

Природа мерономии-рефреномии в рамках фрактально-эпигенетического подхода

Б.А. Богатых

*Институт атомной энергетики Национального исследовательского ядерного университета «МИФИ», 249020 Обнинск, Калужская обл., Студгородок
bogboris@yandex.ru*

Мы никогда не должны забывать, что каждый успех нашего познания ставит больше проблем, чем решает, и что в этой области каждая новая открытая земля позволяет предположить существование еще неизвестных нам необъятных архипелагов.

Луи де Бройль

В последние 25–30 лет в таких областях, как молекулярная биология и генетика, биология развития и эволюционная биология, сделаны эпохальные открытия. Они изменили взгляд на природу живого, его эволюцию, показав при этом неоднозначность интерпретации многообразия мира живого в рамках какой-либо одной концепции или парадигмы. В качестве примера можно привести данные, свидетельствующие об интеркалированности, дробности, мобильности гена [Льюин, 1987; Сингер, Берг, 1998; Хесин, 1985], что привело к крушению основной догмы молекулярной биологии: «один ген – один белок». Другие столь же революционные открытия: наличие почти идентичного гомеобокса не только у разных видов, но и типов животных; гомологическое сходство гомеозисных генов многих животных. Не менее важно обнаружение дифференциальной транскрипции, обеспечивающейся взаимодействием продуктов многих регуляторных генов («гены-господа» и «гены-рабы») [Гилберт и др., 1997; Дондуа, 1997; Корочкин, 1999; Gerhing, 1985]. Кроме того, в дополнение к ранее выдвинутым концепциям возрождаются на новом, повышенном основании катастрофизм, гибридогенез, симбиогенез, неоламаркизм и т.д. В частности, М.А. Шишкин [1984, 1988, 2006] предложил эпигенетическую теорию эволюции, существенно изменившую многие представления относительно эволюционного процесса и самой природы живого.

Все это предопределило, во-первых, выработку на новой основе концепций природы живого и

воззрений на эволюционный процесс, отчасти альтернативных дарвинизму и синтетической теории эволюции (СТЭ) [Галимов, 2006; Кордюм, 1976, 1982; Лима-де-Фариа, 1991; Назаров, 2007; Хайтун, 2005; Чайковский, 1990, 2006; и др.], во-вторых – создание таких научных дисциплин, как мерономия и рефреномия. Так, выдвинутые С.В. Мейеном типология и мерономия представляют собой область науки, задачей которой является изучение многообразия строения организмов и их частей (меронов) [Любарский, 1996, 2007; Мейен, 1978, 1988; Павлинов, 2011; Раутиан, 1988; Чайковский, 1990]. Рефрен же, отражая параллельность преобразований, представляет не простое повторение набора состояний конкретных признаков в гомологических рядах Н.И. Вавилова, а их упорядоченность в соответствии с «рядом правил преобразования», что отчасти просматривается в «трансформационных» рядах Н.П. Кренке. В-третьих, следует отметить поиски путей синтеза таких альтернативных концепций, как, например, тихогенез (дарвинизм, СТЭ) и номогенез, то есть попытки создать единый взгляд на мир живого и его эволюцию, осуществляемые посредством междисциплинарного подхода в рамках синергетической (аттракторно-репеллерной) интерпретации. Эта интерпретация содержит более тонкие средства моделирования эволюционного процесса [Богатых, 2006, 2010, 2011]. Настоящая работа посвящена анализу природы мерономии и рефрена (рефреномии) С.В. Мейена в рамках последнего подхода.

Эпигенетическая теория эволюции

Природу мерономии и рефреномии необходимо рассматривать, в первую очередь, в рамках эпигенетической теории эволюции, основные идеи которой были заложены в работах К.Х. Уодингтона [1970; Waddington, 1957] и И.И. Шмальгаузена [1982] и впоследствии развиты М.А. Шишкиным [1984, 1988, 2006]. Формулируя современное понимание этой теории, Шишкин ввел ключевое понятие – *эпигенетическая система*, то есть совокупность взаимодействий генетических и иных (средовых) факторов, влияющих на онтогенез.

Эпигенетическая теория эволюции обозначила две возможные формы наследования признаков: наследование генетическое (менделевское), анализирующее в потомствах структурно-дискретных единиц генома, и наследование эпигенетическое, анализирующее реализацию информационно-дискретных сигналов в системе «ген–признак». В соответствии с этой теорией помимо генов потомки наследуют от родителей и общую организацию эпигенетической системы. Здесь уже отдельные наследственные задатки влияют только на систему управления онтогенезом, не являясь при этом непосредственной причиной тех или иных особенностей фенотипа, и, как следствие, отбором будут отбираться и воспроизводиться в потомстве не отдельные аллели или признаки, а целостные фенотипы. Более весомый вклад в формирование следующего поколения соответственно внесут именно те родители, у которых развитие адаптивного признака осуществляется более широким спектром факторов – генетических и негенетических наследственных задатков, внешних воздействий и т.д. В целом все это скорее отвечает состоянию, когда «новый признак возникает не как мутация, а как ответ генотипов гетерогенной в наследственном отношении популяции на новый фактор среды» [Камшилов, 1967, с. 113]. Вследствие этого, в отличие от СТЭ, для эпигенетической теории эволюции влияние состояния как самого генотипа, так и, в первую очередь, внешней среды приобретает первостепенное значение. Фенотипические вариации, то есть наследование приобретенных свойств, здесь не случайны: значительные по количеству те или иные морфозы возникают в ответ на конкретные изменения среды развития. Эволюция, таким образом, начинаясь с изменения в окружающей среде, заканчивается в геноме.

