ЖУРНАЛ ОБЩЕЙ БИОЛОГИИ, 2023, том 84, № 4, с. 279–295

УДК 582.766.5:581.332

СТРУКТУРА ЕСТЕСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ НА ПРИМЕРЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *NIEREMBERGIA* И *BOUCHETIA* (СЕМ. SOLANACEAE) И ЕСТЕСТВЕННАЯ СИСТЕМА БИОМНОГООБРАЗИЯ

© 2023 г. А. Е. Пожидаев[1], *, В. В. Григорьева[1], **, А. Н. Семенов[1]

[1]Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН
ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376 Россия

**E-mail: pae62@mail.ru*

***E-mail: grigorieva@binran.ru*

Поступила в редакцию 05.09.2022 г.
После доработки 01.05.2023 г.
Принята к публикации 13.08.2023 г.

На примере восьми видов *Nierembergia* и двух видов *Bouchetia* (сем. Solanaceae) описаны свойства индивидуальной изменчивости морфологических признаков пыльцы. Большинство исследованных признаков (строение апертур, ультраструктура спородермы, скульптура поверхности, размеры) не имеют существенных различий на индивидуальном и внутривидовом уровне; таксономически значимая изменчивость морфологических признаков пыльцы проявляется на уровне рода и надродовых групп. Роды достоверно различаются характером скульптуры поверхности пыльцевого зерна – струйчатой у *Nierembergia* и бугорчатой у *Bouchetia*. Пыльца, содержащаяся в одном бутоне, пыльнике или тетраде (полное гаметофитное поколение, где смерти нет – все без исключения потомки одного предка), рассмотрена как экстремальная модель (максимальная полнота при минимальной сложности) для исследования свойств естественной морфологической изменчивости и причин ее возникновения. Обнаружено, что признаки пыльцы (скульптура поверхности, число и расположение апертур) имеют одинаковую структуру изменчивости (непрерывные и транзитивно упорядоченные ряды), которая у разных признаков разворачивается на разном таксономическом уровне. Естественная изменчивость морфологических признаков пыльцы упорядочивается не в генеалогическую кладу, а в клины – непрерывные, геометрически упорядоченные и транзитивные ряды (таксон-неспецифичные и рангово-независимые). В этой системе параллелизмов гомологические ряды неотделимы от негомологических, а типичные формы – от отклонений. Возникновение типичных и отклоняющихся форм не может быть объяснено по отдельности (типичные – генеалогически, а отклоняющиеся – как параллелизм, конвергенция, случайность или закономерность). Индивидуальная изменчивость форм пыльцы геометрически упорядочена и не является результатом случайных нарушений, сбоев наследственной программы, патологией. Типичная форма оказывается гармоничной частью рядов чистых форм, свободных от функциональных и исторических коннотаций. Сходство форм пыльцы в этих рядах определяется их геометрией и не зависит от родства, гомологии, функциональности. Естественную систему форм пыльцы образует не структура предполагаемых родственных связей предполагаемых таксонов, а наблюдаемые параллелизмы изменчивости индивидуальных живых тел. Эволюционная новизна (современное состояние, наблюдаемое многообразие) возникает исходно упорядоченным, сразу в предустановленной форме.

DOI: 10.31857/S0044459623040061, **EDN:** DLLKAU

Поиск естественной системы – принципов организации, способов описания и интерпретации ее биологического смысла – является ключевой теоретической задачей биологии на всем протяжении ее существования как науки (Любищев, 1982; Поздняков, 2015; Любарский, 2018; Павлинов, 2019). Естественная система современного биомногообразия, та упорядоченность, которую обнаруживают наблюдаемые современные биологические формы (результат ли предшествовавшей эволюции, или творения, или другого – вопрос о причинах событий здесь не рассматривается), всегда мыслилась как система родов (типичных форм, архетипов). Система была призвана отразить сродство таксонов (существенное сходство в силу общего архетипа; результат одновременного творения “по роду их”, “Генезис”, гл. 1, Бытие; “Genera Plantarum”, Карл Линней) или их родство (унаследованное сходство, в силу общего

происхождения; генеалогия – результат порождения, последовательного возникновения по родам).

Исторически последовательно сложилось два основных подхода в понимании естественной системы. В первом подходе, который может быть охарактеризован как организмо-центричный, система видится как классификация планов строения или схем морфологической организации живого тела (архетип; существенные, диагностические признаки типичной формы); подход был закреплен в научной практике Карлом Линнеем. Переход ко второму подходу – популяционному – складывался постепенно с появлением теории дивергенции Дарвина. Произошел отказ от представления об архетипе (идея таксона) как онтологической сущности. Элементарной единицей изменчивости стал не организм (план организации, схема живого тела, форма, архетип), а надорганизменная генетическая структура панмиктической популяции. Система архетипов стала системой групп родства – генеалогической кладой.

Совместно, параллельно, а нередко и в противовес двум основным, никогда не исчезал более общий и менее разработанный взгляд на естественную систему как на проявление упорядоченной целостности мира “на основе собственных закономерностей” (“искусственная система” форм, номогенез) (Берг, 1922; Данилевский, 2015; Чайковский, 2018). Хотя кажется интуитивно понятным и даже вполне очевидным, что типичная форма является признаком рода (генеалогического или типологического), а ясным прообразом естественной системы является система родов, в действительности это оказывается трудно доказать, не прибегая к дополнительным онтологическим и метафизическим предположениям, которые сами нуждаются в последовательном обосновании (Оскольский, 2001; Поздняков, 2015; Любарский, 2018).

Предметно вопрос о естественной системе и способах ее упорядочивания сводится к вопросу о структуре наблюдаемой биологической изменчивости. В силу биологических особенностей гаметофитного поколения, пыльца может быть использована как почти идеальный по простоте модельный объект для исследования свойств биологической изменчивости и ее возникновения в различных таксономических группах цветковых растений (Пожидаев, 2009, 2015; Пожидаев, Петрова, 2022).

1. Детерминация структур пыльцевой оболочки, заложение ее симметрии и определение формы пыльцевого зерна происходит на стадии одноклеточной микроспоры в раннем постмейозе, до и без каких-либо дифференционных делений. Симметрия пыльцевого зерна близка к сферической, с чем связана простота и наглядность ее геометрических форм (по сравнению с цветком и листом с менее полной симметрией конуса сферы и сектора диска, соответственно).

2. Содержимое бутона, пыльника или одной постмейотической тетрады – это гаплоидное гаметофитное поколение, результат бесполого размножения (мейоз), вся генотипическая изменчивость которого проявлена фенотипически. В отличие от спорофитного диплоидного полового поколения, изменчивость которого существенно усложнена явлениями гибридизации и расщепления признаков, возникающих при половом процессе, а также возможной у диплоидов рецессивной генетической изменчивостью, не проявленной фенотипически в гетерозиготном состоянии.

3. Пыльца, развивающаяся на одном растении, генетически сходна (результат рекомбинации в кроссинговере двух родительских генотипов одного вида); теоретически возможный полиморфизм генов в постмейотической тетраде исчерпывается соотношением 1 : 1 или 2 : 2 (тетрадный анализ). Исследование видов, зрелая пыльца которых высеивается не в монадном состоянии, а в виде нераспадающихся тетрад (сохраняющих в расположении дефинитивных структур геометрию самых ранних событий мейоза), показало, что соотношение отклоняющихся форм в тетраде может быть любым (Пожидаев, 2015, табл. II).

4. Развитие пыльцы происходит под защитой тканей спорофита, вне воздействия условий окружающей среды (если условия отклоняются от оптимальных, развитие приостанавливается). Если развитие прошло нормально, все живые тела, которые могли родиться – родились, живы, и все их формы, даже самые редкие, существуют и доступны для наблюдения. Пыльца – это онтологически полное поколение, максимально полная группа родства. На этой стадии жизненного цикла смерти нет как биологического явления. В отличие от спорофитного поколения, предельно изреженного, прежде всего, неспецифической катастрофической элиминацией вследствие превратностей окружающей среды, а также предполагаемой селективной элиминацией менее адаптированных форм (по Дарвину).

5. Содержимое одного цветка, пыльника, постмейотической тетрады – это цельный фрагмент естественного многообразия, сплошной образец и естественно выделенная порция генеральной совокупности. В отличие от спорофитного поколения, которое доступно для изучения только по случайным выборкам.

Таким образом, гаметофитное поколение может служить модельным объектом для изучения свойств естественной изменчивости, в котором эти свойства проявлены с наибольшей полнотой и ясностью. Образец пыльцы из одного бутона или пыльника – близкая к идеальной реализация кладистического (генеалогического) принципа –

все потомки одного предка – минимальная группа родства в ее максимально возможной полноте. Содержимое пыльника – это поколение потомков, которые, как и члены филогенетической клады (однородительственная генеалогия), объединены кровным родством и изолированы генетически в той же степени, как и генеалогические линии клады (бесполым способом размножения в случае пыльцы и генетической, физиологической, экологической и другой несовместимостью в случае видов одной клады, рода).

Поэтому, несмотря на кажущуюся фантастичность задачи описания полной индивидуальной изменчивости, на примере пыльцы можно на практике наблюдать все живые тела полного поколения и регистрировать всю их индивидуальную изменчивость, предельно близкую к полной, теоретически возможной. Можно описать свойства биологической изменчивости в исходном, чистом виде, без усложняющего и смазывающего влияния явлений скрещивания, расщепления, доминирования, дифференциальных делений, отбора и вымирания признаков. Из свойств этой первичной изменчивости, как из элементарного уровня, складывается изменчивость любых других групп живых тел любого таксономического уровня. (Наблюдаема только индивидуальная изменчивость, изменчивость любого таксономического уровня является ее аспектом; поэтому мы можем сравнивать на равном основании изменчивость таксонов разного ранга).

Цель данного исследования – изучение свойств естественной изменчивости морфологических признаков пыльцы (структура, размах) и таксономического уровня этой изменчивости на примере представителей родов *Nierembergia* Ruiz & Pav. (8 видов) и *Bouchetia* Dunal. (2 вида) сем. Solanaceae. В задачи входило изучение и сравнение свойств изменчивости морфологических признаков исследуемых таксонов, а не реконструкция их генеалогии и филогении. Объектом для изучения свойств морфологической изменчивости признаков пыльцы послужили также представители других родов сем. Solanaceae (*Nicotiana* (Григорьева и др., 2019), *Cestrum* (Пожидаев и др., 2024), *Physalis* (готовится к публикации)) и других таксонов цветковых.

Особый интерес в связи с поставленной задачей представляют изучение и описание индивидуальной изменчивости форм расположения апертур пыльцы изученных видов, сравнение этой изменчивости с данными по другим исследованным таксонам цветковых и следующие из этого теоретические выводы.

