

АРМЕН ТАХТАДЖЯН

ПРИНЦИП КОРРЕЛЯТИВНОЙ РЕВЕРСИИ И УЧЕНИЕ ОБ УРОДСТВАХ РАСТЕНИЙ

Учение об аномальных структурах, или тератология, является „больным местом“ современной ботаники. Уродства, или *terata*, требуют своего морфологического толкования и каузального объяснения; но отсутствие плодотворной руководящей идеи привело постепенно к тому, что ботаники „устали“ от бесплодной, в сущности, возни с грудой аномалий. Современная ботаника явно тяготеет всеми этими явлениями „метаморфогенезиса“, новейшие морфологи-теоретики лишь сравнительно очень редко черпают из тератологии аргументы для своих построений, и чувствуется, что, если бы это было возможно, то они с удовольствием выбросили бы за борт всю область аномалий. Но было время, когда тератология активно привлекалась к разрешению многих и притом наиболее запутанных вопросов морфологии. На тератологической основе строились многие морфологические теории; но после увлечения тератологией морфология скоро отвернулась от нее. Каузальное и филогенетическое толкование метаморфогенезиса натолкнулось на непреодолимые препятствия. Обнаружились слишком большой разницей в толкованиях и многочисленные противоречия между выводами тератологии и сравнительной морфологии. В результате переоценка тератологии сменилась ее недооценкой. Появляется стремление рассматривать проблему аномалии как проблему чисто онтогенетическую, не обязывающую нас к филогенетическим заключениям. Все это объясняется, с нашей точки зрения, шаткостью методологических основ тератологии.

Основной „руководящей“ идеей „филогенетической“ тератологии является принцип реверсии. Признание атавистического характера уродства является основой их исторической интерпретации. Но когда многие стали отрицать самую атавистическую природу уродств, тогда тератология у них оказалась наукой уже чисто эмпирической, потерявшей свой теоретический остов и представляющей, в сущности, нагромождение малопонятных феноменов.

Тератология ждет своей реформы. Она должна стать наукой эволюционной; аномальные структуры наряду с каузальным их анализом должны найти свою историческую, филогенетическую интер-

претацию (Козо-Полянский, 1937); но для этого она должна иметь свою руководящую идею. Принцип реверсии в старой ее редакции не выдержал испытания. Значит ли это, что мы должны совершенно выбросить его из нашего арсенала? Анализ фактического материала современной тератологии приводит нас к выводу, что в основу тератологии как морфоэволюционной дисциплины должен быть положен принцип реверсии, но в совершенно ином и новом его понимании. Ключ к пониманию истинного характера реверсий нужно искать в корреляции органов и в коррелятивной их эволюции.

При адаптивной эволюции органов коррелятивная их связь выражается не только в их „коадаптации“. Связь эта простирается гораздо глубже. Когда какой-либо орган эволюирует, т. е. когда изменяется в определенном направлении его „наследственная основа“, то при этом наследственные механизмы других органов не могут не реагировать на это тем или иным образом. Наряду и помимо наблюдаемой нами морфологической коадаптации должна происходить и коадаптация чисто генотипическая, фенотипически „скрытая“. Иначе говоря, при изменении наследственной природы данного органа неизбежно должна измениться и наследственная природа других, прежде всего гомологичных, органов. Это связано с тем, что при близости наследственных механизмов гомологичных органов изменение одного из них неизбежно должно найти свое адекватное отражение в другом. Это есть простой результат тесной организационной связи гомологичных механизмов. Однако это адекватное изменение, происходя в другой системе реакционных связей и в другом направлении приспособительной эволюции, является изменением „скрытым“. Оно не дает фенотипического эффекта, ибо такой эффект обозначал бы утерю адаптаций и представлял бы собой просто уродство. Но когда это происходит, тогда мы имеем дело с „уродствами“, которые, следовательно, представляют собой фенотипическое выявление латентной эволюции данного органа. Поясним эту мысль.