К настоящему времени имеется масса примеров эпигеномных, то есть не связанных с изменением самого генома перестроек, осуществляемых отчасти за счет метилирования генов и происхо-

дящих не только на уровне клеток или отдельных дифференцированных тканей, но и целых организмов, большей частью растений [Jablonka, Lamb, 1989, 2008]. Наряду с этим информация здесь вкраплена в ткань из белков и химических веществ, окружающих хромосомную ДНК – ацетилирование, фосфорилирование и т.д., регулируя этим упаковку ДНК в хромосомах. Это способствует иницированию конденсации отдельных участков хромосом. При этом происходит присоединение белков-репрессоров, взаимодействующих с хромосомами, иницируя специфические реакции. Результат их воздействия может драматическим образом влиять на весь организм, не изменяя при этом нуклеотидную последовательность ДНК. В обоих случаях гены на этих участках временно не экспрессируются. Вследствие этого в дифференцированных тканях эукариот осуществляется временное блокирование активности многих генов, то есть они находятся в неактивном (метилированном) состоянии, делая ген недоступным для регуляторных белков (подавляется экспрессия генов), причем при дальнейшей репликации ген копируется вместе с метиловой группой [Сингер, Берг, 1998; Landman, 1991].

Некоторые из этих событий носят наследственный характер, играя существенную роль в развитии живых организмов, процессах старения и возникновении рака. Возможно, эпимутации связаны с такими сложными заболеваниями, как диабет, психические заболевания и т.д. Они же объясняют, почему ряд сложных заболеваний развивается только у одного из однояйцевых близнецов. Таким образом, опыты подтверждают, что особи либо культуры клеток, обитающие в специфической среде, подвергаясь кратковременным воздействиям какого-либо определенного химического или физического фактора, при возвращении в прежние условия почти все (или большая их часть) обнаруживают новые признаки, которые передаются потомкам [Landman, 1991]. Важно, что возможность наследования приобретенных свойств осуществляется в значительно измененном виде, то есть морфоз не наследуется автоматически, а переходит в наследуемое состояние при условии определенного повторения средового воздействия. Иными словами, морфоз осуществляется в течение некоторого числа поколений при условии, что он проявляет экологическую адекватность, то есть хотя бы не уменьшает вероятность выживания особей-носителей. При этом, в общем случае, экологическая адекватность преобразующегося организма обеспечивается не столько самим эмбрио-

нальным морфозом, сколько морфофункциональными изменениями, сопровождающими функционирование организма в новой среде. Следовательно, сохраняющиеся в ходе эволюции таксона морфозы должны обладать хотя бы минимальной селективной ценностью. Успешная же ассимиляция индуцируемого средой морфоза осуществляется вследствие действия естественного отбора.

Дополнением к сказанному является интересная особенность, в точности повторяющая Ламарковское представление об эволюции – адаптивность морфозов. Пример адаптивного морфоза дают пресноводные инфузории, перенесенные в соленую воду, где они быстро становятся меньше размером, уподобляясь морским формам. Их меньший размер связан с выравниванием осмотических давлений внутри и вне тела [Гаузе, 1984]. Другой пример касается горных популяций равнинных полевок, особи которых, обитая в условиях пониженного содержания кислорода, имеют сердце большего относительного размера [Шварц, 1980]. Ряд других примеров содержится в книге И.И. Шмальгаузена [1982].

В последнее время фундамент эпигенетической теории эволюции укрепляется бурным развитием эпигенетики – направления молекулярной генетики, в задачи которого входит изучение процессов молекулярной регуляции функционирования генома в ходе клеточной дифференцировки и индивидуального развития. Развитие эпигенетики происходит в рамках более общего

направления эволюционной биологии развития, получившей название «Evo-Devo» [Гилберт и др., 1997; Salazar-Giudad, Jernvall, 2004; и др.].

Помимо сказанного на развитие эпигенетической теории влияют данные о сложной структурной и функциональной организации гена и генома в целом. Так, присутствие интронов в генах эукариот определяет их дробную интеркалированную природу. Наряду с этим имеет место определенная мобильность некоторых элементов в геноме эукариот – вертикальная и горизонтальная, которая реализуется через различные каналы генетической коммуникации – процессы конъюгации, трансдукции, трансформации, переноса генов в составе векторов – плазмид, вирусов, мобильных генетических (ретровирусоподобных) элементов [Льюин, 1987; Хесин, 1985]. Все они, активируясь в результате изменения условий среды, способны перемещаться в геноме, обуславливая часть спонтанных мутаций и способствуя быстрой перестройке структуры и функции генома, управляясь и регулируясь, с одной стороны, рядом эпигенетических факторов, а с другой – значительным числом белков-ферментов [Васильева, 1997; Животовский, 2003]. При этом в эволюционном процессе мобильные генетические элементы выполняют порой экзотическую роль: например, в эволюции млекопитающих осуществляется превращение мобильных генетических элементов в регуляторные последовательности [Mikkelsen, 2007].

Фрактальный (аттракторно-репеллерный) подход

К настоящему времени в развитии эволюционной теории предлагается и так называемый фрактальный подход [Богатых, 2004, 2006, 2010], использующий модель (инструментарий) фрактальной геометрии [Берже и др., 1991; Мандельброт, 2002; Николис, Пригожин, 1990]. Как следствие, в теоретической биологии уже широко отстаивается точка зрения, что фрактальная организация лежит в основе устройства живых организмов. Так, у наземных и водных животных фрактальную организацию имеют многие структуры – разветвления бронхов, кровеносной и лимфатической систем, желчных протоков в печени, сеть специальных мышечных волокон, и др. Имеются данные о том, что развитие злокачественной опухоли также идет по фрактальному принципу [Dolgleish, 1999].

К этим зоологическим примерам добавляются многочисленные факты из области ботаники. Возможно, несложные преобразования, формирующие фигуры Серпинского, Пеано, Коха и др., заложены в генетическом коде живого, чему отчасти отвечает вышерассмотренная сложность

структурной и функциональной организации гена, его дробность, интеркалированность и мобильность [Льюин, 1987; Сингер, Берг, 1998; Хесин, 1985]. Данная особенность, вероятно, в состоянии программировать процессы деления и разветвления (дифференцирования) клеток. Наряду с этим фрактальное масштабирование, повидимому, является универсальным принципом морфогенеза.

