УДК 581.41; 576.1

УНИТАРНЫЕ И МОДУЛЬНЫЕ ЖИВЫЕ СУЩЕСТВА: К ИСТОРИИ РАЗВИТИЯ КОНЦЕПЦИИ

Л.Е. Гатцук

Московский педагогический государственный университет, Москва

Свойства унитарных и модульных живых существ проанализированы с помощью концептуальных статей Дж. Харпера и А. Белла [29] и Б. Томлинсона [37] (см. табл. 1, 2). Кратко прослежено становление этих понятий до 30-х гг. ХХ в. на Западе и до 60-х гг. (включая работы И.Г. Серебрякова) в СССР. Сделанный анализ заставил признать физически непрерывное высшее растение — одной из категорий модульных (метамерных) живых существ — относительно целостным организмом. Автор считает слово «индивидуум» — в переводе с латинского «неделимое» — неприменимым к модульным живым существам (в отличие от русского слова «особь»); в английском языке вместо термина «индивидуум» возможна попытка использовать слова «isolated (separate, particular) alive being», а для растений — «plant person», «plant organism».

1. К характеристике унитарных и модульных живых существ

На занятиях наших Школ мы неизбежно пользовались, пользуемся и будем пользоваться понятиями «унитарные и модульные живые существа». Поэтому я предлагаю вспомнить, что это такое. Как же появились эти понятия?

У концепции выделения двух названных категорий долгая история: отчетливо концепция сформировалась, насколько мне известно, в 70 — 80-х гг. прошлого века. Содержательная характеристика впервые обнаружена в статьях 1979 г. Дж. Харпера и А. Белла [29] и 1982 г. Ф.Б. Томлинсона [37]. Обе статьи у нас мало популярны и, к сожалению, почти не цитируются.

Основной предмет исследований лондонского профессора Джона Харпера (ученики и единомышленники которого работают, в частности, в Лондоне, Уэльсе, Дублине, разных штатах США) — демография высших растений (в буквальном переводе — «перепись народа»), как мы бы сказали, численность популяций, часть популяционной биологии. Перед наиболее вдумчивыми представителями школы Харпера встала непростая практическая проблема, и говоря нашими словами — поиск правомочной «счетной единицы». Это возродило в англоязычной литературе несколько заглохший с 30-х гг. интерес к морфологии растений, их природе и особенностям.

В первом же абзаце упомянутой статьи Харпера и Белла появляются понятия «унитарные» и «модульные» организмы (к которым отнесены и высшие растения). Отсутствие ссылок заставляет читателя предположить, что термины принадлежат авторам. Однако физически непрерывное растение в одних местах статьи они называют «модульным» организмом, а в других говорится, что «папоротниковые корневишные дерево дуба «идентичны колониям». системы» или непоследовательность вызывает трудности у читателя. В частности, в табл. 1, составленной по материалам Харпера и Белла, обсуждаемые объекты мне удалось назвать «модульными организмами», когда сами авторы это делали; в других, более туманных ситуациях, пришлось применить, может быть, неправомочно, и слова «живые существа». В табл. 1 (как мне кажется, в логическом порядке) сведены случаи, когда Харпер и Белл прямо сопоставляют признаки «модульных» и «унитарных» живых объектов.

Дополним это характерными чертами, приведенными Харпером и Беллом только для модульных живых существ. 1. Полиморфизм модулей (в частности, и «вегетативные» и «генеративные» модули обычны у модульного организма (например, в некоторой степени у колониального гидроида). 2. Происхождение единиц в морфогенезе. (ред. Л.Г.). У модульных организмов новые структурные единицы, повторяющие прежние, возникают из уже высоко организованной меристемы или же из клеточной структуры. 3. Тенденция к росту по экспоненте, присущая модульным организмам (по крайней мере на ранних стадиях). 4. Зависимость у модульных живых существ их фенотипической пластичности (по форме, размеру и плодовитости) в большей степени от числа и положения, чем от пластичности самих индивидуальных модулей. 5. Наличие внутренней популяционной жизни. (ред. Л.Г.). Генета (производное одной зиготы у модульных организмов) обладает собственными популяционными свойствами, внутренней динамикой популяции. Растение популяция частей; его рост может быть описан как демографический процесс: форма и размеры растения – функция от соотношения числа возникших и отмерших модульных единиц, а также от их положения. Авторы как бы подразумевают, что некоторые признаки унитарных организмов противоположны пяти перечисленным выше признакам модульных. Не исключено, что Харпер и Белл, находясь под гипнозом особенностей организации высшего растения, распространили часть его свойств на общую характеристику модульных живых существ.

Статья П.Б. Томлинсона [37] содержит четкое обобщение концепции деления живых существ на унитарные и модульные. Впервые подробное изложение и анализ этой статьи мы услышали в лекции Т.И. Серебряковой, прочитанной в 1985 г. на занятиях IV Школы по теоретической морфологии растений в Борке.

Филипп Барри Томлинсон – известный американский анатом и морфолог. Начав с конкретных работ (по однодольным, особенно пальмам, по корневищным травам и т.д.), впоследствии он перешел к теоретической морфологии, используя при этом и новые достижения, например, в области тропической ботаники. В 1984 г. он был профессором Гарвардского университета (штат Массачусетс, США), а ранее, в 1978 г. – также и руководителем ботанического сада в Майами. Современных сведений о Томлинсоне у меня нет.