Допустим, мы имеем дело с тремя гомологичными органами, напр. с вегетативными листьями, плодolistиками и тычинками. Обозначим их символами А, В, С. Если в процессе адаптивной эволюции А превратилось в A_1 , напр. сложный лист стал простым, то это не может так или иначе не отразиться и на органах В и С. Эти последние могут фенотипически совершенно не измениться, и видимая их форма может остаться прежней, но при превращении А в A_1 наследственная их основа не может остаться прежней и должна так или иначе измениться. Но если превращение А в A_1 является одновременно и генотипическим и фенотипическим, так как представляет собой адаптивную эволюцию, то превращение В и С в B_1 и C_1 является чисто генотипическим, скрытым от наблюдателя. Их генотип так или иначе изменился, но фенотип остался тот же или почти тот же. Мы

имеем здесь дело с латентной, фенотипически скрытой эволюцией органа.

Как же можно убедиться в реальности латентной эволюции? Не является ли она теоретическим вымыслом? К счастью, имеется целый круг явлений, где латентная эволюция обнаруживается фенотипически. Это—так называемые явления „реверсии“. В качестве примера мы возьмем опять листовые органы покрытосемянного растения. По современным представлениям, плодолистик возникли из листьев, но не из листьев современного типа, а из более примитивно устроенных архаических листьев предков покрытосемянных. В случаях реверсии плодолистик вновь принимают вид открытых мегаспорофиллов, но, как и следовало ожидать (исходя из принципа латентной эволюции), последние имеют вид листьев вполне современного типа, то-есть похожи на высокопрогрессивный тип простого листа с сетчатой нервацией. Следовательно, „реверсия“ является здесь корреспондирующей или коррелятивной. Это явление можно назвать *законом коррелятивной реверсии*. В ее основе лежит латентная эволюция органа. Подобная „модернизованная“ реверсия плодолистика объясняется, следовательно, тем, что, помимо адаптивной своей эволюции, выражающейся в приспособлении к своим вполне специальным функциям, плодолистик в „скрытом“ виде проделал весь путь от архаического листа до современного. Следовательно, *наряду с явной эволюцией как плодолистика он проделал скрытую эволюцию в качестве листа*. Из этого мы можем сделать вывод, что каждый орган в процессе своей эволюции параллельно и в открытом виде проходит путь эволюции того органа, результатом метаморфоза которого он является.

Все случаи „реверсии“ можно истолковать подобным же образом. Никогда не происходит настоящего возврата к исходной анцестральной форме. „Возврат“ всегда носит резко выраженный коррелятивный характер и обнаруживает латентный ход эволюции генотипа. Вся тератология растений является тому подтверждением. Приведем несколько примеров.

Хорошо известны открытые в 1904 Holferty „промежуточные образования“ у *Mnium*. Эти „полуантеридии“ и „полуархегонии“ блестяще подтверждают гомологию половых органов высших растений. Они показывают, что мужские и женские половые органы возникли из какого-то третьего нейтрального органа. Всякому однако ясно, что здесь нет настоящей реверсии, так как половые органы возникли не из структур, подобных этим промежуточным образованиям, а произошли в конечном счете из гаметангиев водорослевого предка. Элемент реверсии в этих уродливостях заключается лишь в том, что в одном органе здесь рядом находятся оба типа гамет. Но реверсия здесь *лишь относительная*, так как подробных промежуточных образований *в природе*, конечно, никогда не было. Однако, тератологическое воз-

никновение этих образований целиком объясняется латентной эволюцией антеридиев и архегониев. Когда первоначально-нейтральный орган дифференцировался на мега—и микрогаметангии (аргехонии и антеридии), то каждый из этих органов проделал в латентной форме путь эволюции другого. Иначе невозможно было бы объяснить образование яйцеклетки в антеридии или возникновение сперматозондов в архегонии. Ведь здесь, по существу, нет возврата, а есть лишь своего рода коррелятивное взаимоуподобление.

У некоторых видов *Salix* случается, что или плодолистики метаморфозируются в микроспорофиллы, или, наоборот, последние превращаются в плодолистики. Эти *terata* показывают гомологию спорофиллов цветка, но совершенно ясно, что здесь нет реверсии в обычном смысле слова. Микроспорофилл наряду со своей специфической эволюцией в скрытой, фенотипически непроявлявшейся форме проделал и эволюцию плодолистика. Ту же латентную эволюцию проделал и мегаспорофилл.

