

УДК 581.392

## МОРФОГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ И ПАРАМЕТРИЧЕСКАЯ СИСТЕМА ЭВОЛЮЦИИ ОДНОКЛЕТОЧНЫХ ВОЛОСКОВ У РАСТЕНИЙ РОДА *Draba* L.<sup>1</sup>

© 2010 г. В. Г. Черданцев, О. Г. Григорьева

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

119899 Москва, Воробьевы горы

E-mail: arnosnew@mail.ru

Поступила в редакцию 24.12.09 г.

Окончательный вариант получен 20.01.10 г.

На основе количественно-морфологического анализа данных световой электронной микроскопии изучена нормальная изменчивость морфогенеза одноклеточных волосков (трихом) шести видов и изменчивость морфологии взрослых волосков одиннадцати видов крупок (*Draba* L.). Эволюция состоит в переходе от радиальной организации морфогенеза к билатеральной и в замещении сложных (ветвящихся) лучей волоска простыми (неветвящимися) лучами. Построена параметрическая система классификации морфологии волосков, включающая всего два параметра – величину отношения числа сложных и простых лучей, характеризующую вероятность вторичного ветвления первичных зачатков, и число первичных зачатков, характеризующее вероятность первичного ветвления поверхности волосковой клетки. В этом параметрическом пространстве все изученные виды хорошо ложатся на кривую третьего порядка, состоящую из двух восходящих ветвей, где между первичным и вторичным ветвлениями имеется положительная связь, и расположенную между ними нисходящую ветвь, где связь между числом первичных и вторичных ветвей отрицательна. Выведенное направление эволюции практически не зависит от размера волосковых клеток и объясняется исключительно механикой морфогенеза: акселерация развития первичного зачатка луча уменьшает вероятность его собственного ветвления и создает дополнительное упругое растяжение клеточной поверхности, препятствующее ветвлению других зачатков. Сам морфогенез оказывается механически неголономной системой, избирательно фильтрующей флуктуации одного и того же знака, чем и объясняется направленный характер его эволюции. В эволюционно исходном состоянии онтогенез волоска отсутствует, так как его модули (первичные зачатки) образуются путем зеркальной дубликации. Ход онтогенеза происходит при утрате зеркальной симметрии формирования модулей с замещением ее осевой организацией, поэтому изменение морфологического типа зачатков является прямым следствием возникновения и дальнейшей эволюции онтогенеза. Ее основным материалом является внутрииндивидуальная изменчивость, единственный источник которой – сама механика формообразования. Оказывается, что морфологическая эволюция может происходить при изначально нулевой наследуемости и адаптивной ценности морфологических различий.

**Ключевые слова:** морфогенез, эволюция, самоорганизация, внутрииндивидуальная изменчивость, клеточная оболочка, род *Draba* L., одноклеточные волоски (трихомы), ветвление.

В предыдущем сообщении (Черданцев, Григорьева, 2010) мы показали, что рост и морфогенез одноклеточных волосков растений рода *Draba* сводится к повторению одного и того же цикла, являющегося одновременно ростовым и морфогенетическим. Активный рост поверхности волосковой клетки неизбежно ведет к возникновению случайных различий ее кривизны, которые выравниваются под действием внутреннего давления. Отношение площади поверхности к ее объему при этом уменьшается, из-за чего сферическая форма поверхности

становится энергетически невыгодной, и клетка принимает форму *U*-образной трубки со сферической дистальной и цилиндрической проксимальной поверхностью. Такая трубка может соответствовать простому (неветвящемуся) волоску, простому лучу сложного (ветвящегося) волоска или же зачатку всего сложного волоска. В последнем случае сферическая дистальная поверхность снова начинает увеличивать свою площадь и повторяет тот же морфогенетический цикл, но из-за более высокого отношения поверхности к объему образует не одну, а как минимум две *U*-образных трубки, каждая из которых в свою очередь может дать начало либо простому лучу волоска, либо ветвящемуся сложному лучу.

<sup>1</sup> Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 04-08-00057).

Образование *U*-образной трубки с последующим ветвлением (бифуркацией – в строгом смысле слова) ее сферической дистальной поверхности – типичный пример самоорганизации, когда зональные различия возникают на основе малых случайных флуктуаций. Одним из критериев самоорганизации является увеличение изменчивости (Романовский и др., 1984; Черданцев, 2003; Belousov, 1998). В предыдущем сообщении мы описали несколько вариантов морфогенеза, возникающих просто из-за усложнения геометрии движения клеточной поверхности. Собственно, анализ этой изменчивости и позволил нам выделить инвариантный цикл морфогенеза волосковой клетки, повторяющийся у разных видов точно так же, как в их волосках повторяются, хотя и в разном сочетании, одни и те же морфологические элементы.

Изменчивость, единственным источником которой является исчерпание устойчивости, имеет, по определению, нулевую наследуемость и нулевую адаптивную ценность. Тем не менее, она хорошо воспроизводима, и морфологические варианты, возникающие на основе самоорганизации, часто повторяются уже в виде таксономических различий (Черданцев, 2003; Cherdantsev et al., 1996). Именно так, как мы увидим, обстоит дело с нормальной изменчивостью морфогенеза волосковых клеток, на примере которой мы постараемся проследить переход от внутрииндивидуальных к индивидуальным, а затем к таксономическим различиям и доказать его непрерывность.

Давно было замечено, что виды или, точнее сказать, группы видов растений рода *Draba* различаются характером ветвления одноклеточных волосков (Mulligan, 1976), хотя попытки ставить на этом основании таксономический диагноз не имели успеха. Во-первых, неудачной была сама классификация волосков, совершенно не учитывавшая их морфогенеза, тогда, впрочем, и неизвестного. Во-вторых, морфологическая изменчивость перекрывается в очень широких пределах не только у близких, но и не очень близких видов (Григорьева, 2006).

В этой работе мы прежде всего попытаемся построить более рациональную классификацию, учитывая, что морфологическое разнообразие волосков формируется путем комбинирования одних и тех же повторяющихся элементов нескольких типов, причем почти все они входят в состав нормальной внутрииндивидуальной изменчивости любого вида крупок. Число элементов данного типа можно тогда рассматривать как обычный количественный признак со всеми вытекающими отсюда последствиями – в частности, мы получаем хотя бы теоретическую возможность количественного анализа межвидовых различий.

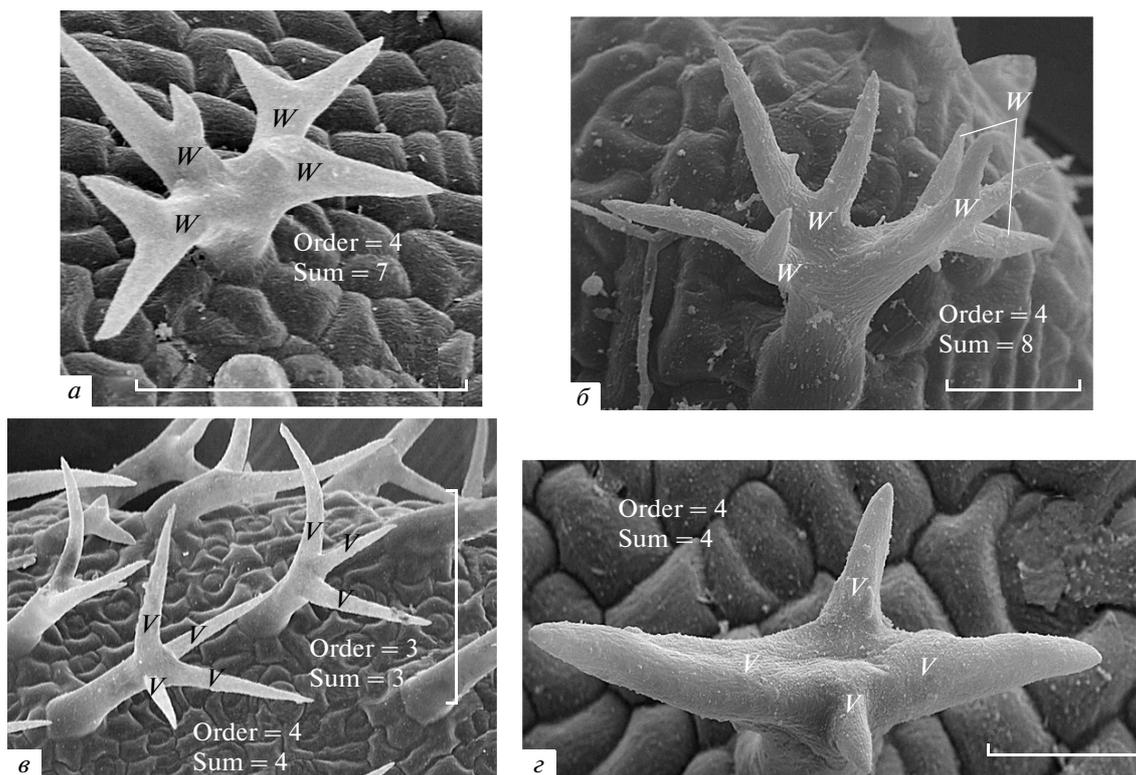
Основная задача заключается, однако, не в этом. Мы попытаемся показать, что эволюция модульной структуры, такой как сложный одноклеточный во-

лосок растения, может иметь собственное направление, зависящее не от адаптивной ценности и наследуемости самой структуры, а только от механики ее морфогенеза. Волоски могут выполнять множество разных функций, ни одна из которых по-настоящему не изучена (Uphof, 1962), но трудно себе представить, чтобы хотя одна из них зависела от конкретной формы волоска. Что же касается наследуемости, то, по данным, полученным для волосков *Arabidopsis*, генетическая система регуляции их морфогенеза настолько избыточна и вырождена (Schwab et al., 2000), что собственно наследуемость (наследуемость в узком смысле, см.: Falconer, 1981) не может быть высокой.