Стимулом к написанию обсуждаемой нами статьи для Томлинсона стал XIII Международный Ботанической конгресс, проходивший в 1981 г. в Австралии. Т.И. Серебрякова активно участвовала в подготовке симпозиума под громким названием «Аксиомы и принципы конструкции растений», переписывалась с его организатором Р. Сатлером и другими будущими участниками, обменивалась предложениями о программе, дала заявку на доклад, но ее поездке не суждено было состояться. От страны смогли поехать только два представителя. Нашу делегацию, в том числе Татьяну Ивановну, отказались пустить – в порядке протеста против вступления, тогда недавнего, наших войск в Афганистан. Симпозиум прошел успешно, хотя и без участия нашей науки.

Томлинсон проявил себя там не только как активный деятель; то, что он стал докладчиком, подводившим итоги симпозиума — вероятно, закономерно. К обобщениям стремился и Р. Сатлер, подталкивая к этому Томлинсона. В результате и появилась его серьезная статья, упомянутая выше [37] — часть книги, изданной по итогам симпозиума и вышедшей под его названием.

Томлинсон не чурается новых идей, но нам покажутся знакомыми немало положений его статьи, и на этом стоит заострять внимание; однако сейчас я намеренно не буду этого делать, чтобы не отвлекать от ее содержания.

Таблица 1 Признаки унитарных и модульных живых существ (по Харперу и Беллу [29])

Свойства	Живые существа		
	<u>Унитарные</u> (примеры – дрозофилы, жуки- чернотелки, полевки, зайцы, человек)	Модульные (примеры – большинство растений, кораллы, гидроиды, мшанки, колониальные асцидии).	
Способность убежать от конкуренции и хищника	Животные подвижны	Живые существа заякорены	
Наличие повторяемости жизненного цикла	Зигота развивает единичный (unitary) организм с единичной (unitary) морфологией и жизненным циклом, безжалостно проходящим через фазы ювенильности и репродуктивной активности к старости и смерти.	Зигота развивает модульный организм, у которого основная структурная единица (или различные формы единиц с более высоким уровнем структуры) повторяются (iterated). Новая ткань непрерывно нарастает, а со старых частей сбрасывается; причин для смерти нет.	
Проявления фенотипической пластичности.	На уровне индивидуума	На уровне индивидуального модуля	
Степень пластичности по форме и размеру.	Небольшая	Большая	
Способность к регенерации после серьезного повреждения.	Восстановление и омоложение неестественно.	Генета может из немногих оставшихся модулей восстановить форму и омолодиться.	
Судьба жертвы в экологической модели «хищник — жертва»	Жертва – вся генета; новые потомки невозможны.	Жертвой может быть часть генеты; новые потомки возможны.	
Механизм выживания генов и их умножение в потоке поколений Возрасто-	Родительская зигота с зиготами- потомками связана непосредственно через один жизненный цикл. Возможно и существенно	Между родительской зиготой и зиготами – потомками повторяются и устойчиво умножаются основные модули. Для большинства случаев почти не	
специфическое расписание плодовитости, как метод демографии		имеет значение, так как «ювенильный период (когда все модули вегетативны) не подтвержден, а репродуктивный, хотя бы в теории, продолжается неограниченно» (стр. 37) и плодовитость безгранично повышается.	
Способ распространения по площади	В большинстве случаев расселяются взрослые; именно они определяют местообитания молодых.	Большинство распространяется множеством мелких диаспор (зигот или ювенилов); остальные, самопроизвольно распадающиеся — модулями или группами модулей.	

Заголовок статьи — «Случайность и план в конструкции растений». Один из важных выводов автора гласит, что конструкцией тела высшего растения управляет генетический план роста, от которого зависит общий «дизайн». Однако конструкция, как правило, не жестка: функциональный остов детерминирован, предопределен, запрограммирован, закономерен; однако то, что мы видим в реальности, — результат и других (недетерминированных, непредопределенных, вероятностных, «оппортунистических») процессов роста, выбираемых организмом из многих шансов в ответ на случайные обстоятельства; шанс приспособиться к ним вследствие этого увеличивается. В заглавии статьи, как я считаю, отражена идея диалектического сочетания закономерности и случайности.

Задачу свою Томлинсон видит в том, чтобы определить степень и пределы адаптивности формы растительного организма. В этой адаптивности — его стратегия выживания, аналогичная, по Томлинсону, поведению животных. В качестве примера я бы привела то, что растение меняет свое положение в пространстве, делая иной свою форму, и не может передвигаться с места на место таким способом, как большинство животных.

Изложенная Томлинсоном характеристика способа жизни высшего растения базируется на его особенностях как модульного организма; именно эти особенности нас сейчас интересуют.

Начинается статья с «abstract» (резюме, суть), состоящего из 5 аксиом и 4 принципов¹. Расшифровывая эти аксиомы и принципы в тексте, следующем за резюме, автор приводит примеры из своих данных, использует материалы других ученых и делает из всего свои выводы.