Замечательным случаем коррелятивной реверсии является появление уродливых семезачатков с интегументами, превращенными в листочки. Подобная „виресценция“ семезачатков встречается столь часто, что она послужила главным основанием в создании фолиолярной теории семезачатка (Worsdell, 1904; 1916). Интересно, что виресценцию можно вызвать и экспериментально (Рыжков, 1936). Однако все эти факты истолковываются слишком прямолинейно. В настоящее время накапливается все больше данных, говорящих за происхождение интегумента из стерилизованных и сросшихся между собой спорангиев (Benson, 1904; De Hann, 1920; Halle, 1933). Есть все основания думать, что интегумент есть просто сильно видоизмененный фертильный телом. Но и листья также имеют в конечном счете теломное происхождение. Если это так, то тогда становится понятным тератологическое превращение интегумента в лист. При столбуре у помидора нижние семезачатки нередко превращаются даже в перистые листья. Это возможно лишь потому, что интегумент, как орган теломного происхождения и, следовательно, в конечном счете гомологичный мегафиллу, в процессе латентной эволюции приобрел генотипическую способность давать уродливость листового типа. Здесь—один из наиболее ярких случаев коррелятивной реверсии.

Закон коррелятивной реверсии позволяет нам за всеми *lusus naturae*, за этими „уродливостями“ видеть глубокие морфоэволюционные связи. Явления „метаморфогенезиса“ могут быть включены в поле зрения теоретической ботаники на более твердой идейной базе. Нам представляется, что тератология растений могла бы быть перестроена на основе принципа латентной эволюции и закона коррелятивной реверсии. Тогда она могла бы оказать неоценимые услуги филогенетической морфологии.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. *Benson, M.* 1904. Telangium Scotti, a new species of Telangium (Calymmatotheca) showing structure. *Annales of Botany*, v. 18, № 69.
2. *De Hann.* 1920. Contribution to the knowledge of the morphological value und the phylogeny of ovule and its integuments. Groningen.
3. *Halle, T. G.* 1933. The structure of certain fossil spore—bearing organs believed to belong to pteridosperms. *Kungl. Svenska vetenskapsakademiens Handlingar*, Tredje Serien. Band 12, № 6.
4. *Holferty.* 1904. The Archegonium of *Mnium cuspidatum*. *Bot. Gaz.*, 37.
5. *Козо-Полянский В. М.* 1937. Теретология цветка и новые вопросы его теории. *Сов. Бот.*, № 6.
6. *Рыжков В. Л.* 1936. Ультравирус и морфогенез у растений. Сборник „Памяти К. А. Тимирязева“. Биомедгиз.
7. *Worsdell.* 1904. The structure and morphology of the ovule. *Ann. of Bot.*, 18.
8. *Worsdell.* 1916. The principles of plant teratology. II. London.

ԿՈՒՆԵԼՅԱՏԻՎ ՌԵՎԵՐՍԻԱՅԻ ՍԿԶԲՈՒՆՔԸ ԵՎ ՈՒՍՄՈՒՆՔԸ ԲՈՒՅՍԵՐԻ ԱՅԼԱՆԴԱԿՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ՄԱՍԻՆ

(Ա Մ Փ Ո Փ Ո Ւ Մ)

Ուսումնասիրելով և վերլուծելով ժամանակակից տերատոլոգիայի փաստական նյութը, հեղինակը գալիս է այն եզրակացություն, որ բևեռային սկզբունքը պետք է վերամշակվի նոր հիմունքով: Ըստ հեղինակի կարծիքի՝ բևեռային ոչ թե բացարձակ է, այլ կոռելյատիվ: Բևեռային լրիվ կերպով չի վերադարձնում օրգանը դեպի նախնական ձևը, այլ արտահայտում է ավելի շուտ այն լատենտ էվոլյուցիան, որ տվյալ օրգանն անցել է իր պատմություն ընթացքում: