

# Bladårer hos planter: Orden eller kaos?

Av Peder A. Tyvand

---

Grønne planter og deres blader er av avgjørende betydning for livet på planeten Tellus. Alt annet liv på jorden er avhengig av produksjonen av organisk materiale ved fotosyntesen hos grønne planter. På landjorden foregår denne produksjonen i plantenes blader.

La oss forestille oss et epletre. Det imponerer oss med sin blomsterprakt i mai. Så går det noen måneder. I september vekker epletreet igjen vår oppmerksomhet med sin modne frukt. I mellomtiden synes vi ikke at det har skjedd så mye bemerkelsesverdig. Likevel er det i disse sommermånedene at den viktigste prosessen foregår: Produksjonen av organisk materiale ved fotosyntesen. Denne produksjonen finner sted i epletreets blader. All næring i de modne eplene er blitt produsert i treets blader.

Fotosyntesen i bladene er en forunderlig prosess som ved hjelp av grønt klorofyll samler opp og lagrer solenergi ved å sette sammen organiske molekyler på grunnlag av to enkle kjemiske forbindelser: Karbondioksyd og vann. Karbondioksyd utgjør litt over 0.03% av jordens atmosfære. Herfra kommer alt det karbonet som plantene trenger. Karbon er grunnelementet i alle organiske forbindelser. Vann er imidlertid like uunnværlig som karbondioksyd. Til dels fordi vannet skaffer det hydrogenet som trengs til organiske molekyler. Men ikke minst fordi gjennomstrømningen av vann gjennom landplantenes blader er avgjørende for at fotosyntesen i det hele tatt skal kunne skje.

## Om vanntransport i planteblader

Vanntransporten inn i plantenes blader skjer gjennom bladårene. Bladårene danner et hierarki, fra hovedårer, til mellomstore årer og nedover til mindre og mindre årer, helt ned til de minste årene som bringer vannet fram til celledenes membraner. Hovedårene står i direkte forbindelse med bladstilken, som formidler vann-

transporten fra stengelen til bladet. Bladårenes hierarki uttrykker hvordan vannet fordeles. Vannstrømmen fra de øvre hierarkiske nivåene forgrenes og fordeles ut til de lavere hierarkiske nivåene.

Forgreningen gjør at årene på lavere hierarkisk nivå blir tynnere enn årene på høyere hierarkisk nivå. Dette er fordi tykkelsen på årene svarer til hvor mye vann de skal transportere.

Åremønstrene er med på å prege bladenes utseende. Ut fra åremønstrenes grunnriss kan vi klassifisere planteblader i to grunntyper: (1) Blader med mange hovedårer. Alle hovedårene går ut fra et felles utgangspunkt: Knutepunktet, stedet hvor stengelen møter bladet. Hovedårene går parallelt eller i vifteform ut fra knutepunktet. Det finnes som regel en tydelig midtåre, men den er ikke svært mye kraftigere enn de andre hovedårene. Denne første bladtypen er karakteristisk for enfrøbladete planter. (2) Blader med en svært dominerende midtåre som sender ut mange mindre hovedårer til hver side. Midtåren er betydelig kraftigere enn alle andre årer, og danner gjerne en direkte forlengelse av stilken. Denne andre bladtypen er karakteristisk for tofrøbladete planter, dog med en god del unntak.

Gjennomstrømningen av vann er den dominerende prosessen i et blad kvantitativt sett. Mengden av vann som strømmer gjennom et blad er nemlig mange ganger større enn mengden av organisk materiale som produseres ved fotosyntese i bladet. En viss gjennomstrømning av vann i et planteblad kreves for å holde saftspenningen oppe. Saftspenningen er viktig for å opprettholde og regulere spalteåpningene hvor karbondioksyden til fotosyntesen kommer inn i bladet. Vann i dampform forlater samtidig bladet ved transpirasjon, som også hovedsakelig skjer gjennom spalteåpningene. Transpirasjonen må kompenseres ved stadig ny tilførsel av vann fra stengelen til bladet. Vannet suges opp av røttene ved osmotisk absorpsjon gjen-

nom de fineste rottrådene.

Gjennomstrømningen av vann i et planteblad varierer normalt i takt med transpirasjonen av vandamp fra spalteåpningene på bladoverflaten. Dette forutsetter at det er nok tilgang på vann, så uttørring unngås. Flere ytre faktorer påvirker transpirasjonsraten: Temperatur, luftfuktighet og vind. Derfor vil transpirasjonsraten variere sterkt i tid, men fordelingen av transpirasjon over bladets overflate kan antas å være nokså jevn ved hvert tidspunkt. Bladårene har derfor den grunnleggende oppgave å fordele vannet jevnt ut over hele bladet.

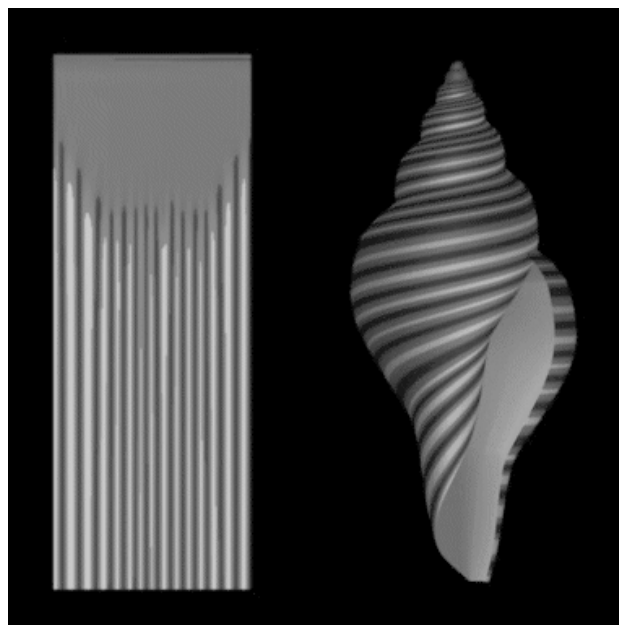
Vanntilførselen til alle deler av bladet ser ut til å være energiøkonomisk: Vannstrømningen tar ikke krokveier, men følger tilnærmet minste motstands vei.

### **Teoretiske modeller for årer i planteblader**

Vanntransporten er et dominerende fenomen i planteblader. Derfor skulle man tro at teoretiske modeller for bladenes årer ville ta hensyn til denne vanntransporten. Men det er ikke alltid tilfelle. Meinhardt (1976) og Mitchison (1980) har utviklet teoretiske modeller for dannelsen av årer i planteblader. Begge disse modellene tar bare hensyn til fordelingen av visse biokjemiske stoffer i bladet: Vekstfremmende og veksthemmende substanser. Vanntransporten neglisjeres fullstendig. I disse modellene betraktes bladårenes geometriske mønster som et resultat av biokjemisk selvorganisering: Bladårene antas å være Turing-strukturer, et begrep som skal forklares nedenfor. Selvorganiserte Turing-strukturer er i stor grad en motsetning til genetisk bestemte strukturer.