Первым шагом на этом пути является представление таксономических различий в виде параметрической системы, где все разнообразие должно получаться при непрерывном изменении небольшого числа параметров, соответствующих таковым морфогенеза (Белоусов, 1987; Belousov, 1998; Oster et al., 1988).

Дальше все зависит от распределения видов в параметрическом пространстве. Если они распределены равномерно и статистическая корреляция между значениями параметров близка к нулю, то из такого распределения практически ничего не следует. Если же виды группируются в кластеры, а параметры связаны хотя бы небольшой, но статистически достоверной корреляцией (так, например, обстоит дело с параметрической системой колониальных гидроидов, см.: Belousov, 1998), то существуют запрещенные сочетания значений параметров, что может зависеть либо от морфогенеза структуры, либо от ее собственной адаптивной ценности. В случаях, когда функциональная нагрузка этой структуры невелика, более вероятна первая гипотеза. Запрещенные сочетания – это не что иное как “морфогенетические ограничения”, к которым обычно и сводят влияние механики морфогенеза на эволюцию. Однако, если между параметрами существует статистическая линейная связь, положительная или отрицательная, можно говорить не только о морфогенетических ограничениях, но и о том, что сама организация морфогенеза склонна при прочих равных условиях изменяться в определенном направлении, которое и реализуется в ходе эволюции, если, конечно, это не связано с понижением приспособленности (Cherdantsev et al., 1996).

В этой работе получен еще более сильный результат, который оказался полной неожиданностью для авторов. Волоски изученных видов крупок распределились в пространстве параметров вдоль одной и той же кривой, т.е. внутренняя тенденция морфогенеза к направленному изменению оказалась очень сильной. Учитывая все, что известно о волосках, это невозможно связать ни с отбором, ни с каким-либо другим внешним по отношению к морфогенезу фактором, и мы попытаемся объяснить, каким об-



**Рис. 1.** Типы ветвления сложных волосков у растений рода *Draba* и их количественно-морфологическая классификация: *а* – молодой четырехлучевой волосок *D. daurica* с тремя ветвящимися (*W*) и одним простым (*V*) лучом; *б* – молодой волосок *D. nivalis* с четырьмя ветвящимися лучами; *в* – зрелые трехлучевой (*Order* = 3, *Sum* = 3) и четырехлучевой (*Order* = 3, *Sum* = 3) волоски *D. incana* с простыми лучами; *г* – четырехлучевой волосок *D. borealis* с простыми лучами, морфологически сходный с типичными волосками *D. sibirica*. *Order* – число первичных лучей, *Sum* – общее число ветвей волоска. Масштаб: *а* – 60, *б*, *г* – 30, *в* – 120 мкм.

разом сам морфогенез структуры включает в себе пути, по которому легко может пойти ее эволюционное изменение (Уоддингтон, 1970).

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Морфология и изменчивость взрослых одноклеточных волосков была изучена у одиннадцати видов крупок – *D. lactea*, *D. nivalis*, *D. cinerea*, *D. cana*, *D. arctica*, *D. daurica*, *D. subcapitata*, *D. incana*, *D. borealis*, *D. sibirica* и *D. nemorosa* – на фиксированном и гербарном материале с помощью СЭМ. У шести видов – *D. nivalis*, *D. daurica*, *D. incana*, *D. borealis*, *D. sibirica* и *D. nemorosa* – на фиксированном материале изучена изменчивость ветвления лучей формирующихся волосков, а также площадь и линейные размеры волосковых клеток перед началом морфогенеза с помощью пакета программ AUXIOVISION. Методика фиксации и обработки материала описана в предыдущем сообщении (Черданцев, Григорьева, 2010).

*Метод количественно-морфологического анализа изменчивости взрослых волосков.* Для анализа межвидовых различий была разработана следующая система количественно-морфологической оценки слож-

ных волосков. Для каждого сложного волоска мы подсчитывали число простых (неветвящихся) лучей *V* (аналогичных простым волоскам); число вильчатых (раздвоенных) лучей *W* (аналогичных вильчатых волоскам); общее число первичных лучей, независимое от их ветвления и определяющее порядок симметрии сложного волоска (*Order*); наконец, суммарное число всех ветвей сложного волоска (*Sum*). Фактически признак *Order* – это число мест, из которых выходят первичные лучи, т.е. число их первичных зачатков (рис. 1). Всего в зависимости от имевшегося в нашем распоряжении живого и гербарного материала мы анализировали от 100 до 900 сложных волосков каждого вида на сравнительно небольшом (от 3 до 10) числе листовых пластинок. Выделенные таким образом меристические признаки позволяют сравнивать сложные волоски разных видов по среднему числу первичных зачатков лучей и по вероятности (частоте) их ветвления, т.е. по вероятности образования из данного зачатка не простого, а вильчатого луча. Более сложные типы ветвления лучей, например образование “трезубцев”, т.е. трех ветвей одного луча, мы не рассматривали, так как они встречаются сравнительно редко и не влияют на общую картину изменчивости.

Таблица 1. Количественно-морфологические характеристики сложных волосков у видов *Draba* L.

Вид	Признак											
	V			W			Order			Sum		
	M	Mode	CV	M	Mode	CV	M	Mode	CV	M	Mode	CV
<i>D. lactea</i>	0.4	0	52	2.4	2	54	3.4	4	26	7.3	8(10)	34
<i>D. nivalis</i>	0.9	0	*	2.2	2	53	3.2	2(4)	35	5.9	4(8)	36
<i>D. cinerea</i>	1.5	0(3)	*	2.1	3	67	4.3	5	23	7.8	7	27
<i>D. cana</i>	2.4	0(2)	54	1.3	2	62	4.2	4	21	6.4	6	25
<i>D. arctica</i>	1.7	0(2)	85	1.2	0(2)	95	3.8	4	16	6.9	4(7)	31
<i>D. daurica</i>	2.1	0(3)	73	1.4	0(2)	95	3.7	4	25	6.0	4(8)	38
<i>D. subcapitata</i>	1.9	2	71	1.2	1	78	3.0	3(4)	25	4.3	4	24
<i>D. incana</i>	2.0	3	54	0.9	0	31	3.0	4(3)	73	3.5	4(7)	68
<i>D. borealis</i>	2.8	4	27	0.5	0	*	3.4	4(3)	16	3.7	4	17
<i>D. sibirica</i>	2.5	2(4)	48	0.2	0	*	2.8	2(4)	32	2.9	2(4)	35
<i>D. nemorosa</i>	3.8	4	12	0.03	0	6	3.9	4	13	3.9	4	15

Примечания. V, W – число простых и вильчатых лучей соответственно; Order – число первичных зачатков (порядок симметрии сложного волоска), Sum – суммарное число всех лучей, M – среднее значение признака, Mode – мода; CV – коэффициент вариации, %; в скобках – вторая (младшая) мода; \* > 100%.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Параметрическая система морфологии сложных волосков

Для сложных волосков большинства видов рода *Draba* не существует того, что в систематике называется “типичной формой”. Частотные распределения количественно-морфологических признаков чаще всего бимодальны, но даже у тех видов, у которых они имеют единственную моду, для многих признаков величина коэффициента вариации больше 100%, т.е. превышает величину среднего значения признака (табл. 1). Между тем по биологическим критериям анализируемая выборка вполне однородна и чаще всего состоит из волосков одного или нескольких листовых зачатков одного и того же растения. В этом случае типичными для вида можно считать только ряды изменчивости, когда волоски каждого вида характеризуются не одной, а несколькими чаще всего встречающимися формами. Даже тогда, когда в состав этих рядов входят одни и те же формы, они встречаются с разной частотой и по-разному переходят друг в друга.

Рецепт их построения очень прост, достаточно знать модальные значения признаков Order, Sum и среднюю величину отношения V/W. Скажем (табл. 1), у *D. nivalis* частотное распределение признака Sum имеет две моды: одну – соответствующую четырем и другую – восьми лучам. Две моды имеет и распределение признака Order – одна из них соответствует двулучевой, а другая – четырехлучевой симметрии, а величина отношения V/W очень мала. Значит, волосковая клетка образует либо два, либо четыре первичных зачатка, и в обоих случаях из них

чаще всего развиваются вильчатые лучи. Волоски очень близкого, но полиплоидного вида *D. lactea* отличаются от таковых *D. nivalis* только тем, что четырехлучевой вариант встречается чаще (табл. 1).

