

УДК 579: 581.2+591.4+582.28

СПЕЦИФИКА СПЕКТРА АНОМАЛЬНЫХ СТРУКТУР У МОДУЛЬНЫХ ОРГАНИЗМОВ

А.А. Нотов, Е.А. Андреева

Тверской государственной университет

Открытый рост, модульное строение и относительно простой морфогенез модульных живых существ обуславливают широкое распространение аномальных вариантов связанных с изменением числа и положения элементов, гомеозисных структур.

Модульные организмы отличаются от унитарных рядом существенных особенностей затрагивающих морфогенез структурно-функциональную организацию и онтогенез в целом [7; 9; 14; 17; 25]. Открытый рост, блочный характер морфогенеза и относительно простой морфогенез структурных элементов обуславливают своеобразие спектров аномальных структур и, как правило, определяют относительно более высокие частоты встречаемости аномалий. Лучше в этом отношении изучены растения [8; 32], меньше работ по аномалиям модульных животных, грибов и лишайников [11 – 13; 15; 27; 29; 34]. В некоторых группах для отдельных типов аномалий не всегда удается провести четкую границу между тератами и изменчивостью в рамках нормального полиморфизма [6]. Во многих группах растений частота аномалий существенно увеличивается в связи с распространением регулярного апомиксиса [19; 21]. Анализ спектров аномальных структур в разных таксонах модульных живых существ и выявление специфики спектров, обусловленной модульной организацией, представляет специальный интерес.

При классификации аномальных вариантов строения цветков мы неоднократно использовали представления Ю.А. Урманцева об общих закономерностях организации и преобразования разнообразия [22; 23 и др.]. Можно выделить пять основных типов аномалий: 1) аномалии, связанные с изменением числа элементов (N); 2) аномалии, связанные с изменением структуры элементов (S); 3) аномалии, связанные с изменением положения элементов (T); 4) срастания (изменение отношений между элементами) (Fэ); 5) комбинации рассмотренных типов [1; 18; 19]. Частота встречаемости этих групп аномалий различна [18].

В связи с открытым ростом модульных организмов корректный анализ степени стабильности признаков, характеризующих число элементов, возможен только для структур, обладающих достаточно высокой степенью целостности. Как правило, это генеративные структуры – цветки высших растений, плодовые тела грибов. У колониальных животных более высокой степенью целостности обладают зооиды. Число элементов цветка может варьировать значительно в таксонах с распространением апомиксиса, в группах, где осуществляется переход от одного типа околоцветника к другому и не произошла стабилизация морфогенетических процессов [6; 18]. У грибов сложнее обнаружить генеративные структуры с четкой дифференциацией элементов и их постоянным числом. Число щупалец колониальных гидроидов варьирует с разной частотой.

Широко распространенным типом аномалий у модульных и унитарных организмов являются тераты с измененной структурой элементов [8; 12].

Многие аномалии, связанные с изменением положения элементов, представляют гомеозисные структуры. При гомеозисе происходит частичная или полная замена одних структур другими структурами того же организма [30 – 32]. Предложены разные классификации гомеозисных структур (см.: [16]). Особенно

широкий спектр вариантов отмечен у растений. Можно найти многочисленные примеры вариантов гомеозиса, при котором замещающая и типичная структуры расположены в пределах разных структурно-функциональных подсистем (например, система побегов и корневая система), в функционально разных частях одной подсистемы (вегетативная и генеративная сферы) и в пределах одной функциональной части подсистемы (вегетативная или генеративная сферы). В связи со сложной иерархией структурных единиц у высших растений можно найти аномалии, при которых в разной степени сочетаются признаки более крупных и мелких структурных единиц (например, пролиферации, при которых в цветке формируются разные элементы соцветий) [16].

Примерами гомеозиса могут служить некоторые описанные у гидроидных полипов типы аномалий. У *Dynamena pumila* известны случаи развития гидранта на верхушке побега и гидранта вместо побега [12; 15]. Отмечены случаи образования боковой ветви из верхушки побега, гидротечи на гидротече, появление дополнительных гидротек в плоскости междоузлия, различные отклонения от нормального расположения боковых ветвей побега (боковой побег, растущий перпендикулярно фронтальной плоскости основного побега, боковой побег, растущий из стенки гидротечи, боковая ветвь из пазухи гидротечи, боковая ветвь вместо гидротечи, боковая ветвь из устья гидротечи и боковая ветвь из гонотеки) [12; 15]. Верхушка побега может становиться столоном, столон также может расти от ствола побега [15]. Хотя каждая из описанных выше аномалий встречается редко, в целом эта группа аномалий отмечается достаточно регулярно. У грибов наблюдали отмечали пролиферации плодовых тел. При этом на поверхности сформировавшегося плодового тела развиваются дополнительные плодовые тела [26] на сформировавшихся плодовых телах [26]. У лишайников описаны пролиферации апотециев [10], случаи образования апотециев на филлокладиях. Процессы пролиферации подециев часто происходят у видов, имеющих сцифовидные и цилиндрические оси [27; 28]. У миксомицетов в результате «пролиферации» образуются кустистые плодовые тела [5].