Первое упоминание модульных живых существ в статье Томлинсона даю полностью: «Харпер и Белл (1979) наиболее современно подчеркнули разницу между организмами с унитарной или с модульной конструкцией, которые могут быть сопоставлены следующим образом» [37, с. 163]. Эта фраза наводит на мысль, что далее будут перечислены признаки, предложенные Харпером и Беллом (я показала их раньше, см. табл. 1). Однако это не так. Томлинсон здесь фактически заново в краткой и четкой форме выражает самые главные черты «унитарного и модульного типа конструкции». Я их свела в табл. 2.

Упомянутые выше «аксиомы и принципы», по мнению Томлинсона, можно было бы «применить ко всем организмам с модульной конструкцией» [37, с. 164]; несмотря на это, он рекомендует 1) ограничиться организмами, которые ветвятся, 2) иметь в виду, что официально он здесь оперирует лишь с высшими растениями. Учитывая эти оговорки, попробуем дополнить набор признаков модульных организмов, почти афористично сформулированных ученым и объединенных мною в табл. 2.

В одной из аксиом Томлинсона утверждается, что основа конструкции растения – развитие, что она постоянно создается в онтогенезе. Это относится и к закономерностям общего онтогенеза организма (порядка заложения частей, их взаимного положения), и к особенностям примордиального (зачаточного) развития отдельных частей и органов. Обобщая накопленные учеными знания, я бы пояснила, что у высших растений дифференцирующиеся части непрестанно сменяют друг друга в течение всей жизни организма (по устному сообщению Н.Н. Марфенина, один из французских авторов в применении к губкам Spongia остроумно назвал этот процесс

¹ Аксиома — логически недоказуемая и не требующая доказательств, неопровержимая нефальсифицируемая исконная истина, от которой могут стартовать все доказуемые знания. Принцип — всеобъемлющий и фундаментальный закон, доктрина или предположение, имеющий прогностическую силу, но, возможно, доступный для фальсификации. Аксиомы и принципы, по мнению Сатлера, могут совпадать или частично перекрывать друг друга [36, c. 5 и 6].

«хроническим морфогенезом»). Напротив, у животных унитарных время дифференциации крупных частей организма ограничено ранними фазами жизни.

Другая аксиома Томлинсона гласит, что конструкция растения слагается из подъединиц (subunits) различного ранга — от простого органа до комплекса ветвей. Томлинсон подчеркивает, что он рассматривает не такие известные категории, как стебель, лист, корень, а имеет в виду другие, упоминая, в частности, удлиненный побег, укороченный побег, шишку, соцветие, цветок и т.д. и усматривая в них частные случаи модуля s.l.

Таблица 2. Признаки унитарных и модульных живых существ (по Томлинсону [25; 37])

Свойства	Тип конструкции	
	Унитарный	Модульный
Способность к движению	Подвижные (например, большинство животных)	Сидячие (большинство растений и колониальные животные)
Рост	Законченный, закрытый	Сквозной, открытый
Результаты роста: число однородных частей	Ограничено, предопределено, фиксировано	Неограничено, неопределенно, не фиксировано
Степень разнообразия частей	Высокая	Низкая
Способы функционирования частей	Между типами частей – четкое разделение труда	Разные функции возможны у одной части вследствие ее пластичности

Автор из детального обсуждения всех пяти аксиом выводит несколько «принципов»; используем некоторые из них, чтобы завершить характеристику модульных организмов на примере высших растений. Один из принципов содержит положение, что для анализа высшего растения важна общая конструкция организма как целого. Т.И. Серебрякова в упомянутой уже лекции 1985 г. поставила это Томлинсону в заслугу, так как у морфологов была традиционной тенденция выделять и изучать структурные единицы в теле растения, словно расчленяя его, а Томлинсон же, наоборот, придерживается идеи интеграции частей, идеи целостности. От себя добавлю, что это приятно контрастирует с непоследовательностью Харпера и Белла. В другом «принципе» главный тезис Харпера и Белла подтвержден; он выражен здесь следующим афоризмом: «у растений — модульная конструкция, пополняемая повторяющимися частями» [37, с. 162]. Пластичность формы растения, как отмечено в выводах этой статьи Томлинсона, основана на функциональной пластичности его частей; пластичность — «сердце успешного функционирования сидячего организма с открытым ростом» [37, с. 179].

Статья Томлинсона шире по содержанию, чем обсуждаемая нами тема. Большая заслуга ученого, как говорила Т.И. Серебрякова в названной ранее лекции, — то, что он подытожил положения, которые в рассеянном виде, в отдельных фрагментах существуют давным — давно, свел это воедино на современном уровне знаний, «сконденсировал то, что носилось в воздухе». Он взялся сформулировать важные обобщения, отражающие не только его личные достижения, но и самые общие тенденции морфологии. Татьяна Ивановна считала это совершенно очевидным.

Особенно привлекательной чертой научного подхода Томлинсона (кроме изложенных выше диалектических взглядов на целостность растительного организма

и вместе с тем на его сложность) мне кажется его представление о растении как о живом существе. Именно так он его и описывает читателям, а не как механическую, математическую, демографическую или логическую схему. Это происходит не интуитивно, а вполне осознанно; он сам не раз это подчеркивал, например: «Морфологическое знание эмпирично (основано на опыте. – Π . Γ .) и требует, чтобы все начали анализ с минимума предубеждения (Go to the plant, thou sluggard!!! 2)» [38, с. 380].

