого ряда изображен листовой зачаток, у которого три бугорка — верхний и два боковых. Нумерация показывает, что они формируются одновременно. Согласно нашей модели (см. верхний ряд), такая конструкция возникает на втором шаге роста клеточного автомата. Наблюдаемое соответствие мы оцениваем как полное и потому заштриховываем всю пространственную конструкцию (см. нижний ряд).

На второй авторской схеме показано, что затем у листового зачатка над первой парой боковых бугорков появляется вторая пара, а верхний бугорок увеличивается в размерах. Согласно нашей модели, такая конструкция может сформироваться на четвертом шаге развития, если будет расти только верхняя ее часть. Эту часть конфигурации мы и заштриховываем.

Правомерность высказанного предположения подтверждает третья авторская схема. Сопоставление показывает, что развитие пространственной структуры происходит по модели, но не синхронно. Надставочный рост в верхнем направлении продолжает опережать на один шаг рост боковых и нижних осей. В результате ячеечная сложность центральной оси отвечает, по нашей нумерации, четвертому шагу развития, а боковых и нижних — только третьему.

Анализ соотношения четвертой авторской схемы с модельной конфигурацией показывает, что опережающий рост центральной оси продолжается, и одновременно возрастает анизотропия роста по другим направлениям. Центральная ось отвечает по уровню сложности шестому шагу развития, боковые — пятому, а нижние — четвертому.

Приведенные примеры показывают, что последовательность заложения и темпы роста бугорков листового зачатка хотя и отличаются от модельных, но различия не выходят за пределы конфигурации, задаваемой правилами роста клеточного автомата. Наблюдаемую картину можно сравнить с оросительной системой. В роли мелиоратора выступает клеточный автомат, прокладывающий одну и ту же систему каналов, а в роли «хозяина» — видоспецифичный листовой зачаток, решающий, какие каналы и в каком порядке следует заполнять водой.

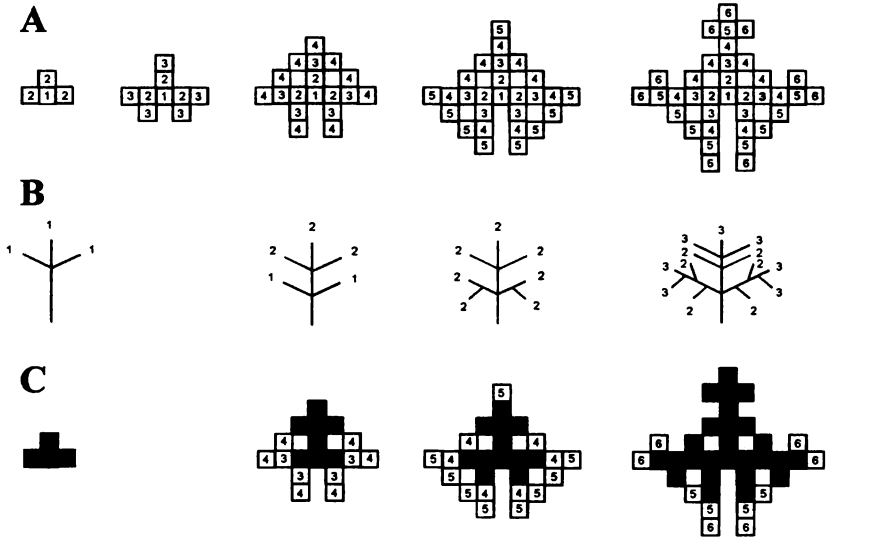


Рис. 8.5. Соотношение процессов роста клеточного автомата и дифференцировки листового примордия. А — развитие клеточного автомата «Лист» до шестого шага. Номера шагов указаны цифрами внутри ячеек. В — последовательное усложнение листового примордия Aquilegia alpina L. Ориг. рис. З.Кюрбса. Цифрами автор отметил порядок закладки бугорков. Цит. по: Kuerbs, 1973. С — соотношение модельной и реальной последовательности усложнения пространственной структуры. Совпадающие элементы заштрихованы

Справедливости ради необходимо отметить, что впечатляющее сходство между ячеечными конфигурациями и листьями растений все больше утрачивается по мере увеличения числа шагов развития. Первые признаки дисконгруэнтности появляются уже на пятом шаге. Как показывает схема ветвления, боковые оси 3-го порядка в модельных конструкциях закладываются на верхних, а в реальных листьях — на нижних сторонах осей 2-го порядка. На шестом шаге становится очевидно, что только первое разветвление центральной оси продолжает расти, а уже второе (образованное ячейками четвертого поколения) прекратило рост в момент формирования по стерическим причинам. Эта же судьба ожидает все последующие разветвления.

Стерические ограничения задают общую, вполне предсказуемую схему усложнения пространственной структуры. Дальнейший рост будет происходить по пяти наметившимся направлениям — одному верхнему, двум боковым и двум нижним. Центральная ось продолжит симметричное отчленение боковых осей 1-го порядка, а их первая пара — очередное вычленение боковых осей 2-го порядка. Нижние оси останутся «вывихнутыми» — новые ответвления будут закладываться на них только с верхней стороны, а не с нижней.

Менее очевидны колебания структурной сложности системы, обусловленные периодическим возникновением массовых стерических ограничений в процессе роста. Например, на четвертом шаге развития конфигурации все ячейки в ее верхней части оказываются в угловом соприкосновении. Линейные последовательности этого вида создают своеобразный внутренний «редут», который нельзя преодолеть, но можно обойти. «Обход» начинают ячейки пятого и последующих поколений, обрастающие его по краям, пока из них, в свою очередь, не возникнет новый «редут». Указанные явления создают «провалы» на графике изменения сложности системы. В нашем случае, заметный «провал» возникает на шестом шаге развития конфигурации (табл. 8.1).

Таблица 8.1. Статистика роста клеточного автомата «Лист»

Шаг развития	1	2	3	4	5	6
Число ячеек	1	4	9	18	28	36
Число краевых элементов	1	3	5	9	13	18
Число будущих направлений роста	3	5	9	13	18	13

Представленные значения показывают, что с увеличением числа шагов число ячеек и краевых элементов (самостоятельных осей различных порядков) только возрастает, хотя и неравномерно, а будущих направлений роста увеличивается лишь до пятого шага, а на шестом снижается.

Добавим к этому, что растущая конфигурация по общему контуру все более начинает походить не на лист, а на большую квадратную ячейку, поставленную на угол. В реальных же листьях фрактальное сходство (сходство части и целого) проявляется не столько в форме контура, сколько в схеме расчленения.

Нарастающие различия между модельной и реальной ситуациями вынуждают продолжить работу по совершенствованию клеточного автомата «Лист», тем более, что для этого имеются широкие возможности. Не исследованы свойства конфигураций, возникающих при замене исходной формы ячейки на пятиугольную, шестиугольную и т.п., а также их рост при условии переменной формы ячейки. Совершенно не затронуты такие параметры ячеечного роста как его анизотропия (выборочный рост по отдельным направлениям) и гетерохрония (переменный темп формирования ячеек). Значения этих параметров, как мы видели на примере развития листового зачатка, весьма существенны для настройки модели на реальную ситуацию. Обойден вопрос о влиянии размеров ячеек предшествующих поколений на новые, если они не остаются постоянными. Не исследована возможность стохастического формирования ячеек и многое другое.

Не останавливаясь на всех этих частных проблемах, перейдем к описанию итоговой модели, в которой учтены не только вышеупомянутые факторы, но и содержатся новые, позволяющие назвать растущий клеточный автомат не абстрактной ячейкой, а листовым модулем.

8.4. Базовая модель развития пространственной структуры листа

8.4.1. Основные постулаты

Будем считать, что формирующаяся листовая пластинка представляет собой плоскую пространственную конструкцию, хотя до распускания почки она может быть свернута «гармошкой», скручена в спираль или деформирована иным способом. Речь идет о плоскости в топологическом смысле слова.

Развитие этой конструкции происходит в результате модульного роста. Модульный рост — это дискретный процесс, измеряемый числом поколений сформированных конструкционных модулей. Формирование каждого нового поколения модулей осуществляется, как на матрице, на модулях предшествующего поколения и приводит, в свою очередь, к возникновению новой матрицы. Модульный рост, в указанном смысле, является матричным ростом. Формирование новой матрицы происходит по определенным правилам, которые мы подразделяем на правила размещения (или упаковки), достройки и разметки.

О размерах и форме модулей ничего не известно, поэтому предполагается, что их размеры постоянны, а геометрическая форма простейшая — шар. В плоской проекции они выглядят как круги одного диаметра.

1. Правило размещения.

Размещение модулей на плоскости подчиняется принципу плотной упаковки. Согласно этому принципу, модули стремятся полностью, без промежутков заполнить доступное пространство. При условии максимально плотной упаковки каждый модуль на плоскости оказывается окружен шестью соседними модулями. Поэтому максимально плотную упаковку будем называть гексагональной (рис. 8.6).

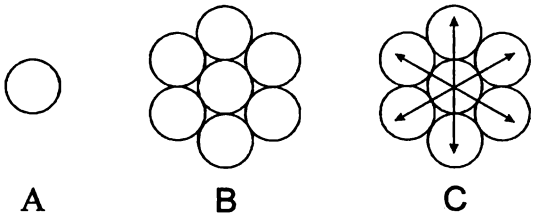


Рис. 8.6. Гексагональная упаковка. А — единичный модуль, В — единичный модуль в окружении шести соседей (максимально возможная плотность упаковки шаровидных тел на плоскости), С — ориентация полярных осей у соседних модулей

2. Правило достройки.

Формирование пространственной конструкции осуществляется послойно. Модули нового поколения создают новый слой на модулях предшествующего поколения. Развитие (заполнение) слоя происходит от центра к периферии. Центральным в каждом слое называется модуль, располагающийся на центральной оси пространственной конструкции. Заполнение слоя сопровождается разметкой полярности составляющих его модулей.

3. Правила разметки.

Мы постулируем наличие у каждого модуля подвижной полярной оси. Понятие «полярная» означает, что у этой оси различаются «полюса» (верхний и нижний концы), а «подвижная» показывает, что ее положение не закреплено. Полярность модуля может меняться благодаря поворотам полярной оси в его плоскости. Аналогом этого процесса служит вращение магнитной стрелки в компасе.

Идея полярного модуля не отличается принципиальной новизной. Мы лишь учитываем в модели такое давно известное свойство биологических тканей как полярность (Синнот, 1963).

Ориентацию полярных осей у новых модулей определяют модули предшествующего поколения. Если модуль нового поколения выступает как прямое продолжение предшествующего модуля, то его полярная ось наследует ориентацию предшествующей полярной оси, а если примыкает к нему по одной из боковых сторон, то полярная ось получает новую ориентацию.

Другими словами, полярные оси ведут себя подобно магнитным стрелкам: их разноименные концы притягиваются, а одноименные отталкиваются. Поэтому примыкающая полярная ось разворачивается относительно исходной. Угол разворота полярной оси зависит от размещения модулей и особенностей взаимодействия между ними. В гексагональной упаковке модулей угол разворота соседних полярных осей равен 60°. Феномен взаимоотталкивания растущих клеток первые обнаружил А.Г. Гурвич (1944), а затем его существование подтвердил эмбриолог Л.В. Белоусов (1971, 1987).

8.4.2. Правила применения. Первый шаг

Рассмотрим, как происходит, согласно этой системе правил, развитие пространственной структуры листа. Допустим, как в первом случае, что развитие начинается с одного модуля, имеющего точку прикрепления. Добавляется один новый момент: единая пространственная структура создается благодаря слиянию полярных осей у модулей текущего и предшествующего поколений. Последующая дифференцировка этих осей по типу проводящей системы приводит к возникновению системы жилкования.

На рис. 8.7 по разделениям показано, как на исходном модуле формируется первый модульный слой. Появление каждого слоя модулей мы рассматриваем как один шаг развития пространственной структуры, а формирование исходного модуля — как нулевой шаг этого процесса. Это позволяет сохранить преемственность оценок структурной сложности по числу боковых осей 1-го порядка, ответвляющихся от центральной оси.

Исходный модуль, по своему биологическому смыслу, это группа клеток листового зачатка, оформленная в виде бугорка, а «точка прикрепления» — поверхность конуса нарастания побега под ним. Эта относительно самостоятельная область поверхности физически связана с исходным модулем, но функционально отлична от него. Функциональные отличия мы трактуем геометрически, как измен-

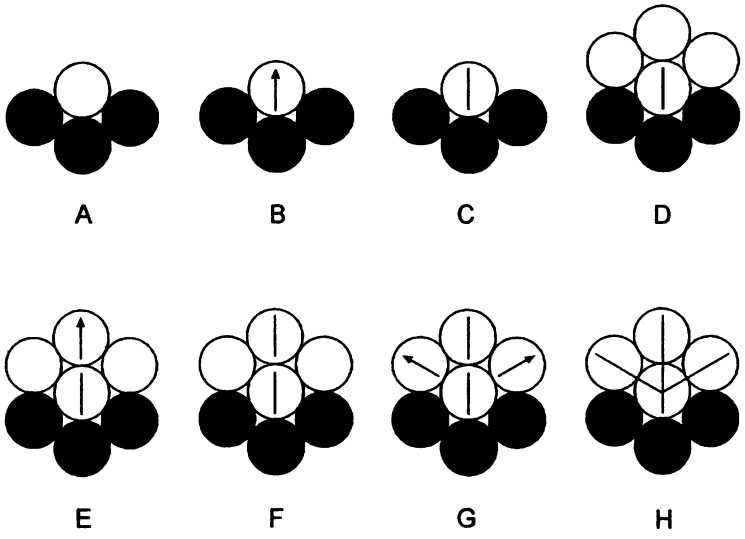


Рис. 8.7. Первый шаг развития пространственной структуры. A — исходный модуль. Штриховкой показаны размеры и конфигурация точки прикрепления; B — индукция полярной оси. Полярная ось ориентирована перпендикулярно к точке прикрепления модуля (вид сбоку); C — дифференцировка полярной оси (заложение жилки); D — закладка модулей нового поколения на исходном модуле; E — индукция полярной оси у центрального модуля нового поколения; F — дифференцировка центральной полярной оси; G — индукция полярных осей у боковых (прилегающих) модулей нового поколения; H — дифференцировка боковых осей

чивость ориентации точки прикрепления и ее размеров по отношению к размерам модуля.

Развитие исходного модуля начинается с появления в нем полярной оси. Естественно предположить, что ее появление индуцирует точка прикрепления, поэтому полярная ось ориентируется ортогонально к этой точке. Ортогональность ориентации означает, что полярная ось в физическом пространстве может располагаться не только перпендикулярно,

но и параллельно поверхности конуса нарастания и под любым другим углом к ней, если это отвечает условию ортогональности.

Первый шаг развития пространственной структуры состоит в появлении новых модулей (модулей первого поколения). Они заполняют все доступное пространство вокруг исходного модуля, создавая гексагональную упаковку. Это доступное пространство невелико, поскольку «точка прикрепления» превышает размеры исходного модуля и окружает его с трех сторон из шести — с нижней и двух (нижних) боковых. В результате к нему присоединяются всего три модуля — один сверху (центральный) и два по бокам (верхние боковые). На рис. 8.7, *D* показано, что размеры всех модулей одинаковы. В реальности новые бугорки закладываются на исходном обычно после того, как его размеры заметно увеличиваются, но в базовой модели мы этим пренебрегаем.

Развитие новых модулей происходит по описанной выше схеме. Первоначально у центрального (верхнего) появляется полярная ось, наследующая ориентацию полярной оси исходного модуля. К указанному моменту полярная ось исходного модуля уже превратилась в жилку (рис. 8.7, *E*), и эта жилка, ориентируя расположенную выше ось, как бы «прорастает» через центральный модуль (рис. 8.7, *F*). Так формируется центральная ось, развитие которой, по условию, несколько опережает развитие боковых на стадии ориентации полярных осей.

Затем появляются полярные оси у боковых (примыкающих к центральному) модулей первого поколения, которые сливаются с центральной осью и также превращаются в жилки. В результате возникает тройчатая пространственная конструкция.

Если развитие пространственной структуры листа на этом заканчивается, то после «распускания» почки появляется либо простой трехзубчатый или трехлопастной, либо расчлененный на три листочка сложный лист. Вероятно, это зависит от степени обособления модулей в процессе их формирования.

Если же развитие листа продолжается, то характер дальнейшего усложнения пространственной структуры определяется целым рядом относительно независимых факторов. Схематично рассмотрим некоторые из них.

УСЛОВИЯ И ОСОБЕННОСТИ РЕАЛИЗАЦИИ МОДЕЛИ

9.1. Размеры и конфигурация точки прикрепления

Точка прикрепления исходного модуля —это участок поверхности конуса нарастания, который может быть вдавленным, плоским или выпуклым. Будем различать, соответственно, ямовидную, плоскую и холмовидную точки прикрепления. Предполагается, что размеры точек прикрепления ямовидной и плоской формы превышают размеры исходного модуля (иначе утрачивает смысл выделение этих конфигураций), а холмовидная может быть даже меньше исходного модуля (он «стоит» на ней, как на ножке). Рассмотрим влияние каждой из этих конфигураций на развитие пространственной структуры.