Широта распространения гомеозисных преобразований в разных таксономических группах модульных организмов обусловлена достаточно высоким уровнем тотипотентности структур и невысокой степенью их интегрированности. Благодаря этому разные варианты гомеозисных структур стали в некоторых таксонах нормой. Особенно широкое распространений у цветковых растений получили корневые отпрыски, выводковые почки, различные варианты вивипарии, многие из которых также можно считать результатом закрепления в программах развития гомеозисных морфогенезов. Например, у цветковых растений разные варианты вивипарии характерны для 281 вида из 55 семейств и 42 порядков [2]. Среди животных вивипария получила большее распространение у модульных беспозвоночных [2].

Аномалии, связанные с изменением отношений между элементами, чаще всего представлены у модульных организмов различными типами срастаний. При модульной организации такие варианты широко распространены в связи с наличием меристем и меристематически активных участков. Этот модус играл большое значение и в структурной эволюции модульных живых существ [16; 17; 20]. Склонность к формированию анастомозов очень характерна для различных грибов. Анастомозы придают прочность мицелиальным тягам и способствуют формированию более крупных осей и ветвей [3; 24]. Процессы срастания широко распространены у представителей рода *Cladonia* [4]. Некоторые типы срастаний отмечены у колониальных гидроидных (например, срастание гидротек) [15].

Достаточно пластичный морфогенез и относительно слабые коррелятивные связи определяют широкое распространение у модульных организмов комбинированных типов аномалий. Особенно часто они встречаются у сосудистых растений и животных [12; 15; 18; 19], которые обладают более сложным

морфологическим строением. Комбинации разных типов аномалий представлены у кустистых лишайников [4].

Таким образом, открытый рост, модульное строение, блочный и относительно простой морфогенез модульных живых существ обуславливают достаточно высокие частоты встречаемости разных аномалий. Широко распространены аномалии связанные с изменением положения элементов, возможно формирование спектра различных гомеозисных структур, которые у некоторых видов становятся нормой. Разные варианты вивипарии морфогенетически связаны с гомеозисными преобразованиями структур. В спектрах аномальных структур большую роль играют также комбинированные варианты. Детальный анализ частотных спектров аномалий у представителей разных царств живых организмов позволит полнее и глубже охарактеризовать специфику модульной организации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреева Е.А., Нотов А.А. Аномальные варианты строения цветков и соцветий *Carex hirta* L. // Вестн. ТвГУ. 2006. Сер. биология и экология. Вып. 2, № 5 (22). С. 143 – 147.
2. Батыгина Т.Б., Брагина Е.А., Ересковский А.В., Островский А.Н. Живорождение у растений и животных: беспозвоночных и низших хордовых: Учеб. пособие. СПб., 2006.
3. Белякова Г.А., Дьяков Ю.Т., Тарасов К.Л. Ботаника: учебник для студ. высш. учеб. заведений. В 4 т. Т. 1 – 2: Водоросли и грибы. М., 2006.
4. Иванова О.В., Нотов А.А. Изменчивость структуры слоевища *Cladonia gracilis* (L.) Willd. в разных типах местообитаний // Биологический факультет: Материалы науч. конф. студентов и аспирантов, 28 апр., 2005 г. Тверь, 2005. С. 15 – 21.
5. Биология развития: миксомицеты – группа колониальных микроорганизмов. Версия 16 окт. 2008 г.: [Электрон. ресурс]. Режим доступа. <http://balichki-ostap.ru/miksomycety-gruppa-kolonialnykh-mikroorganizmov>.
6. Красильникова И.Г., Нотов А.А. Некоторые итоги анализа полиморфизма околоцветника лапчатки прямостоячей (*Potentilla erecta* (L.) Raeusch.) // Ботанические исследования в Тверском регионе. Вып. 1. Тверь, 2003. С. 115 – 122.
7. Кузнецова Т.В. О комплементарных подходах в морфологии соцветий // Ботан. журн. 1992. Т. 77, № 12. С. 7 – 24.
8. Лодкина М.М. Тератология цветка, морфологическая природа его органов и проблема гомологии с точки зрения генетики развития // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 12. С. 1731 – 1741.
9. Лодкина М.М. Черты морфологической эволюции растений, обусловленные спецификой их онтогенеза // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44, № 2. С. 239 – 253.
10. Мальшева Н.В. Лишайники Санкт-Петербурга. СПб., 2003. (Тр. Санкт-Петербург. о-ва естествоиспыт. Сер. 3; Т. 79).
11. Марфенин Н.Н. Аномалии формы колонии гидроидного полипа *Dynamena pumila* в процессе морфогенеза // Проблемы биологии развития: Тез. докл. Всесоюз. конф. молодых ученых. М., 1972.
12. Марфенин Н.Н. Аномалии формы побега колонии *Dynamena pumila* (Hydrozoa, Leptolida) // Комплексные исследования природы океана. Вып. 5. М., 1975. С. 230 – 239.
13. Марфенин Н.Н. Морфологические аномалии – резерв адаптивной радиации (на примере колониальных гидроидов) // Следы жизнедеятельности и динамика среды в древних биотопах: Тр. 30 сессии Всесоюз. палеонтол. о-ва. Киев, 1988. С. 149 – 156.