Meinhardt og Mitchison tar i sine modeller kun hensyn til den biokjemiske dannelsesprosessen for bladårer, slik man tenker seg den. Det tas ikke hensyn til funksjonalitet: At disse bladårene skal tjene visse formål når de er blitt dannet. Først og fremst må de være funksjonelle for vanntransporten. Resultatene fra Meinhardts datasimuleringer av sin modell er ubarmhjertige nok til å røpe mangelen på funksjonalitet: Det dannes årer i spiralform, noe som ikke observeres i naturen. Dette ville ha vært lite energiøkonomisk med hensyn til å fordele vann utover til hele bladets overflate.

Disse biokjemiske modellene er altså ikke



*Figur A. Strukturer generert av enkel Turingmodell. Copyright © 1992 D. Fowler, H. Meinhardt, and P. Prusinkiewicz.*

funksjonelle. Enda mer betenkelig er det at de er vitenskapelig inkonsistente, fordi de forutsetter at årene organiserer seg selv ved fritt å vokse ut over et ustrukturt blad. Dette ustrukturerte blad man da må starte med, er et blad uten årer. Et slikt blad kan ikke eksistere, fordi det ikke ville bli tilført vann. Årene både utspenner bladet og skaffer det vann, helt fra bladknoppen åpner seg.

En teoretisk modell som tar et diametralt motsatt utgangspunkt i forhold til Meinhardt og Mitchison, er publisert av undertegnede (Tyvand 1982). Her er det kun det ferdig utviklede blad som betraktes, og all biokjemi er ute av bildet. Istedenfor konsentreres all oppmerksomhet på vanntransporten. Det antas at vanntransporten følger minste motstands vei (Darcys lov), og at hele bladoverflaten forsynes med vann slik at transpirasjonen er jevnt fordelt over hele arealet. Med disse to forutsetningene beregnes det strømlinjemønstre som representerer hovedårenes geometri. For å gjøre en konkret beregning, må bladets omriss forutsettes kjent. Vanntilførselen skjer enten ut fra et knutepunkt eller ut fra en midtåre. Her kan man velge det ene eller det andre, avhengig av hvilken type plante man skal modellere.

Min modell (Tyvand 1982) gir gode resultater for mange planter, spesielt liljer og andre enfrøbladete planter. Pilblad (*Sagittaria sagittifolia*) har et helt spesiell årestruktur som stemmer

overens med modellens prediksjon. Det er ikke overraskende at åremønstrene blir funksjonelle. Funksjonalitetskravene om liten strømningsmotstand og jevn vannfordeling er nemlig tatt inn i selve forutsetningene. Det funksjonelle bladet tas for gitt, ferdig utviklet og optimalisert. Dette er en kreasjonær type tenkning. Jeg tar avstand fra tanken om materiens selvorganisering. En spesiell skapelse blir det mest nærliggende alternativet. Skapelsestanken ligger filosofisk i bunnen, uten å bli formulert eksplisitt. Vi kan ikke bygge inn selve skapelsesakten i modellen, når vi skal bruke den naturvitenskapelige metode. Skapelsen gjøres ikke til et emne for direkte empiri. Likevel er det mange indirekte slutninger man kan trekke mellom skapelse og empiri. I dette tilfellet vil en skapelsesbasert modelltenkning gi mye større funksjonalitet med hensyn til vanntransporten enn det en materialistisk modelltenkning med biokjemisk selvorganisasjon kan gi.

### **Turingstrukturer og dissipative strukturer**

Teoriene til Meinhardt (1976) og Mitchison (1980) handler om årene i plantebladet, betraktet som biokjemisk selvorganisasjon. Dette er spesialtilfeller av en mer generell teoribygning: Turings morfogenese-teori fra 1952. Turings morfogenese-teori søker å vise hvordan romlige strukturer kan dannes ved biokjemiske prosesser, fra en ustrukturert begynnelsestilstand. Slike romlige strukturer kalles for Turing-strukturer. Meinhardt og Mitchison har altså undersøkt hvordan man kan tenke seg at Turing-strukturer dannes i planteblader.

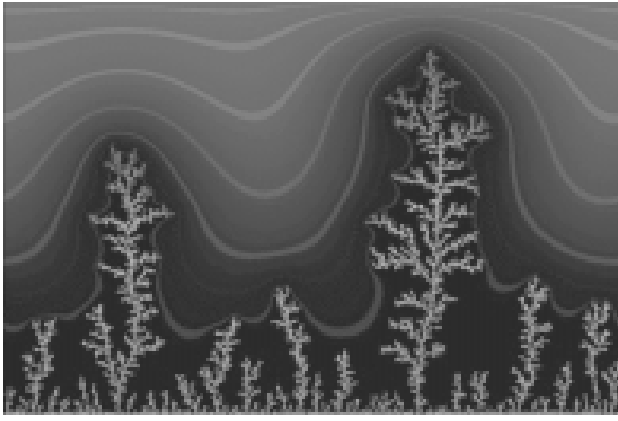
Briten Alan Turing (1912-54) var filosofisk materialist. Hans motivasjon for å utvikle sin morfogeneseteori var trolig å bevise at ordnede biologiske strukturer og organismer kunne dannes uten overnaturlige inngrep. Det viktigste Turing her gjorde, var å påvise hvordan en diffusjonsprosess med en bestemt type ikke-lineær tilbakekopling kan bli instabil slik at det danner seg et intrikat geometrisk mønster. Denne klassen tilbakekopling består av to ledd: Autokatalyse (selv-forsterking) og lateral inhibisjon (undertrykkelse). Disse to samme effektene er i aksjon når lynet velger sin bane under et lynnedslag.

Før Turings arbeid ble publisert, var det en

allmenn oppfatning at en diffusjonsprosess alltid ville virke utjevnende på alle forstyrrelser. Diffusjon i seg selv har nemlig en tendens til å glatte ut alle ujevnheter når tiden går, slik at sluttproduktet blir en udifferensiert tilstand. Turing beviste at ikke-lineær tilbakekopling mellom flere simultant diffunderende substanser kunne skape instabilitet, slik at resultatet ble en mer differensiert fordeling enn den man startet med. Dette er tilsynelatende en prosess som går motsatt vei av ren diffusjon. Turing påviste den tidlige instabiliteten som leder til Turing-strukturer. Men han var ikke i stand til å beregne fullt utviklede Turing-strukturer, for disse krever regnekraften til moderne datamaskiner. Alan Turing døde allerede i 1954, og var derfor forhindret fra å gjøre slike beregninger. Ironisk nok var det samme mann som var opphavsmannen til moderne datamaskiner. Som ung mann la Turing i 1936 det teoretiske grunnlaget for moderne datamaskiner. Da utviklet han det fundamentale konseptet som i ettertid er kalt en Turing-maskin (Turing 1937). De tragiske omstendighetene omkring hans tidlige død er offentlig kjent, men hører ikke hjemme i denne sammenheng.

Turing-strukturer utgjør en del av en enda større klasse fenomener: Dissipative strukturer. Dette er fysiske eller kjemiske strukturer som dannes ved instabiliteter fra en ustrukturert grunntilstand, og som har to grunnforutsetninger. (1) At det foregår en dissipasjon av nyttbar energi i systemet, hvor det produseres entropi (universets uorden øker). Dette kan skje i et åpent termodynamisk system ved gjennomstrømning av energi gjennom systemet. Det kan eventuelt skje i et lukket termodynamisk system, ved at systemet degraderer sin egen forhåndslagrede energi. (2) At systemet befinner seg langt fra termodynamisk likevekt. Det er en utbredt feiloppfatning at de dissipative strukturene i seg selv bringer systemet enda lengre vekk fra termodynamisk likevekt enn om den ustrukturerte tilstanden hadde blitt opprettholdt. Det er ikke riktig. De dissipative strukturene bidrar i seg selv til å bringe systemet nærmere termodynamisk likevekt enn om de ikke hadde oppstått, og systemet hadde forblitt ustrukturert.

Turing-strukturer kan altså defineres som biokjemiske dissipative strukturer som dannes



Figur B. Dissipativ struktur laget ved hjelp av en såkalt DLA modell. Copyright © 1993 P. Prusinkiewicz.

på grunn av diffusjon med ikke-linær tilbakekopling i form av autokatalyse og lateral inhibisjon. Dette er en ganske komplisert definisjon. Likevel finnes det mange ulike eksempler på Turing-strukturer i biologien. Fingeravtrykk hos mennesker er et eksempel på Turing-struktur. Turing-strukturer er ikke den eneste klassen dissipative strukturer av kjemisk art. Det kanskje mest kjente eksemplet på dissipative strukturer i kjemi er en uorganisk kjemisk reaksjon som kalles Belousov-Zhabotinsky-reaksjonen. Den har en annen type ikke-linær kopling enn Turing-strukturene har, og har en utpreget tendens til å lage spiralmønstre. Det forekommer også spiralformede Turing-strukturer, men i mindre grad.

Noen eksempler på rent fysiske dissipative strukturer: En rent mekanisk struktur av denne typen er det forgrenede systemet av småbekker som dannes på en nylig planert jordskråning på grunn av erosjon når det kommer mye regn. En annen mekanisk struktur av denne typen er sprekkdannelsen i en fuktig jordoverflate som uttørres. Her spiller varmetransport også en rolle. Strømningsceller mellom to horisontale plater med ulik temperatur er et annet klassisk eksempel på termomekaniske dissipative strukturer. Dette kalles for Rayleigh-Bénard-konveksjon. En dissipativ struktur hvor elektromagnetiske krefter dominerer, er forplantningen og forgreningen av et lynnedslag fra skyene ned til bakken. En skogbrann er et annet eksempel. I disse to siste eksemplene er energien lagret på forhånd, før prosessen starter.

I de siste to eksemplene er det ganske innly-

sende at den dissipative strukturen forårsaker at uorden øker, lokalt såvel som globalt. Disse illustrerer hvor feil det kan være å tenke at dissipative strukturer øker graden av orden. Uorden vil alltid øke. Likevel kan den lokalt produserte uorden (dissipasjonsvarmen) i et åpent system eksporteres ut av systemet når det får anledning til å innstille seg på en stasjonær tilstand. Men inntil dette skjer, vil systemet også lokalt øke sin entropi (uorden). Den utbredte feiloppfatningen om at dissipative strukturer øker orden kommer fra en matematisk sats som heter "teoremet om minimum entropiproduksjon". Dette teoremet gjelder nær termodynamisk likevekt, og sier omtrent følgende: Av alle mulige dissipative strukturer som kunne innstille seg etter at det udifferensierte systemets stabilitet er brutt sammen, vil den foretrukne eller mest stabile tilstand være den som produserer minst entropi. Men det at man er best i klassen når det gjelder energisløsing, betyr ikke at man samler nyttbar energi istedenfor å forbruke.

Den russisk-belgiske nobelprisvinneren Ilya Prigogine (født 1917) innførte begrepet "dissipative strukturer" ved å låne Turings ideer og generalisere dem til å omfatte alle fysisk-kjemiske systemer. Han har bygd opp forskningsmiljøer i Brussel og Austin, Texas. La meg sitere fra de offisielle web-sidene for The University of Texas at Austin: "Ilya Prigogine ble tildelt nobelprisen i kjemi i 1977 for sine bidrag til termodynamikk utenfor likevekt, og i særdeleshet for teorien om dissipative strukturer".

Prigogine og hans medarbeidere var de første som gjorde beregninger av rent kjemiske dissipative strukturer, allerede på 1960-tallet. De konsentrerte seg om den ovenfor nevnte Belousov-Zhabotinsky-reaksjonen, som er en uorganisk kjemisk reaksjon som oscillerer i tiden. Den homogene romlige konsentrasjonsfordelingen i Belousov-Zhabotinsky-reaksjonen blir lett instabil, og da oppstår det noen fascinerende, vekslende mønstre av spiraler. Dette eksemplet kan i beste fall være en analogi med hensyn til visse aspekter ved biologisk formdannelse (morfogenese). Genetikken spiller nemlig alltid en fundamental rolle i morfogenese. Det er derfor tvilsomt å søke å belyse biologisk morfogenese ved en uorganisk prosess som mangler enhver analogi til genetisk styring.

## Turingstrukturer og evolusjon

Turing-strukturene har etterhvert fått stor betydning i moderne evolusjonsteori. De gis bred omtale i læreboken i matematisk biologi av Murray (1989, side 593). Det er en vanlig oppfatning at dissipative strukturer, spesielt de av Turing-typen, overvinne alle begrensninger som varmelærens 2. lov (entropiloven) måtte sette for utviklingen av biologiske former. Dissipative strukturer betraktes som selve dødsstøtet for tanken om at en skapelse var nødvendig for å overvinne det forfall som entropiloven forårsaker. Dersom det ikke var for de dissipative strukturene, ville mange kompetente biologer innrømme at en naturlig prosess i et temodynamisk system ville medføre degradering, hvor kaos og uorden øker. Det finnes likevel en liten gruppe klassiske neodarwinister som ikke vil akseptere dissipative strukturer. Disse har den grunnholdningen at naturlig utvalg skal være forklaringen på ethvert biologisk fenomen. Dissipative strukturer produseres av en energistrøm, og utløses av de startbetingelser som gjelder, i samvirke med de naturlover som systemet er underlagt. Naturlovene overtar da mye av rollen til det naturlige utvalg, og dette kan ikke disse konservative darwinister godta.

De klassiske neodarwinister har et poeng. Dissipative strukturer er en dårligere evolusjonsmekanisme enn naturlig utvalg. Naturlig utvalg er heller ingen overbevisende evolusjonsmekanisme, siden det bare eliminerer blant det som allerede er til og aldri frambringer noe nytt. Men det naturlige utvalg har likevel et fortrinn som dissipative strukturer ikke har: Evnen til å overføre sin virkning fra en generasjon til den neste. Turing-strukturene som basis for formdannelse er på kollisjonskurs med genetikken. Turing-strukturer utløses ikke av genetik, men oppstår spontant der og da i organismens utvikling. De utløses av forstyrrelser, instabiliteter og tilbakekoplinger styrt av naturlovene. Kanskje oppstår det heldige Turing-strukturer med funksjonelle fortrinn. Turing-strukturer opererer innenfor de rammer som genetikken setter, men deres konkrete form er uavhengig av genetisk styring. Da kan ikke disse heldige strukturene føres videre fra en generasjon til den neste.