Природа фрактала. Кратко характеризуя фрактальную геометрию, следует отметить, что процессы, порождающие многие самоподобные природные структуры, давно изучаются в ряде областей естествознания и особенно в математике. Основоположник фрактальной геометрии Бенуа Мандельброт [2002], рассматривая математические аналоги природных форм и формируя саму идеологию фракталов, под фракталом подразумевает особые геометрические множества, форма которых принципиально отличается от традиционных евклидовых геометрических форм (точки, линии, плоскости). Процессы, порождающие фрактальное самоподобие, основаны,

прежде всего, на принципе обратной связи, когда результат одной итерации является начальным значением последующей. Наряду с этим фрактальная геометрия позволяет устанавливать взаимозависимость между геометриями в различных масштабах, а именно: как микроскопическое поведение тех или иных систем связано с тем, что можно наблюдать в макроскопическом масштабе. Многообразие фракталов при этом, содержащих множество виртуальных наборов всех возможностей, отраженное через принцип самоподобия, описывается довольно простой математической формулой:

$$Z_{n+1} = Z_n^2 + C.$$

Именно в данной формуле отражен процесс повторения процедуры неопределенное число раз (процесс итерации). В это уравнение подставляются просто числа, являющиеся координатами, определяющими положение точки на плоскости. В самой формуле выполняется динамический закон $z_{n+1} = f(z_n)$, который должен быть более сложным, чем простая пропорциональность $z_{n+1} = kz_n$. При этом правило $z \rightarrow f(z, c)$ зависит от параметра c – комплексная константа; z – комплексная переменная, а f – нелинейная функция. Отражив, например, координаты точки на плоскости через x и y , комплексная переменная будет иметь вид $z = x + iy$, а комплексная константа $c = p + iq$.

Синтетические взаимоотношения динамичности и статистичности фрактала. Рассматривая фрактальную геометрию в целом, следует отметить наиболее важный ее аспект, а именно, что она содержит в себе в рамках диалектического принципа эффекты синергии, то есть «кооперативные», синтетические взаимоотношения динамичности и статистичности. Динамичность – это фундаментальное свойство развития системы в целом, так как именно оно связано с однозначной предсказуемостью, *детерминированностью* развития тех или иных систем и процессов между точками выбора путей эволюции (точками бифуркации). Статистичность (*стохастичность, случайность*, т.е. сами точки бифуркации) – фундаментальное качество системы, относится к уровню ее элементного строения, на котором будут возникать различного рода мутации. Иными словами, системы, включающие синтетические взаимоотношения динамичности и статистичности находятся на грани порядка и хаоса, осуществляются при наличии соответствующих нелинейностей, неустойчивостей системы, формируя в свою очередь постоянно создающую активность системы. Причем данная активность системы может оказывать ре-

гулирующее воздействие на собственные свои возмущения, а также выступает условием стабильного и динамического развития при нарушении симметрии системы выше точки бифуркации, обуславливая появление в системе новых решений [Берже и др., 1991; Мандельброт, 2002; Николис, Пригожин, 1990]. Всем этим фрактальная геометрия отражает причинную (каузальную) роль в эволюции сложности органического мира, его самоорганизации и саморазвития, сопровождающегося появлением принципиально нового (эмерджентного).

Рассмотренные выше эффекты синергии, то есть «кооперативные» взаимоотношения положительных элементов статистичности и динамичности, присутствующие в природе фрактала, имеют, на наш взгляд, важную особенность. А именно, в этом новом, уже двумерном представлении фрактальная геометрия своеобразно устраняет прежнее противоречие детерминистических и вероятностных аспектов картин мира (континуального и дискретного), четко выявляемых в концепциях тихогенеза (дарвинизм, СТЭ), где превалируют вероятностные аспекты, и номогенеза – с преобладанием в нем детерминистических аспектов. Иными словами, здесь проявляет себя принцип дополнительности [Богатых, 2006], то есть синтез альтернативных воззрений дарвинизма и номогенеза, который может осуществляться также в рамках природы странного (фрактального) аттрактора, имеющего весьма интересную природу. Дело в том, что инструментарий странного (фрактального) аттрактора содержит те же «кооперативные» взаимоотношения положительных элементов статистичности и динамичности.

Неслучайные генерации последовательностей. Исследуя странные (фрактальные) аттракторы, порождающие хаотическую динамику, Г.Николис и И.Пригожин [1990], показали, что хаос открывает целый мир новых форм и картин. При этом ими выяснено, что разупорядоченность аттрактора в одном диапазоне великолепно совмещается с упорядоченностью в другом, что, между прочим, следует из самого факта существования аттрактора. Более того, случайность, свойственная природе аттрактора, не является следствием несовершенства, например, эксперимента или сложности внешней среды, а лежит в самой основе динамики идеально детерминистических систем с несколькими переменными. Важным следствием их рассуждений стало то, что сосуществование в тех или иных системах случайности и упорядоченности приводит к понятию *информации*. Следовательно, информация может возникать только в нелинейных системах,

где есть точки бифуркации и ветвления решений, в которых происходит случайный выбор.

Опираясь на эти положения, Г.Николис и И.Пригожин [1990], сравнив марковский процесс и хаотический процесс типа аттрактора Рёсслера, с точки зрения вероятности тех или иных последовательностей состояний, пришли к выводу о том, что всегда существуют выделенные последовательности. Рассмотрев марковский процесс, удовлетворяющий закону больших чисел, они попытались оценить число определенных последовательностей, превышающих некоторую заданную вероятность, и рассмотрели данный случай на примере описания возникновения структуры биополимера, где все определенные последовательности аминокислот заведомо равновероятны.