14. Марфенин Н.Н., Марзулис Р.Я., Майер Е.М. Морфологическая изменчивость у колониального гидроида *Dunamena pumila* и классификация обнаруженных морфотипов // Книдарии. Современное состояние и перспективы исследований. СПб., 1995. (Тр. ЗИН РАН; Т. 261).
15. Нотов А.А. О роли гомеозисных преобразований в эволюции растений // IX-е Моск. совещ. по филогении растений. М., 1996. С. 100 – 104.
16. Нотов А.А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов // Журн. общ. биологии. 1999. Т. 60, №1. С. 60 – 79.
17. Нотов А.А., Андреева Е.А. Особенности расположения аномальных цветков на цветоносах *Alchemilla monticola* Oriz // Вестн. ТвГУ. Сер. Биология и экология. 2007. Вып. 6, № 22 (50). С. 205 – 216.
18. Нотов А.А., Глазунова К.П. Опыт разработки классификации аномальных вариантов цветка и цветоноса среднерусских манжеток // Флора и растительность Тверской области. Тверь, 1994. С. 45 – 63.
19. Тимонин А.К. Модульная организация высших растений и специфика эволюционной морфологии растений // Вопросы общей ботаники: традиции и перспективы: Материалы междунар. науч. конф. посвящ. 200-летию Казанской ботанической школы (23-27 янв. 2006 г.). Казань, 2006. Ч. 1. С. 105 – 107.
20. Тихомиров В.Н., Нотов А.А., Петухова Л.В., Глазунова К.П. Род Манжетка // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М., 1995. С. 83 – 119.
21. Урманцев Ю. А. Поли- и изоморфизм в живой и неживой природе // Вопр. философии. 1968. № 12. С. 77 – 88.
22. Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. (Философские и естественнонаучные аспекты). М., 1974.
23. Черепанова Н.П. Морфология и размножение грибов: Учеб. пособие. Л., 1981.
24. Шафранова Л.М. Растение как жизненная форма (к вопросу о содержании понятия «растение») // Журн. общ. биологии. 1990. Т. 51, № 1. С. 72 – 89.
25. Benedix E.H. Bemerkenswerte Prolifikationen bei Blätterpilzen // Fedes Repert. 1967. Bd. 74, H. 3. S. 201 – 207.
26. Hammer S. Developmental variability in *Cladonia strepsilis* // Mycologia. 1999. V. 91. P. 334 – 342.
27. Hammer S. Variability and ontogenetic process in *Cladonia pertriosa* // Australasian Lichenology. 2001. V. 48. P. 10 – 15.
28. Poelt J.G. Morphologie der Flechten: Fortschritte und Probleme // Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1986. Bd. 99. S. 3 – 29.
29. Rutishauser R. IV. A Dynamic Multidisciplinary Approach to Floral Morphology // Progress in Botany. 1989. V. 51. P. 54 – 69.
30. Rutishauser R. IV. Reproductive development in seed plants: research activities at the intersection of molecular genetic and systematic botany // Prog. Bot. 1993. V. 54. P. 79 – 101.
31. Sattler R. Homeosis in plants // Am. J. Bot. 1988. V. 75. P. 1606 – 1617.
32. Sattler R. Homology, homeosis, and process morphology in Plants // Homology: The Hierarchical Basis of Comparative Biology Copyright / Ed. B.K.Hall. 1994. P. 423 – 475.
33. Schade A. Anomale Erscheinungen an Zweigenden der *Cladonia* – Arten aus der U.G. Cladina (Nyl.) Vain. // Decheniana. 1957. Bd. 110, H. 2. S. 351 – 367.

**SPECIFIC OF SPECTRUM OF ANOMALOUS VARIETIES OF
STRUCTURES OF MODULAR ORGANISMS**

A.A. Notov, E.A. Andreeva

Tver State University

Open growth, modular structure and relatively simple morphogenesis of modular living organisms proves wide distribution of anomalous varieties connected with changes in the number and location of elements and homeosis structures.