Впрочем, многих из тех, кто «ходил к растению», он едва ли читал. Библиография [37] содержит 61 название, все на английском языке, кроме 7 (5 — на французском и 2 — на немецком). Традиции, исторические обстоятельства, языковые барьеры продолжали мешать развитию науки, которая более чем другие сферы человеческой деятельности с самого своего возникновения обладает свойствами глобализма и неизменно нуждается в нем.

2. О становлении понятия «модульные живые существа»

Взгляды многих современных ученых созвучны формулировкам Томлинсона. Например, А.А. Нотов важнейшими особенностями модульных живых объектов называет *множественность* составных частей, их *повторяемость* и *равноценность* [10, с. 91] (Курсив мой. – Л.Г.). Какова же история этой концепции? Когда начался путь к ней?

Случилось это около 2,5 тысяч лет тому назад: Античный отец науки «ботаника» - Феофраст — среди признаков отличия растения от животных упомянул «неопределенное число частей», назвав примеры таких частей — «корень (все подземное. — $\Pi.\Gamma$.), стебель, ветку, веточку» [19].

Ученые со временем увидели, что растение меняет внешнюю структуру в результате своего обязательного постоянного роста; они исследовали это явление, ярко показанное читателям К.Ф. Вольфом и И.В. Гете. Не отозвалось ли это знание через два века формулировкой Томлинсона о, может быть, самом главном свойстве модульных организмов — открытом росте? В подходе Гете к строению и жизни растения [6] уже отразилась, как говорила Т.И. Серебрякова на упомянутой выше лекции, «продольная симметрия», идея метамерности побега.

В додарвиновское время недостаток реальных естественно-научных фактов приводил к попыткам натурфилософски осмыслить соотношение животных и растений – божьих тварей, как скорее всего тогда думали и биологи.

Вставал вопрос, что соответствует в растительном мире привычному и понятному живому существу - высокоорганизованному животному? Из-за сложности растения, особенностей его строения возникал ответ: растение - колония индивидуальностей (Steenstrup) [42], возникших как последовательность поколений (Steenstrup, Forbes [42]; Gray [41]; Braun [26]). В качестве отдельного растения (individual plant individual, vegetable being, plant - element) воспринимается ветка, образованная в узле (Malpighi [41]); ветка или веточка (Bradley [41]); почка (Dahlberg, E.Darwin [41], Forbes [42]); лист с частью стебля (Gaudichaud [41], Owen [42], Gray [41]) (как наглядная модель чаще всего фигурировало дерево.). Эти «отдельные растения» расположены одно над другим (Gray), растут одно на другом (Bradley), остаются фиксированными на материнском (Malpighi) или родительском (Dahlberg). «Отдельные растения» образуют «комбинацию индивидуальностей» (Forbes), или «сложное целое» (Owen), «комплектуют» растение более высокой степени (Gray), формируют побег как «последовательность индивидуальных растительных (vegetable) членов» (E.Darwin), а ветвь - как собрание (assamblage) «растений - элементов» фитонов, или фитомеров (Gray). Не напоминает ли это нам будущую аксиому

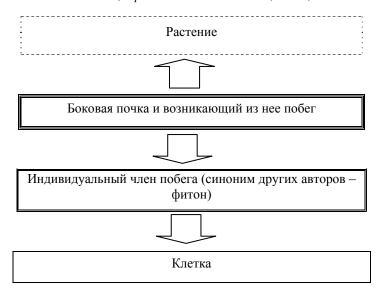
²«Иди к растению, ты, лентяй!!!»

Томлинсона о слагающих конструкцию подъединицах разного ранга, как о признаке растения, а также другие работы на эту тему во второй половине XX в.?

Особое место среди упомянутых выше биологов занимает А. Браун, ученик Т. Ирмиша, назвавший свою книгу 1853 г. «Индивидуум у растений». Он впервые как отметил Д.Уайт [41] всерьез поставил и обсудил проблему «индивидуума», понял ее сложность и четко сформулировавший очевидную разницу между двумя интересующими нас группами живых существ: «Индивидуальность у растений кажется настолько же неясной и двусмысленной, насколько у животных ясной и простой» [26].

Я попыталась выразить выводы Брауна графически, составив рис. 1. Современным языком я бы изложила их так: растение — система «индивидуальностей» разной степени индивидуализованности; эта степень наибольшая у одноосного побега с несколькими почками, падая и в сторону клетки и особенно сильно — в сторону «всего растения». Примерно через 120 лет идея «разной степени индивидуализованности» возродится в новой форме — как повышение автономности в ряду укрупняющихся структурно-биологических единиц растительного организма [3]. Замечание Брауна о том, что сила и обилие побегов важны для формы растения, напоминает нам две из приведенных Харпером и Беллом (см. выше) характерных черт модульных живых существ.