I denne artikkelen vil jeg argumentere for at en energistrøm gjennom et åpent system i seg

selv ikke lager orden. Den øker entropien (uorden) både i systemet og omgivelsene, dersom vi da ikke påtvinger systemet en kunstig orden ved hjelp av rammebetingelser vi setter. Det er dette prinsippet som brukes i et kjøleskap, hvor den produserte entropien eksporteres ut av systemet. En informasjonskilde med overnaturlig opphav kan også bygge strukturer istedenfor å bryte dem ned. Informasjon kan overvinne den naturlige degraderingen ved å strukturere selve energistrømmen gjennom systemet.

Historisk sett har konflikten mellom evolusjonslæren og entropiloven vært lite i fokus. Ingen ledende evolusjonist ville før 1950 erkjenne at entropiloven representerte noe problem for biologisk formdannelse. Det var først etter at man kunne servere dissipative strukturer som løsningen på dette problemet, at man var villige til å erkjenne problemet. De ble det med ett viktig å knytte evolusjon mot entropi, noe det ikke hadde vært så lenge man øynet en konflikt. Denne holdningen er ikke spesielt tillitvekkende. Da forholder man seg til sitt publikum som om disse skulle være moteslaver og ikke sannhetssøkere. Det er nemlig i reklamebransjen, ikke i vitenskapen, at det er god latin å mane fram et behov i ettertid. Etter at man har produktet klart til salg. Et behov som egentlig ikke var der.

## Turingstrukturer og regulative strukturer

Dissipative strukturer eksisterer i naturen. Turing-strukturer eksisterer i levende organismer. Og de har sin plass i biologisk formdannelse. Men siden Turing-strukturer ikke er genetisk styrt, er det klart at de må være underordnet strukturer som er genetisk styrt. Genetisk determinerte strukturer kalles for regulative strukturer.

Det er viktig å skille skarpt mellom disse to ulike typene strukturer. Regulative og dissipative. Dette gjøres i altfor liten grad i biologisk litteratur, og grunnen er antagelig av filosofisk art. Man ønsker at entropiloven ikke skal legge noen begrensninger på formdannelse i biosfæren, og da må dissipative strukturer få være med som den egentlige årsak til formdannelse. Det er en ufravikelig grunnlagspåstand i evolusjonsteorien at funksjonelle biologiske strukturer kan organisere seg selv i biosfæren, ved

energitilførsel gjennom et åpent termodynamisk system. Denne dogmatikken medfører at det blir Turing-strukturene som tildeles en rolle der de overstyrer de regulative strukturene. Mens det i virkeligheten er omvendt, noe som allerede indikeres av navnet "regulative strukturer". Strukturer som regulerer de dissipative strukturene.

Den eneste biologiske fagartikkelen jeg har sett som klarer å sette Turing-strukturene og andre dissipative strukturer på sin rette plass i helheten, er den av Bard & Lauder (1974). Alle andre som går inn på begrepet dissipative strukturer, ser ut til å overvurdere deres betydning. Bard & Lauder hevder at Turing-modellen er ubrukelig for regulative systemer, og for alle systemer med en streng lokal orden. Dette er på grunn av at Turing-strukturene er altfor svakt genetisk styrt. Videre på grunn av de store lokale stokastiske fluktuasjonene som alltid vil være til stede i Turing-strukturene. Bard & Lauder slår fast at Turings teori er fullgod for å beskrive mindre strengt definerte strukturer: La oss nevne noen eksempler på Turing-strukturer. I dyreriket: Hår på hudoverflater, piggene på pinnsvin, striper på en sebra eller fingeravtrykk hos mennesket (eneggede tvillinger har forskjellige fingeravtrykk!). I planteriket: Spalteåpningene på en bladoverflate. Hårene på en bladoverflate. Tornene på rosebusker. Posisjonen av bladstilkene på en stengel vil også ofte være gitt som Turing-strukturer, men ikke alltid. Dette er bare noen få eksempler.

Et mangfold av Turing-strukturer finnes altså både i dyre- og planteriket. De kan betraktes som et uttrykk for et naturlig slingringsmonn som tillates innenfor de rammer som er definert av den genetiske informasjon. Disse rammene sikrer den lokale formdannelsen av hvert organ samt organismens totale funksjonsdyktighet. Turing-strukturer opererer altså innenfor faste rammer. De kan ikke selv sette disse rammene, like lite som hårene på en hudoverflate er ansvarlige for hudens struktur. Så lenge organismen er sunn, er det ikke mulig for Turing-strukturene å sprengte disse rammene. Om rammene rundt Turing-strukturene fjernes, vil resultatet bli like uordnet som en svulst av kreft-celler. Turing-strukturene i seg selv er nemlig kaotiske. Det er kun de genetiske rammene rundt som kan undertrykke kaoset og få

Turing-strukturene til å framstå som noenlunde ordnede.

Når man studerer Turing-strukturer, må man alltid drive forutsetningskritikk og skille skarpt mellom to ting:

(1) Hva er de gitte rammebetingelsene som overstyrer Turing-strukturene?

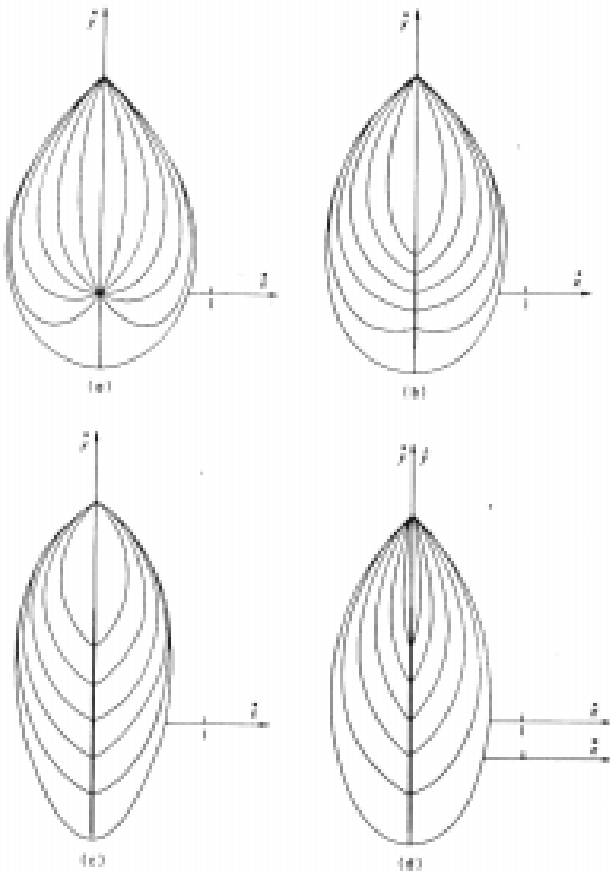
(2) Hva er genuine resultater produsert av Turing-strukturenes egen iboende dynamikk?

Da vil man se at Bard & Lauder's kritikk er høyst relevant. Turing-strukturer befinner seg nederst i hierarkiet av biologiske former. De har ingen overordnet strukturerende funksjon. Men det er vanskelig å finne forfattere som er villige til å innrømme dette.