Систематическое положение. *Nierembergia* и *Bouchetia* – два небольших рода, образующих подтрибу Nierembergiinae Hunz. & A.A. Cocucci в составе трибы Nicotianeae G. Don подсемейства Cestroideae Schltdl. (сем. Solanaceae Juss.). До настоящего времени система р. *Nierembergia* слабо разработана, объем рода точно не определен, связи с другими родами семейства остаются не вполне ясными. По разным оценкам, в *Nierembergia* включают от 21 до 30 видов, которые распространены главным образом в Южной Америке (Hunziker, 2001; Tate et al., 2009; Cocucci, 2013). Виды *Nierembergia* – однолетние и многолетние травянистые растения, реже кустарнички. Центром многообразия *Nierembergia* считается Аргентина, где встречаются 15 видов этого рода (Hunziker, 2001). Один вид *Nierembergia* описан во флоре Мексики. Виды *Nierembergia* являются нектароносными растениями, обладают токсическими свойствами (Hunziker, 2001; Cocucci, 2013), благодаря своим декоративным свойствам культивируются в садах и парках за пределами естественного ареала. *Bouchetia* – маленький род, включающий всего три вида травянистых растений, произрастающих в Южной Бразилии, Парагвае, Уругвае, Северной и Центральной Аргентине; два из них также встречаются в Северной Америке (Hunziker, 2001).

Молекулярно-филогенетические исследования, основанные на данных ядерного ITS и хлоропластного интрона rpl16, свидетельствуют о монофилии *Nierembergia*. Согласно этим результатам, р. *Bouchetia* ближе к р. *Hunzikeria* (подтриба Leptoglossinae трибы Nicotianeae), чем к *Nierembergia*. Поэтому кладу, состоящую из родов *Bouchetia* и *Hunzikeria*, считают сестринской кладе *Nierembergia* (Tate et al., 2009). Морфология пыльцы родов *Nierembergia* и *Bouchetia* до сих пор подробно не исследовалась. В литературе, посвященной палиноморфологии сем. Solanaceae, имеются лишь краткие описания нескольких видов из этих родов (Stafford, Knapp, 2006; Hayrapetyan, 2008; Finot et al., 2018).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужили зрелые пыльцевые зерна восьми видов *Nierembergia* и двух видов *Bouchetia*, отобранные с гербарных образцов, хранящихся в Гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE). Изучалась пыльца из одного-двух бутонов, собранных с одного гербарного образца. Для светооптического исследования применяли классический ацетолизный метод Эрдтмана (Erdtman, 1952). Световые микрофотографии (СМ) получены на микроскопе Carl Zeiss Jenaval с помощью цифровой фотокамеры Canon EOS 20D. Детали строения поверхности пыльцевых зерен уточняли на сканирующем электронном микроскопе JEOL JSM-6390 (СЭМ) в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Для исследования необработанную пыльцу

извлекали из пыльников и закрепляли на специальном столике с помощью двусторонней липкой ленты, затем напыляли сплавом золота и палладия в вакуумной установке. Строение пыльцевой оболочки изучали на ультратонких срезах с помощью трансмиссионного микроскопа Hitachi-600 (ТЭМ) в центре коллективного пользования Ботанического института им. В.Л. Комарова. Пыльники фиксировали в 2.5%-м растворе глутарового альдегида на фосфатном буфере pH 6.8–7.2 при комнатной температуре в течение 24 ч, затем в 1%-м растворе OsO_4 на том же буфере в течение 2 ч. Материал обезвоживали ацетоном с нарастающей концентрацией и заключали в смесь эпона с аралдитом. Срезы изготавливали на ультратоме LCB. Срезы на сеточках контрастировали уранилацетатом (20 мин) и цитратом свинца (10 мин). Описания проводили по общепринятой схеме. Учитывали: тип и число апертур, форму и очертания пыльцевых зерен, размеры полярной оси и экваториального диаметра, особенности строения апертур и межапертурных участков, толщину экзины и характер скульптуры (Куприянова, Алешина, 1967, 1972). Измерения проводили с помощью окуляр-микрометра. Список исследованных видов, краткие морфологические описания признаков пыльцы и ссылки на иллюстрации (рис. 1–3) приведены в Приложении А.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфология типичных форм пыльцы *Nierembergia* и *Bouchetia*. Типичные пыльцевые зерна всех изученных видов *Nierembergia* имеют сходную морфологию (число и расположение апертур, их строение, скульптура поверхности и структура слоев оболочки). Пыльца двух видов *Bouchetia*, имея ту же морфологию, резко отличается по признакам скульптуры.

Единицы распространения. Пыльца большинства изученных видов *Nierembergia* в зрелом состоянии монадна – высеивается из раскрывающегося пыльника в виде одиночных зерен. У двух видов *Nierembergia* (*N. angustifolia*, рис. 2*о–р*; *N. stricta*, рис. 2*т–х*) и у обоих изученных видов *Bouchetia* (рис. 3*а*, *б*, *з*) зрелые пыльцевые зерна собраны в нераспадающиеся тетрады (обычно тетраэдрические, изредка плоские – ромбические или квадратные). Хотя и у этих видов с нераспадающимися тетрадами могут встречаться единичные монадные пыльцевые зерна (рис. 3*и*), возникающие, вероятно, вследствие механического воздействия при обработке. Пыльца изученных образцов двух видов – *N. aristata* и *N. stricta*, которые сводят в синонимы *N. aristata* (International Plant Names Index), – различается единицами распространения. Изученный образец *N. aristata* (рис. 1*н–т*) имеет некрупную монадную пыльцу, а образец *N. stricta* (рис. 2*н–с*) обладает крупной пыльцой, собранной в нераспадающиеся тетрады.

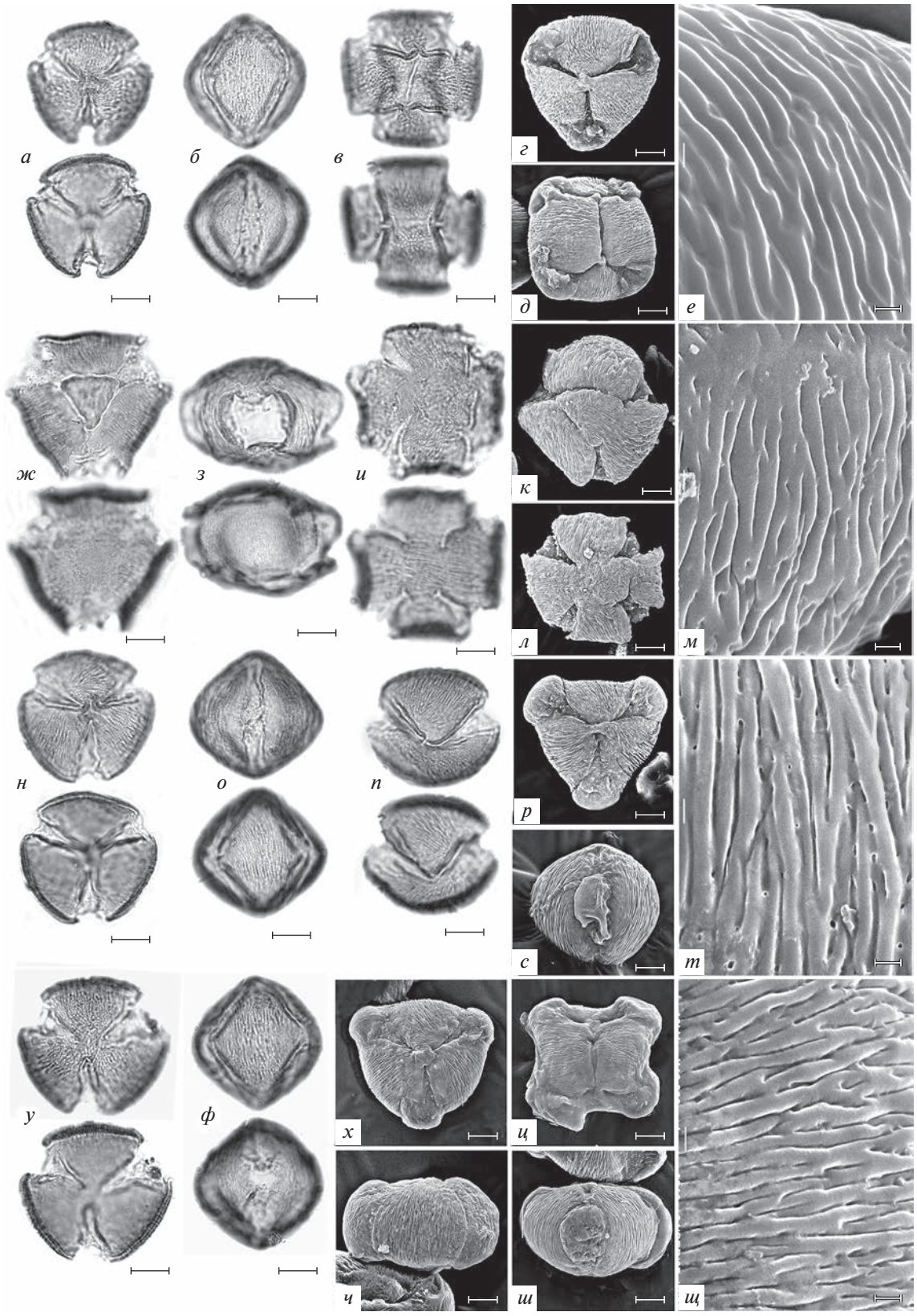
Ранее в литературе нераспадающиеся тетрады были описаны также у *N. repens* Ruiz & Pav., *N. vetchii* Hook. и *B. arnithera* (Stafford, Knapp, 2006). Кроме *Nierembergia* и *Bouchetia*, у пасленовых тетрады описаны у *Reyesia parviflora* (Phil.) Hunz. и *Salpiglossis sinuata* (Finot et al., 2018).

Апертуры сложные, колпоратные. Экзоапертуры (кольпы) ориентированы меридионально, длинные, широкие у *Nierembergia* (до 7 мкм; рис. 1*б*) и более узкие у *Bouchetia* (до 4.5 мкм; рис. 3*а*, *б*, *з*, *и*); сужаются к полюсам, с оттянутыми концами и более или менее ровными краями. Мембрана апертур гладкая или слегка шероховатая, тонкая, часто разрывается при ацетолизной обработке. Эндоапертуры (оры) крупные, занимают всю центральную часть кольпы, их границы просматриваются неотчетливо; могут быть вытянуты вдоль полярной оси у *N. gracilis* (рис. 1*б*), *N. aristata* (рис. 1*о*, *с*), *N. hippomanica* (рис. 1*ф*) и *N. frutescens* (рис. 2*б*, *д*) или иметь более или менее квадратные очертания (*N. linariaefolia*, рис. 1*з*). Реже эндоапертуры могут быть небольшими (*N. scoparia*, рис. 2*з*, *л*). У пыльцевых зерен *N. stricta* (рис. 2*н–р*), *N. angustifolia* (рис. 2*т–х*), *B. anomala* (рис. 3*а*, *б*) и *B. erecta* (рис. 3*з*, *и*), собранных в тетрады, форму оры рассмотреть не удается. Однако утолщение и сильное расщепление слоев интины в районе апертуры (рис. 3*е*, *м*) свидетельствуют, по-видимому, о наличии эндоапертуры и у тех видов, где она плохо различима. Изученные образцы пыльцы *N. linnearifolia* (рис. 1*ж–м*) и *N. gracilis* (рис. 1*а–е*), сводимой в литературе в ее синонимы, существенно отличаются по форме оры и размерам.

В очертании с полюса пыльцевые зерна всех изученных видов – округло треугольные, ангулеапертурные; с экватора – широко-овальные или почти ромбические, со слегка оттянутыми полюсами.

Размеры пыльцевых зерен. Согласно классификации размеров (Erdtman, 1952), у всех изученных

Рис. 1. Морфология типичных и отклоняющихся форм пыльцевых зерен представителей р. *Nierembergia*: *а–е* – *N. gracilis*; *ж–м* – *N. linnearifolia*; *н–т* – *N. aristata*; *у–щ* – *N. hippomanica*. *а*, *г*, *ж*, *к*, *л*, *н*, *р*, *у*, *х* – вид с полюса пыльцевого зерна типичной формы; *б*, *з*, *о*, *с*, *ф*, *ч*, *ш* – вид с экватора пыльцевого зерна типичной формы; *е*, *м*, *т*, *щ* – скульптура поверхности. *в*, *д*, *ц* – отклоняющиеся пыльцевое зерно формы G; *и*, *л* – пыльцевое зерно отклоняющейся формы F; *п* – пыльцевое зерно отклоняющейся формы B. *а–в*, *ж–и*, *н–п*, *у*, *ф* – СМ (световой микроскоп); *г–е*, *к–м*, *р–т*, *х–щ* – СЭМ (сканирующий электронный микроскоп). Буквенные обозначения отклоняющихся форм см. на рис. 4*а*. Для каждого пыльцевого зерна показан верхний и нижний фокус (СМ). Масштабные линейки, мкм: *а–д*, *ж–л*, *н–с*, *у–ш* – 10; *е*, *м*, *т*, *щ* – 1.


а
б
в
г
д
е
ж
з
и
к
л
м
н
о
п
р
с
т
у
ф
х
ц
ч
ш
щ

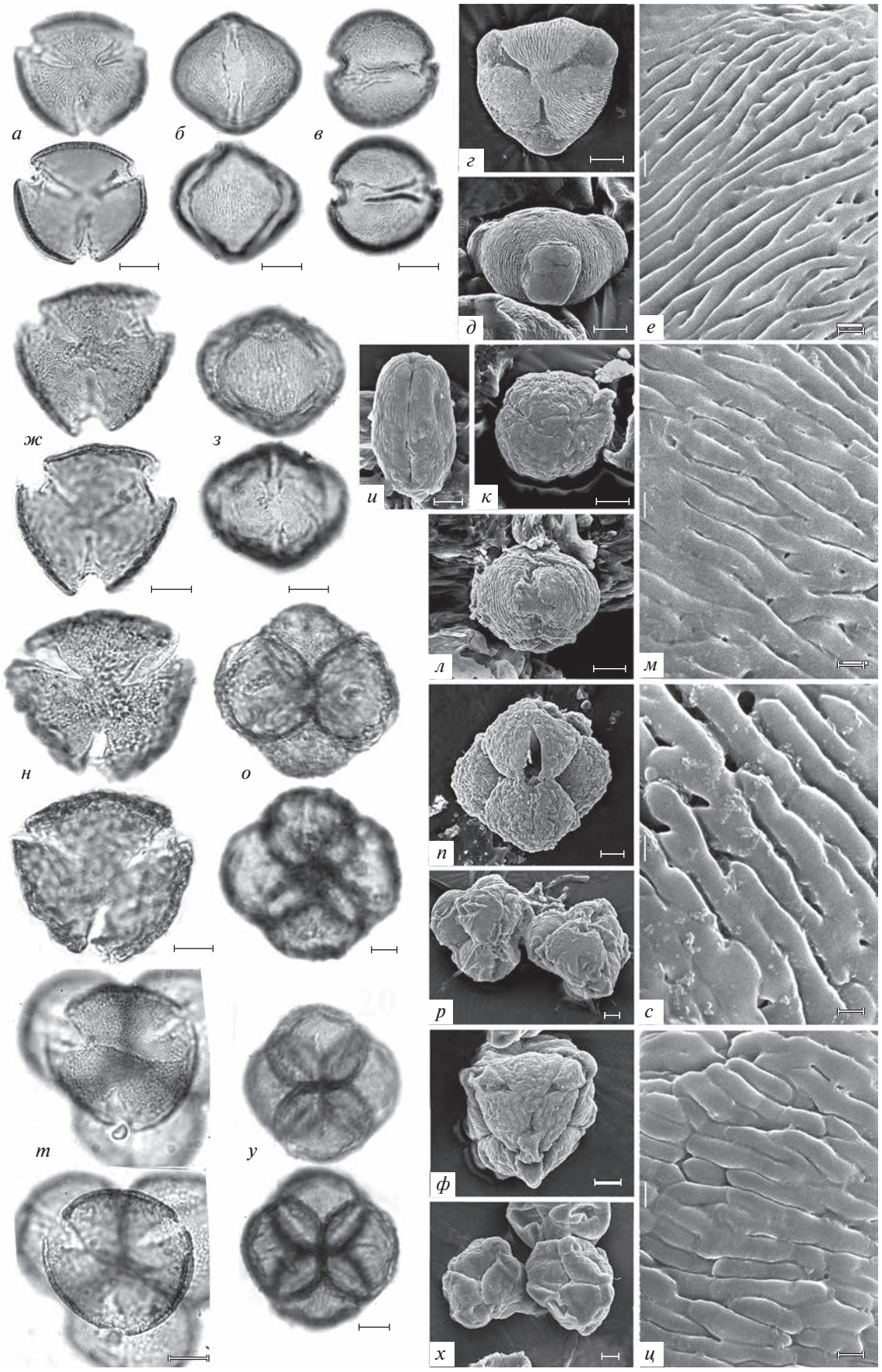

а
б
в
г
д
е
ж
з
и
к
л
м
н
о
п
р
с
т
у
ф
х
ц

Рис. 2. Морфология типичных и отклоняющихся форм пыльцевых зерен представителей р. *Nierembergia*: *а–е* – *N. frutescens*; *ж*, *м* – *N. scoparia*; *н–с* – *N. stricta*; *т–ц* – *N. angustifolia*.
а, *г*, *ж*, *к*, *н* – вид с полюса пыльцевого зерна типичной формы; *б*, *д*, *з*, *и*, *л* – вид с экватора пыльцевого зерна типичной формы; *е*, *м*, *с*, *ц* – скульптура поверхности. *в* – пыльцевое зерно отклоняющейся формы А; *о–р*, *т–х* – нераспадающиеся тетрады. *а–в*, *ж*, *з*, *н*, *о*, *т*, *у* – СМ; *г–е*, *и–м*, *п–с*, *ф–ц* – СЭМ. Обозначения отклоняющихся форм см. на рис. 4*а*. Для каждого пыльцевого зерна показан верхний и нижний фокус (СМ). Масштабные линейки, мкм: *а–д*, *ж–л*, *н–р*, *т–х* – 10; *е*, *м*, *с*, *ц* – 1.

видов *Nierembergia* и *Bouchetia* пыльцевые зерна средних размеров или чуть крупнее (включая отдельные зерна, соединенные в тетрады). Длина максимальной оси (полярной оси или экваториального диаметра, в зависимости от формы зерна) не превышает 56.3 мкм. Самые мелкие зерна обнаружены в препаратах *N. linariaefolia* (полярная ось 40 мкм, экваториальный диаметр 46 мкм), при этом самые крупные зерна у этого вида могут достигать 55 мкм по максимальной оси. Самые крупные пыльцевые зерна выявлены у *N. stricta* (полярная ось 55.6–58.4 мкм, экваториальный диаметр 63.1–72.7 мкм). В пределах образца у разных видов вариабельность размеров неодинаковая, но незначительная (от 3 до 9 мкм). Только у *N. hippomanica* самые крупные пыльцевые зерна от самых мелких отличаются на 10 мкм (рис. 1*у–щ*).

Экзина тонкая, у большинства изученных видов *Nierembergia* не превышает 2.5 мкм; только у пыльцевых зерен *N. hippomanica* может достигать толщины 3 мкм (рис. 1*у*). Самая тонкая экзина обнаружена у пыльцы изученных видов *Bouchetia* (1.8–1.9 мкм).

Ультраструктура спородермы. На ультратонких срезах отчетливо видно, что спородерма зрелых пыльцевых зерен *Bouchetia* (рис. 3*д–ж*) и *Nierembergia* (рис. 3*л*, *м*) двухслойная, представлена экзиной и интиной. В экзине по электронной плотности различаются эктэкзина и эндэкзина. Эктэкзина спородермы обоих родов тектатно-колумеллятного типа; колумеллы (столбики) короткие, подпирают толстый тектум (покров), по толщине равный высоте столбиков. Подстилающий слой плохо различим или отсутствует, основания столбиков касаются непосредственно эндэкзины. Эндэкзина более электронно-плотная, ламеллятная; ламеллы расслаиваются в области эндоапертур (рис. 3*м*) и плотно прилегают друг к другу в межапертурных областях, что придает эндэкзине гомогенный вид. Интина многослойная, мелко фибриллярная, по толщине равна эктэкзине, значительно утолщается в области апертур. Хотя существенных различий в ультраструктуре оболочек пыльцы не выявлено, но в оболочке пыльцы *Nierembergia*, в отличие от пыльцевых зерен *Bouchetia*, наблюдается более заметное утолщение и расслоение эндэкзины в предапертурных участках.

Скульптура поверхности. Размах изменчивости признаков скульптуры изученных видов *Nierembergia* невелик, все виды имеют струйчатую скульптуру, различающуюся по ширине струй. У большинства изученных видов струи узкие и длинные (ширина до 0.5 мкм, длина больше 5 мкм; рис. 1*е*, *м*, *т*, *щ*). Самые широкие струи обнаружены у пыльцевых зерен *N. scoparia* (около 0.5 мкм шириной; рис. 2*м*), *N. angustifolia* и *N. sticta* (ширина струй 0.5–1 мкм, длина 3.5–5 мкм; рис. 2*н–ч*). Струи у пыльцевых зерен *Nierembergia* ориентированы преимущественно меридионально.

Хотя у видов *Nierembergia* в пределах струйчатого типа скульптуры крайние состояния по длине и толщине струй могут быть различены как отдельные варианты, однако степень их обособленности – дело субъективной оценки. С не меньшим основанием можно утверждать, что восьми изученных видов оказывается достаточно, чтобы типичные варианты их скульптуры упорядочить в непрерывный ряд логически возможных промежуточных состояний от струй длинных и узких, к более коротким и широким (рис. 3*н–с*). В образцах изученных видов все пыльцевые зерна достаточно единообразны по признакам скульптуры. Признак обычно стабилен как внутри одного образца (не имеет значительной изменчивости на индивидуальном уровне), так и в разных образцах одного вида (отклонения в скульптуре поверхности обычно свидетельствуют о стерильности пыльцы, серьезных дефектах и приостановке развития; Shishova et al., 2019).

Пыльца обоих изученных видов *Bouchetia* имеет бугорчатый тип скульптуры, но различается по размерам и форме бугорков, а также дополнительным деталями рельефа в виде гранул или перфораций. У пыльцы *B. erecta* (рис. 3*ж*) бугры разноразмерные, крупные, 1.5–5 мкм в диаметре, расположены на расстоянии 1–2.5 мкм друг от друга, между ними более мелкие, около 1 мкм в диаметре. Крупные и мелкие бугорки различаются не только поперечным размером, но и по высоте. В очертании бугорки округлые, овальные или изогнутые. Между мелкими буграми расположены перфорации 0.1–0.3 мкм в диаметре. У пыльцы *B. anomala* (рис. 3*к*) скульптура бугорчато-гранулярная, бугры более или менее округлые в очертании, с уплощенными вершинами, около 0.23–1.5 мкм в диаметре, плотно прилегают друг к другу, усеяны мелкими гранулами размером около 0.1 мкм. Бугорчатая скульптура экзины отличает пыльцу видов *Bouchetia* не только от пыльцы р. *Nierembergia*, но и от всех других родов трибы *Nicotianeae*, имеющих струйчатую скульптуру. По

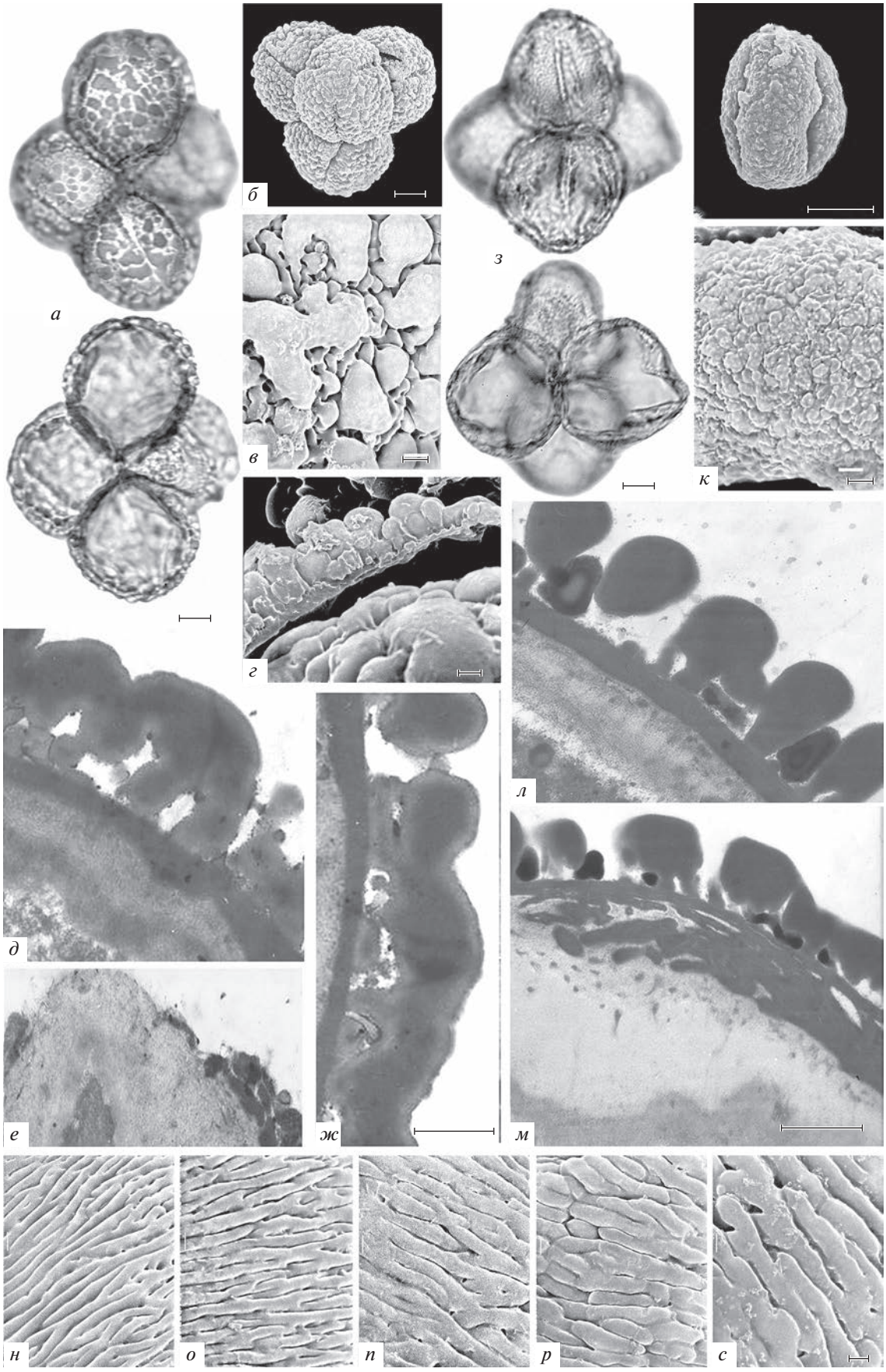

а
б
в
г
д
е
ж
з
к
л
м
н
о
п
р
с

Рис. 3. Морфология типичных форм пыльцевых зерен представителей р. *Bouchetia*, строение оболочки *Bouchetia* и *Nierembergia* и ряд изменчивости признаков скульптуры видов *Nierembergia*: *а–ж* – *B. erecta*; *з–к* – *B. anomala*; *л*, *м* – *N. scoparia*; *н* – *N. frutescens*; *о* – *N. hippomanica*; *п* – *N. scoparia*; *р* – *N. angustifolia*; *с* – *N. stricta*. *а*, *б*, *з* – нераспадающиеся тетрады, показан верхний и нижний фокус (СМ); *и* – монадное пыльцевое зерно; *г* – скол пыльцевой оболочки; *в*, *к* – скульптура поверхности; *д–ж*, *л*, *м* – срезы пыльцевой оболочки. *а*, *з* – СМ; *б–г*, *и*, *к*, *н–с* – СЭМ; *д–ж*, *л*, *м* – ТЭМ (трансмиссионный электронный микроскоп). Масштабные линейки, мкм: *а*, *б*, *з*, *и* – 10; *в–ж*, *к–с* – 1.

признакам пыльцы (нераспадающиеся тетрады, бугорчатая поверхность экзины) виды *Bouchetia* больше напоминают пыльцу *Salpiglossis sinuata* Rulz et Pav. из трибы *Salpiglossideae* (Finot et al., 2018).

Индивидуальная изменчивость формы пыльцы *Nierembergia*. Особый интерес для изучения свойств структуры биологического многообразия представляет обнаруженная индивидуальная изменчивость признаков формы пыльцевых зерен изученных таксонов (описывая индивидуальную изменчивость формы пыльцы, здесь и далее будем иметь в виду число и расположение ее апертур). В четырех образцах (*N. aristata*, *N. frutescens*, *N. gracilis* и *N. linariaefolia*) из восьми изученных видов *Nierembergia* (в половине изученных таксонов) было обнаружено, что признаки числа и расположения апертур проявляют значительную индивидуальную изменчивость. Кроме типичной 3-кольпоратной пыльцы изредка встречаются разнообразные атипичные пыльцевые зерна, отклоняющиеся по числу и расположению апертур. Обнаружены отклоняющиеся формы с одной плоской кольцевой апертурой (*N. frutescens*, рис. 2*в*, рис. 4*а*, A) или с кольцевой апертурой, изогнутой под углом 120° (*N. aristata*, рис. 1*н*, рис. 4*а*, B), 4-кольпоратные пыльцевые зерна с W-образно попарно скошенными кольпами (*N. linnearifolia*, рис. 1*и*, рис. 4*а*, F), 4-кольпоратные пыльцевые зерна с попарно сближенными кольпами (*N. linariaefolia*, рис. 1*л*, рис. 4*а*, H), 6-руговые пыльцевые зерна с апертурами, расположенными глобально по ребрам тетраэдра (*N. gracilis*, рис. 1*в*, *д*; *N. aristata*, рис. 1*ц*, рис. 4*а*, G). Встречаются пыльцевые зерна, у которых концы кольп сливаются на полюсах зерна, образуя подобие парасинкольпа (*N. linariaefolia*, рис. 1*ж*, *к*).

Во всех изученных образцах атипичные формы единичны, встречаются в небольшом числе вариантов и в разном их сочетании. Все отклоняющиеся пыльцевые зерна имеют типичное для фертильной пыльцы (нормальное) строение апертур (независимо от их числа и расположения на пыльцевом зерне), скульптуру поверхности и стратификацию слоев спородермы, что дает основание предполагать, что их необычная форма не связана с нарушениями в их развитии.

Оказалось, что все формы пыльцы (и отклоняющиеся, и типичная, т.е. вся индивидуальная изменчивость), обнаруженные в изученных образцах *Nierembergia* и других исследованных таксонов, изображенные в некоторой стандартной проекции, могут быть выстроены в единый геометрически упорядоченный ряд (рис. 4*а*) – непрерывный и геометрически закономерный. В этом ряду наиболее простая и симметричная форма с плоской кольцевой апертурой, делящей форму на две рав-

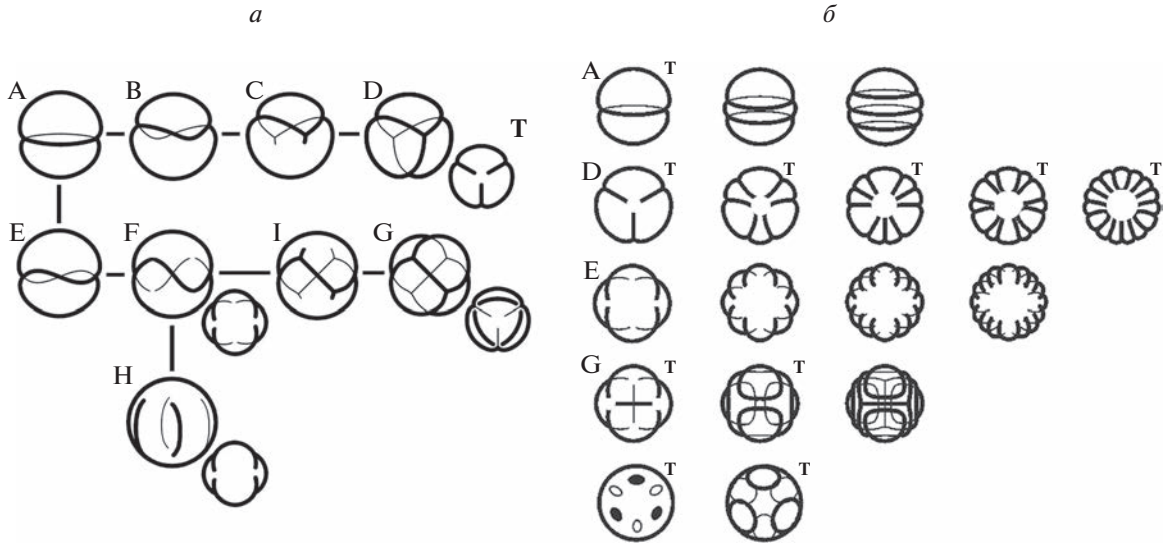


Рис. 4. *а* – Схематическое изображение морфологического ряда форм расположения апертур пыльцы представителей р. *Nierembergia*. *б* – Система параллелизмов форм пыльцы (гомологические и гетерологические ряды). Буквой Т обозначены формы, встречающиеся в таксонах цветковых растений как типичные.

ные половины (рис. 4*а*, A; рис. 2*в*), “превращается” в типичную 3-кольпатную форму (рис. 4*а*, D) за счет асимметричного изгибания кольцевой апертуры в одну сторону до угла в 120° (рис. 4*а*, B; рис. 1*п*) и постепенного появления дополнительной апертуры из двух зачатков, возникающих на противоположных сторонах кольцевой апертуры (рис. 4*а*, C). Либо кольцевая апертура исходной формы A может изгибаться симметрично в обе стороны (рис. 4*а*, E), закручиваясь как шов на теннисном мяче, и “превращаться” в четыре отдельные W-образно попарно скошенные кольпы (рис. 4*а*, F). Затем 4-кольпатная W-форма за счет появления двух дополнительных апертур, накрест-лежащих на ее противоположных полюсах (рис. 4*а*, I; рис. 1*в*), преобразуется в 6-ругатную тетраэдр-форму (рис. 4*а*, G; рис. 1*д*, *ч*) с шестью апертурами, расположенными глобально по ребрам тетраэдра.

Отклоняющиеся формы оказываются промежуточными состояниями между формами, являющимися типичными в разных таксонах цветковых, связывая их плавными переходами в непрерывную геометрически упорядоченную последовательность. Упорядоченность охватывает многообразие в целом с точностью до долей процента – упорядочены все его формы, редкие и даже единичные (Pozhidaev, 2002, fig. 3). Других форм в изученных образцах р. *Nierembergia* не обнаружено. Ранее этот же ряд был описан в других родах сем. Solanaceae (*Nicotiana* (Григорьева и др., 2019), *Cestrum* и *Physalis* (Пожидаев и др., 2024)) и в других таксонах цветковых: *Acer* (Pozhidaev, 1993), *Aesculus* (Pozhidaev, 1995), *Krameria* (Pozhidaev, 2002), *Scrophularia* (Шелудякова и др., 2017), *Artemisia* (Григорьева и др., 2018), *Euonymus* (Gavrilova et al., 2018), *Galeopsis* (Пожидаев, Петрова, 2022), *Euphorbia* и *Chelidonium* (готовится к публикации).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сравнительное изучение морфологии типичных пыльцевых зерен изученных видов *Nierembergia* и *Bouchetia* показало, что эти роды различаются главным образом по типу скульптуры. Для пыльцы всех изученных видов *Nierembergia* характерна струйчатая скульптура, а у видов р. *Bouchetia* скульптура бугорчатая. Различия по типу скульптуры между видами внутри рода чаще невелики и бывают более значительны между разными родами (Пожидаев, Петрова, 2022). Различия по толщине экзины и строению слоев спородермы обычно также невелики у близких видов внутри рода, но вполне достоверны у разных родов и надродовых таксонов и могут использоваться как дополнительные признаки для их характеристики. Палинологические данные не противоречат результатам молекулярно-генетических исследований, согласно которым роды *Bouchetia* и *Nierembergia* входят в две самостоятельные, хотя и родственные клады (Tate et al., 2009).

Структура изменчивости признаков скульптуры пыльцы. На примере признаков скульптуры поверхности пыльцевых зерен изученных видов *Nierembergia* (и других таксонов цветковых; Пожидаев, 1989; Pozhidaev, 1995; Пожидаев, Петрова, 2022) наблюдается иная, не дискретная структура их многообразия – виды одного рода могут образовывать ряды непрерывной изменчивости. Непрерывное многообразие делится только на индивидуальные живые тела и ни на какие группы (классы, таксоны, типы, роды) нацело, без остатка, с точностью до живого тела не делится (остаются промежуточные варианты, существование которых мы не можем игнорировать именно потому, что при учете всей индивидуальной изменчивости открывается ее единая упорядоченность; Пожидаев, 2009). Не удается ни мерономическое деление, различение дискретных форм признаков в непрерывном ряду (сталкиваемся либо с бесконечной делимостью непрерывного ряда, либо с необходимостью игнорировать существование промежуточных вариантов), ни таксономическое объединение по сходству живых тел, составляющих ряд (остаются “лишние” живые тела с промежуточными признаками – индивиды, не делимые по условию задачи). В обоих случаях классификация, как метод описания, теряет смысл; распадается типологический универсум. Мерономические отношения “часть–целое” оказываются богаче таксономической задачи (сравнительный метод; Раутиан, 2001).

Обычна ситуация, когда признаки типичной пыльцы (скульптура и форма) могут быть поставлены в некоторое соответствие таксономическим группам и рангам, установленным по морфологическим признакам спорофитов только после их искусственного “укрупнения”, сведения промежуточных вариантов к терминальным, отчетливо различимым формам (дискретизация; Пожидаев, 2009, 2015). Такая редукция изменчивости до абсолютных различий удается тем легче, чем меньше полнота исследованной выборки. Особенно несложно это получается при небольшом числе сравниваемых таксонов и образцов (например, у *Bouchetia* два изученных вида ясно различаются по признакам скульптуры). Чем изучаемая выборка ближе к полной, тем чаще признаки оказываются заходящими (перекрывающимися, таксоно-неспецифичными, не дающими удобных различий), а их изменчивость может быть представлена как непрерывные, геометрически упорядоченные ряды с иной, не типологической (не дискретно-иерархической) структурой. Типологический подход (классифицирование типичных форм) необратимо искажает естественную упорядоченность форм живых тел (естественную систему), вполне очевидную (наблюдаемую) при другом

способе описания существующей изменчивости (регистрация всех форм всех живых тел, возможная практически на примере упорядоченной изменчивости полного поколения пыльцы).

Структура изменчивости признаков формы пыльцы (число и расположение апертур). Хотя считается известным (Erdtman, 1952; Кремп, 1967; Walker, Doyle, 1975; Campo, 1976; Blackmore, Crane, 1998), что признак числа и расположения апертур в типологическом плане (при сравнении типичных форм) характеризует группы семенных растений высших (родового и надродовых) таксономических рангов, при детальном исследовании (возможность которого дает обследование полного поколения пыльцы) выясняется, что в индивидуальной изменчивости возникают типичные формы родового и надродового уровня других таксонов (т.е. заведомо не близкородственных групп; правило Кренке; Кренке, 1933–1935). Так, циклоапертурная форма (рис. 2*в*; рис. 4*а*, A) не встречается в качестве типичной во всем сем. Solanaceae, но является типичной у двудольных в семействах Scrophulariaceae (*Pedicularis*), Cunnoniaceae (*Belongera*; Pozhidaev, 2000b, fig. 57), Crypteroniaceae (*Crypteronia*; Pozhidaev, 1998, Plate I, 13), Nymphaeaceae (V*iktoria*, *Nymphaea*; Pozhidaev, 2000b, fig. 73, 74), Eupomatiaceae (*Eupomatia*; Pozhidaev, 2000b, fig. 7, 79, 80) и у однодольных в семействах Araceae (*Monstera*), Rapateaceae (*Rapatea*; Pozhidaev, 2000b, fig. 12), Arecaceae (*Nypa*). 6-руговая форма (рис. 1*в*, *д*, *ц*; рис. 4*а*, G) не бывает типичной в сем. Solanaceae, но как норма встречается в семействах Basellaceae (*Basella*; Pozhidaev, 2000b, fig. 42), Eupteleaceae (*Euptelea*), Fumariaceae (*Corydalis*), Cactaceae (*Rhipsalis*), Lamiaceae (*Sideritis*, подрод *Empedoclea*; Huynh, 1972; Манукян, 1975). Обе эти формы (рис. 4*а*, A, G) вместе с формами, которые не бывают типичными (W-форма, рис. 4*а*, F; рис. 1*и*), являются наиболее частыми отклонениями в таксонах двудольных с типичной 3-кольпатной и 3-кольпоратной пыльцой.

Несмотря на необычный внешний вид и асимметричность атипичных форм пыльцы *Nierembergia*, которые могут восприниматься как неправильные (неполноценные, уродливые, бесформенные, случайные; рис. 1*п*; рис. 4*а*, C), упорядоченность морфологического ряда в целом означает, что расположение апертур всех обнаруженных отклонений не менее закономерно, чем у наиболее симметричных типичных форм. Атипичные формы – это не нарушения или отклонения от нормального развития типичной формы, ее патологические состояния, терраты (имеющие собственные причины), а варианты нормы (возникающие вследствие тех же причин, что и типичные формы), функционально равноценные им (Pire, Dematteis, 2007). Возникновение атипичных форм – не результат сбоя или случайность, которые можно игнорировать как редкие курьезы, а проявление неучтенной внутренней сложности (редуцируемой в процедурах типологического описания) – свойства формы, структуры многообразия, универсальной для разных таксонов.

Большинство промежуточных и менее симметричных отклоняющихся форм никогда не бывают типичными в каких-либо таксонах. Однако при соответствующем внимании они обнаруживаются всюду в изменчивости индивидуальной. В среднем почти в половине образцов изученных таксонов среди форм индивидуальной изменчивости изучаемого признака встречаются отклонения – хоть и редкие, но реально существующие, наблюдаемые формы (а не гипотетические или вымершие), игнорировать существование которых нет никаких оснований. Все формы пыльцы, возникающие при размножении (мейоз) в полном поколении – самые редкие и даже единичные отклонения (рис. 1*в*, *д*, *и*, *л*, *п*, *ц*; рис. 2*в*) с частотами встречаемости, стремящимися к нулю – с феноменальной для биологического объекта точностью выстраиваются в универсальный, геометрически упорядоченный ряд (рис. 4*а*). Других, неупорядоченных или случайных форм, не бывает и не было в ходе эволюции. К универсальной схеме может быть сведена вся наблюдаемая изменчивость форм пыльцы (и современная синхронная, и хронологическая эволюционная). Вымерших типичных форм пыльцы известно крайне мало (например, *Aquilapollenites*; Hofman, Zetter, 2007); а чрезвычайно узнаваемая и специфичная форма типичной пыльцы голосеменного *Classopolis*, вымершего 200 млн лет назад (Peyrot et al., 2007), повторяется в качестве редкого отклонения у многих современных цветковых: *Scrophularia*, *Salix*, *Corydalis* (Шелудякова и др., 2017, рис. VII, 19–24, 26).

Если выстроенные в ряды варианты скульптуры (рис. 3*н–с*) еще можно попытаться “списать” на результат формального упорядочивания случайных отклонений от типичного, как от среднего, то в рядах форм пыльцы (рис. 4) становится очевидной чисто геометрическая закономерность биологической формы, не допускающая никакой произвольности. Структура изменчивости разных признаков пыльцы, разворачивающаяся на разных таксономических уровнях, оказывается существенно одинаковой – непрерывные, геометрически упорядоченные, транзитивные ряды (таксон- и мерон-неспецифичные и рангово-независимые; Пожидаев, 2015) – ненаправленный веер форм. Подобные морфологические ряды были описаны ранее как метаморфоз, “текучесть формы” по И.В. Гете (2014) или рефрен по С.В. Мейену (пути взаимопревращения форм; Meyen, 1973).

ТЕОРЕТИЧЕСКОЕ ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подробное изучение свойств биологической изменчивости не на случайных выборках (для спорофитов), а на цельных фрагментах генеральной совокупности (для гаметофитов) делает наблюдаемой нетипологическую структуру современного многообразия (случайно выделенного момента биологической эволюции). Обнаруженные свойства изменчивости пыльцы (непрерывность, упорядоченность, транзитивность) ведут, в силу их наблюдаемости, к ряду теоретических заключений, которые следует рассматривать не как возможные предположения, а как неизбежные следствия сделанных наблюдений. Представление об упорядоченности органических форм – это не метафизически принятое основание и не натурфилософия, а достоверное свидетельство события, доступное прямому созерцанию, чувственному восприятию (до и без введения каких-либо понятий, определений, обозначений, описаний, абстракций и редукций – т.е. без умозрения, достоверность которого нуждается в подтверждении и допускает опровержение).

Естественная система и структура индивидуальной изменчивости. На примере многообразия морфологических признаков изученных образцов пыльцы родов *Nierembergia* и *Bouchetia* и других изученных таксонов (Пожидаев, 1989; Pozhidaev, 1993, 1995, 2002; Шелудякова и др., 2017; Gavrilova et al., 2018; Григорьева и др., 2018, 2019; Пожидаев, Петрова, 2022) показано, что при учете всех существующих форм удается наблюдать, как в индивидуальной изменчивости онтологически полного, генетически сходного гаметофитного поколения (без влияния гибридизации и расщепления признаков в силу бесполого размножения) могут повторяться типичные формы, отдельные отклонения других (далеких, заведомо неродственных, генетически несовместимых) таксонов и цельные фрагменты многообразия, которые подчиняются одной и той же универсальной закономерности. Одни и те же формы повторяются в индивидуальной изменчивости пыльцы далеких, генетически несовместимых таксонов.

Естественная упорядоченность (система) обнаруживается не в структуре предполагаемых родственных связей предполагаемых таксонов и не в упорядоченности самих таксонов или их типичных форм (Архангельский, 1982). Естественную систему упорядоченности демонстрируют не таксоны (универсалии, общие понятия, результат обобщения), а формы индивидуальной изменчивости живых тел (натуралии, единичные предметы, доступные прямому созерцанию), подчиняющиеся универсальной геометрической закономерности, которая и с широкой транзитивностью повторяется рефреном (Meyen, 1973; In Memoriam, 2007), перекрывая типологические границы классификаций по родству таксонов и гомологии структур (Pozhidaev, 2002; Пожидаев, 2015; Пожидаев, Петрова, 2022). В этой системе параллелизмов (рис. 4*б*) все формы полной индивидуальной изменчивости пыльцы могут быть упорядочены таким образом, что их гомологические ряды оказываются неотделимы от гетерологических (негомологических), а типичные формы – от отклонений и всей системы рядов в целом. В этой системе параллелизмов возникновение различных форм не может быть объяснено по отдельности (например, сходство типичных форм отражает генеалогию, а сходство отклоняющихся – результат параллелизмов, конвергенции, случайность или закономерность). Типичные формы пыльцы оказываются не существенным отличием, таксоно-специфическим, адаптивным, унаследованным предковым признаком генеалогической клады, а гармоничной частью совсем других – непрерывных и геометрически упорядоченных и периодических рядов (рис. 4). Единая (непрерывная и геометрически упорядоченная) структура всей индивидуальной изменчивости не позволяет выделять типичную форму онтологически, приписывая ей свойство “быть” – быть более существенной, исходной, предковой, нормальной (рис. 4*б*, типичные формы обозначены буквой Т). Любопытно, что упорядоченность современного многообразия открывается именно при учете отклоняющихся форм, которые вне ряда могут показаться неупорядоченными, случайными (“рефрен как правило, не знающее исключений”) (Мейен, 1978).

Существование промежуточных отклонений означает, что изменчивость форм пыльцы не может быть сведена к дискретным типам формы (дискретизация исходного многообразия с неизвестной структурой – результат типологической редукции в ходе его классифицирования). Нет дискретных типов – нет нужды объяснять их возникновение, привлекая предположения о дивергенции (селективное вымирание худших, менее совершенных форм в ходе их естественного отбора) или генеалогии (наследование, родство, порождение), не нужно искать естественные причины возникновения дихотомической, дискретно-иерархической структуры классификаций.

Таким образом, в индивидуальной изменчивости каждого поколения пыльцы наблюдаются и требуют объяснения совершенно другие явления и события (параллелизмы), которые не имеют никакого отношения к наследованию типичной, предковой формы, последовательности дивергенции, степени родства и таксономической близости сравниваемых образцов и встречающихся у них форм. Происходят явления и события, которые вовсе не рассматриваются в филогенетической (дивергентной) модели эволюции как собственные свойства самой изменчивости (только

как результат конвергентного сходства в силу внешних причин – как следствие отбора сходных приспособлений к сходным условиям среды обитания; функциональных и унаследованных от предка).

Не клада, а клина. Сопоставление признаков пыльцевых зерен в образцах различных таксонов показывает, что их индивидуальная изменчивость раскладывается не генеалогически (генетически) по родам (клада, группа генетического родства – филум, объем, экстенсионал понятия "таксон") и не на морфологические типы (тип организации, диагноз, существенный признак – архетип, содержание, интенсионал понятия "таксон"). Вместо этого формы живых тел выстраиваются в непрерывные геометрические ряды (клины) с иной нетипологической структурой упорядоченности (непрерывные ряды транзитивных параллелизмов), которая не может быть корректно описана типологически, с помощью классифицирования (Пожидаев, 2009, 2015) и обладает более наглядной степенью целостности (непрерывна и закономерна). Становятся наблюдаемы определенные наборы, ансамбли форм (наборы изомеров и зеркально симметричных форм; Pozhidaev, 2000a), в которых начинает проявляться естественная структура упорядоченности многообразия – система параллелизмов, обладающая собственной формой – непрерывной, симметричной и упорядоченной периодично (рис. 4*б*; Пожидаев, 2015, рис. 1). Открывается взгляд на многообразие в целом, как на некое надорганизменное единство, свойства которого выходят за рамки схемы тела и индивидуальной формы.

Не наследование, а воспроизведение. Исследование многообразия форм пыльцы позволяет заключить, что в полном поколении популяции близкородственных гаметофитов при бесполом размножении с определенной частотой наблюдаются результаты не наследования (матричное копирование генетических детерминант дискретной, таксоно-специфичной, предковой организации) или индивидуального онтогенеза, а массовое и точное (неоднократное и политопное; Берг, 1922) воспроизведение в каждом поколении пыльцы типичных форм других таксонов, отклонений и их рядов, составляющих значительный фрагмент одного и того же универсального многообразия форм с непрерывной и геометрически упорядоченной структурой (рис. 4; Пожидаев, 2009, рис. 1, 2).

Не наследуется никакая форма – ни типичная, ни отклоняющаяся. Новая форма, новый тип организации может возникнуть за одно поколение, сразу в готовой форме, в виде сбалансированного онтогенеза. Новая форма возникает не в результате развития одной формы из другой, трансформации предковой формы как порождение, а каждый раз заново, из ничего, согласно внутренним закономерностям. Промежуточные (атипичные) формы пыльцы появляются не вследствие случайных мутаций, никогда не вымирали в ходе дивергенции (селективной элиминации и естественного отбора), всегда редки, существуют в разных таксонах современных растений и возникают теперь, как и прежде, в полном ассортименте. Впрочем, следует заметить, что хотя такой подход полнее описывает свойства наблюдаемой изменчивости, сами ее свойства – непрерывные ряды с геометрически упорядоченной транзитивной структурой – остаются необъяснимыми и интуитивно неочевидными, хотя и вполне наблюдаемыми.

Не морфогенез, а метаморфоз (не морфодинамика, а морфопластика). Изучение морфологии пыльцы показывает, что в каждом поколении генеалогической линии с определенной частотой может происходить не генезис формы, а скачкообразное (или в плавном ряду) изменение родовых признаков, морфологического типа – морфоз, ненаследуемое перерождение индивидуальной формы (изменение плана организации, схемы живого тела, возникновение типичных форм далеких, неродственных таксонов, гетерогенез), которые складываются в метаморфоз, непрерывную серию форм.

Все пыльцевые зерна, составляющие описываемые непрерывные ряды, являются дефинитивными формами зрелой пыльцы, а не последовательностью стадий индивидуального развития. Ряд – это не постепенное "возникновение" и последовательное "превращение", направленное к одной из форм, как к цели (Любищев, 1982). Все формы существуют одновременно. В морфологических рядах нет выделенных направлений, "читаемых" как последовательное усовершенствование, приспособление, упражнение, функциональность или история. Никакие морфологические ряды (ни синхронные, ни хронологические) не являются ни генетическими, ни трансформационными ("ни одна форма не является причиною другой"; Мейен, 1978). Такой способ описания может быть использован только как прием, метафора. Для морфологических рядов не выполняется не только монофилетический, но и генеалогический принцип – потомки разных предков могут обладать сходными признаками, которых у предков не было.

Непрерывный ряд форм отражает трансформизм иного рода – не морфодинамика (направленное, последовательное и преемственное развитие, порождение), а морфопластика (морфоз – перерождение в рамках закономерности). Формы расположены в рядах по их геометрическому сходству; взаимосвязь форм пыльцы описывается как закон (Оскольский, 2001), место в самосогласованной системе геометрических свойств, а не филогенетическое родство. Индивидуальная форма – не результат действия причины, а след-

ствие свойств целостности. Если учесть все формы индивидуальной изменчивости, становится очевидной естественная система биологического многообразия – место каждой формы во взаимосвязанной системе параллелизмов – полной, единой и целостной, в которой разные формы связаны в ряду не категориями причинности (происхождение, например), а отношениями “часть–целое” (Бунге, 2010).

В результате возможность перерождения при размножении (проявление неопределенности дискретных форм в непрерывном многообразии, текучесть формы, как формально-логическое обоснование) приводит не только к восстановлению убывающего поголовья (численности), но и к самовоспроизведению и поддержанию неубывающей их изменчивости. Возможность перерождения формы потомков приводит к тому, что морфологическое сходство служит ненадежным признаком родства.

Эволюция каждый день. Современное реализованное состояние биомногообразия (случайно выбранный момент и результат всей предшествовавшей эволюции) оказывается в высшей степени рационально организованным – совпадает с мыслимой универсальной геометрией абстрактных чистых форм (рис. 1*в*, *д*, *ч*; формы пыльцы повторяют некоторые платоновы и архимедовы тела: тетраэдр, куб, додекаэдр – многогранники с ребрами, сходящимися под углом в 120°; правило Вудхауса; Wodehouse, 1935). Биологическая изменчивость, естественная форма повторяет чистые формы (результат отвлечения от всех свойств и качеств, кроме протяженности пустого пространства, без различения внешнего и внутреннего), свободные от функциональных или исторических коннотаций. В единой системе детерминирована вся индивидуальная изменчивость; случайных форм не бывает, но бывают промежуточные, менее симметричные формы. Эволюционная новизна (наблюдаемое многообразие) возникает исходно упорядоченной, сразу в предустановленной форме (автоматизм формы; Чайковский, 2018).

Наблюдаемое состояние современного морфологического многообразия форм пыльцы изученных видов *Nierembergia*, *Bouchetia* и других таксонов, рассмотренное в их онтологической полноте, оказывается потенциально гораздо более подвижным, чреватым эволюционной изменчивостью, чем ожидаемое теоретически, на основе типологического подхода. В индивидуальной изменчивости пыльцы в каждом поколении регулярно, без макромутаций (гипотетические и пока никем не найденные, уникальные и редкие эволюционные события, с эпохальными последствиями – возникновение нового таксона, нового типа организации) повторяются одинаковые отклонения и типичные формы других, далеких, неродственных родов, наблюдается возникновение макропотенциальных, макротаксономических признаков (морфоз).

Скачкообразность или постепенность, обратимость или необратимость, направленность или случайность, приписываемые эволюционному процессу различными теориями (ортогенез, тихогенез, селектогенез, сальтационизм), могут быть не разными и взаимоисключающими модусами эволюции, а описанием свойств изменчивости, которые все могут быть поняты как следствие одного и того же наблюдаемого явления – метаморфоз, перерождение, приводящее к разворачиванию в поколении упорядоченной системы параллелизмов (гомологических и нет).

Нельзя просто отвергнуть неверное научное объяснение, необходимо найти ошибку; иначе ошибка войдет в новое объяснение как условие задачи. Исходный редукционизм типологического подхода, как способа первичного описания наблюдаемой естественной изменчивости (типологическая редукция, сведение к типичным и дискретным формам в результате неизбежной дискретизации исходной изменчивости с еще неизвестной структурой), приводит в итоге к ненаблюдаемости понятий и явлений, непроверяемости основанных на них филогенетических гипотез, претендующих на объяснение возникновения современного естественного многообразия естественными причинами (эволюция, материальная картина мира). Эволюционная теория должна описать и объяснить возникновение именно наблюдаемых свойств морфологической изменчивости, а не игнорировать их, строя принципиально непроверяемые гипотезы о принципиально ненаблюдаемых понятиях (таксон, родство, дивергенция), объясняя ненаблюдаемые явления ненаблюдаемыми причинами, используя в качестве основных понятия без определений, критериев предметности (вид, гомология) и ясного онтологического статуса (таксон, ранг).

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена на оборудовании ЦКП “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) в рамках выполнения госзадания по теме “Структурно-функциональные основы развития и адаптации высших растений” (АААА-А18-118031690084-9).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит каких-либо исследований с использованием животных в качестве объектов.

Приложение А

Таблица А.1. Изученные образцы и краткие описания пыльцевых зерен видов *Nierembergia* и *Bouchetia*

Исследованный образец	Полярная ось, мкм	Экваториальный диаметр, мкм	Ширина мезокольпиума, мкм	Толщина экзины, мкм	Скульптура	Единица распространения	Иллюстрации
Nierembergia angustifolia Kunth. Mexico. St of Michoacan. C.G. Pringle 414. 21.07.1892.	37.6–45.9 41.8 ± 4.1	51.7–54.6 53.2 ± 1.4	38.0–40.2 39.1 ± 2.3	1.9–2.1 2.0 ± 3.1	Скульптура струйчатая, струи короткие (3.5–5.0 мкм), довольно широкие (0.5–0.6 мкм), с закругленными концами, плотно прилегают друг к другу; изредка между струями имеются короткие узкие перемычки	Тетрада	рис. 2*т–ц*
N. aristata D. Don. Uruguay. P. Lorentz 10.1878.	45.7–50.8 48.3 ± 3.4	48.5–51.8 50.2 ± 2.3	37.9–39.6 39.7 ± 1.8	2.5–2.7 2.6 ± 0.3	Скульптура струйчатая, струи длинные, неширокие (0.5–0.6 мкм), плотно примыкают друг к другу; с поперечными перемычками и редкими единичными округлыми перфорациями	Монада	рис. 1*н–т*
N. frutescens Dur. Schvapp. s. n. 30.8.01.	42.0–50.0 46.0 ± 3.6	45.2–49.7 47.5 ± 4.8	33.3–36.6 35.0 ± 2.3	2.1–2.3 2.2 ± 1.2	Скульптура струйчатая, струи меридиональные, длинные, неширокие (0.3–0.5 мкм), плотно прилегают друг к другу	Монада	рис. 2*а–е*
N. gracilis Hook. Argentina, Tucuman. C.A. O'Donell. 1392. Oct. 1941.	46.5–53.9 50.2 ± 2.1	46.2–50.0 48.1 ± 4.1	36.5–38.6 37.6 ± 2.6	2.0–2.2 2.1 ± 3.4	Скульптура струйчатая, струи неширокие с перемычками, довольно плотно примыкают друг к другу	Монада	рис. 1*а–е*
N. hippomanica Miers. Argentina, Tucuman. O'Donell 138. 10.1941.	44.5–50.0 47.3 ± 3.7	44.5–54.5 49.5 ± 1.8	39.0–40.0 39.5 ± 1.6	2.7–3.0 2.9 ± 1.8	Скульптура струйчатая, струи довольно длинные, неширокие (0.3–0.5 мкм), плотно прилегают друг к другу, на концах раздваиваются	Монада	рис. 1*у–щ*
N. linarifolia R. Graham. Herder 12961. 3.09.1892.	40.0–46.0 43.0 ± 3.8	46.0–55.0 50.0 ± 2.3	40.0–42.8 41.4 ± 1.6	2.0	Скульптура струйчатая, струи довольно длинные, неширокие (0.3–0.5 мкм), плотно прилегают друг к другу	Монада	рис. 1*ж–м*
N. scoparia Sendtn. Brasilia. Sellow. s.n.	43.6–49.2 46.4 ± 3.8	50.0–56.3 53.2 ± 1.3	35.8–43.0 49.4 ± 2.8	2.0	Скульптура струйчатая, струи довольно длинные, широкие (0.5–1.0 мкм), плотно прилегают друг к другу	Монада	рис. 2*ж–м*, 3*л*, *м*
N. stricta Miers. Argentina, Varela 559. 16. 02.1944.	55.8–58.4 57.1 ± 2.4	63.1–72.7 67.9 ± 4.8	49.5–50.3 49.9 ± 0.8	2.0–2.3 2.2 ± 2.3	Скульптура струйчатая, струи недлинные, довольно широкие (около 1 мкм), с закругленными концами, некоторые струи на концах имеют короткие ответвления	Тетрада	рис. 2*н–с*
Bouchetia anomala Britton & Rusby. Flora Texana exsiccate. F. Lindheimer 471. 1846.	45.2–47.9 46.6 ± 1.8	39.5–42.7 41.1 ± 2.7	21.1–23.1 22.1 ± 1.9	1.8–1.9	Скульптура бугорчато-гранулярная, бугры (0.23–1.5 мкм) усеяны мелкими гранулами (около 0.1 мкм)	Тетрада	рис. 3*з–к*
B. erecta DC. ex Dun. Mexica, Hidalgo 6912. 23 July 1898.	45.2–47.9 46.6 ± 3.3	45.2–47.9 46.6 ± 3.6	21.1–23.1 22.1 ± 2.7	1.8–1.9	Скульптура крупнобугорчато-перфорированная, бугры (1.5–5.0 мкм) расположены на расстоянии 1.0–2.5 мкм; между ними – более мелкие бугорки (менее 1.0 мкм), между мелкими бугорками – перфорации (0.1–0.3 мкм)	Тетрада	рис. 3*а–г*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Архангельский Д.Б., 1982. Морфологические типы пыльцевых зерен современных цветковых // Бот. журн. Т. 67. № 7. С. 890–897.

Берг Л.С., 1922. Номогенез или эволюция на основе закономерностей. Петроград: Гос. изд-во. 306 с.

Бунге М., 2010. Причинность. Место принципа причинности в современной науке. М.: URSS. 512 с.

Гете И.В., 2014. Научные сочинения. Т. 1. Образование и преобразование органических существ (морфология). М.: КМК. 696 с.

Григорьева В.В., Брицкий Д.А., Коробков А.А., 2018. Морфология пыльцевых зерен видов рода *Artemisia* (Asteraceae) Дальнего Востока России // Бот. журн. Т. 103. № 10. С. 1255–1264. https://doi.org/10.7868/S0006813618100046

Григорьева В.В., Пожидаев А.Е., Семенов А.Н., Брицкий Д.А., 2019. Морфологическая изменчивость пыльцы представителей рода *Nicotiana* (Solanaceae) // Бот. журн. Т. 104. № 6. С. 900–917. https://doi.org/10.1134/S0006813619060061

Данилевский Н.Я., 2015. Дарвинизм. Критическое исследование. М.: ФИВ. 976 с.

Кремп Г.О.И., 1967. Палинологическая энциклопедия. М.: Мир. 335 с.

Кренке Н.П., 1933–1935. Феногенетическая изменчивость // Сборник работ отделения фитоморфогенеза. Т. I. М.: Изд. Биол. ин-та им. Тимирязева. С. 11–415.

Куприянова Л.А., Алешина Л.А., 1967. Палинологическая терминология покрытосеменных растений. Л.: Наука. 84 с.

Куприянова Л.А., Алешина Л.А., 1972. Пыльца и споры растений флоры европейской части СССР. Т. 1. Л.: Наука. С. 48–51.