9.1.1. Ямовидная точка прикрепления

На рис. 9.1 показано, какая пространственная структура формируется на вдавленной поверхности. В этих условиях растет и развивается только первый сектор. Ямовидное основание выступает как своеобразный ограничитель, препятствующий заложению боковых жилок высоких порядков. Закладываются и растут, располагаясь параллельными рядами, только боковые оси 1-го порядка. На размеры (длину) осей влияет «крутизна стенок» этой «ямы». Если «стенки ямы» не препятствуют росту осей, их длина закономерно возрастает от верхушки к основанию.

Ближайшим природным аналогом этого типа пространственных конструкций могут служить листья вяза (*Ulmus glabra* Huds.). На рис. 9.2 изображены два асимметричных листа этого вида, образующие симметричную пáру. Асимметрия строения выражается в том, что одна из половинок листа, превосходит другую по размерам (площади) и степени структурной сложности (числу боковых жилок). Будем называть формы левосторонними и правосторонними в зависимости от соответствующего положения большей половинки.

Листья одной формы (только правые или только левые), если они еще и одного размера, почти не отличаются друг от друга. На первый взгляд представляется, что крупные листья — это увеличенные копии мелких. Но измерения, выполненные на выборке из кроны отдельного дерева показывают, что более крупные листья не только абсолютно, но и относительно шире мелких. Но это достоверно проявляется только в том случае, если крупные листья превосходят по площади мелкие не менее чем в 1,5—2 раза.

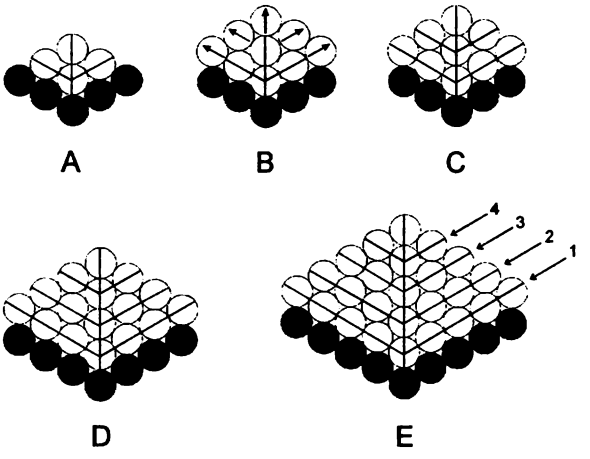


Рис. 9.1. Схема развития пространственной структуры в ямовидной точке прикрепления.
A — исходная тройчатая пространственная конструкция (первый шаг развития пространственной структуры), B — начало второго шага развития (разметка модулей второго поколения), C — завершение второго шага (слияние полярных осей, формирование единой системы жилок), D, E — пространственные структуры, возникающие на третьем и четвертом шагах развития. Цифрами показана последовательность вычленения боковых жилок 1-го порядка

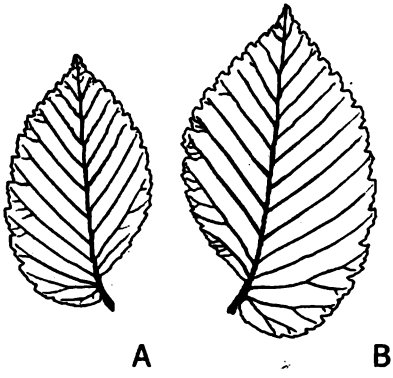


Рис. 9.2. Листья вяза (Ulmus glabra Huds.). Левые (A) и правые (B) формы. Пояснение в тексте

Относительное расширение крупного листа обусловлено возрастанием угла разворота боковых жилок относительно центральной. Можно сказать, что с увеличением абсолютных размеров листовая пластинка разворачивается, словно веер. Веерное разворачивание особенно заметно в нижней части, при основании листовой пластинки, а в ее верхней части боковые жилки размещаются параллельно.

По частоте встречаемости правых и левых форм листьев вяза, достоверных различий нами не обнаружено. Это может быть связано с недостаточным объемом выборки при значительном диапазоне варьирования значений измеряемого показателя. В нашу задачу не входило специальное исследование этого вопроса. Мы ограничились обследованием пяти деревьев, отбирая в кроне каждого по 100 листьев. В отдельных выборках наблюдается преобладание правых или левых форм, но суммарные частоты тех и других фактически одинаковы.

Каждую форму можно разделить по горизонтали на верхнюю и нижнюю половинки. Верхние половинки у всех листьев симметричны и потому выглядят одинаково, а различаются они по асимметричным нижним половинкам. Симметричные участки содержат в среднем по 10—12 боковых жилок с каждой стороны, а асимметричный участок включает 2—3 жилки.

Жилки на симметричном участке листа не образуют пар, а чаще располагаются в очередной последовательности. Их число на правой и левой половинках этого участка обычно не совпадает. Как правило, жилок больше на той половинке листа, которая крупнее. Следовательно, на большей по размеру половинке и жилок больше, и располагаются они чаще. На глаз это практически незаметно, поскольку большая половинка листа превышает меньшую по числу жилок в пределах симметричной части не более чем на единицу. Но для понимания особенностей формообразования листа это очень важный факт. Он свидетельствует, что формирование правой и левой половинок листа происходит относительно независимо друг от друга.

Ведущее значение в листе вяза принадлежит жилкам 1-го порядка, но при его основании имеются жилки и других, более высоких, порядков. От самых нижних боковых жилок 1-го порядка обычно отчленяются вниз по 2—3 жилки 2-го порядка, а у самых крупных листьев от нижней жилки 2-го порядка отходят еще 1—2 жилки 3-го порядка.

Если ограничиться обзором только верхней, симметричной части листа, то можно сказать: ее развитие происходит точно по модели. Боковые жилки 1-го порядка располагаются параллельно друг другу и под острым углом по отношению к центральной оси, а их длина монотонно уменьшается к верхушке. Но судя по наличию боковых осей высоких порядков при основании листовой пластинки, конфигурация

точки прикрепления исходного модуля изменяется. По-видимому, в процессе роста она становится плоской, а затем — холмовидой, что как бы выталкивает формирующуюся конструкцию из «ямы». Возможно, это связано с превращением исходного модуля в черешок.

Эта же схема позволяет объяснить асимметрию основания листа. Достаточно допустить, что при «выталкивании» из «ямы» центральной оси пространственная конструкция отклоняется в плоскости листа вправо или влево. Тем самым, на ее противоположной стороне создаются предпосылки для отчленения еще двух-трех боковых осей, дополнительно к имеющимся. Так, возможно, создается размерная и структурная асимметрия листовых половинок. Если это действительно так, то самые нижние боковые оси листа вяза нельзя рассматривать как самые первые. Формирование этого типа листа начинается как бы из середины и распространяется к верхушке и основанию.

Сложный онтогенез листа вяза, в результате которого формируются устойчиво асимметричные пространственные конструкции обусловлен, вероятно, происхождением этого вида. Филогенетически более ранним представителем ильмовых является дзелькова, сложные листья которой состоят из мелких листочков, размещенных на рахисе в очередной последовательности. Возможно, эта форма листа была исходной у представителей данной систематической группы, а листья вяза являются ее производными. Они возникли путем частичной редукции и слияния отдельных листочков.

В пользу возможности происхождения простых листьев из сложных свидетельствует полный спектр переходных форм между ними, встречающийся в пределах систематических групп растений различного таксономического ранга. Например, на рис. 9.3 верхний ряд, составленный из различных видов рябин (*Sorbus*), показывает, как происходит превращение сложного листа в простой в пределах этого рода. Превращение начинается со слияния верхних листочков и распространяется к нижним, поэтому нижние дольше сохраняют морфологическую самостоятельность и первоначальное симметричное или асимметричное расположение. Возможно, трансформация листа вяза происходила по этой же схеме.

Разнообразие видов рябин показывает, что процесс трансформации может остановиться на любой стадии. В результате возникают своеобразные переходные формы, у которых верхние листочки сложного листа уже объединились в одну листовую пластинку, а нижние остаются раздельными. Такие формы напоминают листья с прилистниками. Возможно, в ряде случаев это сходство не случайно и указывает на один из способов происхождения прилистников.

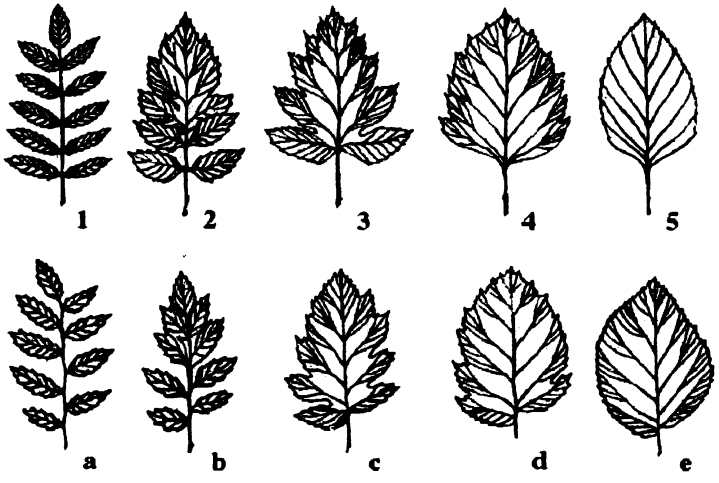


Рис. 9.3. Примеры реальных (1–5) и гипотетических (a–e) переходов между простыми и сложными формами листьев в пределах систематических групп разного таксономического ранга. Верхний ряд — листья различных видов рябин: 1 — Sorbus aucuparia, 2 — S. hybrida, 3 — S. torminalis, 4 — S. latifolia, 5 — S. aria. Нижний ряд: A — Zelkova carpinifolia, E — Ulmus macrocarpus, B, C, D — предполагаемые промежуточные формы. Пояснение в тексте

Простые листья вяза, следовательно, не такие уж простые. Правильнее будет назвать их вторично-простыми, если они действительно сформировались путем слияния первично-простых листочков сложного листа его дзельквообразного предка. Разумно различать, в этой связи, первично-сложные и вторично-сложные листья. Происхождение последних можно представить как результат расчленения вторично-простых. Введением этой терминологии мы хотим подчеркнуть, что псевдоциклическая изменчивость (Кузнецова, 1995, 1997) носит универсальный характер. Она проявляется не только в генеративной сфере растения, на уровне цветков и соцветий (Кузнецова, 1992, 1995, 1999), но и в вегетативной, на уровне листьев. О сложнолистности можно говорить в том же смысле, что и о сложноцветности. Аналогом процесса возникновения сложных листьев служит возникновение корзинок сложноцветных.

9.1.2. Плоская точка прикрепления

На рис. 9.4 показано, какого типа пространственная конструкция формируется на плоской точке прикрепления. Первый модульный слой, как и в первом случае, содержит только три модуля (рис. 9.4, *A*), но ширина уже второго модульного слоя возрастает. На втором шаге пространственную структуру достраивают не пять, а семь модулей. Дополнительная пара модулей на краях этого слоя получает новую ориентацию, что приводит к появлению пары боковых осей 2-го порядка (рис. 9.4, *B*).

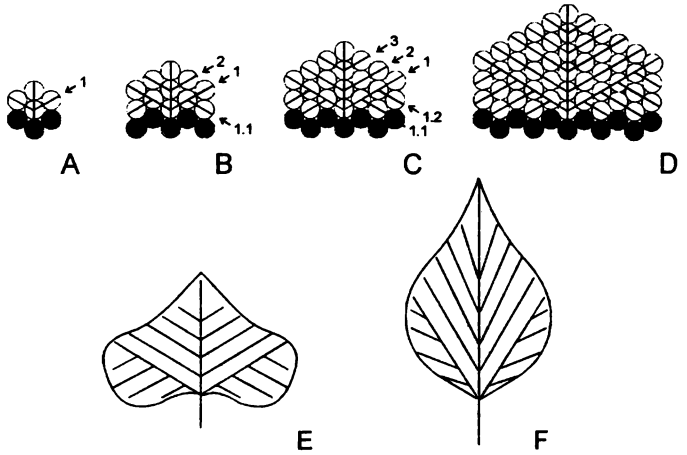


Рис. 9.4. Развитие пространственной структуры на плоском основании.
A, B, C и D — пространственные структуры, формирующиеся на первом, втором, третьем и пятом шагах развития соответственно. Цифрами пронумерованы боковые оси различных порядков.
E, F — возможные варианты морфологического воплощения бисекториального структурного типа. Пояснение в тексте

Дальнейший модульный рост (наслаивание модулей все новых и новых поколений) не приводит к увеличению порядка осей, а только к умножению их количества в пределах первых двух секторов. Согласно модели, на плоской точке прикрепления может сформироваться только бисекториальная структура. В этой структуре, при условии симультанного модульного роста (одновременное формирование всех модулей очередного слоя), число осей во втором сектора всегда будет на единицу меньше, чем в первом, поскольку он появляется на втором шаге развития.

Плоская точка прикрепления пространственной конструкции создает особые условия роста боковых осей 2-го порядка — она им препятствует, но чем дальше, тем меньше. Первые из них как бы упираются в подстилающую поверхность, поэтому остаются короткими, а самые последние не успевают до нее дорасти. В результате длина боковых осей 2-го порядка изменяется по одновершинной кривой, в отличие от осей 1-го, длина которых только возрастает. Это создает характерные формы пространственных конструкций. Первый сектор у них треугольный, а второй — полукруглый. На рис. 9.4, *E*, *F* изображены варианты строения этих форм, отличающиеся только величиной угла разворота боковых осей относительно центральной. Примером их воплощения могут служить листья сирени.

Разумеется, указанные формы четко проявятся, если модульный рост перейдет в изометрический, т.е. последующие процессы клеточного деления и растяжения увеличат без искажения сформированную пространственную структуру до макроскопических размеров.

Подводя предварительный итог, можно сделать вывод, что конфигурация точки прикрепления исходного модуля существенно влияет на возможность заложения боковых осей все более высоких порядков. На ямовидной поверхности у пространственной структуры развиваются боковые оси только 1-го порядка, а на плоской — уже 1-го и 2-го. Возрастание структурной сложности происходит, следовательно, двумя путями: а) за счет возрастания числа осей в пределах одного сектора и б) за счет увеличения числа секторов. Назовем первый тип роста пространственной конструкции аксиальным, а второй — латеральным. На ямовидной поверхности возможен только аксиальный рост, а на плоской — аксиальный и ограниченный латеральный. Очевидно, при развитии пространственной структуры на холмовидной точке прикрепления число латеральных направлений роста будет возрастать.

9.1.3. Холмовидная точка прикрепления

На рис. 9.5 показано, какой структурный тип формируется на холмовидной точке прикрепления. За первые четыре шага развития закладываются четыре порядка боковых осей и возникает тетрасекториальная пространственная конструкция. Дальнейший модульный рост не приводит к возрастанию числа секторов, а увеличивает только количество осей в пределах каждого из них. Четыре сектора — предел секториальной сложности пространственной структуры, если ее формирование происходит в одной плоскости и отвечает принципу гексагональной упаковки. Появление пятого сектора невозможно, как мы видим, по стерическим причинам: с появлением четвертого сектора

нижние края пространственной конструкции приходят в соприкосновение друг с другом, что препятствует дальнейшему латеральному росту.

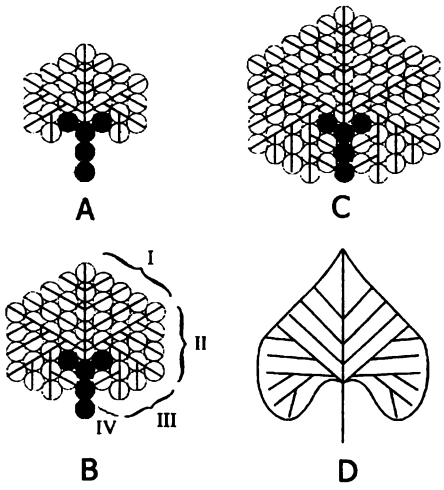


Рис. 9.5. Развитие пространственной структуры на холмовидной точке прикрепления. A, B, C — структуры, формирующиеся на третьем, четвертом и пятом шагах развития соответственно. Римскими цифрами обозначены номера секторов. D — структурный тип листа, изоморфный пространственной структуре на четвертом шаге развития. Пояснение в тексте

Тетрасекториальная пространственная структура возникает в том случае, если формированию новых модульных слоев в ее нижней части ничего не препятствует. Можно представить, что существующие стерические ограничения снимает дифференцировка исходного модуля. Занимая особое положение на границе между будущей листовой пластинкой и будущим черешком, он играет две роли, принимая участие в формировании обоих. В своей первой роли он прямо влияет на первые шаги роста листовой пластинки, а во второй — косвенно, дифференцируясь в будущий черешок. Растяжение последнего меняет конфигурацию точки роста. Вероятно, одновременная дифференцировка исходного модуля с одного конца в листовую пластинку, а с другого — в черешок, является наиболее типичным вариантом развития пространственной структуры листа, поэтому четырехсекториальные пространственные конструкции встречаются наиболее часто. Назовем этот структурный тип листа базовым.

Согласно базовой модели, правильная пространственная структура листа может иметь только четыре пары секторов, но число осей в пределах каждого сектора потенциально ничем не ограничено. Оно определяется только числом шагов модульного роста.

На четвертом шаге распределение числа боковых осей по секторам описывает последовательность вида 4, 3, 2, 1. Это означает, что первый (от центральной оси) сектор содержит четыре жилки, второй — три, третий — две и четвертый — одну. На каждом последующем шаге модульного роста значение каждого члена этого ряда возрастает на единицу. Например, на пятом шаге развития, как показывает рис. 9.5, *В*, она принимает вид 5, 4, 3, 2, на шестом — 6, 5, 4, 3 и т.д. Изменение числа осей на единицу при переходе от сектора к сектору — закономерное следствие развития пространственной структуры строго по модели. Можно сказать, что базовая модель описывает ситуацию изотропного и симультанного модульного роста. Это означает, что новое поколение модулей достраивает пространственную конструкцию по всему периметру, наслаиваясь на предшествующее одновременно и без разрывов.