У *D. daurica* распределение Sum имеет старшую и младшую моду, где старшая равна четырем, а младшая – восьми лучам, распределение Order имеет единственную моду, равную четырем, а средняя величина отношения V/W близка к единице. Основной тип сложного волоска можно представить в виде серии переходов от четырех простых к четырем вильчатым лучам.

Примером более сложного, но также вполне разрешимого случая является *D. incana*. Величина отношения V/W существенно больше единицы, частотное распределение признака Sum имеет сильную положительную асимметрию, а модальными классами Order являются трехлучевая и четырехлучевая симметрия (табл. 1). Из этого следует, что образуется либо три, либо четыре первичных зачатка, причем в первом случае вероятнее образование простых, а во втором – вильчатых лучей.

Думаем, этих примеров достаточно для того, чтобы показать, каким образом на основе количественно-морфологических данных строятся ряды морфологической изменчивости. Поскольку частотные распределения количественных признаков далеки от нормального, а коэффициенты вариации часто оказываются выше 100%, оценка достоверности различий между средними величинами этих признаков у разных видов лишена смысла. Замена реальных величин их логарифмами, позволяющая нормализовать распределения, в данном случае некор-

ректна, так как ни асимметрия, ни тем более бимодальность распределений не являются ошибкой выборки. Очень большая изменчивость является свойством самого морфогенеза, и, глядя на данные табл. 1, легко заметить, что различия между группами видов соответствуют основным направлениям индивидуальной (на самом деле — внутрииндивидуальной) изменчивости ветвления волосков. У видов, расположенных в начале и конце таблицы, варьирует прежде всего число первичных зачатков лучей, а у видов, стоящих в середине таблицы, — степень ветвления этих зачатков.

Если взять в качестве оси абсцисс последовательность видов, представленную в табл. 1 (*D. lactea* → *D. nivalis* → *D. cinerea* → *D. cana* → *D. arctica* → *D. daurica* → *D. subcapitata* → *D. incana* → *D. borealis* → *D. sibirica* → *D. nemorosa*), а в качестве оси ординат — средние значения признака *Order*, то при помощи метода наименьших квадратов получается зависимость, показанная на рис. 2. “Параметром порядка” здесь является сама последовательность видов, но, так как величина корреляции между видом растения и величиной *V/W* близка к единице ( $r = 0.97$ ), настоящим параметром следует считать вероятность ветвления первичного зачатка луча. Условно его значения варьируют от величины, близкой к нулю (*D. nivalis* и *D. lactea*), до величины, близкой к единице (*D. nemorosa* и *D. sibirica*).

Кривая, описывающая связь между числом первичных зачатков и вероятностью их собственного (вторичного) ветвления, является кривой третьего порядка (*S*-образной кривой), т.е. имеет две восходящих и одну нисходящую ветвь (рис. 2). Локальный максимум примерно соответствует виду *D. cinerea*, локальный минимум — виду *D. subcapitata*, а расположенная между ними нисходящая ветвь — видам *D. cana*, *D. arctica* и *D. daurica*.

Полученная *S*-образная форма кривой выделяет три группы видов. Две восходящие ветви соответствуют группам с детерминированной нормой морфогенеза первичных зачатков лучей — образованием ветвящихся (первая восходящая ветвь) или неветвящихся (вторая восходящая ветвь) зачатков. В промежуточной группе (нисходящая ветвь) детерминированная норма морфогенеза отсутствует, и выбор между образованием ветвящегося или неветвящегося первичного зачатка случаен.

В предыдущем сообщении (Черданцев, Григорьева, 2010) мы показали, что вероятность ветвления первичных зачатков лучей уменьшается с уменьшением их размера. Очевидно, для первой восходящей ветви нормой является образование крупных, для второй восходящей — мелких зачатков, а у видов, расположенных на нисходящей ветви кривой, крупные и мелкие зачатки образуются с равной вероятностью. Количество же новой клеточной поверхности, из которой образуются зачатки, ограничено

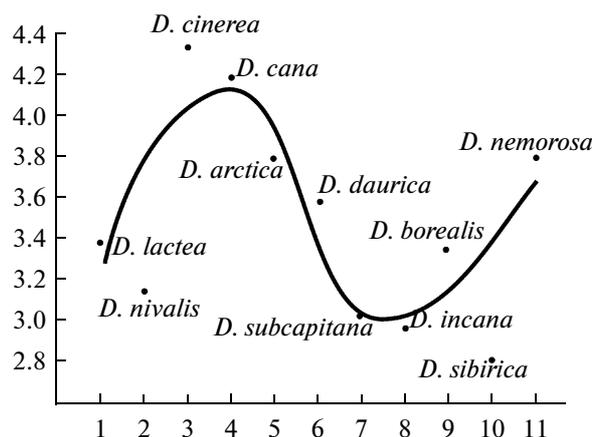


Рис. 2. Зависимость числа первичных зачатков (по оси ординат, *Order*) от вида изученных представителей рода *Draba* (по оси абсцисс, *Sp(V/W)*). Виды (●) выстроены в соответствии с убыванием величины *V/W* — замещением ветвящихся лучей волоска неветвящимися лучами; кривая зависимости *Order* от *Sp* получена с помощью метода наименьших квадратов.

скоростью ее активного роста в начальной фазе морфогенеза.

Этих простых положений достаточно для формального описания *S*-образного хода кривой. У локального максимума (*D. lactea* и *D. cinerea*; рис. 2), где на образование новых крупных зачатков уже не хватает клеточной поверхности, к четырем вильчатых лучам часто добавляются простые лучи, развивающиеся из более мелких зачатков. Таким образом, исходная норма морфогенеза начинает разрушаться, и возникает нисходящая ветвь кривой. На этой ветви образуются зачатки разного размера, и общее их число вновь уменьшается до четырех, которые в среднем мельче предыдущих, так как пороговый размер зачатка, допускающий его дальнейшее развитие, становится ниже. У локального минимума (*D. subcapitata* и *D. incana*; рис. 2), где среднее число зачатков уменьшается до трех, волосковая клетка начинает испытывать острый недостаток новой поверхности, необходимой для выделения первичных зачатков, что вызывает конкуренцию между их размером и числом. Она устраняется путем фиксации новой нормы морфогенеза, исключающей образование крупных (ветвящихся) зачатков, число которых снова может увеличиваться до четырех (*D. sibirica* и *D. nemorosa*; рис. 2).

Таким образом, несмотря на нелинейный характер зависимости числа зачатков от их размера, эволюционный ряд является однопараметрическим множеством преобразований. Он не является филогенетическим рядом и теоретически может читаться в любом направлении. В этом нет ничего необычного, так как если бы эволюция сводилась к филогенезу, то в силу уникальности любой филогенетической ветви теория эволюции не была бы научной дисциплиной.

**Таблица 2.** Площадь волосковых клеток перед началом морфогенеза волосков у видов *Draba* L., мкм<sup>2</sup>

Вид	Признак		
	<i>Se</i>	<i>Sh</i>	<i>Se/Sh</i>
<i>D. nivalis</i> *	33.7 ± 1.4	94.2 ± 3.8	2.7 ± 0.2
<i>D. daurica</i> **	86.6 ± 22.6	133.9 ± 12.9	1.97 ± 0.2
<i>D. incana</i> **	94.2 ± 3.8	78.7 ± 4.1	2.4 ± 0.16
<i>D. borealis</i> **	107.1 ± 5.6	241.6 ± 11.6	2.5 ± 0.19
<i>D. nemorosa</i> *	34.1 ± 1.2	92.9 ± 6.4	2.2 ± 0.14
<i>D. sibirica</i> *	35.92 ± 0.9	68.5 ± 2.2	2.2 ± 0.14
<i>D. sibirica</i> ***	47.3 ± 1.6	100.1 ± 2.3	2.6 ± 0.13

Примечания. *Se*, *Sh* – площадь эпидермальных ( $n = 60$ ) и волосковых ( $n = 50$ ) клеток соответственно; \*, \*\* диплоидные и полиплоидные виды, \*\*\* волосковые клетки цветоноса.

плиной. В то же время полное отсутствие связи с филогенезом также невозможно, так как в основе эволюции все-таки лежит принцип дивергенции.

Виды, которые мы поставили в начало ряда (*D. lactea* и *D. nivalis*), относятся к группе мелкоцветочных малолетних крупнок, наиболее примитивных в пределах данного рода (Григорьева, 2008). Виды в середине ряда (*D. cana*, *D. arctica* и *D. daurica*) также относятся к малолетним, но крупноцветочным формам, представляющим, скорее всего, более поздние этапы эволюции. Наконец, наиболее специализированными являются монокарпические *D. nemorosa* и многолетние растения *D. sibirica*, стоящие в конце ряда. Это дает основания читать эволюционный ряд “слева направо” (от *D. nivalis* к *D. nemorosa*), считая, что эволюция идет в сторону замещения сложных лучей простыми, а не наоборот.