Turing (1952) hadde som hovedmål å forklare fosterutviklingen, og han ønsket i prinsippet å gi rom for genetisk styring. Men i praksis er det bare listen over deltagende kjemiske stoffer samt randbetingelsene som tillates underlagt genetisk styring. Dette har bare virkning a priori: Når disse betingelsene er gitt, går prosessen sin gang uten innblanding fra genetikken. Dette er en akseptabel modell for mosaikk-strukturer. Men regulative strukturer i fosterutviklingen kan slett ikke beskrives med så svak genetisk styring. Strukturer i fosterutviklingen kan skjematisk sett klassifiseres som mosaikk-strukturer eller regulative strukturer. Det er altså kun første kategori som er Turing-strukturer. Regulative strukturer er holistiske (helhetlige, ureducerbare) i sin natur. Dersom man mekanisk påfører fosteret skader i sin utvikling, er det bare Turing-strukturer som kan overføre disse skadene til det voksne individ: En regulativ struktur vil enten bli reparert eller ødelagt slik at fosteret dør. Turingstrukturer er underlagt regulative strukturer, ikke omvendt.

Årene i planteblader er av spesielt stor interesse, av flere grunner. For det første finner vi her en fascinerende blanding av regulative strukturer og Turing-strukturer: Storskalamønsteret til bladårene er regulativt. Hovedårene i bladet og strømningsfeltet av vann gjennom bladet er hovedsakelig uttrykk for regulative strukturer. Men når man beveger seg nedover i hierarkiet av årer, blir Turing-effekter mer og mer viktig. De aller minste årene er rene Turing-strukturer.

I sin bok fra 1982 summerer Meinhardt opp sine beregninger av Turing-strukturer for blad-



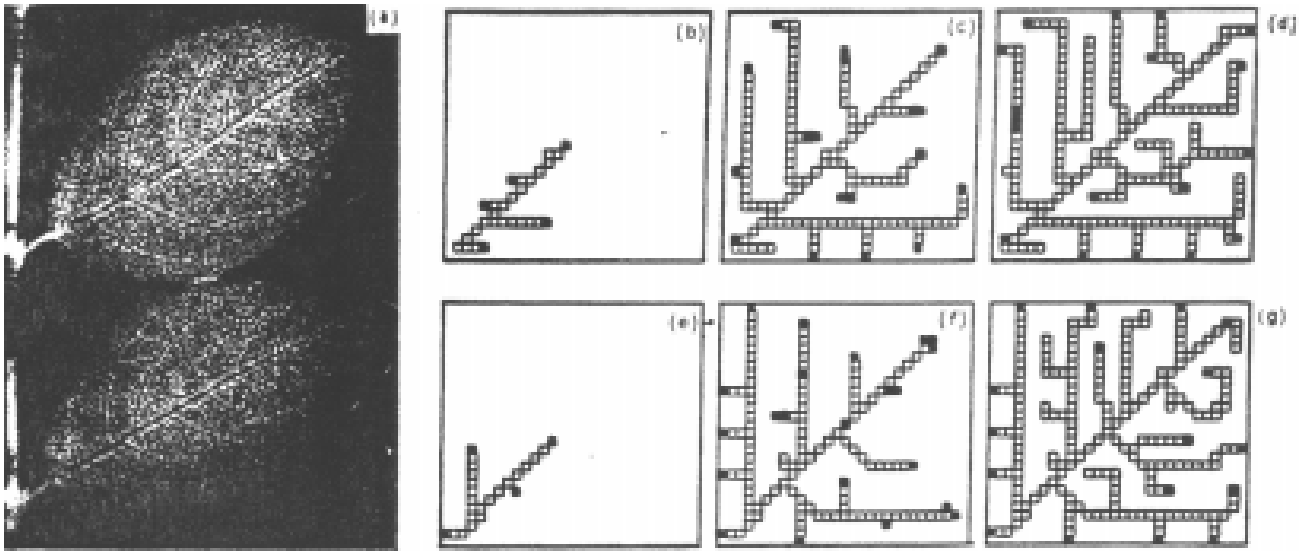
Figur 1. Teoretiske åremønstre for planteblater (Tyvand 1982, fig.7). Det er her valgt ut 12 av det uendelige antall strømlinjer som blir predikert teoretisk. De ytre parametre er stort sett konstante, og lengde-enheten er gitt ved radien i en sirkel med bladets areal. (a) Her har vi et knutepunkt, som er en punkt-kilde for vannstrømmen. (b) Her har vi en midtåre, hvor konstant utstrømning foregår over en lengde 1.0. (c) Midtåre med konstant utstrømning over lengden 2.0. (d) Midtåre med lineært varierende utstrømning over lengden 2.0.

årer. Dette var lenge blant de beste og mest detaljerte publiserte beregninger av Turing-strukturer overhodet. Nå kan man finne atskillig mer imponerende Turing-simuleringer ved å gå inn på følgende web-sider og dens linker: <http://www.turing.org.uk/turing/scrapbook/morph.html>

Meinhardts teori for bladårer er konsentrert om reaksjons-diffusjonsligninger for veksthormonet auxin (som spiller rollen som autokatalyserende aktivator), koplet med en inhibitor og en substans som lagrer den lokale differensieringen av årer. Denne prosessen er ganske analog med bevegelsen av et lyn under tordenvær, bortsett fra at randbetingelsene er forskjellige.

Begge disse fenomenene kan klassifiseres som «autobølger»: En autobølge er en bølge som tar sin energi fra det mediet den forplanter seg i, samtidig som det utvikles varme. Entropien øker, og prosessen er irreversibel. Men i virkeligheten er dannelsen av bladårer ingen autobølge, om enn Meinhardts modell av bladårer er det. En grasbrann er derimot en autobølge.

Hvis Meinhardts teori for bladårer skal ha noen empirisk verdi, må den avgrenses til de minste årene, som er nederst i hierarkiet og er underlagt føringer. Disse føringene kommer ikke utelukkende fra gitte reaksjons/diffusjonsligninger, men også fra de regulative strukturene som de største årene representerer. Her bommer Meinhardts teori, idet han ikke skjeller mellom store og små årer, og midtåren behandles følgelig som en ren Turing-struktur. Når dette tilsynelatende går bra, er det fordi en strengt symmetrisk blad-geometri klarer å tvinge «midtåren» til å holde seg i midten. Rendene er nemlig frastøtende for prosessen. Endringer i bladgeometrien kunne imidlertid lett føre til at det ikke ville bli noen midtåre. Vi ser altså at den velordnede midtåren oppstår fordi Meinhardt tvinger den fram, for det er intet i prosessen som sådan som kunne få den til å oppstå av seg selv. Meinhardts bladteori, som er en variant av Turings generelle morfogenese-teori, feiler på flere punkter når det gjelder å oppfylle elementære krav om at bladet skal være funksjonelt: For det første antas det at det finnes et ustrukturert blad, hvor årene begynner å vokse fra det ene hjørnet. Dette er umulig, fordi et ustrukturert blad ville ha null vanntilførsel. Et blad uten årer kan ikke eksistere i virkelighetens verden. Videre kan ikke Meinhardts teoretiske årer oppfylle elementære krav som gjelder for vanntransporten gjennom bladet: Vannstrømmen følger minste motstands vei, og skjer på en slik måte at det blir en jevn vanntilførsel til alle deler av bladet. Dette skjer ikke i Meinhardts modell, hvor vi får årer i spiralform og ujevn vanntilførsel. Årsaken er at hydrodynamiske betingelser er fullstendig neglisjert i Meinhardts modell. Det henger nøye sammen med at han ser bort fra at de største årene er regulative strukturer, som setter rammebetingelser for Turing-strukturene på småskala-nivå.