9.2. Подвижность исходной полярной оси

9.2.1. Смещение по вертикальной плоскости

По взаимной ориентации черешка и листовой пластинки все черешковые листья подразделяются на две неравные группы. Наиболее многочисленную группу составляют листья, у которых черешок и листовая пластинка находятся в одной плоскости, и значительно реже распространены такие варианты строения, когда черешок располагается перпендикулярно, причем он не просто отгибается вниз, а растет как бы из центра листовой пластинки. В описательной ботанике листья первой группы не имеют специального обобщающего наименования, а представители второй называются «щитовидными». Восполняя этот пробел, условно назовем многочисленных представителей первой группы «мечевидными» листьями.

«Мечевидные» и «щитовидные» формы листьев можно встретить в пределах одного семейства, например, бегониевых (*Begoniaceae*). Появление щитовидных форм можно трактовать в рамках нашей модели как свидетельство своеобразной подвижности исходного модуля в точке прикрепления. Эта «подвижность» выражается в изменении ориентации его полярной оси. У «мечевидных» листьев полярная ось ориентирована параллельно плоскости листа, а у щитовидных листьев — перпендикулярно. Различия между ними по этому признаку пример-

но такие же, как между морским компасом и обычным. В морском компасе намагниченная стрелка плавает в вязкой жидкости, а в обычном — балансирует на игле. В «мечевидном» листе черешок и пластинка подобны двум концам одной стрелки компаса, а в щитовидном «стрелкой» является вся листовая пластинка, а черешок служит «иглой», на которой она «подвешена».

Рассмотрим, какая пространственная структура формируется в условиях ортогональной ориентации полярной оси исходного модуля по отношению к плоскости будущей листовой пластинки.

На рис. 9.6, *A*, представлен щитовидный лист бегонии (*Begonia goegoensis*). Обиходное название этого вида — бегония индонезийская. Судя по внешнему строению, перед нами типичная радиально-симметричная конструкция. Из центра округлой листовой пластинки, слегка смещенного вправо и вниз, радиально расходятся под одинаковыми углами семь дихотомически ветвящихся жилок. Из этого же центра с нижней стороны перпендикулярно плоскости отходит черешок.

На первый взгляд создается впечатление, что система жилкования этого листа отображает какой-то еще неизвестный структурный тип. Но более внимательный анализ и сопоставление с базовой моделью свидетельствует: перед нами прежняя, хотя и сильно искаженная, тетрасекториальная пространственная структура. На рис. 9.6 показано, какие деформации обеспечивают переход от реальной пространственной структуры к модельной.

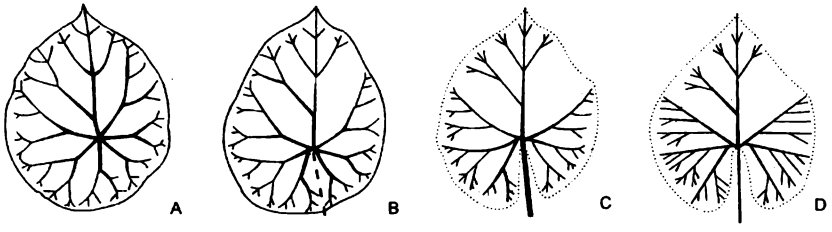


Рис. 9.6. Превращение щитовидной пространственной конструкции в «мечевидную» на примере листа бегонии (Begonia goegoensis). A — исходная (реальная) форма, B, C — гипотетические промежуточные варианты строения, D — конечная (модельная) форма. Пояснения в тексте

Согласно базовой модели, формирование пространственной структуры состоит в том, что от главной жилки симметрично отчленяются боковые, поэтому их общее количество оказывается нечетным. Кроме

того, главная жилка оканчивается в верхушке листа. У изображенной на рис. 9.6, *А* почти правильной радиально-симметричной структуры имеется семь расходящихся из центра жилок, одна из которых доходит до края листа и оканчивается довольно крупным зубчиком. По-видимому, эта самая длинная жилка — центральная ось листа, а зубец на ее конце — его верхушка. В таком случае, остальные шесть жилок представляют собой боковые оси различных порядков, а тот факт, что они расходятся из одного центра, показывает, что размеры листа с момента их заложения заметно увеличились. Поэтому исходное расположение по типу завитка сейчас выглядит как радиальное.

Согласно базовой модели, число осей в первом секторе должно совпадать с числом секторов. На главной жилке листа хорошо заметны два разветвления, шесть жилок при ее основании — это три пары. По-видимому, это образующие жилки второго, третьего и четвертого секторов. На секториальность системы жилкования указывает и характер ветвления жилок. Дихотомически ветвятся только самые мелкие жилки на периметре листовой пластинки, а более крупные ветвятся не только вильчато, но и тройчато. В случаях вильчатого ветвления крупной жилки толщина дочерних веточек различается. Хорошо заметно, что более тонкая веточка отчленяется в сторону от более толстой.

Принимая во внимание указанные особенности, устраним часть «искажений», учитывая еще и размерное неравенство половинок листа. Левая из них не только крупнее правой, но и сложнее правой. Это особенно заметно по ветвлению центральной оси. Первые два разветвления (считая от верхушки) — тройчатые, а третье, ближе к основанию — квазидихотомическое. Эта боковая ось, отчленяющаяся от центральной оси влево, не имеет пары на правой стороне. На ней располагается дополнительная боковая ось (третья сверху), не имеющая пары на правой половинке. В результате, все боковые оси на левой стороне еще более разворачиваются влево, и самая нижняя из них оказывается на одной линии с центральной.

Для начала выпрямим центральную ось и разместим боковые в той последовательности, которую задает модель. Увеличим степень симметрии пространственной конструкции, уменьшив для этого размер ее левой половины и увеличив правой, т.е. приподнимем все левые боковые оси и опустим правые. Кроме того, прочертим штриховой линией продолжение центральной оси. Эта линия показывает, как располагался бы черешок в той же плоскости. Полученная пространственная конструкция начинает напоминать по строению типичные «мечевидные» листья (рис. 9.6, *В*).

Продолжим реконструкцию исходного состояния и разрежем эту гипотетическую промежуточную форму по линии предполагаемого расположения черешка. Края разреза закруглим, а вертикально ориентированный черешок разместим в плоскости листовой пластинки (рис. 9.6, *C*).

В заключение, выпрямим все оси и выровняем углы их отчленения. Полученная схема (рис. 9.6, *D*) позволяет легко узнать базовый структурный тип. Оказывается, пространственные структуры щитовидных и «мечевидных» листьев развиваются на первых этапах по одной схеме.

В свете вышеизложенного, можно указать следующий порядок формирования щитовидного листа бегонии. Развитие пространственной структуры этого листа до четвертого шага происходит по базовой схеме. Затем, по неизвестной причине, полярная ось исходного модуля изменяет свое положение: она ориентируется перпендикулярно прежней плоскости. В результате последующее формообразование идет без «руководящего воздействия» исходного модуля.

Подобные «перестройки топологии» (Преснов и др., 1995), напоминающие повороты на шарнире, весьма обычны в эмбриогенезе животных. В нашем случае, поворот полярной оси возможен только в том случае, если она еще не превратилась в жилку. Следовательно, еще вся сформированная к этому моменту пространственная структура сохраняет модульное строение. Система жилкования уже намечена ориентацией полярных осей, но пока не закреплена их тканевой дифференцировкой. Поэтому строгая схема с каждым шагом начинает «расплываться» и деформироваться. Но эти деформации, как мы видим, не настолько велики, чтобы исказить исходную тетрасекториальную пространственную структуру до полной неузнаваемости.

9.2.2. Смещение в горизонтальной плоскости

Согласно исходной базовой модели, формирование пространственной структуры происходит изотропно и симультанно. Из этого следует, что возможны нарушения хода развития, обусловленные возникновением анизотропии и диссимультанности модульного роста. Рассмотрим один пример из этой необъятной области, когда оба нарушения выступают в роли видоспецифичных факторов формирования пространственной структуры листа.

Рассмотрим, прежде всего, феномен выравнивающего роста. Если при обычном модульном росте число жилок в ее секторах пространственной структуры монотонно убывает по мере возрастания их номера, то при выравнивающем оно остается постоянным. Например, при обычном ходе развития на четвертом шаге возникает последовательность вида 4, 3, 2, 1, а при выравнивающем — 4, 4, 4, 4. Для возникнове-

ния такого ряда необходимо, чтобы модульный рост каждого последующего сектора не только продолжался на шаг больше, чем предшествующего, но и число этих шагов возрастало на единицу. Феномен выравнивающего роста — следствие закономерной, нарастающей от сектора к сектору диссимультанности.

Предельный случай анизотропии — односторонний (только право- или только левосторонний) рост пространственной структуры. Теоретически, при сопряжении подобной анизотропии роста с нарастающей симультанностью должны формироваться односторонние (право- или левосторонние) пространственные конструкции. На рис. 9.7 схематично представлена одна из возможных конфигураций.

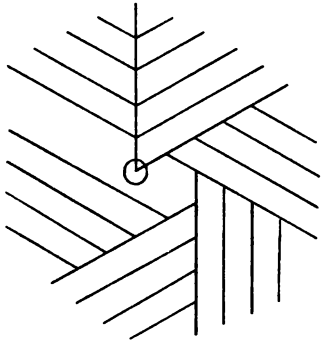


Рис. 9.7. Правосторонняя пространственная конструкция. Пояснение в тексте

Эта пространственная конструкция сформирована в результате правостороннего выравнивающего роста, поэтому она закручивается вправо. Ее происхождение можно представить следующим образом. До четвертого шага процесс формирования пространственной структуры происходит по базовой схеме, но только с одной, правой стороны, поскольку левая остается временно закрытой (4, 3, 2, 1). На пятом левая сторона открывается и начинается ее заполнение путем достройки по периметру уже имеющейся пространственной структуры. В результате число жилок во всех секторах возрастает на единицу и появляется пятый сектор (5, 4, 3, 2, 1). Одновременно начинается симметризация первого сектора. На шестом шаге продолжается рост только нижних секторов — третьего, четвертого и пятого, а первого и второго останавливается (5, 4, 4, 3, 2). Симметризация первого сектора продолжается. На седьмом и восьмом шагах завершается выравнивание размера нижних секторов и симметризация первого.

Выразительным примером односторонних пространственных конструкций, созданных словно специально для иллюстрации феномена выравнивающего роста, служит строение листьев бегонии коралловой (*Begonia corallina, cv. luzerna*). Это распространенное комнатное растение с крупными, сильно асимметричными листьями. Асимметрия обусловлена преимущественным развитием правой или левой половины листовой пластинки.

На рис. 9.8, *А* представлен типичный правосторонний лист этого вида. Отчетливо выраженное секториальное строение системы жилкования позволяет заметить: на левой стороне листовой пластинки имеется два сектора, а на правой — шесть. При этом, число жилок в секторах на правой стороне образует последовательность вида 5, 4, 4, 4, 4, 2, что указывает на выравнивающий рост.

В чем причина возникновения односторонних листьев? Вероятно, как и в предшествующем случае, причина заключается в изменении ориентации полярной оси исходного модуля. У бегонии коралловой черешок располагается не в плоскости листа, как у «мечевидных» листьев, и не перпендикулярно плоскости, как у щитовидных, а ориентирован к ней под углом. Такая ориентация является, по-видимому, неустойчивой и сопровождается дополнительным отклонением полярной оси еще и в плоскости листа вправо или влево вместе с этой плоскостью. В результате у формирующейся пространственной конструкции появляются дополнительные стерические ограничения с одной стороны, и открывается новое свободное пространство для модульного роста с другой. Если отклонение в сторону вместе с плоскостью начинается с первых шагов роста и угол наклона возрастает с каждым шагом на величину, достаточную для формирования дополнительного модульного слоя в каждом новом секторе, то будет возникать феномен выравнивающего роста.

Асимметричные структуры, развивающиеся в радиально-симметричном поле тяжести на поверхности Земли, будут неизбежно повышать степень своей симметрии (Кюри, 1966; Шафрановский, 1969). Мы полагаем, что у листьев бегонии имеются для этого две возможности. Первая — выбор «мечевидной» билатерально-симметричной или щитовидной радиально-симметричной формы, а вторая — расчленение листа на симметричные части. Примером продвижения по первому пути служат листья индонезийской бегонии, а на листьях бегонии коралловой заметны признаки поворота на второй путь. Эти признаки — легкая гофрированность листа и симметричные выемки на его сторонах, создающие возможность для возникновения в будущем перетяжки или разреза между ними.

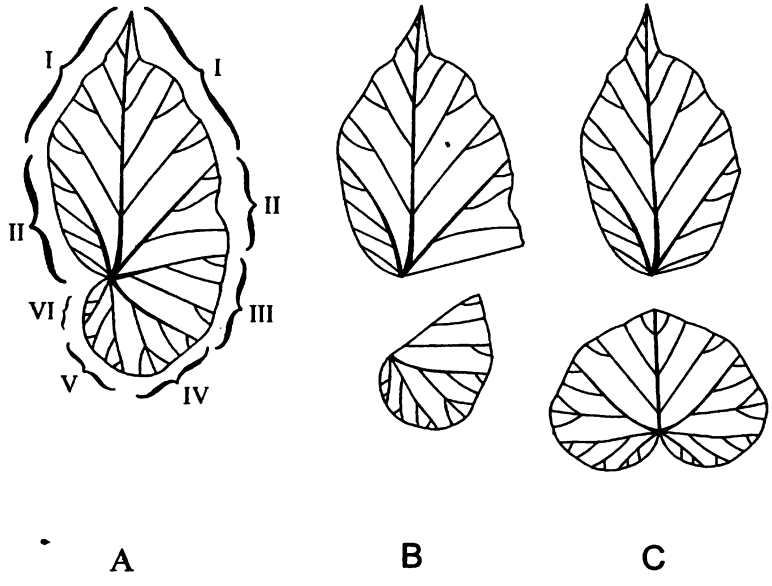


Рис. 9.8. Развитие односторонней пространственной структуры листа при изменении угла наклона полярной оси исходного модуля (А) и гипотетическая последовательность восстановления ее симметрии (В, С).

А — лист бегонии (Begonia corallina 'luzerna'), номера секторов совпадает с порядком образующих его жилок; стрелкой отмечена линия разрева; В — этот же лист, разделенный на две части — верхнюю (структурно симметричную) и нижнюю (структурно асимметричную); С — эти же фрагменты, «отредактированные» и симметризованные

Существование одной из этих выемок предопределено — она находится при основании листовой пластинки, а вторая появляется на противоположной стороне. В нашем случае — на правой стороне, в средней части второго сектора. Если по этой линии разрезать лист (на рис. 9.8, *В* разрез проведен по горизонтали, по жилке, образующей третий сектор) и каждую половинку «отредактировать», то мы получим два типичных симметричных листа (рис. 9.8, *С*). Редактирование верхней половины выразилось в том, что уменьшены углы ответвления боковых жилок и весь правый нижний ее угол «подтянут» вверх, а нижняя половинка просто симметрично достроена такой же половинкой.

9.2.3. Развитие с выходом из плоскости

Четыре пары секторов — предел секториальной сложности, если развитие пространственной структуры идет в одной плоскости и строго по базовой модели, поскольку ее нижние края на четвертом шаге приходят в соприкосновение с точкой прикрепления или друг с другом, взаимно препятствуя дальнейшему росту и образованию новых секторов. Если же они продолжают расти, то начинают наползать друг на друга. Теоретически, в этом случае, пределов для увеличения числа секторов нет. В природе практически не встречается листьев, нижние части которых заметно перекрывают друг друга, поскольку самоперекрывание (самозатенение) снижает биологический смысл листа как плоской ассимилирующей поверхности. Редкие отклонения подобного рода обычно расценивают как фасциации (Шавров, 1961; Boke a. Ross, 1979). Но в культуре такие формы специально поддерживают в декоративных целях (рис. 9.9).

У некоторых декоративных сортов бегоний нижние части правой и левой половинок листа нередко наползают друг на друга настолько далеко, что создают второй его слой, а в отдельных случаях (при спиральном закручивании), число таких слоев может достигать четырех для каждой половинки. Другими словами, чтобы добраться от одного конца такого листа до другого, требуется сделать восемь полных оборотов, двигаясь по его периметру.

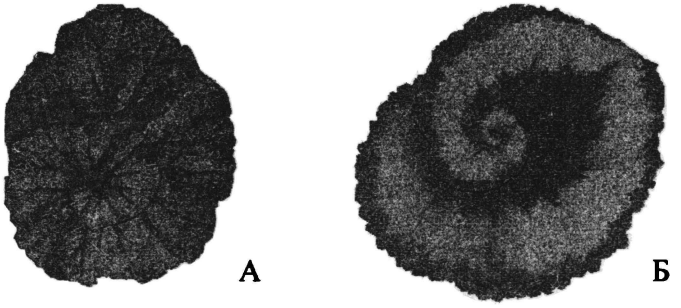


Рис. 9.9. Спиральные формы листьев у декоративных сортов бегонии.
А — бегония королевская (Begonia rex hybr. 'Comtesse Louise Erdroedi'), Б — бегония Гриффита (Begonia griffitii hybr)

9.3. Подвижность краевых полярных осей

Представление о полярной оси как о магнитной стрелке является не более чем рабочей аналогией. Свойства этих предметов далеко не совпадают. Создается впечатление, что в отдельных случаях свободные концы полярных осей способны не только «отталкиваться» друг от друга», но и «притягиваться». Если это действительно так, то полярные свойства модуля оказываются одним из параметров, значения которого способны не только изменяться в процессе роста, но даже менять знак. Следовательно, в исходную систему правил необходимо внести важные дополнения.