*Зависимость морфогенеза волосков от начальных размеров волосковой клетки.* Пока мы не знаем, каким параметрам морфогенеза соответствуют оси параметрического пространства; мы знаем только, что горизонтальная ось описывает вероятность повторного ветвления U-образной трубки, какую представляет собой первичный зачаток луча, а вертикальная – первичное ветвление поверхности волосковой клетки. Строго говоря, мы не можем даже утверждать, что полученная закономерность является закономерностью морфогенеза, так как не исключено, что дело не в самом морфогенезе, а в его начальных условиях. Поэтому первое, что нужно проверить, – узнать, насколько полученная зависимость связана с размером волосковой клетки перед началом ее морфогенеза.

Данные о начальных размерах волосковых и обычных эпидермальных клеток (площадь видимого контура клетки, обращенной к наблюдателю своей наружной поверхностью) получены для шести видов рода *Draba* (табл. 2). Для всех видов мы выбрали одну и ту же стадию развития волосковой клетки, когда видимый контур ее наружной поверхности

приближается к окружности, но сферизация этой поверхности еще впереди. Оказалось, как, наверное, и следовало ожидать, что площадь и волосковых, и эпидермальных клеток сильнее всего зависит от их плоидности (табл. 2). Интерес представляет отношение площади волосковой клетки к площади обычной эпидермальной клетки в интерфазе – оно заметно варьирует, но без всякой связи с типом морфогенеза первичных зачатков.

Этот отрицательный результат можно считать достаточно веским доводом против прямолинейного генетического объяснения полученного эволюционного ряда. Известно, что мутации *Arabidopsis*, уменьшающие (увеличивающие) число циклов эндоредупликации ДНК при детерминации волосковых клеток, ведут к уменьшению (увеличению) размера волосковой клетки и соответственно уменьшению (увеличению) ветвления (Folkers et al., 1997; Hülskamp et al., 1998; Luo, Oppenheimer, 1999). Отсутствие прямой связи между увеличением (уменьшением) размера волосковых клеток и характером ветвления говорит о том, что дело не в самих размерах, а во влиянии увеличения или уменьшения дозы генов на скорость синтеза элементов клеточной оболочки или (что более вероятно, см.: Luo, Oppenheimer, 1999) на организацию цитоскелета.

Об этом же говорит и сравнение размеров волосковых клеток, из которых у одного и того же вида развиваются простые и сложные волоски. Простые волоски могут развиваться на любом органе, но чаще они развиваются на цветоносе и генеративных органах растения, а на листовой пластинке чаще возникают сложные волоски (Григорьева, 2006). Мы выбрали препараты цветоносов *D. sibirica*, на которых развивались только простые волоски, и измерили площадь волосковых клеток на той же стадии развития, на которой мы измеряли площадь волосковых клеток на листовой пластинке (табл. 2). Оказалось, что площадь волосковых клеток цветоноса больше, чем таковая листовой пластинки, т.е. мы получаем не прямую, а обратную зависимость ветвления клетки от ее начального размера.

Единственный случай прямой зависимости представляет собой сравнение двух очень близких видов – диплоидного *D. nivalis* и полиплоидного *D. lactea*. У нас нет данных о размере волосковых клеток у *D. lactea*, но по аналогии с другими полиплоидными видами, он должен быть гораздо больше, чем у *D. nivalis*. В данном случае это прямо влияет на характер ветвления, так как у *D. lactea* четырехлучевая симметрия сложного волоска встречается чаще, чем у *D. nivalis* (табл. 1), и естественно предположить, что это прямо связано с увеличением абсолютного расстояния между первыми двумя лучами. Очевидно, прямая зависимость ветвления от размера клетки возможна, но только для генетически очень близких видов, у которых морфогенез волоска

практически одинаков. Из этого следует, что в общем случае причины направленной эволюции нужно искать в самом морфогенезе, прежде всего, в пространственно-временной организации ветвления волосковой клетки.

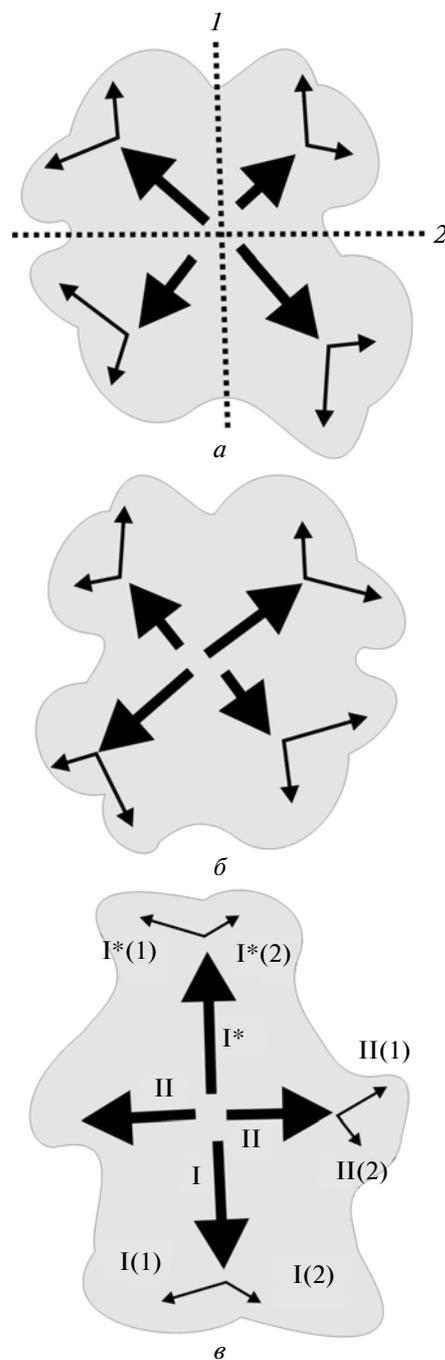
*Организация и изменчивость ветвления*

В предыдущем сообщении мы подчеркивали принципиальный параллелизм морфологической изменчивости волосков в пределах рода *Draba*, из чего, конечно, не следует, что у разных видов и разных типов волоска она повторяется во всех деталях. Сейчас нас будут интересовать различия в ее организации, и мы попытаемся представить ход морфологической эволюции волосков именно как процесс реорганизации изменчивости, которая при сравнении близких видов почти всегда уместается в пределах внутрииндивидуальных различий.

*Радиально-билатеральная организация ветвления и “синкретизм” первичного и вторичного ветвления у D. nivalis.* По ряду соображений, отчасти изложенных выше, вид *D. nivalis* можно считать наиболее примитивным из всех, которые мы рассматривали. В состав изменчивости этого вида входят варианты морфогенеза, которые или исчезают у последующих видов, или, наоборот, воспроизводятся у них с гораздо более высокой частотой.

Так, у всех последующих видов исчезает вариант, при котором конфигурация зачатков лучей имеет зеркально-поворотную симметрию (рис. 3, а). Это означает, что при повороте конфигурации четырех первичных зачатков (рис. 3) вокруг главной оси клетки (центр рисунка) на 90° она совмещается со своим зеркальным изображением. Такому преобразованию соответствуют реально наблюдаемые варианты изменчивости (рис. 3, б).

Повторяющиеся структурные модули (первичные и вторичные зачатки) являются зеркальными изображениями друг друга, и то же самое относится к последовательности бифуркаций – вторичная бифуркация, ведущая к образованию дефинитивных лучей волоска, является зеркальным изображением первичной. Принципиальную важность имеет то, что в такой системе отсутствует ось, которую можно было бы считать аналогом оси времени, единого для развития всех первичных зачатков. Дело в том, что зеркальная дупликация, по определению, не является транзитивным преобразованием: пусть зачаток 2 – зеркальная дупликация зачатка 1, зачаток 3 – зеркальная дупликация зачатка 2, но зачаток 3 не является зеркальной дупликацией зачатка 1. Плоскостью, разделяющей первую и вторую пару первичных зачатков на рис. 3, а, можно на равных основаниях считать показанные на рисунке плоскости 1 и 2. Последовательная нумерация первичных зачатков лишена смысла, так как любая их последовательность имеет зеркально-симметричный аналог.



**Рис. 3.** Изменчивость ветвления сложного волоска у *D. nivalis*: а, б – варианты с зеркально-поворотной симметрией ( - - - ) – плоскости 1 и 2), в – билатерально-симметричный вариант. (→), (→) – первичная и вторичная бифуркации; I\*, I – первичные зачатки первой пары; II – первичные зачатки второй пары лучей (в скобках – номера вторичных зачатков); остальные пояснения см. в тексте.

Иначе обстоит дело с другими вариантами изменчивости, которые стабилизируются у последующих видов (рис. 3, в). Процесс образования первичных зачатков (первичная бифуркация) утрачивает

зеркальность и тем самым приобретает черты билатеральной симметрии: на противоположных полюсах клетки выделяются два первичных зачатка (рис. 3, в; I\*, I), каждый из которых образует расширенную U-образную трубку, и после вторичной бифуркации образуются два вильчатых луча – один из первого, а другой – из второго первичного зачатка. Здесь в отличие от двух предыдущих вариантов первичная и вторичная бифуркация становятся последовательными этапами морфогенеза одного и того же зачатка.