Figur 2. Biokjemiske Turing-strukturer for årene i planteblader (Meinhardt 1982, fig.15.5). To tidsserier er vist, (b)(d) og (e)-(f). Alt er identisk, bortsett fra at en parameter varierer stokastisk med 3% i det andre tilfellet. Prosessen starter i nederste venstre hjørne, og «eter» seg gjennom det ustrukturerte bladet, forgreiner seg og stanser til slutt opp når fronten (svart boks) har nådd fram til randen. De hvite boksene er «celler» hvor fronten tidligere har passert, slik at de er blitt spesialisert som åre-celler. Denne figuren viser bare differensieringen, ikke de andre biokjemiske substansene som sørger for inhibisjon etc.

Mitt arbeid fra 1982 (i *Annals of Botany*) tar bladets form og en midtåre (eller knutepunkt) som a priori gitt, og bestemmer hovedårenes geometri ut fra elementære hydrodynamiske ligninger. Bladet regnes som et porøst medium, hvor strømningsmotstanden antas gitt ved den kjente Darcys lov. Figur 1 viser noen teoretiske åremønstre. Det er viktig å merke seg at teorien kun behandler middel-strømmen gjennom et blad. Den er derfor kun relevant for de største bladårene, øverst i hierarkiet av årer (utenom midtåren eller et knutepunkt, som tas for gitt a priori). Det finnes et uendelig antall strømlinjer i modellen, mens det bare er et fåtall hovedårer i et virkelig blad. En figur svarer til mange bladformer, fordi det er mulig å redefinere blad-randen til å følge en strømlinje. Dette er aktuelt for de fleste blader utenom skjoldblad, blomkarse og noen få andre planter. Noen av Meinhardts teoretiske åremønstre er vist i figur 2.

Genetikken er avgjørende på alle nivåer under morfogenese. Turing-strukturer utgjør en

liten del av helheten innenfor mønsterdanning: Dissipative strukturer opptrer bare når det skal dannes mosaikk-mønstre hvor det enkelte elements form eller plassering ikke er viktig, bare middel-egenskapene til mønsteret, integrert over et større område: De dissipative strukturer gir da den nøyaktige form og plassering av mosaikk-elementene, hvor genetikken tillater et stokastisk slingringsmonn. Men middel-egenskapene, relasjoner til nabo-strukturer og plassering innenfor regulative og hierarkiske systemer er i sin helhet underlagt genetisk styring, uten å få korreksjon fra dissipative strukturer.

Biologisk mønsterdanning som generelt fenomen blir ikke forstått ved den ensidige fokuseringen på dissipative strukturer. Det hjelper ikke at disse teoriene markedsføres av nobelprisvinnere. Et mer realistisk bilde av morfogenese (biologisk mønsterdanning) er at arvestoffet hele tida styrer energistrømmen slik at ordnede strukturer blir dannet, og entropien i organismen avtar. Et fatalt aspekt ved Meinhardts bladmodell er at hans blad med årer har større entropi enn uten årer: Han har nemlig en irreversibel prosess i et lukket termodynamisk system (isolerende randbetingelser). Vi ser at dissipative strukturer ikke bygger orden. I beste fall utnytter de den orden som genetikken gir. I verste fall bryter de ned den orden som på annen måte dannes i biologiske systemer.



	<b>Regulative strukturer:</b>	<b>Turing-strukturer:</b>
Generell karakteristikk:	Holistiske.	Reduksjonistiske.
Grad av genetisk styring:	Sterk.	Svak.
Hvordan skjer genetisk styring?	Ved at gener «skrus» av og på.	Ved rammebetingelser, utvelgelse av deltagende substanser.
Matematisk beskrivelse:	Kontroversiell, mangfoldig.	Koplede, ikke-lineære reaksjons-diffusjonsligninger.
Romlig rekkevidde:	Stor: Regulative strukturer er underlagt og tilpasset organismen som helhet.	Liten: Diffusjonslengden er korrelasjonslengde for Turing-strukturene.
Stabilitet:	Svært stabile overfor små forstyrrelser. Sårbare overfor store forstyrrelser.	Lokale mønstre er svært ustabile. Middel-egenskaper er svært stabile og kan til dels reparere seg selv.
Entropiproduksjon?	Entropireducerende under organismens vekst.	Entropiproduserende (kaotiske prosesser)
Utseende, oppbygning:	Stort mangfold, velordnet, hierarkisk oppbygd.	Mindre strengt ordnede (stokastiske) mosaikkmønstre, nettverk og striper. Rene Turing-strukturer kan ikke danne noe hierarki.
Gjensidig påvirkning mellom de to klassene av strukturer:	Avhengig kun av middel-egenskapene til Turing-strukturer på lavere hierarkisk nivå.	Rammebetingelsene for Turing-strukturer er nøyaktig bestemt av regulative strukturer på høyere hierarkisk nivå.
Avhengighet av miljø:	Tilpasser seg miljøet innenfor genetisk bestemte grenser.	Avhengighet av miljøet kun indirekte, via rammebetingelser. Lokal dynamikk er autonom.
Tilpasning til vekst av organismen:	Full tilpasning til organismen på hvert utviklingstrinn.	Lokal dynamikk av Turing-strukturer er uavhengig av utviklingstrinn.
Eksempler:	Organer i et legeme. Organeler. Hovedårer i blader.	Planter: Spalteåpninger og de minste årene i blader. Dyr: Fingeravtrykk og andre striper (eks. sebra). Hår på hud.

Tabell 1: Sammenligning mellom regulative strukturer og Turing-strukturer.

