

Д. В. Леонтьев

ФИЛУМ И ЭПИМОРФА В МИРЕ ГРИБОВ: СБЛИЖЕНИЕ ИЛИ ПРОТИВОПОСТАВЛЕНИЕ?

Размышления над книгой И. В. Змитровича
«Эпиморфология и тектоморфология высших грибов»

Книга И. В. Змитровича «Эпиморфология и тектоморфология высших грибов» является одним из первых ростков интереснейшего, крайне малоизвестного направления общей микологии — теории морфотипов и планов строения высших грибов.

Научная и просветительская ценность работы не вызывает сомнения. По сути, в русскоязычной среде впервые появилась книга, обобщающая проблематику структурной морфологии грибов в систематическом аспекте. Внимательный читатель, безусловно, оценит многочисленные достоинства этого фундаментального труда, среди которых — глубина осмысления материала, использование интереснейших примеров и малоизвестных фактов, тщательный подбор иллюстраций, богатейший понятийный аппарат, интеллигентный стиль изложения. Вне всякого сомнения, «Эпиморфология и тектоморфология высших грибов» станет настольной книгой ближайшего поколения микологов.

Целью настоящего очерка является не столько анализ содержания этой работы (с которым читатели могут ознакомиться самостоятельно), сколько обсуждение ряда теоретических посылок, которые автору этих строк представляются интересным предметом дискуссии. В частности, речь идет о вопросе противопоставления филогенетической и экоморфологической систем органического мира, *филемы* и *экоморфемы* (последний термин автор заменяет на «эпиморфему» — и эта замена представляется нам удивительно удачной).

Наметившееся в последнее время разграничение между филемой и эпиморфемой Иван Викторович уже на первых страницах книги решительно отвергает. Надо отметить, что это отрицание носит скорее программный характер: уже во второй главе автор предоставляет читателю всю гамму фактического материала, свидетельствующего, на мой взгляд, как раз о принципиальной несводимости двух этих понятий. Метко описывается глубокая полифиле-

тичность грибов *sensu lato*, выделяются филогенетически-гетерогенные морфотипы, где среди грибов рассматриваются даже «потерянные для микологии» *Amoebidiales* и церкомонады *Aphelidea*. Наконец, автор констатирует экоморфологическую близость грибов и бесхлорофильных растений (именно за это обычно ругают экоморфологов-«сепаратистов»)!

Тем не менее, следуя выдвинутой программе, И. В. Змитрович находит интересный путь снятия указанного противоречия: он выдвигает концепцию *сращения филемы и эпиморфемы на видовом уровне*. Предполагается, что крупные морфотаксоны (растения, грибы...) весьма далеки по своему наполнению от таксонов филогенетических, но, по мере снижения иерархического уровня и учета все более тонких особенностей организмов, совпадения между системами становятся все более глубокими, — и в результате, на уровне вида, филема и эпиморфема сливаются воедино.

Надо отдать должное изяществу этой модели. Однако при попытке ее реализации нас ждут определенные затруднения. Например, в систематике миксомицетов наиболее общим морфологическим критерием является конструкция спорофора (плодового тела, представляющего в этой группе репродуктивную стадию развития всего организма). На уровне порядков репродуктивные морфы принципиально не совпадают с филотаксонами (в трех из четырех основных порядков представлены все 5 типов плодовых тел, а в четвертом, *Trichiales*, отсутствуют только этиалии). Следуя логике И. В. Змитровича, мы могли бы ожидать, что на уровне семейств и родов ситуация изменится, экоморфы «приблизятся» к таксонам, а на уровне вида — сольются с ними. Увы, если первое еще в какой-то мере справедливо (например, конструкция стебельчатого спорангия у *Trichiaceae* и *Stemonitidaceae* принципиально различна), то на уровне вида нас ждет полное разочарование: оказывается, один и тот же вид может образовывать спороношения сразу нескольких разных типов: например, *Badhamia melanospora*, *Didymium squamulosum*, *Physarum mutabile* и мн. др. образуют стебельчатые и сидячие спорокарпы, а также плазмодиокарпы. Иногда подобное разнообразие наблюдается даже в пределах «колонии», сформированной одним плазмодием. Один и тот же вид (и особи!) миксомицета, на одной и той же стадии развития, попадает в три различных «класса» эпиморфемы! Вот вам и сращение на видовом уровне.

Однако И. В. Змитрович, как высокорудированный специалист, разумеется, осведомлен о проблемах такого рода. Он противо-

поставляет им тезис, что по мере учета как можно большего количества признаков эпиморфологическая система неизбежно приближается к генетической — т.е. при анализе одного-единственного морфопризнака системы могут и не совпасть, но уж если проанализировать все и вся — тогда совпадение будет полным. Да, теоретически это так, особенно если среди признаков, учтенных в эпиморфеме (!), окажутся хромосомные числа и структура вариативных участков генома. Однако следует помнить, что старая добрая мечта об «учете всех признаков» потерпела в систематике грандиозное фиаско, — не только в силу своей явной утопичности, но и потому, что породила проблему иерархии, «значимости» этих самых признаков, обоснованности их включения в систему того или иного типа.