Фитонисты-классики, которых мы упоминали раньше (такие, как Годишо, Аза Грэй), видели высшее растение составленным из суммы частей, самое главное в каждой из которых – лист; у первоначальных фитонистов было немало последователей и единомышленников. Все они исходили из наблюдений за живыми растениями; однако их гипотеза смотрится как механистическая, что эпизодически замечали уже в конце XVIII и начале XIX в. (например, Ю.Сакс в 1870 г., высказывая мысль о целостности побега и о листе и стебле как его частях [11; 35]. Дальнейшее развитие науки, в частности специальные исследовательские усилия оппонентов, ослабило позиции фитонистов в пользу концепции целостности побега. Этому помогли успехи микроскопической техники, позволившие детально изучить формообразование в апексах и ход в стебле листовых следов; стелярная теория также показала связь строения и расположения листьев с анатомией стебля. Исследования морфогенеза побегов продемонстрировали, что при его росте «фитоны» тесно взаимодействуют; то же следовало из детальных работ физиологов и т.д. К этому добавилось, что после выхода в свет (1859) главного труда Ч. Дарвина [7] новую значимость приобрел момент появления важного звена в цепи поколений – очередной зиготы, содержащей в потенции индивидуальные признаки будущего существа. Выше были перечислены разные суждения о физически обособленном растении – как о ряде последовательных поколений, или как о комбинации отдельных растений, или как о простой сумме частей; эти представления не исчезли, но ослабели. Параллельно с этим в фитоне (syn. фитомер, анафит, позже - метамер s. str. и т.д.) стали усматривать несамостоятельный эпиморфологический элемент единого побега, возникающий в его апексе. Сторонники единства побега были в то время и у нас; например, детальная статья 1928 г. показывает, как глубоко О.Н. Радкевич (анатом научной школы В.Г. Александрова) ощущает взаимосвязь внутреннего и внешнего строения побега [12]. В качестве идеолога сторонников концепции целостности побега выступила в 1930 г. А. Арбер, четко выражая и аргументируя эти взгляды [23; 24]. Концепция побега как единого целого не могла не повлиять на распространение аналогичных представлений о целостности растительного организма. Не вспоминаются ли убеждения Томлинсона?



Растение: «индивидуальности» разной степени индивидуализованности (по А. Брауну [26; 8])

В те же давние времена, когда биологи с философскими склонностями концентрировали внимание на сложном строении растения и усматривали в нем комбинацию частей (некоторые из этих авторов были названы выше), немалое число других ученых твердо стояли на земле, изначально воспринимая все растение как целое. Одни из них задолго до Дарвина хотели снабдить систематиков и флористов морфологическим инструментарием, который помог бы описать новый вид, узнать конкретный экземпляр, дать ему имя (бинарное, по К. Линнею) и назвать его важные («реперные», как мы бы сказали), морфологические признаки; о степени единства этого экземпляра они редко задумывались. Другие естествоиспытатели наблюдали и подробно описывали «частную жизнь» (как мы бы сказали, морфогенез) растений конкретного вида в условиях культуры или природы, понимая отдельный экземпляр как целостное живое существо. «История жизни» этого существа, прослеженная от семени и иногда до смерти, выражалась через внешнее строение и его перестройку; при практическом ее описании исследователи нередко пользовались повторяющимися морфологическими единицами – например, «побег одного порядка». Описание обычно сопровождалось рисунками; авторы относились к ним как к средству познания. На реалистических, морфологически точных рисунках показаны все детали внешнего строения; из текста и рисунков видно, что «хронический морфогенез» не был тайной для этих ученых – Т. Ирмиша, Л. Челаковского, Й. Веленовского [31; 27; 39] и др. «служителей систематики» и среди «биографов растений» высокообразованные профессора, напечатавшие учебники, непревзойденные в некоторых отношениях до сих пор (например, Ю.Сакс, 1868 [13; 35], Классики ботаники этого периода, писавшие по-немецки, сыграли большую роль в становлении многих современных морфологических и общебиологических понятий, среди которых и те, которые мы сейчас обсуждаем.

Свой вклад в будущую характеристику модульных организмов внесло и учение о жизненных формах (впоследствии получившее название «биоморфология»), которое начало формироваться с конца XVIII в.. Классик биоморфологии Е. Варминг в 1895 г., следуя идеям К. Нэгели [32] о наследственных и организационных признаках,

констатирует (например, в книге 1895 г. [40; 2]), что жизненную форму конкретного растения определяют и наследственные особенности организма, и непосредственное воздействие среды. Не здесь ли отправная точка пути к одной из главных идей Томлинсона, отраженной в заголовке статьи «Случайность и план в конструкции растений»?

Другой классик биоморфологии К. Раункиер — тоже в связи с изменениями жизненной формы — говорил о «поведении» растений за 75 лет до Томлинсона [33; 34].

В нашей стране в 1920-30-х гг. на фоне печального состояния морфологии растений успешно развивается школа В.Г. Александрова; главным направлением исследований была динамическая анатомия, а также динамика работы апекса. Идея, лежащая в основе трудов И.В. Гете и К.Ф. Вольфа, наконец (в 1932 г.) была выражена с предельной четкостью именно учеными этой школы. Вот их афоризм: «Структура есть сумма оформленных результатов всех биологических процессов... Структура есть процесс, процесс организованный» (курсив мой. – Л.Г.) [1].