Прежде чем корректировать систему правил, рассмотрим пример, показывающий, как именно изменяется пространственная структура, если «отталкивание» одноименных концов полярных осей сменяется «притягиванием». Исследуем простейшую ситуацию: ограничим процесс развития двумя шагами, а на втором осуществим «притягивание» (рис. 9.10).

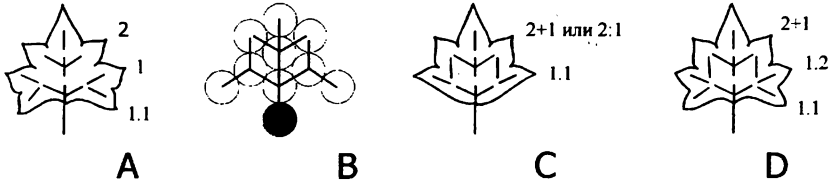


Рис. 9.10. Возникновение бинарного модуля в результате соединения одноименных концов краевых полярных осей. А — пространственная структура, возникающая на втором шаге развития по базовой модели и контур ее возможного морфотипа. В — пространственная структура, возникающая на втором шаге развития после «притягивания» одноименных концов краевых полярных осей. С — первый возможный морфотип нового структурного типа. D — второй воможный морфотип нового структурного типа. Пояснения в тексте

Если «притянуть» к центральной оси первую пару боковых, то пространственная конструкция останется неразветвленной. Поэтому допустим, что развитие до второго шага происходит по модели, а затем кончики первой пары боковых осей отгибаются вверх и соединяются с кончиками расположенной выше второй пары боковых осей. В результате в одном краевом элементе (зубчике) оказывается не одна, а две жилки. Назовем этот новый тип конструкционного элемента бинарным модулем. Бинарные модули встречаются не так уж редко. Единичные

соединения двух жилок в одном зубчике можно наблюдать на листья крапивных и губоцветных. Например, у рассмотренного выше пальчатого листа хмеля (рис. 4.4, *В*) боковые жилки .4.3 и .4.2 соединяются в одном зубчике. Подобные соединения встречаются и у простых нерасчлененных листьев этого вида (рис. 9.13). Как можно представить себе возникновение бинарного модуля в рамках нашей модели?

Поскольку длина первой боковой оси на втором шаге развития возрастает до двух модулей, постольку на модульном уровне организации этот отгиб можно представить как соответствующее смещение концевого модуля, либо разворот его полярной оси. Смещение модуля в гексагональной упаковке структурно невозможно. Остается рассмотреть возможность поворота полярной оси.

Предполагаемый поворот полярной оси схематично изображен на рис. 9.10, *В*. Такая ориентация может возникать без «притяжения» одноименных концов, если допустить, что полярные оси существуют не с момента формирования модулей нового поколения, а появляются после, и, кроме того, направление их ориентации определяется индуцированным взаимодействием.

В исходной модели для сокращения описания мы не касались деталей индуцированного взаимодействия, поэтому остановимся на этом сейчас. На рис. 9.11 показаны, по разделениям, последовательные этапы этого процесса на примере индукции полярных осей у модулей первого поколения. На рис. 9.11, *А* изображен исходный модуль (светлый кружок) на структурированном основании (темный кружок). Индукция его полярной оси начинается в точке прикрепления, а ось располагается перпендикулярно этой точке (рис. 9.11, *В*). Ее длина достигает центра исходного модуля, но не распространяется далее. Напомним, что полярная ось — это не физическое тело, а группа клеток внутри модуля, готовая к дифференцировке по новой программе развития, формирующей проводящую систему. А для включения этой программы, как говорилось выше, необходима критическая масса клеток эмбриональной ткани. Эта масса создается при основании модуля и выше, но не достигает его поверхности. Поэтому полярная ось исходного модуля не достигает его верхушки.

Формирование нового модульного слоя начинается с появления центрального модуля. Он достраивает исходный модуль сверху, создавая, тем самым, вторую точку прикрепления и увеличивая массу окружающих клеток до критической величины (рис. 9.11, *С*). Эта верхняя точка индуцирует появление новой полярной оси, рост которой направлен в противоположные стороны. Возможно, первоначально она растет вниз, поскольку масса клеток в этом направлении больше, и переключение на

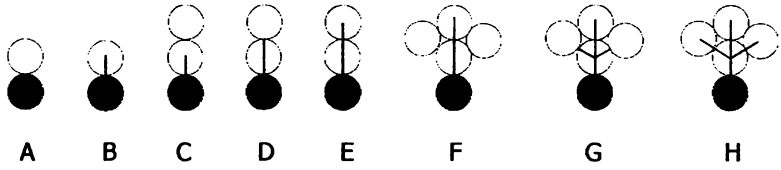


Рис. 9.11. Индукция полярных осей у модулей первого поколения. Пояснения в тексте

новую программу тканевой дифференцировки происходит легче. Достигая центра исходного модуля, она воссоединяется с исходным отрезком и превращается в единую полярную ось (рис. 9.11, *D*). Нарастая от основания центрального модуля вверх, она достигает его средней части (рис. 9.11, *E*). К этому моменту единая полярная ось пересекает весь исходный модуль и нижнюю половину центрального.

Затем появляется пара боковых модулей первого поколения, достраивающих исходный модуль сверху (рис. 9.11, *F*). Эти модули создают на нем две новые точки прикрепления, из которых начинается новый локальный рост полярных осей в противоположных направлениях по той же схеме. Первоначально формируется новая пара полярных осей внутри исходного модуля (рис. 9.11, G), а затем их продолжения как бы распространяются внутри боковых, но только до центральной части, не приближаясь к поверхности (рис. 9.11, *H*).

Формально, боковые модули первого поколения соприкасаются не только с исходным, но и с центральным модулем. Но в этих точках соприкосновения индукции заложения новых полярных осей не происходит, поскольку один модульный слой еще не создает необходимой для этого критической массы эмбриональной ткани.

Итак, более детальное описание процесса формирования полярных осей показывает, что: а) индукция роста полярных осей осуществляется локально; б) точками их роста являются не центры модулей, а точки соприкосновения между модулями предшествующего и последующего поколений, выполняющие роль своеобразных скреп между ними; в) полярная ось внутри каждого модуля представляет собой в момент формирования не сплошную, а составную конструкцию. Из этого следует, что никакого «наследования» ориентации полярных осей не происходит, а этот термин применяется для обозначения совпадения прежнего и нового направлений развития.

Возвращаясь к пространственной конструкции, сформированной на втором шаге (рис. 9.10, *B*), можно сказать, что и поворотов полярных осей у краевых элементов тоже не происходит, а эти оси сразу формируются как «отогнутые вверх», поскольку закладываются в точках соприкосновения первой пары боковых модулей первого поколения с первой парой боковых модулей второго поколения. Основное отличие данного варианта развития пространственной структуры от базовой схемы заключается в том, что первая пара боковых модулей второго поколения индуцирует появление полярных осей сразу у двух расположенных ниже модулей первого поколения — центрального и двух боковых. В результате система жилкования замыкается в сеть. Первые две ячейки этой сети показаны на рис. 9.10, *B*.

Порядок дальнейшего заполнения второго модульного слоя зависит от того, насколько велики силы «отталкивания» между одноименными концами полярных осей. Если эти силы достаточно велики, то новая пара модулей второго слоя не будет примыкать к предшествующей, а удалится от нее на максимально возможное расстояние. В гексагональной упаковке это означает размещение под углом 120° (считая от центра первой пары боковых модулей первого поколения), что равнозначно появлению пробела в наружном слое на один модуль. Если на этой стадии формирование пространственной структуры закончится, то после разворачивания листовой пластинки возникнет новый морфотип (рис. 9.10, *C*). Главное отличие этого пятизубчатого морфотипа от «исходного» семизубчатого, возникающего на втором шаге развития по базовой модели (рис. 9.10, *A*), заключается не столько в уменьшении числа краевых элементов, сколько в возрастающей их разнородности. Среди краевых элементов, помимо обычных двелов, начинают появляться бинарные модули. А бинарные модули — это элементы другой, не вильчатой, а сетчатой системы жилкования.

Следуя принятой ранее позиционной нумерации, появление двойного модуля можно представить как результат слияния в одном зубчике двух последовательно расположенных осей 1-го порядка (первой и второй) и обозначить этот модуль на схеме суммой порядковых номеров (1+2 или 2+1). Вместо знака «сложение» столь же допустимо использование знака «деление», метафорически означающего то же самое — указанные жилки «делят» зубчик между собой (рис. 9.10, *C*).

Если силы отталкивания малы, то никаких пробелов во внешнем модульном слое не возникает, он формируется последовательно, от верхушки к основанию. Число краевых элементов у нового морфотипа в этом случае совпадает с исходным, но это совпадение — показатель еще более высокой их разнородности. Полярная ось модуля,

заполняющего пробел, будет отчленяться в той же точке, что и предыдущая полярная ось. Этот процесс, противоположный «слиянию» модулей, можно назвать их «раздвоением». Можно сказать, что наблюдаемое «раздвоение» модуля при основании пространственной конструкции как бы компенсирует их «слияние» в ее верхней части. На морфологическом уровне организации листа «раздвоение» модуля выразится в том, что от жилки предшествующего порядка, из одной точки и в одну сторону будут отчленяться две жилки последующего порядка. Но это не значит, что им следует присваивать один и тот же номер. Согласно модели, первой формируется нижняя, а второй — верхняя. Руководствуясь этим порядком обозначений, мы избегаем противоречий в позиционной нумерации (рис. 9.10, *D*).

Итак, в рамках базовой модели допустимо формирование пространственных структур, различающихся по степени разнородности составляющих элементов. Помимо структур, построенных из однотипных денто-венальных элементов, возможно появление пространственных конструкций, имеющих в своем составе две или даже три категории краевых элементов: обычные двелы (денто-венальные элементы, состоящие из одного зубчика и одной разделяющей его жилки), бинарные модули (денто-венальные элементы, состоящие из одного зубчика и двух оканчивающихся в нем жилок) и «раздвоенные» модули (денто-венальные элементы, состоящие из двух жилок одного, более высокого порядка, отходящих из одной точки и с одной стороны от жилки более низкого порядка). Появление разнородных краевых элементов, даже таких, как бинарные модули, обусловлено, как мы видели, не «сменой знака» на концах полярной оси, а изменением обычного хода индукции полярности. Что же является причиной этого изменения?

Причина этого — диссимультанность формирования модульного слоя. В исходной базовой модели подразумевается одновременность (симультанность) возникновения всех модулей одного поколения. В этой ситуации они успевают «унаследовать» ориентацию полярных осей у модулей предшествующего поколения и создать новую ориентацию полярных осей только у пограничных модулей своего слоя. Если же формирование нового модульного слоя растягивается во времени, т.е. может быть разбито на отдельные такты, то каждая новая пара модулей становится пограничной и успевает индуцировать рост полярных осей у двух расположенных ниже модулей предшествующего поколения. Это превращает свободные концы ветвящейся структуры в замкнутые петли, а вильчатую систему жилкования — в сетчатую.

9.4. Разрыхление и расчленение

9.4.1. Варианты разрыхления упаковки

Согласно базовой модели, каждый сектор пространственной структуры создается осями одного порядка, среди которых «технически» невозможно появление осей из других порядков. Но в реальных листьях внутри сектора постоянно встречаются единичные ответвления жилок более высокого порядка, а в отдельных случаях их количество настолько велико, что заметно искажает секториальную структуру. Чем же обусловлено появление дополнительных жилок более высоких порядков в пределах одного сектора? Их появление обусловлено разрыхлением гексагональной упаковки. Степень плотности упаковки — это еще один параметр модульного роста, изменение значений которого существенно влияет на тип формирующейся пространственной структуры.

Причиной разрыхления упаковки является тканевая дифференцировка модуля, приводящая к изменению его формы и размеров. Эти изменения можно представить как растяжение модуля вдоль полярной оси. Можно сказать, что с началом тканевой дифференцировки модульный рост пространственной структуры дополняется метрическим. Дальнейшее ее развитие определяется соотношением темпов надставочного (модульного) роста и растяжения.

Растяжение пространственной структуры начинается с растяжения ее центральной оси. В результате между боковыми осями 1-го порядка появляется свободное пространство. Если модульный рост этих осей еще продолжается, то между ними начинают формироваться оси 2-го порядка. Растяжение осей 2-го порядка приводит к закладке осей 3-го и т.д. Очевидно, чем раньше начинается растяжение центральной и боковых осей, тем больше осей еще более высокого порядка успевает заложиться между ними в процессе модульного роста. По степени разветвленности системы жилкования можно судить, следовательно, о соотношении темпов модульного роста и растяжения.

Если размеру модуля придать конкретное значение, то показателем темпа растяжения может служить показатель степени при значении размера модуля. В базовой модели неявно предполагается, что показатель степени равен единице, т.е. размеры модуля остаются постоянными, но их можно сделать переменными, если значения этого показателя связать с номером шага развития.

Растяжение модулей может начинаться с первого шага развития пространственной структуры или запаздывать на какое-то время. Темп растяжения может быть высоким и низким, постоянным и

переменным, что в сочетании с варьирующим интервалом запаздывания создает почти бесконечное разнообразие типов пространственных структур. Систематический анализ этого разнообразия не входит в задачу данной работы на этом этапе. Ограничимся отдельными примерами, иллюстрирующими особенности развития пространственных структур при разрыхлении упаковки, обусловленной растяжением модулей.

Условно выделим два уровня разрыхления — незначительный и умеренный — и исследуем особенности формирования пространственной структуры в этих условиях.

9.4.2. Незначительное разрыхление. Формирование правильных полигональных структур

На рис. 9.12 схематично показаны особенности модульного роста при изотропном разрыхлении упаковки и один из возможных структурных типов листа, возникающий в этих условиях. Предполагается, что растяжение центральной оси начинается со второго шага и происходит с такой скоростью, что на третьем между первой и второй боковыми осями появляется узкий просвет. На четвертом шаге развития появляется второй узкий просвет между второй и третьей боковыми осями. Ширина первого просвета к этому моменту достигает размеров, достаточных для размещения в нем модулей следующего поколения.

Пространственная структура, возникающая к этому моменту, изображена на первой схеме (рис. 9.12, *А*). Более высокий темп роста центральной оси по сравнению с боковыми схематично представлен удвоенным числом составляющих ее модулей. Длина центральной оси на четвертом шаге равна восьми модулям, а нижней пары боковых — четырем. Размеры верхнего и нижнего просветов для простоты показаны одинаковыми.

Разрыхление упаковки и появлением просветов нарушает исходную закономерность распределения числа осей по секторам. В данном случае, в первом секторе имеется четыре пары осей 1-го порядка, а во втором — только две. Наблюдаемое отставание темпов роста осей 2-го порядка является относительным и обусловлено тем, что за один шаг развития пространственной структуры мы по-прежнему принимаем заложение пары боковых осей 1-го порядка.

На второй схеме (рис. 9.12, *В*) показано, как происходит достройка данной пространственной структуры следующим поколением модулей. Центральная ось и две верхние пары боковых (третья и четвертая) достраиваются аксиально, т.е. ориентация полярных осей модулей нового и предшествующего поколений совпадают. При этом появляется новый узкий просвет между третьей и четвертой парами боковых осей,

поскольку растяжение центральной оси продолжается. Соответственно увеличиваются размеры двух предшествующих просветов. В результате не только самый первый, но и второй достигают ширины, достаточной для размещения модулей нового поколения. В этот момент начинается формирование новых модулей на второй паре боковых осей, окруженных этими просветами. Модули нового поколения заполняют эти просветы, достраивая вторую пару боковых осей с верхней и нижней стороны.

Наблюдаемую достройку можно интерпретировать с морфологической точки зрения либо как дихотомическое разветвление оси 1-го порядка на две равноценные оси 2-го порядка, либо как ее же квазидихотомическое ветвление, происходящее по такому механизму: аксиально нарастающий кончик боковой оси 1-го порядка отгибается вверх и одновременное от нее же, в точке отгиба, ответвляется вниз боковая ось 2-го порядка. В модельном представлении, на правильной гексагональной упаковке дихотомическое ветвление неотличимо от квазидихотомического, поскольку углы дивергенции новых полярных осей одинаковы. Не всегда эти варианты разветвления различаются и в реальной ситуации. В данном случае мы придерживаемся второй интерпретации, поскольку вариант ветвления боковых жилок с отгибом кончика верхней из них к верхушке листа встречается чаще.

В нижней части пространственной конструкции продолжается аксиальный рост всех заложенных ранее боковых осей, от нижней пары которых ответвляются боковые оси следующего порядка. По числу шагов модульного роста это оси 3-го порядка, а если считать по числу пар боковых осей 1-го порядка этой же пространственной структуры, то оказывается, что их закладка произошла на пятом шаге ее развития. Это означает, что с разрыхлением упаковки модульный рост становится гетерохронным, т.е. различные части пространственной конструкции становятся разновозрастными.

