

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
УРАЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
Институт экологии растений и животных

На правах рукописи

Корона Валентин Ванифатьевич

ФОРМИРОВАНИЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ  
ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК

/специальность 03.00.05 - ботаника/

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Свердловск - 1981

**Работа выполнена на кафедре физиологии растений  
Уральского ордена Трудового Красного Знамени  
государственного университета им. А.М. Горького**

Научный руководитель: доктор биологических наук,  
профессор МОКРОНОСОВ А.Т.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
Г. МАДВЕЙ Ю.В.  
кандидат биологических наук  
СЕМЕТИКОВ Л.Ф.

Ведущее учреждение: Ленинградский ордена Ленина и  
ордена Трудового Красного Знамени  
государственный университет им. А.А. Дзиданова

Защита \_\_\_\_\_ час.  
на заседа- по защите  
диссерте при Ин-  
ституте адресу:  
62  
С  
Инст СР.  
АБ

Актуальность проблемы. Морфологический анализ является ведущим методом решения проблем в целом ряде эколого-физиологических и популяционно-генетических направлений современной биологии. Наиболее острую потребность в новых приемах и методах морфологического анализа испытывают такие бурно развивающиеся отрасли как систематика, номотетика и биология развития. В этих отраслях знания морфологический анализ преследует не только описательные и классификационные цели, но и выступает как центральный прием изучения специфической биологической организации живых систем и особенно - пространственной организации. Разработка приемов и методов морфологического анализа, позволяющего не только распознавать и описывать биологические объекты, но и оценивать достигнутый уровень биологической организации, становится все более актуальной в связи с потребностями контроля и управления развитием живых организмов как сложных систем.

Цель и задачи работы. Исследование морфологического строения различных типов листовых пластинок и определение закономерностей, на основе которых происходит формирование данного типа пространственной структуры. Создание рабочей модели, имитирующей процесс формирования структуры в рамках найденных закономерностей.

Научная новизна. Исследование пространственной структуры листовых пластинок опирается на результаты, достигнутые Н.П.Кренке /1933-1935/, но характер работы отличается от метода Кренке в двух отношениях. Во-первых, принимая во внимание некоторые общие принципы организации развивающихся биологических систем, установленные к настоящему времени, раскрывается значение структурных рядов листовых пластинок как отражение собственной подпрограммы структурной дифференцировки листа в рамках общей программы развития. Во-вторых, применяется более адекватное природе процесса описание развития пространственной структуры, опирающееся на понятия рекурсивных функций, алгоритмов, конечных автоматов. В результате, установлен и детально изучен ряд новых типов структурной организации листовых пластинок, о которых в литературе имелись лишь фрагментарные сведения.

Предложен метод метризации структурных признаков, позволяющий путем экстраполяции наблюдаемых закономерностей развития структуры, предсказывать ближайшие возможные структурные типы. "Измерительная шкала" представляет собой пространство логических возможностей, а найденная закономерность изображается в виде траектории в этом пространстве. Анализ порождающего алгоритма показывает в новом свете некоторые традиционные проблемы эволюционной морфологии растений.

Практическая ценность. Изучение процесса развития пространственной структуры, отражающего процесс реализации собственной программы структурной дифференцировки листовой пластинки, является методом изучения сложных признаков, для которых характерна закономерная изменчивость в онтогенезе.

Выделение группы признаков на уровне пространственной организации создает необходимую основу для разработки теории признаков - одного из главных направлений фенетических исследований. В практическом отношении, исследования пространственной структуры вносят вклад в разработку унифицированных морфологических методик количественного описания строения растений. Количественные признаки пространственной организации могут быть использованы в качестве критериев видовой дифференциации в таксономических исследованиях и разработках, а также в селекционной работе для оценки достигнутой степени перестройки генетической программы развития.

Полученные результаты используются при изложении раздела "Морфогенез листа" в спецкурсе "Биология развития растений", читаемом на кафедре физиологии растений Уральского государственного университета.

