

УДК 581.4

НОВЫЙ МЕТОД АНАЛИЗА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ МОДУЛЕЙ РАСТЕНИЯ НА ПРИМЕРЕ РАСТЕНИЙ РОДА *DRABA* L.

О.В. Григорьева

Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Москва

*Предложен новый метод оценки взаимодействия модулей растения и модулей побега, основанный на анализе нормальной индивидуальной и внутрииндивидуальной изменчивости с помощью факторного анализа размерных характеристик генеративных и вегетативных модулей растения (число соответствующих модулей) и генеративных и вегетативных модулей побега (число цветков и диаметр первого побега замещения). Исследование с его помощью нескольких видов многолетних растений рода *Draba* L. показывает, что в пределах нормальной изменчивости, при ухудшении местообитания, а также при изменении типа адаптивной стратегии между модулями растения и модулями побега возникает инадаптивная конкуренция. Эволюция морфогенеза направлена на ее устранение путем перестройки модульных взаимодействий с выделением новых модулей и соответственно образованием новых жизненных форм.*

Большинство растений рода *Draba* L. являются модульными организмами, где модулями растения являются удлинённо-розеточные побеги. На этапе цветения – начала плодоношения растение состоит из двух генераций побегов с зелеными листьями и живой апикальной меристемой, независимо от порядка их ветвления. Одна генерация представлена генеративными и вегетативными побегами, образовавшимися в предыдущие годы (дициклическими и полициклическими), другая – побегами, появившимися в текущем году. В основном это побеги замещения, вегетативные или (реже) генеративные побеги, зацветшие в этот же год.

Побеги многолетних видов крупок в первый сезон развиваются как вегетативные розеточные побеги. Их меристема становится флоральной, когда диаметр розетки достигает определённого, различного для разных видов рода размера. В этом случае следующей весной побег зацветает, развиваясь как дициклический побег. В противном случае побег остаётся вегетативным и в следующий сезон, развиваясь как три- или полициклический побег.

Образование и развитие побегов замещения на этапе внутривиточного и на ранних стадиях внепочечного развития тесно связано с морфогенетическими процессами в пределах материнского побега. На этом этапе их ещё невозможно рассматривать как самостоятельную структурную единицу. Самостоятельным побег замещения становится после отмирания апикальной меристемы материнского побега – в конце плодоношения. До этого момента материнский генеративный побег и побеги замещения следует рассматривать как единый блок (модуль).

Таким образом, на стадии цветения – начала плодоношения можно выделить следующие структурные **модули растения**: вегетативный модуль растения – вегетативный дициклический (или полициклический) побег, а также генеративный модуль растения – генеративный дициклический (или полициклический) побег с побегами замещения.

В пределах вегетативного модуля растения отдельные структурные элементы выделять нет смысла. Его основной характеристикой является размер розетки. В

пределах генеративного модуля растения выделяются розетка, соцветие и побеги замещения. Эти структуры в дальнейшем рассматриваются как **модули побега**. Розетка является структурой, образованной до дифференциации соцветия и побегов замещения, и оказывает существенное влияние на формирование этих более поздних структур. Соцветие и побеги замещения рассматриваются как **генеративный** (соцветие) и **вегетативный** (побеги замещения) **модули побега**. Розетка будет рассматриваться как самостоятельный модуль побега.

В пределах генеративного модуля растения процессы дифференциации соцветия и побегов замещения происходят с различной степенью синхронности. Гетерохронии этих процессов являются основным источником внутрииндивидуальной и индивидуальной изменчивости.

В настоящей работе предлагается оценка взаимодействия модулей растения и модулей побега нескольких видов рода *Draba* на основе факторного анализа количественных признаков, разбитых на пары. Одна из них – число генеративных и число вегетативных модулей растения – служит размерной характеристикой конкретного растения, другая – число цветков (плодов) на данном побеге и диаметр первого побега замещения – размерной характеристикой генеративного и вегетативного модулей побега. Такой подход («модульная оценка») позволяет оценить одним и тем же стандартным способом структуру взаимодействия модулей у растений разных видов и популяций.