В начале 1930-х гг. в работах экспериментатора Н.П. Кренке, крупного морфолога-физиолога, появилось слово «метамерность», и насколько мне известно, впервые в мире примененное к растениям [9]. Вскоре в статье К.К. Шапаренко 1937 г. появляются понятия «метамерия» и «метамера» [20]. Несмотря на подзаголовок «Введение в эволюционную монографию», продолжения не последовало; имя интересного автора внезапно исчезло из литературы.

А.А. Уранов в это время уже читал лекции по морфологии растений. Понятие и термин «метамерность» он счел настолько важными, что включил в учебное пособие. Уранов сопроводил этот термин поясняющим каламбуром: «Эта особенность заключается в том, что формообразование у растений протекает в форме повторения одноименных образований» [18]. Обращаю внимание на то, что речь идет о метамерности не в пределах побега — она характерна для всего растения, которое А.А. Уранов понимал как единое целое. Кроме того, ясно, что «одноименные образования», упомянутые в пособии, могут быть разного масштаба. Через год термины «метамерность», «метамер», «метамерный элемент» появились в первой книге И.Г. Серебрякова [15, с.115, 233], а затем он обратил внимание — в Большой Советской Энциклопедии — на метамерность как на характерную черту побега [16].

На Западе приблизительно через 20 лет после этого к высшим растениям применили термины «модуль» [30], «модульный», «модульность». Исследователи, объединяя элементы разного ранга, пользуются и словом «метамеры», и словом «модули», обычно рассматривая их как синонимы (хотя возможно, что второе понятие несколько шире). Томлинсон считает термин «модуль» более удачным, чем метамер [37]. Мы другого мнения, так как слово «модуль» по смыслу отражает скорее конструкцию, чем развитие, а это противоречит сути растительного организма, это слишком геометрично и статично.

 $\rm U.\Gamma.$ Серебряков с большим почтением относился к ботаническому наследию. В 40-х - 50-х гг. прошлого века обмен научными изданиями был затруднен, но более старые книги и статьи были доступны благодаря хорошим библиотекам. Вспомним еще раз о писавших по-немецки рядовых ученых и классиках морфологии; в какой-то мере Иван Григорьевич стал их последователем, использовав и развив их методы работ, расширив и углубив их понимание растения.

По Серебрякову [16], у высших растений побег состоит из стебля, листьев и почек. Внесение почек в определение побега подчеркивает, что он — «открытая система», которая может многократно нарастать и ветвиться. Добавим, что «открытость» присуща корням, системам побегов и корней, всему организму растения не в меньшей степени, чем побегу. (Уже отмечалось, что позже Томлинсон подчеркивал этот признак, может быть самое важное свойство модульных живых существ, и что история «открытости» началась со времен К.Ф. Вольфа и И.В. Гёте.)

Вряд ли кто-нибудь из морфологов до Серебрякова столь же интересовался внутренним строением и развитием почек, процессами в них совершающимися, связями всего этого с внешним строением возникающих из них побеговых систем – иначе говоря, динамической стороной их жизни [см., например, 14; 15]. Внимание Серебрякова к почкам не случайно – именно в почках начинается то «зачаточное развитие» (выражение Томлинсона, см. выше), которое формирует все элементы побеговой сферы организма. Так как внутрипочечное структурообразование и рост пульсируют во времени, то и в видимом внешнем строении растения сходные части повторяются ритмично и закономерно. И.Г.Серебряков кратко назвал это явление «хронологической метамерностью структуры» [17, с.71], ощущая ритмичность процессов, как неотъемлемое свойство растительного организма. (Обо всем этом можно вспомнить, читая упомянутые выше беглые замечания Харпера и Белла [29] о роли высокоорганизованной меристемы для модульных существ и одну из аксиом Томлинсона [37] о развитии как основе конструкции растения.)

С ритмичностью в жизни растений также связан главный разработанный И.Г. Серебряковым и широко примененный им метод — выявления в вегетативном теле растения повторяющихся частей разного масштаба (ряды структурно-биологических единиц «годичный побег — ось возобновления — парциальный куст» для деревянистых растений и «годичный побег — монокарпический побег» для многолетних трав). Фактически эти ряды состоят из иерархически соподчиненных элементов; их выделение стало для И.Г. Серебрякова не только методом, не только практической задачей в каждом конкретном исследовании, но и общим принципом морфологического анализа, способом понять жизнь растения. Основой этого были морфофизиологические представления Серебрякова о побеге как о «единой биологической системе» [15, с.170] и об относительном единстве в пределах побеговых систем разного уровня. Томлинсон, совершенно независимо от И.Г. Серебрякова, опираясь на анализ других фактов и материалов, со временем пришел к аксиоме о подъединицах разного ранга [37].

Итак, Серебряков осознавал растительный организм как систему повторяющихся взаимозависимых элементов, постоянно меняющихся в пространстве и во времени [15, с.195; 17 и др.]. На 20 лет раньше Томлинсона он нашел ответ Е. Вармингу, поставившему задачу раскрыть механизмы воздействия среды на растения. Это происходит «через изменения жизнедеятельности организма и, особенно, через изменение интенсивности и направления роста, а также длительности жизни его вегетативных органов...». «Благодаря постоянному нарастанию все новых органов и метамеров (курсив мой. - Л.Г) в течение онтогенеза во внешней форме сосудистых растений запечатлена история их жизни, отношения со средой, пути воздействия среды на организм. Этим высшие растения выгодно отличаются от животных, не обладающих столь выраженной метамерностью структуры» [17, с. 71].