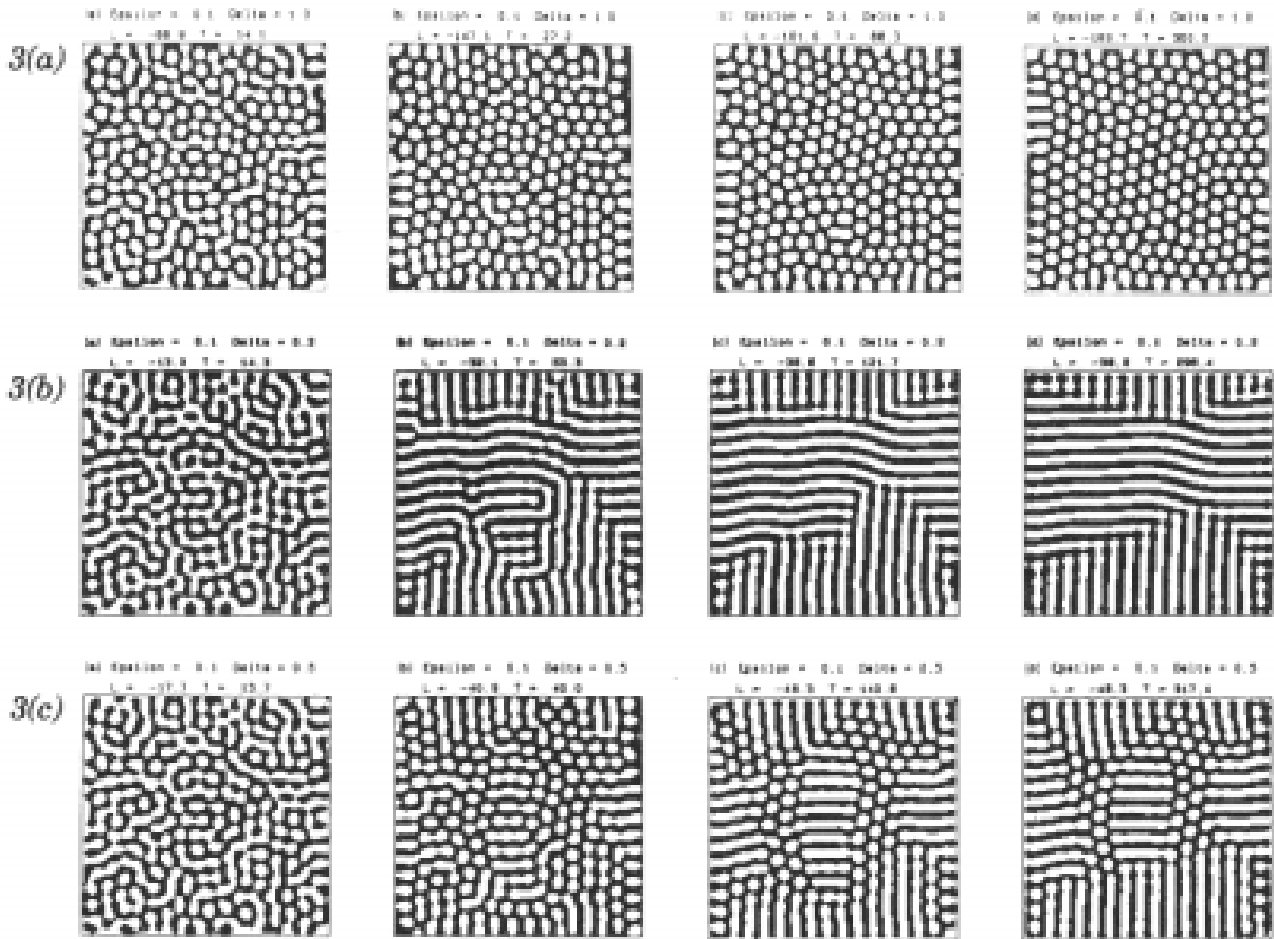
## Åpne og lukkede termodynamiske systemer

Man kan trekke viktige konklusjoner av det faktum at det dannes tilsynelatende ordnede strukturer ved Meinhardts modell-prosess, som skjer i et isolert system. Energien den trenger er lagret på forhånd, slik som f.eks. en rekke med fallende domino-brikker (autobølge). Prosessen går en tid, og stanser opp når den har brukt opp energi-reserven. Men da har vi i mellomtiden fått dannet det ønskede mønsteret, og fått lagret det lokalt i strukturen. Dog vet vi at det ikke kan ha oppstått noen orden som ikke var der i utgangspunktet ved rand- og initialbetingelsene: Systemets entropi må nemlig ha økt på grunn av varmelærens 2. lov (entropiloven). Derfor må de strukturer som ikke er ordnede a priori være kaotiske, uordnede, om enn differensierte. Det som nå er virkelig interessant, er å sammenligne Meinhardts resultater med tilsvarende modeller for åpne termodynamiske systemer, f.eks. Bestehorn & Haken (1984): Ved å sammenligne figur 2 og 3(a) ser vi at de to systemene er kvalitativt likeverdige m.h.t. geometrisk orden. Det som finnes av orden er i begge tilfeller bestemt av den kvadratiske geometrien, ikke av prosessenes egen dynamikk, som er mer eller mindre kaotisk. En kaotisk prosess er definert ved at små forandringer i initialbetingelsene eller andre parametre gir større lokale endringer. Endringene av middel-egenskapene kan godt være små. Meinhardts figur (vår fig.2) har nettopp disse karakteristiske trekkene: Det er vist to tids-serier (hver på tre øyeblikksbilder) hvor alle betingelser er like, bortsett fra en parameter som endrer seg 3%. Dette er nok til at en åre i ett bestemt punkt kan gå i stikk motsatt retning. Bestehorn og Haken (figur 3) gir ingen eksempler med så liten variasjon av parametrene. De viser tre tidsserier som ser ganske ulike ut, avhengig av om sekskanter eller stripe-strukturer er mest stabile. Sekskantene er dissipative strukturer, og deres lokale dynamikk er autonom. Stripene er derimot ikke autonome, men har kun retninger som er tillatt av rendenes geometri. Sekskantmønsteret i (a) er den delen av fig. 3 som er mest relevant å sammenligne med fig. 2. Vi ser da på den lokale dynamikk og strukturen til alle årene utenom midtåren. I motsetning til alle de andre årene er midtåren hovedsakelig be-

stemt ved randbetingelsene, samt valget av det nederste venstre hjørnet hvor prosessen starter.

Midtåren er det eneste aspektet ved fig. 2 hvor fig. 3(b) ligner mest: Midtårens geometri vil, i likhet med grensen mellom de to striperetningene, prøve å holde seg lengst mulig vekk fra rendene, og vil følgelig ligge i nærheten av diagonalene. Den vil derfor tilnærmet danne 45 grader med rendene. To viktige momenter forkludrer dog sammenligningen mellom midtåren i fig. 2 og stripe-grensene i fig. 3(b): Ettersom midtåren «starter» fra et hjørne, vil kun den ene diagonalen som går gjennom dette hjørnet være aktuell, mens begge diagonalene er a priori likeverdige som stripe-grenser. Av stabilitets-grunner er det dog umulig at alle stripegrenser møtes i et punkt. Avhengig av hårfine nyanser i initialbetingelsene vil da den ene striperetningen «vinne» over den andre i midtfeltet, og trenge stripe-grensen tilbake mot randen. En ny stripe-grense vil innstille seg, som et kompromiss mellom hver stripes «ønske» om å nå uavbrutt fra rand til rand, og stripe-grensens «ønske» om å ligge så langt fra rendene som mulig.