Любарский Г.Ю., 2018. Происхождение иерархии: история таксономического ранга. М.: КМК. 659 с.

Любищев А.А., 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 376 с.

Манукян Л.К., 1975. Палинология рода *Sideritis* L. // Палинология. Ереван: Изд-во АН АрмССР. С. 40–44.

Мейен С.В., 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биологии. Т. 39. № 4. С. 495–508.

Оскольский А.А., 2001. О феноменологии биологического сходства // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия / Ред. Оскольский А.А., Соколов Д.Д., Тимонин А.К. СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых. С. 115–133.

Павлинов И.Я., 2019. Биологическая систематика: в поисках естественной системы. М.: КМК. 246 с.

Пожидаев А.Е., 1989. Структура экзины пыльцевых зерен представителей сем. Lamiaceae // Бот. журн. Т. 74. № 10. С. 1410–1422.

Пожидаев А.Е., 2009. Структура многообразия морфологического признака на примере расположения апертур пыльцы цветковых и естественная упорядоченность биологического многообразия. Или – что такое многообразие (описание и интерпретация) // Вид и видообразование. Анализ новых взглядов и тенденций. Тр. ЗИН РАН. Приложение № 1. М.: КМК. С. 151–182.

Пожидаев А.Е., 2015. Рефренная структура биологического многообразия и теория филогенеза // Палеоботанический временник. Вып. 2. М.: ГЕОС. С. 115–127.

Пожидаев А.Е., Григорьева В.В., Семенов А.Н., 2024. Структура индивидуальной изменчивости палиноморфологических признаков рода *Cestrum* (Solanaceae Juss.). Типичная форма и отклонения (морфозы) // Журн. общ. биологии. В печати.

Пожидаев А.Е., Петрова Н.В., 2022. Структура изменчивости палиноморфологических признаков внутри рода *Galeopsis* l. Hjl. (Lamiaceae) и за его пределами в связи с идеей дивергентной морфологической эволюции // Журн. общ. биологии. Т. 83. № 3. С. 151–169.

Поздняков А.А., 2015. Философское обоснование классической биологии: Механицизм в эволюционистике и систематике. М.: ЛЕНАНД. 304 с.

Раутиан А.С., 2001. Апология сравнительного метода: о природе типологического знания // Гомологии в ботанике: опыт и рефлексия / Ред. Оскольский А.А., Соколов Д.Д., Тимонин А.К. СПб.: Санкт-Петербургский союз ученых. С. 73–80.

Чайковский Ю.В., 2018. Автопоэз. М.: КМК. 560 с.

Шелудякова М.Б., Григорьева В.В., Пожидаев А.Е., 2017. Морфология пыльцевых зерен представителей рода *Scrophularia* (Scrophulariaceae) // Бот. журн. Т. 102. № 3. С. 361–379.

Blackmore S., Crane P.R., 1998. The evolution of apertures in the spores and pollen grains of embryophytes // Reproductive Biology / Eds Owens S.J., Rudall P.J. Kew: Royal Botanic Gardens. P. 159–218.

Campo M., van, 1976. Patterns of pollen morphological variation within taxa // The Evolutionary Significance of the Exine / Eds Ferguson I.K., Muller J. L.: Academic Press. P. 125–137.

Cocucci A.A., 2013. *Nierembergia* // Flora Argentina. V. 13. Dicotyledoneae. Solanaceae. Buenos Aires: Instituto de Botánica Darwinion. P. 149–150.

Erdtman G., 1952. Pollen Morphology and Taxonomy: Angiosperms. Stockholm: Almquist and Wiksell. 539 p.

Finot V.L., Marticorena C., Marticorena A., 2018. Pollen grain morphology of *Nolana* L. (Solanaceae: Nolanoideae: Nolaneae) and related genera of southern South American Solanaceae // Grana. V. 57. № 6. P. 415–455. https://doi.org/10.1080/00173134.2018.1458897

Gavrilova O., Britski D., Grigorieva V., Tarasevich V., Pozhidaev A., Leunova V., 2018. Pollen morphology of the genus *Euonymus* (Celastraceae) // Turczaninowia. V. 21. № 4. P. 188–206. https://doi.org/10.14258/turczaninowia.21.4.20

Hayrapetyan A.M., 2008. Features of the exine ornamentation of pollen grains in the family Solanaceae Juss. I. The simple types of ornamentation // Nat. Sci. V. 2. № 11. P. 46–50.

Hofman C.C., Zetter R., 2007. Upper Cretaceous pollen flora from the Vilui basin, Siberia: Circumpolar and endemic *Aquilapollenites*, *Manicorpus*, and *Azonia* species // Grana. V. 47. № 4. P. 227–249. https://doi.org/10.1080/00173130701763142

Hunziker A.T., 2001. Genera *Solanacearum*: The Genera of Solanaceae Illustrated, Arranged According to a New System. Liechtenstein: Ruggell. 500 p.

Huynh K., 1972. Le pollen et la systematique du genere *Sideritis* L. (Labiatae) // Bull. Mus. Nat. Hist. Nat. 3 ser. № 45. Bot. 1. P. 1–28.

In Memoriam. С.В. Мейен: палеоботаник, эволюционист, мыслитель, 2007. М.: ГЕОС. 348 с.

Meyen S.V., 1973. Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. V. 39. № 3. P. 205–260.

Peyrot D., Barrön E., Comas-Rengifo M.J., Touand E., Tafforeau P., 2007. A confocal laser scaning and conventional wide field light microscopy study of *Classopollis* from the Torcian-Aalenian of the Fuentelsaz section (Spain) // Grana. V. 46. № 4. P. 217–226.

Pire S.M., Dematteis M., 2007. Pollen aperture heteromorphism in *Centaurium pulchellum* (Gentianaceae) // Grana. V. 46. № 1. P. 1–12.

Pozhidaev A.E., 1993. Polymorphism of pollen in the genus *Acer* (Aceraceae). Isomorphism of deviant forms of Angiosperm pollen // Grana. V. 32. № 1. P. 79–85. https://doi.org/10.1080/00173139509429028

Pozhidaev A.E., 1995. Pollen morphology of the genus *Aesculus* (Hippocastanaceae). Patterns in the variety of morphological characteristics // Grana. V. 34. № 1. P. 10–20. https://doi.org/10.1080/00173139509429028

Pozhidaev A.E., 1998. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 1. Formation of 3-colpate patterns and endoaperture geometry // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 104. № 1. P. 67–83.

Pozhidaev A.E., 2000a. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 2. Formation of polycolpate patterns and pseudoaperture geometry // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 109. № 3–4. P. 235–254. https://doi.org/10.1016/s0034-6667(99)00057-3

Pozhidaev A.E., 2000b. Pollen variety and aperture patterning // Pollen and Spores: Morphology and Biology / Eds. Harley M.M., Morton C.M., Blackmore S. Kew: Royal Botanic Gardens. P. 205–225.

Pozhidaev A.E., 2002. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 3. A family-based study of Krameriaceae // Rev. Palaeobot. Palynol. V. 127. № 1–2. P. 1–23. https://doi.org/10.1016/S0034-6667(02)00251-8

Shishova M., Puzanskiy R., Gavrilova O., Kurbanniazov S., Demchenko K. et al., 2019. Metabolic alterations in male-sterile potato as compared to male-fertile // Metabolites. V. 9. № 2. Art. 24. https://doi.org/10.3390/metabo9020024

Stafford P., Knapp S., 2006. Pollen morphology and systematics of the zygomorphic flowered nightshades (Solanaceae; Salpiglossideae sensu D'Arcy, 1978 and Cestroideae sensu D'Arcy, 1991, pro parte): A review // Syst. Biodivers. V. 4. № 2. P. 173–201. https://doi.org/10.1017/S1477200005001787

Tate J.A., Acosta M.C., McDill J., Moscone E.A., Simpson B.B., Cocucci A.A., 2009. Phylogeny and character evolution in *Nierembergia* (Solanaceae): Molecular, morphological, and cytogenetic evidence // Syst. Bot. V. 34. № 1. P. 198–206. https://doi.org/10.1600/036364409787602249

Walker J.W., Doyle J.A., 1975. The bases of angeosperms phylogeny: Palynology // Ann. Miss. Bot. Gard. V. 62. № 3. P. 664–723. https://doi.org/10.2307/2395271

Wodehouse R.P., 1935. Pollen Grains: Their Structure, Identification and Significance in Science and Medicine. N.-Y.; L.: McGraw-Hill. 574 p.

The pattern of natural variability of palynomorphological features with the example of some *Nierembergia* and *Bouchetia* species (Solanaceae) and natural system of bio-variety

A. E. Pozhidaev[a], *, V. V. Grigoryeva[a], **, A. N. Semyonov[a]

[a] *Komarov Botanical Institute, RAS*
Prof. Popov St., 2, Saint Petersburg, 197376 Russia
**e-mail: pae62@mail.ru*
***e-mail: grigorieva@binran.ru*

On the example of pollen morphological features of 8 species of *Nierembergia* and 2 species of *Bouchetia* (family Solanaceae), the properties of *individual* variability are described. Most of the studied characters (structure of apertures, ultrastructure of the sporoderm, surface sculpture, dimensions) do not have significant differences at the individual and intraspecific levels; taxonomically significant variability of morphological features of pollen is manifested at the level of the genus and suprageneric groups. The genera differ significantly in the sculpture of the pollen grain surface – striate in *Nierembergia* and tuberculate in *Bouchetia*. Pollen contained in one bud, anther or tetrad (fully completed gametophytic generation, where there is no death – all descendants of one ancestor without exception), is considered as an extreme model (maximum completeness with minimum complexity) to study the properties of natural morphological variability and the causes of its occurrence. It was found that pollen characters (sculpture, number and location of apertures) have the same pattern of variability (continuous and transitively ordered series), which embodied at different taxonomic levels in different characters. The natural variability of pollen morphological features is ordered not into a genealogical clade, but into a cline – continuous, geometrically ordered and transitive series (taxon-nonspecific and rank-independent). In this system of parallelisms, homological series are inseparable from non-homological ones, and typical forms, from deviations. The origin of typical and deviant forms cannot be explained separately (typical – genealogically, and deviant – as parallelism, convergence, chance or regularity). The individual variability of pollen forms is geometrically ordered and is not the result of random disturbances, failures of the hereditary program, or pathology. The typical form turns out to be a harmonious part of a geometrically ordered series of pure forms, free from functional and historical connotations. The similarity of pollen forms in these series is determined by their geometry and does not depend on affinity, homology, functionality (improvement, exercise, adaptation). The natural system of pollen forms is formed not by the structure of supposed affinity of supposed taxa (universalia, general concepts, the result of speculation that requires confirmation and admits refutation), but the structure of the observed parallelisms of the variability of individual living bodies. Evolutionary novelty (the current state, the observed variability) arises initially ordered in a pre-established form.