Серебряков вывел понимание специфики растительного организма на новый уровень [21; 4]. Оно предвосхитило сформировавшееся спустя десятки лет «модульные» представления западных биологов — общебиологические (как у Томлинсона [37]); демографические (как у исследователей школы Харпера, занимающихся популяционной биологией [например, 30; 41; 42; 29; 25]); архитектурно-геометрические (как первоначальные взгляды Ф. Алле и Р. Олдемана [28]), подразумевающие генетическую программу развития растения. Сходство, а иногда даже тождество взглядов И.Г. Серебрякова и этих ученых связаны с самой природой растения как живой системы, а также с тем, что время системных воззрений и обобщений пришло. У некоторых из биологов упомянутых направлений подход к растению механистический; в отличие от этих биологов Серебряков смотрит на растение как на живое существо — часть живой природы.

Томлинсон в своих обобщениях подытожил относительно давние достижения западных морфологов, которые мы затронули раньше. Сформировавшиеся незадолго до статьи Томлинсона представления архитектурных аналитиков растений и популяционных биологов, изучавших надорганизменные системы, внесли вклад в его концепцию. Роль этих представлений заслуживает специального изуения, но сейчас нет возможности уделить ей достаточного внимания. Не удастся рассмотреть и немалое число существующих параллелей со взглядами Харпера, Белла, Томлинсона, отразившихся в публикациях учеников, последователей и единомышленников Серебрякова, которые продолжали его работы в обсуждаемых нами направлениях.

В центре нашего внимания были существенные признаки высшего растения как одной из категорий модульных живых существ. Изложенная выше неполная история связанных с этим фактов и воззрений продемонстрировала, что физически непрерывное растение проявляет признаки единства, целостности. Мы видели, что высшее растение обладает меньшей степенью целостности и большей степенью свободы развития, чем унитарное животное, но это вовсе не запрещает нам признавать такое растение организмом. Целостность растительного организма относительна, неполна, а внутри организма зависит от ранга его элемента, она ступенчата, «градуирована». Эта «относительность» единства и была той особенной чертой растения, которая заставляла некоторых предшественников И.Г. Серебрякова и Б. Томлинсона считать, что фитон, побег одного порядка и т.д. представляют собой «индивидуум» (в переводе с латинского «неделимое»). Концепция модульного живого существа диалектична. Гипотезы, когда-то противоборствовавшие, воспринимаются в этой концепции как «отражающие разные стороны одного сложного явления» [4, с. 3]. У нас есть способ не применять к модульным живым существам термин «индивидуум», непригодный из-за его буквального смысла: существует слово «особь», предложенное М.А. Максимовичем в 1928 г. в одном из первых русских учебников ботаники [22]. Оно быстро вошло в ботаническую литературу и даже стало общебиологическим термином. Носителям других языков, возможно, тоже стоит избегать применения к высшим растениям слова «индивидуум» и поискать для них эквивалент слова «особь». Как примеры можно попытаться предложить «обособленное (особое) живое существо» – isolated (separate, particular) alive being или – для растений – plant person или plant organism. Относительность единства растительного организма отразилась в афоризме Т.И. Серебряковой, прозвучавшем на IV Школе в уже не раз упомянутой лекции: «У растений понятие особи зыбко».

Выявление характерных признаков унитарных и особенно, как мне кажется, – модульных существ – практическая реализация системного метода анализа.

Благодарности

В заключение я хочу поблагодарить сотрудников биолого-химического факультета МПГУ – Е И. Курченко, А.Б. Костина, Н.С. Сугоркину и всех, кто помог в работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- 1. Александров В.Г., Александрова О.Г. О влиянии веток на структуру стебля травянистого растений//Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции. 1932. Сер. 3, № 2. С. 3 109.
- 2. *Варминг Е.* Распределение растений в зависимости от внешних условий (экологическая география растений) / Пер. А.Г.Генкеля. Спб, 1902. С. 1 474.
- 3. Γ атиук Л.Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела//Бюл. МОИП, отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 1.С. 100 113.