Здесь мы вплотную подходим к фундаментальному вопросу о том, какие признаки вообще можно использовать в экоморфологии, а какие — нет. Как справедливо отмечает И. В. Змитрович, этот вопрос тесно связан с учением об «адаптивных» и «инадаптивных» признаках.

На первых же страницах своего труда И. В. Змитрович выдвигает принцип-максиму «*все признаки адаптивны*», и подчеркивает, что иногда систематики эту адаптивность игнорируют, т. к. она проявляется на ином структурном уровне, либо в иной период онто- и филогенеза. Такому крайнему адапционизму можно, как минимум, противопоставить данные А. А. Любищева, который указывал на недоказуемость приспособительной природы многих морф, их стохастическую, сцепленную или даже скрытую модификационную основу. Интересно, что И. В. Змитрович цитирует высказывания С. В. Мейена о «непроверяемости, расплывчатости и незвристичности» большинства адапционистских гипотез, однако не оспаривает его, а смещает акцент на метамерную (модульную) теорию как способ выхода из этого тупика — способ, безусловно, ценный, однако не решающий проблему как таковую.

Вера во «всеобщую адаптивность» давно уже стала чем-то вроде биологической религии. Видя ярко окрашенные плоды растений, мы привычно объясняем это тем, что они привлекают внимание птиц, распространяющих семена. Обнаружив столь же яркую окраску корнеплодов редиса (которые никто не видит и не распространяет) адапционист запнется, но ненадолго: должно быть содержащиеся в корнеплоде антоцианы отпугивают вредителей. Хорошо, но почему тогда у других растений корнеплоды не окрашены? Наверно

они защищаются от вредителей как-то иначе... и так далее. Аналогично можно действовать и в мире грибов: красная шляпка *Russula emetica* — это предупреждение о токсичности. Красная шляпка *Russula vesca* — вероятно, мимикрия под ядовитые виды. А как же остальные сыроежки — с желтыми, зелеными, и, главное, белыми шляпками? Ничего, тоже что-нибудь придумаем...

По сути, невозможно себе представить сочетание признаков, которое адапционисты не смогли бы объяснить. А в этом легко усмотреть нарушение фундаментального Принципа фальсификации, выдвинутого Карлом Поппером: по-настоящему научным является лишь то знание, которое может быть опровергнуто фальсифицированными данными. Т.е. если бы кто-то в результате подделки произвел «организм», структура которого поставила бы адапционистов в тупик, их теорию можно было бы считать научной. Увы, адапционизм подозрительно все силен: он способен объяснить любой парадокс... Для сравнения заметим, что представить «фальсификацию», ставящую в тупик систематику или морфолога, совсем не трудно.

На мой взгляд, догматический адапционизм лишает нас возможности увидеть важнейший аспект биологической реальности. Он устраняет из рассмотрения наиболее удивительные феномены конвергенции — те, что обычно называют аналогиями органов (понятие, довольно близкое к авторскому термину «планиморфа», хотя последнее намного точнее и конкретнее). И. В. Змитрович пишет: «*планиморфы принципиально не поддаются рациональной систематизации (какую эвристическую силу имела бы система, объединяющая баобаб, рамарию, цветную капусту и коралловый полип по единственному признаку характера ветвления?)*». Спору нет, современная морфология не готова рационально систематизировать сходство рамарии и цветной капусты. Однако игнорировать это сходство, считать его лишь «биологическим курьезом» — на мой взгляд, несерьезно. Природа полна таких курьезов, она буквально состоит из них. Но, ослепленные адапционизмом, мы разрешаем себе замечать лишь отдельные, преимущественно зоологические примеры, для которых доступна механически-«приспособительная» трактовка (крылья бабочки и птицы, плавники головожаберного моллюска и кита). От остального — просто отмахиваемся, как отмахивались ранние эволюционисты от законов наследственности.

Примеры того, как одна и та же форма может возникнуть на принципиально различной основе, известны не только в биологии.

Например, каждый конкретный тип кристаллической решетки имеют соединения совершенно разного атомарного состава. И химики, в отличие от нас, знают, что это — не курьез, а закономерность, базирующаяся на структуре молекул и структуре связей между ними.

В живых системах этот принцип тоже работает (например, ультраструктура клеточных стенок грамположительных бактерий, растений и грибов удивительно похожа, хотя химическая природа каждого отдельного компонента заметно отличается). То же можно найти и на макро-уровне: одна и та же форма не только обнаруживается у неродственных организмов, но и возникает на принципиально различной структурной основе (форма ризоидов одноклеточных *Chytridiales* вполне подобна форме корней дерева — неужели это просто «курьез»?). Мы прекрасно понимаем сходство на основе родства. Чуть хуже, но все же понимаем сходство на основе адаптаций. Может быть, существует сходство и иной, третьей природы?