Апробация. Результаты исследований обсуждались на I Всесоюзной школе по теоретической морфологии в Ульяновске, 1977, на расширенном семинаре Научно-исследовательского вычислительного центра в Пушкино-на-Оке, 1977, на Свердловском городском семинаре алгебраистов, УрГУ, 1978, на заседании секции ботаники МОИП, МГУ, Москва, 1978, докладывались на I4 Международном Генетическом Конгрессе в Москве, 1978, на Втором Всесоюзном совещании по фенетике популяций, ИБР, Москва, 1979, на I Всесоюзном совещании по генетике развития растений, Ташкент, 1980, на I7 и I8 областных региональных конференциях

молодых ученых ИЭРиИ УИЦ АН СССР, Свердловск, 1977-1978, на заседаниях Свердловского отделения Всесоюзного Ботанического общества и Уральского и Башкирского отделений Всесоюзного общества генетиков и селекционеров, Свердловск, 1976-1979 г., а также на семинарах кафедры физиологии растений УрГУ, Свердловск 1975-1980 г.

Публикации. По теме диссертации опубликовано шесть работ.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, трех глав, выводов и списка литературы. Диссертация изложена на 138 страницах машинописного текста, содержит 3 таблицы и 27 рисунков. Список литературы включает 136 источников, в том числе 88 на русском языке и 48 на иностранных языках.

## Г л а в а I

### МЕТОДОЛОГИЯ СТРУКТУРНЫХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Пространственная организация фенотипа рассматривается как набор относительно самостоятельных и независимых параметров - размеров, формы и структуры. В соответствии с этим, процесс формирования пространственной организации подразделяется на процесс размерогенеза, процесс формогенеза и процесс структурогенеза. Показано, что в общем случае, измерительной шкалой для каждого параметра пространственной организации является пространство логических возможностей, а организация выступает как система ограничений в этом пространстве. Обоснована необходимость самостоятельного изучения структурных закономерностей развития пространственной организации листовых пластинок и сформулированы условия создания измерительной шкалы для структурных признаков.

В качестве объектов исследования выбраны три типа листовых пластинок, различающиеся по числу уровней выделяемых структурных элементов, так и по расположению этих элементов: сложный лист липы, лопастной лист манжетки и простой лист липы.

Цель работы, состоящая в определении закономерности формирования пространственной структуры у данных типов листовых

пластинок, достигается в результате последовательного решения следующих задач.

1. Выделение структурных элементов - практически удобных показателей дискретного строения листовой пластинки.

2. Упорядочение природного разнообразия листовых пластинок на основе выделенных структурных элементов в структурную последовательность в порядке возрастания структурной сложности.

3. Выделение факторов, порождающих структурное разнообразие листовых пластинок в пределах найденного структурного ряда.

4. Построение работающей модели, имитирующей процесс развития структурного разнообразия на основе выделенной группы факторов.

5. Использование полученной модели для экстраполяции структурогенетических траекторий и прогнозирования ближайших возможных структурных типов листовых пластинок.

## Г Д А В А II

### ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК С РАЗЛИЧНЫМ УРОВНЕМ СТРУКТУРНОЙ ДИФФЕРЕНЦИРОВКИ

#### 2.1. Развитие структурного разнообразия листовых пластинок люпина в онтогенетических сериях.

Первоначально рассмотрена наиболее простая структура - листовая пластинка люпина. Лист люпина состоит из отдельных листочков правильной ланцетовидной формы, расположенных радиально на верхушке черешка. Развитие пространственной структуры листовых пластинок люпина рассмотрено в онтогенезе, в процессе развития листовых серий.