Плоскость билатеральной симметрии появляется одновременно с латеральной полярностью, так как один из зачатков первой пары (рис. 3, в; I\*) образуется немного раньше и развивается немного быстрее. Очевидно, такая асимметрия является рудиментом зеркально-поворотной симметрии первичных зачатков в двух первых вариантах морфогенеза сложного волоска (рис. 3, а, б). У двух видов, описанных в предыдущем сообщении – *D. sibirica* и *D. daurica* (Черданцев, Григорьева, 2010), существует четкая связь между латеральной полярностью волоска и полярностью листовой пластинки – быстрее всегда развивается зачаток, обращенный к проксимальному краю листа. Понятно, что при зеркально-поворотной симметрии такой связи быть не может, но она появляется как только морфогенез волоска приобретает собственную полярность.

Появление билатеральной симметрии означает возникновение нового канала изменчивости, так как первичные зачатки второй пары лучей (рис. 3, в; II) развиваются независимо от формирования и бифуркации зачатков первой пары. Они возникают на равном расстоянии от первых двух зачатков и чаще образуют вильчатые лучи, однако из одного из них иногда может развиваться и простой луч, если соответствующая U-образная трубка не имеет дистального расширения (рис. 3, в; II).

*Становление билатеральной и полярной организации ветвления у D. daurica.* В спектре изменчивости этого вида практически отсутствуют варианты с зеркально-поворотной симметрией: первичные зачатки, как правило, не являются зеркальными дубликатами, и каждый луч, простой или вильчатый, имеет собственную историю развития.

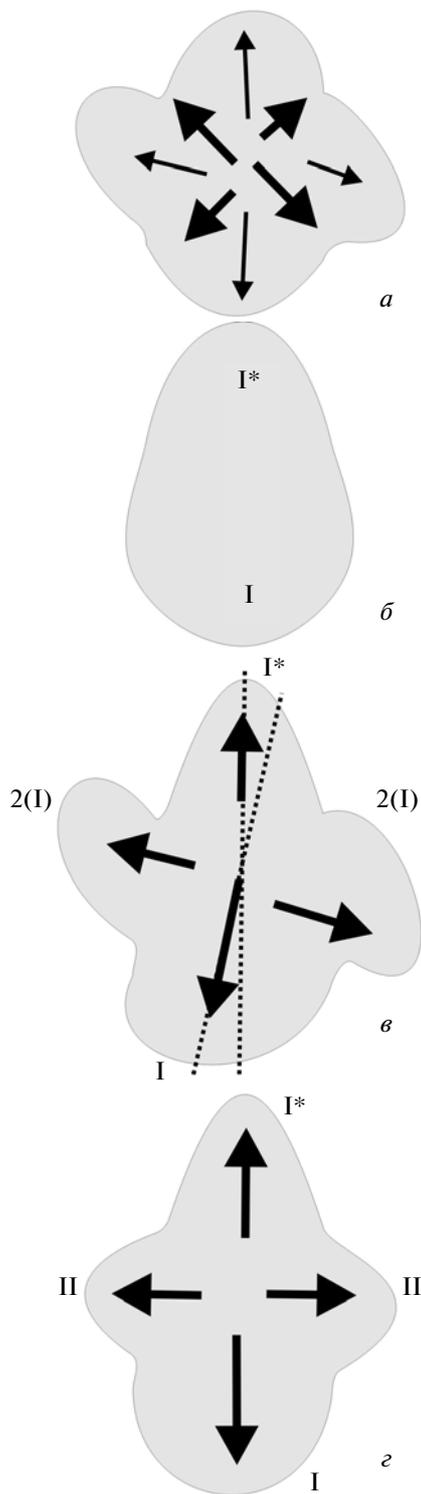
Все отличия от организации изменчивости у *D. nivalis* так или иначе связаны со смещением полярной и билатеральной организацией волоска на более ранние этапы морфогенеза волосковой клетки. Морфогенез всегда начинается с образования первых двух зачатков, расположенных на противоположных латеральных полюсах клетки, и один зачаток всегда немного меньше и развивается быстрее. Таким образом, с самого начала морфогенеза клетка имеет латеральную полярную ось и проходящую через нее главную плоскость симметрии. И все же изредка встречаются случаи “зеркально-поворотного” расположения четырех зачатков, когда они возника-

ют практически одновременно, являются зеркальными копиями и с равным успехом могут соответствовать двум зачаткам вильчатых лучей или же четырем зачаткам простых лучей волоска (рис. 4, а). Фактически, такая конфигурация четырех зачатков представляет более ранний этап ветвления волосковой клетки *D. nivalis* при вариантах развития, изображенных на рис. 3, а, б, и он не наблюдается у *D. nivalis* просто потому, что у этого вида вторичное ветвление первичных зачатков начинается очень рано, еще во время их собственного образования.

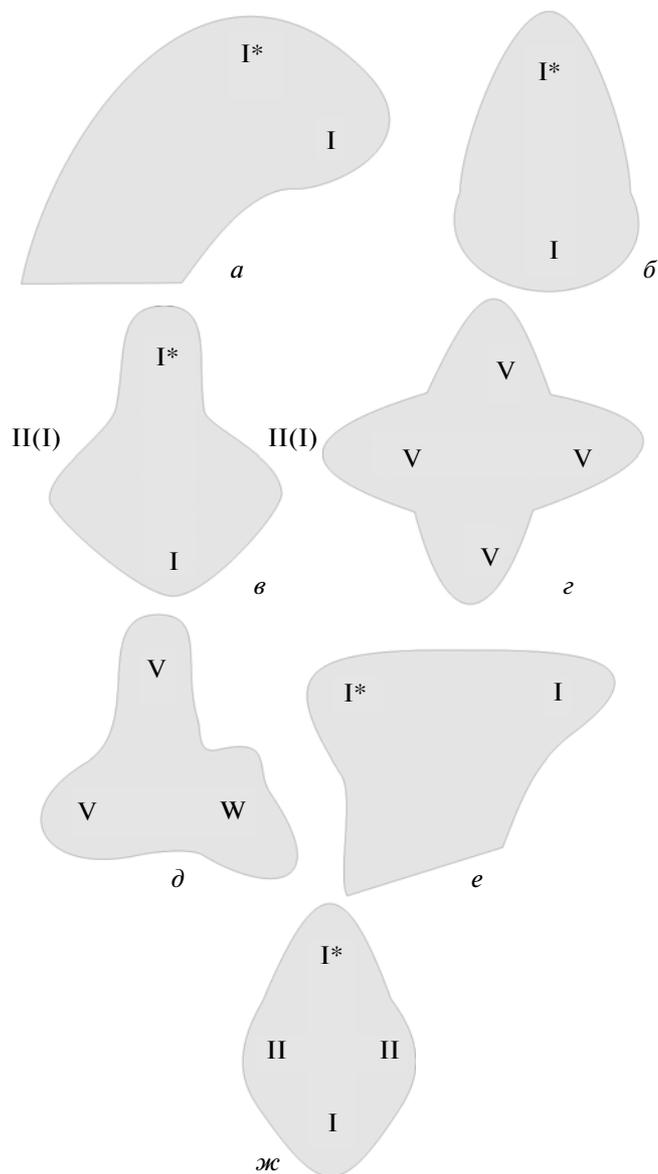
Обычно же на противоположных концах клетки образуются два первичных зачатка, представляющих две последовательные стадии развития одного и того же зачатка (рис. 4, б; ср. зачатки I\* и I), поэтому главная ось симметрии становится аналогом оси времени. Второй отстающий зачаток может развиваться как “архаическим”, так и “прогрессивным” способом. В первом случае из него выделяются два зеркально-симметричных зачатка (рис. 4, в; ср. зачатки 2(I)), которые, будучи потомками зачатка I, являются, тем не менее, первичными зачатками лучей, способными к вторичному ветвлению. Зачаток I\* имеет плоскость билатеральной симметрии, зачаток I – плоскость зеркально-поворотной симметрии (пунктирные линии на рис. 4, в), и ни одна из них не является плоскостью симметрии всего волоска. Во втором случае (рис. 4, г) зачатки I\* и I имеют единую плоскость билатеральной симметрии, а вторая пара зачатков (рис. 4, г; II) выделяется в перпендикулярной плоскости. Линейная последовательность развития первой и второй пары первичных зачатков становится возможной потому, что ни одна из осей симметрии не является зеркально-поворотной осью.

Связь между ориентацией полярных осей клетки и листовой пластинки выражена гораздо сильнее, чем у *D. nivalis*, – у большинства клеток зачаток первого луча обращен к проксимальному краю листа. Ветвиться может любой первичный зачаток, но вероятность ветвления зависит от его размера и истории развития. Чаще всего ветвится второй, самый крупный зачаток, а первый зачаток и зачатки второй пары лучей ветвятся с примерно одинаковой частотой. Наконец, в случаях, когда число первичных зачатков больше четырех, последние по времени возникновения зачатки оказываются самыми мелкими и, как правило, не ветвятся.

*Дестабилизация ветвления у D. incana.* У *D. incana* – вида, находящегося в самом начале второй восходящей ветви кривой, что очень близко к абсолютному минимуму среднего числа первичных зачатков (табл. I; трехлучевой волосок), морфогенез приобретает некоторое сходство с таковым простого волоска. Прежде чем выделить дистальную зону, способную к бифуркации, U-образная трубка долго растет в длину, изгибаясь в сторону дистального края листа (рис. 5, а). Относительный и абсолютный раз-



**Рис. 4.** Изменчивость ветвления сложного волоска у *D. daurica*: *a* – зеркально-поворотная симметрия первичного ветвления, *б* – выделение первого (I\*) и второго (I) первичных зачатков, *в* – сочетание зеркально-поворотного и билатерального ветвления, *г* – билатеральное ветвление, ост. обозначения см. на рис. 3, пояснения см. в тексте.



**Рис. 5.** Изменчивость ветвления сложного волоска у *D. incana* (*a–д*) и *D. borealis* (*е, ж*): *a* – изгиб и вытяжение зачатка сложного волоска (вид сбоку); *б* – выделение первого и второго первичных зачатков; *в* – билатеральное ветвление, *г, д* – конкуренция между образованием простых (V) и вильчатых (W) лучей; *е* – вид сбоку, *ж* – типичное ветвление сложного волоска *D. borealis*, ост. обозначения см. на рис., пояснения см. в тексте.

мер зачатков первой пары крайне изменчив, вплоть до инверсии их размера (рис. 5, б). Вариант, при котором образуется сначала первый луч, а потом еще три, встречается гораздо чаще, чем у *D. daurica*, но устроен совершенно иначе (рис. 5, в). Элементы архаической зеркально-поворотной симметрии полностью отсутствуют, и зачатки первой и второй пары лучей четко отличаются друг от друга. Возникает явная конкуренция между числом развивающихся первичных зачатков и вероятностью их ветвления –

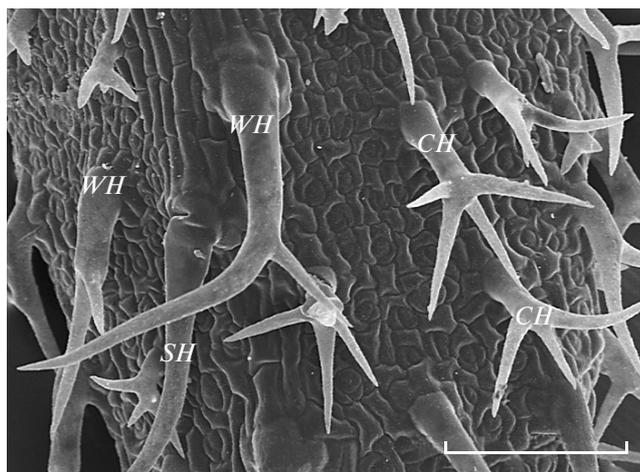


Рис. 6. Непрерывный спектр переходов между простыми (SH), вильчатыми (WH) и сложными (CH) волосками на листовой пластинке *D. incana*. Масштаб: 120 мкм.

образуются либо четырехлучевые волоски с неветвящимися зачатками (рис. 5, *г*), либо один из них ветвится, но число первичных зачатков сокращается до трех. Вообще развитие первичных зачатков дестабилизируется, так как часто возникают первичные зачатки столь малого размера, что из них не может развиться настоящий луч. Наконец, если у всех предыдущих видов простые и вильчатые волоски развивались на листовой пластинке гораздо реже, чем сложные, и, как правило, в определенных местах, чаще всего на краях листа, то у *D. incana* они развиваются вперемежку со сложными волосками (рис. 6). Очевидно, у этого вида образование простых и вильчатых волосков является пределом изменчивости ветвления сложных волосков.

Из всех видов рода сложные волоски *D. incana* ближе всего к таковым *Arabidopsis*, для которых характерно, что после выделения первого и второго зачатков первой пары лучей второй из этих зачатков расщепляется и выделяет два новых первичных луча (Schwab et al., 2000). В указанной работе сам момент расщепления на микрофотографиях не представлен; представлены лишь две последовательные стадии морфогенеза сложного волоска, одна из которых соответствует образованию первой пары первичных зачатков, а вторая — еще одного первичного луча. Ниоткуда не следует, что третий зачаток образуется именно путем расщепления второго первичного зачатка, а не из поверхности волосковой клетки — так, как это происходит у всех видов рода *Draba*, описанных в этой работе.

Это на самом деле принципиальный момент, так как в модели морфогенеза волосков, представленной в нашем предыдущем сообщении (Черданцев, Григорьева, 2010), к запрещенным вариантам морфогенеза можно отнести всего один — образование новой U-образной трубки не из сферического, а из

цилиндрического участка клеточной поверхности. Причина очень проста и состоит в том, что при одинаковых механических свойствах цилиндрическая оболочка гораздо сильнее сопротивляется внутреннему давлению, чем ее сферический аналог (Тимошенко, Войновский-Кригер, 1966).

У всех видов рода *Draba* вторичному ветвлению первичного зачатка непременно предшествует расширение дистальной поверхности U-образной трубки за пределы ее цилиндрического створа с последующей бифуркацией. На достаточно большом материале — несколько тысяч волосковых клеток шести видов с разными типами ветвления — мы ни разу не наблюдали расщепления всего первичного зачатка.

**Стабилизация нормы развития простых лучей.** У *D. borealis* форма сложного волоска еще напоминает о его сходстве с простым волоском, так как в начале развития возникает достаточно длинная U-образная трубка, скошенная относительно плоскости листовой пластинки (рис. 5, *е*), а вперемежку со сложными волосками еще встречаются простые и вильчатые. Однако ветвление стабилизируется, поскольку плоскость билатеральной симметрии всегда проходит через первые два зачатка, а вторая пара зачатков всегда развивается после выделения зачатков первой пары (рис. 5, *ж*).

Изменчивость первичного ветвления *D. sibirica* устроена очень просто и в основных чертах описана в предыдущем сообщении (Черданцев, Григорьева, 2010). Можно наблюдать полный спектр переходов между почти синхронным (симметричная бифуркация) и асинхронным (асимметричная бифуркация) развитием первой пары зачатков, а зачатки второй пары закладываются посередине между зачатками первой пары лучей или вовсе не закладываются. Простые и вильчатые волоски никогда не развиваются вперемежку со сложными волосками, а только на краях листовой пластинки или же на других органах, прежде всего, стебле (Григорьева, 2006).

То же самое можно сказать и об изменчивости первичного ветвления у *D. nemorosa* (рис. 7, *а*). Об этом виде, как и о *D. sibirica*, можно сказать, что у него появляется типичная последовательность стадий развития сложного волоска (рис. 7, *а*; 1–3). Несмотря на четырехлучевую организацию, типичный волосок билатерально симметричен из-за разной истории развития первичных зачатков. Ось, которая проходит через первые два зачатка, является полярной, поэтому плоскость, в которой они лежат, всегда является плоскостью билатеральной симметрии (рис. 7, *б*). Полярной же главная ось симметрии называется потому, что порядок ее формирования соответствует последовательности этапов морфогенеза одного и того же зачатка.

Очевидно, что зависимость, изображенная на рис. 2, представляет собой нечто большее, чем просто параметрическую зависимость. Если бы она была только параметрической, то нам следовало бы

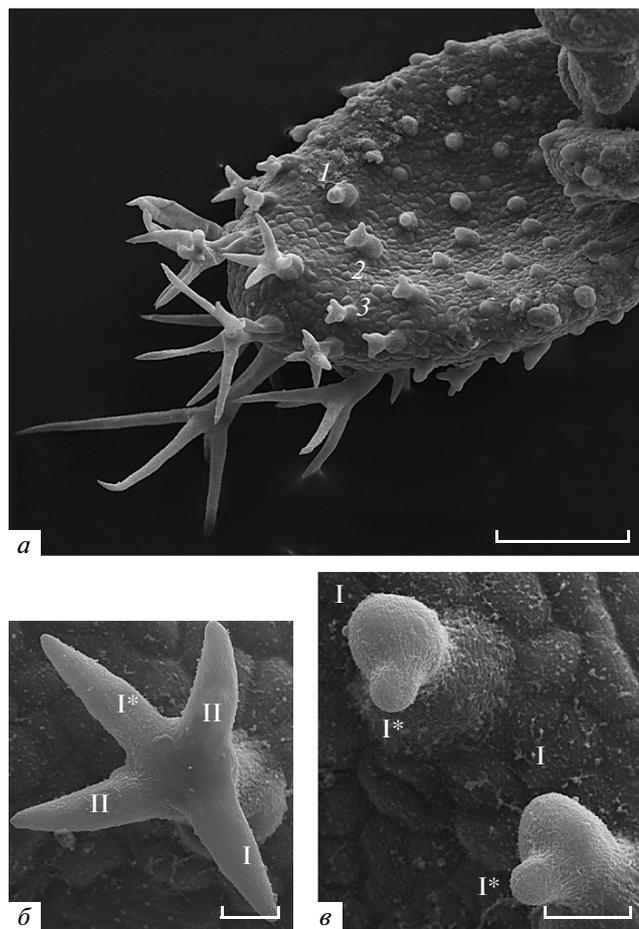
ограничиться утверждением, что существует единая для всех видов механика морфогенеза волосков, который при подстановке разных значений одного и того же параметра, приводит к разным результатам. В принципе, таким параметром можно было бы считать удельную скорость активного роста поверхности волосковой клетки, так как в модели, описанной в предыдущем сообщении (Черданцев, Григорьева, 2010), именно она служит параметром бифуркации. При его увеличении циклический рост *U*-образного зачатка сменяется формированием дистального расширения *U*-образной трубки, и происходит ветвление, выделяющее два новых *U*-образных зачатка. Естественно было бы считать, что замещение простых лучей вильчатыми происходит просто из-за уменьшения удельной скорости роста поверхности волосковой клетки.