На третьей схеме (рис. 9.12, С) показано, как происходит дальнейшее усложнение пространственной структуры. Это выравнивающий рост в ее нижней части. Верхняя часть остается неизменной, а новое поколение модулей достраивает боковые оси, начиная со 2-го порядка и выше. По мере того, как нижняя часть приближается по размерам к верхней, она переходит на тот же путь развития (появление просветов между осями и последующее их заполнение модулями нового поколения), конечный итог которого — квазидихотомическое ветвление боковых жилок 2-го порядка.

Итак, в результате разрыхления упаковки становится возможным внутрисекториальное ветвление жилок. Если разрыхление упаковки не сопровождается разрушением ее гексагональности, то ветвление неотличимо

от правильного дихотомического. Такое ветвление, как показывает схема (рис. 9.12, С), разбивает сектор на многоугольники (ромбовидные и трапециевидные четырехугольники). Назовем пространственную структуру этого типа полигональной. Подводя предварительный итог, можно сказать, что на плотных упаковках формируется секториальные, а на рыхлых — полигональные пространственные структуры.

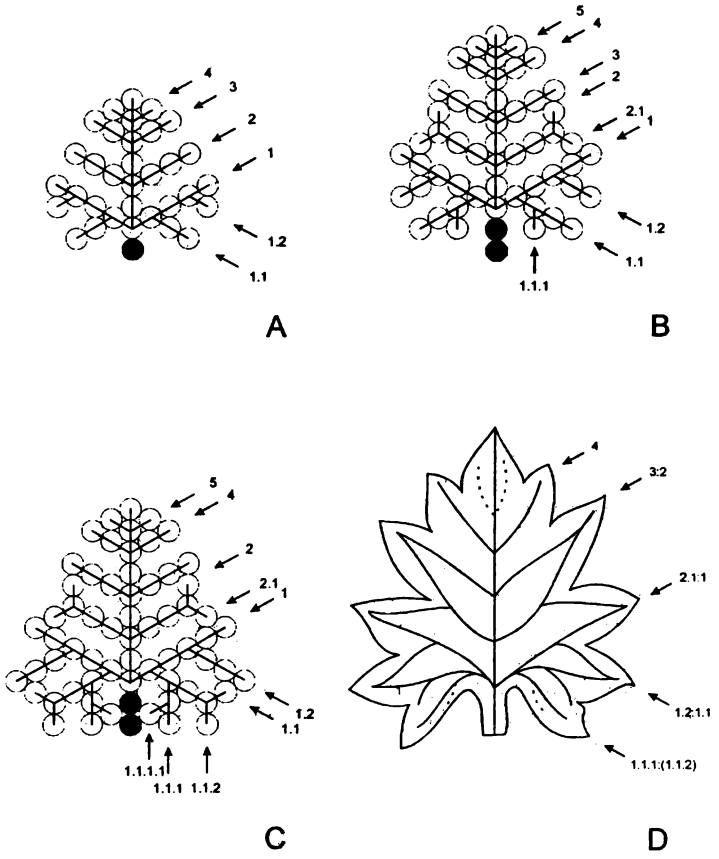


Рис. 9.12. Схема развития пространственной структуры при разрыхлении упаковки.
A, B, C — этапы усложнения пространственной структуры, D — возможный морфотип структурного типа C. Оси различных порядков пронумерованы. Дополнительные пояснения в тексте

Полигональность — не единственное следствие модульного роста в условиях разрыхления упаковки. Второе важное следствие — формирование нового типа денто-венальных элементов (двелов). Первоначальный или исходный тип двела — зубчик с проходящей через него жилкой или жилка, оканчивающаяся зубчиком. Новый тип двела (сохраним это наименование) — зубчик с проходящими через него двумя жилками или две жилки, оканчивающиеся в одном зубчике.

Отличительный признак двела нового типа — наличие в нем двух жилок. Можно сказать, что это денто-ди-венальный или денто-бис-венальный элемент. Для того, чтобы отличать одни двелы от других, будем называть денто-бис-венальные элементы бидвелами.

Откуда же берутся бидвелы? Их появление — следствие квазидихотомического ветвления боковых осей. Как показывает схема (рис. 9.12, *В*), модули нового поколения, закрывая просветы, отделяющие вторую боковую ось от первой и третьей, вновь соединяют ее с соседями. Но на этот раз боковая ось примыкает к соседним не по всей длине, а только своим разветвленным кончиком, что придает пространственной структуре вид своеобразной сеточки. Эта «сеточка», возникающая на модульном уровне — прообраз будущего сетчатого жилкования.

Первое соединение образовано кончиком третьей (3) и отогнутым вверх кончиком второй (2) боковых жилок 1-го порядка, а второе — отогнутой вниз боковой жилкой 2-го порядка и первой боковой жилкой 1-го порядка (1). Используя эту позиционную нумерацию, обозначим первое соединение как 3:2, а второе — как 2.1:1. Знак «деление» в данном случае метафорически означает, что указанные жилки «делят» между собой один зубчик.

Назовем эти соединения угловыми, поскольку полярные оси примыкающих модулей образуют между собой острый (сходящийся) угол. Если формирование пространственной структуры листа на этом заканчивается и далее следует дифференцировка проводящей системы и «разворачивание» полученной пространственной конструкции, то эти угловые соединения превращаются в двелы нового типа.

Позиционная нумерация показывает, что двелы нового типа различаются по составу («рангу») входящих жилок. Обе входящие жилки могут относиться к одному и тому же или двум различным порядкам. Назовем двелы, включающие жилки одного порядка, одноранговыми, а жилки различных порядков — разноранговыми.

Отличаются ли бидвеллярные элементы от бинарных модулей? С формальной точки зрения, отличаются, поскольку бинарные модули, согласно модели, возникают на плотной гексагональной упаковке, а бидвеллярные элементы — при ее разрыхлении. Но на практике едва ли их

можно различить, поскольку реальный, а не модельный механизм развития пространственной структуры листа нам не известен. Поэтому мы считаем, что бидвеллярный элемент — это морфологическое проявление бинарного модуля и употребляем эти термины как синонимы.

На рис. 9.12, *D* представлен один из возможных морфотипов структурного типа, изображенного на предшествующей схеме (рис. 9.12, *C*). Данный морфотип построен обведением схемы по контуру, превратившим ее выпуклые части в зубчики, а вогнутые — в разрезы между ними. Имитируя последующий рост, мы исказили пропорции, поэтому вместо прямолинейных четырехугольников видны криволинейные фигуры. Кроме того, мы уменьшили видимую структурную сложность этого морфотипа за счет того, что в его контуре не получили проявления самые короткие (одномодульные) боковые оси — верхняя пара осей 1-го порядка (5), верхняя пара осей 3-го порядка (.1.1.2) и нижняя пара осей 4-го порядка (.1.1.1.1). На схеме эти оси прорисованы пунктиром. В результате, на периметре этого морфотипа остается только 11 разнотипных зубчиков.

Ближайшим природным прототипом, воплощающим полученный морфотип, являются листья хмеля, особенно самые мелкие из них, простые, еще не расчлененные на лопасти (рис. 9.13). Такие листья характерны для проростков и пазушных побегов.

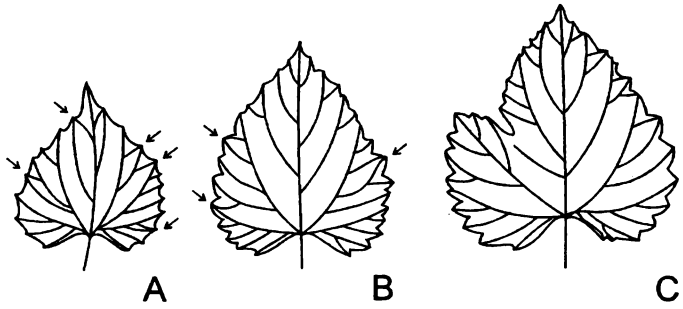


Рис. 9.13. Ювенильные листья хмеля (Humulus lupulus). A, B — цельные формы, C — расчлененная форма («двойчатый» лист). Стрелки указывают на бинарные модули и соответствующие элементы полигональной структуры

На рис. 9.13 представлены листья хмеля, которые можно назвать ювенильными. Они значительно мельче типичных трех- и пятилопастных и отличаются от них не только размерами и отсутствием лопастей, но и меньшей структурной сложностью. Мелкие цельные

листья можно подразделить по степени структурной сложности на два морфотипа. У первого из них (рис. 9.13, *А*) число боковых осей 1-го порядка в среднем равно трем парам, а у второго (рис. 9.13, *В*) — четырем. Симметрично расположена, как правило, только самая первая (нижняя) пара этих осей. Начиная со второй, оси размещаются в очередной последовательности, но их число на правой и левой половинках листа обычно совпадает. Можно сказать, что структурная сложность указанных морфотипов отвечает третьему и четвертому шагам развития пространственной структуры в условиях незначительного разрыхления, что приводит к появлению бидвеллярных элементов (бинарных модулей) на периметре листовой пластинки.

Для удобства сопоставления с базовой моделью преобразуем второй морфотип (рис. 9.13, *В*) следующим образом. Это преобразование представлено на рис. 9.14. Во-первых, превратим бидвеллярные элементы в обычные двеллярные, для чего разомкнем кончики соприкасающихся жилок. В результате увеличится число краевых элементов (зубчиков). У исходной пространственной конструкции (рис. 9.13, *В*) их было 29 (13 на левой стороне, 15 на правой и один центральный), а у модельной (рис. 9.14, *А*) стало 32. Три новых зубчика появились в результате размыкания двух бидвеллярных элементов на левой стороне листовой пластинки и одного — на правой (рис. 9.13, *В*). Во-вторых, симметризуем размещение боковых жилок 1-го порядка вдоль центральной оси и, в-третьих, несколько уменьшим их кривизну. Наконец, избавимся от контура и оставим только систему жилкования.

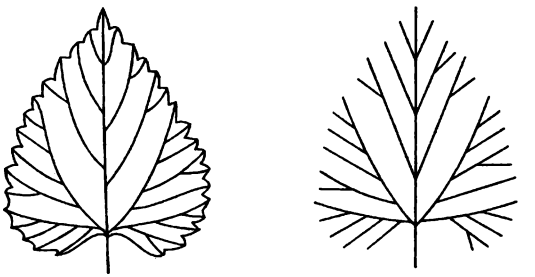


Рис. 9.14. Преобразование реального морфотипа в схему ветвления. Пояснения в тексте

Полученная схема (рис. 9.14, *В*) позволяет сказать, что развитие пространственной структуры листа хмеля происходит не только в условиях разрыхления упаковки, на что указывает присутствие жилок более высокого порядка в первом и втором секторах, но и сопровождается «вы-

равниванием» ее нижней части. Если, согласно базовой модели, на четвертом шаге развития распределение жилок по секторам должно отвечать последовательности 4, 3, 2, 1, то у данного листа хмеля оно имеет вид 4, 5, 3, 1 на правой стороне и 4, 5, 4 — на левой. Можно сказать, что «выравнивающий» надставочный рост второго сектора даже избыточен.

9.4.3. Умеренное разрыхление

Разрыхление упаковки, как говорилось выше, обусловлено растяжением модулей в процессе формирования пространственной структуры. Умеренное разрыхление отличается от незначительного тем, что в процесс растяжения вовлекаются и боковые оси, поэтому просветы появляются и между ними. На рис. 9.15, *F* показано, какой тип пространственной структуры формируется в этом случае. Его природным прототипом может служить лист крапивы (рис. 9.15, *A*).

При умеренном растяжении каждая жилка более высокого порядка, появляющаяся внутри сектора, становится секторообразующей. В результате внутри сектора одного порядка появляются фрагменты секторов следующего, более высокого порядка и т.д. Эту картину можно наблюдать на типичном листе крапивы, если его систему жилкования преобразовать таким же способом, какой мы применили выше по отношению к листу хмеля. На этот раз для удобства мы первоначально избавляемся от контура (рис. 9.15, *B*), затем разгибаем концы соприкасающихся жилок (рис. 9.15, *C*), распрямляем их (рис. 9.15, *D*), окончательно выравниваем и симметризуем (рис. 9.15, *E*). Полученная схема отличается от модельной только тем, что «выравнивающий» надставочный рост в ее нижней части еще более значителен, чем у листа хмеля.

9.4.4. Разрыхление и расчленение

Разрыхление упаковки может сопровождаться разъединением соседних модулей, что создает предпосылки для расчленения пространственной конструкции. Расчленение начинается с появления надрезов в самых «рыхлых» участках. Такими участками являются просветы между первой (нижней) и последующими жилками в каждом секторе. На них и появляются первые надрезы, как мы уже наблюдали на примере листьев винограда и хмеля (рис. 4.4, *A*).

Глубина разреза может служить показателем модульной плотности в данной точке, поскольку расчленение едва ли возможно без заметного разрыхления.

Сопряжение надставочного (модульного) роста с растяжением позволяет понять, почему самые глубокие разрезы появляются меж-

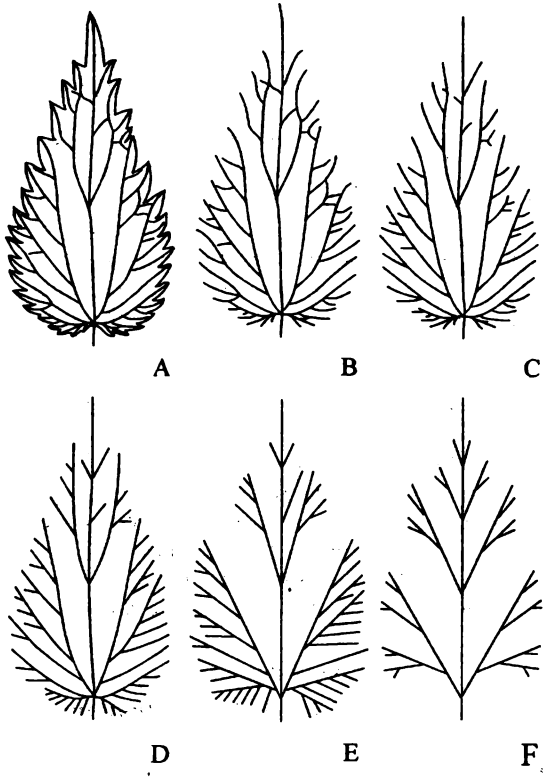


Рис. 9.15. Развитие пространственной структуры при умеренном разрыхлении упаковки.
A — лист крапивы (Urtica dioica), B-E — этапы преобразования в схему ветвления. F — модельная пространственная структура, возникающая на четвертом шаге развития в условиях умеренного разрыхления упаковки. Пояснения в тексте

ду первой и второй парами боковых жилок, а у последующих пар — все более мелкие. Согласно модели, такова последовательность возникновения просветов между боковыми осями при растяжении главной.

Эта же схема сопряжения поясняет порядок усложнения пространственной структуры по мере расчленения. Заполнение расширяющихся просветов модулями новых поколений выглядит на морфологическом уровне организации листа как появление жилок более высокого порядка с верхней и нижней сторон разреза.

Начальные этапы этого процесса можно наблюдать на «двухлопастных» листьях хмеля (рис. 9.13, С). Это переходные формы от простых цельных к трехлопастным листьям: у них вычленяется только одна боковая лопасть с правой или с левой стороны. На рис. 9.13, С представлен «двухлопастной» лист с одной левой боковой лопастью. Неглубокий надрез на листовой пластинке отделяет верхушку первой, самой нижней боковой оси 1-го порядка от последующих. На верхней стороне этой оси, со стороны надреза, появляются две боковые оси 2-го порядка. Поскольку они закладываются позднее, то их основания, по отношению к основаниям симметрично расположенных боковых осей 2-го порядка, сдвинуты к верхушке. У второй (левой) боковой оси 1-го порядка, расположенной выше надреза, на нижней стороне видны три боковые оси 2-го порядка, а у симметричной правой — две. Следовательно, у расположенной выше боковой оси тоже появляется, со стороны разреза, дополнительная жилка 2-го порядка.

Суммируя, можно сказать, что расчленение листовой пластинки в процессе роста сопровождается усложнением ее пространственной структуры. Со стороны разреза в нее как бы встраиваются оси более высокого порядка. Это превращает ось, расположенную ниже разреза, в аналог центральной оси, поскольку степень ее симметрии возрастает, а ось, расположенную выше разреза — в новую секторообразующую.

9.5. Заключение

Анализ условий и особенностей реализации модели показывает, что ее поведение с высокой точностью имитирует изменчивость строения листьев различных видов растений. Предлагаемые правила роста листа как клеточного автомата позволяют количественно воспроизводить систему жилкования вплоть до жилок 4-го порядка, а в ряде случаев и выше. По-видимому, эти правила являются изоморфным отображением реальных морфогенетических процессов, порождающих природное разнообразие листьев цветковых растений.