Ved å sammenligne figur 2 og 3(a) uten kjennskap til hvilke termodynamiske prosesser disse mønstrene beskriver, er det vanskelig å slå sikkert fast hvilken som skjer i et åpent og hvilken som skjer i et lukket termodynamisk system. De to prosessene er mer beslektet enn hva som er behagelig for en evolusjonist. Begge beskriver tidsserier i et kvadrat, hvor det fra en stokastisk eller ustrukturert start-tilstand utvikler seg en slutt-tilstand som tilsynelatende er mer ordnet. I begge tilfeller er det randbetingelsene som ved diffusjon framtvinger en orden. Den ene prosessen skjer i et termodynamisk lukket system (hvor man innser at entropien øker), mens den andre skjer i et åpent system (hvor evolusjonister håper og tror at entropien avtar av seg selv og at ny informasjon oppstår). Men det er intet som tyder på at distinksjonen åpent/lukket system har noe å si m.h.t. graden av orden: Den viktigste kvalitative distinksjonen mellom de to prosessene er at slutt-tilstanden er stasjonær i det åpne systemet, mens slutt-tilstanden er «utdødd» i det lukkede systemet. Denne forskjellen synes slett ikke å influere på graden av orden. Dette er fordi den utdødde prosessen i det lukkede systemet har



Figur 3. Strømnings-strukturer beregnet teoretisk av Bestehorn & Haken (1984, fig. 3, 5 og 6). Dette er plane bilder av tre-dimensjonale konveksjonsceller, som dannes ved å varme opp et væskelag fra undersiden. Praktiske eksempler: Cumulus-skyer over sletteland om sommeren. Et tynt fettlag i en stekepanne. Stein-polygoner i tundraområder. Det er to ideelle basismønstre: Sekskanter og striper. I praksis vil perfekte sekskantmønstre aldri forekomme, men vil være avbrutt av femkanter og syvkanter. Rene striper kan forekomme, men de vil generelt ikke være helt rette, og er (mer enn sekskanter) sterkt påvirkelige av rendene, som i dette tilfellet er kvadratiske. Tre tidsserier er vist; alle starter med en stokastisk kom-struktur, komstørrelsen er valgt slik at den stemmer med den diameteren sekskanter ville ha,

og den bredden striper ville ha. I det første tilfellet er kun sekskanter stabile, og det instiller seg til slutt et sekskantmønster, med en betydelig prosent fem- og syvkanter innimellom. I det andre tilfellet er striper mest stabile, og vi ser hvordan den initielle kom-strukturen går over i striper, som til slutt blir stasjonære. -Fordi stripene tydeligvis må innstille seg normalt på endeveggene, er det en sterk konflikt m.h.t. valg av striperetning. Denne konflikten løses ved et kompromiss: Det oppstår skarpe grenser mellom de to aktuelle striperetningene, inn mot midten i karet. I den siste tidsserien er både striper og sekskanter stabile, og da vil det fortsatt være striper nærmest rendene, men det vil være sekskanter i overgangsområdene mellom de to striperetningene, slik at grensen mellom disse blir mindre skarp.

etterlatt seg varige spor; mønsteret blir ikke visket ut etter at prosessen er stanset. Men denne lagringen er bare lokal, og kan ikke overføres til neste generasjon.

Situasjonen er kritisk for evolusjonsteoriens fundament: Etter å ha sammenlignet fig. 2 og 3(a) går det opp for oss at uttrykket «åpent system» blir brukt som et rent trylleord i forbin-

delse med dannelse av biologisk orden. Det er slett ikke tilstrekkelig at systemet er åpent (og dissipativt), men det må eksistere informasjons-avhengige mekanismer som kan kanalisere energistrømmen gjennom systemet. Ellers vil økt orden ikke bli dannet, bare kaos. Jeg vil hevde at det er nødvendig med et paradigmeskifte med hensyn til biologisk mønsterdannel-

se. Evolusjonistiske selvorganisasjonsteorier er lite troverdige. Dette kan og bør avsløres på strengt naturvitenskapelige premisser. Turingstrukturene i planteblater er kaotiske og kan ikke representere den orden som finnes i virkelige blader.

Ordet "selvorganisering" er i utgangspunktet tvilsomt fra en filologisk eller filosofisk synsvinkel. For et "selv" som organiserer seg finnes egentlig ikke innenfor en materialistisk virkelighetsoppfatning. Selvets "organisering" finnes heller ikke. For det er ingen permanent lagringsmekanisme som kan ta vare på de strukturene som dannes, for å videreføre dem til neste generasjon. "Organisering" er et retorisk honnørord som smugler en umotivert trygghetsfølelse inn i denne positivistiske metafysikk. Det som tas for å være organisering er snarere en kaotisk oppdelingsprosess hvor et område (areal) blir stykket opp på en tilfeldig måte med visse middelegenskaper. I stedet for dette metafysiske lånord "selvorganisering" kunne vi derfor foreslå "spontan utparselling". Intet "selv" finnes. Heller ingen "organisert" atferd. Om man fastholder en ordbruk i harmoni med en grå materialistisk filosofi. Organiseringen er der, men ikke i Turingstrukturene. Den er til stede i de regulative strukturene, styrt gjennom informasjon i arvestoffet. En informasjon med overnaturlig opphav i Skaperens Logos.

«Dissipativ» betyr ganske riktig «entropi-produserende». Det er det samme som kilde til uorden. Om vi fjerner all kosmetikk, synes Prigogine å hevde at det ligger en informasjonskilde i det å være entropiproduserende, og at denne informasjonskilden kan være så sterk at den klarer å eksportere mer netto entropi enn den lager. Dette er tros-standpunkter som vitenskapelig sett står så svakt at de vanskelig lar seg forsvare uten å redusere presisjonsnivået.

Dissipative prosesser er kilden til all uorden som dannes i universet. Da kan ikke dissipative prosesser samtidig være kilden til all orden som dannes i universet. En og samme årsak kan ikke gi den fulle forklaringen på to motsatte virkninger. Da forlater man vår kulturs basis og begir seg i retning av en østlig panteisme hvor alle

distinksjoner og alle motsetninger etter hvert vil flyte over i hverandre. I Prigogines nyere bøker er da også et visst snev av østlig mystikk til stede.

### **Merknad**

Denne artikkelen er en utvidet versjon av et foredrag holdt ved Universitetet i Tromsø i mai 1988. En tidligere versjon av foredraget er trykket i Origo nr. 2, 1989, side 14-22.

### **Referanser**

- J. Bard & I. Lauder 1974 *Journal of Theoretical Biology* 45, 501-531.
- M. Bestehorn & H. Haken 1984 *Zeitschrift für Physik B - Condensed Matter* 57, 329-333.
- H. Meinhardt 1976 *Differentiation* 6, 117-123.
- H. Meinhardt 1982 „Models of Biological Pattern Formation“ 11. Academic Press.
- J.D. Murray 1989 "Mathematical Biology". Springer-Verlag.
- G.J. Mitchison 1980 *Proc. Royal Society London B207*, 79-109.
- I. Prigogine & I. Stengers 1984 "Order out of Chaos"- Bantam Books.
- P. Prusinkiewicz, M. Hammel, & R. Mech 1997 "Visual Models of Morphogenesis"  
<http://www.cpsc.ucalgary.ca/projects/bmv/vmm/title.html>
- A.M. Turing 1937 *Proc. London Math. Society* 42, 230-265.
- A.M. Turing 1952 *Philos. Trans. Royal Soc. London B237*, 37-72.
- P.A. Tyvand 1982 *Annals of Botany* 50, 799-816.

---

*Peder A. Tyvand er professor  
Norges Landbrukshøgskole, N-1432 Ås*