Анализ процесса создания биополимера привел их к выводу, что в формировании биополимеров всегда принимают участие выделенные последовательности аминокислот, указывая этим на отбор из всех возможных комбинаций только ограниченного числа возможностей. Далее, пытаясь выявить природу неслучайных генераций последовательностей, Г.Николис и И.Пригожин [1990] предложили рассматривать аттрактор Рёсслера как хаотическую последовательность нахождения системы в трех состояниях, в частности, X, Y, Z:

ZYXZXZYXZXZYXZXZYXZXZYXZXZYX-
ZYXZXZYXZX...

Переписав данную последовательность с помощью гиперсимволов (своеобразных кодонов) $aa=ZYX$, $bb=ZXYX$, $gg=ZX$: $a\beta\beta a\beta a\alpha a\alpha a\beta a$, авторы рассчитали условные вероятности возникновения последовательностей (кодонов) с различной длиной на различных масштабах, показав при этом, что появление данных кодонов не соответствует их равновероятному появлению. Все это недвусмысленно указывает на неслучайность процедуры, генерирующей данный процесс. Лишь на масштабе с разрешением пять аттрактор Рёсслера удается схематизировать марковским процессом. Далее анализируя последовательность, генерируемую странным аттрактором, в особенности при ближайшем рассмотрении статистических характеристик таких последовательностей (кодонов), авторы выявили удивительные особенности. «Например, из всех возможных 3^7 последовательностей семисимвольной длины, которые можно построить на X, Y, Z, в динамике реализуются только 21. Более того, примерно для половины из них условная вероятность некоторого символа при условии, что заданы пять предыдущих символов, оказывается равной единице. Следовательно, все выглядит так, как если бы в систему были встроены

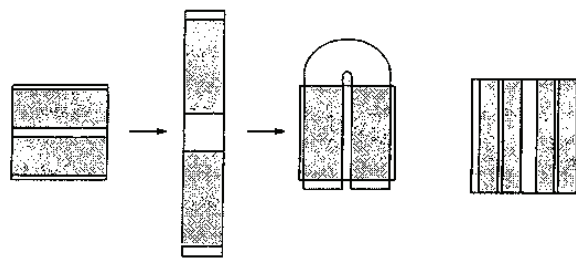


Рисунок. Отображение, получившее название «подкова Смейла» (по [Диаку, Холмс, 2004])

“грамматические правила”, автоматически выполняемые в результате динамики» [Николис, Пригожин, 1990, с. 221].

Выявление природы странных аттракторов явилось результатом исследовательской программы специализации методов топологической динамики в области дифференциальной топологии. Цель этой программы, осуществление которой происходило во второй половине XX века, была направлена на динамическое и структурное изучение предельных инвариантных множеств типа «подковы» (см. рисунок), которые получили название базисных. В совокупности базисных множеств как раз и был найден частичный порядок.

Экстремальные по отношению к этому порядку множества либо притягивают к себе траектории точек достаточно малых своих окрестностей, формируя странные аттракторы, либо выталкивают за пределы достаточно малых окрестностей все точки, не принадлежащие этому множеству – вызывая формирование репеллеров [Мандельброт, 2002; Плыкин, 1974, 2002; Смейл, 1970; Ruelle, Takens, 1971]. Следует при этом отметить, что в своей первой работе Р.В. Плыкин [1974] тогда еще не общепринятые названия «аттракторы» и «репеллеры» называет просто – «стоки» и «источники».

Классические примеры странных аттракторов – аттракторы Лоренца, Рёсслера, либо Энона [Берже и др., 1991; Диаку, Холмс, 2004; Николис, Пригожин, 1990; Рюэль, 2001], отчасти повторяющие идею «подковы Смейла» (см. рисунок). Преобразование подковы отображает внутренность единичного квадрата в изогнутую полосу, дважды пересекающую его. Данная топологическая трансформация, проявляющая себя в фазовом пространстве, позволила заложить довольно простую основу толкования хаотических свойств динамических систем, то есть пространство растягивается в одном направлении, сжимается в другом, а затем перегибается. Повторение данной операции, формирует нечто вроде структурированного беспорядка. Так, две точки, оказавшиеся рядом в конце преобразований, вначале могли находиться далеко друг от друга.

Важно отметить, что преобразования типа «подковы Смейла» имеют как странные аттракторы, так и репеллеры, то есть репеллеры представляют собой своеобразные странные аттракторы. При этом в со-

вокупности странные аттракторы и репеллеры будут отражать собой в фазовом пространстве топологическую трансформацию (свободную комбинаторику) хаотических свойств динамических систем.

Фрактально-эпигенетический подход

Природа образования вышерассмотренных репеллеров будет, на наш взгляд, как раз отвечать за формирование тех или иных морфозов, возникающих в ответ на конкретные изменения среды развития [Богатых, 2010]. Благодаря именно наличию системы обратных связей морфозы оказываются открытыми для влияний со стороны окружающей среды. Следовательно, морфозы представляют собой необычные фенотипы, образующиеся за счет новых внешних факторов, воздействующих на онтогенез особой популяции, попадающей в непривычные условия существования. Таким образом, процесс генетической ассимиляции, заключающийся в подборе всевозможных аллелей и геносочетаний и способствующий этим фактической реализации морфозов, будет отчасти отражать природу формирования общей эпигенетической организации (эпигенетической системы).

Сам же процесс генетической ассимиляции морфоза [Waddington, 1956, 1957, 1961, 1975], то есть процесс наследственного закрепления новых признаков, происходит благодаря изменению многих генов генотипа, так как генетические различия между исходной и ассимилированной линиями возникают в целой группе локусов, затрагивая, по сути, все хромосомы, весь геном. В конечном итоге каждый признак определяется всем генотипом, на что указывал еще Т.Г. Морган [1924, с. 232], уточняя, что корпускулярный характер наследственности отвечает лишь за независимость ее единиц в отношении мутирования, комбинирования и кроссинговера, не исключая возможности детерминации каждого признака всей зародышевой плазмой. Данный процесс наследственного закрепления новых морфологических и поведенческих признаков, то есть процесс генетической ассимиляции, изученный у ряда организмов [Васильев, 2005; Lage, Rocha, 1994; Matsuda, 1987; Scharloo, 1991; Waddington, 1956, 1961, 1975], указывает, что под действием отбора наследуется реакция онтогенеза на нестандартные условия развития.

Иными словами, влияние состояния самого генотипа, как и внешней среды, на природу мира

живого, его эволюцию, по-видимому, можно представить как постоянно разворачивающийся динамический процесс структурных преобразований предельных инвариантных множеств типа «подковы», то есть в рамках анализа формирующихся странных аттракторов и репеллеров. Причем динамика структурных преобразований, формирующих странные аттракторы, несет на себе печать ответственности за формирование (сохранение) целостных системных образований преимущественно генетических и негенетических комплексов наследственных задатков, признаков различной степени адаптивности. Динамика же структурных преобразований, формирующих репеллеры, предполагает, что потомки, помимо генов и генных комплексов, наследуют от родителей и общую эпигенетическую организацию – эпигенетическую систему по М.А. Шишкину [1988, 2006], ответственную за образование морфозов и представляющую собой совокупность взаимодействия генетических и иных (средовых) факторов, влияющих на онтогенез.

Таким образом, фрактально-эпигенетический подход нацелен на выяснение природы эпигенетической эволюции в рамках синергетической (аттракторно-репеллерной) интерпретации. Здесь странные аттракторы и репеллеры, находясь в постоянном процессе обмена своими системными составляющими, будут формировать своеобразный паттерн признаков, а также представлять собой своеобразный синтетический гештальтоподобный конструкт (целое). В данном гештальтоподобном конструкте, в одном случае, в качестве «фигуры» будет выступать странный аттрактор, а репеллер – в виде «фона». В другом случае, они будут меняться местами. В конечном итоге динамизм данного гештальтоподобного конструкта позволяет отобразить (осмыслить) как многоаспектную природу живого (ее многообразия), так и сетевой характер ее прогрессивного и адаптационного этапов эволюции. Причем в развитии динамика этого паттерна признаков будет отражаться в гистерезисе «фигуры и фона», коррекцию состояния которого не в последнюю очередь будет осуществлять естественный (стабилизирующий) отбор.

Мерономия и рефреномия в рамках аттракторно-репеллерной интерпретации

С позиции аттракторно-репеллерной интерпретации (гештальтоподобного конструкта), на

наш взгляд, поддается объяснению ряд феноменов биологической эволюции. В качестве приме-

Рефрен мерона «парные конечности» (по [Чайковский, 1990])

Класс	Значение мерона					
	Отсутствие или невидимый снаружи зачаток	Развита только слабая передняя пара	Суставчатые плавники или лапы	Орган для		
				ползания	планирующего полета	активного полета
Костные рыбы	Мурена и др.	Китовидка, угри и др.	Кистеперые	Морской нетопырь	Летучие рыбы	Клинобрюшка
Амфибии	Червяга	Сирен	Некоторые ископаемые батрахоморфы	Саламандры и др.	Яванская лягушка	–
Рептилии	Змеи и безногие ящерицы	Хирот	Морские черепахи и др.	Черепахи, крокодилы и др.	Ногокрыл (ископаемый)	Летающие ящеры
Птицы	Киви (нет передней пары)	–	Пингвины	Некоторые виды	Свиный попугай и др.	Большинство видов
Звери	Киты, ламантин, дюгонь (нет задней пары)	Киты	Ламантин, дюгонь (передние), калан (задние)	Кроты, тюлени и др.	Шерстокрыл	Рукокрылые и др.

ров можно привести широкий спектр гомологизированных частей живого, то есть мероны С.В. Мейена – объекты тектологических исследований, формирующих целостный организм, а также рефрены и феномен формообразования в эволюции, названный Мейеном [1978] *транзитивным полиморфизмом*, как и ряд других, которые рассмотрим ниже.

Рассматривая мерономию С.В. Мейена можно отметить, что концептуально она была развита на основе анализа идеи параллельной изменчивости родственных таксонов [Мейен, 1978; Меуен, 1978]. Данную идею Мейен развил, широко опираясь на закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова [1920], а также на правило Н.П. Кренке («правило родственных отклонений»), заключающееся в том, что уродства в одном таксоне являются нормальными признаками в родственных таксонах [Кренке, 1933–1935]. Введя термины «мерон» и «рефрен», Мейен под первым понимал упорядоченное полиморфическое множество гомологизированных частей вида. Причем гомология органа задается положением его в архетипе, то есть целостностью организма. Так, по Мейену [1978, с. 497], «гомологизированные, то есть расклассифицированные и ставшие меронами части организмов данного таксона, в сумме составляют архетип таксона». Меронами, как полагал Мейен, могут быть не только органы (формы) любых организмов, но и их функции и экологические связи. Таким образом, по Мейену, совокупность меронов позволяет осуществить реконструкцию архетипа как целого из частей.

Рефрен отражает параллелизм преобразований. Причем, как отмечено выше, он представляет не простое повторение набора состояний конкретных признаков в гомологических рядах Н.И. Вавилова, а их упорядоченность в соответствии с «рядом правил преобразования», что отчасти просматри-

вается в «трансформационных» рядах Н.П. Кренке. Иными словами, здесь феноменологически проявляется правило Кренке – редкие свойства одного таксона могут проявляться нормой у другого.

Классический пример рефрена на ботаническом материале – типы расчленения листовой пластинки¹ [Meuен, 1973]. Анализируя ряды изменчивости, то есть полиморфические множества, подобные рядам расчленения листьев, типам листорасположения и т.д., можно, как предлагает С.В. Мейен [1974], в принципе, вывести закон преобразования (закон композиции). Более того, зная этот закон, можно мысленно построить недостающие члены множества. Так, на рисунке Мейена представлены ряды расчленения листьев и листоподобных органов растений, имеющиеся у различных групп высших растений – от прапапоротников до покрытосеменных. Причем в эти же ряды укладываются расчленяющиеся филлодии и кладодии семенных растений, талломы (в том числе ценоциты) водорослей, то есть явно негомофилетические органы.

В качестве зоологического примера можно взять мерон «парные конечности позвоночных» (см. таблицу). Видно что, для всех классов позвоночных выявляется общий рефрен: от полного отсутствия пар конечностей до образования органов полета – крыльев.

По мнению С.В. Мейена, познавательное значение рефренов состоит, прежде всего, в выявлении закономерностей изменчивости признаков у таксонов. Знание рефренов позволяет, в частности, реконструировать неизвестные модусы мерона. Однако общую концепцию учения о рефренах – рефреномию Мейен сформулировать не успел. В частности, это касается «общего правила образования рефрена». Пытаясь восполнить

¹ См. рис. 1 из статьи С.В. Чебанова в настоящем выпуске.

этот пробел, Ю.В. Чайковский [2006, с. 319, 320] отмечает: «Мы будем понимать общее правило образования рефрена широко: как всякую тенденцию <...> изменения мерона в рамках множественного параллелизма. То есть сравнивать можно любые ряды сходств – животных и растений, нынешних и вымерших, диких и домашних, взрослых и зародышей, особей и их частей».

В рамках аттракторно-репеллерной интерпретации (гештальтоподобного конструкта), именно рефрен, на наш взгляд, формируя широкий паттерн признаков, будет соответствовать природе репеллера. Мерон же, соответствуя упорядоченному полиморфическому множеству гомологизированных частей вида, будет отражаться в природе странного аттрактора. В то же время, данное утверждение остается весьма спорным, так как в структурной целостности гештальтоподобного конструкта (аттракторов и репеллеров) будет отражаться динамизм гистерезиса «фигуры и фона» (мерон-рефренная целостность) живого. Здесь в качестве «фигуры» может выступать аттрактор, а в качестве «фона» – репеллер, которые с учетом динамики живого на разных стадиях эволюционного процесса могут порой меняться местами. Причем данный динамизм будет проявляться сходным образом на разных иерархических уровнях живого, например, на уровне индивида, то есть в пределах одного вида. Так, на одном дереве клена или платана можно наблюдать разнообразие листьев с переходом от простых (свойственных платану) к пальчаторассеченным (свойственным клену).

В качестве еще одного примера можно привести *транзитивный полиморфизм* [Мейен, 1978, с. 505], суть которого заключается в том, что разнообразие предковой группы (таксона, популяции), в том числе его рефренная структура воспроизводится в потомковой. При этом небольшая часть нового таксона способна воспроизвести все разнообразие таксона-предка. Сказанное лишним раз подчеркивает, что часть (особь, либо небольшое число особей) содержит в себе целое, что так характерно для природы фрактала.

Как отмечалось выше, именно странные аттракторы и репеллеры будут в совокупности отражать в фазовом пространстве свободную комбинаторику хаотических свойств динамических систем. При этом транзитивный полиморфизм, в силу присущей ему эпигенетической системной основы, будет реализовываться в череде поколений. Можно сказать, что разнообразие порождает разнообразие на любом уровне генофонда живого [Хесин, 1985]. Вследствие транзитивного поли-

морфизма у близких таксонов происходит формирование сходных по мощности воспроизведения множественных рефренов разных меронов.

Наряду с этим, в рамках аттракторно-репеллерной организации поддается объяснению наличие одинаковых тенденций в морфологической эволюции разных семейств цветковых растений. Формирование новых семейств цветковых можно уподобить образованию репеллеров, внутренняя природа которых остается подобной первоначальному целому – природе странных (фрактальных) аттракторов, в которых отсутствуют инвариантные множества типа «подковы». Именно наличие общей тенденции, единого правила преобразования позволяет предсказывать и целенаправленно выявлять недостающие члены параллельных рядов.

Возникает закономерный вопрос: каким типам известных странных (фрактальных) аттракторов отвечают мероны и рефрены? Ранее удалось, на наш взгляд, непротиворечиво объяснить гомологические ряды наследственной изменчивости Н.И. Вавилова через природу странного аттрактора Энона и канторовского множества [Богатых, 2006]. Однако, опираясь на отмеченное Ю.В. Чайковским [2006] общее правило образования рефрена, последний следует понимать как общее свойство изменяться в определенном направлении, включая множественный параллелизм. Иными словами, именно рефрены будут соответствовать гомологическим рядам наследственной изменчивости Н.И. Вавилова, на что указывали ряд авторов [Васильев, Васильева, 2009; Васильева, 1997]. В свою очередь то, какие структуры-аттракторы будут отвечать репеллерам, остается под вопросом, так как у них присутствуют те же инвариантные множества типа «подковы Смейла», которые так характерны для странных аттракторов. Здесь определенную роль будет играть то обстоятельство, что именно берется за основу понимания в интерпретации тех или иных конструкций, отвечающих природе мерона или рефрена, то есть какие конкретно свойства и принципы закладываются в правило образования мерона и рефрена. По-видимому, мерон-рефренную целостность отчасти можно объяснить через природу странного аттрактора Плыкина [Плыкин, 2002]. Иными словами, анализ мерон-рефренной целостности в рамках многомерной сети, на наш взгляд, позволит описать качественно новые типы динамического поведения систем живого, а именно – в рамках предельных множеств, циклов, множественных стационарных состояний типа устойчивых и неустойчивых узлов, фокусов и т.д.

Заключение

Давая общую характеристику эволюционного процесса, А.А. Любищев [1966, с. 54] выявил наличие в нем, по крайней мере, четырех независимых компонентов:

1) тихогенетического (селектогенез) – эволюция на основе случайных непредвидимых мутаций;

2) номогенетического – наличие специфических законов развития или ограниченности формообразования;

3) эктогенетического – роли внешних факторов в эволюции;

4) телогенетического – роли активной адаптации.

Обладая известной степенью независимости эти антитезы все же отнюдь не независимы и, следовательно, при наличии разного понимания, например, того же селектогенеза и номогенеза, получается известное число мыслимых комплексных эволюционных теорий.