- 4. Γ атиук Л.Е. Комплементарные модели побега и их синтез // Ботан. журн. 1995. Т. 80, № 6. С. 1 4.
- 5. Гатиук Л.Е. Роль структурно-биологического метода И.Г. Серебрякова в становлении биоморфологии как науки // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Владивосток, 2007. С. 3-6.
 - 6. Гете И.В. Избранные сочинения по естествознанию. Л., 1957.
 - 7. Дарвин Ч. Происхождение видов. М., 1952.
- 8. *Козо-Полянский Б.М.* Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937.
- 9. *Кренке Н.П.* Феногенетическая изменчивость // Сб. работ отделения фитоморфогенеза БИН АН СССР. М., 1933. Т. 1; 1935. Т. 2.
- 10. *Нотов А.А.* О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии 1999. Т. 60, № 1. С. 60 79.
 - 11. Первухина Н.В. Проблемы морфологии и биологии цветка. Л., 1970. С. 168.
- 12. Радкевич О.Н. Соотношение мягких и твердых тканей у травянистых и полукустарниковых гелиофитов Средней Азии // Изв. Главн. ботан. сада АН СССР. 1928. Т. 27, вып. 4. С. 420 457.
 - 13. Сакс Ю. Учебник ботаники. Спб., 1870. Вып. 1. (Кн. 1). Общая морфология.
- 14. *Серебряков И.Г.* Структура и ритм в жизни цветковых растений // Бюл.. МОИП. Отд. биол. 1948. Т. 53, вып. 2. С. 49 66; 1949. Т. 54, вып. 1. С. 47 62.
- 15. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М. 1952.
 - 16. Серебряков И.Г. Побег // БСЭ. М., 1955. Т. 33. С. 329 331.
 - 17. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М. 1962.
 - 18. Уранов А.А. Курсовые работы по ботанике. М., 1951.
 - 19. Феофраст. Исследование о растениях. М., 1951.
- 20. *Шапаренко К.К.* Liriodendron тюльпанное дерево (Введение в эволюционную монографию) // Флора и систематика высших растений. 1937. Вып. 4.
- 21. *Шафранова Л.М.* Иван Григорьевич Серебряков человек и ученый (к 90-летию со дня рождения) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2004. Т. 109, вып. 4. С. 65-70.
- 22. *Щербакова А.А.* История русской ботанической (морфологической) терминологии // Тр. Ин-та истории естествознания и техники. 1960. Вып. 7. Т. 32. История биол. наук. С. 203 250.
- 23. Arber A. Root and shoot in the angiosperms: study of morphological categories // New Phytol. 1930, V. 29, N_2 5.
- 24. Arber A. Root and shoot...//Fifth International Bot. Congress. Report of proceedings. 1931.
- 25. *Bell A.D., Tomlinson P.B.* Adaptive architecture in rhizomatous plants // Bot. Journal of Linnean Society. 1980, V. 80. P. 125 160.
 - 26. Braun A. Das Individuum der Pflanzen. Berlin, 1853.
- 27. *Čelakowsky L.J.* Die Gliederung der Kaulome // Bot. Zeit. 1901. B. 59. S. 79 114.
- 28. *Hallé F., Oldeman R.A.A.* Essais sur l'architecture et la Dynamique de Croissance des Arbres Tropicaux. Paris, 1970.
- 29. *Harper J.L., Bell A.D.* The population dynamics of growth form in organisms with modular construction // Population Dynamics, 20-th symp. Brit. Ecol. Soc. 1979. P. 29 52.
- 30. Harper J.L., White J. The demography of plants // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1974. V. 5. P. 419-463.
- 31. *Irmish T.H.* Über Entwicklung der langjahrigen Kraüter // Botanische Zeitung. 1847. B. 5. 1850. B. 8 1851. B. 9. 1855. B. 13. 1856. B. 14. 1857. B. 16. 1859. B. 17. 1860. B. 18. 1861. B. 19.

- 32. *Nägeli C.* Mechanisch–physiologische Theorie der Abstammungs lehre. Munchen; Leipzig, 1984.
- 33. *Raunkiaer C.* Planterigets livsformer og deres Betydning for Geografien. Koebenhavn og Kristiania. 1907.
- 34. Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934.
 - 35. Sachs J. Lehrbuch der Botanik. Leipzig, 1868, Ed.1; 1870. Ed. 2.
- 36. Sattler R. Introduction//Axioms and Principles of Plant Construction. Hague, 1982. P. 3-6.
- 37. *Tomlinson P.B.* Chance and design in the construction of plants//Axioms and Principles of Plant Construction. Hague, 1982. P. 162 183.
- 38. *Tomlinson P.B.* Homology: an empirical view // Systematic Botany. 1984. V. 8, N_{\odot} 4. P. 374 381.
- 39. *Velenovský J.* Vergleichende Morphologie der Pflanzen. Prag, 1907. B. 2. S. 280 731.
- 40. Warming E. Plantesamfund (Grundträk of den ökologiske Plantgeografi). Kjobenkavn. 1895.
- 41. White J. The plant as a metapopulation // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 10. P. 109 145.
- 42. White J. The history of metamerism as a morphological concept // Perspectives on Plant Population Ecology, 1984. P. 15-65.

UNITARY AND MODULAR ALIVE BEINGS: ABOUT HISTORY OF CONCEPTION

L.E. Gatsuk

Moscow State Teachers Training University, Moscow

The typical properties of unitary and modular contents of the articles by Harper a. Bell [30] and Tomlinson [37] (tables 1,2). Formation of this conception is observed briefly (till 30-th years in the West and till 60-th years [including 14, 15, 16, 17] in the USSR. Analysis is made acknowlege that a continuous high plant (particular case of modular alive being) is dynamic relatively whole organism. Author suggest don't use the term «individuum» (from latin it is "indivisible") for modular alive beings. It is possible to substitute this term for Russian "ossob" or for English "isolated (separate, particular) alive being". "Plant person" or "plant organism" for plants is suitable too.