Модульная оценка была проведена для нескольких рыхлодерновинных стержнекорневых видов *Draba*: *D. lactea* Adams, *D. nivalis* Liljeb., *D. hirta* L., *D. cana* Rydb. и *D. borealis* DC. Растения для анализа были взяты из природных популяций Ямала. Камчатки. Объем выборок варьировал от 100 до 200 побегов 30 – 50 растений.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ. *Draba lactea* Adams – полиплоидный вид с циркумполярным ареалом, имеющий в среднем $4,3 \pm 0,4$ генеративных и $2,5 \pm 0,6$ вегетативных побегов.

При проведении факторного анализа с четырьмя размерными характеристиками генеративных и вегетативных модулей растения и побега вся изменчивость числа генеративных и вегетативных модулей растения попадает в состав 2ГК, а вся изменчивость размерных характеристик генеративного и вегетативного модулей побега – в состав 1ГК. При этом у растений с избыточным числом вегетативных побегов (четыре и более) в 1ГК обнаруживается отрицательная связь между диаметром первого побега замещения и числом генеративных побегов, а число цветков и число вегетативных побегов оказываются в составе 2ГК. Это означает, что при увеличении числа вегетативных побегов возникает отрицательное взаимодействие между модулями побега и модулями растения, отсутствующее в общей выборке и означающее возникновение конкуренции между развитием генеративного и вегетативного модулей побега.

Таким образом, на начальных этапах онтогенеза растение быстро увеличивает число генеративных модулей, но так как их увеличение ведет к уменьшению размеров соцветия и побегов замещения, доля вегетативных модулей растения возрастает.

Draba nivalis Liljeb. – диплоидный циркумполярный вид. По сравнению с *D. lactea* имеет достоверно меньший диаметр розеток и образует несколько большее число побегов.

Размерные характеристики модулей растения и модулей побега целиком входят в состав 1ГК, тогда как 2ГК вообще не выделяется. При этом между парами признаков, характеризующими модуль растения и модуль побега, возникает сильная отрицательная связь. Таким образом, налицо конкуренция между числом модулей растения и размером модулей побега в пределах нормальной изменчивости, возникающая из-за увеличения числа генеративных модулей по сравнению с *D. lactea*.

В результате быстро увеличивается общее число модулей растения, что даже в оптимальных условиях приводит к уменьшению размера соцветия и диаметра побегов замещения, а на следующем этапе онтогенеза ведёт к дальнейшему уменьшению доли цветущих побегов.

Draba hirta L. – широко распространённый полиплоидный вид субполярных областей с циркумполярным ареалом, имеющий гораздо более крупные розетки, чем у двух предыдущих видов, и меньшее число генеративных ($1,2 \pm 0,2$) и вегетативных ($0,67 \pm 0,2$) побегов. Для этого вида были изучены две соседние популяции, где условия произрастания различались только степенью сомкнутости растительного покрова. В межвидовой конкуренции крупки, как правило, уступают другим растениям, поэтому можно считать, что местообитание популяции, произрастающей в условиях большей сомкнутости растительного покрова, менее благоприятно.

В популяции, обитавшей в более благоприятных условиях и растения которой имели более крупные розетки, факторный анализ приводил к четкому разделению модулей побега (1ГК) и модулей растения (2ГК). При этом характеристики этих модулей в пределах одной и той же ГК имели очень высокую (близкую к единице) положительную связь, т. е. размер модулей растения не влиял на развитие модулей побега.

Во второй популяции в 1ГК попадали, с противоположным знаком, число цветков и число вегетативных побегов, а в 2ГК, тоже с противоположным знаком, – диаметр побега замещения и число генеративных побегов, т. е. налицо была сильная конкуренция между модулями побега и модулями растения.

Таким образом, ухудшение условий, ведущее к уменьшению размера розеток, вызывает у *D. hirta* увеличение доли нецветущих побегов и в итоге образование большего числа более слабых побегов. Эти изменения явно инадаптивны, так как приводят к сильному отрицательному влиянию модулей растения на развитие модулей побега – чем больше число модулей растения, особенно вегетативных модулей, тем меньше размер новых побегов.

Сравнение двух популяций подтверждает решающую роль размера розетки в детерминации развития развивающегося побега по вегетативному или генеративному типу.