Фрактально-эпигенетический подход, возможно, осуществляет синтез как минимум трех, а отчасти и всех четырех указанных компонентов – тихогенетического (селектогенез), номогенетического, эктогенетического и телогенетического.

Мерон-рефренная интерпретация природы живого с учетом аттракторно-репеллерного конструкта будет реализовываться в рамках широкой многомерной сети генетических и эпигенетических процессов, отражая их динамизм гистерезиса «фигуры и фона» единого генофонда жи-

вого в эволюционном процессе. Гистерезис аттракторно-репеллерного (мерон-рефренная целостность) формирования морфозов ответственен за становление морфологических «новшеств», а также за решение эволюционно-эпигенетических проблем гомологии и макроэволюции.

Анализ мерон-рефренной целостности в рамках многомерной сети генетических и эпигенетических процессов позволяет подступиться к описанию качественно новых типов становления живого как через те или иные структуры-аттракторы, так и через широкий спектр предельных множеств и циклов, множество динамических и стационарных состояний типа устойчивых и неустойчивых узлов, фокусов, седел и т.д.

И последнее. По меткому выражению Д.Рюэля [2001], в эволюционной биологии, как и в других областях знания (экологии, психологии, социальных науках) математический аппарат, описывающий процессы эволюции в условиях влияния хаоса, только начинает прокладывать себе дорогу. В настоящее время эти области находятся не столько на уровне количественной науки, сколько научной философии. Однако, продолжает Д.Рюэль [2001, с. 78], прогресс возможен и здесь: «<...> не забывайте, что размышления Пуанкаре о предсказуемости в метеорологии тоже когда-то были лишь научной философией, а теперь эта область превратилась в количественную науку».

Литература

- Берже П., Помо И., Видаль К.* Порядок в хаосе. О детерминистическом подходе к турбулентности. – М.: Мир, 1991. – 367 с.
- Богатых Б.А.* Принципы фрактальной геометрии и проблемы биологической эволюции // Системный подход в современной науке (К 100-летию Людвиг фон Бергаланфи). – М.: Прогресс-Традиция, 2004. – С. 509–520.
- Богатых Б.А.* Фрактальные структуры живого и эволюционный процесс // Журн. общ. биол. – 2006. – Т. 67. – №4. – С. 243–255.
- Богатых Б.А.* Фрактально-эпигенетическая природа живого и эволюционный процесс // Чарльз Дарвин и современная биология. Тр. Международной научной конференции «Чарльз Дарвин и современная биология» (21–23 сентября 2009 г., Санкт-Петербург). – СПб.: Нестор-История, 2010. – С. 768–775.
- Богатых Б.А.* Фрактальная природа живого и проблемы теоретической биологии // *О.Е. Баксанский, И.К. Лисеев* (ред.). Идея эволюции в биологии и культуре. – М.: Канон+, РОСИ «Реабилитация», 2011. – С. 165–194.
- Вавилов Н.И.* Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости: Докл. на III Всерос. селекц. съезде в Саратове 4 июня 1920 г. – Саратов: Губполиграфотдел, 1920. – С. 16.
- Васильев А.Г.* Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. – Екатеринбург: Академкнига, 2005. – 640 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А.* Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: Основы популяционной мерономии. – М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2009. – 511 с.
- Васильева Л.Н.* Некоторые замечания по поводу мерономии // Журн. общ. биол. – 1997. – Т. 58. – №2. – С. 80–99.
- Галимов Э.М.* Феномен жизни. Между равновесием и нелинейностью. Происхождение и принципы эволюции. 2-е изд. – М.: УРСС, 2006. – 256 с.
- Гаузе Г.Ф.* Экология и некоторые проблемы происхождения видов // Экология и эволюционная теория. – Л.: Наука, 1984. – С. 5–106.
- Гилберт С.Ф., Опиц Д.М., Рэф Р.А.* Новый синтез эволюционной биологии и биологии развития // Онтогенез. – 1997. – Т. 28. – №5. – С. 325–343.
- Диаку Ф., Холмс Ф.* Небесные встречи. Истоки хаоса и устойчивости. – М.; Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2004. – 304 с.
- Дондуа А.К.* Роль кластерных гомеобоксодержащих генов в морфогенезе животных // Онтогенез. – 1997. – Т. 28. – С. 3–17.

- Животовский Л.А.* Ламарк был прав // Химия и жизнь – XXI век. – 2003. – №4. – С. 22–26.
- Камишилов М.М.* Роль фенотипа в эволюции // Генетика. – 1967. – №12. – С. 108–116.
- Кордюм В.А.* Перенос информации в биосфере и возможное эволюционное значение этого процесса // Успехи совр. биол. – 1976. – Т. 81. – Вып. 1. – С. 51–67.
- Кордюм В.А.* Эволюция и биосфера. – Киев: Наукова думка, 1982. – 260 с.
- Корочкин Л.И.* Введение в генетику развития. – М.: Наука, 1999. – 252 с.
- Лима-де-Фариа А.* Эволюция без отбора. Автоэволюция формы и функции. – М.: Мир, 1991. – 456 с.
- Кренке Н.П.* Феногенетическая изменчивость. Т. 1. – М.: Биол. ин-т им. К.А. Тимирязева, 1933–1935. – 860 с.
- Льюин Б.* Гены. – М.: Мир, 1987. – 544 с.
- Любарский Г.Ю.* Классификация мировоззрений и таксономические исследования // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. – 1996. – Т. XXXIV. – С. 75–121.
- Любарский Г.Ю.* Память, генотип, фенотип, гомология // *И.Я. Павлинов* (ред.). Линнеевский сборник. – М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2007. – С. 318–380. (Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 48).
- Любищев А.А.* Систематика и эволюция // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. – Свердловск, 1966. – С. 45–57.
- Мандельброт Б.* Фрактальная геометрия природы. – М.: Институт компьютерных исследований, 2002. – 656 с.
- Мейен С.В.* О соотношении номогенетического и тихогенетического аспектов эволюции // Журн. общ. биол. – 1974. – Т. 35. – №3. – С. 353–364.
- Мейен С.В.* Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. – 1978. – Т. 39. – №5. – С. 495–508.
- Мейен С.В.* Нетривиальные модусы морфологической эволюции высших растений // Современные проблемы эволюционной морфологии. – М.: Наука, 1988. – С. 91–104.
- Морган Т.* Структурные основы наследственности. – М.; Л.: Госиздат, 1924. – 310 с.
- Назаров В.И.* Эволюция не по Дарвину: Смена эволюционной модели. Учебное пособие. Изд. 2-е, испр. – М.: Изд-во ЛКИ, 2007. – 520 с.
- Николис Г., Пригожин И.* Познание сложного: Введение. – М.: Мир, 1990. – 342 с.
- Павлинов И.Я.* Современные представления о гомологии в биологии (теоретический обзор) // Журн. общ. биол. – 2011. – Т. 72. – № 4. – С. 298–320.
- Плыкин Р.В.* Источники и стоки Адиффеоморфизмов поверхностей // Журн. математ. сб. – 1974. – Т. 94. – Вып. 2. – С. 243–264.
- Плыкин Р.В.* К проблеме топологической классификации странных аттракторов динамических систем // Усп. матем. наук. – 2002. – Т. 57. – Вып. 6 (348). – С. 123–166.
- Раутиан А.С.* Палеонтология как источник сведений о закономерностях и факторах эволюции // *В.В. Меннер, В.П. Макридин* (ред.). Современная палеонтология. Т. 2. – М.: Недра, 1988. – С. 76–118.
- Рюэль Д.* Случайность и хаос. – Ижевск: НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2001. – 192 с.
- Сингер М., Берг П.* Гены и геномы. Т. 1. – М.: Мир, 1998. – 373 с.
- Смейл С.* Дифференцируемые динамические системы // Усп. матем. наук. – 1970. – Т. 25. – №1. – С. 113–185.
- Хайтун С.Д.* Феномен человека на фоне универсальной эволюции. – М.: УРСС, 2005. – 536 с.
- Хесин Р.Б.* Непостоянство генома. – М.: Наука, 1985. – 472 с.
- Чайковский Ю.В.* Элементы эволюционной диатропики. – М.: Наука, 1990. – 272 с.
- Чайковский Ю.В.* Наука о развитии жизни. Опыт теоретической эволюции. – М.: Тов-во научн. изд. КМК, 2006. – 712 с.
- Шварц С.С.* Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 278 с.
- Шишкин М.А.* Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. – 1984. – Т. 15. – №2. – С. 115–136.
- Шишкин М.А.* Эволюция как эпигенетический процесс // *В.В. Меннер, В.П. Макридин* (ред.). Современная палеонтология. Т. 2. – М.: Недра, 1988. – С. 142–169.
- Шишкин М.А.* Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. – 2006. – Т. 37. – С. 179–198.
- Шмальгаузен И.И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. – М.: Наука, 1982. – 228 с.
- Dolgleish A.* The relevance of non-linear mathematics (chaos theory) to the treatment of cancer, the role of the immune response and the potential for vaccines // *J. Med.* – 1999. – Vol. 92. – P. 347–359.
- Gerhing W.J.* The homeobox: a key to the understanding of development? // *Cell.* – 1985. – Vol. 40. – P. 3–5.
- Jablonka £., Lamb M.J.* The inheritance of acquired epigenetic variations // *J. Theor. Biol.* – 1989. – Vol. 139. – №1. – P. 69–83.
- Jablonka £., Lamb M.J.* The epigenome in evolution: beyond the modern synthesis // *The Herald of Vavilov society for geneticists and breeding scientists.* – 2008. – Vol. 12. – №1/2. – P. 242–254.
- Landman O.E.* The inheritance of acquired characters // *Ann. Rev. Genetics.* – 1991. – Vol. 25. – P. 1–20.
- Lage C.X.S., Rocha H.* Mild heat-treatment as an agent of genetic assimilation in *Drosophila* // *Arquivos de Biologia e Tecnologia.* – 1994. – Vol. 37. – №1. – P. 65–76.
- Matsuda R.* Animal Evolution in Changing Environments, With Special Reference to Abnormal Metamorphosis. – N.Y.: Wiley, 1987. – 355 pp.
- Meyen S.V.* Plant morphology in its nomothetical aspects // *Bot. Rev.* – 1973. – Vol. 39. – P. 205–260.
- Meyen S.V.* Nomothetical plant morphology and the nomothetical theory of evolution: the need for cross-pollination // *Acta biotheor.* – 1978. – Vol. 27. – №7. – P. 21–36. (Suppl.: *Folia biotheoretica*).
- Mikkelsen T.S.* Genome of the marsupial *Monodelphis domestica* reveals innovation in non-coding sequences // *Nature.* – 2007. – Vol. 447. – P. 167–177.
- Ruelle D., Takens F.* On the nature of turbulence // *Comm. Math. Phys.* – 1971. – Vol. 20. – P. 167–192; Vol. 23. – P. 343–344.
- Salazar-Giudad I., Jernvall J.* How different types of pattern formation mechanisms affect the evolution of form and development // *Evol. Dev.* – 2004. – Vol. 6. – №1. – P. 6–16.
- Scharloo W.* Canalization: genetic and developmental aspects // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* – 1991. – Vol. 22. – P. 65–93.
- Waddington C.H.* Genetic assimilation of the bithorax phenotype // *Evolution.* – 1956. – Vol. 10. – P. 1–13.
- Waddington C.M.* The genetic basis of the assimilated bithorax stock // *J. Genet.* – 1957. – Vol. 55. – P. 241–255.
- Waddington C.H.* Genetic assimilation // *Adv. Genet.* – 1961. – Vol. 10. – P. 257–293.
- Waddington C.H.* The Evolution of an Evolutionist. – Edinburgh: Univ. Press, 1975. – 328 pp.