Ограниченность набора и устойчивость реализаций факторов формообразования листа проявляется в различных систематических группах растений как повторяемость одних и тех же морфотипов. Это позволяет говорить о существовании единого структурного типа листа цветковых растений в таком же смысле, в каком говорится о едином плане строения скелета позвоночных животных. У мыши и жирафа, как известно, в шейном отделе по семь позвонков. Возможно, подобное же структурное сходство отличает листья различных видов растений. Для конкретизации этого положения необходимо увеличить таксономическое разнообразие объектов исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Более 60 лет назад выдающийся отечественный ботаник Н.П. Кренке описал особую форму изменчивости листьев растений, которую он назвал «феногенетической». Феногенетическая изменчивость выражается в том, что расчленение листовых пластинок у одного вида растений как бы продолжается у другого. Листья этих видов можно упорядочить в единый, закономерный ряд расчленения. Ряды этого рода можно составлять из листьев не только близких, но и удаленных в систематическом отношении видов. Мы предлагаем новую теорию строения листьев цветковых растений, объясняющую явление феногенетической изменчивости. Закономерное усложнение листа рассматривается как следствие развития по определенной программе. Реализация этой программы трактуется как пошаговый процесс. Предполагается, что эта реализация может останавливаться на любом шаге. Морфологическое разнообразие листьев одного вида порождается случайными остановками программы их развития на одном из промежуточных этапов.

На основе анализа закономерностей расчленения листовых пластинок и ветвления жилок выделена общая для цветковых растений единица строения листа — конструкционный модуль. Это виртуальный конструкционный элемент, проявляющий себя только в момент дифференциации листового зачатка. Со структурной точки зрения модуль представляет собой группу клеток эмбриональной ткани, а с функциональной — протоэмбриональную единицу, дифференциация которой ограничена возникновением полярной оси. В процесса органогенеза листа листовой зачаток подразделяется на модули, а видоспецифическая форма листовой пластинки возникает в результате взаимодействия конструкционных модулей.

Построена модель клеточного автомата, правилами роста которой являются правила взаимодействия модулей. Полученная модель с высокой точностью имитирует последовательное ветвление жилок и усложнение системы жилкования у листьев растений из различных систематических групп. Варьируя значения параметров модели, можно получить схему жилкования листа, специфичную для конкретного вида растений. Параметры модели указывают, с одной стороны, на ведущие морфогенетические механизмы, определяющие форму листовой пластинки, а с другой, задают основные направления морфологической изменчивости. Это позволяет прогнозировать эволюцию формы листа, обусловленную параметрами индивидуального формообразования.

В содержательном плане, работа состоит из двух частей. Первая часть, включающая пять глав, представляет собой развернутое методологическое введение в проблему. Это связано с тем, что ис-

тория и теория морфологии растений как науки в настоящее время прочно забыты, а многие морфологическое представления, подобно радуге, можно воспринять только с определенной точки зрения. Пространное введение необходимо для формирования у читателя определенного ракурса восприятия. Во второй части, которую составляют остальные главы, рассмотрены конкретные методики морфологического анализа листьев, ориентированные на выявление закономерностей их модульного строения. Эти методики могут быть использованы при решении задач, связанных с оценкой генетической структуры и эколого-физиологического состояния растительных популяций.

На примере метамеров *Rhoicissus rhomboidea* изучены закономерности внутрииндивидуальной изменчивости структуры листа и проявления флуктуирующей асимметрии неметрических признаков как показателя дестабилизации развития листьев. Многомерными статистическими методами выявлены дискретные альтернативные пути морфогенетической реализации листьев этого вида, которые параллельно проявляются на уровне качественных структур (формирования элементарных жилок и их композиций), а также количественных признаков (формы и размеров) листьев. При корреляционном анализе внутрииндивидуальной изменчивости листьев обнаружен единый ритм и порядок формирования позиционно гомологичных элементов структуры листа у его отдельных листочков (субметамеров). Формирование разных групп гомономных элементарных структур (жилок листа) происходит последовательно и квантованно. Доказана стохастическая природа реализации композиций жилок на уровне субметамеров листа. Обнаружен непропорционально высокий уровень флуктуирующей асимметрии неметрических признаков промежуточного типа листьев в пограничной переходной пороговой зоне между двумя альтернативными путями развития. Разбалансировка развития за счет флуктуирующей асимметрии возможно способствует процессам переключения развития, усиливая вероятность «перескока» из одного креода (альтернативного пути развития) в другой.

Работа адресована ботаникам-морфологам, систематикам, флористам и всем тем, кто сталкивается в своей профессиональной деятельности с бесконечным разнообразием листьев растений.

SUMMARY

More than 60 years back prominent domestic botanist N.P. Krenke has described a particular form of variability of plant leaves, which he has named «phenogenetical». Phenogenetical variability refers to the phenomena that partition of leaves plates a certain species seems to be lasted within other plant species. Leaves characteristic of these plant species may be put in a certain regular row of partition. Rows of this kind may be formed by leaves of both related and systematically remote plant species. We offer a new theory of leaf structuring in flowering plants, which could explain the phenomena of phenogenetical variability. Complication of leaves is considered to result from the development according to a certain program. Realization of this program is regarded as step-by-step process, which can be stopped at any point. Morphological variety of leaves of the same type may arise from accidental stop of the development program at any of intermediate stages.

Based on the analysis of regularities of the leaf plates' partition and veins branching, we discriminate a constructional module as a unit of leaf structure being general for flowering plants. This is a virtual construction element manifesting itself only at the moment of the leaf embryo differentiation. As to the structure, module is represented by a group of embryonic cells; while in regard to functioning it is a proto-embrionic unit, differentiation of which is limited by formation of the polarized axis. In the course of organogenesis, the leaf embryo is splitted into modules, interaction of which determines the peculiar form of the leaf plate.

We have developed a cellular automata model, rules of growth in which are the rules of the modula interaction. The created model with high accuracy imitate consequent branching of vein and complication of the leaves vein systems in plants from different systematic groups. By varying the model values one can receive the leaf venation pattern being specific for the concrete plant species. The model parameters, on the one hand, indicate to the leading morphogenetical mechanisms shaping the leaf plate, but on the other will assign guidelines for morphological variability. The latter allows to forecast evolution of leaf shaping limited by some individual parameters.

The book consists of two parts. The first part including five chapters actually represents a comprehensive methodological introduction to the problem. We considered this necessary, as both history and theory of the plant morphology seem to be practically forgotten by now, whereas many morphological notions can be perceived from the certain standpoint only. Thus, the vast introduction is required in order to help the reader with the formation of the certain point of perception. All the rest chapters making the second part of the book deals

with the concrete methods used to analyse the leaves' morphology and directed to reveal regularities in their module construction. These methods can be used while solving the problems concerned to the evaluation of genetic structure and ecophysiological condition of plant population.

Using the metamers of *Rhoicissus rhomboidea* the authors examined regularities of intra-individual variability in regard to the leaf structure as well as rules for fluctuating asymmetry observed for non-metrical traits considered to indicate a destabilization in the leaves' development process. Multivariate statistical methods allowed to reveal discrete alternative ways for morphogenetic realization of the leaves, which are in parallel demonstrated by features of quality (formation of elementary veins and their compositions) and numerical leaf characters (as shape and dimensions). Intra-individual variation of leaves analysed by correlation method revealed to possess some general rythm and order of formation for the positionally homological elements of the leaf structure in its separate leaflets (submetamers). Formation of homonomous elementary structures (leaf veins) within different groups is performed in succession and quantized. Thus it was proved that veining realization shows stohastic nature at the level of leaf submetamers. Fluctuating asymmetry of non-metrical characters in intermediate leaf types shows non-proportional high level within the border transitional threshold zone between the two alternative ways of development. Disbalancing of development due to fluctuating asymmetry may favour the processes of the development shifting by making more probable the skip from one creode (alternative way of development) to another.

The book is addressed to the botanists studying morphology and all the rest who come across the endless variety of plant leaves.

ЛИТЕРАТУРА

Агурский М.С. О сходстве технической и биологической эволюции // Московское общество испытателей природы: Доклады по зоологии и ботанике за 1967 и 1968 гг. М., 1971. С. 125–127.

Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М.: Наука, 1980. 195 с.

Антонов А.С. Геносистематика: достижения, проблемы и перспективы // Усп. совр. биол. 1974. Т. 77, № 2. С. 31–47.

Антонов А.С. Существуют ли молекулярные предпосылки ревизии филогении и системы высших растений // Журн. общ. биол. 1999, № 3. С. 245–276.

Антонова И.С., Лагунова Н.Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 1. С. 49–59.

Аптер М. Кибернетика и развитие. М.: Мир, 1970. 215 с.

Аристотель. О частях животных / Пер. с греч. М.: Медгиз, 1937. С. 33–219.

Астауров Б.Л. Генетика и проблемы индивидуального развития // Онтогенез. 1972. Т. 3, № 6. С. 547–565.

Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. М.: Наука, 1974. С. 9–115.

Беднарчик А. Системный подход в морфологии: на материале морфологии И.В. Гете // Системные исследования: Ежегодник, 1973. М., 1973. С. 258–264.

Беклемишев В. Морфологическая проблема животных структур: К критике некоторых из основных понятий гистологии // Изв. Биол. НИИ Перм. гос. ун-та. Пермь, 1925. Т. 3, прил. 1. 74 с.

Беклемишев В.Н. Методология систематики. М.: КМК Scientific Press Ltd., 1994. 250 с.

Беклемишев В.Н. Общие принципы организации жизни // Бюлл. МОИП, 1964. Т. 69, вып. 2. С. 22–38.

Белоусов Л.В. Биологический морфогенез. М.: Изд-во МГУ, 1987. 239 с.

Белоусов Л.В. Проблема эмбрионального формообразования. М.: Изд-во МГУ, 1971. 174 с.

Берг Л.С. Труды по теории эволюции. Л.: Наука, 1977. 388 с.

Бергсон А. Творческая эволюция. М.; СПб.: Рус. мысль, 1914. 332 с.

Бернал Дж.Д., Карлайл С.Х. Поля охвата обобщенной кристаллографии // Кристаллография. 1968. Т. 13, № 5. С. 927–951.

Благовещенский А.Б. Биохимическая эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1966. 327 с.

Бляхер Л.Я. Так называемая идеалистическая морфология и ее место в истории морфологической науки // Тр. ин-та истории естествознания и техники АН СССР. М., 1961. Т. 36. С. 3–52.

Бобров Е.Г. Карл Линней. Л.: Наука, 1970. 286 с.

Боннер Дж. Молекулярная биология развития. М.: Мир, 1967. 178 с

Боргош Ю. Фома Аквинский / Пер. с польск. М. Гуренко. 2-е изд. М.: Мысль, 1975. 183 с.

Боркин Л.Я., Наумов А.Д., Подлипаев С.А. Библиография по проблеме полимеризации и олигомеризации // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л., 1977. С. 97–106.

Бэр К.М. Об искусственной и естественной классификации животных и растений // Анналы биологии. М., 1959. Т.1. С. 367–383.

Вавилов Н.И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.: Сельхозгиз, 1920. 16 с.

Ван-Тигем. Общая ботаника. Пер. с франц. М.: Изд. М. и С. Сабашниковых, 1901. 703 с.

Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость и общие проблемы изучения фенетического разнообразия млекопитающих. Киев, 1992. 46 с. (Препринт / АН Украины, Ин-т зоологии).

Васильев А.Г. Эпигенетическая изменчивость: неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 158–169.

Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. 132 с.

Васильев В.А., Романовский Ю.М., Чернавский Д.С. Элементы теории диссипативных структур: связь с проблемами структурообразования // Математическая биология развития / Под ред. А.И. Зотина и Е.В. Преснова. М., 1982. С. 82–101.

Васильев В.Н. Березы Урала // Новые данные о флоре и растительности Урала / Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 69. С. 59–140.

Васильченко И.Т. Неотенические изменения у растений. М.; Л.: Наука, 1965. 85 с.

Вернадский В.И. Очерки по истории современного научного мировоззрения // Вернадский В.И. Избранные труды по истории науки. М., 1981. С. 32–76.

Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. 2-е изд. М.: Сов. радио, 1968. 326 с.

Вольперт Л. Проблема трехцветного флага: К вопросу о развитии и регуляции пространственной структуры // На пути к теорет. Биологии. М., 1970. С. 120–128.

Гамалей Ю.В., Куликов Г.В. Развитие хлоренхимы листа. Л.: Наука, 1978. 192 с.

Гатцук Л.Е. О метамерных элементах внешней структуры жизненных форм геммаксиллярных растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1. С. 100–113.

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

Гленсдорф П., Пригожин И. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций. М.: Мир, 1973. 280 с.

Глотов Н.В. Популяция как естественно-историческая структура // Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала, 1975. С. 17–25.

Гродницкий Д.Л. Критика неодарвинизма // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 5. С. 488–509.

Гроссгейм А.А. Обзор новейших систем цветковых растений / Доп., ред. и предисл. М.Ф. Сахокия. Тбилиси: Мецниереба, 1966. 198 с. + 44 табл.

Гудвин Б. Аналитическая физиология клеток и развивающихся организмов. М.: Мир, 1979. 287 с.

Гурвич А.Г. Теория биологического поля. М.: Сов. наука, 1944. 155 с.

Даннеман Ф. История естествознания: Естественные науки в их развитии и взаимодействии. М.: Медгиз, 1932. Т. 1. 432 с.

Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора / Дарвин Ч. Соч., М.; Л., 1939. Т.3. С. 253–678.

Догель В.А. Олигомеризация аналогичных органов как один из главных путей эволюции животных. Л.: Изд-во ЛГУ, 1954. 368 с.

Дольник В.Р. Энергетический метаболизм и размеры животных // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39, № 6. С. 805–817.

Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–44.

Животовский Л.А. Популяционная биометрия. М.: Наука, 1991. 271 с.

Жизнь растений. В 6-ти т. / Гл. ред. Ал.А. Федоров. Т. 5. Ч. 1. Цветковые растения / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1980. 430 с.

Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола: РИИК «Ланар», 1995 224 с.

Заварзин Г.А. Фенотипическая систематика бактерий: Пространство логических возможностей. М.: Наука, 1974. 142 с.

Заморский А.Д. О концепции полимеризации и олигомеризации в морфологии // Арх. анатомии, гистологии и эмбриологии. 1980. Т. 78, № 6. С. 5–18.

Захаров В.М. Анализ стабильности индивидуального развития как метод определения оптимальных условий развития // ДАН СССР. 1982. Т. 267, N 4. С. 1016–1018.

Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 213 с.

Захаров В.М. Флуктуирующая асимметрия как показатель гомеостаза развития // Генетика. 1981. N 13. С. 241–256.

Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отдел. Международного Фонда «Биотест», 1993. 68 с.

Иванов В.Б. Клеточные основы роста растений. М.: Наука, 1974. 223 с.

Игошина К.Н. Флора горных и равнинных тундр и редколесий Урала // Растения севера Сибири и Дальнего Востока. М.; Л., 1966. С. 135–223.

Ильин Ю.В. Мобильные диспергированные гены эукариот // Итоги науки и техники. Сер. молек. биологии. 1982. Т. 18. С. 5–48.

Канаев И.И. Очерки по истории проблемы морфологического типа от Дарвина до наших дней. М.; Л.: Наука, 1966. 212 с.

Касинов В.Б. Биологическая изомерия. Л.: Наука, 1973. 267 с.

Кимура М. Молекулярная эволюция: Теория нейтральности. М.: Мир, 1985. 398 с.

Козо-Полянский Б.М. Введение в филогенетическую систематику высших растений. Воронеж: Природа и культура, 1922. 167 с.

Кольцов Н.К. Генетика и физиология развития // Биол. журн. 1934. Т.3, № 2. С. 420–456.

Корона В.В. Анализ пространственной структуры листовых пластинок манжетки в природных популяциях // Физиологическая и популяционная экология: популяционная изменчивость. Саратов., 1983. С. 37–38.

Корона В.В. Дифференцировка пространственной структуры растений // Аналитические аспекты дифференцировки / Д.А. Воронов, О.Т. Темкив, А.А. Зотин и др. (Коллективная монография). М.: Наука, 1991. С. 209–215.

Корона В.В. Моделирование феногенетической изменчивости листовых пластинок цветковых растений // Пятый Съезд ВОГиС. Тез. докл. М., 1987. Т. 4, ч. 1. С. 213.

Корона В.В. Морфогенез листа с позиций теории клеточных автоматов // Тр. 14-го Междунар. генетич. конгресса: Тез. докл. М., 1978. Ч. 1. С. 586.

Корона В.В. Основы структурного анализа в морфологии растений. Свердловск: Изд-во Урал. ун-та, 1987. 272 с.

Корона В.В. Психофизические закономерности визуального восприятия средней площади плоской фигуры // Вопросы сенсорного восприятия. Свердловск, 1987. С. 135–139.

Корона В.В., Амосова Е.В. Количественная оценка морфологического строения листа у некоторых представителей семейства Лютиковые // Ботанич. исследования на Урале. Свердловск: Изд-во УНЦ АН СССР, 1986. С. 50.

Корона В.В., Быстрых Л.В. Формирование куста *Festuca rubra* L. (*Poaceae*) как процесс роста клеточного автомата // Бот. журн. 1978. Т. 63, № 8, С. 1199–1202.

Корона В.В., Князев М.С. Наследственная и ненаследственная изменчивость пространственной структуры листовых пластинок // Генетико-селекционные исслед. на Урале / Инф. материалы. Свердловск, УНЦ АН СССР, 1984. С. 58–59.

Корочкин Л.И. Молекулярно-генетические аспекты онтогенеза // Биология развития и управление наследственностью. М.:Наука, 1986. С. 267–284.

Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.

Красилов В.А. Современные проблемы соотношения филогении и систематики // Зоология позвоночных. Т. 7: Проблемы теории эволюции. М., 1975. С. 118–147.

Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия. М., 1977. 256 с.

Кренке Н.Н. Теория циклического старения и омоложения растений и ее практическое применение. М.: Сельхозгиз, 1940. 135 с.

Кренке Н.П. Феногенетическая изменчивость. Т.1 // Тр. Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. М., 1933–1935. 860 с.

Криницкий Н.А. Алгоритмы и роботы. М.: Радио и связь, 1983. 168 с.

Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Захаров В.М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. № 6. С. 441–444.

Кузнецов Б.Г. Идеи и образы Возрождения: Наука 14–16 вв. в свете современной науки. М.: Наука, 1979. 280 с.

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.

Кузнецова Т.В. Методы исследования соцветий. 1. Описательный метод и концепция синфлоресценции Вильгельма Тролля // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 3. С. 62–72.

Кузнецова Т.В. Методы исследования соцветий. 2. Концепция псевдоциклов // Бюл. МОИП. 1985. Т. 90, вып. 6. С. 92–105.

Кузнецова Т.В. Методы исследования соцветий. 3. Проблема интеркалярного соцветия // Бюл. МОИП. 1987. Т. 92, вып. 1. С. 81–97.

Кузнецова Т.В. О комплиментарных подходах в морфологии соцветий // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 12. С. 7–24.

Кузнецова Т.В. Редукционные явления в области соцветия: сущность и роль редукции в эволюции модульных организмов // Журн. общ. биол. 1998. Т. 59, № 1. С. 74–103.

Кулагин Ю.З. Сем. *Betulaceae* // Определитель высш. растений Башкирской АССР. М., 1988. С. 218–220.

Культиасов И.М., Павлов В.Н. История систематики и методы (источники) филогении покрытосеменных растений. М.: Изд-во МГУ, 1972. 107 с.

Кун Т. Структура научных революций. М.: Прогресс, 1975. 288 с.

Кюри П. О симметрии в физических явлениях // Кюри П. Избр. труды. М.; Л.: Наука, 1966. С. 95–113.

Линденмайер А. Биологические аспекты развивающихся систем и языков // Кибернетический сборник № 17. М., 1980. С. 192–232.

Линней К. Система природы Карла Линнея. СПб., 1804. Ч. 1. 376 с.; 1805. Ч. 2. С. 377–729.

Линней К. Философия ботаники, изъясняющая первые оной основания. СПб., 1805. XVI. 195 с.

Лункевич В.В. От Гераклита до Дарвина: Очерки по истории биологии. М.: Учпедгиз, 1960. Т. 1. 479 с.; Т. 2. 547 с.

Любищев А.А. К логике систематики // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1972. Т. 2. С. 45–68.

Любищев А.А. О концепции сравнительной анатомии // Вопросы общей зоол. и мед. паразитол. М.: Биомедгиз, 1962. С. 189–214.

Любищев А.А. О постулатах современного селектогенеза // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1973. Т. 3. С. 31–56.

Любищев А.А. О форме естественной системы организмов // Изв. Биол. НИИ Перм. гос. ун-та. Пермь, 1923. Т. 2, вып. 3. С. 99–110.

Любищев А.А. Проблемы систематики // Проблемы эволюции. Новосибирск, 1968. Т. 1. С. 7–29.

Любищев А.А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов: Сб. статей. М.: Наука, 1982. 278 с.

Любищев А.А. Редукционизм и развитие морфологии и систематики // Журн. общ. биол. 1977. Т. 38, № 2. С. 245–263.

Любищев А.А. Систематика и эволюция // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция: Тр. Всесоюз. совещ. Свердловск, 1966. С. 45–57.

Магомедмирзаев М.М. Введение в количественную морфогенетику. М.: Наука, 1990. 232 с.

Магомедмирзаев М.М. Об одной закономерности индивидуальной изменчивости количественных признаков березы // Лесоведение. 1972. № 5. С. 22–32.

Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.

Майр Э. Систематика и происхождение видов с точки зрения зоолога. М.: Изд-во иностр. лит., 1947. 504 с.

Малиновский А.А. Общие вопросы строения систем и их значение для биологии // Проблемы методологии системного исследования. М., 1970. С. 146–183.

Малыгин А.Г. Карта метаболических путей (периодическая). М.: Наука, 1976. 16 с. + карта.

Мамаев С.А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений: На примере семейства *Pinaceae* на Урале. М.: Наука, 1972. 284 с.

Мамаев С.А., Махнев А.К. Изучение популяционной структуры древесных растений с помощью метода морфофизиологических маркеров // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 140–150.

Мамаев С.А., Махнев А.К. Использование методов фенетики при изучении популяционной структуры и сохранении генофонда у видов древесных растений // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 92–99.

Мамкаев Ю.В. Морфологические принципы систематизации биоразнообразия // Журн. общ. биол. 1996. Т. 57, № 2. С. 40–51.

Марфенин Н.Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 1. С. 6–17.

Марфенин Н.Н. Феномен колониальности. М.: Изд-во МГУ, 1993. 237 с.

Махнев А.К. Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секции *Albae* и *Nanae*. М.: Наука, 1987. 128 с.

Мейен С.В. О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биол. 1974. Т. 35, № 3. С. 353–364.

Мейен С.В. Олигомеризация и полимеризация в эволюции древнейших высших растений // Значение процессов полимеризации и олигомеризации в эволюции. Л., 1977. С. 75–77.

Мейен С.В. Основные аспекты типологии организмов // Журн.общ.биол. 1978. Т. 39, № 4. С. 495–508.

Мейен С.В. Принципы исторических реконструкций в биологии // Системность и эволюция. М., 1984. С. 7–32.

Мейен С.В. Проблема направленности эволюции // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. Т.7. М.: Изд-во ВИНИТИ, 1975. С. 66–117.

Мейен С.В. Проблема редукционизма в биологии // Диалектика развития в природе и научном познании / Под ред. А.И. Ракитова. М., 1978. С. 135–169.

Мейен С.В., Шрейдер Ю.А. Методологические аспекты теории классификации // Вопр. философии. 1976. № 12. С. 67–79.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Мирзоян Э.Н. Индивидуальное развитие и эволюция: Очерки истории проблемы соотношения онтогенеза и филогенеза. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 302 с.

Мокроносов А.Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 5–30.

Морфология // БСЭ. 3-е изд. М., 1974. Т. 16. С. 604.

Мулуд Н. Современный структурализм: Размышления о методе и философии точных наук / Пер. с франц. М.: Прогресс, 1973. 376 с.

Мур Э.Ф. Умозрительные эксперименты с последовательностными машинами // Автоматы / Под ред. К.Э. Шеннона, Дж. Маккарти. М., 1956. С. 179–212.

Мюллер Ф., Геккель Э. Основной биогенетический закон: Избр. работы. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. 292 с.

Навроцкий Б.А. Проблема объяснения в современной биологии. М.: Высш. школа. 1985. 120 с.

Налимов В.В. Вероятностная модель языка: О соотношении естественных и искусственных языков. 2-е изд., перераб. и доп. М.: Наука, 1979. 304 с.

Нейман Дж. Вероятностная логика и синтез надежных организмов из ненадежных компонент //Автоматы / Под ред. К.Э. Шеннона и Дж. Маккарти. М., 1956. С. 68–139.

Николис Г., Пригожин И. Познание сложного. Введение: Пер. с англ. М.: Мир, 1990. 344 с.

Николис Г., Пригожин И. Самоорганизация в неравновесных системах: От диссипативных структур к упорядоченности через флуктуации / Пер. с англ. М.: Мир, 1979. С. 423–441.

Новак В. Кормусная теория структуры и эволюции сосудистых растений // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32, № 6. С.699–713.

Новак В. Социабильность, или ассоциации индивидуумов одного вида как один из основных законов эволюции организмов // Журн. общ. биол. 1967. Т. 28, № 4. С. 387–396.

Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 1. С. 60–79.

Нухимовский Е.Л. Основы биоморфологии семенных растений: Теория организации биоморф. М.: Недра, 1997. 630 с.

Орлов Ю.К. Обобщенный закон Ципфа-Мандельброта и частотные структуры информационных единиц различных уровней // Вычислительная лингвистика. М., 1976. С. 179–202.

Паавер К.Л. Вопросы синтетического подхода в биоморфологии. Таллин: Валгус, 1976. 265 с.

Первухина Н.В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л.: Наука, 1970. 169 с.

Петров Ю.В. Значение аксиоматического метода в учении о направлениях изменений живых систем // Применение логики в науке и технике. М., 1960. С. 178–214.

Петухов С.В. Биомеханика, бионика и симметрия. М.: Наука, 1981. 220 с.

Пирс Дж. Символы, сигналы, шумы: Закономерности процессов передачи информации. М.: Мир, 1967. 334 с.

Преснов Е.В., Исаева В.В. Перестройки топологии при морфогенезе. М.: Наука, 1985. 191 с.

Пропп В.Я. Морфология сказки. 2-е изд. М.: Наука, 1969. 168 с.

Пуанкаре А. О науке / Пер. с франц. М.: Наука, 1983. 560 с.

Работнов Т.А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники М.; Л., 1950. Вып. 1. С. 465–483.

Раздорский В.Ф. Архитектоника растений. М.: Сов. наука, 1955. 430 с.

Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника в 2-х т. Т. 2: Пер. с англ.. М.: Мир, 1990. 344 с., ил.

Розен Р. Принцип оптимальности в биологии. М.: Мир, 1969. 215 с.
Рытова Н.Г. Способ заложения боковой почки злаков (*Poaceae*) и природа предлиста и его междоузлия // Бот. журн. 1982. Т. 67, № 7. С. 913–924.
Сабинин Д.А. О ритмичности строения и роста растений // Бот. журн. 1957. Т. 42, № 7. С. 991–1010.
Сабинин Д.А. Физиология развития растений. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 196 с.
Светлов П.Г. Физиология (механика) развития. Т. 1. Процессы морфогенеза на клеточном и организменном уровнях. Л.: Наука, 1978. 279 с.
Северцов А.Н. Главные направления эволюционного процесса. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934. 150 с.
Семериков Л.Ф. Популяционная структура древесных растений (на примере видов дуба Европейской части СССР и Кавказа). М.: Наука, 1986. 139 с.
Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука, 1973. 272 с.
Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
Серебрякова Т.И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд.биол. 1977. Т. 82, вып. 5. С. 112–128.
Синнот Э.В. Морфогенез растений. М.: Изд-во иностр. лит., 1963. 603 с.
Смит М.Д. Проблема счета // На пути к теорет. биологии. М., 1970. С. 116–119.
Смолянинов В.В. Математические модели биологических тканей. М.: Наука, 1980. 368 с.
Станков С.С. Жизнь и труды К. Линнея // К. Линней: К 250-летию со дня рождения. М., 1958. С. 64.
Станков С.С. Линней, Руссо, Ламарк. М.: Сов.наука, 1955. С. 60–62.
Старостин Б.А. Структурные особенности растительного и животного организма // Журн. общ. биол. 1967. Т. 28, № 5. С. 590–603.
Структура // БСЭ. 3-е изд. М., 1976. Т. 24, кн. 1. С. 601.
Струнников В.А., Вышинский И.М. Реализационная изменчивость у тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, Сибирское отд., 1991. С. 99–114.
Сущность модульной организации (материалы первой российской конференции) // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60, № 1. С. 5.
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.
Тахтаджян А.Л. Тектология: история и проблемы // Системные исследования: Ежегодник 1971. М., 1972. С. 200–277.

Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970. 146 с.

Тейяр де Шарден П. Феномен человека. М.: Изд-во ИЛ, 1965. 196 с.

Теофраст. Исследования о растениях. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. С. 14–15.

Тернер Ф., Пеппель Э. Поэзия, мозг и время // Красота и мозг. Биологические аспекты эстетики: Пер с англ. / Под ред. И. Ренчлера, Б. Херцбергер, Д. Эпстайна. — М.: Мир, 1995. С. 74–96.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 408 с.

Том Р. Динамическая теория морфогенеза // На пути к теорет. биологии. М., 1970. С. 145–157.

Улам С. Некоторые математические проблемы, связанные с процессом роста фигур // Математические проблемы в биологии. М., 1966. С. 63–77.

Уоддингтон К. Х. Морфогенез и генетика. М.: Мир, 1964. 267 с.

Уоддингтон К. Х. Основные биологические концепции // На пути к теорет. биологии. М., 1970. С. 11–38.

Уранов А.А. Жизненное состояние вида в растительном сообществе // Бюлл. МОИП. Отд. биол. — 1960. Т. 65. Вып 3. С. 77–92.

Уранов А.А. Методологические основы систематики растений: Учеб. пособие. М.: МГПИ им. В.И. Ленина, 1979. 139 с.

Урманцев Ю.А. Опыт аксиоматического построения общей теории систем // Системные исследования: Ежегодник 1971. М., 1972. С. 128–152.

Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. М.: Мысль, 1974. 229 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.

Федоров А.А., Кирпичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Лист. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 303 с.

Федоров Е.С. Симметрия правильных систем фигур // БСЭ. 3-е изд. М., 1977. Т. 27. С.258.

Фуко М. Слова и вещи: Археология гуманитарных наук / Пер. с франц. М.: Прогресс, 1977. 488 с.

Хакен К. Синергетика. М.: Мир, 1980. 404 с.

Хейес Б. Клеточный автомат создает модель мира и мир вокруг себя // В мире науки. М., 1984. № 5. С. 97–104.

Хейфлик Л. Клетки человека и старение // Молекулы и клетки. М., 1969. Вып. 4. С. 214–222.

Хохряков А.П. Закономерности эволюции растений. Новосибирск: Наука, 1975. 202 с.

Хохряков А.П. О связи биоморфологической и таксономической эволюции у растений // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 1. С. 5–18.

Хохряков А.П. Растения как модульные организмы // Тр. междунар. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб.: Диада, 1997. С. 371–372.
Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России. СПб., 2000. 781 с.
Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М.: Наука, 1976. 216 с.
Ценопопуляции растений (очерки популяционной биологии). М.: Наука, 1988. 236 с.
Ценопопуляции растений (развитие и взаимоотношения). М.: Наука, 1977. 183 с.
Чайковский Ю.В. Элементы эволюционной диатропики. М.: Наука, 1990. 272 с.
Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.
Численко Л.Л. Структура флоры и фауны в связи с размерами организмов. М.: Изд-во МГУ, 1981. 208 с.
Шавров Л.А. Фасциации у растений в субарктике // Бюл. ГБС АН СССР. 1961. Вып. 41. С. 58–66.
Шафранова Л.М. Ветвление растений: процесс и результат // Жизненные формы: структура, спектры, эволюция. М., 1981. С. 179–213.
Шафранова Л.М. О метамерии и метамерах у растений // Журн. общ. биол. 1980. Т. 41, № 3. С. 437–447.
Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е. Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система // Усп. экол. морфологии растений и ее влияние на смежные науки / Межвуз. сб. науч. трудов. М.: Прометей, 1994. С. 6–7.
Шафрановский И.И. Симметрия в природе. Л.: Недра, 1968. 184 с.
Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоценотические кризисы. М.: Наука, 1987. С. 76–124.
Шмальгаузен И.И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.; Л., 1938. 144 с.
Шмидт В.М. К проблеме биологической значимости полимодальных кривых некоторых признаков растений // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1961. № 2. С. 36–45.
Шмидт В.М. О квантированности роста и органогенеза у растений // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1968. № 3. С. 99–111.
Шрейдер Ю.А. Систематика, типология, классификация // Теория и методология биологических классификаций. М., 1983. С. 90–100.
Шрейдер Ю.А., Шаров А.А. Системы и модели. М.: Радио и связь, 1982. 152 с.
Яблоков А. В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. Учеб. пособие для унтов. М.: Высш. школа, 1976. 331 с.

Яблоков А.В. Морфология и микроэволюция // Журн. общ. биол. 1970. Т. 31, № 1. С. 3–13.

Яблоков А.В. Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 3–14.

Яблоков А.В. Фенетика.: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 135 с.

Abercrombie M. Contact inhibition and malignancy // Nature, 1973. V. 281, n. 5729. P. 259–262.

Adler I. The consequences of contact pressure in phyllotaxis // J. Theor. Biol. V. 65, n. 1. P. 29–77.

Alberch P. Developmental constraints in evolutionary process // Evolution and development / Ed.. J.T. Bonner. Berlin: Springer, 1982. P. 313–332.

Alberch P., Gould S.J.,Oster G., Wake D.B. Size and shape in ontogeny and phylogeny // Paleobiology. 1979. V. 5. P. 296–317.

Arber A. The natural philosophy of plant form. Cambridge Univ. Press, 1950. xiv + 247 p.

Ashby E. Studies in the morphogenesis of leaves // New Phytol. 1948. V. 47, n. 2. P. 153–176.

Atchley W.R. Development quantitative genetics and the evolution of ontogenies // Evolution, 1987. V. 41, N 2. P. 316–330.

Bailey I.W., Sinnot E.W. The climatic distribution of certain types of angiosperm leaves // Amer. J. Bot. 1916. V. 3, n. 1. P. 23–39.

Belle A.D., Roberts D., Smith A. Branching patterns: the simulation of plant architecture // J. Theor. Biol. 1979. V. 81, n. 6. P. 351–375.

Berry R.J. Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genetical Research. Cambridge, 1963. V. 4. P. 193–220.

Berry R.J., Searle A.G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton. // Proc. Zool. Soc. Lond. 1963. V. 140. P. 557–615.

Blow D.M., Boyd G.J. Inharitance of reduction, loss, and asymmetry of the pelvis in *Pungitius pungitius* (ninespine stockle back) // Heredity, 1992. V. 68. P. 33–42.