Число существующих в природе систем роста, типов нарастания и ветвления, явно ограничено. Этот феномен может и должен быть формализован и систематизирован. И тогда сходство рамарии и цветной капусты перестанет казаться нам лишь курьезом.

Реальность «чистых адаптаций» недоказуема и неопровержима, как религиозная догма. Однако, для морфосистематика суть проблемы — не в адаптивности как таковой, а в том, можно ли разделить признаки организмов на адаптивные («экоморфологические») и инадаптивные («таксономические»).

По моему мнению, подобная дихотомия возможна и даже необходима, хотя, вероятно, и требует несколько иной терминологии. В простейшем случае речь идет о: 1) признаках, которые на данном этапе представляются неотъемлемыми и уникальными атрибутами монофилетической группы, иными словами, ее апоморфиями и 2) признаках, для которых доказана возможность их многократного независимого возникновения. Разделяя кладистическую парадигму, мы считаем, что предметом филогенетической систематики могут быть только признаки первой категории. Эти признаки в большинстве своем скрыты от поверхностного наблюдателя — не потому, что филогенетиков тянет к «скрытой реальности», а просто потому, что данные структуры представляют собой следы древних, уже неактуальных адаптаций. В настоящее время эти при-

знаки выведены из-под давления отбора — и поэтому не подвержены идиоадаптивным вариациям. Вот почему они помогают реконструировать филогенез, но мало о чем говорят морфологу.

Приведем пример. Никто не будет ставить под сомнение, что структура жгутикового аппарата — адаптивный признак. Однако преимущества совершенного гетероконтного аппарата *Chromalveolata* перед достаточно архаичным изоконтным у *Archeplastida* вряд ли вносят какие-либо коррективы в экологические взаимодействия между, скажем, пероноспоровыми грибами и плаунообразными, или как-то влияют на макроморфологию этих существ. На уровне многоклеточных наземных организмов признак жгутикования находится вне поля морфосистематики.

Вторая категория признаков (многократно возникающие) — напротив, являются центральным объектом эпиморфологии. Дело в том, что сам факт конвергенции представляет собой центральную проблему морфологии. Признак, возникший лишь однажды, «парсимонически» можно считать возникшим случайно, и анализировать его приспособительную природу можно только *ad hoc*. Но если признак возникает многократно — очевидно, что за ним стоит закономерность, и вскрытие этой закономерности, ее морфогенетических, экологических, биофизических основ — беспрецедентная по своей важности задача. Именно ее решение и может стать основой для создания «естественной» эпиморфеи.

Рассмотрим еще один интересный вопрос, поднятый в книге И. В. Змитровича. Замечательным достижением автора является диверсификация понятия эпиморфы на три самостоятельных аспекта — плано-, текто- и стилморфы. В микологии, где традиционным объектом морфологических сравнений является не столько общий план строения (как в зоологии или альгологии), сколько конфигурация отдельных «деталей» (преимущественно плодовых тел) разграничение плано- и тектоморф давно назрело и вносит в принципы эпиморфологической классификации крайне необходимую ясность.

Понятие стилморфы, по-видимому, нуждается в дальнейшей разработке, т. к. его определение крайне расплывчато — и в аспекте его отличия от других типов, и в аспекте его соотношения с понятием аналогии и гомологии структур. Понимаемая как «продукт поверхностной конвергенции форм, реализованной в рамках единого плана строения» стилморфа выглядит как совокупность органов,

сходных и по происхождению и по морфологии, т. е. как один и тот же орган, наблюдаемый у родственных организмов (рука шимпанзе и человека — это стилморфа). Если же делать акцент на эпитете «поверхностная», то не ясно, чем стилморфа отличается от планиморфы.

Но в любом случае, предложенный автором подход имеет широчайшие перспективы. Обращает на себя внимание тот факт, что если существует три типа эпиморф, то в принципе могут быть построены и три типа эпиморфем. Более того, эпиморфем может быть и больше — это неизбежно просто потому, что эпиморфологических критериев очень много; к тому же, вполне возможно их сочетание в рамках компактной и познавательной системы-«гибрида».

Автор этих строк имеет опыт создания эпиморфемы, основанной на критериях, имевших широкое употребление в классической систематике (авто/гетеротрофия, одно/многоклеточность) и т. п. (Леонтьев, Акулов, 2004). Оценка этой системы — дело читателей, однако очевидно, что она не является ни «планиморфемой» по типу системы грибов Э. М. Фриза, ни «текторморфемой» по типу системы И. В. Змитровича. В триаду вариантов эпиморф не вписываются даже такие группы, как растения, животные и грибы — они представляют собой, скорее, «физиоморфы». Между тем, полагаю, сбрасывать эти понятия со счетов преждевременно.

В заключение следует подчеркнуть, что издание книги И. В. Змитровича, несомненно, знаменует новый этап интереснейшей дискуссии, в которой, будем надеяться, рано или поздно родится научная истина.