Структурное разнообразие в листовых сериях создается двумя факторами: числом листочков у отдельного листа и расположением этих значений в серии. Возникновение данного вида разнообразия проанализировано с использованием метода, применяемого для выявления специфической упорядоченности в партитурах музыкальных произведений. Отвлекаясь от конкретных значений числа листочков у отдельного листа, в качестве значимых признаков выбраны частоты встречаемости разности значений числа листочков между по -

оследовательными парами листовых пластинок в онтогенетических сериях. Эти разности абсолютных значений получили наименование интервалов или переходов. Показано наличие статистически реализуемой основной системы переходов, обеспечивающей увеличение числа структурных элементов у каждого последующего члена онтогенетической серии на единицу по отношению к предшествующему члену. Обнаружено отличное от случайного комбинирование значений последовательных переходов в пределах онтогенетических серий. Характер последующего перехода статистически связан с видом предшествующего. Эта связь выражается в понижении частоты тех видов переходов, значения которых не соответствуют главной последовательности развития структурного разнообразия, в результате чего формируется устойчивая, канализированная структуро-генетическая траектория.

Исследование структурного разнообразия в онтогенетических сериях листовых пластинок липина показывает, что число вероятных структурных последовательностей велико, но не безгранично и подчиняется определенным закономерностям. Эти закономерности возникают в результате статистического контроля числа элементов у конкретной листовой пластинки и расположения этих значений в серии.

## 2.2. Развитие пространственной структуры листовых пластинок манжетки.

Листовая пластинка манжетки представляет собой лопастную структуру с зубчатым краем. В пределах этой структуры выделено два порядка структурных элементов - лопасти и зубчики. Формирование пространственной структуры листовой пластинки рассмотрено в пределах структурного ряда, отражающего собственную онтогенетическую последовательность структурной дифференцировки.

Показано, что последовательность появления нового элемента определяется двумя факторами. Первый фактор выбирает направление оси по отношению к структуре, а второй фактор - направление вычленения по отношению к оси. Различные сочетания этих факторов образуют пространство логических возможностей, которое можно представить в виде множества структур, упорядоченных по числу и расположению элементов.

Процесс развития реальной структуры в этом пространстве выглядит как траектория, порождаемая определенным сочетанием структурогенетических факторов. Структурогенетическая траектория видоспецифична, что позволяет использовать соответствующие структурные признаки листовых пластинок в качестве популяционных критериев видовой дифференциации.

По местоположению в системе растения листовые пластинки подразделяются на две группы: стеблевые и розеточные. В структурном отношении эти группы не отличаются друг от друга, составляя единый структурный ряд, но значительно отличаются по площади листовой пластинки. Изучение соотношения между степенью структурной дифференцировки и размерами листовой пластинки показало, что в обоих случаях наблюдается линейная зависимость между числом структурных элементов и площадью листовой пластинки, но углы наклона кривых значительно различаются. Это означает, что у стеблевых и розеточных листьев существует различный критический порог вычленения нового элемента в связи с изменением площади листовой пластинки.

Наличие порога вычленения нового элемента указывает на квантированность процесса формирования пространственной структуры, а величина порога может служить количественной характеристикой кванта роста. У стеблевых листьев вычленение нового элемента связано с изменением площади листовой пластинки на 10, а у розеточных на 48 мм<sup>2</sup>. Количественная характеристика кванта роста создает необходимую основу для выявления природы и степени дальнего действия факторов, разбивающих непрерывный процесс роста на дискретный, квантированный морфогенез.

### 2.3. Структурная дифференцировка листовой пластинки липы маньчжурской.

В пределах листовой пластинки липы маньчжурской выделено три порядка структурных элементов в соответствии с характером относительного расположения жилок.

В качестве структуры на уровне элементов первого порядка рассмотрено число и расположение секторов листовой пластинки, образованных жилками первого порядка. Всего обнаружено десять структурных типов листовых пластинок, которые можно упорядочить

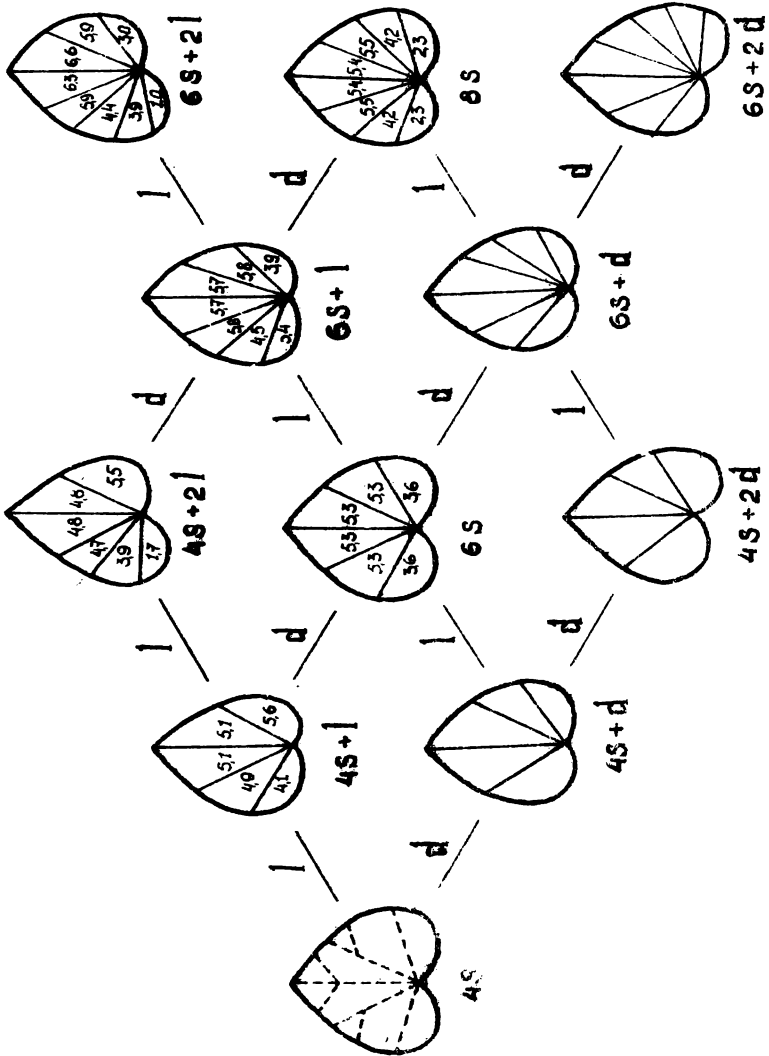


в закономерную структурную последовательность. Пространство логических возможностей для структуры данного типа создается двумя факторами - последовательностью вычленения нового сектора и частотой данного типа вычленения.

Структурная дифференцировка существенно связана с эколого-физиологической характеристикой листовой пластинки. По степени выражения признаков светового и теневого типа листа, все листовые пластинки разбиты на шесть групп, не различающихся по средней площади листовой пластинки, но закономерно различающихся по биомассе. Вес единицы площади листовой пластинки служит простой количественной характеристикой степени относительного выражения признаков светового и теневого типа листа. Альтернативная зависимость между степенью структурной дифференцировки листовой пластинки и накопленной биомассой наводит на мысль о существовании онтогенетического переключателя на пути реализации этих признаков. По-видимому, внешние условия способны контролировать уровень переключения и влиять, тем самым, на частоту встречаемости различных структурных типов листовых пластинок.

Дифференциальный учет числа жилок второго порядка в каждом секторе первого порядка позволяет исследовать особенности пространственной структуры листовой пластинки на этом уровне. Результаты исследования показывают, что листовая пластинка, как структура, состоит из двух компонент: устойчивой и варьирующей. Устойчивая компонента характеризует минимальную необходимую структуру, в пределах которой все элементы жестко связаны. Варьирующая компонента представлена асимметричными секторами, в пределах которых число элементов второго порядка не подвергается жесткой детерминации.

Линейная взаимосвязь между числом жилок второго и третьего порядка позволяет экстраполировать полученные соотношения в области ненаблюдаемых значений и реконструировать соответствующие им типы листовых пластинок. Установлено, что начальные стадии структурной дифференцировки листа липы изоморфны начальным стадиям структурной дифференцировки листа манжетки. Структурное сходство столь далеких в систематическом отношении объектов указывает на присутствие общей программы структурной дифференцировки для достаточно широкого класса листовых пластинок.



Ас. I. Структурные типы листовых пластинок лиги маньчжурской.  
Цифрами обозначено число жилок второго порядка.

### Г л а в а III

#### ОСНОВНЫЕ ИТОГИ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ЭВМ ДЛЯ МОДЕЛИРОВАНИЯ ПРОЦЕССОВ РАЗВИТИЯ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ СТРУКТУРЫ ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК

Поскольку поиск системы факторов, порождающих конечное пространственное расположение элементов конкретного вида листовых пластинок невозможно проводить иначе, как путем перебора известного набора и соотношения этих факторов, достаточно конструктивное продвижение в этом направлении невозможно без привлечения ЭВМ.

Для системы факторов формирования пространственной структуры, эмпирически выделенной на предыдущем этапе исследования, необходима машинная программа, позволяющая оперировать с этой системой факторов. Поэтому логическим продолжением анализа системы структурогенетических факторов послужило составление машинной программы, имитирующей процесс развития пространственной структуры листовых пластинок. Программа составлена на языке АЛГОЛ, отлажена и реализована на ЭВМ М-222.

Принимая во внимание исследование Дж.Боннера /1967/, наметившего список инструкций или команд, которому подчиняется процесс индивидуального развития растения, нашу модель можно рассматривать как конкретизацию подпрограммы второго порядка, обеспечивающей развитие специфической программы развития листовой пластинки в общей схеме развития растения.

Структурное сходство модельных конфигураций и листовых пластинок не служит прямым доказательством адекватности принятых постулатов природным процессам формирования пространственной структуры листа, но открывает реальную возможность для выяснения степени этого соответствия и показывает пути дальнейшего совершенствования данной модели.

Во-первых, принятые постулаты могут быть переформулированы на основе известных принципов клеточных взаимодействий.

Во-вторых, последовательность формирования пространственной структуры, задаваемая в модели, соответствует естественной онтогенетической последовательности усложнения структуры листовой пластинки, как показывают многочисленные анатомические органогенетические исследования.

В-третьих, модификация основных параметров модели приводит к появлению новых структурных типов, каждый из которых имеет прототип в живой природе.

В основе модели, помимо факторов, контролирующих размеры, скорость роста и конфигурацию ячеек, присутствует фактор, затрагивающий основы ячеечной организации, фактор, контролирующий степень автономности ячеек. Модификация степени выражения этого фактора позволяет представить переход от рассеченного к цельному или фенестрированному листу.

Ячейку можно рассматривать как естественно возникающий компонент структурной дифференцировки системы, определяемый только расположением клеток и соотношением скоростей роста по различным направлениям. Этот компонент приобретает новые морфогенетические свойства, а именно: способность к кооперативным эффектам, например, к контактному торможению, что позволяет рассматривать ячеечный уровень организации как относительно самостоятельный и сформулировать для него правила операции - нального конструирования.

В-четвертых, между клеточным и ячеечным уровнем организации листовой пластинки существует закономерная преемственность.

Попытки прямого привлечения процессов на клеточном уровне для объяснения процессов формирования пространственной структуры на морфологическом уровне не приводят к успеху, в то время как выделение гипотетической ячейки позволяет сформулировать правила пространственной дифференцировки, удовлетворительно объясняющие процесс развития пространственной структуры листовых пластинок. Следовательно, если на клеточном уровне мы определим характер процессов, ведущих к возникновению дискретности ячеечного типа, объяснение процесса формирования пространственной структуры листовых пластинок приобретет необходимую непрерывность в логическом отношении.

Изучение морфогенетических возможностей простых систем, включающих только известные принципы клеточного деления показало, что при определенных условиях достигается уровень дискретности, эквивалентный ячеечной организации.

В заключение, обсуждаются вопросы классификации листовых пластинок и возможности вмешательства в процесс реализации программы развития с целью получения заранее заданных пространственных конфигураций.

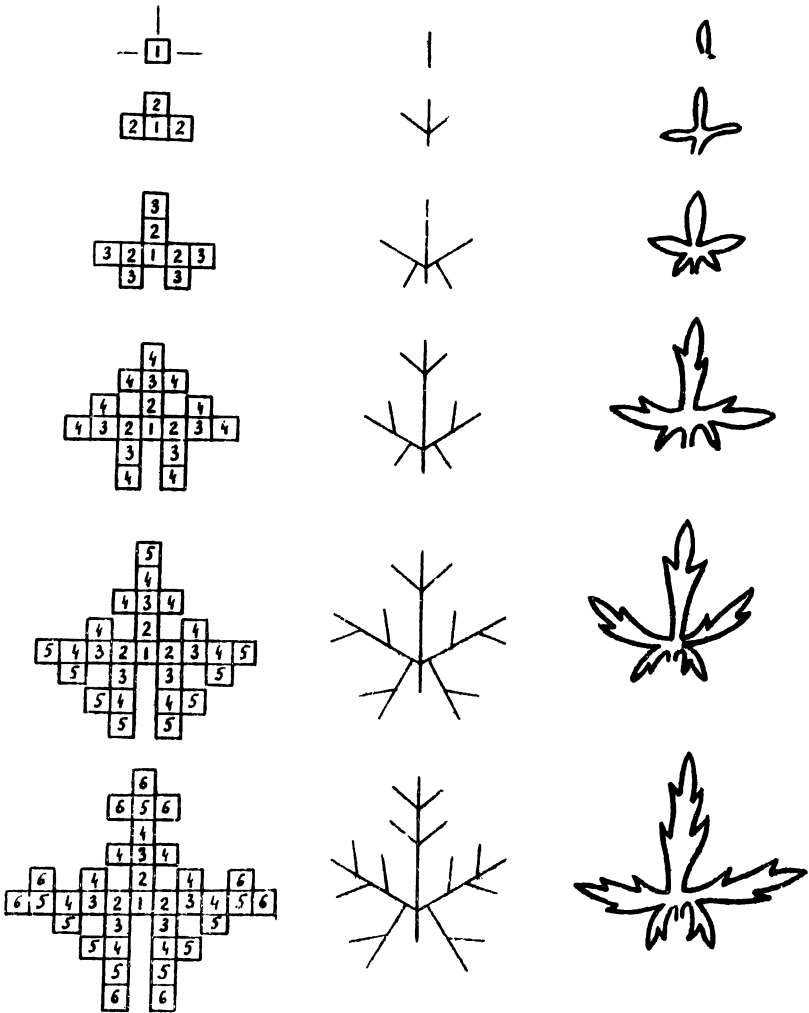


РИС.2. Последовательное формирование пространственной структуры клеточным автоматом и структурный ряд листовых пластин яблони (*Vaniculus acer* L.).

## ВЫВОДЫ

1. Проанализирована возможность количественной характеристики пространственной организации фенотипа и показано, что за исключением размерных характеристик, форма, отражающая геометрическую непрерывность и структура, характеризующая пространственную дискретность, еще нуждаются в метризации. Указано направление метризации структурного описания на основе разработки системы правил, задающих различные способы расположения элементов.

2. По числу уровней структурных элементов выделено три типа листовых пластинок и для каждого типа получены количественные оценки особенностей его пространственной организации.

3. Определена закономерность развития структурного разнообразия в онтогенетических сериях листовых пластинок липы - на. Показано, что процесс формирования пространственной структуры данного типа листовой пластинки включает два вида ограничений: число листочков у отдельного листа и последовательное расположение этих значений в серии. Эти ограничения могут быть представлены в виде системы переходов, учитывающей вероятность последующего перехода в зависимости от вида предыдущего. В результате реализации основной системы переходов процесс формирования пространственной структуры листовых пластинок липы приобретает определенную направленность, а достигаемое структурное разнообразие на уровне онтогенетических серий листовых пластинок оказывается значительно меньше потенциально возможного разнообразия.

4. Для листовых пластинок манжетки установлена последовательность вычленения новых элементов в процессе формирования пространственной структуры. В качестве собственной онтогенетической последовательности формирования данного типа пространственной структуры рассматривается не листовая серия, а структурный ряд. Показано, что последовательность формирования пространственной структуры в пределах структурного ряда определяется системой двух факторов: фактором диссимметризации и фактором выбора направления. Совокупность этих факторов создает пространство логически возможных структурных типов листовых пластинок манжетки.

Различное сочетание структурогенетических факторов создает в этом пространстве различные структурогенетические траектории.

Исследована связь между пространственной структурой, площадью и числом клеток листовой пластинки. Показана линейная зависимость между площадью листовой пластинки и числом структурных элементов. Получена количественная характеристика "кванта формы", переводящего непрерывный процесс роста в структурированный морфогенез. Одновременно обнаружена относительная независимость структурных и цитологических признаков листовой пластинки.

5. Для листовых пластинок липы изучена закономерность формирования пространственной структуры на уровне трех порядков элементов. Установлена взаимосвязь структурных и эколого-физиологических признаков листовой пластинки. Анализ строения листовой пластинки на уровне элементов второго порядка позволил обнаружить более устойчивую и менее устойчивую в структурном отношении центральную и краевую зону листовой пластинки.

Линейная зависимость между элементами второго и третьего порядка позволяет легко экстраполировать некоторые тенденции структурного развития и реконструировать, на этой основе, вероятные, но не наблюдаемые в природе формы листовых пластинок.

6. Разработана модель формирования пространственной структуры, позволяющая получить закономерную последовательность усложнения пространственной организации для широкого класса листовых пластинок самых разнообразных структурных типов. Установлено соответствие основных постулатов модели известным правилам и принципам клеточного деления и межклеточных взаимодействий. Разработана машинная программа, позволяющая реализовать на ЭВМ алгоритм, положенный в основу модели развития пространственной структуры.

7. Поиски собственного алгоритма развития пространственной структуры листовых пластинок позволили по-новому взглянуть на ряд не решенных проблем эволюционной морфологии растений и вычленил в рамках этих проблем конструктивный аспект.

Работы, опубликованные по материалам диссертации

1. Корона В.В., Князев М.С. Метод количественного определения морфологического строения растений. - В сб.: Материалы по экологии и физиологии растений Уральского флоры. Свердловск, 1976, с. 90-92.

2. Корона В.В., Быстрых Л.В. Формирование куста *Festuca gibba* L. как процесс роста клеточного автомата. - Бот. журнал, 1978, т. 63, № 8, с. 1199-1202.

3. Корона В.В. Морфогенез листа с позиций теории клеточных автоматов. - Тез. докл. 14 Международного Генетического Конгресса, М., 1978, ч. I, С 13-20, с. 586.

4. Корона В.В. Распределение фенотипических счетных признаков в ряд Фибоначчи как отражение матричного принципа конструкции растительных организмов. - В сб.: Вопросы генетики и селекции на Урале и в Зауралье. Инф. материалы ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, Свердловск, 1979, с. 58-59.

5. Корона В.В., Быстрых Л.В. Измерение формы листовых пластинок как метод реконструкции потенциальных возможностей реализации генетической программы развития. - В сб.: Вопросы генетики и селекции на Урале и в Зауралье. Инф. материалы ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, Свердловск, 1979, с. 59-61.

6. Корона В.В. Использование структурных признаков листовой пластинки для анализа генетической программы развития растений. - Тез. докл. I Всесоюзного совещания Генетика развития растений. Ташкент, 1980, с. 133-134.

НС. III40 Подписано к печати 27 07. 81г. Формат бумаги 60x84 1/16  
п. л. I. Тираж 100 Заказ 405