Boke N.H., Ross R.G. Fasciation and dichotomous branching in *Echinocereus* (*Cactaceae*) // Amer. J. Bot. 1978. V. 65, n. 5. P. 522–539.

Bower F.O. Size and form in plants. L.: Macmillan, 1930. 232 p.

Boyden A. Homology and analogy. A critical review of the meanings and implications of these concepts in biology // Amer. Naturalist. 1947. V. 37, n. 6. P. 648–669.

Burks A.W. Computation, behaviour and structure in fixed and growing automata // Behav. Sci. 1961. V. 6, n. 1. P. 5–22.

Erickson R.O. Modelling of plant growth // Ann. Rev. Plant. Physiol. 1976. V. 27. P. 407–434.

Foster A.S. Leaf differentiation in angiosperm // Bot. Rev. 1936. V. 2. P. 343–372.

Fraser J.T. On time, passion, and knowledge // The study of time / Eds. J.T.Fraser, N. Lawrence, G.J.Whitrow. V. I–III. N.Y.: Braziller, 1975. Цит. по: Тернер и др., 1995.

Gardiner A.S., Pearce N.J. Leaf shape as an indicator of introgression between *Betula pendula* and *B. pubescens* // Trans. Bot. Soc. Edinburgh. 1978. V. 43. P. 91–103.

Goebel K. Organografie der Pflanzen. 2 Aufl. Jena: Verlag G. Fischer, 1928. S. 348–356.

Grüneberg H. The Pathology of Development. — Oxford: Blackwell, 1963. — 309 p.

Hagemann W. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblaetter. Stuttgart: Bot. Jahrb. 1970. V. 90, n. 3. S. 297–413.

Halle F., Oldeman R.A. Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. P.: Masson, 1970. 178 p.

Halle F., Oldeman R.A., Tomlinson P.B. Tropical Trees and Forests. An Architectural analisis. Berlin: Springer-Verlag, 1978. 441 p.

Hardwick R.C. Physiological consequences of modular growth in plants // Phil. Trans. R. Soc. L. 1986. B. 313. P. 161–173.

Harper J.L. The concept of population in modular organisms // Theoret. ecology: principles and applications (2nd ed.) / Ed. R.M. May. Oxford: Blackwell Sci. Publ., 1981. P. 53–77.

Harper J.L., Bell A.D. The population dynamics of growth form in organisms with modular construction // Population dynamics / Eds. R.M. Anderson, H.D. Turner, L.R. Taylor. Oxford: Blackwell Sci. Publ. 1979. P. 29–52.

Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys* ordii using nonmetric cranial traits // J. Mammal. 1980. V. 61, N 3. P. 436–448.

Honda H.P., Tomlinson P.B., Fischer J.B. Computer simulation of branch interaction and regulation by unequal flow rate in botanical trees // Amer. J. Bot. 1981. V. 68. P. 569–585.

Honda S.L. Interpretation on chloroplast reproduction derived from correlation between cells and chloroplasts // Planta. 1971. V, 97, n. 1. P. 1–15.

Hubac J.M. Choice of descriptors in numerical taxonomy for static and dynamic shape analysis and recognition in biology // Proc. NATO Adv. Study Inst. 1983. P. 364–377.

Huxley J.S. Problems of relative growth. N.Y.; L.: Methuen, 1932. 276 p.

Jentys-Szaferowa J. Analysis of the collective species *Betula alba* L. on the basis of leaf measurements. Part 111. *Betula oycoviensis* Bess. And *Betula obscura* Kotula. Determinations on the basis of a single leaf // Bull. Acad. Polon. Sci. et. Lett. 1951. Ser. B. P. 1–40.

Julin E. Der Formenkreis des *Ranunculus auricomus* L. In Schweden // Arkiv for botanik. 1965. Bd. 6, H.1. 108 S.

Kudo G. Altitudinal effects on leaf traits and shoot growth of *Betula platyphylla* var. japonica // Canad. J. Forest Res. 1995. V. 25, n. 11. P. 1881–1885.

Kuerbs S. Vergleichend-entwicklungs-geschichtliche Studien an Ranunculaceen-Fiederblaettern // Bot. Jahrb. Syst. Stuttgart. 1973. Bd. 93, Hf. 1. S. 130–167.

Leary R.F., Allendorf F.W., Knudsen R.L. Inheritance of meristic variation and the evolution of developmental stability in rainbow trout // Evolution, 1985. V. 39. P. 308–314.

Levins R. The limits of complexity // Hierarhy Theory: The challenge of complex system / Ed. H. Pattee. N.Y.: Brasiller, 1973. P. 111–127.

Lewis J., Slack J.M.W., Wolpert L. Thresholds in biology // J. Theoret. Biol. 1977. V. 65. P. 579–590.

Lindenmayer A. Algorithms for plant morphogenesis // Acta biotheoret. Leiden, 1978. V. 27, Suppl. 7. P. 37–81.

Lintilhac Ph. M. Differentiation, organogenesis and the tectonic of cell wall orientation // Amer. J. Bot. 1974. V. 61, n. 3. P. 230–237.

Maynard Smith J., Burian R., Kaufman S., Alberch P., Campbell J., Goodwin B., Lande R., Raup D., Wolpert L. Developmental constraints and evolution // Quart. Rev. Biol. 1985. V. 60. P. 265–287.

Meinhardt H., Gierer A. Application of a theory of biological pattern formation based on lateral inhibition // J. Cell. Sci. 1974. V. 15, n. 3. P. 321–330.

Meyen S.V. Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. 1973. V. 39, n. 3. P. 205–260.

Oster G., Alberch P. Evolution and bifurcation of developmental programs // Evolution. 1982. V. 36, n. 3. P. 444–459.

Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. V. 17. P. 291–321.

Parsons P.A. Fluctuating asimmetry: an epigenetic measure of stress // Biol. Rev., 1990. V. 65. P. 131–145.

Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity, 1992. V. 68, N 4. P. 361–364.

Remane A. Das Problem des Typus in der morphologischen Biologie // Stud. Gener. 1951. Bd. 4. S. 390–399.

Richards F.I. Phyllotaxis: its quantitative expression and relation to growth in the apex // Roy. Soc. Phil. Trans. Ser. B. London, 1951. V. 235. P. 509–564.

Rohlf F.J. On Applications of Geometric Morphometrics to Studies of Ontogeny and Phylogeny // Syst. Biol. 1998. V. 47, n. 1. P. 147–158.

Rosen B.R. Modular growth and form of corals: a metter or metamers? // Phil. Trans. R. Soc. L., 1986. B 313. P. 115–142.

Rosen B.R. Modules, members and communes: a postscript introduction to social organisms // Biology and systematics of colonial organisms / Eds. G. Larwood, B.R. Rosen. Systematics associations. Special volume II. L.: Acad. Press, 1979. P. XIII–XXV.

Roth J. Relation between the histogenesis of the leaf and its external shape // Bot. Gas. 1957. V. 118. P. 237–245.

Ryland J.S., Warner G.F. Growth and form in modular animals: ideas on the size and arrangement of zooids // Phil. Trans. R. Soc. L., 1986. B. 313. P. 53–76.

Sattler R. Process morphology: structural dynamics in development and evolution // Can. J. Bot. 1992. V. 70, n. 4. P. 708–714.

Sattler R.A. A new conception of shoot of higher plants // J. Theor. Biol. 1974. V. 47, n. 2. P. 367–382.

Saunders E.R. The leaf-skin theory of the stem: a consideration of certain anatomico-physiological relations in the Spermatophyta shoot // Ann. Bot. 1922. V. 36, n. 142. P. 27–40.

Saunders P.T. The epigenetic landscape and evolution // Biol. Journ. Linn. Soc. 1990. V. 39. P. 125–134.

Schiaparelli G. Studio comparativo tra le forme organiche naturale e le forme geometriche pure. Milano: Ulrico Hoepli, 1889. 367 p.

Schrandt R.G., Ulam S.M. On recursively defined geometrical objects and patterns of growth // Essays on cellular automata / Ed. A.W. Burks. Urbana, 1970. P. 232–240.

Sjøvold T. Non-metrical divergence between skeletal populations. The theoretical foundation and biological importance of C.A.B. Smiths Mean Measure of Divergence // Ossa, 1977. V. 4, Suppl. 1. P. 1–133.

Sjøvold T. The occurence of minor non-metrical variants in the skeleton and their quantitative treatment for population comparisons // Homo, 1973. V. 24. P. 204–233.

Sneath P.H.A., Sokal R.R. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco: Freeman & Co., 1973. 573 p.

Sokal R.R., Sneath P.H.A. Principles of numerical taxonomy. San Francisco: Freeman and Co., 1963. 339 p.

Thom R. Structural stability and morphogenesis. N. Y.: Benjamin, 1975. 362 p.

Thomas R.G. The role of basal and apical factors in the coordination of growth in the stems of white clover (*Trifolium repens* L.) // Plant Growth Subst. 1970. Berlin, 1970. P. 624–632.

Thompson D.W. On growth and form. 2nd ed. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1942. 1116 p.

Tomlinson P.B. Homology: an empirical view // Syst. Bot. 1984. V.9, n. 4. P. 374–381.

Tomlinson P.B. Shape and design in the construction of plants // Axioms and Principles of Plant Construction / Ed. R. Sattler. The Hague, 1982. P. 162–183.

Troll W. Biomorphologie und Biosystematik als typologische Wissenschaften // Stud. Gener. 1951. Bd. 4. S. 376–389.

Troll W. Organisation und Gestalt im Bereich der Bluete. Berlin: Verl. v. J. Springer, 1928. 413 S.

Ulam S. On some mathematical problems connected with patterns of growth of figures // Essay on cellular automata / Ed. A.W. Burks. Urbana, 1970. P. 219–231.

Waddington C.H. Form and information // Towards a Theoret. Biology. Edinburgh, 1972. V. 4. P. 109–145.

Waller D.M., Steingraeber D.A. Branching and modular growth: Theoretical models and empirical patterns // Population biology and evolution of clonal organisms / Eds. J.B.S. Jackson, L.W. Buss, R.E. Cook. New Haven (Connecticut): Yale Univ. Press., 1985. P. 225–257.

Weber H. Konstruktionsmorphologie // Zool. Jahrb. 1958. Bd. 68. N. 1/2. S. 1–112.

White J. The plant as a metapopulation // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1979. V. 10. P. 109–145.

Willis J.C. The birth and spread of plants // Boissiera. 1949. V. 8. P. 1–561.

Wilson B.F. Tree branches as populations of twigs // Can. J. Bot. 1989. V. 67. P. 434–442.

Wolfram S. Statistical mechanics of cellular automata // Rev. Mod. Phys. 1983. V. 55, n. 3. P. 601–644.

Wolpert L. Positional information and the spatial pattern of cellular differentiation // J. Theor. Biol. 1969. V. 25, n. 6. P. 1–47.

Zeeman E.C. Catastrophe theory // Sci. Amer. 1976. N. 4. P. 65–83.

Zimmermann W. Die Telomtheorie. Stuttgart, 1965. 386 S.

СОДЕРЖАНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ 3

Глава 1. ЗАРОЖДЕНИЕ КОНЦЕПЦИИ МОДУЛЬНОГО СТРОЕНИЯ РАСТЕНИЙ

1.1. Проблема 5
1.2. Морфологическая концепция И.В. Гете 5
1.3. Морфологический метод К. Линнея 11
1.4. Составные части морфологии растений 14
1.5. Заключение 15

Глава 2. ОСНОВЫ СТРУКТУРНОГО АНАЛИЗА

2.1. Концептуальные основы 19
2.2. Элементы и отношения 22
2.3. Проблема классификации 23
2.4. Приемы отыскания природных алгоритмов развития 24
2.5. Системный и типологический подходы в морфологии 26

Глава 3. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА

3.1. Традиционная методика описания внешнего строения 31
3.2. Успехи изучения морфологической изменчивости 33
3.2.1. Причины изменчивости 33
3.2.2. Н.П. Кренке: феногенетическая изменчивость 34
3.2.3. С.В. Мейен: номотетическая система 40

Глава 4. ОЦЕНКА СООТВЕТСТВИЯ СПОСОБА ОПИСАНИЯ ПРИРОДЕ ОБЪЕКТА

4.1. Подвижность границ. Простые и сложные листья 46
4.1.1. Лютик золотистый. Переход от простых цельных к рассеченным листьям в пределах побега 46
4.1.2. Гипотетический переход. Листья сирени 46
4.2. Условность определений. Пальчатый лист 51
4.2.1. Лист винограда 51
4.2.2. Лист хмеля 56
4.3. Размытость понятий. Перистая форма 57
4.3.1. Пиннация 57
4.3.2. Одуванчик 58
4.3.3. Картофель 61
4.3.4. Короставник 63
4.3.5. Клен 64
4.3.6. Сныть 66
4.4. Заключение 69

Глава 5. СТРОЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА С МОРФОГЕНЕТИЧЕСКОЙ ТОЧКИ ЗРЕНИЯ

5.1. Программированность морфогенеза 71
5.2. Календарный и биологический возраст растения 71
5.3. Способы измерения биологического времени листа и побега 75
5.3.1. Физиологические и морфологические времена побега 75
5.3.2. Физиологические и морфологические времена листа 76
5.3.3. О соотношении биологических времен листа и побега. Принципы построения онтогенетических листовых серий 79
5.4. Заключение 82

Глава 6. НА ПУТИ К БАЗОВОЙ МОДЕЛИ

6.1. Модельный объект 84
6.1.1. Роициссус («комнатный виноград») 84
6.1.2. Листовое разнообразие. Предварительная характеристика 84
6.1.3. Двеллярная структура 85
6.1.4. Особенности строения промежуточных форм 86
6.1.5. Структурная сложность листа. Количественная оценка 87
6.1.6. Структурная сложность и размер листа 88
6.2. Классификация морфологического разнообразия 88
6.2.1. Разнообразие верхних листочков сложного листа 88
6.2.2. Симметрия строения и стабильность развития 90
6.2.3. Разнообразие боковых листочков сложного листа 92
6.2.4. Морфологическое разнообразие сложных листьев. Комбинативная система 92
6.2.5. Структурный тип и варианты его строения 94
6.3. Происхождение и развитие листового разнообразия 95
6.3.1. Тенденции развития 95
6.3.2. Пересечение нижней границы. Экстраполяция путем редукции 99
6.3.3. Порождение разнообразия 100
6.3.4. Пересечение верхней границы. Экстраполяция путем компликации 102
6.4. Заключение 106

Глава 7. ВНУТРИИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ ЛИСТА РОИЦИССУСА

7.1. Проблема, цели и задачи 108
7.2. Разнообразие листьев 112
7.3. Дискриминантный анализ формы и размеров листьев роициссуса 113
7.4. Стохастический характер формирования фенов и их композиций у роициссуса 119
7.5. Оценка фенетических дистанций между сравниваемыми типами метамеров 127
7.6. Анализ флуктуирующей асимметрии А, Т и М-метамеров 132

7.7. Дискретные альтернативные пути реализации фенов жилкования и их композиций у листа ронниссуса 136
7.8. Заключение 143

Глава 8. МОДЕЛЬ

8.1. Морфогенетические основы возникновения модульной организации 145
8.1.1. О происхождении дискретности в непрерывной среде 145
8.1.2. Квантователь. Модель французского флага 146
8.1.3. Оформитель. Феномен контактного торможения 148
8.1.4. Происхождение листового модуля 148
8.2. Клеточные автоматы 149
8.2.1. Основные понятия 149
8.2.2. Примеры клеточных автоматов 151
8.3. Развитие листа как рост клеточного автомата 155
8.3.1. Надставочный рост 155
8.3.2. Исходная модель 158
8.3.3. Соотношение модели и реальности 162
8.4. Базовая модель развития пространственной структуры листа 165
8.4.1. Основные постулаты 165
8.4.2. Правила применения. Первый шаг 167

Глава 9. УСЛОВИЯ И ОСОБЕННОСТИ РЕАЛИЗАЦИИ МОДЕЛИ

9.1. Размеры и конфигурация точки прикрепления 170
9.1.1. Ямовидная точка прикрепления 170
9.1.2. Плоская точка прикрепления 175
9.1.3. Холмовидная точка прикрепления 176
9.2. Подвижность исходной полярной оси 178
9.2.1. Смещение по вертикальной плоскости 178
9.2.2. Смещение в горизонтальной плоскости 181
9.2.3. Развитие с выходом из плоскости 185
9.3. Подвижность краевых полярных осей 186
9.4. Разрыхление и расчленение 191
9.4.1. Варианты разрыхления упаковки 191
9.4.2. Незначительное разрыхление. Формирование правильных полигональных структур 192
9.4.3. Умеренное разрыхление 198
9.4.4. Разрыхление и расчленение 198
9.5. Заключение 200

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 201

SUMMARY 203

ЛИТЕРАТУРА 205

Научное издание

Валентин Ванифатьевич Корона
Алексей Геннадьевич Васильев

СТРОЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ: ОСНОВЫ МОДУЛЬНОЙ ТЕОРИИ

ЛР № 066028
от 28.07.98

Подписано в печать 18.12.2000 г. Формат 60x84 $^{1}/_{16}$.
Бумага писчая. Гарнитура Academy. Печать офсетная.
Печатных листов 14. Тираж 200 экз. Заказ № 354
АО «Полиграфист», г. Екатеринбург.
Цена договорная.

Книга свёрстана в издательстве «Екатеринбург».
620003, Екатеринбург, ул. Крестинского, 27/44.