Дело, однако, в том, что виды не просто укладываются на одну и ту же параметрическую кривую, но весь ее ход можно развернуть в виде непрерывной серии переходов между сменяющимися друг друга типами организации изменчивости. Это можно объяснить только тем, что за изменением значений бифуркационного параметра стоит перестройка структуры морфогенетических взаимодействий, разумеется, в пределах, очерченных механикой морфогенеза. Имеющийся в нашем распоряжении материал дает редкую возможность проследить не только последовательность этапов эволюции биологической структуры, но и само возникновение ее онтогенеза.

*Возникновение и эволюция онтогенеза сложного волоска*

В эволюционно исходном или же близком к нему состоянии (*D. nivalis*) онтогенез сложного волоска отсутствует потому, что повторяющиеся модули структуры (зачатки лучей) являются не простыми, а зеркальными копиями, которые в принципе не выстраиваются в линейную последовательность стадий развития. Для модулей, повторяющихся по закону зеркально-поворотной симметрии, нельзя сказать, является ли образование вторичных зачатков повторением или же продолжением морфогенеза первичных зачатков.

О возникновении онтогенеза сложного волоска можно говорить только с того момента, когда между модулями возникают различия, повторяющие таковые последовательных этапов развития одного и того же модуля. Именно таковы различия между первым и вторым зачатками, возникающие (в пределах внутрииндивидуальной изменчивости) уже у *D. nivalis*, но полностью реализующиеся у *D. daurica*, где именно они определяют билатеральную и полярную организацию ветвления всей волосковой клетки и отдельных зачатков лучей. Одновременно с этим возникает связь между поляризацией самой клетки и ее окружения. Первый зачаток обычно образуется



**Рис. 7.** Общий вид листовой пластинки (а), сформированный сложный волосок (б) и первичное ветвление волосковой клетки на последовательных стадиях развития, ост. обозначения см. на рис. 3, 4, пояснения см. в тексте. Масштаб: а – 100, б, в – 10 мкм.

из того латерального края клетки, который обращен к проксимальному краю листовой пластинки — значит, волосковая клетка начинает ощущать свои стороны, обращенные к противоположным концам листовой пластинки, как две разные поверхности, площадь которых увеличивается с разной скоростью. При этом в каждый момент времени различия между двумя зачатком повторяют различия между последовательными стадиями морфогенеза одного и того же зачатка и, если бы их дивергенция пошла дальше, они уже не могли бы считаться модулями одной и той же структуры. После того как первые два зачатка становятся различными, автоматически возникает различие между первой и второй парой зачатков.

Следующий шаг (*D. incana*) может показаться шагом назад, так как соотношение размеров первых двух зачатков варьирует шире, чем у *D. daurica*. На самом деле различие между ними только усиливается: первый зачаток практически никогда не ветвит-

ся, а из второго часто возникают сразу три луча. Здесь граница между первичным и вторичным морфогенезом размывается, но по совершенно иной причине, чем у *D. nivalis* и *D. daurica*, не связанной с возвращением морфогенеза к зеркально-поворотной симметрии. Мы наблюдаем непрерывный ряд переходов от образования из второго зачатка одной U-образной трубки с расширенной дистальной зоной до образования двух или (чаще) трех U-образных трубок без дистального расширения. В первом случае образуется вильчатый луч, а во втором — два или три простых луча. Это говорит об исчерпании исходной нормы вторичного морфогенеза зачатка и становления новой нормы, когда из первичного зачатка развивается U-образная трубка без дистального расширения.

Наконец, у таких видов, как *D. sibirica* и *D. nemorosa*, устанавливается настоящая последовательность “стадий нормального развития” сложного волоска, устойчивая настолько, что она даже не зависит от вида растения и морфологического типа волоска. Пространственно-временной порядок формирования зачатков становится, по сути дела, порядком формирования мест, где они должны возникать, зависящим от формы клетки (рис. 7, в). Волосковая клетка принимает сначала яйцевидную форму (первый первичный зачаток) (рис. 7, в; 1), затем — эллипсоидную (второй первичный зачаток) (рис. 7, в; 2). Первый зачаток (обращенный к проксимальному концу листа) развивается быстрее других, но зато и раньше других заканчивает свое развитие, а второй (обращенный к дистальному концу листа) немного отстает в своем развитии, но зато (точнее, поэтому) получается самым крупным. Вторая пара зачатков развивается в последнюю очередь и только в том случае, если расстояние между первыми двумя зачатками больше минимального размера первичного зачатка луча. Практически обязательной является такая стадия развития, на которой возникает четкая иерархия радиусов кривизны зон волосковой клетки: наименьший радиус имеет поверхность ее проксимального края, следующий по величине радиус кривизны имеет поверхность противоположного края клетки, а наибольший радиус имеют участки, лежащие в плоскости, перпендикулярной главной оси симметрии.

Остается, пожалуй, самый трудный вопрос: почему вообще возникает онтогенез волоска и почему эволюция онтогенеза происходит в описанном направлении, другими словами, почему вид не только занимает определенное положение на кривой, изображенной на рис. 2, но и движется по ней? В этом состоит главное отличие обычного представления о морфогенетических ограничениях хода эволюции от получившегося в этой работе результата.

Единственным следствием возникновения и эволюции онтогенеза волоска, которое могло бы иметь биологический смысл, является некоторая

морфологическая стабилизация. Изменчивость сохраняется, но упрощается — число ее направлений у таких видов, как *D. nemorosa* и *D. sibirica*, существенно уменьшается по сравнению с такими видами, как *D. daurica*, *D. incana* и *D. borealis*. Обычно считается, что в этом и состоит основная функция онтогенеза, возникающая под действием стабилизирующего отбора (Шмальгаузен, 1946; Шишкин, 1984; Waddington, 1949). Даже если допустить, что стабилизирующий отбор — достаточное условие возникновения и эволюции онтогенеза, то из наших данных следует, что оно не является необходимым, так как нельзя всерьез рассуждать об адаптивной ценности конфигурации лучей.

Более реалистичной представляется гипотеза о том, что наблюдаемый ход эволюции является коррелятивным эффектом любого отбора, действие которого связано с уменьшением удельной скорости роста клеточной поверхности. Скорость роста оболочки замедляется одновременно с ростом величины модуля Юнга (Мартынов, 1982) из-за упорядочения встраивающихся в нее фибрилл целлюлозы, и если это упорядочение идет быстрее, то площадь оболочки быстрее утрачивает способность как к упругому растяжению, так и к активному изменению формы. Однако не видно биологических причин, по которым отбор мог бы долго действовать в одном и том же направлении, поскольку в пределах рода *Draba* возникают самые разнообразные жизненные формы (Григорьева, 2006, 2008).

Остается единственная логическая возможность, впервые указанная Креславским (1991). Направленная эволюция может быть следствием направленного накопления разнонаправленных флуктуаций отбора. Это означает, что морфогенез представляет своего рода фильтр или клапан, который пропускает только флуктуации одного и того же знака — в механике это называется неголономной связью (Гантмахер, 1966). Именно так, без привлечения селекционных гипотез, можно объяснить столь разные, казалось бы, явления, как возникновение доминантности (Креславский, 1991) или же смещение признаков формирующейся структуры на более ранние этапы ее формирования (Cherdantsev et al., 1996) — один из самых распространенных модусов эволюции онтогенеза.

Для морфогенеза волосков таким фильтром или клапаном является механика взаимодействия первичных зачатков лучей. Напомним (подробнее см.: Черданцев, Григорьева, 2010), что зачатки являются активными оболочками, которые не просто растягиваются под действием внутреннего давления, но активно увеличивают свою площадь за счет встраивания новых структурных элементов. В дополнение к силам упругого (радиального) растяжения внутри оболочки возникают силы активного (тангенциального) давления, и между увеличением площади поверхности и ростом ее кривизны возникает не отри-

цательная, как в обычной упругой оболочке, а положительная обратная связь.

Из этого общего положения следует, что механическое равновесие двух сферических зачатков с равными радиусами неустойчиво. Края одного зачатка упираются в края другого, и если радиус одного из них случайно уменьшается, то при механическом равновесии радиус другого зачатка увеличивается. Из-за увеличения отношения поверхности к объему в меньшем зачатке соотношение действующих на него сил сдвигается в пользу сил тангенциального давления и его сферическая форма раньше утрачивает устойчивость — он будет переходить к *U*-образной форме раньше, чем более крупный зачаток. Напротив, поверхность более крупного зачатка из-за более низкого отношения поверхности к объему будет растягиваться силами внутреннего давления без возникновения активных напряжений, оставаясь сферической поверхностью, и потеряет устойчивость позже.

Таким образом, разделение двух зачатков на “быстрый” (более мелкий) и “медленный” (более крупный) происходит естественно, путем самоорганизации. Понятно также, что более крупный размер “медленного” зачатка увеличивает вероятность образования из него не простой, а расширенной *U*-образной трубки, способной ко вторичному ветвлению. В то же время оба зачатка развиваются в едином времени, что уменьшает вероятность их зеркальной дубликации.

Это объясняет, например, почему зачатки второй пары лучей образуются только после оформления первых двух зачатков. На “яйцевидной” стадии развития переходная зона между двумя полюсами имеет такую форму, которая подразумевает анизотропию упругих напряжений, а это препятствует возникновению в ней новых сферических зачатков до тех пор, пока эти полюса не станут *U*-образными трубками. Получается, что механика морфогенеза клеточной поверхности включает в себе практически полную программу эволюции онтогенеза, которая просто разворачивает пространственные различия в виде временной серии морфологических изменений.

Гипотеза направленного накопления разнонаправленных эффектов отбора вполне удовлетворительно объясняет как возникновение онтогенеза волоска, так и дальнейший ход его эволюции. Приуроченность ее этапов к определенным видам не является случайной только в одном отношении. Эволюция онтогенеза должна заходить дальше в тех группах, представителям которых чаще приходилось сталкиваться с изменением направления отбора. Исходя из того, что известно об эволюции жизненных форм крупнок, именно к такой группе видов относятся *D. nemorosa* и *D. sibirica* — один вид представляет монокарпическую, другой — многолетнюю жизненную форму, и оба вида больше всего, хотя и в

разных направлениях, удаляются от эволюционно исходной жизненной формы представителей рода *Draba* (Григорьева, 2008).

Наиболее важным нам кажется то, что материалом эволюции волосков служит внутри-индивидуальная изменчивость, источником которой является сама по себе механика морфогенеза волосковых клеток. Такая изменчивость зависит исключительно от геометрии движения клеточной поверхности, и возникает полный спектр переходов между внутри-индивидуальными и таксономическими различиями, из-за чего, собственно, и удается реконструировать ход эволюции.

При самой низкой удельной скорости активного роста наружной поверхности волосковой клетки (независимо от ее размера) из нее развиваются простые волоски. Чаще всего они образуются на максимально “кривых” поверхностях органов растения — на стебле и краях листовых пластинок, где волосковые клетки имеют анизотропную форму (Черданцев, Григорьева, 2010). При такой анизотропии поверхность оказывает более сильное пассивное сопротивление раздувающему ее внутреннему давлению. В данном случае органоспецифические, т.е. внутрииндивидуальные, различия вообще не требуют собственной генетической детерминации, так как достаточно генетически детерминированных различий формы органов, на которых развиваются волосковые клетки.

Если удельная скорость роста возрастает, то должны возникать сначала вильчатые, а затем сложные волоски — также в пределах внутрииндивидуальной изменчивости. Переход внутрииндивидуальных различий в таксономические различия тесно связан с формированием онтогенеза, когда форма образуется путем линейной последовательности преобразований (последующие события являются “логическим следствием” предшествующих по времени событий), поддающейся генетическому программированию.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Белоусов Л.В. Биологический морфогенез. М.: Наука, 1987. 239 с.
- Гантмахер Ф.Р. Лекции по аналитической механике. М.: Наука, 1966. 300 с.
- Григорьева О.В. Изменчивость развития морфологических структур у *Draba daurica* L. (Brassicaceae) и определяющие ее факторы // Ботан. журн. 2006. Т. 91. № 9. С. 1341–1353.
- Григорьева О.В. Новый метод анализа взаимодействия модулей растения на примере растений рода *Draba* // Вестн. ТвГУ. 2008. Вып. 9. № 25. С. 50–54.
- Креславский А.Г. О происхождении морфологических инноваций. Современная эволюционная морфология. Киев: Наук. думка, 1991. С. 176–189.
- Мартынов Л.А. Роль макроскопических процессов в формообразовании (физические и математиче-

- ские модели). Математическая биология развития. М.: Наука, 1982. С. 135–155.
- Романовский Ю.М., Степанова Н.В., Чернавский Д.С. Математическая биофизика. М.: Наука, 1984. 320 с.
- Тимошенко С.П., Войнаровский-Кригер С. Пластины и оболочки. М.: Наука, 1966. 300 с.
- Уоддингтон К.Х. Основные биологические концепции. На пути к теоретической биологии (пролегомены). М.: Мир, 1970. С. 23–64.
- Черданцев В.Г. Морфогенез и эволюция. М.: Изд-во КМК, 2003. 360 с.
- Черданцев В.Г., Григорьева О.В. Геометрия и механика морфогенеза активных оболочек на примере волосковых клеток растений рода *Draba* L. // Онтогенез. 2010. Т. 41. В печати.
- Шишкин М.А. Индивидуальное развитие и естественный отбор // Там же. 1984. Т. 15. № 2. С. 115–136.
- Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 396 с.
- Belousov L.V. The dynamic architecture of a developing organism. N.Y.: Cluwer Acad. Publ., 1998. 390 p.
- Cherdantsev V.G., Kreslavsky A.G., Severtsov A.S. Episelective evolution // *Evol. Theor.* 1996. V. 11. P. 69–87.
- Falconer D.S. Introduction to quantitative genetics. L.: Longman, 1981. 420 p.
- Folkers U., Berger J., Hülskamp M. Cell morphogenesis of trichomes in *Arabidopsis*: differential regulation of primary and secondary branching by branch initiation regulators and cell size // *Development*. 1997. V. 124. P. 3779–3786.
- Hülskamp M., Folkers U., Schnittger A. Trichome development in *Arabidopsis thaliana* // *Int. Rev. Cytol.* 1998. V. 186. P. 147–178.
- Luo D., Oppenheimer D.G. Genetic control of trichome branch number in *Arabidopsis*: the roles of the *FURCA* loci // *Development*. 1999. V. 126. P. 5547–5557.
- Mulligan G.A. The genus *Draba* in Canada and Alaska: key and summary // *Can. J. Bot.* V. 54. № 12. 1976. P. 1386–1393.
- Oster G.F., Shubin N., Murray J.D., Alberch P. Evolution and morphogenetic rules: the shape of the vertebrate limb in ontogeny and phylogeny // *Evolution*. 1988. V. 42. P. 862–884.
- Schwab B., Folkers U., Ilgenfritz H., Hülskamp M. Trichome morphogenesis in *Arabidopsis* // *Proc. Roy. Soc. L.B.* 2000. V. 355. P. 879–883.
- Uphof J.C.T. Plant hairs / Eds Zimmermann W., Ozenda P. G. V. 5. Berlin: Gerb. Bornträger, 1962. 205 p.
- Waddington C.H. Organizers and genes. Cambridge: Univ. Press, 1949. 240 p.

## Morphogenetic Bases and Parametric System of Trichome Evolution in Plants of the Genus *Draba* L.

V. G. Cherdantsev and O. G. Grigor'eva

Moscow State University, Vorob'evy gory, Moscow, 119899 Russia  
e-mail: arnosnew@mail.ru

**Abstract**—Using quantitative morphological analysis of light microscopy data, the normal variation of trichome morphogenesis is studied in six whitlow grass species (*Draba* L.) and the morphological variation of adult trichomes in 11 species. The evolution consists in the transition from a radial morphogenesis pattern to bilateral and replacement of complex (branched) trichome rays with simple (unbranched) rays. A parametric system is constructed for classification of the ray morphology; this system includes two parameters—the ratio of the numbers of complex to simple rays, characterizing the probability of secondary branching of primary buds, and the number of primary buds, characterizing the probability of primary branching on the surface of the trichome cell. In this parametric space, all of the studied species fit well a third-order curve consisting of two ascending branches displaying a positive correlation between the primary and secondary branchings and a descending branch, located between them, where the primary and secondary branches are negatively correlated. The deduced evolutionary direction is almost independent of the size of the trichome cells and is explained exclusively by the mechanics of morphogenesis: acceleration in the development of the primary bud of the ray decreases the probability of its own branching and creates additional elastic extension of the cell surface, preventing other buds from branching. The morphogenesis itself appears to be a mechanically non-holonomic system, filtering in a selective manner the fluctuations of the same sign, which explains the directed pattern of its evolution. In the evolutionarily initial state, trichome ontogenesis is absent because its modules (primary buds) are formed by a mirror duplication. The ontogenesis commences when mirror symmetry in the formation of modules is lost and replaced with an axial pattern; thus, the change in the morphological type of buds is a direct consequence of the emergence of ontogenesis and its further evolution. Its main material is intraindividual variation, the only source of which is the mechanics of morphogenesis itself. It is found that morphological evolution can take place at an initially zero heritability and zero adaptive value of morphological differences.

**Key words:** morphogenesis, evolution, self-organization, intraindividual variation, cell membrane, genus *Draba* L., unicellular trichomes, branching