В исследованной популяции *Draba cana* Rydb. средний размер розетки мельче, чем у *D. hirta*, но гораздо крупнее, чем у *D. lactea* и *D. nivalis*. У этого вида резко возрастает размер генеративного модуля за счет увеличения высоты цветоноса и образования на нем боковых ветвей и уменьшается число генеративных ($1,58 \pm 1,2$) и, особенно, вегетативных ($0,12 \pm 0,06$) побегов на растении. В одной и той же популяции присутствовали как монокарпические, так и поликарпические особи, а в пределах особи – монокарпические и поликарпические модули растения.

При факторном анализе размерные характеристики модулей побега целиком входили в 1ГК, размерные характеристики генеративного модуля побега – в 2ГК, однако ни число, ни диаметр побегов замещения (характеристики вегетативного модуля побега) не входили ни в одну из ГК, т. е. выпадали из общей изменчивости. Это говорит о разобщении развития генеративного и вегетативного модулей побега. Вегетативный модуль побега, варьирующий независимо от его генеративного модуля, вступает в конкурентные отношения либо с модулями растения, либо с генеративным модулем того же самого побега. Фактически это означает начало редукции развития побегов замещения – появление монокарпических особей.

Draba borealis DC. – широко распространённый полиплоидный вид умеренной и субарктической зон побережий Тихого океана. В исследованных популяциях диаметр розетки широко варьировал в зависимости от жизненной формы растений и типа местообитания, но в целом *D. borealis*, подобно *D. hirta* и *D. cana*, относится к видам с относительно крупными розетками.

Факторный анализ показывает, что в популяциях, где розетки крупнее, в 1ГК входят отрицательно связанные характеристики вегетативных модулей растения и побега, а в 2ГК – отрицательно связанные характеристики их генеративных модулей. В отличие от предыдущих видов, конкуренция между развитием модулей растения и модулей побега возникает не при уменьшении, а при увеличении размера розеток. Отрицательное влияние увеличения размера розеток состоит в том, что оно ведет к разобщению развития генеративного и вегетативного модулей побега и, как следствие, к большей зависимости этих компонент от влияния модулей растения. При более мелких розетках такая конкуренция отсутствует, что связано с перестройкой внутримодульных взаимодействий, в результате которой размер первого побега замещения входит в состав генеративного модуля побега. Фактически возникает новый модуль, образование которого позволяет увеличивать число модулей растения без отрицательного влияния на размер модулей побега, – возникает новая жизненная форма с большей продолжительностью жизни. На приспособление *D. borealis* к более продолжительной жизни указывает образование большего, по сравнению с *D. hirta* и *D. sana*, числа побегов в популяциях, где розетки генеративных побегов имеют оптимальный (не слишком крупный и не слишком мелкий) размер.

Проведенное исследование показывает, что в пределах нормальной изменчивости, при ухудшении местообитания, а также при изменении типа адаптивной стратегии между модулями растения и модулями побега возникает инадаптивная конкуренция. Эволюция морфогенеза направлена на ее устранение путем перестройки модульных взаимодействий и новых жизненных форм растения.

Фактически речь идет о поисках компромисса между образованием большого числа относительно мелких, или же небольшого числа относительно крупных побегов замещения. При слишком мелких побегах между развитием генеративного и вегетативного модулей побега возникает конкуренция, ограничивающая в итоге размеры особи. В то же время увеличение размера ведет к разобщению развития генеративного и вегетативного модулей в пределах одного и того же побега. В последнем случае структура модульных взаимодействий внутри побега начинает меняться, что ведёт к образованию новых жизненных форм.

A NEW METHOD OF ESTIMATING THE INTERACTION BETWEEN THE PLANT MODULES TAKING THE *DRABA* L. GENUS AS AN EXAMPLE

O.V.Grignorieva

Lomonosov Moscow State University, Moscow

A new method of estimating the interactions between the modules of the plant and those of the shoot is proposed based on the analysis of between- and within-individual variability. The idea consists in using of the factor analysis to estimate interaction between size characteristics of the generative and vegetative modules of the plant (numbers of the respective modules), and those of the generative and vegetative modules of the shoot (numbers of flowers and replacement shoot diameters respectively). Applying of this method to a few species of perennial plants of the Draba L. genus shows that modules of the plant and those of the shoot become subject to inadaptive within-individual competition under deterioration of living conditions, change in the adaptive strategy, and even in the scope of normal variation. The evolution of morphogenesis tends to eliminate such a competition by a rearrangement of the interaction between the modules, which leads to a separation of new shoot modules being equivalent to the origination of new life forms.